

Номер 3

ISSN 0031-031X
Май–Июнь 2024



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 2024

Новые данные по микроструктуре Tannuolina (кембрийские зоопроблематики) <i>Ю. Е. Демиденко, Г. А. Карлова, Д. А. Комлев</i>	3
Новый вид сфинктозоа (Porifera) <i>Paradeningeria magna</i> sp. nov. из Находкинского рифа (Южное Приморье) <i>Е. Н. Малышева</i>	10
Новый вид рода <i>Lekiskochiton</i> (Mollusca, Polyplacophora) из нижнепермских рифогенных известняков Шахтау (Южное Предуралье) <i>А. В. Мазаев</i>	16
Онтогенез раковин цератитов <i>Otoceras concavum</i> Tozer и проблема происхождения отоцератид <i>Р. В. Кутыгин, А. Н. Килясов</i>	28
Вид-индекс нижнего байоса <i>Stephanoceras humphriesianum</i> (Ammonoidea) в бассейне р. Кубань (Северный Кавказ) <i>В. В. Митта</i>	41
Пористые лингулиды (брахиоподы) силура гряды Чернова, северо-восток европейской России <i>Т. М. Безносова, Г. Т. Ушатинская</i>	52
<i>Icriodus multidentatus</i> sp. nov. и <i>I. quartadecimensis</i> sp. nov. — новые виды конодонтов из франского яруса Южного Тимана <i>В. М. Назарова, М. А. Соболева</i>	62
Новый род для сарматских (конец среднего миоцена) скумбрий (Scombridae) Северного Кавказа <i>А. Ф. Банников, И. Г. Еребакан</i>	72
Посткраниальные остеодермы позднепермских парейазавров Восточной Европы. 1. Хронология местонахождений <i>В. К. Голубев, М. А. Наумчева, Е. И. Бояринова</i>	82
Серые куропатки (Phasianidae: роды <i>Perdix</i> и <i>Enkuria</i> gen. nov.) раннего плейстоцена Крыма и замечания по эволюции рода <i>Perdix</i> <i>Н. В. Зеленков</i>	94
Эволюция и таксономия плейстоценовых североазиатских цокоров рода <i>Siphneus</i> (Myospalacidae, Rodentia, Mammalia) <i>С. Е. Голованов, В. С. Зажигин</i>	115
Новый вид <i>Anourosorex</i> (Soricidae, Lipotyphla) из плейстоцена Вьетнама <i>А. В. Лопатин</i>	126

ХРОНИКА

Итоги юбилейной LXX сессии Палеонтологического общества <i>А. А. Суяркова, Т. Ю. Толмачева, С. В. Рожнов, О. Л. Коссовая, Е. Г. Раевская, А. В. Дронов, А. С. Тесаков, А. О. Иванов, А. Ю. Гладенков, В. Я. Вукс, О. В. Шурекова</i>	136
---	-----

CONTENTS

No. 3, 2024

New Data on the Microstructure of <i>Tannuolina</i> (Cambrian Zooproblematics) <i>Yu. E. Demidenko</i> , <i>G. A. Karlova</i> , <i>D. A. Komlev</i>	3
A New Species of Sphinctozoa (Porifera) <i>Paradeningeria magna</i> sp. nov. from Nakhodkinskij Reef (Southern Primorye) <i>E. N. Malysheva</i>	10
A New Species of the Genus <i>Lekiskochiton</i> (Mollusca, Polyplacophora) from the Lower Permian Reef Limestones of Shakhtau (Southern Cisuralia) <i>A. V. Mazaev</i>	16
Shell Ontogeny of <i>Otoceras concavum</i> Tozer (Ceratitida) and the Problem of the Origin of Otoceratids <i>R. V. Kutygin</i> , <i>A. N. Kilyasov</i>	28
<i>Stephanoceras humphriesianum</i> (Ammonoidea), an Index Species of the Lower Bajocian, in the Basin of the Kuban River (Northern Caucasus, Russia) <i>V. V. Mitta</i>	41
Punctae Lingulids (Brachiopods) of the Silurian of the Chernov Uplift, Northeastern European Russia <i>T. M. Beznosova</i> , <i>G. T. Ushatinskaya</i>	52
<i>Icriodus multidentatus</i> sp. nov. and <i>I. quartadecimensis</i> sp. nov. – New Conodont Species from the Frasnian Stage of the Southern Timan <i>V. M. Nazarova</i> , <i>M. A. Soboleva</i>	62
A New Genus for the Sarmatian (Uppermost Middle Miocene) Mackerels (Scombridae) from the North Caucasus <i>A. F. Bannikov</i> , <i>I. G. Erebakan</i>	72
Postcranial Osteoderms of Late Permian Pareiasaurs from Eastern Europe – I. Chronology of Localities <i>V. K. Golubev</i> , <i>M. A. Naumcheva</i> , <i>E. I. Boyarinova</i>	82
Grey Partridges (Phasianidae: Genera <i>Perdix</i> and <i>Enkuria</i> gen. nov.) from the Early Pleistocene of Crimea, and Notes on the Evolution of the Genus <i>Perdix</i> <i>N. V. Zelenkov</i>	94
Evolution and Taxonomy of the Pleistocene North Asian Zokors, Genus <i>Siphneus</i> (Myospalacidae, Rodentia, Mammalia) <i>S. E. Golovanov</i> , <i>V. S. Zazhigin</i>	115
A New Species of <i>Anourosorex</i> (Soricidae, Lipotyphla) from the Pleistocene of Vietnam <i>A. V. Lopatin</i>	126

CHRONICLE

Results of the LXX Anniversary Session of the Paleontological Society <i>A. A. Suyarkova</i> , <i>T. Yu. Tolmacheva</i> , <i>S. V. Rozhnov</i> , <i>O. L. Kossovaya</i> , <i>E. G. Rayevskaya</i> , <i>A. V. Dronov</i> , <i>A. S. Tesakov</i> , <i>A. O. Ivanov</i> , <i>A. Yu. Gladenkov</i> , <i>V. Ya. Vuks</i> , <i>O. V. Shurekova</i>	136
--	-----

УДК 56.016.3:551.732.2;57.012.3

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МИКРОСТРУКТУРЕ TANNUOLINA (КЕМБРИЙСКИЕ ЗООПРОБЛЕМАТИКИ)

© 2024 г. **Ю. Е. Демиденко**^{а, *}, **Г. А. Карлова**^б, **Д. А. Комлев**^{с, **}

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

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

^сНовосибирский филиал ФГБУ “ВНИГНИ”, Новосибирск, 630007 Россия

*e-mail: juliad@paleo.ru

**e-mail: komlev@vnigni.ru

Поступила в редакцию 06.12.2023 г.

После доработки 11.12.2023 г.

Принята к публикации 14.12.2023 г.

Проведено морфологическое изучение фосфатных склеритов *Tannuolina pavlovi* Kouchinsky, Bengtson et Murdock, 2010 из разреза костинской свиты Сибирской платформы (правый берег р. Сухая Тунгуска). Впервые описана микроструктура склеритов, стенка которых имеет двухслойное строение.

Ключевые слова: кембрий, костинская свита, склериты, микроструктура, морфология, Сибирская платформа, *Tannuolina*

DOI: 10.31857/S0031031X24030015 EDN: EPXHCS

ВВЕДЕНИЕ

Рассматриваемый палеонтологический материал был получен из разреза, расположенного на правом берегу р. Сухая Тунгуска (правый приток Енисея в 70 км выше Туруханска), в 200 м ниже устья руч. Бечевник. В интервале 50–75 м выше подошвы костинской свиты в светло-коричневато-серых мелкозернистых доломитах были обнаружены скелетные зоопроблематичные остатки группы томмотиид рода *Tannuolina* семейства *Tannuolinidae* Fonin et T. Smirnova, 1967, одного из шести семейств отряда *Tommotiida* Missarzhevsky, 1970 (Фонин, Смирнова, 1967; Есакова, Жегалло, 1996). Представители этой группы фауны были впервые отобраны сотрудниками Сибирского НИИ геологии, геофизики и минерального сырья (СНИИГГиМС) под руководством Д.А. Комлева в 2010 г. Коллекция состоит приблизительно из 60 экз., главным образом, уплощенных склеритов и их фрагментов и одного экз. выпуклого склерита.

Было изучено морфологическое строение сложно устроенных склеритов *Tannuolina pavlovi* Kouchinsky, Bengtson et Murdock, 2010 и проведено микроструктурное исследование, в результате которого было впервые установлено двухслойное строение стенки склеритов.

Ранее было изучено строение стенки *T. multifora* Fonin et T. Smirnova, 1967 из шанганской свиты ботомского яруса нижнего кембрия хр. Восточный Танну-Ола, Тува, и выявлена каркасовидная микроструктура стенки, состоящая из пластин и столбиков, занимающая большую часть створки. Меньшая часть створки с ложнопористой микроструктурой. Переход между ними постепенный (Фонин, Смирнова, 1967). Н.В. Новожиловой с соавт. была отмечена “морщинистая” микроструктура внешней поверхности митрального склерита с многочисленными порами для вида *T. fonini* Esakova in Esakova et Zhegallo, 1996 (Новожилова и др., 2019, табл. IV, фиг. 16), и в виде отчетливых, неравномерно расположенных поперечных ребер, между которыми расположены менее выраженные, более тонкие и многочисленные “струящиеся” продольные ребра для вида *Lugoviella ojmuranica* Gorigieva in Grigorieva et al., 1983, относящегося к семейству *Kelanellidae* Missarzhevsky et Grigorieva, 1981 (Новожилова и др., 2019, табл. V, фиг. 106). При первоописании склеритов *T. pavlovi* из краснопорожской свиты (зона *N. sunnaginicus*) томмотского яруса р. Сухариха авторы (Kouchinsky et al., 2010) указали наличие краевых складок на поверхности, которые, вероятно, продолжались в стенку склерита как пластины роста.

ТИП И КЛАСС НЕ УСТАНОВЛЕННЫ

ОТ РЯД ТОММОТИИДА

СЕМЕЙСТВО TANNUOLINIDAE FONIN ET T. SMIRNOVA, 1967

Род *Tannuolina* Fonin et T. Smirnova, 1967*Tannuolina pavlovi* Kouchinsky, Bengtson et Murdock, 2010

Табл. I, фиг. 1–4; табл. II, фиг. 1, 2

Tannuolina pavlovi: Kouchinsky et al., 2010, с. 322, фиг. 2–6.

Голо тип – SMNH (Музей естественной истории Стокгольма), № X4102, полный селлятный склерит; Россия, Сибирская платформа, р. Сухариха; нижний кембрий, томмотский ярус, краснопорожская свита, зона *Nochoroicyathus sunnaginicus* (Kouchinsky et al., 2010, с. 323, фиг. 2A).

Описание (рис. 1). Выпуклый митральный склерит (mitral) (рис. 1, а) имеет вид колпачка, вытянутого в ширину, с округлым или четырехугольным основанием. Длина склерита от 0.6 до 0.8 мм, ширина 1.2–1.3 мм. Толщина края увеличивается постепенно по направлению к вершине от 0.20–0.25 до 0.35–0.40 мм. Наружная поверхность покрыта извилистыми концентрическими ребрами высотой 0.02–0.05 мм и частично несквозными (=ложными) порами, располагающимися на передней и задней сторонах (гранях) и образующими губчатую структуру. Эта так называемая ложнопоровая зона занимает примерно 1/2 от общей площади раковины. Выпуклые колпачковидные склериты слегка асимметричны, имеют вид быстро расширяющегося конуса с краевыми складками. Асимметрия обусловлена значительным отклонением макушечной части по часовой или против часовой стрелки. Передняя, или убывающая, сторона уплощенная, треугольная по форме, ограничена острыми краевыми углами, на которых линии роста меняют направление. Противоположная нависающая сторона выпуклая, включает в себя боковые стороны. Макушка суживающаяся, нависает над убывающей стороной. Устье изометричное, широкоовальное, с растущим краем на убывающей стороне, аркообразно изогнутым по направлению к макушке. Поры присутствуют на всей поверхности: большее количество на нарастающей задней стороне, меньшее количество – на убывающей передней. Поры увеличиваются в диаметре от 5–10 мкм до 40 мкм по направлению к устью и медиально. Слияние пор, подобно таковому на боковых сторонах уплощенных склеритов, не наблюдается.

Уплощенные селлятные (sellate) склериты имеют форму вытянутого по высоте конуса или треугольника с билатеральной симметрией, длиной от 0.5 до 2 мм, макушечным углом дивергенции 45°–60° (рис. 1, в; табл. I, фиг. 1а, 2–4, табл. II, фиг. 2а). Макушка загибающаяся, нависает над передней стороной склерита. Устье линзовидное. Внутренняя сторона склерита несет слабо

выраженный изгиб, наружная сторона – нечетко выраженное седло. Седло прослеживается через искривление краевых складок по направлению к макушке на поздних стадиях роста. Подобные краевые складки покрывают и боковые стороны склеритов. Передняя внутренняя сторона с узкими краевыми складками с неровными границами и боковым изгибом по направлению к устью. Мелкие несквозные ложные поры диаметром 1–2 мкм расположены на верхней стороне (табл. I, фиг. 1д, 1е). Крупные настоящие поры распространены по всей внешней стороне. На боковых сторонах они располагаются рядами, параллельными концентрическим ребрам (рис. 1, в, г; табл. I, фиг. 1б–1е, 2–4). Число пор зависит от местоположения на склерите: в верхней более узкой части их число минимально, в нижней широкой части, соответственно, максимально. Когда поры разрушаются, они формируют прямоугольные сквозные зияния, параллельные линиям нарастания, длина которых зависит от количества разрушенных пор (табл. I, фиг. 4).

Строение стенки раковины. Изучение микроструктуры с помощью сканирующего электронного микроскопа показало двухслойное строение стенки описываемых склеритов. Структура наружного слоя пористо-столбчатая, образована гексагональными призмами высотой от 3 до 5.5–6.5 мкм, толщиной 2–3 мкм (рис. 1, д, е; табл. I, фиг. 1д, 1е). Ложные поры располагаются между призмами и внутри этих призм (рис. 1, д, е; табл. I, фиг. 1д, 1е). Подобная микроструктура называется пористо-фавозитной, поэтому наружный слой можно также именовать пористо-фавозитным. Мощность данного слоя небольшая, варьирует от 3 до 6.5 мкм, согласно высоте призм. Этот слой снаружи покрыт тонкой пленкой мощностью 0.01–0.02 мкм, бугорчатая поверхность которой образуется за счет выступающих верхних граней и углов призм. Эта пленка не всегда сохраняется, может присутствовать фрагментарно (рис. 1, е; табл. I, фиг. 1г).

Внутренний слой существенно толще внешнего (до 30–50 мкм), состоит из многочисленных (10 и более) плотно примыкающих друг к другу слоев, или ламин, (рис. 1, б, д, е), которые в свою очередь состоят из многочисленных пластин – ламелл. Каждая ламелла имеет волнистую поверхность и параллельно располагается относительно соседних ламелл.

Уникальная сохранность позволяет наблюдать все два слоя с четкой микроструктурой и хорошо сохранившуюся тонкую пленку, покрывающую наружный пористо-фавозитный слой. Примером этому могут служить фавозитные пластины наружного слоя. Обычно такая детальность наблюдается, когда происходит быстрая, почти мгновенная фосфатизация.

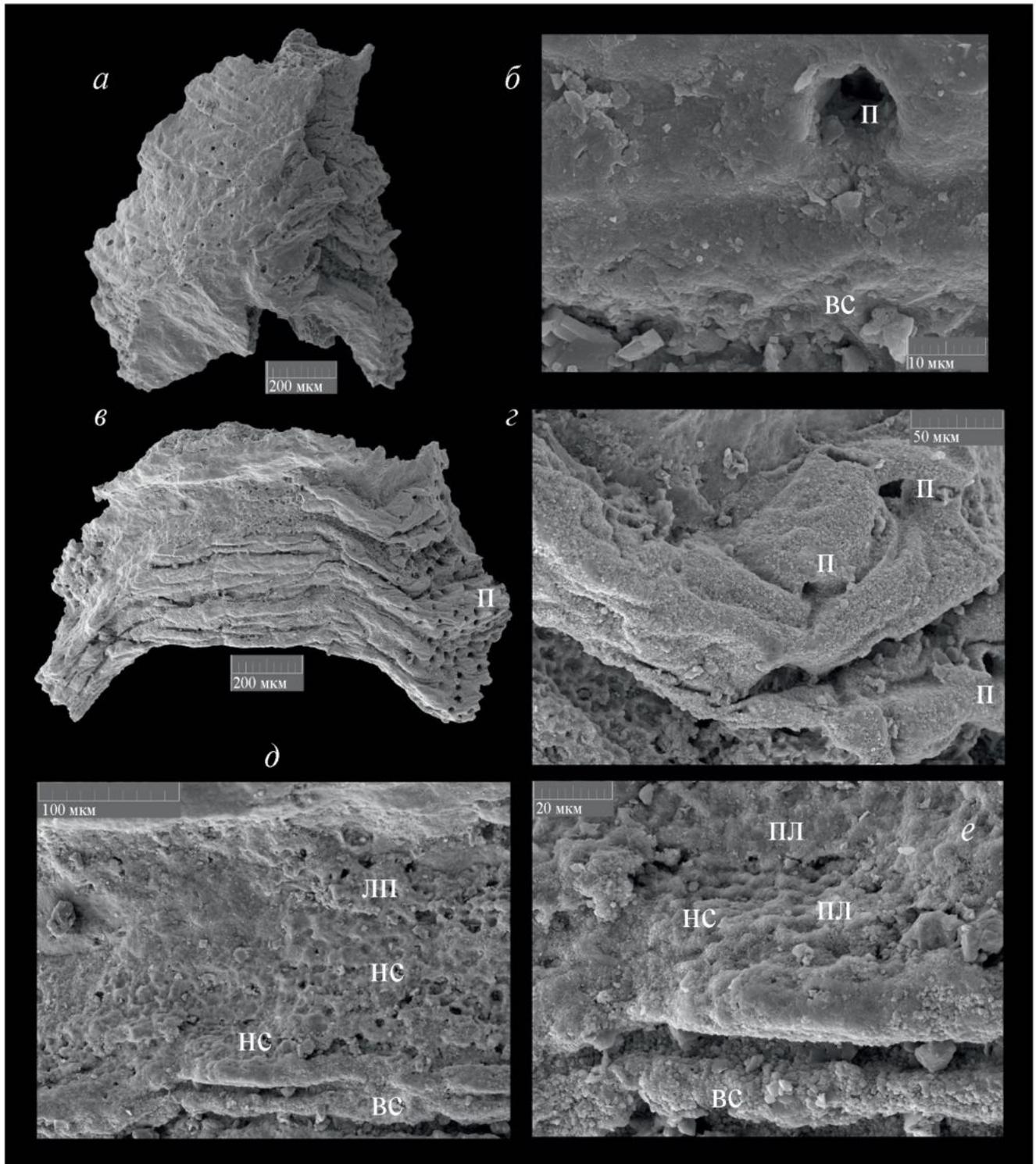


Рис. 1. *Tannuolina pavlovi* Kouchinsky, Bengtson et Murdock, 2010: *a, б* – экз. ПИН, № 5083/5264, выпуклые склериты (mitral): *a* – общий вид склерита сбоку, *б* – увеличенный фрагмент внутреннего слоя склерита, видна слоистость; *в–е* – экз. ПИН, № 5083/5182, уплощенные склериты (sellate): *в* – общий вид обломанного склерита, *з–е* – увеличенные фрагменты наружной поверхности склерита с крупными складками с порами и пористо-фавозитным рисунком; Сибирская платформа, разрез по прав. берегу р. Сухая Тунгуска ниже устья руч. Бечевник; томмотский ярус, костинская свита. Обозначения: *вс* – внутренний слой, *лп* – ложные поры, *нс* – наружный слой, *п* – поры, *пл* – пленка.

Сравнение. Основным отличительным признаком селлятных склеритов описываемого вида от других являются наличие пор на боковых сторонах, слабо выраженные седло и изгиб на соответствующих сторонах склерита, и это в тех случаях, когда изгиб плотно прижат к макушке. У вида *T. zhangwentangi* Qian et Bengtson, 1989 также может наблюдаться плохо развитое или полностью отсутствующее седло (Qian, Bengtson, 1989, фиг. 54В).

Особенность колпачковидных склеритов описываемого вида заключается в отсутствии асимметрии, наличии загнутой нависающей макушки. От типового вида *Tannuolina multifora* Fonin et T. Smirnova, 1967 и от *T. fonini* Esakova in Esakova et Zhegallo, 1996 отличается более уплощенной убывающей стороной. От вида *T. magossana* Skovsted et Clausen, 2014 отличается отсутствием асимметричных митральных склеритов с глубокой полостью и сетчатым рисунком на внутренней убывающей стороне (Skovsted et al., 2014).

З а м е ч а н и я. В изученном материале преобладали селлятные склериты (около 60 экз. целых и частично разрушенных склеритов) и присутствовало крайне мало (один экз. удовлетворительной сохранности) митральных склеритов. В материале А.В. Кучинского с соавт., наоборот, превалировало число выпуклых митральных склеритов (Kouchinsky et al., 2010).

Также в изученном материале был встречен экземпляр обломанного склерита (табл. II, фиг. 1) с раздвоенной макушкой. Сохранившаяся часть склерита с наружной скульптурой в виде волнообразных ребер.

Распространение. Нижний кембрий, томмотский ярус, основание краснопорожской свиты, зона *N. sunnaginicus*, р. Сухариха, Игарка, север Сибирской платформы; томмотский ярус, костинская свита, разрез по правому берегу р. Сухая Тунгуска, Сибирская платформа.

Материал. Около 60 экз. уплощенных склеритов и один экз. выпуклых склеритов, правый берег р. Сухая Тунгуска, ниже устья руч. Бечевник.

Коллекция хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН, № 5083.

Авторы благодарны Р.А. Ракитову за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе Tescan Кабинета приборной аналитики ПИН РАН.

Исследование выполнено в рамках госзадания (Ю.Е. Демиденко) и НИР № FWZZ-2022-0002 (Г.А. Карлова). Никаких дополнительных грантов на проведение данного исследования получено не было.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Есакова Н.В., Жегалло Е.А. Биостратиграфия и фауна нижнего кембрия Монголии. М.: Наука, 1996. 216 с. (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 46).
- Новожилова Н.В., Штайнер М., Коровников И.В., Токарев Д.А. Раннекембрийские томмотииды разреза Харихан (Центрально-Тувинский прогиб) // Палеонтол. журн. 2019. № 6. С. 25–30.
- Фонин В.Д., Смирнова Т.Н. Новая группа проблематических раннекембрийских организмов и некоторые методы их препарирования // Палеонтол. журн. 1967. № 2. С. 15–27.
- Bengtson S. Early skeletal fossils // Neoproterozoic-Cambrian Biological Revolutions / Eds. Lipps J.H., Waggoner B.M. Cambridge: Univ. Press, 2004. P. 67–78 (Paleontol. Soc. Papers. V. 10).
- Kouchinsky A., Bengtson S., Murdock D.J.E. A new tannuolinid problematic from the lower Cambrian of the Sukharikha River in northern Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2010. V. 55. № 2. P. 321–331.
- Qian Yi, Bengtson S. Palaeontology and biostratigraphy of the Early Cambrian Meishucunian Stage in Yunnan Province, South China // Fossils and Strata. 1989. № 24. P. 1–156.
- Skovsted C.B. A silicified tomotioid from the Lower Cambrian of Greenland // Bull. Geosci. 2016. V. 91. № 3. P. 553–559.
- Skovsted C.B., Clausen S., Alvaro J.J., Ponleve D. Tomotioids from the Lower Cambrian (Series 2, Stage 3) of Morocco and the evolution of the tannuolinid scleritome and setigerous shell structures in stem group brachiopods // Palaeontology. 2014. V. 57. Pt 1. P. 171–192.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–4. *Tannuolina pavlovi* Kouchinsky, Bengtson et Murdock, 2010: 1 – экз. ПИН, № 5083/5274: 1a – общий вид обломанного уплощенного склерита с частичными фрагментами наружного складчатого пористого слоя и внутреннего слоя; 1б–1е – увеличенные фрагменты наружной поверхности склерита с крупными порами и мелкопоровым рисунком; 2–4 – уплощенные склериты (sellate): 2 – экз. ПИН, № 5083/5240, передне-боковой вид; 3 – экз. ПИН, № 5083/5274, задне-боковой вид; 4 – экз. ПИН, № 5083/5272, общий вид склерита с фрагментами наружного слоя; Сибирская платформа, разрез по прав. берегу р. Сухая Тунгуска, ниже устья руч. Бечевник; томмотский ярус, костинская свита. Обозначения: лп – ложные поры, п – поры, пл – пленка.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1, 2. *Tannuolina pavlovi* Kouchinsky, Bengtson et Murdock, 2010: 1 – экз. ПИН, № 5083/5187: 1а – общий вид обломанного уплощенного склерита; видна наружная поверхность с волнообразными ребрами; верхняя часть склерита (макушка) обломана по горизонтальной септе, на поверхности которой видны остатки от пористой сросшейся двойной макушки склерита; 1б, 1в – увеличенные фрагменты фиг. 1а, вид сверху обломанного по септе склерита со сросшейся двойной макушкой, на которой видны фрагменты складчатого пористого слоя; 1г – увеличенный фрагмент наружной поверхности склерита с выпуклыми волнообразными ребрами; 2 – экз. ПИН, № 5083/5121: 2а – общий вид уплощенного склерита; 2б, 2в – увеличенные фрагменты наружной поверхности склерита с выпуклыми волнообразными ребрами; Сибирская платформа, разрез по прав. берегу р. Сухая Тунгуска; томмотский ярус, костинская свита.

New Data on the Microstructure of *Tannuolina* (Cambrian Zooproblematics)

Yu. E. Demidenko¹, G. A. Karlova², D. A. Komlev³

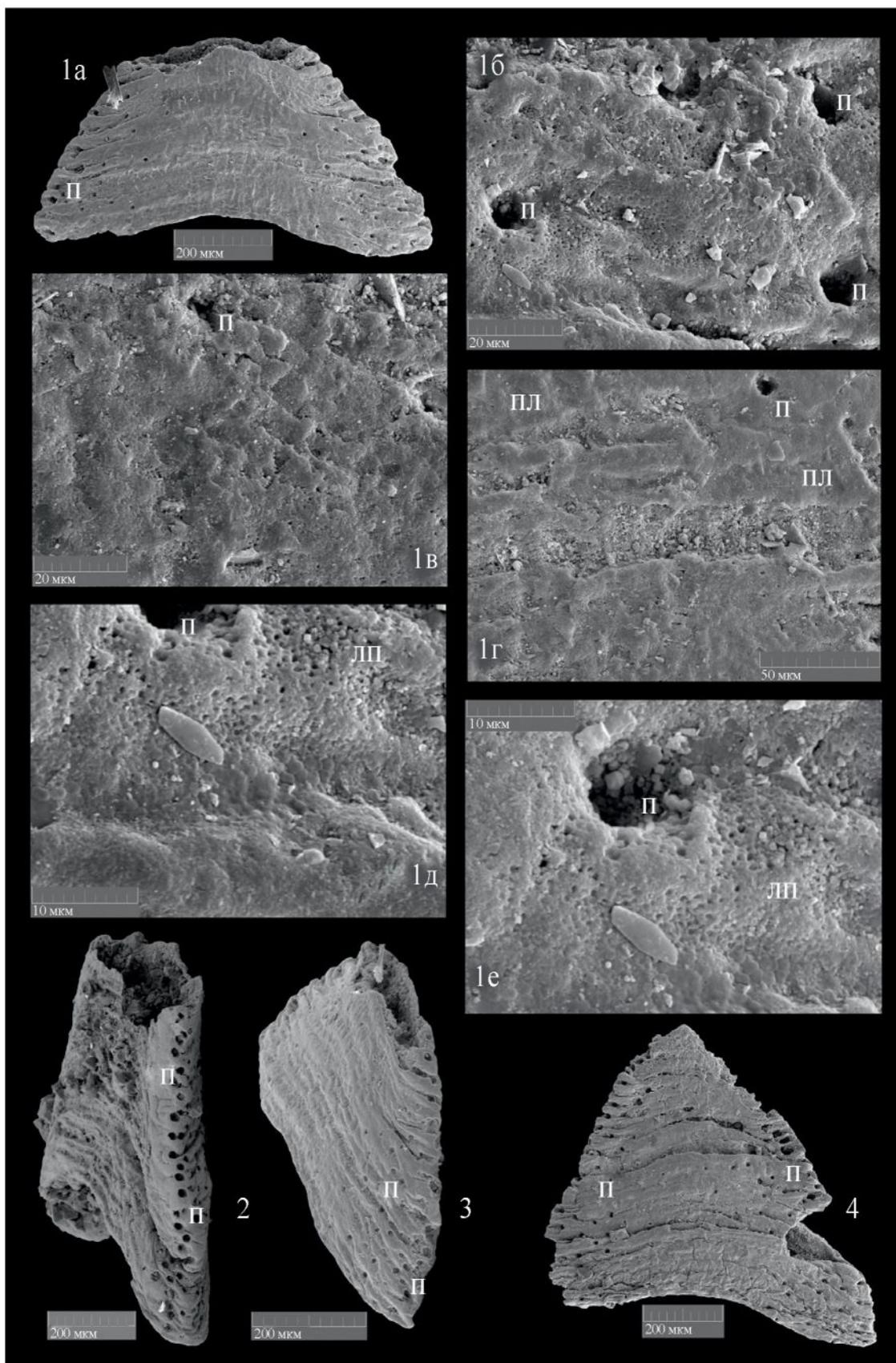
¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

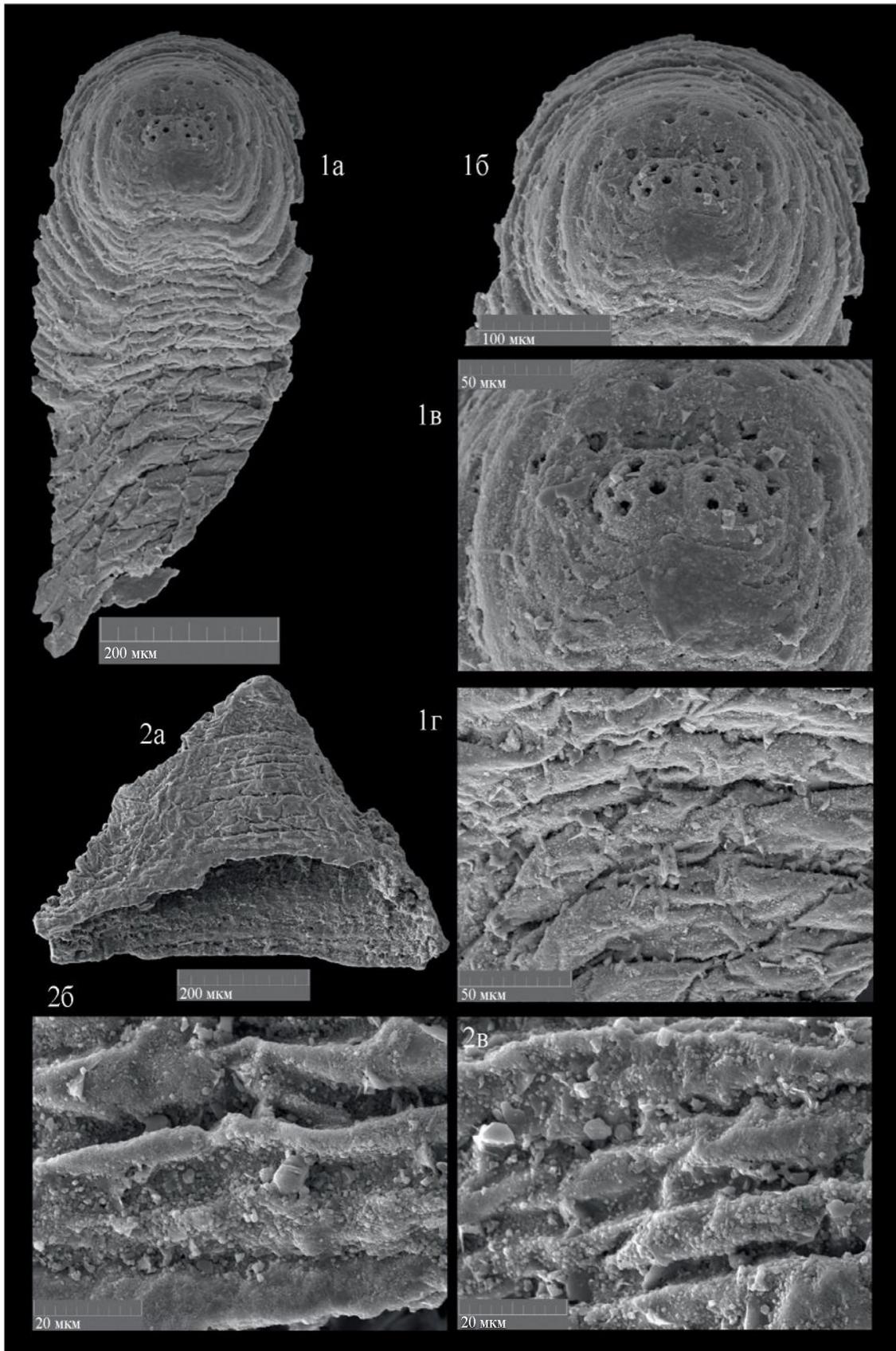
²*Institute of Petroleum Geology and Geophysics named after A.A. Trofimuk, SB RAS,
Novosibirsk, 630090 Russia*

³*Novosibirsk Branch of FSBI VNIGNI, Novosibirsk, 630007 Russia*

A morphological study of phosphate sclerites *Tannuolina pavlovi* Kouchinsky, Bengtson et Murdock, 2010 from the Kostinskaya Formation section of the Siberian Platform (right bank of the Sukhaya Tunguska River) was carried out. The microstructure of the studied sclerites, the wall of which has a two-layer structure, has been described for the first time.

Keywords: Cambrian, Kostinskaya Formation, sclerites, microstructure, morphology, Siberia, tomotiids, *Tannuolina*





УДК 563.016

НОВЫЙ ВИД СФИНКТОЗОА (PORIFERA) PARADENINGERIA MAGNA SP. NOV. ИЗ НАХОДКИНСКОГО РИФА (ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ)

© 2024 г. Е. Н. Малышева*

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: rumbum@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.10.2023 г.

После доработки 22.11.2023 г.

Принята к публикации 22.11.2023 г.

Приводится описание нового вида сфинктозоа *Paradeningeria magna* sp. nov. из пермской органогенной постройки Находкинский риф из Южного Приморья.

Ключевые слова: сфинктозоа, пермь, Южное Приморье

DOI: 10.31857/S0031031X24030024 EDN: EPWWSF

ВВЕДЕНИЕ

Сфинктозоа – ископаемые морские организмы, относимые [за исключением вида *Vaceletia crypta* (Vacelet, 1977)] к низшим многоклеточным и состоящие из надстраивающихся (редко – изолированных) сегментоподобных камер с пережимами, заполненных скелетной структурой различного типа и сообщающихся между собой с помощью осевых каналов и остиумов (Steinmann, 1882; Бойко и др., 1991; Senowbari-Daryan, Garcia-Belido, 2002). По Б. Сеновбар-Дариану и К. Ригби, они представляют собой полифилетическую группу гиперкальцифицированных губок (Senowbari-Daryan, Rigby, 2011). Размеры ветвей сфинктозоа могут быть от нескольких мм до нескольких десятков см. При жизни они участвовали в структуре органогенных построек, в которых сохранились в большинстве случаев в прижизненном положении. Находки сфинктозоа известны из интервала от кембрия до палеогена, максимальное таксономическое разнообразие приходится на пермский и триасовый периоды (Senowbari-Daryan, Garcia-Belido, 2002). Опубликованы материалы о современных представителях этой группы *Vaceletia crypta* (Vacelet, 1977).

В настоящее время в мире известен 151 род сфинктозоа, принадлежащий 32 семействам (Senowbari-Daryan, Rigby, 2011), из которых в Южном Приморье среди пермских

представителей обнаружено 40 видов, принадлежащих 21 роду из восьми семейств (Бойко и др., 1991; Малышева, 2019а).

Летом 2019 г. автором были проведены исследовательские работы в Южном Приморье (Находкинский риф) (рис. 1), в ходе которых установлено несколько новых местонахождений и отобраны образцы с фауной. Изучение отобранного материала и проведение дополнительных исследований позволило выделить новый вид *Paradeningeria magna* sp. nov. По палеонтологическим данным (аммоноидеи, конодонты, кораллы, фузулиниды и мелкие фораминиферы, двустворчатые моллюски и др.), возраст известняков Находкинского рифа установлен как кепитенский–ранневучапинский [отвечает верхней части мидийского регионаруса стратиграфической шкалы области Тетис и северодвинскому ярусу татарского отдела Общей стратиграфической шкалы (Постановления..., 2006)] (Котляр и др., 1987; Kotlyar et al., 1992; Захаров и др., 2001).

В составе рода *Paradeningeria* в настоящее время опубликовано описание семи видов: *P. martaensis* Belyaeva, 1991; *P. alpina* Senowbari-Daryan et Schäfer, 1979; *P. gruberensis* Senowbari-Daryan et Schäfer, 1979; *P. weyli* Senowbari-Daryan et Schäfer, 1979; *P. minor* Senowbari-Daryan, 2005; *P. fungiformis* Senowbari-Daryan et al., 2015 и *P. gosaukammensis* Senowbari-Daryan, 2009

(Бойко и др., 1991; Senowbari-Daryan, 2005, 2009; Senowbari-Daryan et al., 2015). За исключением одного вида *P. martaensis* из пермских отложений Крыма, все остальные виды известны из триасовых отложений Австрии, Италии и России (Бойко и др., 1991; Senowbari-Daryan, Schäfer, 1979; Senowbari-Daryan, 2009; Senowbari-Daryan et al., 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужила собранная коллекция образцов из органогенных известняков Находкинского рифа.

Строение фоссилий традиционно рассматривалось в поперечных—продольных шлифах, которые были изготовлены в Дальневосточном геологическом ин-те ДВО РАН (ДВГИ ДВО РАН), в мастерской по пробоподготовке и разделению минералов; автор использовала микроскоп МБС-10. Фотографии выполнены аппаратом Sony Cyber-shot DSC-N55 и видеоокуляром TourCam UCМOS 10 MP. Изученный материал хранится в ДВГИ ДВО РАН, колл. № 6.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИССЛЕДУЕМОГО РАЙОНА

Находкинский риф расположен вблизи г. Находка в Приморье (рис. 1). Органогенный массив имеет в рельефе форму куполовидной возвышенности и простирается примерно на 150 м

в длину и 40 м в ширину (Беляева, Тащи, 1996). В связи с ежедневной разработкой карьера в настоящее время от массива осталась примерно половина. Основной органический состав рифа — сфинктозоа, кораллы, фораминиферы, криноидеи, водоросли. В небольшом количестве присутствуют двустворчатые моллюски, аммоноидеи, гониатиды, мшанки. Следует отметить, что основными каркасостроителями были сфинктозоа совместно с криноидеями, встречающиеся на всем протяжении рифа. Особенно много их в составе ядра рифа (в верхней части массива), где они образуют крупные ветвистые колонии. В нижней части массива сфинктозоа также часты (Малышева, 2019а, б).

В строении Находкинского рифа выделяются несколько стадий рифообразования (банки, биострома, биогерма, рифа) (Беляева, Тащи, 1996; Малышева, 2019а, б). Фации банки сформированы раковинами брахиопод, двустворчатых моллюсков, мелких фораминифер и крупных фузулинид. Фации биостромов и биогермов сложены криноидеями, мшанками, водорослями, сфинктозоа, кораллами с присутствием брахиопод, двустворчатых моллюсков. Фации ядра рифа сложены всеми вышеперечисленными организмами, но здесь их состав достигает максимального разнообразия. В зарифовой фации, сложенной темно-серыми до черных пелитоморфными известняками, присутствуют молодые формы сфинктозоа и водоросли. Фации склона сложены обломочными известняками с криноидеями, сфинктозоа, губками, мшанками, гидроидными. Фоссилии из данного местонахождения были изучены Г.В. Котляр с соавт., Ю.Д. Захаровым с соавт., Г.В. Беляевой и др. (Захаров, Павлов, 1986а, б; Мовшович, 1986; Котляр и др., 1987; Бойко и др., 1991; Захаров, Сокарев, 1991; Belyaeva, 1992; Kotlyar et al., 1992; Захаров и др., 2001).

В стратиграфии Находкинского рифа выделены следующие аммонитовые зоны (снизу вверх) (Захаров, Павлов, 1986а, б):

- (1) *Stacheoceras orientale*, соответствующая кепитенскому ярусу МСШ;
- (2) *Xenodiscus subcarbonarius*, соответствующая вучапинскому ярусу МСШ.

Описываемый в работе вид *Paradeningeria magna* sp. nov. обнаружен на уровне *Stacheoceras orientale*.

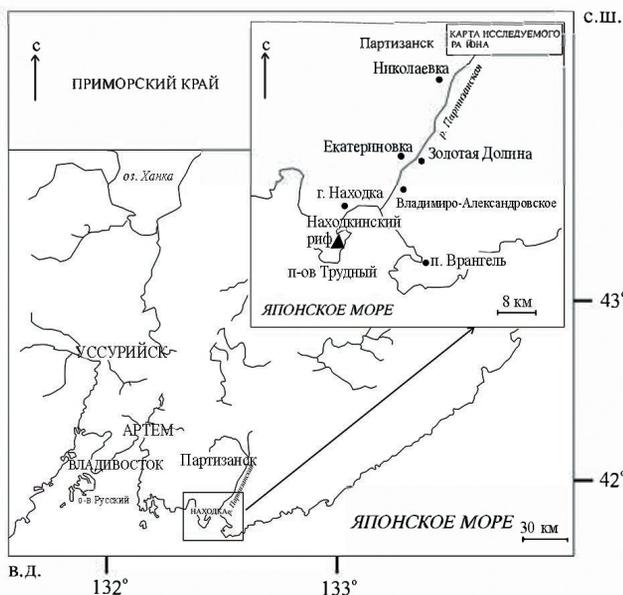


Рис 1. Схема расположения Находкинского рифа в Южном Приморье (по: Малышева, 2019б, с дополнениями).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

При описании использовались современные представления по систематике группы (Senowbari-Daryan, Rigby, 2011).

ТИП PORIFERA

КЛАСС DEMOSPONGEA

ОТРЯД VACELETIDA

ПОДОТРЯД PORATA

СЕМЕЙСТВО SOLENOLMIIDAE ENGESER, 1986

= Deningeriidae Boiko (Бойко и др., 1991, с. 119).

ПОДСЕМЕЙСТВО SOLENOLMIINAE ENGESER, 1986

Под *Paradeningeria Senowbari-Daryan et Schäfer, 1979*

Paradeningeria magna Malysheva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–3

Название вида от *magnus lat.* — крупный.

Голотип — ДВГИ, № 6/26; Южное Приморье, Находкинский риф, обр. № 6; средняя пермь, кепитенский ярус, зона *Stacheoceras orientale*.

Описание. Фрагменты крупных катенулатных ветвей. Максимальное наблюдаемое число камер — шесть. Камеры соединены цепочно впритык. Максимальная наблюдаемая длина фрагментов ветвей до 32 мм. Поверхность ветвей неровная, волнистая за счет выпуклых с боков камер. Диаметр ветви у крупного образца от 6 мм увеличивается до 10.5 мм в месте прохождения центрального канала ретросифонатного типа, который ограничивается двумя—тремя камерами. У мелкого образца диаметр ветки 4 мм. Камеры с четкими толстыми стенками, соединяются впритык, пережимы между ними четкие. В местах соединения камеры немного сплюснены, из-за чего потолочки становятся плоскими, а сами камеры имеют бочонкообразную форму. Высота камер до 6.5 мм. Стенки камер массивные и толстые. Их толщина от 0.5–1 мм на наружной поверхности до 0.8 мм в местах соединения камер. Местами присутствуют следы

перекристаллизации, из-за чего стенки кажутся немного толще. Центральный канал наблюдался не во всех камерах, но там где виден, он составляет примерно 1/3 диаметра камеры. Его максимальная ширина 2.3 мм. Стенки центрального канала неровные, с впадинами и выпуклостями. Толщина стенок канала от 0.4 до 0.8 мм, в зависимости от размера ветви. В полости канала встречаются очень тонкие везикулы, толщиной до 0.08 мм. Стенки камер пронизаны мелкими порами округлой формы, диаметром до 0.2 мм. Полости камер заполнены тонкой рыхлой ретикулярной заполняющей структурой. Толщина скелетных элементов этой структуры 0.25–0.4 мм. На некоторых камерах видны на наружной стенке горизонтальные отростки в виде шипов треугольной формы. Длина этих выростов 1–1.5 мм.

Размеры. В табл. 1 представлены размеры двух хорошо сохранившихся экземпляров.

Сравнение. Известен только один пермский вид *P. martaensis Belyaeva, 1991* из карбонатных отложений Крыма. *P. magna sp. nov.* отличается от него преимущественно цепочечным соединением камер и впритык (у последней наблюдалось как цепочечное, так и гломератное соединение, а также с небольшим обхватом), более широким центральным каналом, более тонкими элементами ретикулярной структуры, более массивными и толстыми стенками камер.

От триасовых видов отличается более крупными размерами (высота камер триасовых видов до 4 мм и диаметр до 5 мм) и толстыми выраженными стенками центрального канала и камер (у триасовых видов толщина стенок до 0.3 мм).

Материал. Четыре экз. из Находкинского рифа.

* * *

Автор выражает благодарность и признательность анонимным рецензентам за уделенное внимание и ценные советы и замечания.

Таблица 1. Числовые характеристики *Paradeningeria magna sp. nov.* Обозначения: Вк — Высота камер; Дв — Диаметр ветви; Длв — длина ветви; Дп — диаметр пор; Дцк — диаметр центрального канала; Дш — длина шипов; Тс — толщина стенки: нс — наружная стенка, ск — в местах соединения камер, ок — осевого канала; Тэ — толщина элементов ткани

№ экз.	Длв (мм)	Вк (мм)	Дп (мм)	Дш (мм)	Тэ (мм)	Тс (мм)			Дцк (мм)	Дв (мм)
						нс	ск	ок		
6/26, голотип	32	5.2–6.5	0.2	1–1.5	0.25–0.4	0.5–1	0.7–0.8	0.5–0.8	2.3	6–10.5
6/27, паратип	—	—	0.1	—	0.1–0.25	0.5	—	0.4	2	6

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась в рамках темы НИР ДВГИ ДВО РАН (№ 0270-2016-0001). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева Г.В., Тащи С.М. Органогенные постройки верхней перми Приморья // Тихоокеанск. геол. 1996. Т. 15. № 3. С. 50–57.

Бойко Э.В., Беляева Г.В., Журавлева И.Т. Сфинктозоа фанерозоя территории СССР. М.: Наука, 1991. 224 с.

Захаров Ю.Д., Борискина Н.Г., Попов А.М. Реконструкция условий палеозоя и мезозоя по изотопным данным (на примере севера Евразии). Владивосток: Дальнаука, 2001. 112 с.

Захаров Ю.Д., Павлов А.М. Первая находка араксocerатид в перми восточной части СССР // Пермо-триасовые события в развитии органического мира Северо-Восточной Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986а. С. 74–85.

Захаров Ю.Д., Павлов А.М. Пермские цефалоподы Приморья и проблема зонального расчленения перми Тетической области // Корреляция пермо-триасовых отложений Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986б. С. 5–32.

Захаров Ю.Д., Сокарев А.Н. Биостратиграфия и палеомагнетизм перми и триаса Евразии. М.: Наука, 1991. 135 с.

Котляр Г.В., Вукс Г.П., Кропачева Г.С., Кушнар Л.В. Находкинский риф и место людянзинского горизонта Южного Приморья в ярусной шкале пермских отложений Тетической области // Проблемы перми и триаса Востока СССР. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 43–63.

Малышева Е.Н. Сравнительная характеристика комплексов сфинктозоа, обнаруженных в органогенных постройках Находкинского рифа и горы Брат (Южное Приморье) // Вестн. ДВО РАН. 2019а. № 4 (206). С. 120–128.

Малышева Е.Н. Сфинктозоа из Находкинского рифа (Южное Приморье, Россия) и рифа Ленгву

(провинция Чжэцзян, Юго-Восточный Китай) // Вестн. КРАУНЦ. Науки о земле. 2019б. Вып. 42. № 2. С. 98–110.

Мовшович Е.В. Пермские конодонты СССР и проблемы корреляции перми Лавразии // Корреляция пермо-триасовых отложений востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 33–49.

Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36 / Ред. Жамойда А.И. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 64 с.

Belyaeva G.V. Sphinctozoans of Primorye // International field conference on Permian-Triassic biostratigraphy and tectonics in Vladivostok “Late Paleozoic and Early Mesozoic Circum-Pacific Bio Geological Events”. Thesis of reports. Vladivostok, 1992. P. 145–150.

Kotlyar G.V., Belyaeva G.V., Kiseleva A.V. et al. Nachodka reef // A field guide to the Late Paleozoic and Early Mesozoic Circum-Pacific bio- and geological events. Vladivostok: FEB RAS, 1992. P. 59–62.

Senowbari-Daryan B. Hypercalcified sphinctozoan sponges from Upper Triassic (Norian-Rhaetian) reefs of the Nayband Formation (Central and Northeast Iran) // Jb. Geol. Bundesanst. 2005. Bd 145. H. 2. P. 171–277.

Senowbari-Daryan B. Coralline Schwämme aus dem norisch-rhätischen Dachstein-Riff des Gosaukammes (Nördliche Kalkalpen, Österreich) // Jb. Geol. Bundesanst. 2009. Bd 149. S. 111–166.

Senowbari-Daryan B., Di Stefano P., Abate B. Hypercalcified sponges from the Upper Triassic (Norian-Rhaetian) reefs of Sicily // Qauderni del Museo Geol. G.G. Gemmellaro. 2015. V. 10. P. 1–300.

Senowbari-Daryan B., Garcia-Belido D. Fossil “Sphinctozoa”: Chambered sponges (Polythyletic) // Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges / Eds. Hooper J.N.A., Van Soest R.W.M., Willenz P. N.Y.: Springer, 2002. P. 1510–1534.

Senowbari-Daryan B., Rigby J.K. Sphinctozoan and inozoan hypercalcified sponges: An overview // Treatise Online 28. 2011. Pt E. Vol. 4. Chapter 7. P. 1–90.

Senowbari-Daryan B., Schäfer P. Distributionl patterns of calcareous reef: structures of the Northern Calcareous Alps (Salzburg) // Bull. Cent. rech. explor. prod. Elf-Aquitaine. 1979. V. 3. № 2. P. 811–1320.

Steinmann G. Pharetronen-Studien // N. Jb. Miner. Geol. Paläontol. Stuttgart. 1882. № 2. P. 139–191.

Vacelet J. Une nouvelle relique de Secondaire: un représentant actuel des Eponges fossiles Sphinctozoaires // C.R. Acad. Sci. D. 1977. V. 285. P. 509–511.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–3. *Paradeningeria magna* sp. nov.: 1, 2 – голотип ДВГИ, № 6/26: 1 – продольный срез, фрагмент ветви; 2 – фрагмент боковой стенки камеры; 3 – экз. ДВГИ, № 6/27, поперечный срез, фрагмент ветви; Южное Приморье, Находкинский риф; средняя пермь, кепитенский ярус, зона *Stacheoceras orientale*. Стрелками показаны: *a* – фораминиферы, *b* – членики криноидей, *в* – фрагменты мшанок.

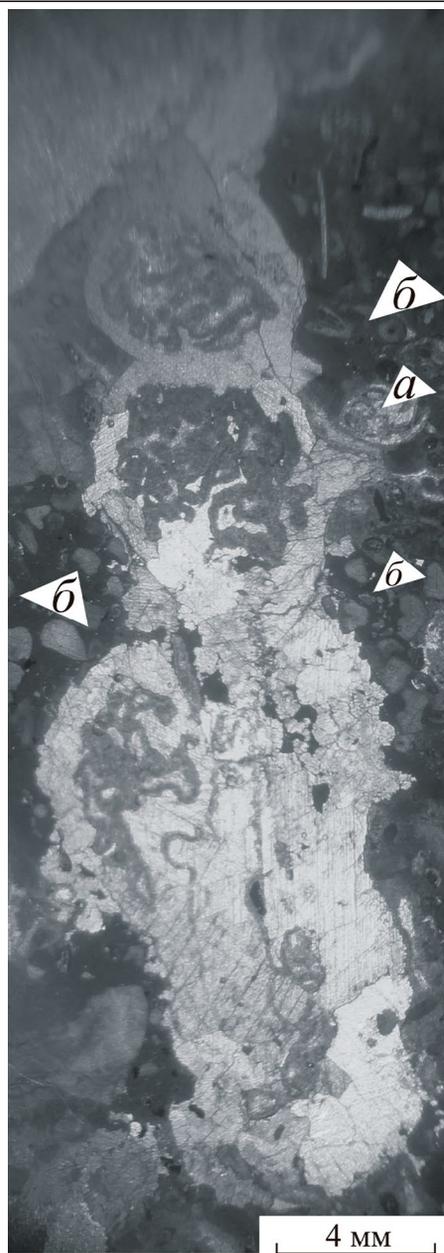
**A New Species of Sphinctozoa (Porifera) *Paradeningeria magna* sp. nov.
from Nakhodkinskij Reef (Southern Primorye)**

E. N. Malysheva

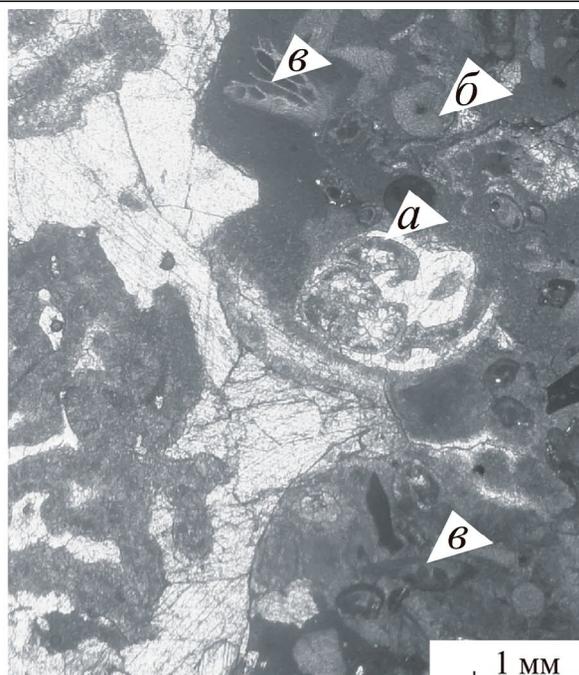
*Federal State Budget Institution of Science Far East Geological Institute,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690002 Russia*

A new species of sphinctozoa *Paradeningeria magna* sp. nov. is described from the Permian organogenic construction Nakhodkinskij Reef from Southern Primorye.

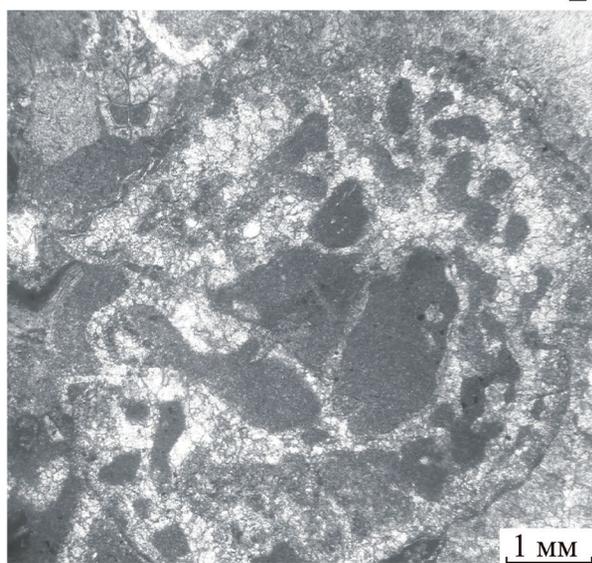
Keywords: sphinctozoa, Permian, Southern Primorye



1



2



3

УДК 564.311.5:551.736.1(470.57)

НОВЫЙ ВИД РОДА LEKISKOCHITON (MOLLUSCA, POLYPLACOPHORA) ИЗ НИЖНЕПЕРМСКИХ РИФОГЕННЫХ ИЗВЕСТНЯКОВ ШАХТАУ (ЮЖНОЕ ПРЕДУРАЛЬЕ)

© 2024 г. А. В. Мазаев*

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

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

Поступила в редакцию 23.10.2023 г.

После доработки 06.12.2023 г.

Принята к публикации 07.12.2023 г.

Древний обитатель раннепермского рифа Шахтау, хитон из отряда *Lepidopleuridae*, описан как *Lekiskochiton crassus* sp. nov. Это один из немногих видов палеозойских хитонов, описанных в России, и первый из Предуралья. Новый вид представлен хвостовым и четырьмя промежуточными щитками одной очень крупной особи, обнаруженной в рифогенных карбонатах ассельского яруса. Другие разрозненные щитки были найдены в том же рифогенном массиве в сакмарском ярусе. Все они сохранились в виде отпечатков. Форма щитков частично реконструирована. Впервые показаны морфологические различия промежуточных щитков одной особи этого рода. *L. crassus* sp. nov. — это второй вид рода *Lekiskochiton*, который ранее достоверно был известен только по типовому виду из средней перми Техаса. Находка нового вида увеличивает интервал существования рода примерно на 19 млн лет. В комплексе полиплакофор Шахтау, кроме рода *Lekiskochiton*, предварительно определены такие роды, как *Gryphochiton*, *Ochmazochiton*, и *Pterochiton*, что свидетельствует о биогеографических связях раннепермского Уральского пролива с морскими бассейнами Северной Америки.

Ключевые слова: Polyplacophora, род *Lekiskochiton*, нижняя пермь, Южное Предуралье

DOI: 10.31857/S0031031X24030035 EDN: EPPURR

Данных о палеозойских полиплакофорах России ничтожно мало, они исчерпываются всего двумя таксонами. Э. Эйхвальд (Eichwald, 1860) определил один экземпляр из нижнего карбона Боровичей (Ленинградская обл.) как *Helminthochiton priscus* (Münster, 1839). Второй таксон — *Pterochiton klasmensis* Barskov et Morozov, 1996 — был описан из верхнего карбона Подмосковского бассейна (Барсков, Морозов, 1996). В то же время контрольный список палеозойских полиплакофор, составленный А. Смитом и Р. Хором (Smith, Hoare, 1987), включает в себя 74 таксона для интервала кембрий–девон и 73 таксона — для интервала миссисипий–пермь. В настоящее время число таксонов позднепалеозойского интервала заметно увеличилось, благодаря многочисленным исследованиям, проведенным Хором и его соавторами.

В предлагаемой статье описан новый вид полиплакофор — *Lekiskochiton crassus* sp. nov. Изученный материал представляет незначительную часть коллекции полиплакофор, которая была собрана

автором в Предуралье в раннепермском рифогенном массиве Шахтау (Башкортостан, примерно 13 км восточнее г. Стерлитамак, пограничные отложения ассель/сакмара). Комплекс полиплакофор Шахтау отличается высоким разнообразием и включает в себя множество видов, принадлежащих таким родам, как *Lekiskochiton* Hoare et Smith, 1984, *Gryphochiton* Gray, 1847, *Ochmazochiton* Hoare et Smith, 1984, *Pterochiton* (Carpenter MS) Dall, 1882 и каких-то еще не описанных таксонов, рангом выше вида. В целом комплекс полиплакофор, обнаруженный в Шахтау, свидетельствует о биогеографических связях с ранне- и среднепермскими бассейнами Северной Америки.

Ранее род *Lekiskochiton* был известен по единственному виду — *L. fornicis* Hoare et Smith, 1984 из средней перми Техаса. Хор (Hoare, Smith, 1984, с. 95) включил в состав этого рода еще один вид из карбона Англии — *Chiton? cordastus* Kirkby, 1859. Этот вид известен только по промежуточным щиткам и, возможно, одному головному щитку (Kirkby, 1859; Kirkby, Young, 1867,

табл. 16, фиг. 10). Однако из-за отсутствия хвостового щитка и высокой степени морфологического сходства промежуточных щитков многих родов родовая принадлежность вида Дж. Киркби не может быть точно определена. Описанный здесь вид является вторым и самым крупным представителем этого рода. Впервые для рода *Lekiskochiton* показано закономерное изменение морфологии промежуточных щитков в зависимости от их положения (номера).

В работе используется терминология, принятая Э. Швабе (Schwabe, 2010).

Материал хранится в отделе научной организации фондов Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН, колл. № 5538.

МАТЕРИАЛ

Распространение ориктоценозов, богатых остатками бентосной фауны, в рифе Шахтау имеет пятнистый характер, и они относительно редки (Mazaev, 2019). Массовые сборы окаменелостей в этом рифогенном массиве были сделаны благодаря двум факторам: интенсивной промышленной разработке рифа, вскрывшей не менее четырех км уступов (суммарная длина трех уступов), а также за счет длительности проведения исследований. За все время полевых работ с 2015 г. по 2023 г. в карьере Шахтау было обнаружено 17 местонахождений, из которых были отобраны отпечатки и раковины бентосных моллюсков.

Первые экземпляры хитонов были обнаружены в местонахождении № 5538/7. Это местонахождение находилось в ю.-з. части карьера на втором уступе (140–155 м), примерно между разведочными скважинами №№ 6–67 (Mazaev, 2019, рис. 7). По данным геологических профилей местонахождение датируется ассельским ярусом (Mazaev, 2019, рис. 11). Указанный возраст также подтверждается находками крупных швагерин. В соответствии с предложенным ранее фациальным зонированием, известняки этого местонахождения входят в состав шамовелло-кораллово-фузулиновой фации (Королюк, 1985, с. 82). Известняки от светло-бежевых до темно-коричневых, очень крепкие, неслоистые, массивные, крупноблочные, мелко-среднезернистые, содержат огромное количество пустот от выщелоченных биокластов от 0.5 мм до нескольких см в диаметре. Пустоты расположены хаотически. Поверхность пустот покрыта корками кальцита разной толщины и довольно часто твердыми пленками окисленных нефтяных продуктов. Спорадически встречаются

скопления отпечатков раковин гастропод, двустворок, большое количество брахиопод и скелетов мшанок, одиночные и мелкие колонии кораллов, иногда пустоты от наutilusов; массово встречаются мелкие и крупные фузулиниды. Отсутствие слоистости и хаотическое положение биокластов указывают на высокую степень биотурбации осадка.

В 2017 г. в этом местонахождении был взят блок, из которого в лаборатории были отделены камнерезным станком отпечатки гастропод, многие из которых позднее стали типовыми экземплярами и оригиналами (Mazaev, 2019). Во время извлечения одного из таких экземпляров было обнаружено три отпечатка промежуточных щитков описанного здесь вида. Один из них был поврежден камнерезным станком. Отпечатки щитков расположены в известняке друг над другом: два из них с небольшим смещением, а третий отпечаток развернут в противоположном направлении (рис. 1, б, в). В этом же блоке было найдено еще два щитка, один из которых хвостовой. Совместное нахождение щитков (с учетом редкости таких находок), их одинаковый размерный класс (необычно крупный размер) дают все основания полагать, что все они принадлежали одному животному.

Другие четыре щитка нового вида, также в виде отпечатков, были обнаружены в 2021 г. в местонахождении № 5538/10. Все они принадлежали разным животным. В этом местонахождении вскрыты известняки стерлитамакского горизонта сакмарского яруса, которые в соответствии с фациальным зонированием Шахтау относятся к фации палеоаплизиновых биогермов (Королюк, 1983, с. 92). Описание и уточненное положение этого местонахождения приведены в одной из недавних работ (Бяков, Мазаев, 2023), где номер местонахождения указан с префиксом 5876 (номер коллекции пермских двустворок ПИН РАН).

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ

Экземпляры описанного вида представлены отпечатками в известняке (рис. 1–6). На некоторых из них наблюдается биоморфоза кальцита по тегментуму, при этом артикуламентум всегда полностью растворен. Тегментум замещен либо целиком (рис. 6), либо фрагментарно (рис. 3, б⁶–б⁹, центральная часть югальной области).

Экземпляры из местонахождения № 5538/7 были изучены с помощью микротомографа Neoscan с использованием программы STvox64. Изображения получены путем инвертирования.



Результаты томографии голотипа и экз. ПИН, № 5538/7-292 оказались непригодными для исследований, поскольку поверхности отпечатков частично или полностью были покрыты корками кристаллов кальцита, имеющих ту же плотность, что и вмещающий известняк. Результаты томографии паратипа ПИН, № 5538/7-293 оказались более успешными, однако поверхности отпечатков щитков в этом экземпляре, хоть и в меньшей мере, но также были частично покрыты корками кристаллов кальцита. Поэтому тонкие детали щитков на томографии наблюдаются только частично или не наблюдаются вовсе, сливаясь с объемом вмещающей породы. Так, на двух щитках периферия заднего края и латеральных краев отсутствует или просматривается частично (рис. 1, a^9, a^{11} ; 2, a^{12}, a^{13}); на третьем щитке, поврежденном камнерезным станком, не просматривается передний край югальной области (рис. 3, a^5).

После того, как были получены результаты томографии, поверхности отпечатков голотипа и экз. ПИН, № 5538/7-292 были подготовлены для снятия слепков из латекса. Микритизированный известняк этого блока содержит огромное количество мелких и крупных пустот от выщелоченных биокластов, а также пересекается многочисленными микротрещинами. Поэтому много фрагментов на отпечатках было утрачено уже в тот момент, когда образец раскалывался молотком до обнаружения самих отпечатков. Микритизированные известняки Шахтау обычно раскалываются с образованием раковистого излома, идущего в непредсказуемом направлении. Поверхности излома известняка и сложно искривленной периферии щитков хитонов, как правило, не совпадают. Отпечатки дорсальной и вентральной поверхностей щитка, пригодные для дальнейшего снятия слепков, были получены в результате отламывания кусочков от одной части образца и подклеивания к противоположной части. Отламывание и соединение кусочков осуществлялись под биноклем с использованием тонкого алмазного диска и пневматического инструмента, а также клея на основе цианоакрилатов. Полости от утраченных фрагментов, при необходимости,

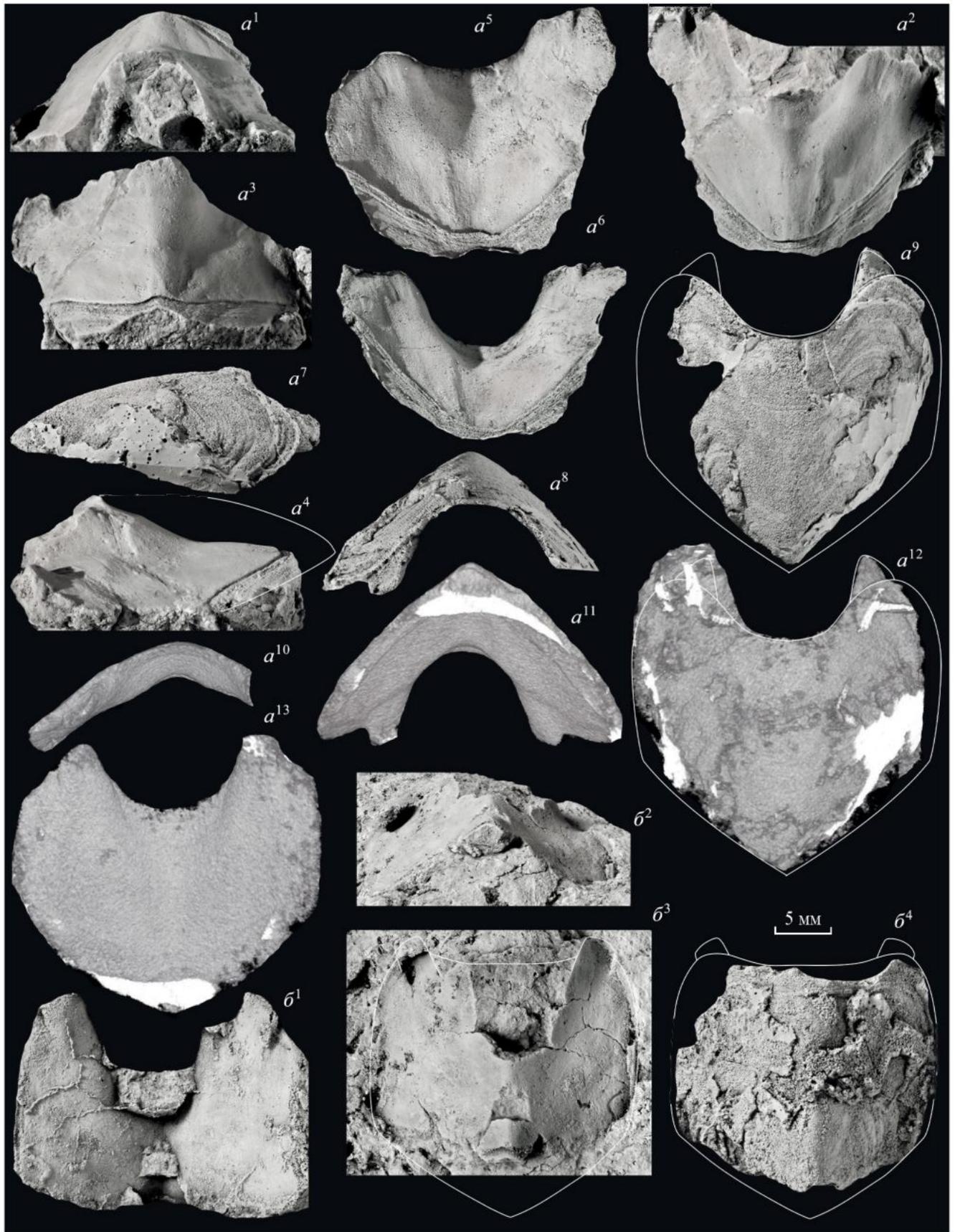
заполнялись под биноклем содой и заливались клеем. После склейки отпечатков вентральной и дорсальной сторон щитков они были зачищены под биноклем от корок кристаллов кальцита с использованием игл от шприца. Острие иглы довольно мягкое и быстро тупится, однако ее косой срез может быть успешно использован как микроскопический нож или шпатель.

Слепки изготавливались из стоматологического латекса средней вязкости. Пигментация латекса осуществлялась путем добавления сажи до достижения черного цвета. Последующее нанесение хлористого аммония на поверхность слепка дает превосходный результат в виде резкого увеличения контраста тонких деталей. Наилучший эффект достигается при опылении тонким слоем, когда экземпляр становится светло-серым. Для равномерного нанесения хлористого аммония использовалась стеклянная колба с отверстием и аквариумный компрессор. Изображения экземпляров были сделаны с помощью фотоаппарата Nikon Z6, объектив Nikon 60mm f/2.8G ED AF-S Micro-Nikkor, и программного обеспечения Helicon Ltd ©.

В результате описанных манипуляций были получены вполне удовлетворительные изображения отпечатков из изготовленных латексовых слепков двух щитков (рис. 2, б; 3, б).

Паратип ПИН, № 5538/7-293, содержащий отпечатки трех щитков, также был разобран по трещинам, а поверхности отпечатков были зачищены от корок кристаллов кальцита. Фрагменты были склеены не полностью, с учетом возможности снятия слепков из латекса. К сожалению, после того, как этот экземпляр был "раскрыт" с помощью шпателя по трещинам, часть его фрагментов была утрачена, поскольку они состояли из тончайших, около 0.5 мм, кусочков крепкого, но очень хрупкого (подобно стеклу) известняка. В результате были получены фотографии щитков и самих отпечатков, которые, с одной стороны, имеют меньшую площадь (либо из-за утраченных частей, либо из-за невозможности извлечь из узкой полости слепок целиком), однако, с другой стороны, они

←
Рис. 1. *Lekiskochiton crassus* sp. nov., паратип ПИН, № 5538/7-293, ×2.5, тонкими линиями показаны реконструированные очертания щитков: а – щиток IV: a^1 – a^4 – латексовый слепок дорсальной поверхности: a^1 – наклонный вид спереди, a^2 – вид сзади, a^3 – вид справа, a^4 – вид сверху; a^5, a^6 – отпечаток вентральной поверхности: a^5 – вид сверху, a^6 – вид справа (реконструировано с использованием фиг. a^3); a^7, a^8 – латексовый слепок вентральной поверхности: вид снизу, вид спереди; a^9 – a^{11} – томография: a^9 – вид с дорсальной стороны, a^{10} – вид спереди, a^{11} – вид с вентральной стороны; б – один из фрагментов, видны отпечатки вентральных поверхностей щитков IV, V и VI (для демонстрации положения щитка V, вентральная поверхность щитка IV показана фрагментарно); в – фрагмент томографии паратипа ПИН, № 5538/7-293, изображение инвертировано; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/7; ассельский ярус. Шкала 5 мм.



демонстрируют скульптурные элементы, неразличимые на томографии. Для того, чтобы получить представление об истинной форме каждого щитка, в программах CorelDRAW и Photoshop были выполнены рисунки со всех полученных изображений и сопоставлены в едином масштабе. Линии обвода контуров щитков, показанные на всех рисунках, являются усредненным результатом таких сопоставлений. В качестве “маркерных точек” использовались такие параметры как *половина ширины щитка, половина расстояния между апофизами*. Из-за изогнутой ногтевидной формы такой параметр, как длина щитка (тегментума), не использовался. Это связано с тем, что даже при незначительном повороте в саггитальной плоскости проекция высоты будет изменяться. В то же время, найти общую “константу” для положения щитков “вид сверху” или “вид снизу” не представляется возможным. При построении линий обвода контура щитков учитывались также формы линий роста, строение заднего края и строение латеральных краев на целых отпечатках щитков из местонахождения № 5538/10 (рис. 4, 6).

Система класса Polyplacophora дана по Б.И. Сиренко (Sirenko, 2006).

КЛАСС POLYPLACOPHORA

ПОДКЛАСС LORICATA

ОТРЯД LEPIDOPLEURIDA

ПОДОТРЯД СУМАТОCHITONINA

СЕМЕЙСТВО LEKISKOCHITONIDAE SMITH ET HOARE, 1987

Род *Lekiskochiton* Hoare et Smith, 1984

Типовой вид — *Lekiskochiton fornicis* Hoare et Smith, 1984, средняя пермь Техаса.

З а м е ч а н и я. Хор и Смит установили этот род со следующим диагнозом: “Small (?5 cm) polyplacophorans. Head valve possibly narrowly triangular with a prominent apex. Intermediate valves subtriangular, low-arched with prominently raised jugal area and small jugal sinus. Tail valve elongately subtriangular with an arched posterior margin.

Insertion plates lacking” (Hoare, Smith, 1984, с. 93). В состав рода, кроме типового вида, Хор и Смит включили *Chiton? cordatus* Kirkby, 1859. Однако, для уверенного размещения этого вида в составе *Lekiskochiton* необходимы дополнительные данные. Орнаментация промежуточных щитков *L. fornicis* и *Chiton? cordatus* резко отличается, а строение хвостового щитка последнего вида неизвестно, однако основным признаком рода *Lekiskochiton* является как раз его строение (см. также Schwabe, 2010, с. 181). Хвостовой щиток *Lekiskochiton*, как и хвостовые щитки *Acutichiton* Hoare, Sturgeon et Hoare, 1972 и *Arcochiton* Hoare et Sturgeon, 1976, имеет терминальное положение мукро, но отличается отсутствием гипотиха (завернутых внутрь заднего и боковых краев щитка) и арковидным продольным изгибом задней части (при наблюдении хвостового щитка сзади проекция латеральных краев образует арку с мукро в вершине). Промежуточные щитки *Lekiskochiton*, наоборот, почти не имеют значимых отличий от некоторых видов других родов: *Helmichiton girtyi* (Hoare, Smith, 1984, рис. 7, А), *Gryphochiton distinctus* (Hoare et al., 2002, рис. 2.10–2.12), *Acutichiton gracilis* (Hoare et al., 2002, рис. 3.18, 3.19) и пр.

Строение головного щитка видов рода *Lekiskochiton* неизвестно.

Размеры экземпляров *L. crassus* sp. nov. превосходят типовые экземпляры *L. fornicis* более чем втрое, однако основные признаки строения щитка VIII, перечисленные в оригинальном диагнозе рода, не оставляют сомнений в родовом определении нового вида.

Lekiskochiton crassus Mazaev, sp. nov.

Название вида *crassus* лат. — толстый, из-за толщины щитков в югальной области.

Голотип — ПИН, № 5538/7-294, отпечаток дорсальной и латеральной поверхности хвостового щитка; Башкортостан, Шахтау, местонахождение № 5538/7; нижняя пермь, ассельский ярус.

Описание (рис. 1–6). Головной щиток не сохранился. Промежуточные щитки крупные,

Рис. 2. *Lekiskochiton crassus* sp. nov., ×2.5, тонкими линиями показаны реконструированные очертания щитков: *a* — паратип ПИН, № 5538/7-293, щиток V: *a*¹–*a*⁴ — отпечаток вентральной поверхности: *a*¹ — вид спереди, *a*² — вид сверху, *a*³ — вид сзади, *a*⁴ — вид слева, тонкой линией показано положение дорсальной поверхности (реконструировано с использованием фиг. *a*⁷); *a*⁵, *a*⁶ — латексовый слепок вентральной поверхности: вид снизу, вид сзади; *a*⁷–*a*⁹ — латексовый слепок дорсальной поверхности: *a*⁷ — вид справа, *a*⁸ — вид спереди, *a*⁹ — вид сверху; *a*¹⁰–*a*¹³ томография: *a*¹⁰ — вид спереди, *a*¹¹ — вид сзади, *a*¹² — вид с дорсальной стороны, *a*¹³ — вид с вентральной стороны; *b* — экз. ПИН, № 5538/7-292, промежуточный щиток II: *b*¹ — латексовый слепок вентральной поверхности; *b*², *b*³ — отпечаток вентральной поверхности: вид сзади, вид сверху; *b*⁴ — латексовый слепок дорсальной поверхности; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/7; ассельский ярус. Шкала 5 мм.



Рис. 3. *Lekiskochiton crassus* sp. nov., $\times 2.5$, тонкими линиями показаны реконструированные очертания щитков: *a* – паратип ПИН, № 5538/7-293, щиток VI: a^1 – a^3 – латексовый слепок дорсальной поверхности: a^1 – вид спереди, a^2 – вид справа, a^3 – вид сверху; a^4 , a^5 – томография: a^4 – вид спереди, a^5 – вид с вентральной стороны; *b* – голотип ПИН, № 5538/7-294, щиток VIII: b^1 – b^4 – латексовый слепок дорсальной поверхности: b^1 – вид сверху, b^2 – вид справа, b^3 – вид сзади, b^4 – вид слева; b^5 – латексовый слепок вентральной поверхности; b^6 – b^9 – отпечаток вентральной поверхности: b^6 – вид сверху, b^7 – вид справа, b^8 – вид сзади, b^9 – вид слева; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/7; ассельский ярус. Шкала 5 мм.

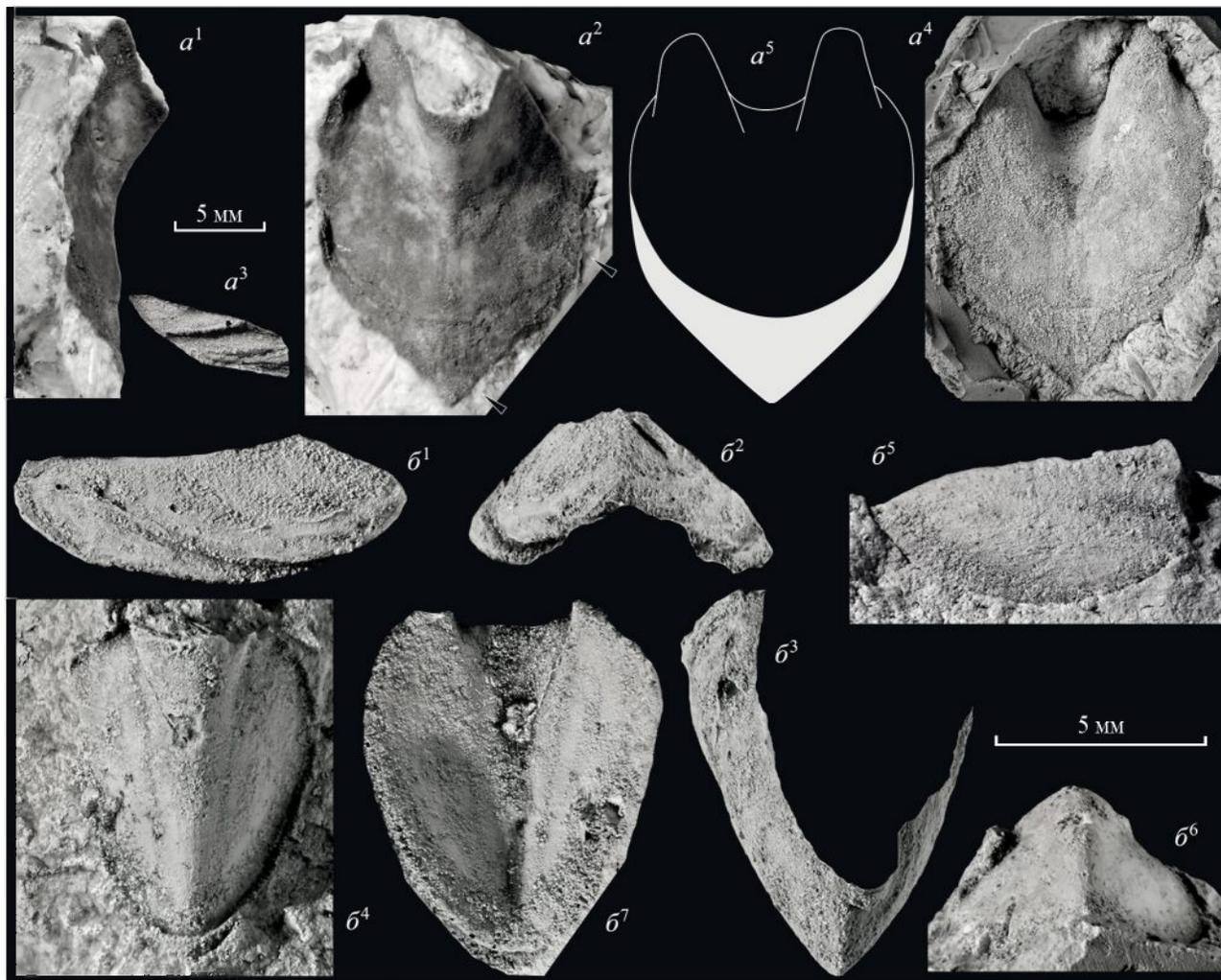


Рис. 4. *Lekiskochiton crassus* sp. nov.: *a* – экз. ПИН, № 5538/10-396, щиток VII, $\times 2.5$: *a*¹, *a*² – отпечаток вентральной поверхности: вид слева, вид сверху; *a*³ – латексовый слепок фрагмента латеральной поверхности, положение фрагмента показано стрелками на фиг. *a*²; *a*⁴ – латексовый слепок отпечатка вентральной поверхности; *a*⁵ – реконструкция очертаний щитка, вид с вентральной стороны; *b* – экз. ПИН, № 5538/10-551, щиток VIII, $\times 6$: *b*¹–*b*³ латексовый слепок фрагмента дорсальной поверхности: *b*¹ – вид слева, *b*² – вид сзади, *b*³ – вид сверху; *b*⁴–*b*⁶ – отпечаток вентральной поверхности: *b*⁴ – вид сверху, *b*⁵ – вид справа, *b*⁶ – вид сзади; *b*⁷ – латексовый слепок вентральной поверхности; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт. Шкала 5 мм.

в югальной области очень массивные, сердцевидные; задний край V-образный, с терминальной макушкой, латеральные края длинные, почти параллельные, прямые или слабовыпуклые. Тегментум умеренно выпуклый в продольном сечении; в поперечном сечении в передней части высокий и округлый, в задней части низкий, килеватый. Четкое разделение на югальное поле и латеральные поля на дорсальной поверхности отсутствует. Боковые склоны почти прямые или слабовыпуклые. Тегментум орнаментирован четкими комаргинальными канавками, которые в передней части и вдоль краев латеральных склонов образуют резкие и глубокие морщины. Последние образуют резкие зазубрины на заднем крае и на задней

части латеральных краев. Тонкая скульптура состоит из мелких бугорков, плотно прижатых друг к другу, числом около 12 на один мм. Югальный синус очень широкий и мелкий на щитке II, однако на каждой последующем щитке его глубина увеличивается, а ширина уменьшается. Угол V-образного заднего края на щитке II около 115°, на щитках IV–VI около 110°, на щитке VII около 90°. Длина тегментума щитков II–VI почти равна ширине, однако длина тегментума щитка VII заметно превышает его ширину. Апофизы массивные, узкие и длинные, широко разделенные. Расстояние между апофизами равномерно уменьшается от щитка II к щитку VIII. Хвостовой щиток вытянут в длину, субтреугольный, мукро терминальное.

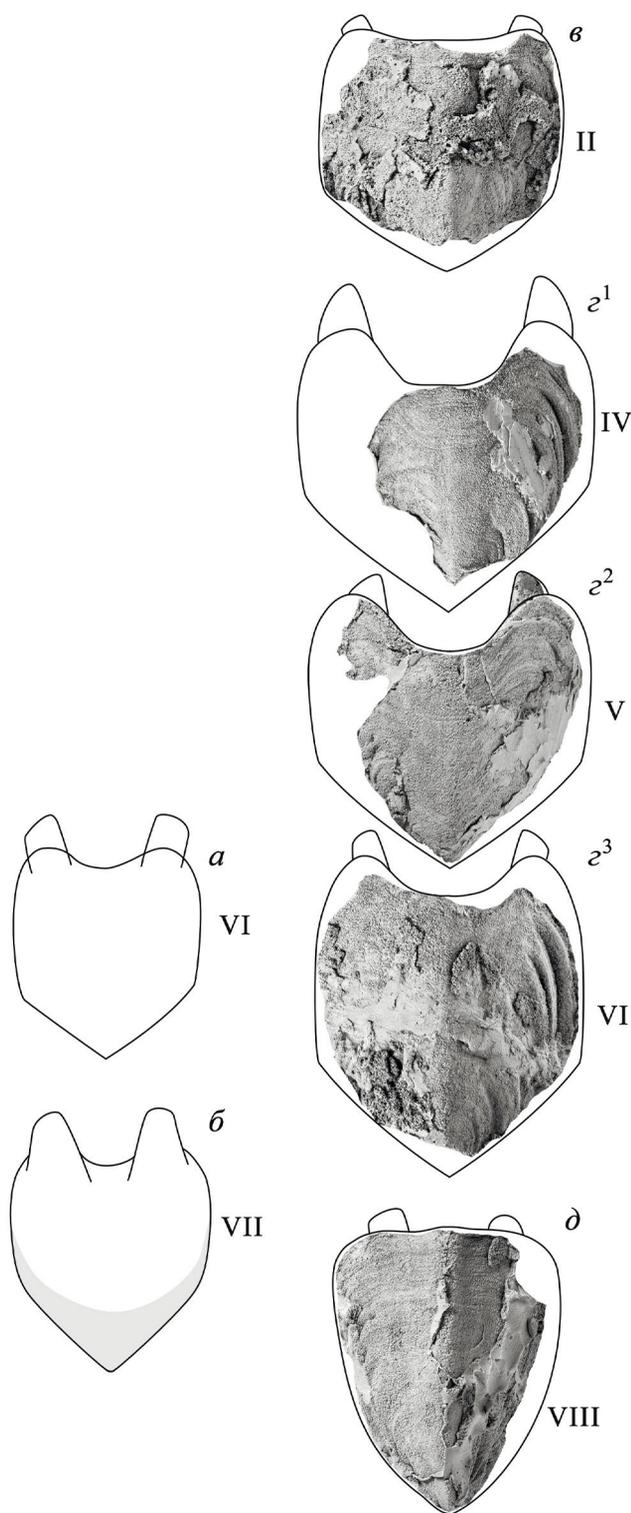


Рис. 5. Нумерация щитков *Lekiskochiton crassus* sp. nov., показаны реконструированные очертания щитков, $\times 1.5$: *a* – экз. № 5538/10-506, щиток VI; *b* – экз. ПИН, № 5538/10-396, щиток VII; *v* – экз. ПИН, № 5538/7-292, щиток II; *z*¹–*z*³ – паратип ПИН, № 5538/7-293: *z*¹ – щиток IV, *z*² – щиток V, *z*³ – щиток VI; *d* – голотип ПИН, № 5538/7-294, щиток VIII.

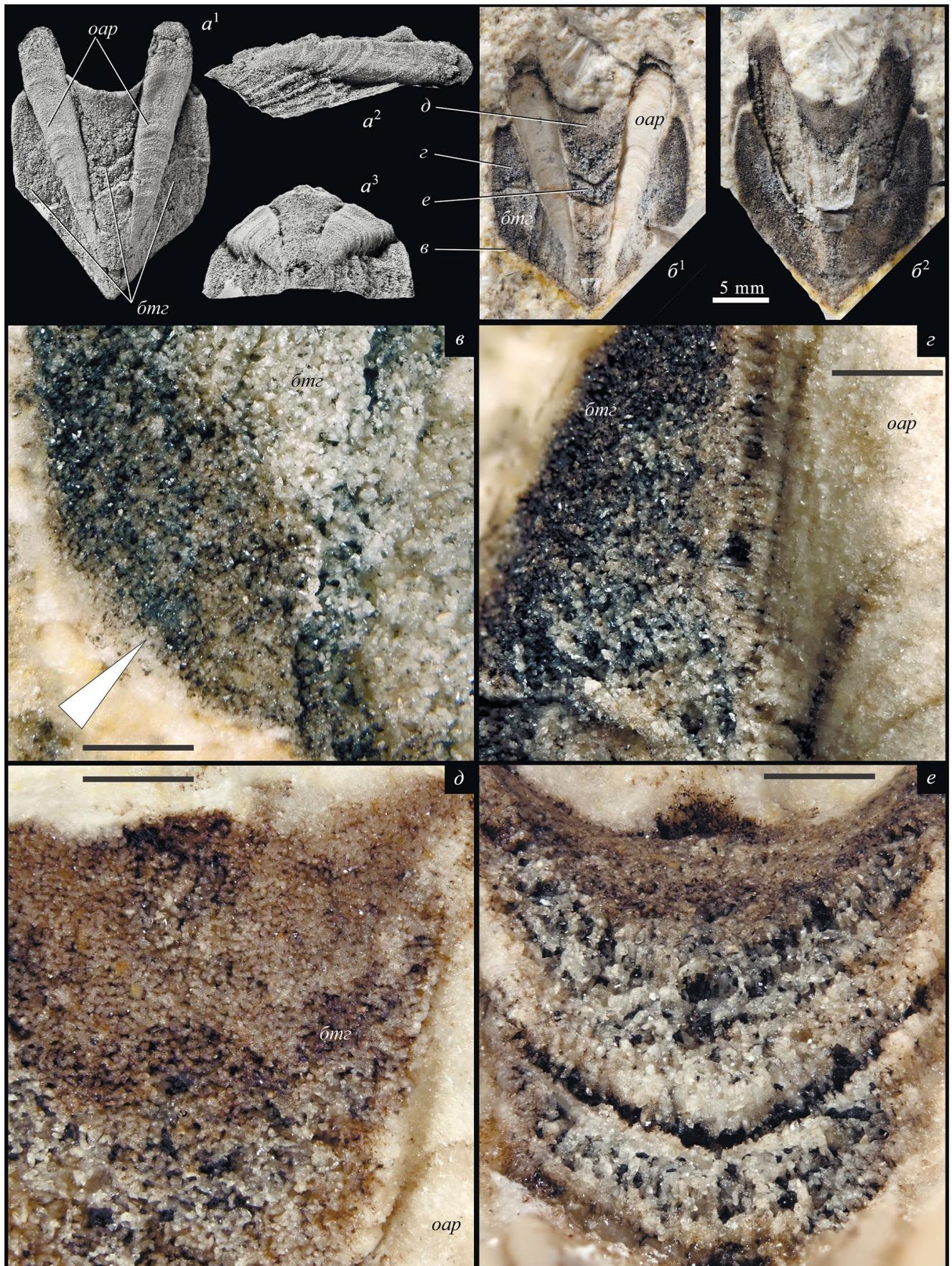
Рис. 6. *Lekiskochiton crassus* sp. nov., экз. ПИН, № 5538/10-506, форма сохранности промежуточного щитка: *a* – латексовый слепок поперечного среза со стороны дорсальной поверхности: вид сверху, вид справа, вид сзади; $\times 2.5$, шкала 5 мм; *b*¹ – поперечный срез со стороны дорсальной поверхности, $\times 2.5$, показаны участки биоморфозы кальцита по тегментуму, увеличенные на фиг. *v*–*e*; *b*² – поперечный срез со стороны вентральной поверхности с биоморфозой кальцита по тегментуму, $\times 2.5$; *v*–*e* – увеличенные фрагменты биоморфозы кальцита по тегментуму на отпечатке дорсальной поверхности, $\times 20$, шкала 1 мм: *v* – тонкая скульптура на краю латерального поля, просвечивающая сквозь корку кальцита; *z* – столбчатая структура на поперечном срезе биоморфозы кальцита по тегментуму на границе латерального поля и отпечатка артикуламентума; *d* – столбчатая структура на продольном срезе биоморфозы кальцита по тегментуму в передней части югальной области; *e* – столбчатая структура на поперечном срезе биоморфозы кальцита по тегментуму в центральной части югальной области; Башкортостан, карьер Шахтау, местонахождение № 5538/10; сакмарский ярус, стерлитамакский горизонт.

Обозначения: *btg* – биоморфоза кальцита по тегментуму, *oap* – отпечаток растворенного артикуламентума.

Отношение длины к ширине 1.2. Тегментум слабо выпуклый в продольном сечении и резко арковидный, почти килеватый в поперечном сечении. Края боковых склонов в плане умеренно выпуклые; передний край почти прямой, с небольшим округлым выступом в передней части югального поля. Югальная область выражена только в рельефе, отделена от латеральной области слабыми и очень мелкими продольными желобками, слабо вогнутыми в сечении. Тегментум орнаментирован довольно резкими комаргинальными канавками, которые вдоль краев боковых склонов образуют резкие и глубокие морщины, переходящие в задней части в зазубренный край. Апофизы широко разделенные, массивные и узкие.

Размеры в мм и отношения (замеры сделаны по двум параметрам: длина и ширина тегментума. Замеры, сделанные по реконструированным линиям обвода тегментума, помечены звездочкой):

№	Номер щитка	Длина	ширина	длина/ширина
5538/7-292	II	18.4*	18.7	0.98
5538/7-293	IV	21.9*	22.5*	0.97
5538/7-293	V	21.2*	22,2	0,95
5538/7-293	VI	25.1*	21.1*	1.19
5538/7-294	VIII	22.5	17.8	1.26
5538/10-396	VII	17.9*	15.7	1.14
5538/10-506	VI	16.5*	14.7	1.12
5538/10-551	VIII	7.5	5.7	1.32



Сравнение. *L. crassus* sp. nov. отличается от *L. fornicis* Hoare et Smith, 1984 более широким хвостовым щитком по отношению к его длине, более пологим углом наклона латеральных областей, а также более низким и арковидным задним краем. Промежуточные щитки нового вида более широкие, югальная область почти не выражена в рельефе.

Замечания. На основе различий в размерах и форме щитков из местонахождения № 5538/7 предлагается их возможная нумерация. Промежуточный щиток экз. ПИН, № 5538/7-292 (рис. 2, б¹) отличается минимальной длиной по отношению к ширине, минимальным югальным синусом (очень широким и мелким, его реконструкция сделана на основе форм линий роста). Расстояние между апофизами максимальное, в то время как у хвостового щитка это расстояние минимальное. Резонно предположить, что это щиток II. В таком случае нумерация трех промежуточных щитков паратипа ПИН, № 5538/7-293, расположенных в породе один над другим (рис. 1, б, в), может соответствовать одному из порядков: III–V, IV–VI или V–VII. Верхний из них, как показано на рис. 5, з¹, обладает примерно таким же расстоянием между апофизами, как на щитке II. Отличия в остальных признаках свидетельствуют о том, что между верхним щитком и щитком II должен был размещаться как минимум еще один. С другой стороны, щиток, развернутый в паратипе в противоположную сторону от остальных двух (рис. 1, б, в) имеет довольно широко расставленные апофизы по сравнению с хвостовым щитком (рис. 5, з³). Кроме того, экземпляр из местонахождения № 5538/10 демонстрирует максимально сближенные апофизы (рис. 5, б), и он может быть щитком VII. Таким образом, промежуточные щитки паратипа, скорее всего, отвечают порядку IV–VI (рис. 5, з). В предложенном ряду наблюдаются последовательные изменения угла V-образного заднего края от 115° на щитке II до 90° на щитке VII, увеличение их килеватости в направлении к хвостовому щитку, а также закономерное изменение ширины щитков с максимальной шириной в средней части тела (рис. 5).

В коллекции имеется еще один хвостовой щиток (экз. ПИН, № 5538/10-551; рис. 4, б), который более чем вдвое меньше голотипа и отличается высотой отпечатка вентральной поверхности (рис. 4, б⁶). Однако углы наклона латеральных поверхностей этих экземпляров сопоставимы между собой. Наблюдаемая

изменчивость, вероятно, объясняется возрастными изменениями, в т.ч., непропорциональным увеличением толщины тегментума.

Один из промежуточных щитков описанного вида отличается формой сохранности: артикуламентум растворен, а тегментум замещен кальцитом. Замещение кальцита по тегментуму имеет избирательный характер (рис. 6). Кальцит представлен мелкими зернами (отдельными кристаллами), аранжированными в столбчатые структуры. Артикуламентум, очевидно, был очень тонким, однако в области роста апофизов он был развит почти на всю толщину щитка, т.к. после его растворения на продольном сколе с дорсальной стороны остались два конических желобка. Желобки начинаются у макушки заднего края и увеличиваются вплоть до терминальных частей апофизов (рис. 6, б¹, *oap*). Утолщения артикуламентума разбивают тегментум на югальную и латеральные области. Это разделение наблюдается только на продольном сколе щитка, но не наблюдается на отпечатках дорсальной поверхности остальных экземпляров. Столбчатая структура биоморфозы кальцита по тегментуму (рис. 6, з, е) развивалась, повторяя структуру раковины. На продольном изломе в передней части югальной области торцевые части кальцитовых столбиков аранжированы в пересекающиеся дуги (рис. 6, д). С такой же частотой (примерно 12 штук на один мм) столбики располагаются на периферии латерального поля, где сквозь них (из-за частичной прозрачности скола кальцита) просматривается рисунок скульптуры дорсальной поверхности (рис. 6, в, показано стрелкой). Если эта скульптура была образована бугорками, то они располагались очень плотно друг к другу, практически без промежутков, около 12 штук на один мм.

На продольном сколе тегментума, а также на отпечатке растворенного артикуламентума хорошо видны зоны роста щитка (рис. 6, б¹). Не менее отчетливо они видны на слепке из латекса (рис. 6, а). Прирост щитка шел вдоль переднего и латеральных краев (рис. 6, а²).

Распространение. Южное Предуралье, риф Шахтау, нижняя пермь, верхняя часть асельского яруса и сакмарский ярус.

Материал. Всего 8 экз.: местонахождение № 5538/7 – голотип, паратип ПИН № 5538/7-293 (отпечатки трех промежуточных щитков в одном куске известняка) и еще 2 экз.; местонахождение № 5538/10 – 4 экз.

* * *

Автор благодарит Т.Б. Леонову (ПИН РАН) и Б.И. Сиренко (Зоологический ин-т РАН, С.-Петербург) за прочтение работы и ценные замечания, а также Р.А. Ракитова (ПИН РАН) за помощь в работе на микрофотографе NEOSCAN и в программе STVOX64.

Автор выражает признательность руководству ОАО “Сырьевая компания” в лице ген. директора А.В. Шкурко за содействие и техническую поддержку экспедиционных работ на карьере Шахтау.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 22-24-00099 “Эволюция моллюсковых сообществ раннепермского рифа Шахтау”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсков И.С., Морозов П.Е. Хитон (Mollusca, Polyplacophora) из верхнего карбона Подмосковья // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 3–6.

Бяков А.С., Мазяев А.В. Первые находки древнейших устрицеподобных двустворчатых моллюсков рода

Prospondylus Zimmermann (Pectinida, Prospondylidae) в нижней перми Южного Приуралья (Россия) // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 42–51.

Королюк И.К. Методы и результаты изучения пермского рифогенного массива Шахтау (Башкирское Приуралье). М.: Наука, 1985. 111 с.

Eichwald E. d'. Lethaea Rossica ou Paleontologie de la Russie. V. 1. Sec. 3. Stuttgart, 1860. 1093 p.

Hoare R.D., Plas L.P., Yancey T.E. Permian Polyplacophora (Mollusca) from Nevada, Utah, and Arizona // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 2. P. 256–264.

Hoare R.D., Smith A.G. Permian Polyplacophora (Mollusca) from West Texas // J. Paleontol. 1984. V. 58. № 1. P. 82–103.

Kirkby J.W. On the Permian Chitonidae // Quart. J. Geol. Soc. London. 1859. V. 15. P. 607–626.

Kirkby J.W., Young J. Notes on some remains of Chiton and Chitonellus from the Carboniferous strata of Yorkshire and the west of Scotland // Geol. Mag. 1867. V. 4. № 38. P. 340–343.

Mazaev A.V. Lower Permian gastropods of Shakhtau (Asselian–Sakmarian boundary beds, southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345.

Schwabe E. Illustrated summary of chiton terminology (Mollusca, Polyplacophora) // Spixiana. 2010. V. 33. № 2. P. 171–194.

Sirenko B. New outlook on the system of chitons (Mollusca: Polyplacophora) // Venus. 2006. V. 65. № 1–2. p. 27–49.

Smith A.G., Hoare R.D. Paleozoic Polyplacophora: a checklist and bibliography // Occas. Pap. California Acad. Sci. 1987. № 146. 71 p.

A New Species of the Genus *Lekiskochiton* (Mollusca, Polyplacophora) from the Lower Permian Reef Limestones of Shakhtau (Southern Cisuralia)

A. V. Mazaev

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

A new Early Permian Shakhtau reef dwelling lepidopleurid chiton is described as *Lekiskochiton crassus* sp. nov. This is one of the few Late Paleozoic chitons described in Russia and the first from the Cisuralia. The new species is represented by the tail valve and four intermedial valves belonging to one large animal, which was found in the reef carbonates of the Asselian Stage. Other scattered valves of a new species were found in younger sediments of this reef massif, in the Sakmara Stage. All of them are preserved as imprints. The shape of the valves has been partially reconstructed. The morphological differences in the intermedial plates of one individual of the genus are shown for the first time. *L. crassus* sp. nov. is the second species of the genus, which was previously reliably known only from the Middle Permian of Texas by the type species only. The discovery of a new species increases the time range of existence of the genus approximately on 19 million years. In the Shakhtau polyplacophoran assemblage, in addition to the genus *Lekiskochiton*, the following genera have been previously identified: *Gryphochiton*, *Ochmazochiton* and *Pterochiton*, which indicates stable biogeographical connections of the Early Permian Ural Strait with the sea basins of North America.

Keywords: Polyplacophora, genus *Lekiskochiton*, Lower Permian, Southern Cis-Urals

УДК 564.533.3

ОНТОГЕНЕЗ РАКОВИН ЦЕРАТИТОВ *OTOCERAS CONCAVUM* TOZER И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ОТОЦЕРАТИД

© 2024 г. Р. В. Кутыгин^а, *, А. Н. Килясов^а

^аИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677000 Россия

*e-mail: rkutygin@mail.ru

Поступила в редакцию 17.11.2023 г.

После доработки 27.12.2023 г.

Принята к публикации 27.12.2023 г.

В результате детального изучения поперечных сечений наиболее древних (позднепермских) представителей рода *Otoceras* Griesbach (*O. concavum* Tozer) из основания некучанской свиты верховьев р. Восточная Хандыга Южного Верхоянья выяснены особенности изменения в онтогенезе формы их раковин. Определены тенденции изменения основных показателей раковины в процессе ее роста, выявлена цикличность сужения и расширения раковины, установлена последовательность изменения формы сечения оборота. Прослежено формирование килей и возникновение трикаринатной формы вентральной стороны. Определение преобразований формы раковины в онтогенезе *O. concavum* способствует диагностике мелкорослых отоцерасов и может послужить основой для последующей реконструкции морфогенетического развития семейства *Otoceratidae*. Установленная на средней стадии онтогенеза пентакаринатная форма внешней части оборота может являться признаком, унаследованным от предка – рода *Avushoceras* Ruzhencev.

Ключевые слова: аммоноидеи, цератиты, *Otoceras*, онтогенез, морфология, терминальная пермь, чансинский ярус, Верхоянье

DOI: 10.31857/S0031031X24030043 EDN: EPGNTU

ВВЕДЕНИЕ

Длительное время нижняя граница триасовой системы и индского яруса фиксировалась по появлению в разрезе представителей рода *Otoceras* Griesbach (Diener, 1897; Spath, 1935; Попов, 1956; Tozer, 1994; Dagens, Ermakova, 1996 и др.). В Бореальной области (Арктическая Канада и Верхоянье) в основании триаса выделялись зоны *Otoceras concavum* и *Otoceras boreale* (Tozer, 1967; Дагис и др., 1986; Дагис, Ермакова, 1993), а в Тетической (Гималаи) – *Otoceras woodwardi* (Diener, 1912). Учитывая тот факт, что время существования рода *Otoceras* в масштабе геологической летописи было незначительным (Tozer, 1989), находка даже неопределимого до вида отоцера с большой уверенностью позволяла относить вмещающие отложения к базальной части нижнего инда. Однако утверждение нового стратотипа нижней границы индского яруса (Yin et al., 2001) привело к тому, что вертикальное распространение рода *Otoceras* стало соответствовать верхам перми и низам триаса. Обсуждаемый

род вместо сугубо раннеиндского таксона стал транзитным, пережившим пермско-триасовый рубеж. Таким образом, зона *O. concavum* и нижняя часть зоны *O. boreale* были перемещены в чансинский ярус верхней перми, а верхняя часть зоны *O. boreale* осталась в индском ярусе нижнего триаса (Ogg, 2004). Эти представления о возрасте указанных зональных стратонев у составителей регулярных изданий “Geologic Time Scale” сохранились и поныне.

Для выяснения положения границы перми и триаса в Южном Верхоянье были определены изменения изотопного состава органического углерода в разрезе пограничных пермско-триасовых отложений в правобережье р. Сеторым (Захаров и др., 2014; Бяков и др., 2016). Согласно этим данным, в 5 м выше подошвы некучанской свиты проявляется первый отрицательный экскурс, сопоставляемый с первыми минимумами значений $\delta^{13}\text{C}_{\text{carb}}$ и $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$, ранее установленными на границе перми и триаса многих регионов (Захаров и др., 2015). Это послужило важным доводом в проведении Р–Т границы

в низах некучанской свиты возле границы зон *O. concavum* и *O. boreale* (Ядренкин и др., 2020; Zakharov et al., 2020).

Следовательно, для обособления пермских и триасовых отложений крайне важна точная диагностика отоцерасов, в особенности *O. concavum* Tozer и *O. boreale* Spath, являющихся видами-индексами биостратиграфических подразделений, относимых к верхам перми и низам триаса, соответственно. Согласно имеющимся в литературе данным (Tozer, 1967, 1994; Dagys, Ermakova, 1996), виды *O. concavum* и *O. boreale* различаются только по форме раковины внешних оборотов (при диаметре более 100 мм). Взрослые экземпляры первого вида имеют трикаринатную вентральную сторону, а также уплощенные или вогнутые боковые стороны. Последние обороты крупных *O. boreale* характеризуются килеватой вентральной стороной, плавно переходящей в округлые боковые стороны. Также известно, что в онтогенезе взрослых отоцерасов, при переходе *O. concavum* → *O. boreale* склоны вентральной стороны становятся более крутыми (Tozer, 1967). Однако различия между этими видами на внутренних и средних оборотах установлены не были. Онтогенез формы раковины *O. boreale* в общих чертах был реконструирован Ю.Д. Захаровым (1971), тогда как для более древнего вида (*O. concavum*) подобные исследования никем не проводились. С трудностью диагностики двух указанных выше видов мы столкнулись после первых находок мелкорослых отоцерасов в основании некучанской свиты Кобюминской структурно-фациальной зоны (Кутыгин и др., 2019), что во многом инициировало детальные онтогенетические исследования представителей рода *Otoceras* в Южном Верхоянье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На протяжении последних лет нами велись целенаправленные поиски аммоноидей в отоцерасовых слоях верховьев р. Восточная Хандыга. В сборах также участвовали Д. Бонд, И.В. Брынько, И.В. Будников, С.С. Бурнатный, А.С. Бяков, И.Л. Ведерников, В.В. Давыдов, Ю.Д. Захаров, А.Р. Кутыгин, В.И. Макошин, А.Н. Наумов, А.М. Попов, В.В. Силантьев и Е.С. Соболев. Всего обнаружено более 250 экз. отоцерасов, из которых на зону *O. concavum* приходится 65 экз. из 13 местонахождений (рис. 1). Ключевые разрезы, содержащие аммоноидей зоны *O. concavum* в Южном Верхоянье, рассмотрены в ряде статей (Dagys, Ermakova,

1996; Бяков и др., 2018; Davydov et al., 2022; Кутыгин и др., 2023 и др.). Созданная коллекция позволяет всесторонне изучить морфологию пермско-триасовых отоцерасов. Ниже рассмотрены результаты первого этапа исследований, посвященного выяснению онтогенетического развития важного межрегионального коррелятива терминальной части морской перми – вида *O. concavum*.

При изучении морфологии аммоноидей первоочередным является измерение раковин, позволяющее установить пределы изменчивости основных показателей. Если выборка представительная и содержит экземпляры различных этапов индивидуального развития, то по массовым замерам можно выявить тенденции изменения формы раковины таксона в онтогенезе (Кутыгин, 2018; Кутыгин, Килясов, 2024, в печати). Однако многие из обнаруженных в зоне *O. concavum* отоцерасов обладают фрагментарной сохранностью – преимущественно это обломки крупных оборотов с характерной трикаринатной вентральной стороной и вогнутыми или плоскими боковыми сторонами. Другая значительная часть образцов была исключена из морфометрического анализа, поскольку заключенные в них относительно целые раковины при внимательном изучении оказались сильно деформированными.

Для выяснения онтогенетических преобразований раковины важным источником данных являются сечения, сделанные поперек плоскости навивания оборотов. Для их изготовления было отобрано шесть экземпляров, внешне сохранивших свою исходную форму. Крупные экземпляры распилены на камнерезном станке, а мелкие – при помощи электрического гравера, оборудованного тонким диском с алмазным напылением. Поскольку заполненные аргиллитом раковины легко разрушаются под воздействием воды, предварительно они были пропитаны цианоакрилатом. Разрезанный экземпляр шлифовался на стекле с использованием абразивных порошков. По мере приближения сечения к оси навивания раковины, образцы регулярно сканировались на планшетном сканере, при этом контакт стекла сканера и плоскости сечения раковины смачивался водой. На завершающей стадии шлифования внутренние обороты фотографировались под микроскопом, оснащенным цифровой фотонасадкой.

У трех более узких экземпляров (*O. aff. concavum*) в поперечных сечениях выявлена сильная сдавленность, произошедшая в процессе

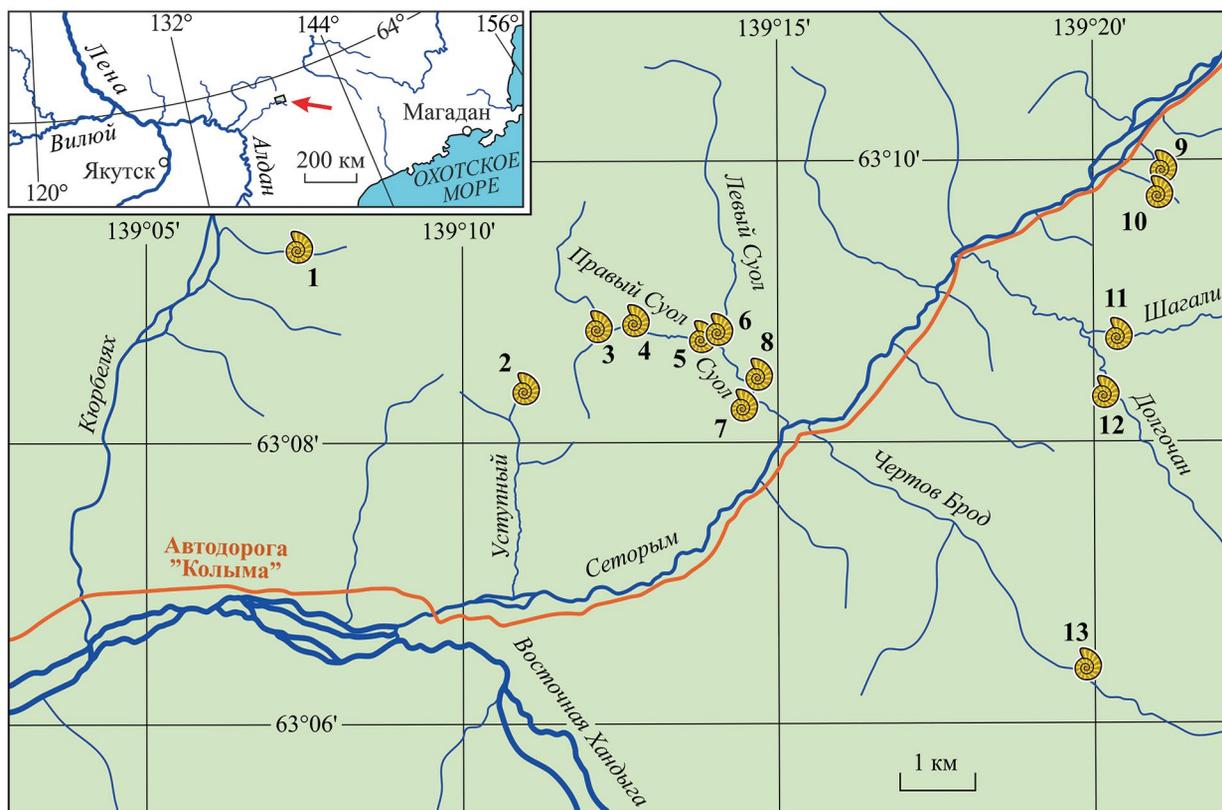


Рис. 1. Местонахождения с *Otoceras concavum* Tozer в верховьях р. Восточная Хандыга: 1 – руч. Приютный, 2 – руч. Уступный, 3 – руч. Верхний, 4 – руч. Базальный, 5 – руч. Правый Суол, 6 – руч. Левый Суол, 7 – руч. Нижний, 8 – руч. Скрытый, 9 – руч. Инессин, 10 – руч. Николкин Ключ, 11 – руч. Шагали, 12 – руч. Долгочан, 13 – руч. Чертов Брод.

диагенеза вмещающих пород. Из трех раковин *O. concavum* средние обороты в сечении наблюдаются без искажения формы только у двух. Самые первые обороты и протоконх изучить не удалось, поскольку у всех шести разрезанных образцов они полностью перекристаллизованы или вообще отсутствуют.

Изученные амmonoидеи хранятся в Ин-те геологии алмаза и благородных металлов (ИГАБМ) СО РАН (колл. № 234).

СТРАТИГРАФИЯ

На Северо-Востоке Азии отложения, ранее рассматривавшиеся в качестве зоны *Otoceras*, наиболее широко распространены в Южном Верхоянье (Попов, 1956, 1961; Домохотов, 1960; Вавилов, 1967; Архипов, 1974 и др.). В верховьях р. Восточная Хандыга они представлены пачками 3–6 нижней части некучанской свиты и одноименного регионального горизонта (Киясов, Кутыгин, 2022). Около 98% всех находок отоцерасов приходится на пачку 3, сложенную темно-серыми алевритистыми аргиллитами и содержащую обильные

карбонатно-кремнисто-глинистые и кремнистые конкреции преимущественно эллипсоидальной и лепешковидной формы. Большинство амmonoидей обнаружено не в конкрециях, а непосредственно в аргиллитах, что во многом и объясняет преобладание в коллекции сильно деформированных раковин. В послыном описании, выполненном А.С. Дагисом и др. (1986), выделяемая нами пачка 3 обозначалась в качестве слоев 1 и 2 суммарной мощностью 19.5 м. Однако указанная мощность является сильно завышенной (Кутыгин, 2021). Измерения пачки 3 в многочисленных разрезах показали, что ее мощность варьирует от 8 м на р. Кюрбелях и 9 м в левобережье р. Сеторым до 9.6–10 м в правобережье р. Сеторым. Основные находки амmonoидей были сделаны в разрезе Суол, расположенном в слиянии ручьев Правый и Левый Суол (рис. 2). В этом разрезе пачка 3 имеет мощность 10 м. Нижние 0.5 м пачки обособляются от вышележащей аргиллитовой толщи горизонтом огромных (иногда достигающих 1–1.2 м в длину) караванобразных глинисто-известковых конкреций. Этот интервал в басс. р. Восточная Хандыга амmonoидеями не охарактеризован, но южнее,

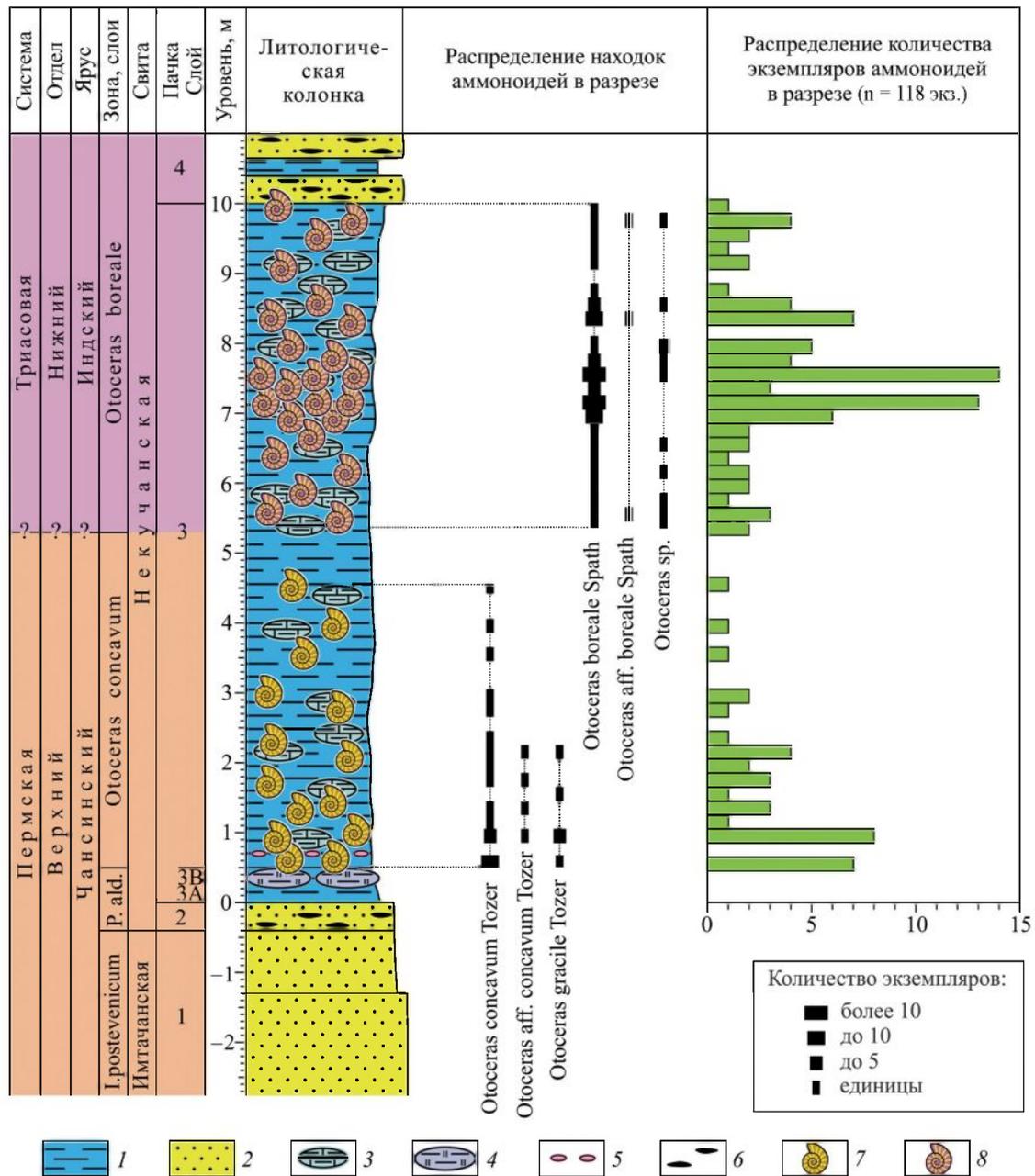


Рис. 2. Распределение аммонойд в разрезе Суол (местонахождения 5 и 6 на рис. 1). Обозначения: 1 – аргиллиты, 2 – песчаники, 3 – карбонатно-кремнисто-глинистые конкреции, 4 – горизонт караваяобразных конкреций, 5 – горизонт кремнистых желваков с конхостраками, 6 – интракласты, 7 – аммонойды группы *Otoceras concavum* Tozer, 8 – аммонойды группы *Otoceras boreale* Spath.

в бассейне р. Дыбы под караваяобразными конкрециями недавно были обнаружены гониатиты *Paramexisoceras aldanense* Porow (Кутыгин, Киласов, 2022), позволяющие относить рассматриваемую часть разреза к слоям с *Paramexisoceras aldanense* (Кутыгин и др., 2023). Первые представители рода *Otoceras* обнаружены непосредственно над горизонтом караваяобразных конкреций (рис. 2) – они отнесены к виду *Otoceras*

concavum, по появлению которых (в 0.5 м выше основания пачки 3) определяется подошва одноименной биостратиграфической зоны. Большинство находок аммонойд в зоне *O. concavum* приходится на интервал 0.5–2.2 м от подошвы пачки 3. Выше по разрезу находки единичны, а самая высокая из них в разрезе Суол приходится на уровень 4.5 м. Далее наблюдается незначительный (4.6–5.3 м) интервал, в котором,

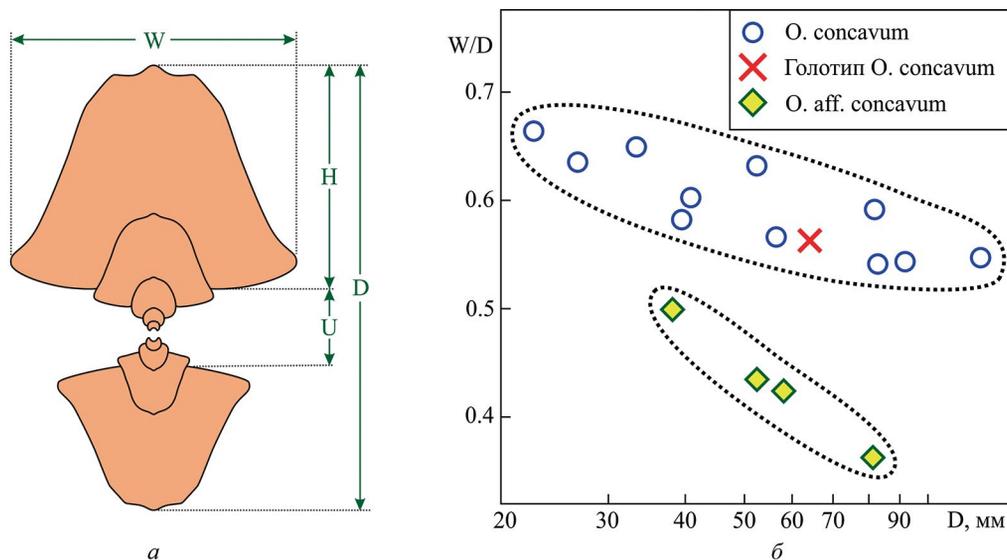


Рис. 3. Основные измерения аммоноидей (а) и диаграмма зависимости W/D от D у *Otoceras concavum* Tozer и *O. aff. concavum* Tozer (б). Измерения: D – диаметр раковины, W и H – ширина и высота оборота, U – диаметр умбо.

несмотря на тщательные многолетние поиски, аммоноидеи не обнаружены. На уровне 5.4 м от подошвы пачки 3 появляются первые представители вида *O. boreale* Spath. Соответственно, граница между зонами *O. concavum* и *O. boreale* проходит в середине пачки 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные измерения аммоноидей из зоны *O. concavum* верховьев р. Восточная Хандыга показали дискретность групп, обладающих различной относительной шириной раковины. Наиболее широкие экземпляры на диаграмме зависимости W/D от D (рис. 3) образуют единый кластер и уверенно относятся к виду *Otoceras concavum* Tozer, поскольку, помимо ширины оборотов, обладают и другими признаками, характерными для типовых представителей этого вида из Арктической Канады (Tozer, 1967) – трикаринатной вентральной стороной и вогнутыми или плоскими боковыми сторонами (табл. IV, фиг. 1, 2). Вторая, менее значительная группа (*O. aff. concavum*), обладает аналогичной формой вентральной стороны и боковых сторон, но резко отличается более узкой раковиной (табл. IV, фиг. 3, 4). Ранее, измерив более сотни раковин отоцерасов из нижней части некучанской свиты левобережья р. Сеторым, Захаров (1971) также разделил их на две группы – с узким и широким поперечными сечениями. В дальнейшем эти группы были описаны как морфы вида *O. boreale*, которые, по мнению Захарова, могли

представлять собой женские (morpha A) и мужские (morpha B) особи (Zakharov, 2002, 2003). Для выяснения особенностей онтогенетического развития формы раковин второй группы (morpha A по Захарову) из зоны *O. concavum* мы разрезали два лучших экземпляра, но в их поперечных сечениях выявились серьезные деформации (рис. 4, д, е), с которыми, вероятно, и связано приобретение уплощенной формы. В связи с этим, у нас нет уверенности в том, что группа наиболее узких раковин не представляет собой деформированные (сдавленные) экземпляры вида *O. concavum*.

Еще несколько уплощенных с боков раковин с округлым умбональным краем и плохо выраженной трикаринатной формой вентральной стороны отнесены нами к виду *Otoceras gracile* Tozer. Этот редкий вид до сих пор остается слабоизученным, а его валидность остается предметом для дискуссий (Dagys, Ermakova, 1996).

Из трех разрезанных раковин *O. concavum* один экземпляр (рис. 4, в) оказался деформированным и в дальнейших онтогенетических реконструкциях не использовался. В поперечных срезах двух других экземпляров (рис. 4, а, б) наблюдаются хорошо сохранившиеся обороты, позволившие выявить преобразования формы раковины в онтогенезе. Дополнительное сечение крупной жилой камеры (рис. 4, г) представляет собой терминальную фазу развития цератита, во время которой происходит существенное сужение вентральной стороны, но ее трикаринатная

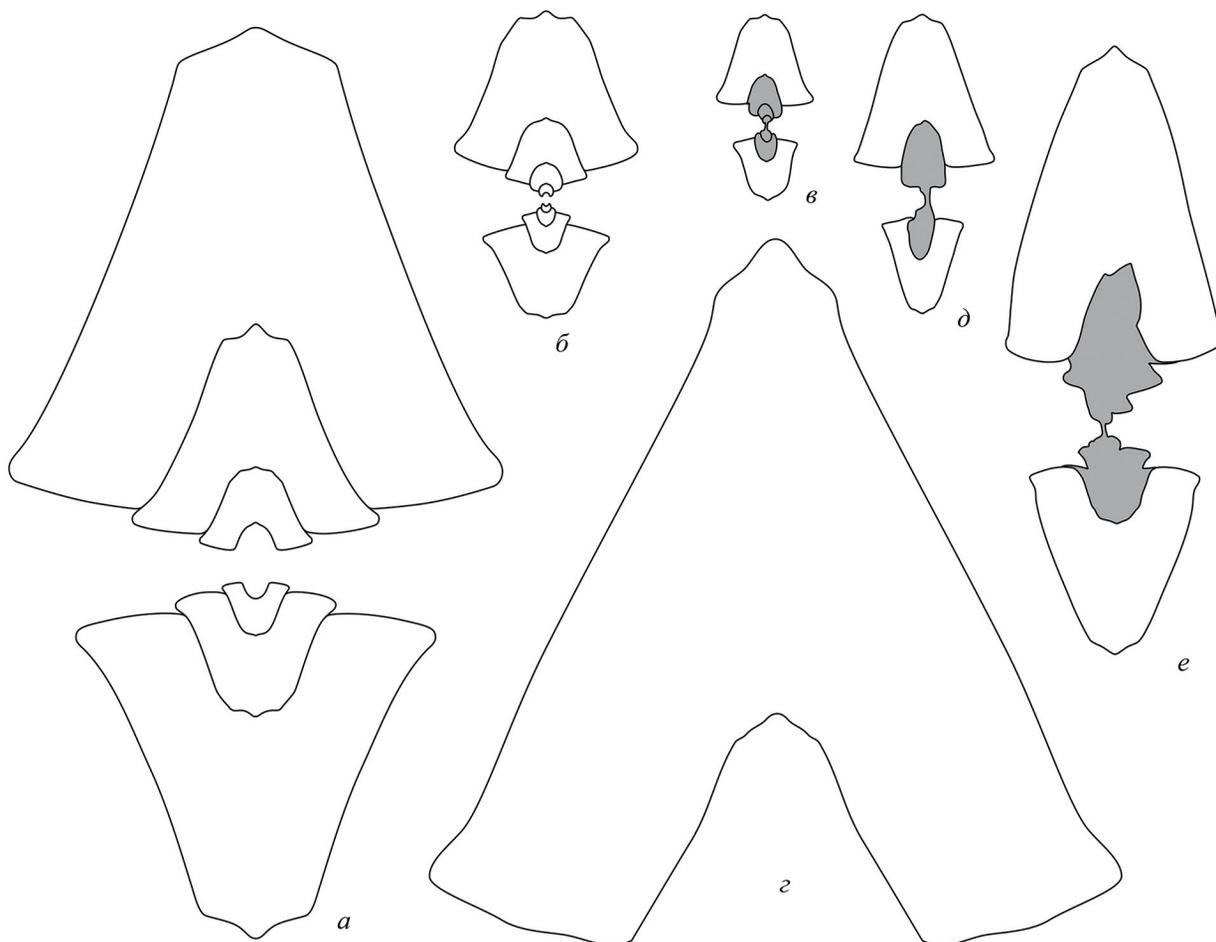


Рис. 4. Поперечные сечения раковин *Otoceras concavum* Tozer (*a–c*) и *O. aff. concavum* (*d, e*): *a* – экз. № 234/241-1 при $D = 122$ мм, руч. Уступный, обр. 17R1-71-1.1р; *b* – экз. № 234/370-1 при $D = 41$ мм, руч. Правый Суол, обр. 22PS-3-0.5р; *c* – экз. № 234/250 при $D = 24.7$ мм, руч. Шагали, обр. 16Dolg2-3-2р; *d* – экз. № 234/209 при $D = 40$ мм, там же, обр. 17LS-3-1.7р; *e* – экз. № 234/208, $D = 81.4$ мм, там же, 16LS-3-2р; верхняя пермь, чансинский ярус, верхний подъярус, зона *Otoceras concavum*.

форма продолжает сохраняться. К сожалению, фрагмокон у этого экземпляра не сохранился.

Измерения поперечных сечений показали в онтогенезе *O. concavum* устойчивые увеличение относительной высоты оборота (рис. 5, б) и уменьшение размера умбо (рис. 5, в). Относительная ширина оборота изменяется циклично (рис. 5, а). До фазы максимального сужения ($D = 5.7$ мм) она уменьшается, а после наблюдается интенсивное расширение раковины. Достигнув наибольших значений при $D = 20–30$ мм (фаза максимального расширения), в дальнейшем раковина устойчиво сужается. Изменение отношения ширины оборота к его высоте (рис. 5, г) в онтогенезе изученного вида происходит синхронно изменению W/D (рис. 5, а).

Рассмотрим особенности изменения формы раковин в онтогенезе (рис. 6, 7). Внутренние

обороты *O. concavum* умеренно эволютные, с широкой округлой вентральной стороной и относительно узкими выпуклыми боковыми сторонами. При $D = 3.8$ мм появляется угловатость вентрального края, которая к $D = 5.7$ мм преобразуется в хорошо выраженный вентральный киль (рис. 6, а). В фазу максимального сужения ($D = 5.7$ мм) в форме оборота происходит важное изменение – боковые стороны расширяются и слегка уплощаются, а вентральная сторона, напротив, становится более узкой. При этом наибольшая ширина наблюдается возле умбонального края, тогда как ранее она приходилась на середину боковых сторон. При $D = 12$ мм (рис. 6, в) умбональные стенки расширяются и уплощаются, умбональный край становится резким и слегка оттянутым, вентральный киль сужается, вентролатеральный край остается округлым

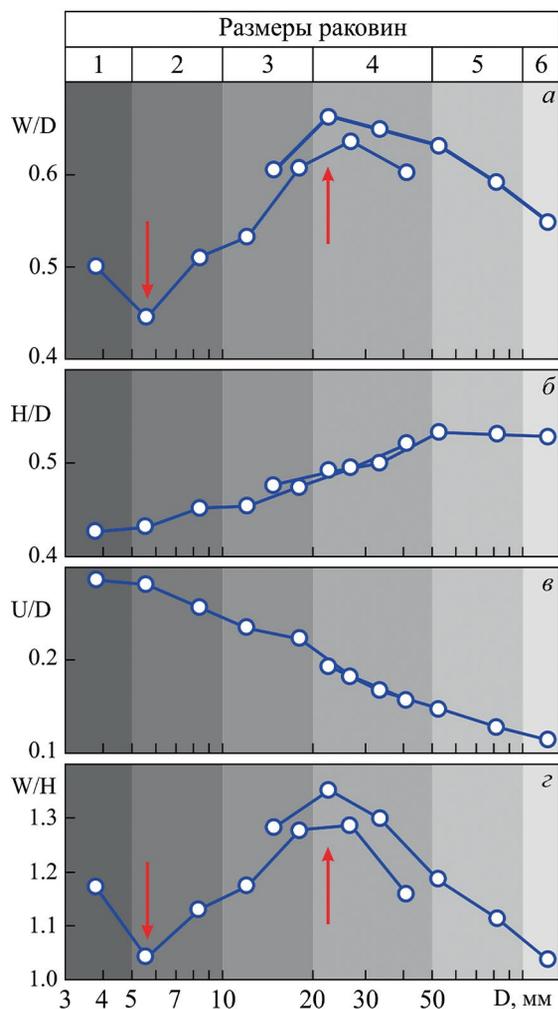


Рис. 5. Диаграммы изменения W/D (а), H/D (б), U/D (в) и W/H (г) в онтогенезе *Otoceras consavum* Tozer. Размеры раковин: 1 – мельчайшая (D до 5 мм), 2 – очень мелкая (D = 5–10 мм), 3 – мелкая (D = 10–20 мм), 4 – средняя (D = 20–50 мм), 5 – крупная (D = 50–100 мм), 6 – очень крупная (D = 100 мм и более). Стрелки, направленные вниз, указывают фазу максимального сужения раковины; направленные вверх – фазу максимального расширения раковины.

и слабовыраженным, а сечение оборота приобретает шлемовидную форму. Трикаринатной ventральная сторона становится при D = 15–18 мм. Вначале наблюдаются хорошо выраженный ventральный киль и отчетливо угловатые ventролатеральные края (рис. 6, з, д), затем эти края быстро превращаются в ventролатеральные кили. При D около 25 мм во внешней зоне боковой стороны появляется невысокий киль (рис. 6, з), который вскоре (к D = 40–45 мм) исчезает. Таким образом, в онтогенезе *O. consavum* при средних размерах раковины имеется непродолжительная фаза пентакаринатной формы внешней части оборота (рис. 7, з, д). У некоторых

экземпляров между ventролатеральным и боковым киями также имеется промежуточный киль, проходящий посередине межкильевой площадки. На последних оборотах боковые стороны становятся очень широкими и отчетливо вогнутыми, а ventральная сторона сужается, сохраняя трикаринатную форму. Области между ventральным и ventролатеральными киями постепенно уплощаются, а сами кили (в особенности ventролатеральные) становятся менее выраженными. Однако у отдельных очень крупных экземпляров межкильевые площадки остаются вогнутыми, а все три отчетливых кили сохраняются до конца жизни моллюска (рис. 4, з).

Выявленные изменения формы раковин *O. consavum* имеют сходные черты с изученным Захаровым (1971) онтогенезом более молодого *O. boreale*. Для обоих видов при D немногим более 3 мм характерно возникновение заостренности центра ventральной стороны, которая быстро преобразуется в ventральный киль. Согласно Захарову, при D более 7 мм у *O. boreale* появляются “боковые” (ventролатеральные) кили, благодаря которым ventральная сторона приобретает трикаринатную форму, тогда как у наших *O. consavum* ventролатеральные кили появляются значительно позже, при D = 15–20 мм. Это может быть важным отличительным признаком, разграничивающим пермских и триасовых отоцерасов на юных стадиях онтогенеза. Однако для полной уверенности нам необходимы новые детальные исследования онтогенетических преобразований раковин *O. boreale*.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ОТОЦЕРАСОВ

Решение вопроса о происхождении рода *Otoceras* может пролить свет на проблему эволюционного развития и палеобиогеографического расселения аммоноидей в конце перми.

Изучив представительные коллекции отоцератид из окрестностей Джульфы, В.Е. Руженцев (1959) предположил, что предком отоцерасов являлся *Prototoceras*. По его мнению, в момент обособления от араксотератид отоцератиды приобрели резкое заострение ventральной стороны и цератитовую зазубренность в основаниях внутренних лопастей. Позже (Руженцев, 1962) среди позднепермских араксотератид был выделен род *Pseudotoceras*, характеризующийся резко заостренной ventральной стороной (рис. 8, з, д) и рассматривавшийся в качестве

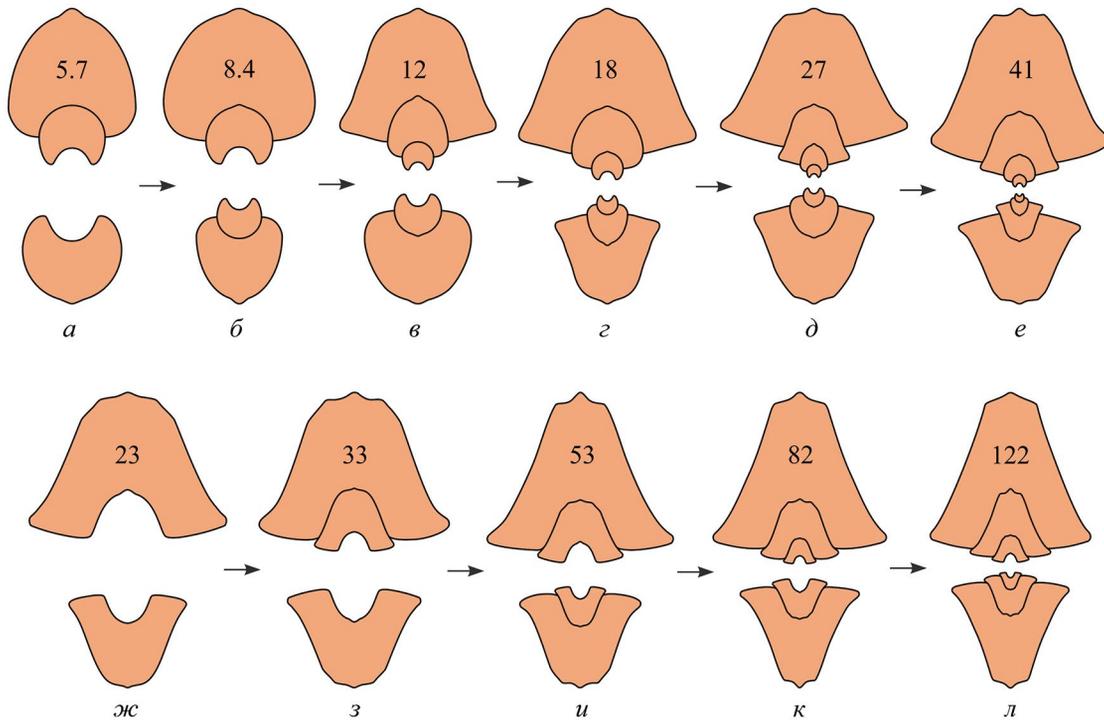


Рис. 6. Изменение поперечного сечения раковин *Otoceras concavum* Tozer в онтогенезе: а–е – экз. № 234/370-1; ж–л – экз. № 234/241-1. На сечениях показан диаметр раковины в мм.

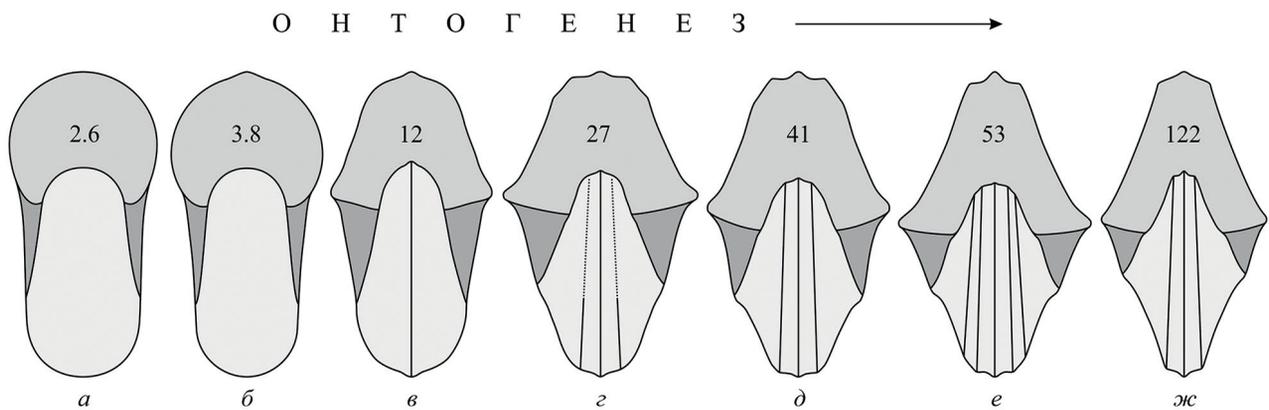


Рис. 7. Реконструкция онтогенеза раковины *Otoceras concavum* Tozer: а–д – экз. № 234/370-1; е, ж – экз. № 234/241-1. Числа указывают диаметр раковины в мм.

вероятного предка отоцерасов (Руженцев, 1963; Руженцев, Шевырев, 1965).

Однако для решения вопроса о происхождении рода *Otoceras* необходимо учитывать его морфогенетическое развитие, о котором до конца 60-х гг. прошлого века ничего не было известно. Лишь после выделения вида *O. concavum*, считающегося исходным таксоном отоцерасов (Tozer, 1967; Ермакова, 2002), стало ясно, что развитие рода происходит по пути изменения вентральной стороны

взрослых раковин от трикаринатной к заостренной. При этом широкие боковые стороны из вогнутых или уплощенных превращаются в отчетливо выпуклые. По мнению Е. Тозера (Tozer, 1967), *O. concavum* наиболее близок к джюльфинскому *Araxoceras tectum* Ruzhencev, обладающему крышевидной вентральной стороной, вогнутыми боковыми сторонами и очень сильно оттянутым умбональным краем. Если согласиться с родством этих видов, то придется признать наличие ряда неизвестных промежуточных форм между

араксоцерасами и отоцерасами, уровень развития лопастных линий которых разительно отличается (Руженцев, 1959, 1962).

Изучив онтогенез верхоянских отоцерасов, Захаров (1971) сделал вывод, что внутренние обороты *O. boreale* в поперечном сечении трудноотличимы от таковых *Vescotoceras parallelum* (Ruzhencev) и *Arahoceras latum* Ruzhencev, но при этом имеются существенные различия в лопастных линиях взрослых особей этих таксонов.

Проанализировав изменение формы раковины (преимущественно вентральной стороны внешних оборотов) представителей надсемейства *Otoceratoidea*, Ю. Бандо построил оригинальную схему их эволюционного развития (Bando, 1973, рис. 2), согласно которой от *Vescotoceras* отделились две филогенетические ветви, завершившиеся независимо (параллельно) возникшими видами *Otoceras woodwardi* Griesbach и *O. boreale* Spath. Предковой формой гималайского вида *O. woodwardi* этот исследователь считал вид *Pseudotoceras djoulfense* (Abich). При этом возникновение бореальных отоцерасов связывалось с видом *Julfotoceras tarazi* Bando, который рассматривался в качестве промежуточного между *Avushoceras jakowlewi* Ruzhencev и *Otoceras concavum* Tozer. Позднее Бандо (Bando, 1980) уточнил и расширил ранее разработанную схему эволюционного развития отоцератоидей. Он предположил, что на протяжении джувльфинского—раннегрисбахского времени развивалась крупная филогенетическая ветвь *Avushoceras* → *Prototoceras* → *Abadehceras* → *Julfotoceras* → *Otoceras*. При этом в качестве основного эволюционирующего признака рассматривалось морфогенетическое изменение формы вентральной стороны.

По мнению Ю.Д. Захарова и А.М. Павлова (1986), молодые экземпляры *Otoceras boreale* по форме раковины близки к взрослым представителям рода *Avushoceras*, а лопастные линии этих родов имеют общие черты. На этом основании Захаров и Павлов пришли к заключению, что отоцерасы произошли не от *Julfotoceras*, а от *Avushoceras*.

Как видно из этого краткого обзора, при многообразии предполагаемых предков рода *Otoceras*, исследователи сходятся в едином мнении — отоцератида отделились от араксоцератид Закавказья. Фундаментально к решению обозначенного вопроса подошел Бандо (Bando, 1973, 1980), проанализировавший изменение формы вентральной стороны многочисленных родов и видов отоцератоидей. Однако главное отличие между

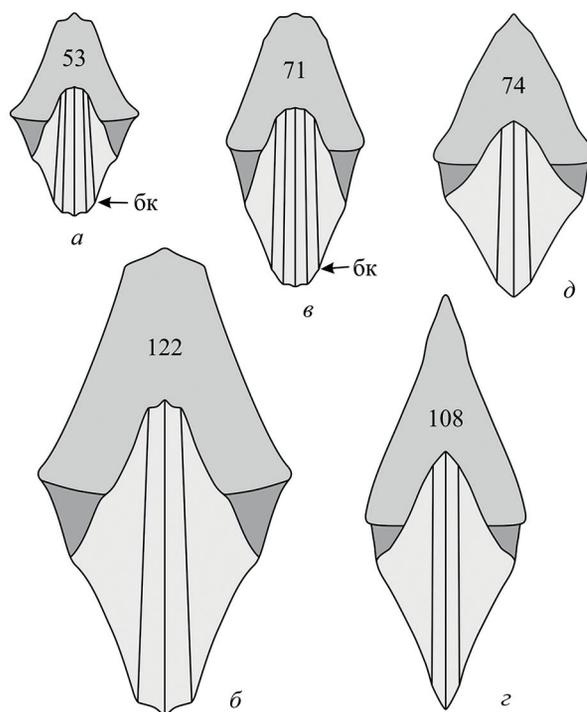


Рис. 8. Форма раковин *Otoceras concavum* Tozer (а, б), *Avushoceras jakowlewi* Ruzhencev (в), *Pseudotoceras djoulfense* (Abich) (z) и *P. armenorum* Ruzhencev (d) со стороны устья ($\times 0.5$): а, б — экз. ИГАБМ, № 234/241—1, реконструкция по поперечному сечению (см. рис. 3, а), Южное Верхоянье, правобережье р. Сеторым, основание некучанской свиты, чансинский ярус, зона *Otoceras concavum*; в — голотип ПИН, № 1425/191, реконструкция по фото (Руженцев, 1962, табл. V, фиг. 5), Закавказье, с. Авуш, верхняя пермь; z — экз. ПИН, № 1425/93, реконструкция по фото (Руженцев, 1963, табл. VI, фиг. 2), Закавказье, Дорашам 2, джувльфинский ярус; d — голотип ПИН, № 1425/92, реконструкция по фото (Руженцев, 1962, табл. IV, фиг. 5), Закавказье, Веди 2, джувльфинский ярус. Числа указывают диаметр раковины в мм, бк — боковой киль.

араксоцератидами и отоцератидами заключается не в форме раковины, а в разном уровне развития лопастной линии, который у последних заметно выше (Руженцев, 1962; Zakharov et al., 2020). Утверждение Бандо (Bando, 1973, 1980) о том, что *Julfotoceras tarazi* Bando очень близок к *Otoceras concavum* Tozer, является спорным. При близких размерах раковины у последнего на боковой стороне оборота лопастная линия имеет три глубокие лопасти с длинными зубцами в основании, тогда как у первого (см. Bando, 1973, табл. 38, 39) глубоких лопастей только две, причем их зубцы существенно мельче. Среди араксоцератид по уровню развития лопастной линии наиболее продвинутыми являются *Avushoceras* и *Pseudotoceras* — у них на боковой стороне последних оборотов третья наружная (или вторая умбональная) лопасть углубляется,

- Бяков А.С., Кутыгин Р.В., Горячев Н.А. и др. Открытие позднечансинского комплекса двустворчатых моллюсков и два эпизода вымирания фауны в конце перми на Северо-Востоке Азии // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 480. № 1. С. 121–124.
- Вавилов М.Н. О зонах в нижнем триасе Западного Верхоянья // Докл. АН СССР. 1967. Т. 175. № 5. С. 1105–1107.
- Дагис А.С., Дагис А.А., Казаков А.М. и др. Биостратиграфия нижнего инда Восточного Верхоянья // Биостратиграфия мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1986. С. 21–31.
- Дагис А.С., Ермакова С.П. Схема детальной биостратиграфии бореального нижнего триаса // Стратигр. Геол. корреляция. 1993. Т. 1. № 2. С. 26–36.
- Домохотов С.В. Индский ярус и зона отоцерас Восточного Верхоянья // Матер. по геол. и полезн. ископаемым Якутской АССР. 1960. Вып. 1. С. 111–120.
- Ермакова С.П. Зональный стандарт бореального нижнего триаса. М.: Наука, 2002. 109 с.
- Захаров Ю.Д. Otoceras Бореальной провинции // Палеонтол. журн. 1971. № 3. С. 50–59.
- Захаров Ю.Д. Последовательная смена аммоноидей в нижнем триасе Верхоянья и проблема филогении надсемейств Otoceratacea, Xenodiscacea и Proptychitacea // Проблемы эволюции. Т. 5. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 244–262.
- Захаров Ю.Д., Бяков А.С., Рихоц С., Хорачек М. Значение изотопно-углеродных данных по пограничным слоям перми и триаса в Верхоянье для глобальной корреляции базальных слоев триаса // Докл. Акад. наук. 2015. Т. 460. № 1. С. 60–64.
- Захаров Ю.Д., Бяков А.С., Хорачек М. Глобальная корреляция базальных слоев триаса в свете первых изотопно-углеродных свидетельств по границе перми и триаса на Северо-Востоке Азии // Тихоокеанск. геол. 2014. Т. 33. № 1. С. 3–19.
- Захаров Ю.Д., Павлов А.М. Первая находка араксотератид в перми восточной части СССР // Пермо-триасовые события в развитии органического мира Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 74–85.
- Килясов А.Н., Кутыгин Р.В. О литологическом и биостратиграфическом делении отоцерасовых слоев в правобережье р. Сеторым, Южное Верхоянье // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Северо-Востока России. Якутск: Изд. дом СВФУ, 2022. С. 61–66.
- Кутыгин Р.В. Clausiuraloceras mechtense – новый вид аммоноидей из кунгурского яруса Южного Предуралья // Палеонтол. журн. 2018. № 4. С. 16–28.
- Кутыгин Р.В. Отоцерасовые слои в бассейне реки Сеторым и проблема границы перми и триаса в Южном Верхоянье // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2021. С. 110–114.
- Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С. и др. Первые находки цератитов рода Otoceras в Кобюминской зоне Южного Верхоянья, Северо-Восток России // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2019. Т. 161. № 4. С. 550–570.
- Кутыгин Р.В., Килясов А.Н. Стратиграфическое положение аммоноидей рода Paramexioceras Porow в пермско-триасовых отложениях Южного Верхоянья, Северо-Восток России // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2022. Т. 27. № 4. С. 475–485.
- Кутыгин Р.В., Килясов А.Н. Моделирование онтогенетических изменений поперечного сечения раковин древнейших (позднепермских) представителей рода Otoceras (Ammonoidea) // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2024. № 1 (в печати).
- Кутыгин Р.В., Килясов А.Н., Бяков А.С. Первая находка гониатитов рода Paramexioceras в чансинских отложениях верхней перми Северо-Востока Азии // Докл. РАН. Науки о Земле. 2023. Т. 509. № 1. С. 69–73.
- Попов Ю.Н. Otoceras из нижнего триаса Восточного Верхоянья // Матер. по геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР. Магадан, 1956. Вып. 10. С. 152–155.
- Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1961. 180 с.
- Руженцев В.Е. Классификация надсемейства Otoceratacea // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С. 56–67.
- Руженцев В.Е. Классификация семейства Arahoceratidae // Палеонтол. журн. 1962. № 4. С. 88–103.
- Руженцев В.Е. Новые данные о семействе Arahoceratidae // Палеонтол. журн. 1963. № 3. С. 56–64.
- Руженцев В.Е., Шевырев А.А. Аммоноидеи // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1965. С. 47–57.
- Ядренкин А.В., Бяков А.С., Кутыгин Р.В., Копылова А.В. Новые находки и стратиграфическое распределение фораминифер в пограничных пермско-триасовых отложениях Южного Верхоянья // Тихоокеанск. геол. 2020. Т. 39. № 5. С. 69–82.
- Bando Y. On the Otocerataceae and Ophicerataceae // Sci. Reports Tohoku Univ. 2nd Ser. Geol. 1973. Spec. vol. № 6. P. 337–351.
- Bando Y. On the Otoceratacean ammonoids in the Central Tethys with a note on their evolution and migration // Mem. Fac. Educ. Kagawa Univ. Pt II. 1980. V. 30. № 1. P. 23–49.
- Dagys A., Ermakova S. Induan (Triassic) ammonoids from North-Eastern Asia // Rev. Paléobiol. 1996. V. 15. № 2. P. 401–447.
- Davydov V.I., Budnikov I.V., Kutygin R.V. et al. Possible bipolar global expression of the P3 and P4 glacial events

- of eastern Australia in the Northern Hemisphere: Marine diamictites and glendonites from the middle to upper Permian in southern Verkhoyanie, Siberia // *Geology*. 2022. V. 50. № 8. P. 874–879.
- Diener C.* The Cephalopoda of the Lower Trias // *Palaeontol. Indica. Ser. 15.* 1897. V. 2. Pt 1. P. 1–181.
- Diener C.* The Trias of the Himalayas // *Mem. Geol. Surv. India.* 1912. V. 36. Pt 3. P. 1–176.
- Ogg J.G.* The Triassic Period // *A Geologic Time Scale 2004.* Cambridge: Univ. Press, 2004. P. 271–306.
- Spath L.F.* Additions to the Eo-Triassic invertebrate fauna of East Greenland // *Medd. Grønland.* 1935. Bd 98. № 2. P. 1–115.
- Tozer E.T.* A standard for Triassic time // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1967. № 156. P. 1–103.
- Tozer E.T.* Permian–Triassic (P–T) correlation and boundary problems // *Permophiles.* 1989. № 15. P. 17–21.
- Tozer E.T.* Canadian Triassic Ammonoid Faunas // *Bull. Geol. Surv. Canada.* 1994. № 467. P. 1–663.
- Yin H., Zhang K., Tong J. et al.* The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Permian–Triassic boundary // *Episodes.* 2001. V. 24. № 2. P. 102–114.
- Zakharov Yu.D.* Ammonoid succession of Setorym River (Verkhoyansk Area) and problem of Permian–Triassic boundary in Boreal Realm // *J. China Univ. Geosci.* 2002. V. 13. № 2. P. 107–123.
- Zakharov Yu.D., Biakov A.S., Horacek M. et al.* Environmental control on biotic development in Siberia (Verkhoyansk Region) and neighbouring areas during Permian–Triassic large igneous province activity // *Morphogenesis, Environmental Stress and Reverse Evolution.* Cham, Switzerland: Springer Nature Switzerland AG, 2020. P. 197–231.
- Zakharov Yu.D., Popov A.M., Biakov A.S.* Late Permian to Middle Triassic palaeogeographic differentiation of key ammonoid groups: evidence from the former USSR // *Polar Res.* 2008. V. 27. P. 441–468.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1, 2. *Otoceras concavum* Tozer: 1 – экз. ИГАБМ, № 234/241-1: 1а – с вентральной стороны, 1б – сбоку; истоки руч. Уступного, пачка 3 в 1.1 м выше подошвы, сб. Р.В. Кутыгина и А.Н. Килысова 2017 г., обр. 17R1-71-1,1р; 2 – экз. ИГАБМ, № 234/370-1: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны; левый борт руч. Правый Суол в 190 м выше устья, пачка 3 в 0.5 м выше подошвы, сб. Р.В. Кутыгина 2022 г., обр. 22PS-3-0.5р.

Фиг. 3, 4. *Otoceras aff. concavum* Tozer: 3 – экз. ИГАБМ, № 234/209: 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны; правый борт руч. Левый Суол в 100 м выше устья, пачка 3, в 1.7 м выше подошвы, сб. И.Л. Ведерникова 2017 г., обр. 17LS-3-1,7р; 4 – экз. ИГАБМ, № 234/208: 4а – с вентральной стороны, 4б – сбоку; там же, в 2 м выше подошвы пачки 3, сб. Р.В. Кутыгина и Е.С. Соболева 2016 г., обр. 16LS-3-2р.

Все – верхняя пермь, чансинский ярус, верхний подъярус, некучанский региональный горизонт, некучанская свита, нижняя подсвита. Длина масштабной линейки 10 мм; стрелками показано начало жилой камеры.

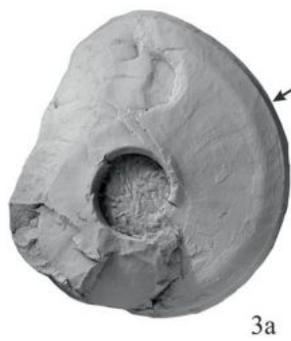
Shell Ontogeny of *Otoceras concavum* Tozer (Ceratitida) and the Problem of the Origin of Otoceratids

R. V. Kutygin¹, A. N. Kilyasov¹

¹*Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia*

As a result of a detailed study of cross sections of the most ancient (Late Permian) representatives of *Otoceras* Griesbach (*O. concavum* Tozer) from the base of the Nekuchan Formation in the upper reaches of the Vostochnaya Khandyga River in Southern Verkhoyanie, the features of ontogenetic shape changes were clarified. Trends in changes in the main parameters of the shell during its growth have been determined, the cyclical nature of the narrowing and expansion of the shell has been identified, and the sequence of changes in the shape of the whorl cross-section has been established. The formation of carinae and the emergence of a tricarinate form on the ventral side were traced. Identification of shell shape transformations in the ontogenesis of *O. concavum* contributes to the diagnosis of small-sized *Otoceras* and can serve as the basis for subsequent reconstruction of the morphogenetic development of Otoceratidae. The pentacarinate form of the outer whorl, established at the middle stage of ontogenesis, may be a character inherited from the ancestor, the genus *Avushoceras* Ruzhencev.

Keywords: ammonoids, ceratitids, *Otoceras*, ontogenesis, morphology, terminal Permian, Changhsingian, Verkhoyanie



УДК 564.53:551.762.22(470.631)

ВИД-ИНДЕКС НИЖНЕГО БАЙОСА STEPHANOCERAS HUMPHRIESIANUM (AMMONOIDEA) В БАССЕЙНЕ Р. КУБАНЬ (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

© 2024 г. В. В. Митта^{a, b, *}

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 18.12.2023 г.

После доработки 25.12.2023 г.

Принята к публикации 25.12.2023 г.

Рассматривается *Stephanoceras humphriesianum* (J. de C. Sowerby), вид-индекс верхней зоны нижнего байоса (средняя юра) стандартной шкалы, впервые установленный в нижней подсвите джангурской свиты Карачаево-Черкесии. Обсуждается фиксация лектотипа *Ammonites humphriesianus*. Новые находки позволяют выделить в бассейне Кубани фаунистический горизонт *humphriesianum*, располагающийся в средней части одноименной зоны.

Ключевые слова: Ammonoidea, Stephanoceratidae, Stephanoceras, средняя юра, нижний байос, биостратиграфия, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X24030055 EDN: EPCKDT

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Stephanoceras* Waagen, 1869, типового для семейства Stephanoceratidae Neumaug, 1875, были широко распространены в среднеюрских морских бассейнах: это Западная и Центральная Европа, Кавказ, Иран, Индонезия, Новая Гвинея, Новая Зеландия, Япония, Африка, Южная и Северная Америка (Arkell, 1957; Howarth, 2017). Типовой вид рода, *S. humphriesianum* (J. de C. Sowerby), является видом-индексом верхней зоны нижнего байоса стандартной западноевропейской шкалы.

Аммониты нижнего байоса Северного Кавказа изучены крайне плохо и в основном цитируются в работах стратиграфической направленности “в списках”. Соответственно, и биостратиграфическое расчленение этого подъяруса разработано в лучшем случае на зональном уровне (Ростовцев, 1992).

В статье обсуждаются новые находки аммонитов рода *Stephanoceras* в байосе междуречья Кубани и Урупа (Карачаево-Черкесия). Оригиналы к статье хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5546.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Различные виды рода *Stephanoceras* нередко указывались в многочисленных публикациях по биостратиграфии байоса Северного Кавказа, в т.ч. в крупных сводках (Безносков, 1967; Объяснительная ..., 1973; Юра ..., 1992). Однако оказалось очень мало работ, где палеонтологическое описание сопровождается изображениями, или, напротив, изображения сопровождаются описанием.

В работе М. Неймайра и В. Улига (Neumaug, Uhlig, 1892) под родовым названием *Stephanoceras* приведено описание нескольких видов аммонитов с Северного Кавказа, в большинстве своем оставшихся не изображенными. Исключение составляет описание “*Stephanoceras rectelobatum* Nau.”, изображения которого не оставляют сомнений в принадлежности этого экземпляра к роду *Cadomites* (Митта, 2022).

Первое полноценное описание *Stephanoceras* с Северного Кавказа привел К. Папп (Papp, 1907). По материалам, собранным экспедициями под руководством венгерского исследователя М. фон Дехи, предпринятыми в период с 1884 по 1902 гг., был описан по единственному

экземпляру с р. Фиэгдон (Северная Осетия) *Stephanoceras Liechtensteinii* Papp. Фотографии голотипа (по монотипии) указанного вида приведены в статье А. Галаца и И. Сенте (Galácz, Szente, 2008), посвященной ревизии коллекции к работе Паппа, хранящейся в настоящее время в Венгерском музее естественной истории (Будапешт).

Г.Я. Крымгольц привел описание и изображения *S. scalare* Mascke emend. Weisert с р. Чегем, Кабардино-Балкария (Крымгольц, 1947, с. 183, табл. XXXIV, фиг. 1), и *S. humphriesianum* с р. Чанты-Аргун, Чечня (ibid., с. 184, табл. XXXIII, фиг. 5). Эти же аммониты были повторно описаны позднее как *S. (Stephanoceras) scalare* (Крымгольц, 1961, с. 112, рис. 11) и *S. (S.) humphriesianum* (ibid., с. 115, табл. VIII, фиг. 1). Кроме того, две формы описаны в этой работе по фрагментам (не изображены) – *S. (S.) cf. zietenii* Quenstedt emend. Weisert, из Дагестана, и *S. (S.) cf. triplex* Mascke emend. Weisert, из Чечни.

Описание *Stephanoceras cf. freycineti* Bayle с р. Хусса-Кардоник (Карачаево-Черкесия), без изображения, приведено в работе И.Р. Кахадзе и В.И. Зесашвили (1956, с. 27).

В путеводителе экскурсий Юрского совещания (Черкашин и др., 2015, табл. XI, фиг. 4–7) приведены без описания изображения фрагментарно сохранившихся *Stephanoceras* sp. с р. Казикумухское Койсу (Дагестан).

В завершение исторической части необходимо отметить, что все опубликованные в бинарной номенклатуре *Stephanoceras* Северного Кавказа были описаны без привязки к конкретным геологическим разрезам.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МАТЕРИАЛ

В междуречье Кубани и Урупа нижний байос представлен в основном мощной, до 200–300 м, толщей темно-серых аргиллитов, относящихся к нижней подсвите джангурской свиты

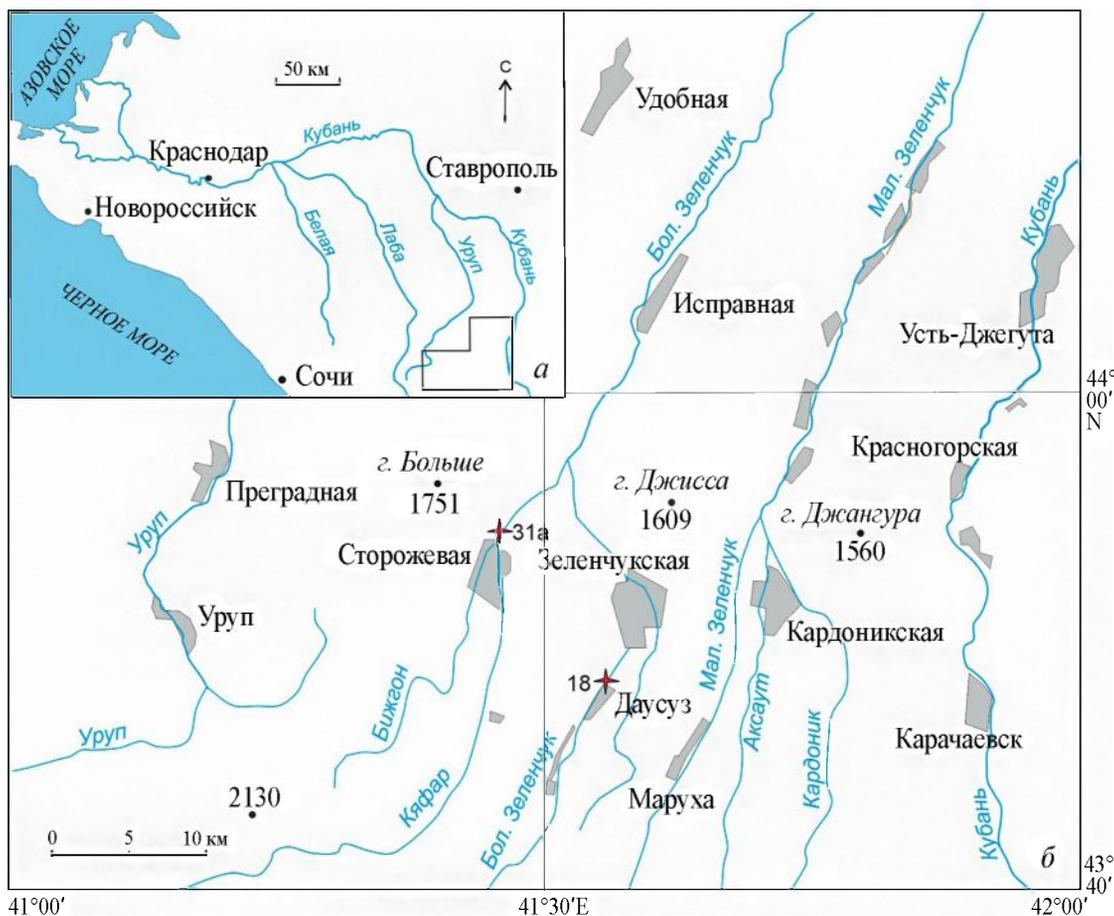


Рис. 1. Расположение местонахождений со *Stephanoceras* (18 и 31a): а – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б – детальная карта.



Рис. 2. Часть обнажения нижнего байоса (зоны Humphriesianum) на левом берегу р. Большой Зеленчук у аула Даусуз (а) и раковина *Stephanoceras humphriesianum* (J. de C. Sowerby) in situ (б).

(Безносков, 1967). Однако ископаемые в этих отложениях встречаются крайне редко, что обусловило, по-видимому, сравнительно малую изученность раннебайосских аммонитов обсуждаемого региона. В бассейне р. Кубань представители рода *Stephanoceras* были найдены автором всего в двух местонахождениях.

В местонахождении 31а (левый берег р. Кыфар непосредственно ниже устья р. Бижгон у северной околицы станицы Сторожевая, рис. 1) фрагменты *Stephanoceras* sp. были найдены в нижней части обнажения, в переотложенных сидеритовых конкрециях, изредка встречающихся в темно-серых уплотненных глинах. В этих же конкрециях были найдены также раковины *Infragarantiana primitiva* (Wetzel), *Oppelia subradiata* (J. de C. Sowerby), филлоцератиды *Adabofolloceras*, *Holcophylloceras*, *Pseudophylloceras* и литоцератиды *Nannolytoceras*, в большинстве своем представленные фрагментами раковин или ювенильными экземплярами (Митта, 2021, 2024).

В аргиллитах нижней подсвиты джангурской свиты, вскрывающихся в довольно протяженных обнажениях выше ст. Сторожевая по правому берегу р. Кыфар, аммониты обнаружены не были.

Обсуждаемые в данной работе аммониты собраны автором в 2014–2015 гг. в

местонахождении 18 на левом берегу р. Большой Зеленчук у аула Даусуз (рис. 1). Все попытки, предпринятые для дополнительного изучения этого разреза позднее, закончились безрезультатно – речное русло в очередной раз мигрировало, и к обнажениям, подмываемым рекой со стремительным течением, стало сложно подступиться.

По наиболее полным полевым наблюдениям 2015 г. (когда основное русло реки отступило к правому берегу), в местонахождении 18 обнажаются аргиллиты темно-серые мощностью не менее 20 м. В низах разреза располагаются крупные, до двух метров в поперечнике, линзы алевrolита светло- и желтовато-серого, толщиной 0.2–0.4 м; выше по разрезу их толщина уменьшается до 10–12 см, а еще выше они сменяются прослоями известняка серого с поверхности желтовато-красновато-бурого, толщиной 4–5 см (рис. 2).

Аммониты найдены только в нижней половине разреза (рис. 3), обычно извлекаются из вмещающей породы лишь кусками. Преимущественно это стефаноцератиды, представленные описываемым ниже единственным видом *Stephanoceras humphriesianum* (J. de C. Sowerby); кроме того, в редких сидеритовых конкрециях найдены единичные раковины *Holcophylloceras* sp.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже указывалось выше, *S. humphriesianum* (J. de C. Sowerby) является видом-индексом верхней зоны нижнего байоса стандартной шкалы. Интервал в средней части этой зоны в различных странах Западной Европы выделяется в качестве одноименной подзоны (Pavia, 1983; Rioult et al., 1997; Dietze et al., 2013; и др.). В основании подзоны *humphriesianum* иногда указывается и фаунистический горизонт *humphriesianum* (Callomon, Chandler, 1990; Chandler et al., 2017).

Исходя из истории изучения, наличие зоны *Humphriesianum* в юре Северного Кавказа обосновано впервые Паппом (Papp, 1907). К сожалению, палеонтологические и биостратиграфические данные, полученные предшественниками в течение многих последующих десятилетий, не были оформлены надлежащим образом. Итоги этого периода сформулированы К.О. Ростовцевым в сводке “Юра Кавказа”: “намечается деление зоны на две подзоны: *Stephanoceras humphriesianum* внизу и *Teloceras blagdeni* вверху” (Ростовцев, 1992, с. 132). Находки аммонитов рода *Teloceras* – как видов, характерных для верхов нижнего байоса (зоны *Teloceras blagdeni*), так и обычных для низов верхнего байоса (зоны *Teloceras banksii*), в обнажениях бассейна Кубани не подтверждены опубликованными описаниями и изображениями.

Наши находки служат обоснованием наличия на Северном Кавказе биостратиграфического интервала зоны (и одноименной подзоны) *Humphriesianum* верхнего байоса стандартной шкалы. Интервал распространения *Stephanoceras humphriesianum* в обнажении у аула Даусуз (рис. 3) соответствует одноименному фаунистическому горизонту.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНА

НАДСЕМЕЙСТВО *STEPHANOCERATOIDEA* NEUMAYR, 1875

СЕМЕЙСТВО *STEPHANOCERATIDAE* NEUMAYR, 1875

ПОДСЕМЕЙСТВО *STEPHANOCERATINAE* NEUMAYR, 1875

Род *Stephanoceras* Waagen, 1869

Stephanoceras humphriesianum (J. de C. Sowerby, 1825)

Табл. V, фиг. 1; табл. VI, фиг. 1

Ammonites humphriesianus: J. de C. Sowerby, 1825, с. 161, табл. D (500), фиг. 1 (part.); Buckman, 1908, табл. VII, фиг. 1 (только).

Stepheoceras humphriesianum: Buckman, 1921, табл. CCXXXVIII.

Cadomites humphriesianus: Fallot, Blanchet, 1923, табл. XIII, фиг. 1 (по табл. IV, фиг. 1).

Stephanoceras humphriesi: Weisert, 1932, с. 149, рис. 14, табл. 17, фиг. 3.

Stephanoceras humphriesianum: Крымгольц, 1947, с. 184, табл. XXXIII, фиг. 5.

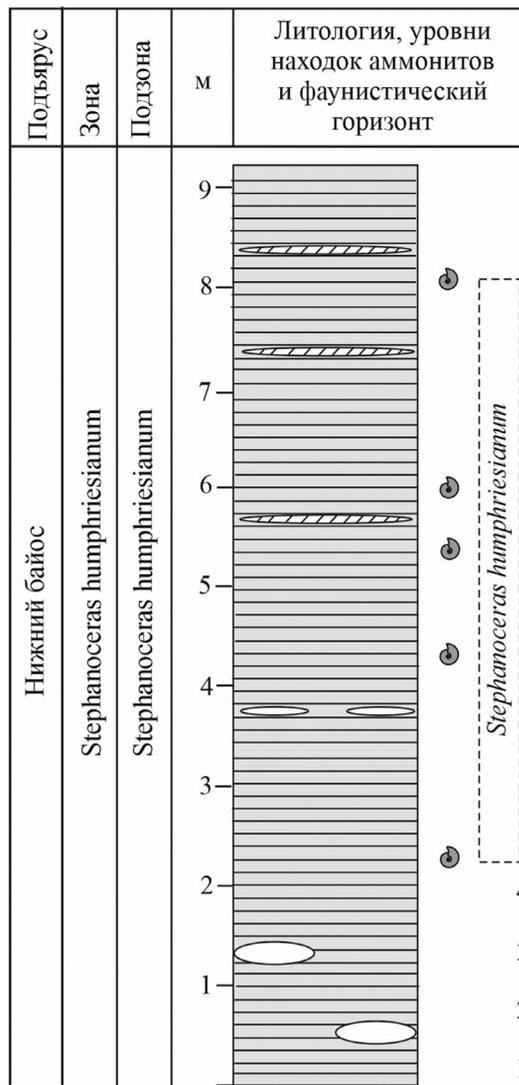


Рис. 3. Нижняя часть разреза на левом берегу р. Большой Зеленчук у аула Даусуз (местонахождение 18), пунктиром обозначен фаунистический горизонт *humphriesianum*. Обозначения: 1 – аргиллиты, 2 – линзы алевролитов, 3 – прослой известняка, 4 – уровни находок *Stephanoceras*.

Stephanoceras (*Stephanoceras*) *humphriesianum*: Крымгольц, 1961, с. 115, табл. VIII, фиг. 1; Atrops, 1974, с. 82, табл. 2, фиг. 1; Sandoval, 1983, с. 236, рис. 95J, 99A, табл. 19, фиг. 1.

Stephanoceras cf. *humphriesianum*: Dietze et al., 2007, рис. 4. non *Cadomites humphriesi*: Roché, 1939, с. 187, табл. IV, фиг. 1.

Лектотип – Музей естественной истории, Лондон, экз. № 43908a; изображен в: J. de C. Sowerby, 1825, табл. D (500), фиг. 1 (только крупная раковина) (переизображен: Buckman, 1908, табл. VII, фиг. 1; Fallot, Blanchet, 1923, табл. XIII, фиг. 1; Arkell, 1956, табл. 35, фиг. 3; 1957, рис. 342.1; Howarth, 2017, рис. 4.2); Англия, Дорсет, Шербурн; нижний байос, зона

и подзона *Humphriesianum*; обозначен в: Fallot, Blanchet, 1923.

Описание (рис. 4). Взрослые раковины достигают 280 мм в диаметре. Обороты уплощенные, с субпрямоугольным сечением на молодых (Д ~ 100–150 мм) стадиях. Взрослая жилая камера округлого сечения, высота оборота немного превосходит его ширину. Пупок очень широкий; пупковая стенка выражена при диаметре до 10 мм, с дальнейшим ростом раковины сливается с боковыми сторонами. Длина взрослой жилой камеры составляет более одного оборота; устье простое, с хорошо выраженным раструбом.

Короткие первичные ребра, субрадиальные или, чаще, немного отклоняющиеся назад, заканчиваются около середины боков или ближе к пупковому шву бугорком, хорошо выраженным на раковинах и хуже на ядрах. От бугорков отходят обычно по два длинных вторичных ребра, между двураздельными ребрами наблюдаются по одному вставному ребру. Коэффициент ветвления варьирует в пределах 2.5–3. Вентральную сторону ребра пересекают прямо.

Размеры¹ в мм и отношения:

Экземпляр №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/1395	245	60	53	138	0.24	0.22	0.56
5546/1394	190	42	43	108	0.22	0.23	0.57
5546/165	175	43	42	100	0.25	0.24	0.58

Изменчивость. У части западноевропейских представителей вида (см. синонимику: Buckman, 1921; Atrops, 1974) точка ветвления ребер (бугорки) расположена около середины боков. Северокавказские раковины в этом отношении сходны с лектотипом, у которого бугорки расположены ближе к пупковому краю.

Сравнение. Субпрямоугольным сечением молодых оборотов и округлым сечением взрослых раковин описываемый вид хорошо отличается от установленных гораздо позже других видов рода.

Замечания. Вид был описан Дж. де К. Соверби по фрагменту, достигавшему около 110 мм в диаметре (половинка раковины, распиленной вдоль, приведен вид сбоку), и другому, в несколько раз меньшему по размерам, экземпляру (внутренние обороты фрагмента, изображены сбоку и с устья). Эти два синтипа

¹ Все измеренные экземпляры в той или иной степени сдвинуты с боков, и размеры приблизительные.

(голотип обозначен не был) указаны при первом описании (Sowerby, 1825) как одна фиг. 1. Впоследствии С. Бакмен (Buckman, 1908) привел фотографии обоих экземпляров из типовой серии *Ammonites humphriesianus* в тех же ракурсах, дополнив их видом с устья крупного экземпляра (далее – экз. № 43908a).

В. Аркелл в монографии “Юрские отложения Земного шара” привел фотографию вида сбоку экз. № 43908a (Arkell, 1956, табл. 35, фиг. 3). В пояснениях к фототаблице для видов *Parkinsonia parkinsoni* (Sowerby) и *Stephanoceras humphriesianum* (Sowerby) указано, что “lectotype designated Buckman, 1908”, а в сноске пояснение: “The figuring of these specimens only, under the title ‘Type specimens in the Sowerby Collection’, is here regarded as tantamount to designation of lectotypes”.

Если бы Бакмен в своей работе привел изображение только одного экземпляра из коллекции Соверби, то можно было согласиться с указанием Аркелла, но Бакмен привел изображение двух экземпляров, составляющих типовую серию. Соответственно, утверждение Аркелла, что Бакмен произвел валидную фиксацию типа вида, не является достоверным.

П. Фалло и Ф. Блэнше (Fallot, Blanchet, 1923, табл. XIII, фиг. 1) привели фотографии гипсового слепка экз. № 43908a, с указанием, что это голотип. При описании “*Cadomites Humphriesianum* Sow. sp.” французскими исследователями оговаривается, что вид Соверби нужно определять только по этому экземпляру, а мелкозернистая раковина, изображенная Бакменом на табл. VII, фиг. 2, скорее всего, относится к *Cadomites brodiaea* (Sowerby)².

Действия Фалло и Блэнше, недвусмысленно избравшими вполне определенный синтип в качестве единственного номенклатурного типа таксона, квалифицируются ст. 74.5 МКЗН (Международный, 2004) как фиксация лектотипа.

Распространение. Низы подзоны *Humphriesianum* одноименной зоны верхнего байоса Западной Европы и Кавказа.

Материал. Три относительно целые раковины, изображенные здесь, и фрагменты

² “Nous donnons comme unique référence les figures des types mêmes de Sowerby; ce n’est que d’après elles que l’on doit déterminer cette espèce, ou plutôt d’après la figure I, car le petit individu pl. VII, fig. 2 appartient peut-être a u jeune d e *C. Brodiaei* Sow. sp. (?)” (Fallot, Blanchet, 1923, c. 146).



Рис. 4. *Stephanoceras humphriesianum* (J. de C. Sowerby), экз. ПИН, № 5546/165; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Бол. Зеленчук у аула Даусуз (местонахождение 18); нижняя подсвита джангурской свиты; нижний байос, зона и подзона Humphriesianum, фаунистический горизонт humphriesianum. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

шести других экз.; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, левый берег р. Бол. Зеленчук у аула Даусуз, местонахождение 18; нижняя подзона джангурской свиты; зона *Stephanoceras humphriesianum*, одноименные подзона и фаунистический горизонт.

* * *

В полевых работах на разрезах юры между речья Кубани и Урупа в течение ряда лет принимали участие О. Нагель (O. Nagel, Дрезден, Германия), Ш. Гребенштайн (S. Gräbenstein, Бодельсхаузен, Германия), В. Пиркль (V. Pirkl, Герлинген, Германия) и многие другие мои друзья и коллеги. В.П. Шерстюков (Ин-т прикладной астрономии РАН, ст. Зеленчукская, Карачаево-Черкесия) сопровождал меня при первом знакомстве с обнажениями у аула Даусуз; М.П. Шерстюков (Ин-т наук о Земле, Северо-Кавказский федеральный ун-т, Ставрополь) предоставил возможность для ознакомления со своими сборами из этого местонахождения. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Р.Б. Чандлер (R.V. Chandler, Музей естественной истории, Лондон) прислал цифровые фотографии лектотипа *Stephanoceras humphriesianum*. Автор глубоко благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы. Выражаю также искреннюю признательность рецензентам – Т.Б. Леоновой и С.В. Николаевой; их замечания и предложения, несомненно, способствовали улучшению рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН и, частично, за счет средств бюджета Череповецкого государственного ун-та. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безносков Н.В. Байосские и батские отложения Северного Кавказа. М.: Недра, 1967. 179 с. (Тр. ВНИИГаз. Вып. 28/36).

Кахадзе И.Р., Зесашвили В.И. Байосская фауна долины р. Кубани и некоторых ее притоков // Тр. Геол.

ин-та АН Груз. ССР. Сер. геол. 1956. Т. 9 (14). Вып. 2. 55 с.

Крымгольц Г.Я. Класс Cephalopoda. Головоногие // Атлас руководящих форм ископаемой фауны СССР. Т. VIII. Нижний и средний отделы юрской системы. М.: Гос. изд-во геол. лит-ры, 1947. С. 158–207.

Крымгольц Г.Я. Аммониты ниже- и среднеюрских отложений Северного Кавказа. Л.: Изд-во ЛГУ, 1961. 166 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд-во. 4. М.: КМК, 2004. 223 с.

Mumma V.V. О первых находках *Infragarantiana* (Ammonoidea: Perisphinctidae) в зоне Niortense верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021. № 6. С. 33–39.

Mumma V.V. Род *Cadomites* (Ammonoidea: Stephanoceratoidea) в верхнем байосе–нижнем бате (средняя юра) бассейна р. Кубань (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 33–41.

Mumma V.V. Надсемейство *Perisphinctoidea* (Ammonoidea) в байосе – нижнем бате бассейна Кубани (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2024. № 1. С. 51–63.

Объяснительная записка к стратиграфической схеме юрских отложений Северного Кавказа / Ред. Н.В. Безносков и др. М.: Недра, 1973. 194 с.

Ростовцев К.О. Ярусное и зональное расчленение по аммонитам // Юра Кавказа. СПб.: Наука, 1992. С. 126–140.

Черкашин В.И., Гаврилов Ю.О., Захаров В.А. и др. Юрские отложения центральной части Горного Дагестана. Путеводитель геол. экскурсий VI Всеросс. совещ. “Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии”. Махачкала: Алеф, 2015. 132 с.

Юра Кавказа. СПб.: Наука, 1992. 184 с. (Тр. Межведомственного стратиграфического комитета. Т. 22).

Arkell W.J. Jurassic Geology of the World. Edinburgh–L., 1956. P. XV+806.

Arkell W.J. Jurassic ammonitina // Treatise in Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca. N.-Y. – Lawrence, Kansas, 1957. P. 232–344.

Atrops F. Le Bajocien inferieur et moyen des Beni Bandel au sud-ouest de Tlemcen (ouest Algérien) // Geol. méditerr. 1974. Т. 1. № 2. С. 75–84.

Buckman S.S. Illustrations of type specimens of Inferior Oolite ammonites in the Sowerby collection // Monogr. Palaeontogr. Soc. London. 1908. 7 pl.

- Buckman S.S.* Type Ammonites. Bd III. L.: Wheldon & Wesley, 1919–1921. P. 1–64.
- Callomon J.H., Chandler R.B.* A review of the ammonite horizons of the Aalenian-Lower Bajocian stages in the Middle Jurassic of southern England // Mem. descrittive Carta geol. Ital. 1990. V. 40. P. 85–112.
- Chandler R.B., Dietze V., Whicher J.* A revision of some British Lower Bajocian stephanoceratid ammonites // Proc. Geol. Assoc. 2017. V. 128. P. 636–658.
- Dietze V., Bosch K., Franz M. et al.* Die Humphriesianum-Zone (Unter Bajocium, Mitteljura) am Kahlenberg bei Ringsheim (Oberrheingraben, SW Deutschland) // Palaeodiversity. 2013. V. 6. S. 29–61.
- Dietze V., Schweigert G., Callomon J.H. et al.* Der Mitteljura des Ipf-Gebiets (östliche Schwäbische Alb, Süddeutschland). Korrelation der süddeutschen Ammoniten-Faunenhorizonte vom Ober-Bajocium bis zum Unter-Callovium mit Südengland und Frankreich // Zitteliana. Ser. A. 2007. Bd 47. S. 105–125.
- Fallot P., Blanchet F.* Observations sur la faune des terrains Jurassiques de la région de Cardó et de Tortosa (Province de Tarragone) // Treb. Inst. Catalana Hist. Natur. 1923. V. 6. P. 73–264.
- Galácz A., Scente I.* Middle Jurassic fossils from Daghestan. A revision of ammonites and bivalves collected by the Déchy Caucasus expeditions (1884–1902) // Hantkeniana. 2008. V. 6. P. 109–125.
- Howarth M.K.* Systematic descriptions of the Stephanoceratoidea and Spiroceratoidea // Treatise online. 2017. № 84. Pt I revised. V. 3b (6). 101 p.
- Neumayr M., Uhlig V.* Über die von H. Abich im Kaukasus gesammelten Jurafossilien // Denkschr. math.-naturwiss. Kl. Kais. Akad. Wiss. Wien. 1892. Bd 59. S. 1–122.
- Papp K.* Beschreibung der während der Forschungsreisen M. v. Déchys im Kaukasus gesammelten Versteinerungen // Déchy M. von. Kaukasus. Reisen und Forschungen im kaukasischen Hochgebirge. Bd III. Bearbeitung der gesammelten Materialien. Berlin: D. Reimer (E. Vohsen), 1907. P. 141–173.
- Pavia G.* Ammoniti e biostratigrafia del Baiociano inferiore di Digne (Francia S.E., Dip. Alpes-Haute Provence) // Mus. Reg. Sci. Natur. Torino. 1983. Monogr. 2. P. 1–254.
- Rioul M., Contini D., Elmi S., Gabilly J.* Bajocien // Bull. Centre Recherches Elf Explor. Prod. 1997. Mém. 17. P. 41–53.
- Roché P.* Aalénien et Bajocien et de quelques régions voisines // Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. 1939. Fasc. 35. Mém. 29. P. 5–380.
- Sandoval J.* Bioestratigrafia y paleontología (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Béticas. Granada: Granada Univ., 1983.
- Sowerby J. de C.* The Mineral Conchology of Great Britain. V. 5. Pt 86. L.: Meredith, 1825. P. 153–171.
- Weisert K.* Stephanoceras im schwäbischen braunen Jura delta // Palaeontogr. 1932. Bd 76. S. 121–191.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1. *Stephanoceras humphriesianum* (J. de C. Sowerby), экз. ПИН, № 5546/395, экземпляр с сохранившимся устьем, сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Бол. Зеленчук у аула Даусуз (местонахождение 18); нижняя подсвита джангурской свиты; нижний байос, зона и подзона *Humphriesianum*, фаунистический горизонт *humphriesianum*. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечена последняя видимая септа.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Stephanoceras humphriesianum* (J. de C. Sowerby), экз. ПИН, № 5546/394; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Бол. Зеленчук у аула Даусуз (местонахождение 18); нижняя подсвита джангурской свиты; нижний байос, зона и подзона *Humphriesianum*, фаунистический горизонт *humphriesianum*. Длина масштабной линейки 10 мм; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

***Stephanoceras humphriesianum* (Ammonoidea), an Index Species
of the Lower Bajocian, in the Basin of the Kuban River
(Northern Caucasus, Russia)**

V. V. Mitta^{1, 2}

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162600 Russia*

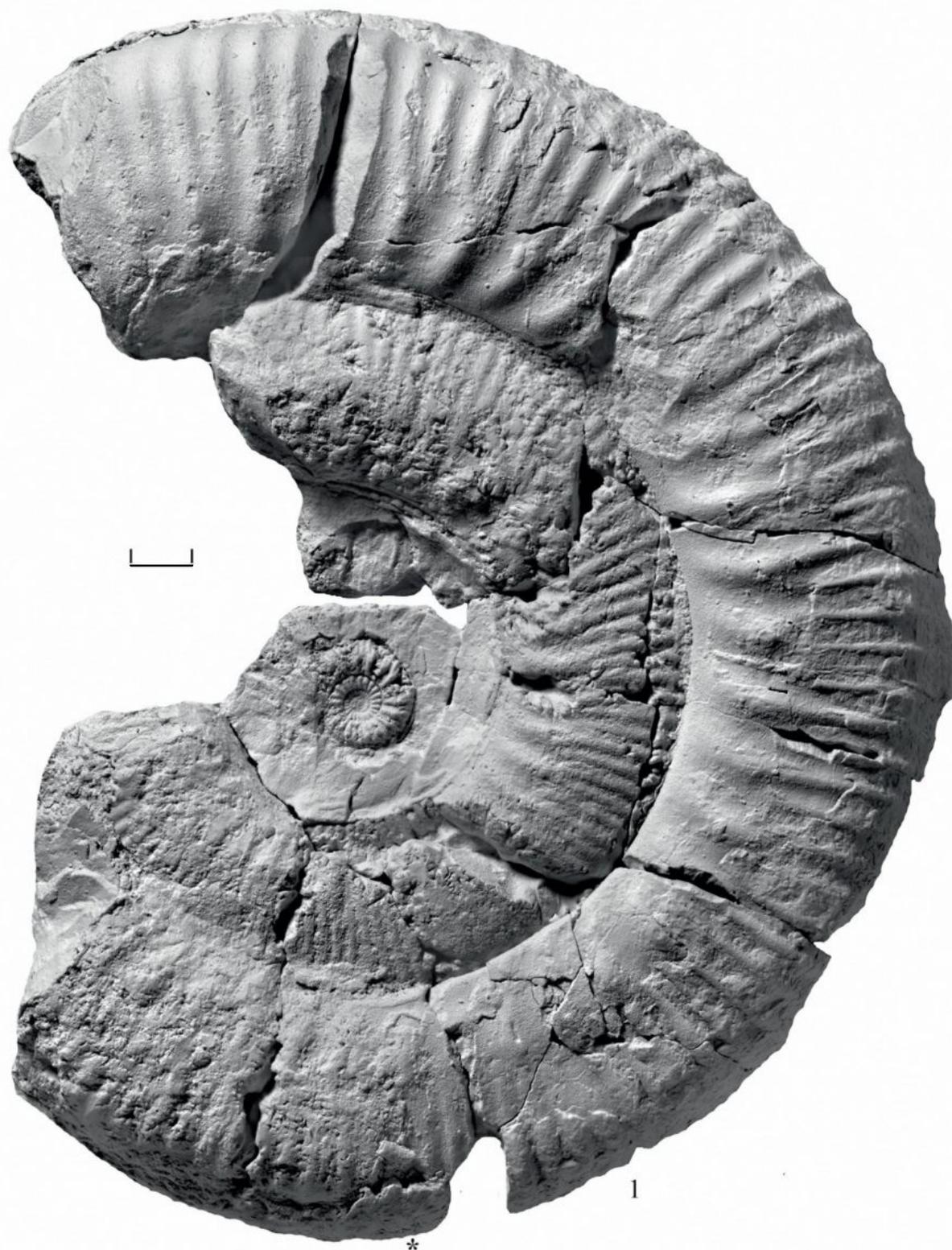
The paper discusses *Stephanoceras humphriesianum* (J. de C. Sowerby), an index species of the upper zone of the Lower Bajocian (Middle Jurassic) standard scale, for the first time identified from the lower subformation of the Djangura Formation of Karachay-Cherkessia. The fixation of the lectotype of *Ammonites humphriesianus* is discussed. New finds make it possible to establish the *humphriesianum* faunal horizon in the middle part of the eponymous zone for Kuban River basin.

Keywords: Ammonoidea, Stephanoceratidae, *Stephanoceras*, Middle Jurassic, Lower Bajocian, biostratigraphy, Northern Caucasus



5546/395

1



УДК 564.81.551.733.3(470.1)

ПОРИСТЫЕ ЛИНГУЛИДЫ (БРАХИОПОДЫ) СИЛУРА ГРЯДЫ ЧЕРНОВА, СЕВЕРО-ВОСТОК ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2024 г. Т. М. Безносова^а, *, Г. Т. Ушатинская^б, **

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

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

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

**e-mail: gushat@paleo.ru

Поступила в редакцию 07.11.2023 г.

После доработки 14.12.2023 г.

Принята к публикации 14.12.2023 г.

Приведено описание остатков органо-фосфатных брахиопод из отряда Lingulida, впервые обнаруженных в силурийских отложениях Тимано-Североуральского региона. Отдельные створки раковин и их фрагменты были найдены в терригенно-карбонатной толще венлока в разрезе р. Падимейтывис, расположенном в центральной части гряды Чернова. Результаты сравнения с другими таксонами позволяют предположить, что остатки брахиопод близки к пористым лингулидам рода *Lingulipora* Gurty. Рассмотрено развитие рода на ранних этапах онтогенеза.

Ключевые слова: нижний силур, лингулиды, пористость, эмбриональное развитие

DOI: 10.31857/S0031031X24030069 EDN: EOXEDV

Разрез силура находится в центральной части гряды Чернова, расположенной в Тимано-Североуральском регионе, в 80 км к северо-северо-западу от г. Воркута (рис. 1). Гряда Чернова представляет собой узкую приразломную горстообразную структуру (Юдин, 1994). Самыми древними в разрезе силура этого района являются отложения венлока, выходящие на поверхность в бассейне р. Падимейтывис. Вниз по течению р. Падимейтывис венлокские отложения перекрываются отложениями лудлова. Первая стратиграфическая схема расчленения силурийских отложений района была разработана Г.А. Черновым (1964, 1972). В последующие годы стратиграфия силура неоднократно пересматривалась (Модзалевская, 1980; Антошкина, Безносова, 1988; Matveev et al., 2000; Безносова и др., 2014). Сейчас за основу расчленения силурийских отложений в бассейне р. Падимейтывис принята стратиграфическая схема Урала (Объяснительная записка..., 1994) с уточнениями (Безносова и др., 2020). Материалом для данной статьи послужили образцы пород, послойно собранные В.А. Матвеевым, работавшим на гряде Чернова в 2017 г.

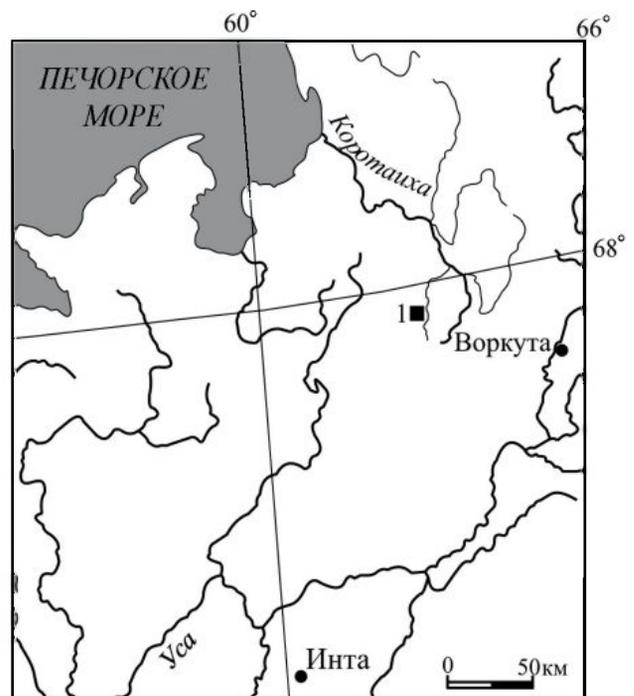


Рис. 1. Схема расположения разреза силура на гряде Чернова: 1 – местонахождение *Lingulipora?* sp. в бассейне р. Падимейтывис.

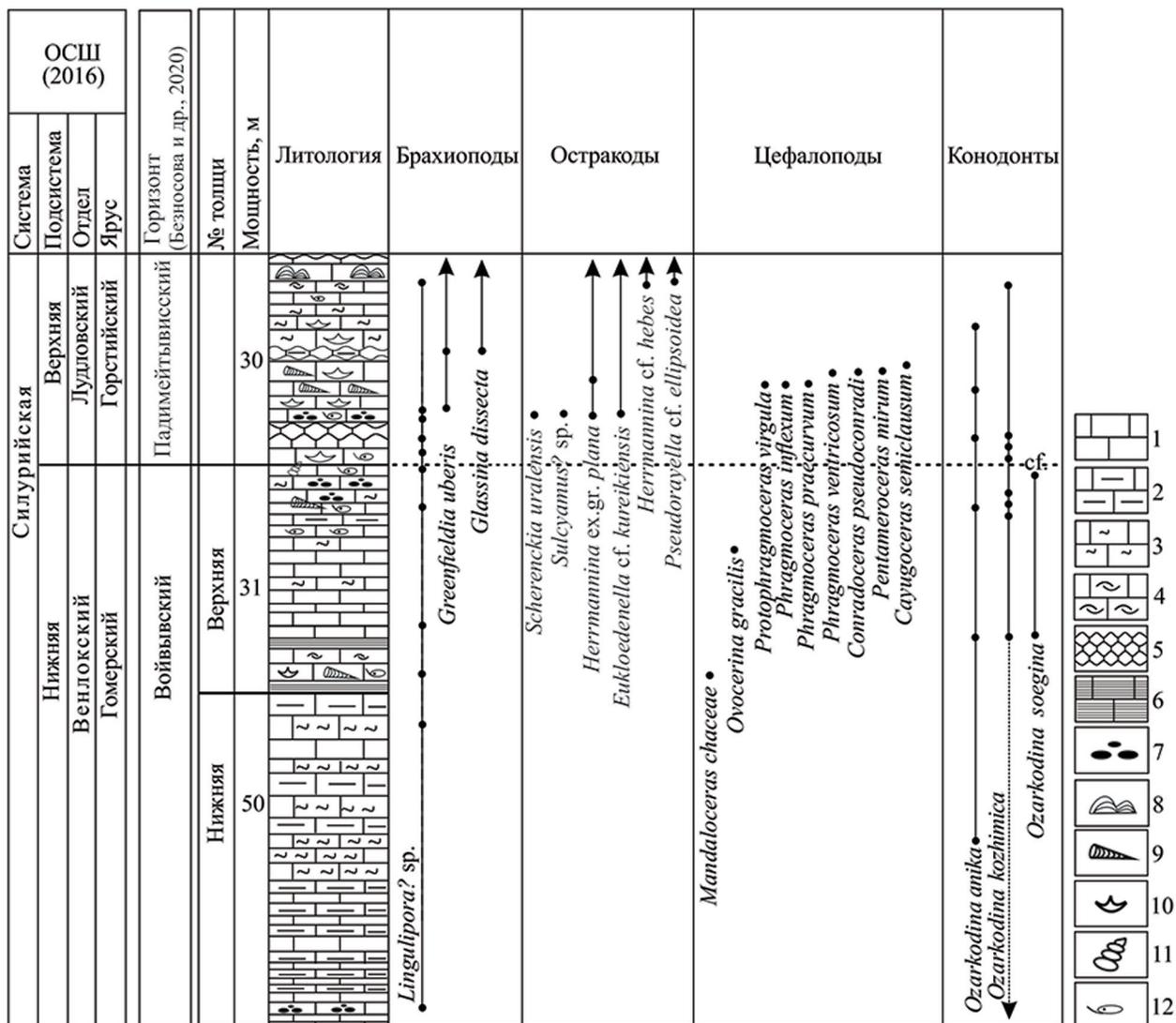


Рис. 2. Распространение основных групп фауны в отложениях венлока и лудлова по р. Падимейтевск. Обозначения: 1–6 – известняк: 2 – глинистый, 3 – биотурбированный, 4 – биокластовый, 5 – комковатый, 6 – микрослойчатый; 7 – гравелиты; 8 – строматолиты; 9 – головоногие моллюски; 10 – брахиоподы; 11 – гастроподы; 12 – остракоды.

В разрезе силура стратиграфический интервал, заключающий лингулид, которым посвящена статья, охватывает верхнюю часть венлока (войвывский горизонт и гомерий) и нижнюю часть падимейтевского горизонта лудлова (горстия), общей мощностью 100 м. По условиям осадконакопления и распространению органических остатков рассматриваемый интервал подразделен на две толщи (рис. 2).

Нижняя толща в основании сложена коричнево-серыми тонкоплитчатыми известняками с прослоями глинистых известняков (16 м). Их сменяют известняки коричнево-серые пелитоморфные глинистые, доломитизированные, переслаивающиеся с известняками комковатыми

глинистыми (34 м). Фауна в этой части разреза представлена лишь двумя группами организмов, имеющих фосфатный скелет – брахиоподами лингулидами и конодонтами (Matveev et al., 2020). Мощность нижней толщи 50 м.

Верхняя толща в основании сложена известняками серыми, тонкоплитчатыми и биокластовыми. В отдельных прослоях наблюдаются фрагменты раковин крупных остракод, ортоцератид, пелелипод, карбонатных брахиопод; здесь же встречены лингулиды. Выше лежат известняки темно-серые, пелитоморфные, биотурбированные и литобиокластовые, в которых содержатся остатки остракод, гастропод, цефалопод в виде целых раковин и их фрагментов, а также

лингулид и конодонтов. Мощность верхней толщи 31 м.

Пограничные с венлокскими отложения лудлова сложены переслаиванием известняков комковатых и тонкоплитчатых глинистых и содержат ракушники с брахиоподами, остракодами, наутилоидеями, а также перешедшими сюда из венлока лингулидами и конодонтами (рис. 2).

В десяти карбонатных и карбонатно-глинистых образцах из верхнего венлока, отобранных из разреза на правом берегу р. Падимейтивис, при их растворении в слабой уксусной кислоте, наряду с остатками конодонтов были обнаружены разрозненные створки ранее здесь не известных фосфатных брахиопод. Створки очень мелкие, длиной не более 1 мм, очень тонкие, часто обломанные. Изучение этих створок и их фрагментов с помощью сканирующего микроскопа показало, что они несут поры. Хотя пористость раковин у брахиопод неоднократно появлялась в разных группах, у палеозойских лингулид она известна только у одного рода — *Lingulipora* Girty, 1898, распространенного в средне- и верхнедевонских отложениях Северной Америки и Европы (Польша, Чехия, Подолия, Поволжье) (Батрукова, 1964; Cooper, Dutro, 1982; Valinski, 1988, 1997; Mergl, 2019; Смирнова, Жегалло, 2020). Кроме того, на внешних поверхностях створок в их примакушечных частях обнаружилось присутствие протегулула и брефической раковины, по строению которых можно составить представление о ранних этапах онтогенеза этих раковин.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

КЛАСС LINGULATA

ОТРЯД LINGULIDA

СЕМЕЙСТВО UNCERTAIN

Род *Lingulipora* Girty, 1898

Типовой вид — *Lingula* (*Lingulipora*) *williamsiana* Girty, 1898; верхний девон, штат Виргиния, США.

Диагноз. Раковина мелкая, тонкостенная, удлинненно-овальной формы, грубопористая. Протегулум и брефическая раковина четко выделяются. Вентральная псевдоинтераррея хорошо развита, с глубокой бороздкой для прохода ножки; флексурные линии отсутствуют. Дорсальная псевдоинтераррея очень узкая. Внутреннее строение обеих створок плохо известно.

***Lingulipora?* sp.** из верхнего венлока гряды Чернова (р. Падимейтивис) — очень маленькая (длина 600 мкм—1мм; ширина 350—700 мкм), тонкостенная, удлинненно-овальная слабо двояковыпуклая раковина (табл. VII, VIII). Задний и передний края полого-закругленные. Примакушечный угол в брюшной створке 100° , в спинной — 120° — 130° ; боковые края почти прямые или слегка округленные (табл. VII, фиг. 1—5, 6а). Псевдоинтераррея в спинной створке слабо выделяется; в примакушечной части она узкая, немного вдавлена, к боковым сторонам становится пошире и иногда несет три—четыре параллельные складки; по направлению к переднему краю она плавно сливается с боковыми сторонами (табл. VIII, фиг. 1б—1г). Отпечатков внутреннего строения не сохранилось. Но на внутренней поверхности отдельных фрагментов можно видеть округлые отверстия — поры, диаметром около 1 мкм, отстоящие друг от друга на расстоянии от 2—3 до 20 мкм (табл. VIII, фиг. 1д). К сожалению, не удалось выяснить особенности распространения пор по всей внутренней поверхности створки.

Снаружи в задней части створок отчетливо выделяются протегулум и брефическая раковина (табл. VII, фиг. 1а, 2—5, 6а; табл. VIII, фиг. 1а—1г). Протегулум округлый, высотой 20—30 мкм, приподнят над створкой, создавая примакушечную ее часть, с диаметром 80—100 мкм; отделен от брефической раковины отчетливой бороздкой. В середине он немного вдавлен, а на его боковых сторонах иногда сохранились тонкие радиальные струйки (табл. VII, фиг. 4а, 4б; табл. VIII, фиг. 1г). Брефическая раковина округленно-овальных очертаний, шириной около 300 мкм, длиной 170—180 мкм, с гладкой поверхностью; иногда на ней видны две—три плохо заметные концентрические линии. От взрослой части брефическую раковину отделяет заметное сгущение концентрических ребрышек, оконтуривающих ее края. Взрослая поверхность спинной створки несет несколько концентрических пластин 40—50 мкм шириной, передние края которых слегка утолщены и приподняты (табл. VII, фиг. 6г); пластины покрыты частыми многочисленными тонкими (около 10—15 мкм шириной) и очень тонкими (около 1 мкм шириной) тесно расположенными концентрическими струйками (табл. VII, фиг. 6а—6г; табл. VIII, фиг. 2). Иногда видны радиальные ребрышки, тоже очень тонкие, лучше заметные (или лучше сохранившиеся) на боковых сторонах. На взрослой наружной поверхности также спорадически (гораздо реже, чем на внутренней поверхности) разбросаны поры с диаметром менее микрона (табл. VII, фиг. 6б, 6в).

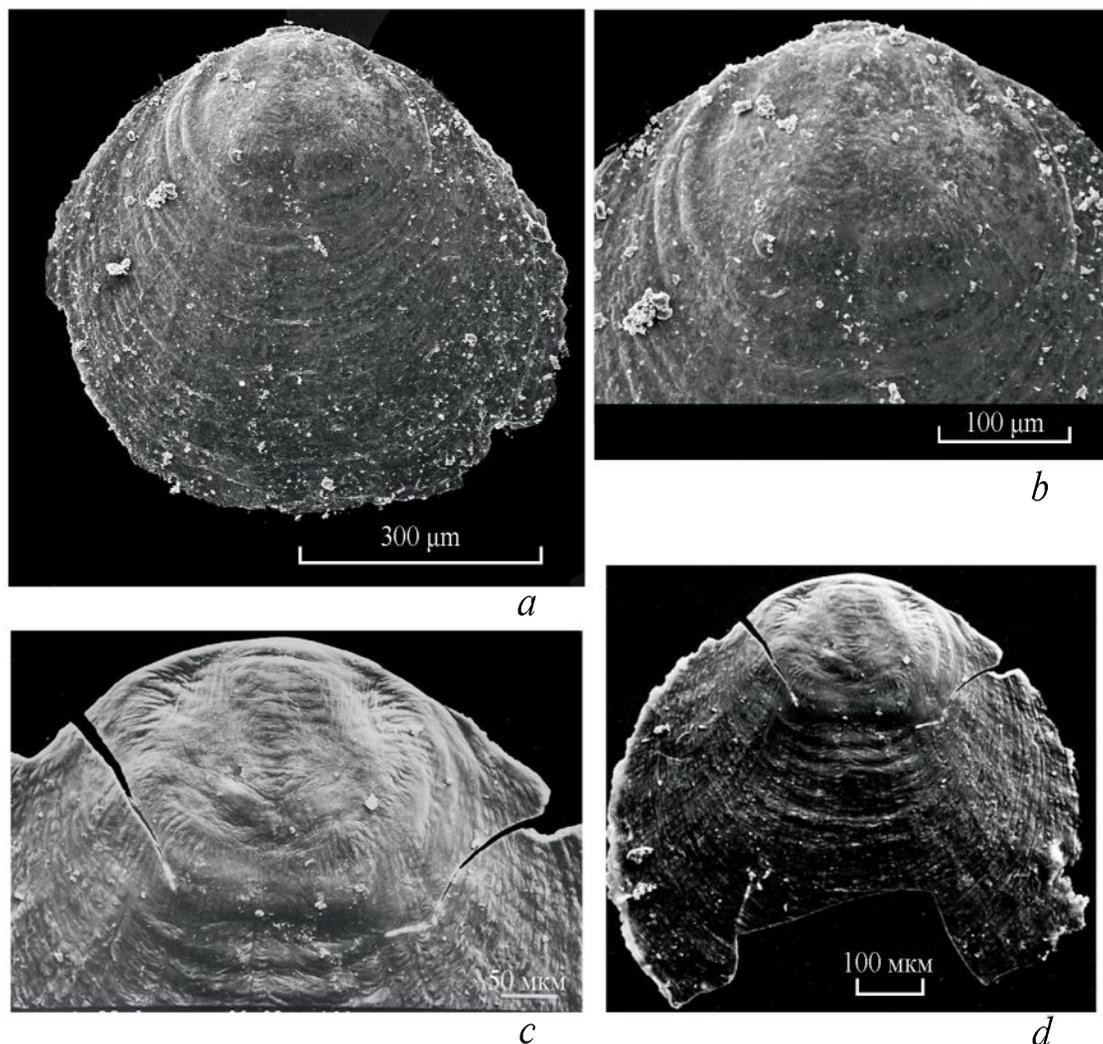


Рис. 3. Спинные створки двух родов лингулид из нижнего кембрия Сибирской платформы: *a, б* – *Sukharilingula luchininae* Ushat., 2012, экз. ПИН, № 4896/10: *a* – спинная створка снаружи, общий вид; *б* – задняя часть с брефической раковиной, ее границей со взрослой створкой и двумя парами невысоких поднятий по бокам брефической раковины с частично сохранившимися щетинками; Сибирская платформа, р. Сухариха; нижний кембрий, ботомский ярус, нижняя часть шумнинской свиты; *в, г* – *Еооболус синиеллус* (Pelman, 1983), экз. ПИН, № 4349/2008: *в* – спинная створка снаружи, общий вид; *г* – задняя часть створки, зачаточный протегулум (?) и брефическая раковина, хорошо видна граница брефической и взрослой частей створки; по бокам брефической раковины – по две пары невысоких поднятий с пучками щетинок; Сибирская платформа, р. Лена, среднее течение, местонахождение “Водорослевая линза”; нижний кембрий ботомский ярус, синская свита (Иванцов и др., 2005).

Отсутствие данных о внутреннем строении створок не дает возможности описать эту форму как новый вид, а может быть, выделить новый род. Но некоторые ее признаки – присутствие пор и строение примакушечной части представляются важными в свете изучения эволюции лингулид.

Среди брахиопод, обладавших карбонатным скелетом, пористые раковины встречаются почти во всех отрядах (Афанасьева, 2023). Чаще всего поры пронизывают всю раковину от внутренней поверхности до periostracum, но иногда

проходят лишь через вторичный слой, заканчиваясь на его границе с первичным слоем. По форме поры бывают цилиндрическими (трубчатыми) или ветвистыми и при жизни обычно включают выросты внешнего эпителия мантии. Диаметр пор у разных таксонов может меняться от 1–2 до 40 мкм. На уровне periostracum на дистальных концах поры покрыты тонкими карбонатными куполами, пронизанными множеством тончайших канальцев до 5 нм в диаметре, благодаря чему содержимое пор не контактирует с наружной поверхностью раковин (Williams, 1997, с. 295, рис. 261).

У органо-фосфатных брахиопод — лингулид — поры устроены иначе, их чаще называют *каналами*. У палеозойских брахиопод из отряда *Lingulida* раковины с порами-каналами известны только у рода *Lingulipora*, распространенного в среднем палеозое (? силур—карбон) Европы и Северной Америки. Описывавшие этот род авторы (Батрукова, 1964; Balinski, 1988, 1997; Mergl, 2019) отнесли его к семейству *Lingulidae*, в “Treatise ...” семейственная принадлежность рода не определена (Family Uncertain) (Holmer, Popov, 2000). У современных лингулид, у родов *Lingula* и *Glottidia* (семейство *Lingulidae*) каналы присутствуют и изучены А. Вильямсом и др. (Williams et al., 1994). Они простые, цилиндрические, редко ветвятся, приблизительно перпендикулярны наружной поверхности створок, но пронизывают иногда полностью, а иногда частично отдельные органо-минеральные пластины вторичного слоя и прерываются в чередующихся с ними более плотных и тонких преимущественно минеральных пластинах. Т.е., они обычно не проходят через всю створку. Диаметр каналов около 1 мкм и меньше, хотя они могут начинаться и заканчиваться слегка расширенной воронкой. Доходя до первичного слоя, каналы также образуют небольшую воронку. На фотографиях, которые приводит А. Балинский (Balinski, 1988, табл. 13, фиг. 3, 4а, 4b) хорошо видно, что эти каналы-поры проходят через более толстые органо-минеральные пластины и прерываются перед тонкими плотными пластинами — мембранами, иногда немного сдвигаясь, вероятно, за счет роста створки, и снова могут продолжаться в следующей органо-минеральной пластине. У современных лингулид внутри каналов заключены выделения внешнего эпителия мантии (но не выросты самого эпителия, как у карбонатных брахиопод) (Williams, 1997). Балинский предполагает, что содержимое выходящих на поверхность каналов у *Lingulipora* в виде слизи могло способствовать уплотнению стенок норок, в которые, возможно, при жизни зарывались их раковины.

Другой особенностью рассматриваемой раковины *Lingulipora?* sp. является строение у нее протегулула и брефической раковины. Они подробно описаны Балинским (Balinski, 1988, 1997) и охарактеризованы при рассмотрении морфологии створки в данной статье (см. табл. VII, фиг. 1а, 2—5; табл. VIII, фиг. 1а—1г). Особенно четко строение начальных этапов развития раковины у описываемой здесь *Lingulipora?* sp. сохранилось на спинных створках, т.к. задние части брюшных створок более разрушены. Кроме *Lingulipora*, подобное строение протегулула

и брефической раковины характерно для рода “*Lingula*” sp. из фауны Польши (Balinski, 1988). В работе Л. Тапанила и Л. Хольмера (Tapanila, Holmer, 2006) похожая морфология задней части отмечена в спинной створке *Rowellella? anticostiensis* Tapanila et Holmer, 2006 из верхнего ордовика Канады. Последний род отнесен авторами к семейству *Zhanatellidae* (Tapanila, Holmer, 2006). Сравнение строения примакушечных частей створок на ранних этапах онтогенеза описанной *Lingulipora?* с аналогичными участками у некоторых лингулид из кембрия Сибирской платформы (Ushatinskaya, 2012; Ушатинская, Коровников, 2014) и по литературным данным из кембрия и ордовика других регионов (Mergl, 1997, 2008; Freeman, Lundelius, 1999; Sutton et al., 1999; Holmer, Popov, 2000 и др.) показывает, что у кембрийских и ордовикских родов лингулид протегулул, если сохранялся, вероятно, был очень маленьким, плохо различимым, слабо отделенным от брефической раковины; часто в виде обособленной структуры не выделялся (рис. 3). Брефическая же раковина у взрослых особей была довольно крупной, ее длина составляла около одной трети — одной четверти длины всей раковины. На поверхности брефических раковин на спинных створках у раннепалеозойских лингулид по бокам при хорошей сохранности материала можно видеть по две пары пологих поднятий, от которых в стороны отходят пучки щетинок (рис. 3, а—г). В недавно опубликованных работах А.А. Мадисон и Т.В. Кузьминой (Madison, Kuzmina, 2019; Madison et al., 2020) рассмотрены начальные этапы онтогенеза современной *Lingula* и дано сравнение с ранними этапами индивидуального развития у древних брахиопод. По мнению названных авторов, отсутствие заметной границы между протегулулом и брефической раковинной у древних лингулид, крупные размеры последней и присутствие на ней симметрично расположенных двух пар невысоких поднятий с пучками щетинок позволяют предполагать, что на начальных этапах эволюции ювенильная стадия у лингулид (протегулул + брефическая раковина) была типичной планктотрофной личинкой: органической по составу, без раковины, относительно крупной и с пучками щетинок, обеспечивающих плавающий образ жизни. По мнению В.В. Малахова и др. (Malakhov et al., 2019), этот тип онтогенеза является наиболее примитивным и близок к жизненному циклу других *Bilateria*.

Вероятно, в конце ордовика среди лингулид выделилась линия, у которой личиночный этап

развития сместился на стадию яйца. Вылупившийся из яйца организм представлял собой уже сформированную ювенильную форму (не личинку), несущую органическую раковину и зачатки лофофора и других внутренних органов. Животное начинало плавать и питаться; далее происходил рост брефической раковины и внутренних органов, а по краям лофофора появлялись многочисленные мелкие щетинки. Через определенное время животное переходило к прикрепленному образу жизни, и начиналось выделение минеральной раковины. Переходы от протегулума к брефической раковине и от брефической раковины к взрослой отмечены заметными бороздами на створках. Описываемый в данной работе представитель *Lingulipora*?, по-видимому, принадлежит этой линии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Захоронение брахиопод-лингулид в отложениях верхнего венлока на гряде Чернова в настоящее время является единственным на территории Тимано-Североуральского региона. Очень мелкие размеры, тонкие раковины, фрагментарность их, извлечение из породы с помощью химического препарирования пока не позволили ответить на ряд возникших вопросов. Предполагаемое возобновление работ в данном регионе не позволит продолжить начатые исследования. При этом надо отметить, что на территории Волго-Уральского региона имеется много местонахождений со среднепалеозойскими лингулидами. В недавнем обзоре девонских лингулид Самарской обл. Н.В. Оленева и О.Г. Ухина (2020) обратили внимание, что из среднего–верхнего девона Волго-Уральского региона описано более 50 видов лингулид, и, по мнению этих авторов, среди них, скорее всего, присутствует большое число дублирующих видов. Эти материалы требуют переизучения.

* * *

Коллекция брахиопод № 712 хранится в Геологическом музее им. А.А. Чернова Ин-та геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Структура раковинного вещества изучалась с использованием сканирующих электронных микроскопов (СЭМ) Tescan Vega 3 LMN и ThermoFischer Scientific Axia ChemiSEM (г. Сыктывкар, ИГ Коми НЦ УрО РАН, ЦКП “Геонаука”) и в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН.

Исследования проведены в соответствии с государственным заданием ИГ ФИЦ Коми

НЦ УрО РАН (тема № 122040600008-5) и государственным заданием ПИН РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антошкина А.И., Безносова Т.М.* Новые данные по стратиграфии венлокских отложений Большеземельской тундры // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1988. Т. 63. Вып. 6. С. 32–39.
- Афанасьева Г.А.* Пористые раковины брахиопод рода *Syringothyris* Wintchell (отряд Spiriferida) // Палеонтол. журн. 2023. № 2. С. 62–64.
- Батрукова Л.С.* Некоторые лингулиды девона восточных областей Русской платформы. М.: Недра, 1964. С. 48–94 (Тр. ВНИГНИ. Вып. 43).
- Безносова Т.М.* Сообщества брахиопод и биостратиграфия верхнего ордовика, силура и нижнего девона северо-восточной окраины палеоконтинента Балтия. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 217 с.
- Безносова Т.М., Матвеев В.А., Шамсутдинова Л.Л.* Новые данные по стратиграфии и обновленная схема корреляции верхнего ордовика и силура Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции и севера Урала // Изв. Коми НЦ УрО РАН. Сер. “Науки о Земле”. 2020. № 6(46). С. 75–89.
- Иванцов А.Ю., Журавлев А.Ю., Красилов В.А. и др.* Уникальные синские местонахождения раннекембрийских организмов. Сибирская платформа. М.: Наука, 2005. 143 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 284).
- Модзалевская Т.Л.* Брахиоподы силура и раннего девона европейской части СССР. Отряд Athyridida. М.: Недра, 1985. 128 с.
- Объяснительная записка к стратиграфическим схемам Урала (докембрий, палеозой). Сост. Н.Я. Анцыгин. Екатеринбург, 1994. 152 с.
- Оленева Н.В., Ухина О.Г.* Стратиграфическое значение девонских беззамковых брахиопод (*Lingula*) Самарской области на примере коллекции из собрания СО-ИКМ им. П.В. Алабина (г. Самара) и ФГУП ВНИГНИ г. (Москва) // Матер. Седьмой Межрегиональной научно-практич. конф., посвященной 195-летию со дня рождения П.В. Алабина. Вып. 7. Самара, 2020. С. 57–61.
- Смирнова Т.Н., Жегалло Е.А.* Микроструктура раковины рода *Lingulipora* Girty из франских отложений (верхний девон) Южного Тимана // Палеонтол. журн. 2020. № 4. С. 62–68.
- Ушатинская Г.Т., Коровников И.В.* Ревизия ранне-среднекембрийских лингулид (брахиоподы)

- Сибирской платформы // Палеонтол. журн. 2014. № 1. С. 28–41.
- Чернов Г.А. Силурийские отложения поднятия Чернова // Докл. АН СССР. 1964. Т. 154. № 4. С. 843–846.
- Чернов Г.А. Палеозой Большеземельской тундры и перспективы его нефтегазоносности. М.: Наука, 1972. 314 с.
- Юдин В.В. Орогенез севера Урала и Пай-Хоя. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1994. 284 с.
- Balinski A. Shell morphology and structure in *Lingulipora Gurty* // Acta Palaeontol. Pol. 1988. V. 33. P. 123–133.
- Balinski A. Evolution of the embryonic development in lingulid brachiopods // Acta Palaeontol. Pol. 1997. V. 42. P. 45–56.
- Cooper G.A., Dutro J.T. Devonian brachiopods of New Mexico // Bull. Amer. Paleontol. 1982. V. 82–83(315). P. 1–125.
- Freeman G., Lundelius G.W. Changes in the timing formation and larval life history traits in linguliform and craniiform brachiopods // Lethaia. 1999. V. 32. P. 197–217.
- Holmer L.E., Popov L.E. Class Lingulata // Treatise of Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 2. Lawrence: Geol. Soc. of America; Univ. Kansas Press, 2000. P. 30–79.
- Madison A.A., Kuzmina T.V. Early Paleozoic brachiopod larva: true larva, not juvenile // Invertebr. Zool. 2019. V. 16. № 1. P. 41–47.
- Madison A.A., Kuzmina T.V., Temereva T.N. Analysis of the juvenile shell of *Lingula anatine* (Brachiopoda, Linguliformea) provides insight into the evolution of life cycles of fossil brachiopods // Paleobiology. 2020. P. 1–15. <https://doi.org/10.1017. pab. 2020.51>.
- Malakhov V.V., Bogomolova E.V., Kuzmina T.V., Temereva E.N. Evolution of metazoan life cycles and the origin of pelagic larvae // Russ. J. Developmental Biol. 2019. V. 50. P. 303–316.
- Matveev V.A., Beznosova T.M., Gomze L.A. Wenlock-Ludlow boundary sediments on Chernov uplift (Arctic region of Russia) // Épitóanyag – J. Silicate Based and Composite Materials. 2020. V. 72. № 5. P. 169–173. DOI: doi.org/10.14382/epitoanyag-jsbcm.2020.28.
- Mergl M. Obolid brachiopods with burrowing sculptures in the Lower Ordovician of Bohemia // Vestn. Cesk. Geol. Ustavu. 1997. V. 72. № 2. P. 127–139.
- Mergl M. Lingulate brachiopods across the Kačák Event and Eifelian-Givetian boundary in the Barrandian area, Czech Republic // Bull. Geosci. 2019. V. 94. № 2. P. 169–186.
- Mergl M., Kordule V. New Middle Cambrian lingulate brachiopods from the Skrvie-Tvrovice area (Central Bohemia, Czech Republic) // Bull. Geosci. 2008. V. 83. № 1. P. 11–22.
- Tapanila L., Holmer L.E. Endosymbiosis in Ordovician–Silurian corals and stromatoporoids: A new lingulid and its trace from Eastern Canada // J. Paleontol. 2006. V. 80. № 4. P. 750–759.
- Ushatinskaya G.T. The oldest lingulids in the Siberian Platform: Microornamentation and shell structure // Paleontol. J. 2012. V. 46. № 12. P. 1298–1308.
- Williams A. Shell structure // Treatise of Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. Lawrence: Geol. Soc. of America; Univ. Kansas Press, 1997. P. 267–320.
- Williams A., Mackay S. Collagenous chitinophosphatic shell of the brachiopod *Lingula* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1994. V. 346. P. 223–266.

Объяснение к таблице VII

Все экземпляры происходят из разреза верхнего венлока по р. Падимейтывис, гряда Чернова (рис. 1).

Фиг. 1–6. *Lingulipora?* sp.: 1 – экз. 712/1: 1а – спинная створка снаружи; 1б – брюшная створка снаружи, примакушечная часть обломана; 2 – экз. 712/2, спинная створка снаружи; 3 – экз. 712/3, спинная створка снаружи; 4 – экз. 712/4: 4а – спинная створка снаружи, в передней части обломана; 4б – примакушечная часть, протегулум; 5 – экз. 712/5: 5а – частично обломанная спинная створка снаружи; 5б – задняя часть створки – протегулум и часть брекфической раковины; 6 – экз. 712/6: 6а – спинная створка снаружи; 6б – участок поверхности с концентрическими пластинами и струйками между ними; 6в – концентрические струйки на поверхности створки, видны отдельные выходы каналов-пор; 6г – поверхность створки с концентрическими пластинами, концы которых немного приподняты.

Объяснение к таблице VIII

Все экземпляры происходят из разреза верхнего венлока по р. Падимейтывис, гряда Чернова (рис. 1).

Фиг. 1, 2. *Lingulipora?* sp.: 1 – экз. 712/7: 1а – задняя часть спинной створки снаружи, виден протегулум, его граница с брекфической раковиной, брекфическая раковина и частично ее граница с взрослой створкой; 1б – задняя часть той же створки изнутри, очень узкая в примакушечной части псевдоинтеррея, расширяющаяся

к боковым сторонам и несущая несколько складок; 1в – та же створка, с другим увеличением; 1г – протегурум в примакушечной части спинной створки, видна вдавленность в центральной части и отдельные струйки на боковых сторонах; 1д – выходы каналов-пор на внутренней поверхности спинной створки; 2 – экз. 712/8, тонкая концентрическая струйчатость на поверхности спинной створки.

Punctae Lingulids (Brachiopods) of the Silurian of the Chernov Uplift, Northeastern European Russia

T. M. Beznosova¹, G. T. Ushatinskaya²

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

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

The remains of organophosphate brachiopods of the Lingulida order, first discovered in Silurian sediments of the Timan-North Ural region, are described. Individual shell flaps and their fragments were found in the terrigenous-carbonate Wenlock strata of the Padimeyivis River section located in the central part of the Chernova Uplift. The results of comparison with other taxa suggest that the brachiopod remains are close to punctae lingulids of the genus, *Lingulipora* Gurty. The problem is discussed about early stages of ontogenesis in lingulids.

Keywords: Lower Silurian, lingulids, punctae, embryonic development



1a

200 мкм



1б

200 мкм



2

200 мкм



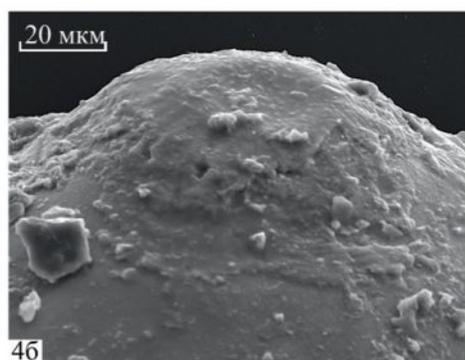
3

200 мкм



4a

200 мкм



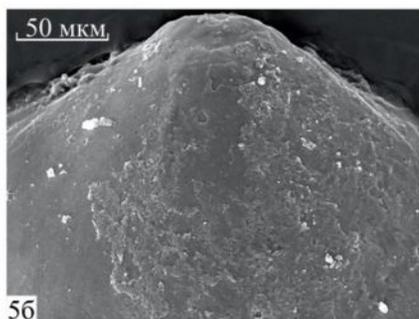
4б

20 мкм



5a

500 мкм



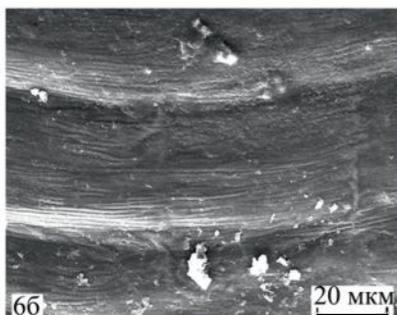
5б

50 мкм



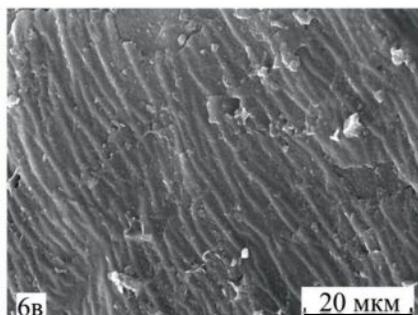
6a

200 мкм



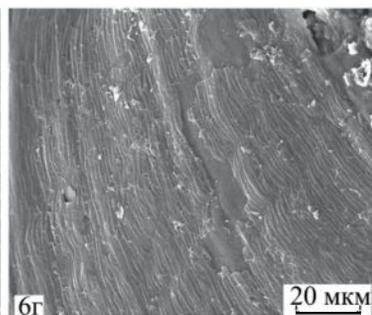
6б

20 мкм



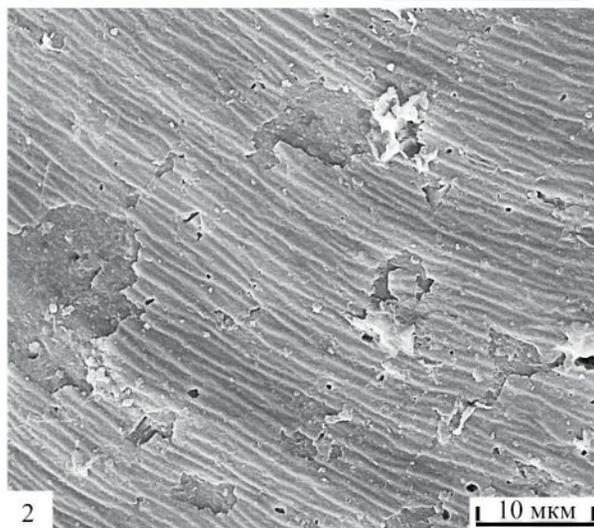
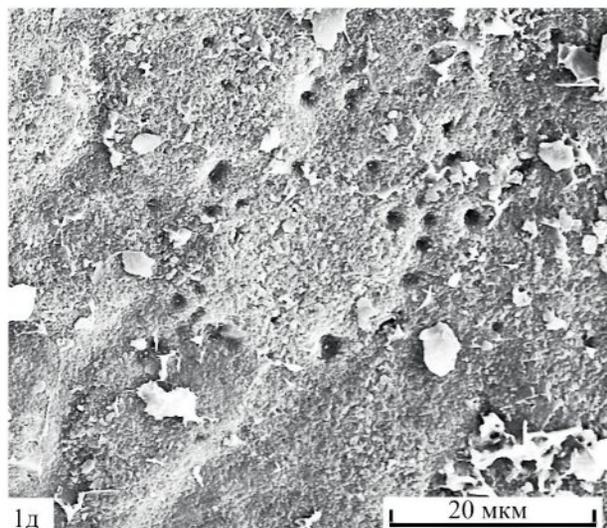
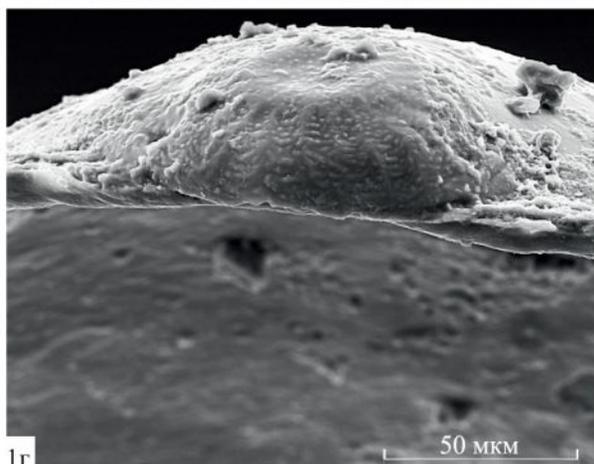
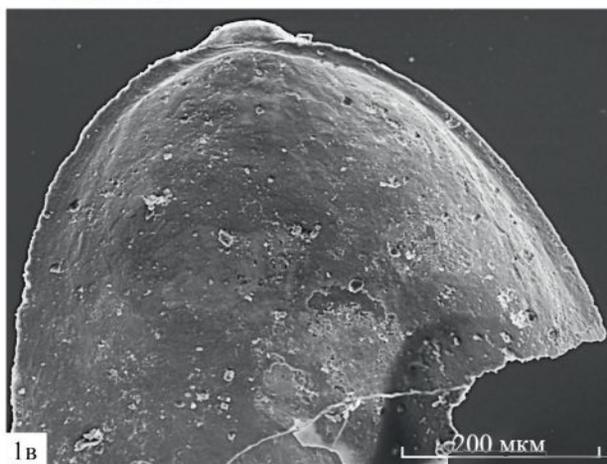
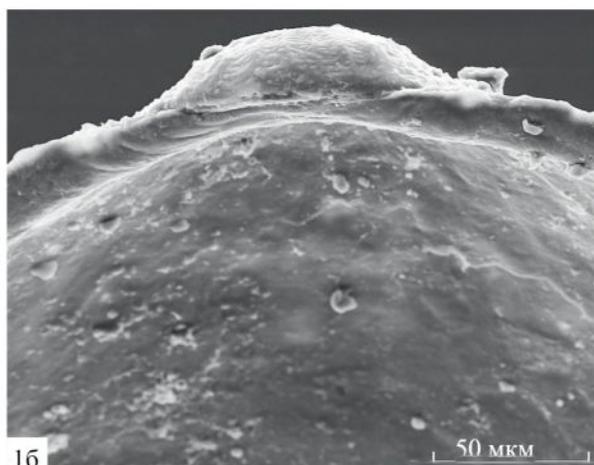
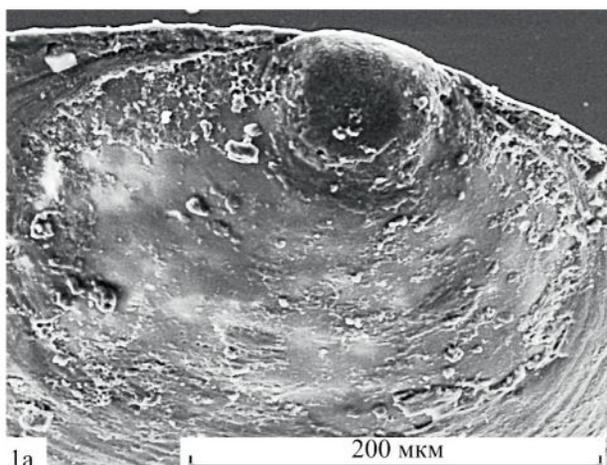
6в

20 мкм



6г

20 мкм



УДК 56.016.3:551.734.5(470.13)

ICRIODUS MULTIDENTATUS SP. NOV. И I. QUARTADECIMENSIS SP. NOV. – НОВЫЕ ВИДЫ КОНОДОНТОВ ИЗ ФРАНСКОГО ЯРУСА ЮЖНОГО ТИМАНА

© 2024 г. В. М. Назарова^{a, *}, М. А. Соболева^b

^aМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

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

*e-mail: VM516@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.11.2023 г.

После доработки 28.11.2023 г.

Принята к публикации 28.11.2023 г.

Описаны новые виды конодонтов рода *Icriodus* – *I. multidentatus* sp. nov. и *I. quartadecimensis* sp. nov. из саргаевского горизонта устьерегской свиты (франский ярус, верхний девон) Южного Тимана. Описанные виды имеют довольно широкие платформы, что может быть связано с освоением нового пищевого ресурса.

Ключевые слова: конодонты, *Icriodus*, новые таксоны, верхний девон, франский ярус, саргаевский горизонт, устьерегская свита, Южный Тиман

DOI: 10.31857/S0031031X24030071 EDN: EOWVXX

ВВЕДЕНИЕ

Впервые устьерегская свита была выделена А.И. Ляшенко (1956) при изучении разрезов в устье р. Ярега на Южном Тимане (Ухтинский р-н, Республика Коми). В качестве стратотипических Ю.А. Юдиной и М.Н. Москаленко (Опорные ..., 1988) были предложены обнажение 14 на р. Ухте (рис. 1) и обн. 16 по правому берегу Яреги. Устьерегская свита субсогласно (возможно, с локальным перерывом) залегает на тиманской свите. Ее мощность составляет 55 м.

Изучению устьерегской свиты, ее литологии, стратиграфии и палеонтологии посвящены многочисленные публикации (Ляшенко, 1956, 1973; Халымбаджа, 1981; Опорные ..., 1988, 1997; Орлов, Фокин, 1991; Кузьмин, 1995; Кузьмин и др., 1997; Ovnatanova et al., 1999; Ovnatanova, Koponova, 2008; Soboleva, Sobolev, 2019; Соболев и др., 2021, 2022, 2023 и др.). Такое повышенное внимание связано с дискуссионным вопросом положения границы среднего и верхнего девона, поскольку один из возможных ее уровней находится вблизи границы тиманской и устьерегской свит.

По новейшим представлениям (Соболев и др., 2022, 2023), устьерегская свита отвечает верхней части тиманского горизонта и саргаевскому горизонту в полном объеме. В обн. 14 и 14А по поверхности регионального размыва в верхней части пачки 6 проходит граница между тиманским и саргаевским горизонтами (рис. 2). К тиманскому горизонту отнесены терригенные отложения с кварцевым материалом (пачки 1–6), а к саргаевскому – пачка органогенно-обломочных микритовых известняков с прослоями глин (самая верхняя часть пачки 6 и пачка 7).

Конодонты из устьерегской свиты в разные годы были изучены В.Г. Халымбаджой, А.В. Кузьминым, Л.И. Мельниковой, Н.С. Овнатановой, Л.И. Кононовой. Несмотря на это, М.А. Соболевой удалось выделить наибольшее разнообразие конодонтовых комплексов и выявить особенности их распространения в обн. 14. Распространение конодонтов по разрезу рассмотрено в работе Д.Б. Соболева с соавт. (2022).

Изучение материала из обн. 14 показало чрезвычайно разнообразие конодонтов с преобладанием представителей рода *Icriodus*. Особенным

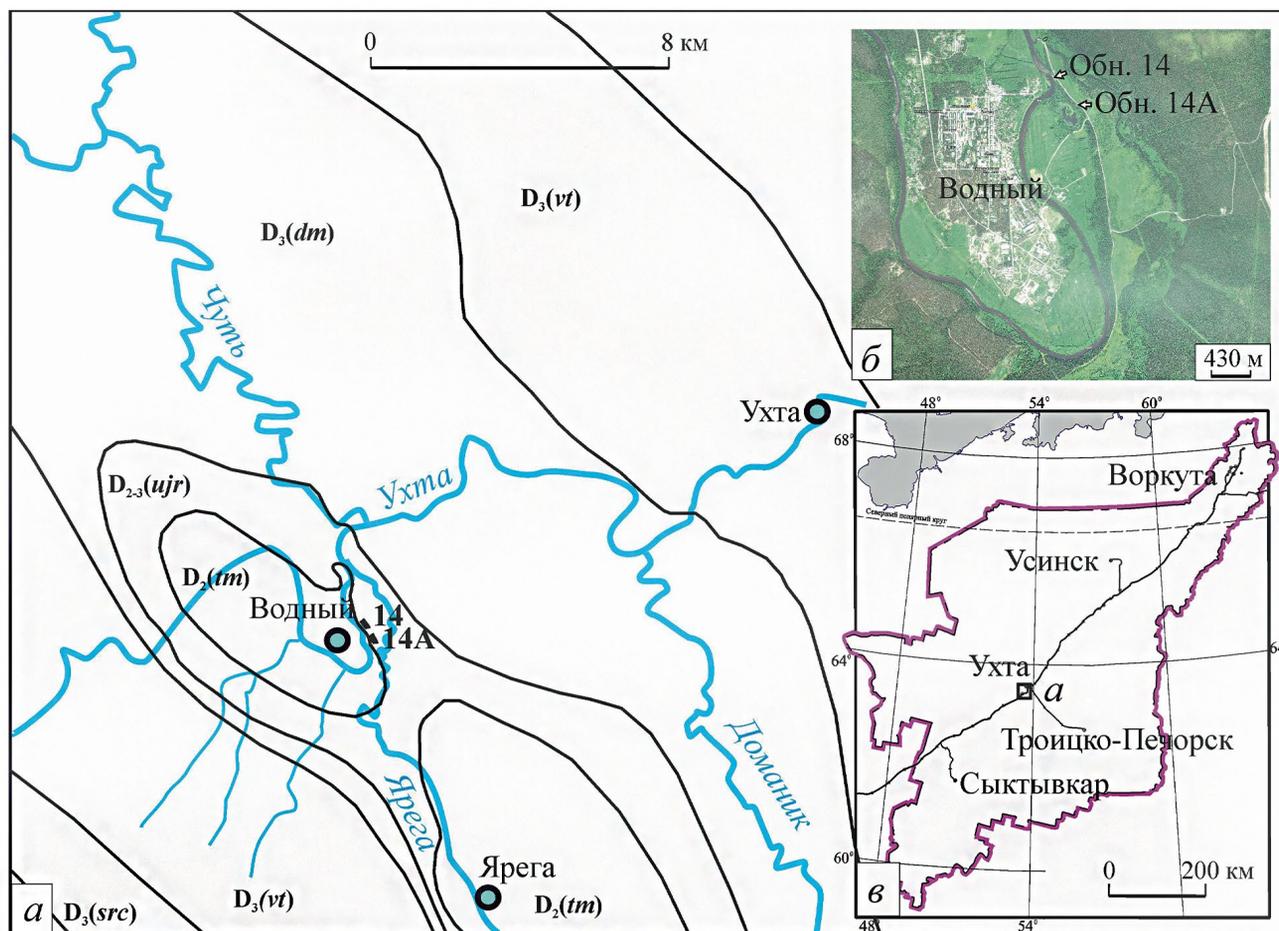


Рис. 1. Местоположение обнажений 14 и 14А: а – на геологической схеме: *tm* – тиманская, *ujr* – устьяррегская, *dm* – доманиковская, *src* – сирачойская, *vt* – ветлясянская; б – на фрагменте космоснимка; в – на обзорной карте Республики Коми.

обилием икриодидного комплекса отличается обр. 7. Здесь встречены *I. expansus* Branson et Mehl, *I. symmetricus* Branson et Mehl, *I. vitabilis* Nazarova, *I. xenium* Nazarova и многочисленные новые таксоны, некоторые из которых описаны в данной работе. Среди последних преобладают формы с очень широкими платформами, что может быть связано с освоением нового пищевого ресурса (напр., новых многоклеточных водорослей). Совместно с икриодусами из обр. 7 определены *Ancyrodella pristina* Khalymbadzha et Tchernysheva, *Stenopolygnathus lanei* Kuzmin, *Polygnathus alatus* Huddle, *P. denisbriceae* Bultynck, *P. ljaschenkoi* Kuzmin, *P. paradecorosus* Ji et Ziegler, *P. pennatus* Hinde, *P. pollocki* Druce, *P. praepolitus* Kononova et al., *P. pseudoxylus* Kononova et al., *P. spatulatus* Youngquist, *Youngquistognathus posterus* Kuzmin и др. Аналогичные таксоны были отмечены на этом же уровне в соседнем обн. 14А, впервые описанном в: (Соболев и др.,

2022). Распространение икриодусов по разрезу рассмотрено ранее (Соболев и др., 2022; Соболева, Назарова, 2023).

Ранее присутствие представителей рода *Icriodus* упоминалось в ряде работ: *I. expansus* (Опорные..., 1988; Кузьмин, 1995; Соболев и др., 2022), *I. nodosus* (Huddle) (Кузьмин, 1995; Опорные..., 1997), а также *I. symmetricus* и *I. xenium* (Соболев и др., 2022). Изображение было приведено только для *I. expansus* (Кузьмин, 1995, табл. II, фиг. 6). Все находки икриодусов приурочены к верхней части обн. 14. Перечисленные виды являются обычными для саргаевского горизонта франского яруса.

МАТЕРИАЛ

Обн. 14 расположено на правом берегу р. Ухта в 430 м выше по течению от устья р. Ярега (N63°30'45.06"; E53°25'27.18") (рис. 1). Здесь выделено семь литологических пачек (Соболев

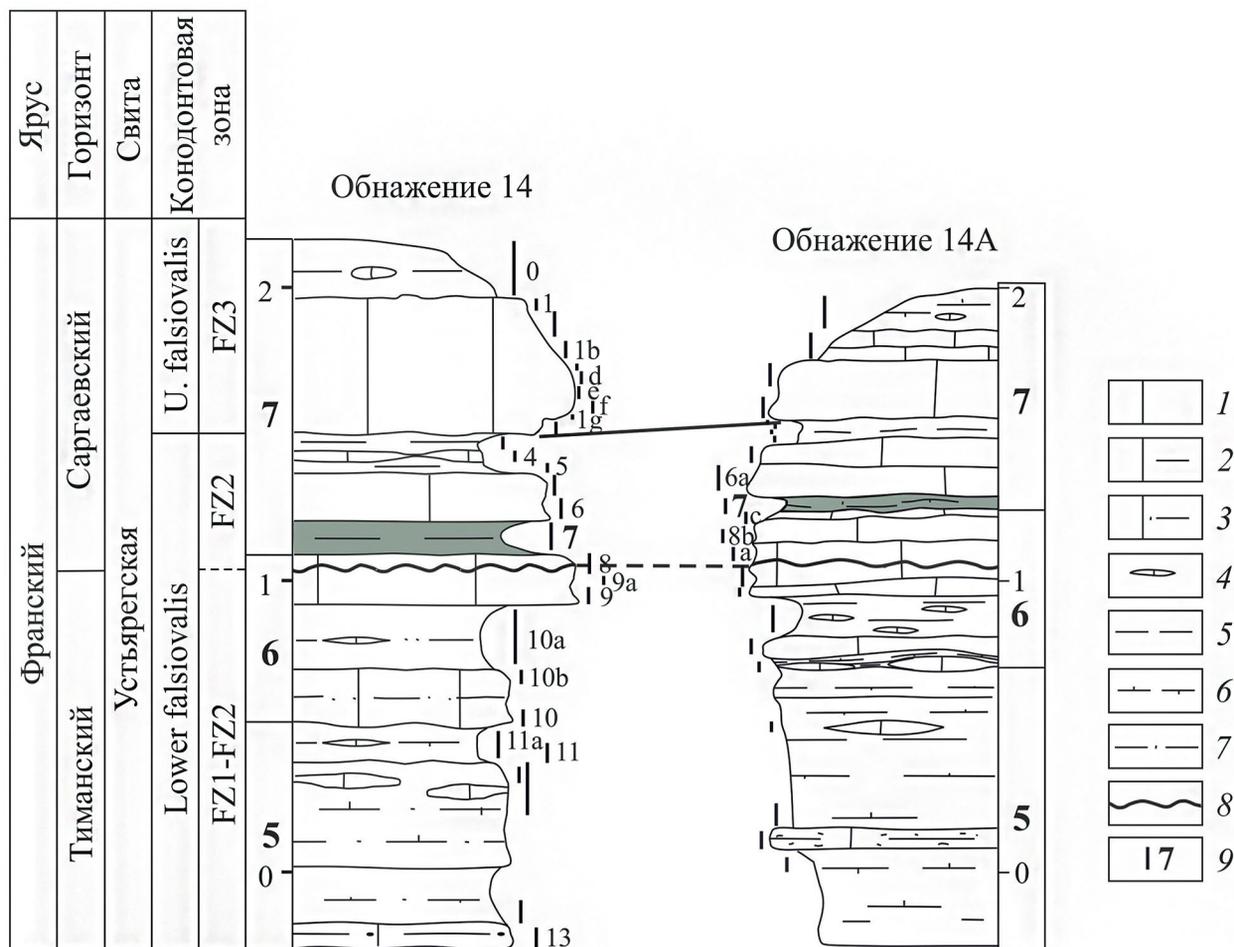


Рис. 2. Литостратиграфические колонки обн. 14 и 14А (по: Соболев и др., 2022). Обозначения: 1 – известняки, 2 – глинистые известняки, 3 – алевроитовые известняки, 4 – линзы глинистых известняков, 5 – глины, 6 – известковистые глины, 7 – алевролиты, 8 – поверхность размыва, 9 – образцы с икриодусами.

и др., 2021). Мощность выходов в обн. 14 составляет 19.5 м. Обн. 14А расположено в 300 м выше по течению р. Ухта от обн. 14 и в общих литологических чертах соответствует его верхней части (рис. 1). Мощность выходов в обн. 14А составляет 8 м. Детальная характеристика этих обнажений приведена в: (Соболев и др., 2022).

Материалом для данного исследования послужили конодонты рода *Icriodus*, выделенные из обр. 7 (обн. 14) и обр. 7 (обн. 14А), отобранных в 2018–2021 гг. Д.Б. Соболевым. Вес каждого образца составил около 10 кг. Породы представлены темно-серыми известковистыми аргиллитами с органогенной и органогенно-обломочной составляющей до 30% (конодонты, тентакулиты, остракоды, брахиоподы) и происходят из основания 7-й пачки (Соболев и др., 2021, 2022). Эта часть разреза отвечает началу саргаевского этапа осадконакопления.

М.А. Соболевой были выделены конодонты путем вымачивания породы в воде. Осадок промывался через сито 0.05–0.1 мм, а крупные остатки дорастворялись в 10% уксусной кислоте. В обр. 7 выявлено максимальное количество представителей рода *Icriodus*, в т.ч. относящихся к новым видам, описанным в данной работе.

Коллекция икриодидных конодонтов в обр. 7 из обн. 14 насчитывает 338 экз., а из обн. 14А – 82 экз. и хранится в Геологическом музее им. А.А. Чернова в Ин-те геологии (ИГ) ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар) под № 492/27-35. Изображения конодонтов получены на сканирующем электронном микроскопе Tescan Vega 3 LMN (ЦКП “Геонаука” ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, оператор В.А. Радаев). При описании конодонтовых элементов использована пространственная ориентировка, предложенная М. Пурнелем с соавт. (Purnell et al., 2000).



Рис. 3. Морфология и терминология I-элементов *Icriodus multidentatus* sp. nov.

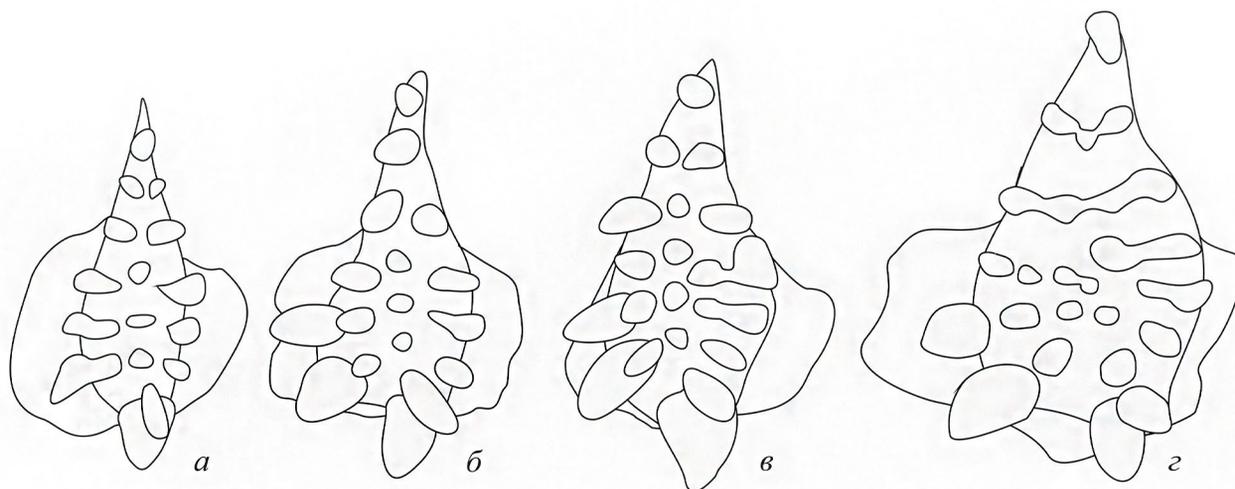


Рис. 4. Онтогенетические изменения I-элементов *Icriodus multidentatus* sp. nov.

СЕМЕЙСТВО ICRIODONTIDAE MÜLLER ET MÜLLER, 1957

Род *Icriodus* Branson et Mehl, 1938

Icriodus multidentatus Nazarova et Soboleva, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–6

Icriodus sp. M: Соболева, Назарова, 2023, рис. 3, н, о.

Название вида от *multum* лат. — много и *dentatis* лат. — зубчатый (связано с визуальным увеличением числа продольных рядов зубчиков).

Голотип — ИГ ФИЦ Коми НЦ РАН, № 492/33-19; левый I-элемент; Республика Коми, прав. берег р. Ухта, в 400 м выше по течению от устья р. Ярега, обн. 14А, обр. 7; франкий ярус, саргаевский горизонт, устьярэгская свита, конодонтовая зона FZ2 (= нижняя *falsiovalis*), остракодовая зона *Cavellina chvorostanensis*.

Описание (рис. 3, 4). Платформа I-элемента с оральной стороны каплевидная (рис. 3), сильно расширенная в задней части. Продольная ось почти прямая. При виде сбоку оральная поверхность платформы уплощенная. Зубчики приостренные, равновысокие. Зубчики среднего ряда отдельно стоящие, в поперечном сечении округлые, обычно не образуют поперечных рядов с боковыми. Зубчики боковых рядов при виде с оральной стороны овальные либо вытянуты в поперечные гребни. В дорсальной половине элемента, как правило, с ростральной стороны два–три таких боковых гребня сильно выступают вбок и располагаются немного веерообразно. Каждый из них может распадаться на два дополнительных зубчика. Дополнительные

зубчики, расположенные ближе к среднему ряду, имеют округлое сечение, подобно срединным зубчикам, что создает иллюзию наличия второго срединного ряда. Число зубчиков в боковых рядах четыре—пять.

В свободном ряду два зубчика, главный зубец четко выражен. Он средних размеров и обычно когтевидно загнут. Второй зубчик свободного ряда немного меньше главного зубца и обычно наклонен в каудальную сторону от оси элемента.

Базальная полость обширная, каплевидная, асимметричная. Фланги выходят за пределы платформы. На каудальном фланге присутствует небольшая шпора, направленная вбок и немного вентрально. Ростральный фланг сильно расширен. Края базальной полости волнистые.

Аппарат не известен. Конические элементы, характерные для аппаратов икриодусов, были обнаружены во многих (хотя и не во всех) образцах совместно с *I. multidentatus* sp. nov., однако они могут относиться к другим видам рода *Icriodus*, встречающимся в этих же образцах.

Размеры в мкм. Длина платформы 500–700 мкм, ширина 250–350 мкм (за счет разрастания флангов базальной полости ширина элемента может достигать 500 мкм), высота элемента 150–200 мкм.

Изменчивость. У ювенильных форм (табл. IX, фиг. 1; рис. 4, а) зубчики бокового ряда с ростральной стороны уже вытянуты в гребни и выступают вбок. В дальнейшем из них формируются дополнительные зубчики, а боковые зубчики с каудальной стороны тоже вытягиваются в гребни (рис. 4, б, в). Платформа при этом расширяется. У старческих форм (табл. IX, фиг. 5; рис. 4, г) все зубчики низкие; в вентральной части могут появляться поперечные гребни, а боковые гребни имеют тенденцию к распаду не на два, а даже на три зубчика.

Сравнение. От известных видов икриодусов новый вид отличается удвоением боковых зубчиков и формированием дополнительного нечетко выраженного продольного ряда. Наиболее близок к *I. xenium* Nazarova, 1997, с которым сходен широкой платформой, малым числом зубчиков боковых рядов, плотным расположением зубчиков на платформе. Отличается асимметричной платформой, что связано с удвоением боковых зубчиков. Мы предполагаем, что *I. xenium* является предковой формой для *I. multidentatus* sp. nov. У некоторых экземпляров *I. xenium* (Соболева, Назарова, 2023, рис. 3, з) намечается тенденция к удлинению

боковых зубчиков с ростральной стороны, как у ювенильных *I. multidentatus* sp. nov. Однако ювенильные *I. multidentatus* sp. nov. имеют более узкую платформу при числе зубчиков боковых рядов, как у взрослых *I. xenium*.

З а м е ч а н и я . Диагноз рода *Icriodus* подразумевает наличие только трех продольных рядов зубчиков, а у нового вида мы наблюдаем тенденцию к формированию четвертого, а то и пятого. Тем не менее, мы полагаем, что данные формы не стоит выделять в самостоятельный род. Мы не наблюдаем дополнительных зубчиков у юных форм, а удвоение зубчиков нередко встречается у икриодусов при расширении платформы, только обычно оно происходит не вдоль одной прямой, как у *I. multidentatus* sp. nov., а дополнительные зубчики расходятся в стороны (например, как у видов *I. formosus* Nazarova и *I. excavatus* Weddige).

Распространение. Франский ярус, саргаевский горизонт, зона FZ2 (= Lower falsiovalis) Республики Коми (Южный Тиман).

М а т е р и а л . 13 экз. хорошей сохранности: правый берег р. Ухта, обн. 14, обр. 7 (9 экз.), обн. 14А, обр. 7 (4 экз.).

Icriodus quartadecimensis Nazarova et Soboleva, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1–5

Icriodus sp. 4: Соболева, Назарова, 2023, рис. 3, к, л.

Название вида от *quartadecimo* лат. — четырнадцатый (происходит от наименования обнажения).

Голотип — ИГ ФИЦ Коми НЦ РАН, № 492/34–14; левый I-элемент; Республика Коми, правый берег р. Ухта, в 400 м выше по течению от устья р. Ярега, обн. 14, обр. 7; франский ярус, саргаевский горизонт, усть-ярегская свита, конодонтовая зона FZ2 (= нижняя falsiovalis), остракодовая зона *Cavellina chvorostanensis*.

Описание (рис. 5, 6). Платформа I-элемента широко веретеновидной формы (рис. 5): значительно расширена в средней части и заострена на концах. Продольная ось прямая. При виде сбоку оральная поверхность платформы уплощенная. Зубчики равновысокие, не острые. Зубчики боковых рядов соединены с зубчиками среднего в поперечные гребни. В средней части платформы эти гребни прямые, в вентральной и дорсальной — слегка дуговидно изогнуты к центру платформы. Число гребней четыре—шесть. Зубчики среднего ряда также часто соединены между собой (табл. X, фиг. 4).



Рис. 5. Морфология и терминология I-элементов *Icriodus quartadecimensis* sp. nov.

Главный зубец (последний зубчик свободного ряда) четко выражен, крупный, наклонен дорсально, но его конец не поднят выше остальных зубчиков. К нему прилегает зубчик свободного ряда меньших размеров, иногда он отклонен от оси элемента.

Базальная полость обширная, каплевидная, асимметричная. Фланги, как правило, выходят за пределы платформы. На каудальном фланге присутствует шпора, направленная вбок и немного вентрально.

Аппарат не известен. Конические элементы, характерные для аппаратов икриодусов, были обнаружены во многих (хотя и не во всех) образцах совместно с *I. quartadecimensis* sp. nov., однако они могут относиться к другим видам рода *Icriodus*, встречающимся в этих же образцах.

Размеры в мкм. Длина платформы 550–800 мкм, ширина 150–300 мкм (за счет разрастания флангов базальной полости ширина элемента может достигать 500 мкм), высота элемента 150–200 мкм.

Изменчивость. Возрастная изменчивость (рис. 6) проявляется в основном в постепенном увеличении размеров I-элементов, большем слиянии зубчиков и гребней, расширении платформы. У ювенильных форм (табл. X, фиг. 2; рис. 6, а) некоторые срединные зубчики могут быть обособлены.

Сравнение. Наличием поперечных гребней сходен с *I. iowaensis* Youngquist et Peterson и *I. norfordi* Chatterton, отличается от них широко

веретеновидной формой платформы и более плавным изгибом гребней, от *I. iowaensis*, кроме того, более коротким свободным рядом. Тенденцию к формированию сходных поперечных гребней имеет также вид *I. orri* Klapper et Barrick (см. в: Narkiewicz, Bultynck, 2016). Однако новый вид отличается меньшим числом гребней (*I. orri* имеет 6 поперечных гребней у наименьших экземпляров), округлым сечением срединных зубчиков (у *I. orri* они ромбовидные, благодаря отходящим от них тонким перемычкам), довольно широкими перемычками между зубчиками. Широкой платформой новый вид сходен с *I. xenium* и *I. multidentatus* sp. nov., отличается от них наличием поперечных гребней.

Распространение. Франский ярус, саргаевский горизонт, зона FZ2 (= Lower falsiovalis) Республики Коми (Южный Тиман).

Материал. 9 экз. хорошей сохранности: правый берег р. Ухта, обн. 14, обр. 7 (6 экз.), обн. 14А, обр. 7 (3 экз.).

* * *

Авторы выражают глубокую благодарность Д.Б. Соболеву (Ин-т геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) за предоставленный материал и конструктивные замечания к работе, А.В. Журавлеву (Ин-т геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН) за консультации при просмотре коллекции конодонтов, Л.И. Кононовой (Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова) за пожелания, позволившие улучшить статью, Н.Г. Изох

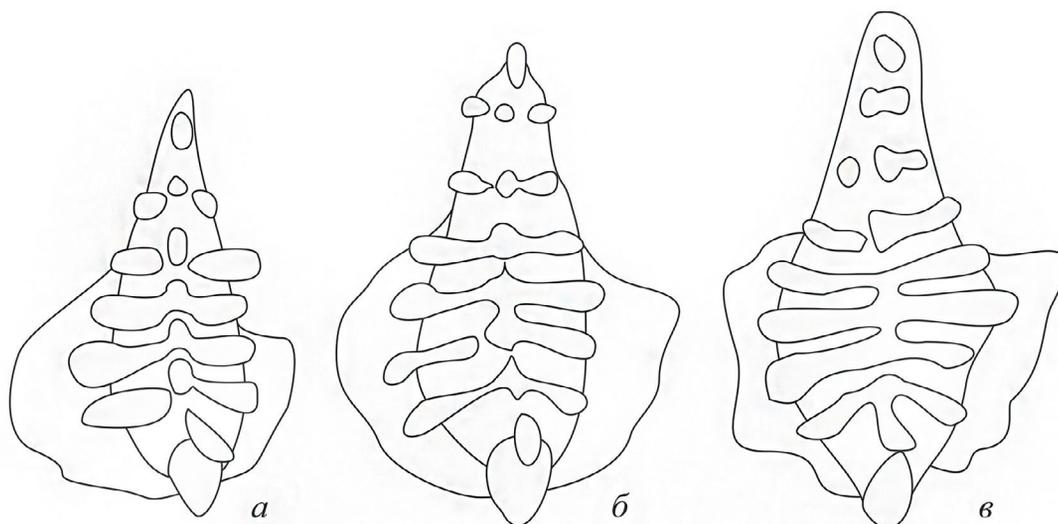


Рис. 6. Онтогенетические изменения I-элементов *Icriodus quartadecimensis* sp. nov.

(Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН) и Я.М. Гутаку (Сибирский государственный индустриальный ун-т) за конструктивную критику и замечания.

Исследования выполнены в рамках тем государственных заданий № 122040600008-5 “Эволюция биоты и среды ее обитания как основа расчленения и геологической корреляции осадочного чехла Печорской плиты и ее складчатого обрамления” Ин-та геологии Федерального исследовательского центра “Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук” и № АААА-А16-116042010088-5 “Эволюция геодинамических обстановок и глобальные природные процессы” Музея землеведения Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кузьмин А.В. Нижняя граница франского яруса на Русской платформе // Стратигр. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 3. С. 111–120.

Кузьмин А.В., Яцков С.В., Орлов А.Н., Иванов А.О. “Доманиковский кризис” в развитии фауны франского морского бассейна на Южном Тимане (северо-восток Русской платформы) // Палеонтол. журн. 1997. № 3. С. 3–9.

Ляшенко А.И. Биостратиграфия девонских отложений Южного Тимана // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и литологии палеозоя и мезозоя районов европейской части СССР // Тр. ВНИГНИ. 1956. Вып. 7. С. 4–31.

Ляшенко А.И. Брахиоподы и стратиграфия нижнефранских отложений Южного Тимана и Волго-Уральской нефтегазоносной провинции. М.: Недра, 1973. 280 с.

Опорные разрезы франского яруса Южного Тимана (методические рекомендации по проведению крупномасштабных геологосъемочных работ в Ухтинском районе Коми АССР) / Ред. Юдина Ю.А., Москаленко М.Н. Ухта: ТПО ВНИГРИ, 1988. 52 с.

Опорные разрезы франского яруса Южного Тимана. Путеводитель полевой экскурсии Международной подкомиссии по стратиграфии девона (15–22 июля 1994 г., Ухта). СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1997. 79 с.

Орлов А.Н., Фокин Н.А. Биостратиграфическая зональность по остракодам франских отложений Тимано-Печорской провинции // Сов. геол. 1991. № 5. С. 25–30.

Соболев Д.Б., Соболева М.А., Евдокимова И.О. Остракоды и конодонты устьярегской свиты стратотипической местности (нижний фран, Южный Тиман) // Нефтегазовая геология. Теория и практика. 2022. Т. 17. № 4. С. 1–28.

https://doi.org/10.17353/2070-5379/48_2022

Соболев Д.Б., Соболева М.А., Евдокимова И.О. Остракодовая зональность живецко-франского пограничного интервала в Тимано-Североуральском регионе // Литосфера. 2023. V. 23. № 3. С. 348–366. <https://doi.org/10.24930/1681-9004-2023-23-3-348-366>

- Соболев Д.Б., Соболева М.А., Симакова Ю.С. Положение границы тиманской и устьерегской свит на Южном Тимане // Вестн. геонаук. 2021. № 12 (324). С. 16–28.
<https://doi.org/10.19110/geov.2021.12.2>
- Соболева М.А., Назарова В.М. Особенности морфологии икриодусов (конодонты) из стратотипического разреза устьерегской свиты Южного Тимана (франский ярус, верхний девон) // Микрорепалеонтология: фундаментальные проблемы и вклад в региональное геологическое изучение недр. СПб.: ВСЕГЕИ, 2023. С. 273–277. (Тр. XVIII Всеросс. микрорепалеонтол. совещ.).
- Халымбаджа В.Г. Конодонты верхнего девона востока Русской платформы, Южного Тимана, Полярного Урала и их стратиграфическое значение. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1981. 212 с.
- Narkiewicz K., Bultynck P. Taxonomy and biostratigraphic significance of *Icriodus orri* Klapper and Barrick and related Middle Devonian conodont species // J. Paleontol. 2016. V. 90. № 6. P. 1181–1196.
- Ovnatanova N.S., Kononova L.I. Frasnian conodonts from the Eastern Russian Platform // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 10. P. 997–1166.
<https://doi.org/10.1134/S0031030108100018>
- Ovnatanova N.S., Kuzmin A.V., Menner V.V. The Succession of Frasnian conodont assemblages in the type sections of the Southern Timan-Pechora Province (Russia) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1999. V. 37. № 2/3. P. 349–360.
- Purnell M.A., Donoghue P.C.J., Aldridge R.J. Orientation and anatomical notation in conodonts // J. Paleontol. 2000. V. 74. № 1. P. 113–122.
- Soboleva M.A., Sobolev D.B. Conodonts and ostracodes from the Givetian–Frasnian shallow-water deposits of the Southern Timan // Vestnik IG Komi SC UB RAS. 2019. № 10. P. 28–38
<https://doi.org/10.19110/2221-1381-2019-10-28-38>

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–6. *Icriodus multidentatus* sp. nov.: 1 – экз. № 492/33-30, обн. 14, обр. 7: 1а – орально, 1б – сбоку; 2 – голотип № 492/33-19, обн. 14А, обр. 7: 2а – орально, 2б – сбоку; 3 – экз. № 492/33-34, обн. 14, обр. 7: 3а – орально, 3б, 3в – сбоку; 4 – экз. № 492/34-10, обн. 14, обр. 7, орально; 5 – экз. № 492/33-29, обн. 14, обр. 7: 5а – орально, 5б – сбоку, 5в – аборально; 6 – экз. № 492/33-36, обн. 14, обр. 7: 6а – орально, 6б – сбоку; Южный Тиман, Республика Коми, р. Ухта; франский ярус, саргаевский горизонт, устьерегская свита.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–5. *Icriodus quartadecimensis* sp. nov.: 1 – экз. № 492/34-32, обн. 14А, обр. 7: 1а – орально, 1б, 1в – сбоку; 2 – экз. № 492/35-3, обн. 14, обр. 7: 2а – орально, 2б – сбоку; 3 – голотип № 492/34-14, обн. 14, обр. 7: 3а – орально, 3б – сбоку, 3в – аборально; 4 – экз. № 492/29-13, обн. 14, обр. 7: 4а – орально, 4б – сбоку; 5 – экз. № 492/33-27, обн. 14, обр. 7: 5а – орально, 5б – сбоку; Южный Тиман, Республика Коми, р. Ухта; франский ярус, саргаевский горизонт, устьерегская свита.

Icriodus multidentatus sp. nov. and *I. quartadecimensis* sp. nov. – New Conodont Species from the Frasnian Stage of the Southern Timan

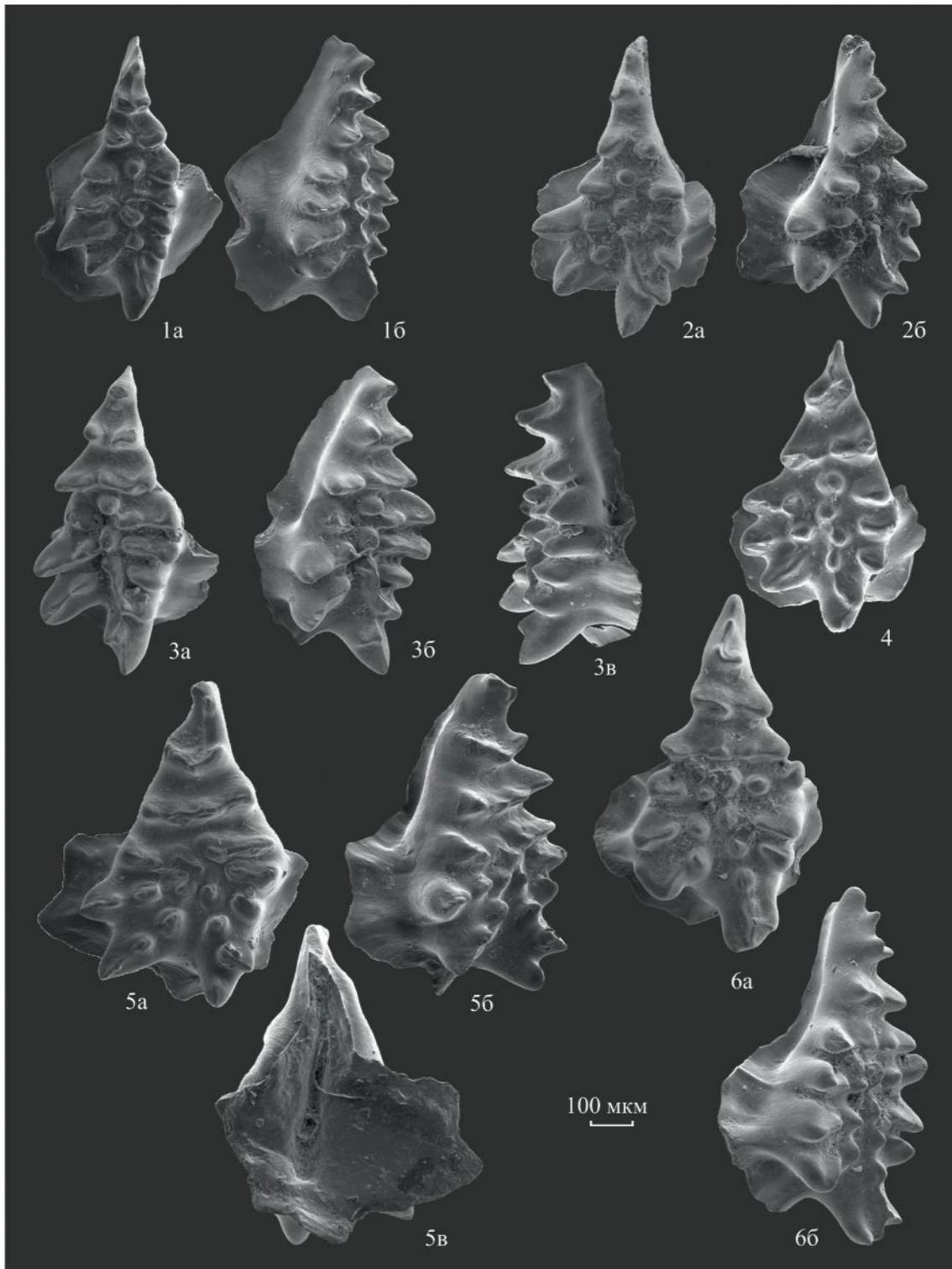
V. M. Nazarova¹, M. A. Soboleva²

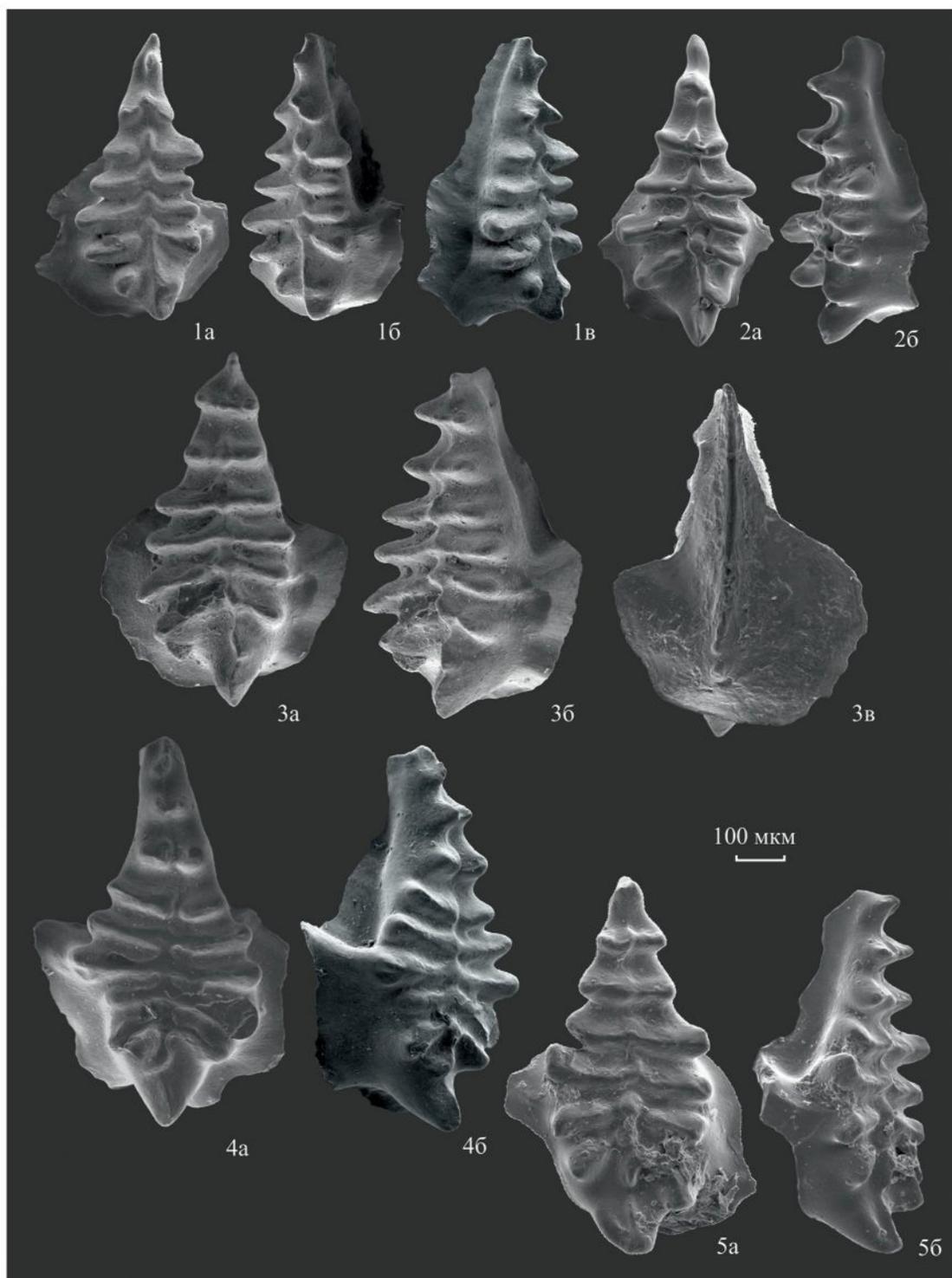
¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²Institute of Geology of the Komi Scientific Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982 Russia

New species of conodonts of the genus *Icriodus*— *I. multidentatus* sp. nov. and *I. quartadecimensis* sp. nov. from the Sargaevo Regional Stage of the Ust-Yarega Formation (Frasnian Stage, Upper Devonian) of the Southern Timan are described. The described species have rather wide platforms, which may be related to the development of a new food resource.

Keywords: Conodonts, *Icriodus*, New Taxa, Upper Devonian, Sargaevo Regional Stage, Frasnian Stage, Ust-Yarega Formation, Southern Timan





УДК 567.587.2:551.782.12(470.6)

НОВЫЙ РОД ДЛЯ САРМАТСКИХ (КОНЕЦ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА) СКУМБРИЙ (SCOMBRIDAE) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

© 2024 г. А. Ф. Банников^{а, *}, И. Г. Еребакан^{а, **}

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

*e-mail: aban@paleo.ru

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

Поступила в редакцию 15.12.2023 г.

После доработки 09.01.2024 г.

Принята к печати 09.01.2024 г.

Из сармата (средний миоцен) Северного Кавказа (Ставропольский край) по неполному скелету В.В. Богачев (1933) описал скумбриевую рыбу *Auxis saucasica*. Впоследствии этот вид был отнесен к скумбриям рода *Scomber*. Новые находки в сармате Северного Кавказа (Краснодарский край, р. Пшеха) выявили у *S. sausicus* (Bogatshov) серьезную редукцию числа позвонков (до 28), что крайне необычно для *Scombridae*, имеющих не менее 31 позвонка. Для сарматского вида скумбриевых выделен новый род *Mioscomber*. К этому же роду отнесены скумбриевые из сармата бывшей Югославии, первоначально описанные как *Auxis vrabcensis* Kramberger, 1882, *A. thynnoides* Kramberger, 1882 и *Scomber sujedanus* Steindachner, 1860 – у них также отмечена редукция числа позвонков. Родовой признак *Mioscomber* gen. nov. предполагает коррекцию диагноза семейства *Scombridae*, с “Vertebrae 31–66” на “Vertebrae 28–66”.

Ключевые слова: *Percomorpha*, *Scombroidei*, *Scombridae*, *Mioscomber sausicus*, новый род, средний миоцен, Северный Кавказ

DOI: 10.31857/S0031031X24030082 **EDN:** EOVCBJ

ВВЕДЕНИЕ

Семейство *Scombridae* (скумбриевые) включает эпипелагических морских преимущественно хищных рыб с веретеновидным либо немного сжатым с боков телом и тонким хвостовым стеблем; это семейство традиционно помещают в подотряд скумбриевидных (*Scombroidei*) отряда окунеобразных (*Perciformes* s.l.) (Берг, 1940; Collette et al., 1984; Банников, 1985, 2010; Nelson, 2006 и др.). В молекулярной систематике, распространенной в последнее время, скумбриевидным придается ранг отряда (Wiley, Johnson, 2010; Near et al., 2012, 2013; Betancur-R. et al., 2013, 2017; Nelson et al., 2016 и др.), включающего в себя 17 семейств, в “отделе (division) *Percomorpha*сеа” (Wiley, Johnson, 2010), “кладе *Pelagia*” (Miya et al., 2013) или “серии *Pelagiaria*” (Betancur-R. et al., 2017). К семейству скумбриевых относят около 34 родов, включая вымершие (Банников, 2010, 2020; Monsch, Bannikov, 2012).

Первые представители скумбриевых встречаются уже в среднем палеоцене, но их основное время диверсификации приходится на олигоцен и миоцен (Банников, 2010).

Семейство *Scombridae* подразделяют на несколько подсемейств (Starks, 1910; Банников, 1985, 2010), либо на два подсемейства (*Gasterochismatinae* и *Scombrinae*) и трибы *Scombrini* (настоящие скумбрии), *Scomberomorini* (королевские макрели), *Sardini* (пелакиды), *Thunnini* (тунцы) (Collette, Nauen, 1983; Collette et al., 1984 и др.), ископаемые *Eosoelopomini* (Monsch, Bannikov, 2012) в составе *Scombrinae*. Почти все трибы скумбриевых рассматриваются как парафилетические в молекулярной систематике (Collette et al., 2001), но триба *Scombrini*, включающая рыб с меньшим числом позвонков (всегда 31, против 32–64 у скумбриевых других триб), по-видимому, не парафилетична (Santini et al., 2013; Банников, Еребакан, 2022). *Scombrini* из эоцена–миоцена



Рис. 1. *Mioscomber caucasicus* (Bogatshov, 1933): *a* – экз. ПИН, № 5073/143, полный скелет, покрыт глицерином для лучшего контраста; *б* – экз. ПИН, № 5073/144, почти полный скелет; *в* – экз. ПИН, № 5073/145, неполный скелет; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха ниже хут. Цуревский; верхи среднего миоцена, нижний сармат. Масштабная линейка – 1 см (фиг. *a*, *в*), 2 см (фиг. *б*).

Тетиса и Паратетиса включают множество видов, все они отнесены к вымершему роду *Auxides* (= *Scombrosarda*) и современному роду скумбрий *Scomber* (Банников, 1985, 2010; Monsch, Bannikov, 2012; Банников, Еребака, 2022). Несколько миоценовых форм скумбриевых, описанных с территории бывшей Югославии (Хорватия, Словения) как относящиеся к роду *Auxis* (Kramberger-Gorjanović, 1882; Gorjanović-Kramberger, 1895; Anđelković, 1989), впоследствии отнесены к *Scomber* (Банников, 1985; Nam et al., 2021). Также к роду *Auxis* была отнесена скумбриевая рыба, описанная В.В. Богачевым

(1933) из сармата (средний миоцен) Северного Кавказа (Ставропольский край) как *Auxis caucasica*. Описание Богачева основано на неполном скелете (без передней части тела, в т.ч. без головы и поясов парных плавников, и без задней части тела) довольно крупной рыбы (Богачев, 1933, табл. XI, фиг. 2; Доронин, Швырева, 2022, рис. 1). П.Г. Данильченко (1960) предположил, что этот экземпляр относится к роду *Sarda*, а А.Ф. Банников (1985, с. 9) счел правильным отнести вид Богачева к скумбриям (род *Scomber*), руководствуясь такими признаками этой формы, как, в частности, малое количество позвонков

и строение парапофизов. На голотипе сохранилось 20 позвонков; у целой рыбы их число могло приближаться к типичному для скумбрий (31), но никак не к типичному для *Auxis* (39).

До недавнего времени *Scombridae* более не были известны из морских сарматских отложений Восточного Паратетиса, первая после длительного перерыва фрагментарная находка *Scomber* aff. *caucasicus* (Bogatshov) сделана в ходе полевых работ Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН (2003 г.) на местонахождении сарматских рыб на северо-западе Кавказа (Краснодарский край, р. Пшеха) (Carnevale et al., 2006). Фрагментарность этой находки (Monsch, Bannikov, 2012, рис. 25) мало добавила к характеристике вида, однако последующие сборы ПИН РАН и местных любителей палеонтологии на сармате р. Пшеха (любезно переданные в ПИН РАН) позволили существенно пополнить материал по “*Scomber*” *caucasicus* (Bogatshov). Изучение находок показало, что у этого вида серьезно редуцировано число позвонков (до 28), что крайне необычно для *Scombridae*, имеющих не менее 31 позвонка (Collette, 2003 и др.). Для сарматского кавказского вида скумбриевых ниже выделен новый род *Mioscomber*. К этому же роду отнесены скумбриевые из сармата бывшей Югославии, первоначально описанные как *Auxis vrabcensis* Kramberger, 1882, *A. thynnoides* Kramberger, 1882 и *Scomber sujedanus* Steindachner, 1860 – у них также отмечена редукция числа позвонков.

Родовой признак *Mioscomber* gen. nov. предполагает коррекцию диагноза семейства *Scombridae*, с “*Vertebrae* 31–66” (Collette, 2003, с. 1) на “*Vertebrae* 28–66”. Редукция числа позвонков нового рода явно является его апоморфией, поскольку плезиоморфным состоянием для *Scombridae* считается наличие 31 позвонка (Monsch, 2006).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили отпечатки четырех относительно полных и семи неполных скелетов рыб и отдельного нейрокrania из глин и мергелей верхней половины цуревской свиты (Белуженко, 2002) сарматского региона, собранных на левом берегу р. Пшеха (Краснодарский край) выше хут. Цуревский. Полные скелеты имеют стандартную длину тела (SL) от 55 до 339 мм; ориентировочная SL наиболее крупного экземпляра (ПИН, № 5073/148) – около 95 см.

Образцы изучались с помощью бинокулярного микроскопа Leica M165C в ПИН РАН. В качестве сравнительного материала использовались образцы ранее описанных ископаемых видов скумбриевых рыб из колл. ПИН РАН, а также остеологические коллекции и рентгено снимки скелетов современных скумбрий.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО SCOMBRIDAE RAFINESQUE, 1815

ПОДСЕМЕЙСТВО SCOMBRINAE RAFINESQUE, 1815

Род *Mioscomber* Bannikov et Erebakan, gen. nov.

Название рода – от миоценовой эпохи и рода *Scomber* L., 1758.

Типовой вид – *Auxis caucasica* Bogatshov, 1933; средний миоцен Северного Кавказа.

Диагноз. Тело веретенновидное, его максимальная высота не превышает длину головы. *Frontalia* относительно узкие, удлинённые. Зубы в челюстях однорядные, мелкие, конические, загнутые внутрь. Большая часть *maxillare* перекрыта широким *lacrimale*. Жаберная крышка высокая, но довольно короткая. Свободный край *operculum* слегка вырезан (вогнутый). Позвонков 28–29. Длина позвонков слегка увеличивается к началу хвостового отдела, затем к хвостовому стеблю позвонки укорачиваются. Гипуральных пластинок две. Парапофизы развиты слабо. Спинные плавники широко разделены, между ними имеются свободные птеригофору. В основании шипов задней части первого спинного плавника имеются костные пластинки звездчатой формы. Начало второго спинного плавника расположено слегка впереди начала анального. Дополнительные плавнички, которых 5–6 сверху и снизу, резко отделены от последних лучей мягких непарных плавников. Грудные плавники небольшие, брюшные расположены позади или под ними. Хвостовой плавник вильчатый, умеренно крупный. Чешуя очень мелкая, циклоидная, в районе грудных плавников сильно не увеличена. Боковая линия единая.

Видовой состав. Помимо типового вида, *M. vrabcensis* (Kramberger, 1882), *M. thynnoides* (Kramberger, 1882) и *M. sujedanus* (Steindachner, 1860) из сармата Хорватии.

Сравнение. От других родов подсемейства *Scombrinae* (трибы *Scombrini*), *Scomber* L., 1758, *Rastrelliger* Jordan et Starks in Jordan et Dickerson, 1908, *Grammatorcynus* Gill, 1862, *Auxides* Jordan, 1919 и *Pseudauxides* Monsch, 2006 отличается меньшим числом позвонков – 28–29

против 31 (30 у *Pseudauxides*). Менее крупными зубами *Mioscomber* gen. nov. отличается от *Grammatocynus* и *Pseudauxides*, а широко разделенными спинными плавниками – от *Auxides*, *Grammatocynus* и *Pseudauxides*. Тело *Mioscomber* gen. nov. менее высокое, чем у современного *Rastrelliger brachysoma* (Bleeker); зубы крупнее, чем у *Rastrelliger*.

З а м е ч а н и я . Из сармата бывшей Югославии в конце XIX в. описано несколько видов скумбрий под родовыми названиями *Scomber* и *Auxis* (Andelković, 1989). Некоторые из них описаны по неполному материалу (*Scomber sarmaticus* Kramberger, 1891 и *Auxis stiriacus* Kramberger, 1895), у других при первоописании указано наличие 30–32 позвонков (*S. priscus* Kramberger, 1882, *Auxis minor* Kramberger, 1882 и *A. croaticus* Kramberger, 1882), близкое к *Scomber*. Еще три вида – *S. sujedanus* Steindachner, 1860 (= *S. steindachneri* Kramberger, 1882), *Auxis thynnoides* Kramberger, 1882 и *A. vrabcensis* Kramberger, 1882 – характеризуются наличием 28 позвонков и должны быть отнесены к роду *Mioscomber* gen. nov.

Материал из сармата Хорватии после его первоописания в дальнейшем не был ревизован; его переизучение, возможно, сократит число хорватских видов *Mioscomber* с трех до двух или одного.

***Mioscomber caucasicus* (Bogatshov, 1933)**

Auxis caucasica: Богачев, 1933, с. 55, табл. XI, фиг. 2; Доронин, Швырева, 2022, рис. 1.

Scomber aff. *caucasicus*: Carnevale et al., 2006, с. 692; Monsch, Bannikov, 2012, с. 276, рис. 25.

“*Scomber caucasicus*”: Банников, 2010, с. 139.

Г о л о т и п (по монотипии) – СМЗ (Ставропольский гос. музей-заповедник), № 12331, отпечаток скелета без передней части тела, головы и поясов парных плавников, и без задней части тела (Богачев, 1933, табл. XI, фиг. 2; Доронин, Швырева, 2022, рис. 1); Ставропольский край, г. Ставрополь в отложениях р. Мутнянка (Доронин, Швырева, 2022, с. 62); средний миоцен, сармат.

О п и с а н и е (рис. 1–3). Тело удлиненное, веретеновидное, с тонким, коротким хвостовым стеблем; вероятно, почти не сжатое с боков (на что косвенно указывает захоронение крышки черепа экз. ПИН, № 5073/149 не латерально, а в дорсо-вентральном положении; рис. 3). Максимальная высота тела взрослых экземпляров примерно совпадает с высотой головы. Длина головы (НЛ) 3.2–3.5 раза укладывается в SL

и в 1.4–1.6 раза превосходит наибольшую высоту тела. НЛ примерно соответствует длине 9–10 передних хвостовых позвонков. Глаза относительно небольшие, горизонтальный диаметр орбиты меньше длины рыла. Длина рыла не превышает длину трех передних хвостовых позвонков.

Голова коническая, со слегка заостренным рылом. Высота головы в 1.4–1.6 раза уступает ее длине. Передний конец нижней челюсти почти не выступает вперед. *Nasale* небольшое, удлиненное (рис. 2, *a*). Нейрокраний довольно низкий; относительно тонкий, почти прямой парасфеноид проецируется в нижней половине орбиты. Гребень *supraoccipitale* низкий и сравнительно короткий. Очертания нейрокrania в дорсо-вентральном аспекте более-менее треугольные. Длина нейрокrania от переднего края *mesethmoideum* до заднего края *basioccipitale* в 1.7 раза превышает его ширину между задними отростками *pterotica* и в 1.9 раза – ширину между латеральными краями *sphenotica* (измерено по экз. ПИН, № 5073/152). *Frontalia* относительно широкие над орбитой (с легкой выемкой их латерального края), плавно сужаются кпереди; при этом их сейсмодендритные каналы примерно параллельны оси тела. Этмоидный район черепа довольно короткий, относительно узкий при виде сверху и невысокий в латеральном аспекте. *Sphenoticum* выступает на латеральном крае нейрокrania между *frontale* и *pteroticum* в виде короткой, округлой кости. *Pteroticum* занимает постеролатеральный угол нейрокrania при виде сверху, и образует приостренный задний отросток. Концы отростков *pterotica* находятся на одном уровне с задним краем *basioccipitale*. Внутренняя стенка ушной капсулы частично различима у экз. ПИН, № 5073/146 (рис. 2, *a*); отолит не сохранился ни у одного экземпляра. Склеротические окостенения состоят из передней и задней полукруглых частей. Длина *lacrimalis* лишь немного короче длины верхней челюсти. Позади *lacrimalis* у экз. ПИН, № 5073/149 различимы четыре или пять небольших подглазничных костей (рис. 3).

Рот умеренно крупный, конечный; нижнечелюстное сочленение расположено под серединой орбиты или слегка позади нее. Рот явно не выдвижной: кости обеих ветвей верхней челюсти находятся в сочленении, даже если смещены из их естественного положения. Восходящий отросток *praemaxillare* умеренной высоты, слит с сочленовным отростком. Альвеолярная ветвь *praemaxillare* почти прямая, постепенно утончается каудально. Зубы конические, однорядные,

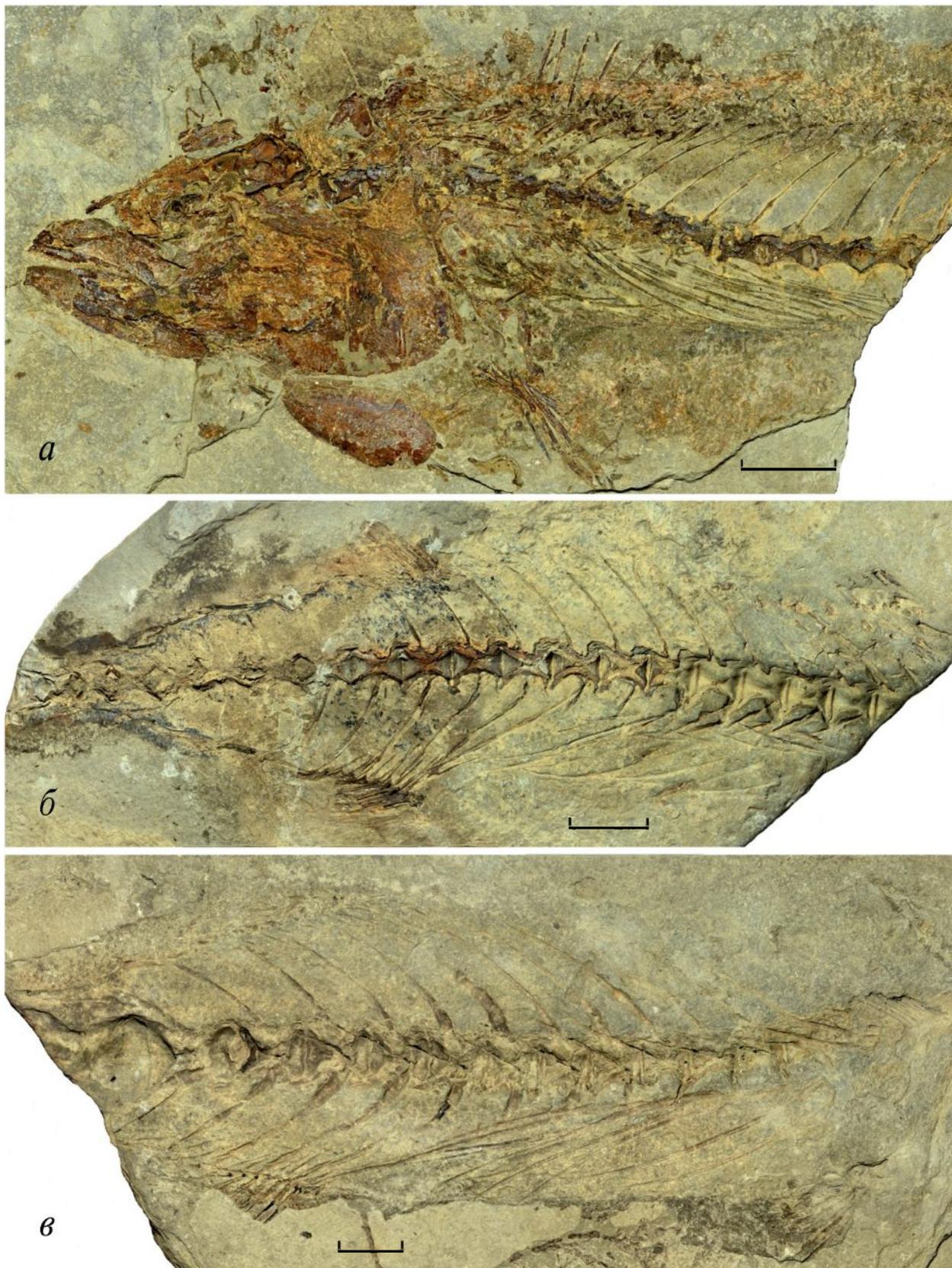


Рис. 2. *Mioscomber caucasicus* (Bogatshov, 1933), неполные скелеты: *a* – экз. ПИН, № 5073/146; *б* – экз. ПИН, № 5073/147; *в* – экз. ПИН, № 5073/148; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха в 1 км ниже хут. Цуревский; верхи среднего миоцена, нижний сармат. Масштабная линейка – 3 см.



Рис. 3. *Mioscomber caucasicus* (Bogatshov, 1933), экз. ПИН, № 5073/149, передняя часть скелета; Краснодарский край, Апшеронский р-н, р. Пшеха в 1 км ниже хут. Цуревский; верхи среднего миоцена, нижний сармат. Обозначения: an – angulo-articulare, cl – cleithrum, d – dentale, fr – frontale, lac – lacrimale, mtp – metapterygoideum, op – operculum, pmx – praemaxillare, pop – praepoperculum; qu – quadratum. Масштабная линейка – 2 см.

почти прямые, с немного загнутой внутрь вершиной. Maxillare сохранилось довольно плохо, немного загнуто задним концом вниз. Нижняя челюсть невысокая, практически не выступает вперед по отношению к верхней; ее высота в 3.2 раза уступает длине. Длина нижней челюсти составляет около 0.52 длины головы и равна длине 4.5–5 последних туловищных позвонков. Симфизная часть нижней челюсти невысокая, слегка отогнута книзу. Dentale V-образное, в его заднюю вырезку входит angulo-articulare. Верхний задний отросток dentale слегка длиннее нижнего, но существенно уже его. Зубы на dentale односторонние, сходны с верхнечелюстными по форме и размеру. Angulo-articulare по площади немного меньше, чем dentale; промежуток между верхними отростками этих костей очень небольшой. Сочленовный отросток angulo-articulare низкий, retroarticulare не различимо.

Подвесочный и жаберный аппараты наилучше сохранились на экз. ПИН, № 5073/149 (рис. 3). Hyomandibulare имеет форму перевернутой буквы L, с удлинённым передним мышцелком (для сочленения со sphenoticum) и обрезанным нижним краем; ось кости почти вертикальна. Symplecticum небольшое, узкое, клиновидное, входит в канавку на внутренней поверхности quadratum вдоль его заднего края. Quadratum относительно широкое, субтреугольное, с небольшим сочленовным мышцелком и относительно длинным постеродорсальным отростком. Metapterygoideum среднего размера, субтрапециевидной формы, расположено между hyomandibulare и quadratum. Entopterygoideum удлинённо-овальное, пластинчатое. Удлиненный эктоптеригоид и palatinum различимы плохо. Жаберная крышка довольно широкая. Праеоперкулум умеренно крупное, плоское, полукруглой формы: выпуклое сзади, вогнутое спереди. Горизонтальная и вертикальная ветви

предкрышки примерно равной ширины и длины. Передненижний край кости образует с передневерхним краем угол около 100° – 105° . Свободный край предкрышки ровный. Operculum крупное, плоское, широкое; его нижний край приострен, а в постеродорсальной части имеет слабую выемку. Suboperculum крупное, плоское, овально-яйцевидной формы (передний конец слегка уже заднего). Гиоидный комплекс наилучше сохранился на экз. ПИН, № 5073/143 (рис. 1, а), но подъязычные кости правой и левой стороны здесь наложены друг на друга. Radii branchiostegi очень тонкие, удлинняющиеся назад; их, по-видимому, по семь с каждой стороны. На нескольких экземплярах частично сохранились минерализованные жаберные лепестки и тычинки, а на экз. ПИН, № 5073/143 сквозь operculum проступают несколько ceratobranchialia.

Позвонков 28 (29 у экз. ПИН, № 5073/144), из них 13 — туловищные и 15 (16) — каудальные. Длина туловищной части позвоночника в 1.2–1.3 раза короче хвостовой его части. Линия позвоночника почти прямая. Тела позвонков продольно вытянутые в латеральном аспекте, пережатые посередине, несут по латеральному гребню с каждой стороны. У наиболее крупных экземпляров (голотип и экз. ПИН, №№ 5073/147, 148) длина позвонков передней части хвостового отдела увеличена относительно остальных позвонков. Презигапофизы развиты сильнее постзигапофизов. Большинство остистых отростков очень тонкие и относительно длинные, прямые или слегка изогнутые; наклонены назад. Гемальный отросток первого хвостового позвонка (и, в меньшей степени, два последующих гемальных отростка) слегка утолщен и изогнут в средней части. Парапофизов три–четыре, они удлинняются назад в ряду. Ребра тонкие и длинные, сильно отклонены назад, оканчиваются, не доходя до брюшного края тела; последнее ребро существенно короче других. Ребра начинаются с третьего позвонка. Тонкие epineuralia различимы у оснований невральных отростков туловищных позвонков (либо у оснований ребер).

Хвостовой скелет почти полностью скрыт гипуростегией (раздвоенными основаниями лучей хвостового плавника). Тела позвонков хвостового стебля не несут костного латерального киля. Второй преуральный позвонок сильно укорочен. Гипуральная пластинка подразделена на эпаксиальную и гипаксиальную части, разделенные швом. Хвостовой плавник относительно небольшой, глубоко вырезанный, состоит из 17 главных лучей (I8–7I). Верхние и нижние

дополнительные лучи относительно многочисленные, их 10–12 сверху и не менее девяти снизу.

Кости грудного пояса различимы довольно плохо. Posttemporale — плоская кость с двумя относительно тонкими передними отростками, связывающими грудной пояс с нейрокранием. Cleithrum довольно крупное, слабо вогнутое спереди. Coracoideum явно узкое, границы пекторальных radialia различимы плохо. Scapula с овальным отверстием в антеровентральной части. Postcleithrum тонкое, ребровидное, заканчивается позади тазовых костей. Грудной плавник явно небольшой, его полная длина неясна. Точное число лучей в грудном плавнике неизвестно. Основание грудного плавника расположено высоко, сразу под линией позвоночника, против четвертого позвонка.

Тазовые кости узкие, клиновидные, ориентированы косо к оси тела. Брюшные плавники умеренно длинные, прикрепляются позади грудных, каждый состоит из слабой колючки и пяти мягких лучей.

Спинные плавники широко разделены — на расстояние, равное длине основания первого спинного плавника и превышающее длину пяти противоположащих позвонков. Первый спинной плавник начинается над пятым позвонком; в нем 12 тонких колючек, вторая из которых самая длинная. Последующие шипы быстро укорачиваются. Высота плавника в 1.3–1.4 раза уступает длине его основания. Первая колючка сверхштатная на переднем птеригофоре. Птеригофоров первого спинного плавника 11; они узкие, клиновидные, с косо ориентированной проксимальной частью. Первый, самый длинный дорсальный птеригофор входит в промежуток между остистыми отростками третьего и четвертого позвонков. В основании шипов задней части первого спинного плавника имеются костные пластинки звездчатой формы. Не менее шести свободных, не несущих лучей птеригофоров расположены между спинными плавниками, образуя непрерывный ряд дорсальных птеригофоров.

Второй спинной плавник начинается на вертикали третьего — начала четвертого хвостового позвонка, в нем 11 довольно коротких лучей. Все лучи выглядят мягкими, но не исключено, что первый является жестким. Лучи расположены очень тесно, в задней части плавника несколько более разрежены. Передние лучи самые длинные, каудально лучи укорачиваются. Высота второго спинного плавника короче длины его основания. Дорсальных дополнительных плавничков шесть, два задних сближены

друг с другом. Птеригиофоры второго спинного плавника очень тонкие. В каудальном направлении птеригиофоры постепенно укорачиваются. Межневральные промежутки под вторым спинным плавником вмещают проксимальные концы двух–трех птеригиофоров каждый. У птеригиофоров дополнительных плавничков дистальная часть сопоставима по длине с проксимальной.

Анальный плавник сходен со вторым спинным по форме, но слегка короче и немного сдвинут назад относительно начала второго спинного. Длина его основания меньше длины трех противоположащих позвонков. В анальном плавнике короткая колючка и 11 (12 у экз. ПИН, № 5073/145) мягких лучей. Колючка сверхштатно ассоциирована с первым птеригиофором. Передние мягкие лучи самые длинные, каудально лучи укорачиваются. Вентральных дополнительных плавничков шесть. Птеригиофоры анального плавника очень тонкие, сходны по форме с противоположащими птеригиофорами второго спинного плавника и также укорачиваются спереди назад. Первый анальный птеригиофор слегка вогнут спереди. Проксимальные концы двух–трех птеригиофоров входят в межгемальные промежутки над анальным плавником. Птеригиофоры нижних дополнительных плавничков сходны с противоположащими птеригиофорами верхних дополнительных плавничков.

Чешуя очень мелкая, тонкая, циклоидная, несет *siguli*, образует сплошной покров на теле. Боковая линия не прослеживается.

Некоторые экземпляры несут следы первоначального рисунка пигментации на теле, хорошо выражена темная пигментация брюшины.

Размеры. SL двух целых экземпляров: экз. ПИН, № 5073/143—54.5 мм; экз. ПИН, № 5073/144 — ~228 мм. У экз. ПИН, № 5073/151 SL 339 мм утрачена большая часть тела ниже линии позвоночника, а экз. ПИН, № 5073/149 частично расчленен. В процентах к SL экз. ПИН, №№ 5073/143 и 144 (в скобках): длина головы — 31 (28); максимальная высота тела — 19 (20.5); минимальная высота тела — 3.5 (3.2); первое предорсальное расстояние — 36 (34); второе предорсальное расстояние — 66 (68); преанальное расстояние — 68 (70); высота первого спинного плавника — 11 (?); длина основания первого спинного плавника — 15 (?); расстояние между спинными плавниками — 15 (?); длина основания второго спинного плавника — 10 (8); длина основания анального плавника — 8 (7); длина брюшного плавника — 9 (8.5); длина наибольших

лучей хвостового плавника — 16 (14); горизонтальный диаметр орбиты — 8 (6); предглазничное расстояние — 9 (~8.5); заглазничное расстояние — 13.5 (13); длина нижней челюсти — 16 (?).

Изменчивость. Из трех экземпляров с полностью сохранившимся позвоночником два (экз. ПИН, №№ 5073/143, 151) имеют 28 позвонков (13 + 15), а один (экз. ПИН, № 5073/144) — 29 (13 + 16). У самого маленького экземпляра (ПИН, № 5073/143) зубы относительно крупнее, чем у более крупных экземпляров.

Сравнение. Неполнота сведений о морфологии *M. vrabcensis* (Kramberger, 1882), *M. thynnoides* (Kramberger, 1882) и *M. sujedanus* (Steindachner, 1860) из сармата Хорватии до дополнительного их изучения не позволяет адекватно сравнить их с *M. caucasicus*. Д. Крамбергер (Kramberger-Gorjanović, 1882) указывает у этих видов по пять верхних и нижних дополнительных плавничков, тогда как у *M. caucasicus* их по шесть. У вида из Восточного Паратетиса 15 (реже 16) хвостовых позвонков; у *M. sujedanus* указано (Kramberger-Gorjanović, 1882) 17, а у *M. vrabcensis* — 14 хвостовых позвонков. Также, у *M. caucasicus* 12 шипов в первом спинном плавнике, в отличие от хорватских видов, у которых их 10—11.

Замечания. *Mioscomber caucasicus* (Vogatzshov) были активными хищниками в северокавказском сарматском бассейне Восточного Паратетиса, на что указывают остатки их жертв (скелеты рыб) в районе глотки и брюшной полости у многих экземпляров (см. рис. 1, в; 3). Особо выделяется экз. ПИН, № 5073/145, заглотивший двух крупных (относительно его размера) сельдей *Sarmatella tsurevica* (Baykina) (рис. 1, в).

У самого крупного известного экземпляра *Mioscomber caucasicus*, экз. ПИН, № 5073/148, наблюдается патология позвоночника: тело седьмого хвостового позвонка гипертрофированно раздуто (рис. 2, в). К сожалению, последующие позвонки не сохранились и неясно, продолжается ли гиперостоз на них, и как это повлияло на число позвонков. Остеома, доброкачественная костная опухоль, в прошлом была довольно обычной патологией скелета рыб; она отмечена у многих семейств костистых (см. Capasso, 1997 и др.). У экз. ПИН, № 5073/148 также необычно утолщены в основании некоторые невральные и гемальные отростки.

Распространение. Средний миоцен, нижний—средний сармат Северного Кавказа.

Материал. Помимо голотипа, 12 экз. с лев. берега р. Пшеха, Краснодарский край.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До настоящего времени было известно, что скумбриевые рыбы (семейство Scombridae) имеют не менее 31 позвонка (Collette, Nauen, 1983; Банников, 1985; Collette, 2003 и др.). Однако изучение нового материала по северокавказским сарматским скумбриям, отнесенным к *Auxis saucastica* Bogatshov, 1933, долгое время известному по единственному неполному скелету, показало, что число позвонков этого вида редуцировано до 28–29. Столько же позвонков отмечено у некоторых сарматских скумбрий из Хорватии, отнесенных при первоописании к родам *Scomber* и *Auxis* (Anđelković, 1989). При этом у других скумбрий из сармата Хорватии имеется нормальное для *Scomber* число позвонков (31) (Kramberger-Gorjanović, 1882). В настоящей статье выделен новый род *Mioscomber* gen. nov. для сарматских скумбрий с редуцированным до 28–29 числом позвонков, с типовым видом *Auxis saucastica* Bogatshov с Северного Кавказа (Краснодарский и Ставропольский края).

По-видимому, длительная эволюция скумбрий в среднем миоцене в практически замкнутом морском бассейне, Паратетисе, привела к частной дегенерации некоторых их форм – существенной редукции числа позвонков у видов, отнесенных к роду *Mioscomber* gen. nov.

У наиболее крупного из известных экземпляров *M. saucasticus* (Bogatshov) наблюдается патология позвоночника, остеома.

Материал по скумбриевым из сармата Хорватии после его первоописания в дальнейшем не был ревизован; переизучение видов, характеризующихся наличием 28 позвонков – *M. sujedanus* (Steindachner, 1860), *M. thynnoides* (Kramberger, 1882) и *M. vrabcensis* (Kramberger, 1882), может сократить число видов *Mioscomber* отсюда.

* * *

Авторы благодарны А. Чеснокову (г. Нефтегорск) и С. Огаркову (г. Апшеронск), передавшим в ПИН РАН несколько экземпляров *Mioscomber saucasticus*. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН).

Авторы благодарны рецензентам А.Н. Котляру и М.Н. Назаркину за конструктивные замечания.

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ПИН РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банников А.Ф. Ископаемые скумбриевые СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 210. 111 с.
- Банников А.Ф. Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые колючеперые рыбы (Teleostei, Acanthopterygii). М.: ГЕОС, 2010. LXI+244 с.
- Банников А.Ф. Новый род и вид скумбриевых рыб (Perciformes, Scombroidei, Scombridae) из нижнего олигоцена Кавказа // Палеонтол. журн. 2020. № 1. С. 56–65.
- Банников А.Ф., Еребака И.Г. Новый вид скумбрий (*Scomber*, *Scombroidei*) из тархана (низы среднего миоцена) Северо-Западного Кавказа // Палеонтол. журн. 2022. № 5. С. 103–110.
- Белуженко Е.В. Стратиграфия средне-верхнемиоценовых и плиоценовых отложений междуречья Псекупс–Белая (Северо-Западный Кавказ). Статья 1. Средний миоцен // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2002. Т. 77. Вып. 1. С. 47–59.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1940. Т. 5. С. 87–517.
- Богачев В.В. Материалы по изучению третичной ихтиофауны Кавказа // Тр. Азерб. нефт. ин-та. Геол. отд. 1933. Вып. 15. С. 1–62.
- Данильченко П.Г. Костистые рыбы майкопских отложений Кавказа // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1960. Т. 78. 208 с.
- Доронин И.В., Швырева А.К. Обзор типовых экземпляров рыб и млекопитающих из палеонтологической коллекции Ставропольского государственного музея-заповедника // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2022. Т. 326. № 2. С. 59–65.
- Anđelković J.S. Tertiary fishes of Yugoslavia. A stratigraphic-paleontologic-paleoecological study // *Palaeontol. Jugosl.* 1989. Sv. 38. S. 1–121.
- Betancur-R. R., Broughton R.E., Wiley E.O. et al. The tree of life and a new classification of bony fishes // *PLOS Currents Tree of Life.* 2013. P. 1–41.
- Betancur-R. R., Wiley E.O., Arratia G. et al. Phylogenetic classification of bony fishes // *BMC Evol. Biol.* 2017. 17:162. P. 1–40. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0958-3>.
- Capasso L. Osteoma: Palaeopathology and phylogeny // *Intern. J. Osteoarchaeol.* 1997. V. 7. P. 615–620.
- Carnevale G., Bannikov A.F., Landini W., Sorbini C. Volhynian (early Sarmatian sensu lato) fishes from Tsurevsky, North Caucasus, Russia // *J. Paleontol.* 2006. V. 80. № 4. P. 684–699.

- Collette B.B.* Family Scombridae Rafinesque 1815 – Mackerels, Tunas, and Bonitos. San Francisco: Calif. Acad. Sci., 2003. 28 p. (Annotated Check lists of Fishes. № 19).
- Collette B.B., Nauen C.E.* FAO species catalogue. Vol. 2. Scombrids of the World. An annotated and illustrated catalogue of tunas, mackerels, bonitos, and related species known to date. Rome: FAO, 1983. VII+137 p. (FAO Fish. Synop. № 125. V. 2).
- Collette B.B., Potthoff T., Richards W.J. et al.* Scombroidei: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes / Ed. Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. Lawrence: Allen Press, 1984. P. 591–620 (Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. № 1).
- Collette B.B., Reeb C.A., Block B.A.* Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae) // Tuna: Physiology, Ecology, and Evolution / Eds. Block B.A., Stevens E.D. San Diego: Acad. Press, 2001. P. 1–33. (Ser. Fish Physiol. V. 19).
- Gorjanović-Kramberger D.* Fosilne ribe Komena, Mrzleka, Hvara i M. Libanona i dodatak o oligocenskim ribama Tüffera, Zagora i Trifalja // Djela Jugosl. Akad. Znan. Umjetn. 1895. V. 16. S. 1–67.
- Kramberger-Gorjanović D.* Die jungtertiäre Fischfauna Croatiens // Beitr. Paläontol. Geol. Österr.-Ungarns Orients. 1882. Bd 2. S. 86–136.
- Miya M., Friedman M., Satoh T.P. et al.* Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): Members of a Paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families // PLoS One. 2013. V. 8. № 9. P. e73535: 1–19.
- Monsch K.A.* A revision of scombrid fishes (Scombroidei, Perciformes) from the Middle Eocene of Monte Bolca, Italy // Palaeontology. 2006. V. 49. Pt 4. P. 873–888.
- Monsch K.A., Bannikov A.F.* New taxonomic synopses and revision of the scombroid fishes (Scombroidei, Perciformes), including billfishes, from the Cenozoic of territories of the former USSR // Earth and Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2012 (2011). V. 102. P. 253–300.
- Nam G.-S., Nazarkin M.V., Bannikov A.F.* First discovery of the genus *Auxis* (Actinopterygii: Scombridae) in the Neogene of South Korea // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2021. V. 60. № 1. P. 61–67.
<https://doi.org/10.4435/BSPI.2021.05>
- Near T.J., Dornburg A., Eytan R.I. et al.* Phylogeny and tempo of diversification in the superradiation of spiny-rayed fishes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110. P. 12738–12743.
- Near T.J., Eytan R.I., Dornburg A. et al.* Resolution of ray-finned fish phylogeny and timing of diversification // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2012. V. 109. P. 13698–13703.
- Nelson J.S. Fishes of the World. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2006. 601 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H.* Fishes of the World. 5th ed. Hoboken, NJ: Wiley, 2016. 707 p.
- Santini F., Carnevale G., Sorenson L.* First molecular scombrid timetree (Percomorpha: Scombridae) shows recent radiation of tunas following invasion of pelagic habitat // Ital. J. Zool. 2013. V. 80. P. 210–221.
- Starks E.C.* The osteology and mutual relationships of the fishes belonging to the family Scombridae // J. Morphol. 1910. V. 21. P. 77–100.
- Wiley E.O., Johnson G.D.* A teleost classification based on monophyletic groups // Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts / Eds Nelson J.S., Schultz H.-P., Wilson M.V.H. Munich: Verl. Dr. F. Pfeil, 2010. P. 123–182.

A New Genus for the Sarmatian (Uppermost middle miocene) mackerels (Scombridae) from the North Caucasus

A. F. Bannikov¹, I. G. Erebakan¹

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

V.V. Bogachev (1933) described the scombrid fish *Auxis caucasica* based on the incomplete skeleton from the Sarmatian (Middle Miocene) of the North Caucasus (Stavropol Region). Subsequently, this species was assigned to the mackerel genus *Scomber*. New findings in the Sarmatian of the North Caucasus (Krasnodar Region, Pshekh River) revealed a serious reduction in the number of vertebrae in *S. caucasica* (Bogatshov) (up to 28), which is extremely unusual for Scombridae with at least 31 vertebrae. A new genus *Mioscomber* is established to accommodate the Sarmatian species of scombrids. The scombrids from the Sarmatian of the former Yugoslavia, originally described as *Auxis vrabcensis* Kramberger, 1882, *A. thynnoides* Kramberger, 1882 and *Scomber sujedanus* Steindachner, 1860, are assigned to the same genus – these also have a reduction in the number of vertebrae. The generic character of *Mioscomber* gen. nov. assumes correction of the diagnosis of the family Scombridae, from “Vertebrae 31–66” to “Vertebrae 28–66”.

Keywords: Percomorpha, Scombroidei, Scombridae, *Mioscomber caucasica*, new genus, Middle Miocene, the North Caucasus

УДК 568.171.1:551.736.3(470.11)

ПОСТКРАНИАЛЬНЫЕ ОСТЕОДЕРМЫ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ ПАРЕЙАЗАВРОВ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. 1. ХРОНОЛОГИЯ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

© 2024 г. В. К. Голубев^{a, *}, М. А. Наумчева^{a, b, **}, Е. И. Бояринова^{a, b, ***}

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

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

*e-mail: vg@paleo.ru

**e-mail: m.zhokina@gmail.com

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

Поступила в редакцию 30.10.2023 г.

После доработки 27.11.2023 г.

Принята к публикации 27.11.2023 г.

Для выяснения хронологической последовательности местонахождений остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы проведен стратиграфический анализ вмещающих отложений. С максимальной точностью датировано 30 местонахождений, которые характеризуют восемь стратиграфических уровней: ванюшонковские, семинские и кичугские слои путятинского горизонта (верхнесеверодвинский подъярус), чижевские и ровдинские слои быковского горизонта (нижневятский подъярус), аристовские и гороховецкие слои нефедовского горизонта и лагерные слои жуковского горизонта (верхневятский подъярус).

Ключевые слова: парейазавры, посткраниальные остеодермы, местонахождения, стратиграфия, верхняя пермь, Европейская Россия

DOI: 10.31857/S0031031X24030098 **EDN:** EOUXEO

ВВЕДЕНИЕ

Важнейшим элементом позднепермской континентальной биоты были парейазавры. Вместе с дицинодонтами они представляли крупнейших эффективных фитофагов того времени, формируя основу доминантного блока сообщества тетрапод (Сенников, 1995; Sennikov, 1996). В Восточной Европе парейазавры появились сразу после позднегваделупского биосферного кризиса и исчезли в результате пермо-триасового биосферного кризиса (Сенников, Голубев, 2017). Их остатки обнаружены в 54 местонахождениях, что составляет половину всех верхнепермских местонахождений, охарактеризованных определенными остатками тетрапод.

В истории развития позднепермской фауны тетрапод Восточной Европы выделяют четыре этапа. Эти этапы охарактеризованы четырьмя последовательно сменяющимися друг друга фаунистическими комплексами (рис. 1):

котельничский субкомплекс соколковского комплекса (фауна *Deltavjatia vjatkensis*, позднесеверодвинское время), ильинский субкомплекс соколковского комплекса (фауна *Proelginia permiana*, позднесеверодвинско–ранневятское время), соколковский субкомплекс соколковского комплекса (фауна *Scutosaurus karpinskii*, вятское время) и вязниковский комплекс (фауна *Archosaurus rossicus*, поздневятское время) (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Ивахненко, 2001, 2013, 2015; Сенников, Голубев, 2017). В котельничском субкомплексе парейазавры представлены среднеразмерными *Deltavjatia* (сем. *Bradysauridae*), в ильинском – крупными *Proelginia* (сем. *Pareiasauridae*), в соколковском – очень крупными *Scutosaurus* (сем. *Pareiasauridae*) и мелкими *Obirkovia* (сем. *Elginiidae*). Переход от соколковского субкомплекса к вязниковскому комплексу характеризуется исчезновением крупных парейазавров – в вязниковской фауне известны только мелкогабаритные *Obirkovia*

(Ивахненко и др. 1997; Голубев, 2000; Ивахненко, 2001; Миних и др., 2015а; Сенников, Голубев, 2017). Таким образом, в истории развития позднепермских парейазавров Восточной Европы, так же как и в истории развития всей фауны тетрапод, выделяется четыре этапа:

1) котельничский: *Bradysauridae* (*Deltavjatia rossica*);

2) ильинский: *Pareiasauridae* (*Proelginia permiana*);

3) соколковский: *Pareiasauridae* (*Scutosaurus karpinskii*, *S. tuberculatus*, *S. itilensis*) и *Elginiidae* (*Obirkovia gladiator*);

4) вязниковский: *Elginiidae* (*Obirkovia* sp.).

Почти каждый этап (за исключением соколковского) охарактеризован одним, характерным только для него родом и видом парейазавра. При этом филогенетические взаимоотношения восточноевропейских парейазавров не ясны, и ни для одного вида не известны предки и потомки. Все это свидетельствует о недостаточной изученности позднепермских парейазавров Восточной Европы.

Детальность реконструкции истории развития любой группы древних организмов зависит от того, насколько точно мы можем осуществлять таксономическую диагностику ископаемых остатков и насколько подробно нам известна хронологическая последовательность их местонахождений. Для точной таксономической диагностики парейазавров традиционно используются краниальные остатки, однако они встречены только в 16 (30%) восточноевропейских местонахождениях. Характерным признаком парейазавров являются посткраниальные остеодермы, которые также могут использоваться в качестве диагностического материала. В Восточной Европе посткраниальные остеодермы обнаружены в 45 (83%) местонахождениях (рис. 2), в т.ч. и во всех типовых местонахождениях, что позволяет уверенно соотнести их с известными таксонами парейазавров. Ранее нами было продемонстрировано, что комплекс посткраниальных остеодерм уникален для каждого вида парейазавров и что остеодермы могут успешно использоваться для точной таксономической диагностики (Бояринова, Голубев, 2023а, 2023б). В частности, из нижневятских отложений, переходных от слоев с ильинским субкомплексом к слоям с соколковским субкомплексом, нами был описан один из крупнейших, а возможно, и самый крупный в мире парейазавр *Senectosaurus karamzini* (сем. *Pareiasauridae*),

который отличается от всех остальных парейазавров, в первую очередь, уникальными особенностями морфологии посткраниальных остеодерм (Бояринова, Голубев, 2023а).

Список валидных таксонов восточноевропейских парейазавров включает в себя семь видов: *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937, *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023, *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), *S. tuberculatus* (Amalitzky, 1922), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev in Ivachnenko, 1987, *Obirkovia gladiator* Bulanov et Jashina, 2005 (Amalitzky, 1922; Hartmann-Weinberg, 1937; Ивахненко, 1987, 2008; Буланов, Яшина, 2005; Бояринова, Голубев, 2023а). Однако в верхнепермских местонахождениях присутствуют остеодермы, которые морфологически сильно отличаются от остеодерм данных видов (Бояринова, Голубев, 2023б). Очевидно, восточноевропейская фауна парейазавров была таксономически более разнообразной по сравнению с тем, что нам известно о ней в настоящее время.

Данная работа посвящена динамике таксономического разнообразия позднепермских парейазавров Европейской России, которая реконструируется на основе анализа морфологического разнообразия их посткраниальных остеодерм. В настоящей статье, первой части этой работы, представлен результат ревизии стратиграфического положения местонахождений посткраниальных остеодерм парейазавров с учетом всех новейших стратиграфических данных.

РЕГИОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ СХЕМА ВЕРХНЕПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Верхнепермские отложения Восточно-Европейской платформы содержат в большом количестве остатки всех стратиграфически значимых групп континентальных организмов: остракод, тетрапод, рыб, двустворчатых моллюсков, конхострак, растений. Все они хорошо изучены, по многим предложены биоzonальные шкалы (Ивахненко и др., 1997; Молостовская, 1999; Голубев, 2000, 2016; Миних, Миних, 2009; Силантьев, 2014; Arefiev et al., 2015; Наумчева, 2020). Среди биостратиграфических шкал наибольший интерес представляют шкалы по остракодам и тетраподам (рис. 1). Во-первых, эти шкалы отличаются наибольшей детальностью, причем зональная шкала по остракодам является основой общей и региональной стратиграфических

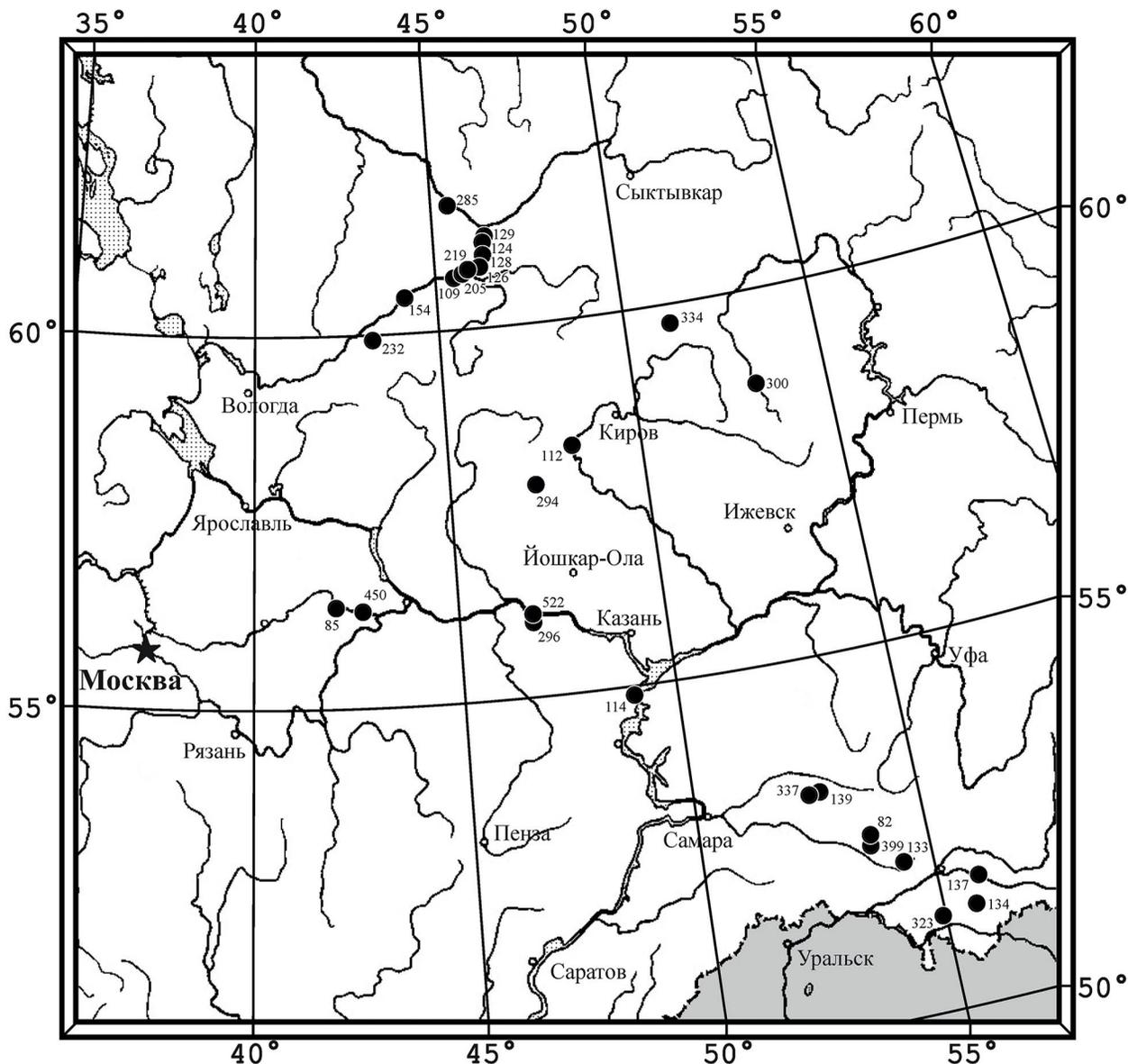


Рис. 2. Карта расположения местонахождений остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы: 82 – Пронькино; 85 – Вязники-1, Быковка; 109 – Мутовино, Марьюшкина Слуда-С, Микулино, Пуртовино, Чермянино; 112 – Котельнич, Агафоново, Чижи; 114 – Семин Овраг-1, Ключевой Овраг; 124 – Соколки, Завражье; 126 – Аристово; 128 – Савватий, Элеонора; 129 – Болтинская; 133 – Адамовка; 134 – Блюменталь-3, Блюменталь-5, Ключевка; 137 – Вязовка-1; 139 – Бабинцево-1; 154 – Кочевала-1, Потеряха-2; 205 – Климово-1; 219 – Саларево; 232 – Обирково; 285 – Раша; 294 – Пурлы, Куверба; 296 – Вомба-Кассы; 300 – Аверинское-1, Аверинское-3; 323 – Боевой-1; 334 – Орлецы, Чашенка; 337 – Преображенка-1А, Преображенка-2; 399 – Солоповка-2; 450 – Гороховец, Жуков Овраг-1В; 522 – Токари-2.

берег р. Волга непосредственно ниже устья р. Сундырь (Горномарийский р-н, Республика Марий Эл). Характеристика разреза приведена ранее (Голубев, Буланов, 2018). Сундырские слои охватывают нижнепутятинский подгоризонт, нижнюю часть остракодовой зоны *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella stelmachovi* (рис. 1).

Ванюшонковские слои выделены в объеме тетраподной зоны *Deltavjatia vjatkensis*. Название

слоев образовано от д. Ванюшонки (Котельничский р-н, Кировская обл.). Стратотип – местонахождение тетрапод Котельнич, ванюшонковская пачка вятской свиты, слой 1 (Голубев, 2000, с. 85). Местоположение стратотипа: правый берег р. Вятка в окрестностях д. Ванюшонки. Описание и характеристика стратотипа приведены в работах (Гоманьков, 1997; Coffa, 1999; Голубев, 2000; Есаулова, Гоманьков, 2001; Benton

et al., 2012; Arefiev et al., 2015). Ванюшонковские слои охватывают нижнюю часть верхнепутятинского подгоризонта, среднюю часть остракодовой зоны *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella stelmachovi* (рис. 1).

Семинские слои выделены в объеме тетраподной подзоны *Chroniosaurus dongusensis*. Название слоев образовано от овра. Семин, в котором располагается типовое местонахождение тетрапод ильинского субкомплекса Семин Овраг-1 (Тетюшский р-н, Республика Татарстан). Стратотип – местонахождение тетрапод ильинского субкомплекса Устье Стрельны, кровля стреленской пачки полдарсской свиты, слои 3–5 обнажения № 9334 (Голубев, 2000, с. 143–144). Местоположение стратотипа: правый берег р. Сухона в 900 м ниже устья р. Стрельна (Великоустюгский р-н, Вологодская обл.). Характеристика разреза приведена в работах (Голубев, 2000, с. 143; Arefiev et al., 2015, с. 24). Семинские слои охватывают среднюю часть верхнепутятинского подгоризонта, верхнюю часть остракодовой зоны *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella stelmachovi* (рис. 1).

Кичугские слои выделены в объеме стратиграфического интервала, представляющего собой пересечение остракодовой зоны *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella stelmachovi* и тетраподной подзоны *Chroniosaurus levis*. Название слоев образовано от пос. Кичуга (Великоустюгский р-н, Вологодская обл.). Стратотип – местонахождение тетрапод Мутовино, кичугская пачка полдарсской свиты, слой 64 (Arefiev et al., 2015, с. 27). Местоположение стратотипа: левый берег р. Сухона в 4.5 км выше пос. Кичуга (Великоустюгский р-н, Вологодская обл.). Описание и характеристика разреза приведены М.П. Арефьевым и др. (Arefiev et al., 2015, с. 27). Кичугские слои охватывают верхнюю часть верхнепутятинского подгоризонта, терминальную часть зоны *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella stelmachovi*, нижнюю часть тетраподной подзоны *Chroniosaurus levis* (рис. 1).

Чижевские слои выделены в объеме стратиграфического интервала, представляющего собой пересечение тетраподной подзоны *Chroniosaurus levis* и остракодовой зоны *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta*. Название слоев образовано от исчезнувшей дер. Чижи (Котельничский р-н, Кировская обл.). Стратотип – местонахождение тетрапод Чижи, штаковская пачка вятской свиты, слой 5 (Голубев, 2000, с. 85). Местоположение стратотипа:

правый берег р. Вятка в 3 км выше д. Ванюшонки (Котельничский р-н, Кировская обл.). Описание стратотипа приведено в работах (Гоманьков, 1997; Coffa, 1999; Голубев, 2000; Есаулова, Гоманьков, 2001; Benton et al., 2012; Arefiev et al., 2015; Голубев и др., 2018). Чижевские слои охватывают нижнюю часть быковского горизонта, нижнюю часть остракодовой зоны *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta*, верхнюю часть тетраподной подзоны *Chroniosaurus levis* (рис. 1).

Ярильские слои выделены в объеме тетраподной подзоны *Jarilinus mirabilis*. Название слоев образовано от Ярильского оврага (г. Нижний Новгород, Нижегородская обл.). Стратотип – местонахождение тетрапод Горький-1 (Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 102). Местоположение стратотипа: правый берег р. Ока в Нижнем Новгороде непосредственно ниже Ярильского оврага. Ярильские слои охватывают среднюю часть быковского горизонта, среднюю часть остракодовой зоны *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta* (рис. 1).

Ровдинские слои выделены в объеме стратиграфического интервала, представляющего собой пересечение тетраподной подзоны *Chroniosuchus paradoxus* и остракодовой зоны *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta*. Название слоев образовано от дер. Ровдино (Великоустюгский р-н, Вологодская обл.). Стратотип – местонахождение тетрапод Климово-1, ровдинская пачка саларевской свиты, слои 59–60 (Arefiev et al., 2015, с. 36). Местоположение стратотипа: левый берег р. Сухона напротив дер. Климово (Великоустюгский р-н, Вологодская обл.), в 11.5 км ниже дер. Ровдино. Описание и характеристика разреза приведены Арефьевым и др. (Arefiev et al., 2015, с. 34). Ровдинские слои охватывают верхнюю часть быковского горизонта, верхнюю часть остракодовой зоны *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta*, нижнюю часть тетраподной подзоны *Chroniosuchus paradoxus* (рис. 1).

Аристовские слои выделены в объеме слоев с *Suchonella typica*. Название слоев образовано от с. Аристово (Великоустюгский р-н, Вологодская обл.). Стратотип – местонахождение тетрапод Аристово, комарицкая пачка саларевской свиты, слой 10 (Arefiev et al., 2015, с. 44). Местоположение стратотипа: правый берег р. Малая Северная Двина под с. Аристово. Описание и характеристика разреза приведены в работах (Arefiev et al., 2015, с. 42; Арефьев и др., 2016, с. 31). Аристовские слои охватывают нижнюю часть нефедовского горизонта, нижнюю

часть остракодовой зоны *Wjatkellina fragiloides*—*Suchonella typica*, среднюю часть тетраподной подзоны *Chroniosuchus paradoxus* (рис. 1).

Гороховецкие слои выделены в объеме слоев с *Suchonella clivosa*. Название слоев образовано от г. Гороховец (Гороховецкий р-н, Владимирская обл.). Стратотип — местонахождение тетрапод Гороховец, гороховецкая пачка обнорской свиты, слои 1—4 (Миних и др., 2015б, с. 30). Местоположение стратотипа: овраг на границе г. Гороховец и дер. Городищи. Описание, характеристика и стратиграфическое положение разреза приведены в работах (Сенников и др., 2003; Миних и др., 2015б; Наумчева, Голубев, 2019б; Scholze et al., 2019; Наумчева, 2020). Гороховецкие слои охватывают верхнюю часть нефедовского горизонта, среднюю часть остракодовой зоны *Wjatkellina fragiloides*—*Suchonella typica*, верхнюю часть тетраподной подзоны *Chroniosuchus paradoxus* (рис. 1).

Лагерные слои выделены в объеме тетраподной зоны *Archosaurus rossicus*. Название слоев образовано от Лагерного оврага в г. Нижний Новгород (Нижегородская обл.), в котором располагается местонахождение вязниковского комплекса тетрапод Лагерный Овраг-1. Стратотип — местонахождение тетрапод вязниковского комплекса Жуков Овраг-1В, жуковская пачка вохминской свиты, слои 21—22 обнажения № 1027А (Голубев и др., 2012, с. 66). Местоположение стратотипа: овраг Жуков, прорезающий правый берег р. Клязьма между дер. Слудино и Арефино (Гороховецкий р-н, Владимирская обл.). Описание и характеристика разреза приведены в работах (Голубев и др., 2012; Scholze et al., 2019; Наумчева, 2020; Фетисова и др., 2022). Лагерные слои охватывают жуковский горизонт, верхнюю часть остракодовой зоны *Wjatkellina fragiloides*—*Suchonella typica* (рис. 1).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ ОСТЕОДЕРМ ПАРЕЙАЗАВРОВ

Местонахождения с остеодермами парейазавров присутствуют во всех слоях, кроме сундырских и ярьильских (рис. 1). К **ванюшонковским** слоям приурочено местонахождение Котельнич (Кировская обл.; котельничская свита, ванюшонковская пачка) (рис. 1, 2), которое является типовым для *Deltavjatia rossica*.

Семинские слои. К данным слоям приурочены местонахождения Семин Овраг-1 (Республика

Татарстан; свита IV), Бабинцево-1 (Оренбургская обл.; малокинельская свита), Кочевала-1, Микулино, Потеряха-2, Пуртовино и Чермянино (Вологодская обл.; полдарсская свита) (рис. 1, 2). Во всех местонахождениях обнаружены остатки хронизухидной амфибии *Chroniosaurus dongusensis* (Голубев, 2000; Arefiev et al., 2015), свидетельствующие о приуроченности местонахождений к подзоне *Chroniosaurus dongusensis* и, следовательно, к семинским слоям. Местонахождение Семин Овраг-1 является типовым для *Proelginia permiana*.

Кичугские слои. К данным слоям приурочены местонахождения Мутовино и Марьюшкина Слуда-С (Вологодская обл., полдарсская свита, кичугская пачка) (Arefiev et al., 2015) (рис. 1, 2). Местонахождение Мутовино является стратотипом кичугских слоев. Местонахождение Марьюшкина Слуда-С располагается в путятинском горизонте (зона *Suchonellina inornata*—*Prasuchonella stelmachovi*) (Arefiev et al., 2015), содержит остатки хронизухидной амфибии *Chroniosaurus levis*, которые свидетельствуют о приуроченности местонахождения к подзоне *Chroniosaurus levis* (Голубев, 2000) и, следовательно, принадлежит кичугским слоям.

Чижевские слои. К данным слоям приурочены местонахождения Агафоново (Кировская обл.; вятская свита, соколовогорская пачка), Чижи (Кировская обл.; вятская свита, шестаковская пачка), Преображенка-1А и Солоповка-2 (Оренбургская обл.; кутулукская свита) (рис. 1, 2). Местонахождение Чижи является стратотипом чижевских слоев; в нем обнаружены *S. levis* и нижневятские (быковские) остракоды (Голубев и др., 2018). Местонахождение Агафоново содержит остатки *S. levis* и, следовательно, принадлежит подзоне *Chroniosaurus levis* (Голубев, 2000; Arefiev et al., 2015), при этом оно приурочено к быковскому горизонту (зона *Wjatkellina fragilina*—*Dvinella cyrta*), так как стратиграфически ниже него в этом же разрезе располагается местонахождение Чижи. Аналогичное стратиграфическое положение занимает местонахождение Солоповка-2, в котором обнаружен *S. levis* совместно с нижневятскими (быковскими) остракодами (Наумчева, Голубев, 2019а).

В местонахождении Преображенка-1А обнаружены остатки *S. levis* (Голубев, 2000). Среди них присутствуют щитки спинного панциря (экз. ПИН, №№ 4645/5, 7—9), покровный орнамент которых характеризуется наличием хорошо развитых продольных крист [валикоподобные

гребни (Голубев, 1998, 2000)], между которыми располагаются короткие червеобразные пектены [гребни с бугорками (Голубев, 1998, 2000)] и редкие бугорки. В этом отношении *S. levis* из Преображенки-1А является эволюционно более продвинутой (и, с большой степенью вероятности, геохронологически более молодой) формой по сравнению с *S. levis* из местонахождения Солоповка-2 (Оренбургская обл.), у которого покровный орнамент некоторых щитков представлен бугорками и тремя—пятью хорошо выраженными продольными гребнями-пектенами (экз. ПИН, № 5359/67). Таким образом, местонахождение Преображенка-1А приурочено к подзоне *Chroniosaurus levis* и быковскому горизонту и, следовательно, принадлежит чижевским слоям.

Ровдинские слои. К данным слоям приурочены местонахождения Климово-1 и Саларево (Вологодская обл.; саларевская свита, ровдинская пачка) и Токари-2 (Республика Марий Эл) (рис. 1, 2). Местонахождение Климово-1 является стратотипом ровдинских слоев. Местонахождение Саларево располагается в верхней части быковского горизонта (зона *Wjatkellina fragilina*—*Dvinella cyrta*) и содержит остатки *Chroniosuchus* sp., свидетельствующие о приуроченности местонахождения к подзоне *Chroniosuchus paradoxus* (Голубев, 2000; Arefiev et al., 2015). Местонахождение Токари-2 приурочено к подзоне *Chroniosuchus paradoxus*, о чем свидетельствует находка щитка спинного панциря *Chroniosuchus* cf. *licharevi* (экз. ПИН, № 5389/1). В глинах, подстилающих костеносные песчаники этого местонахождения, обнаружен нижневятский (быковский) комплекс остракод (Наумчева и др., 2016). Данный комплекс включает в себя *Dvinella cyrta*, эволюционный уровень развития которой позволяет коррелировать глины с верхней частью ерогодской пачки полдарской свиты бассейна р. Сухона (Наумчева и др., 2016), т.е., со средней частью быковского горизонта (Arefiev et al., 2015). Таким образом, местонахождение Токари-2 располагается в верхней части быковского горизонта (зона *Wjatkellina fragilina*—*Dvinella cyrta*) и в подзоне *Chroniosuchus paradoxus* и, следовательно, приурочено к ровдинским слоям.

Аристовские слои. К данным слоям приурочены местонахождения Аристово и Савватий (Вологодская обл.; саларевская свита, комарицкая пачка), Соколки и Завражье (Архангельская обл.; саларевская свита, комарицкая пачка) (рис. 1, 2). Местонахождение Аристово является

стратотипом аристовских слоев. По остракодам оно, а также подстилающие и перекрывающие отложения приурочены к слоям с *Suchonella typica* (Наумчева, Голубев, 2019б; Наумчева, 2020). По литостратиграфическим корреляциям, на этом же стратиграфическом уровне располагаются местонахождения Савватий, Соколки и Завражье (Arefiev et al., 2015; Арефьев и др., 2016). Местонахождение Соколки является типовым для *Scutosaurus karpinskii* и *S. tuberculatus*.

Гороховецкие слои. К данным слоям приурочены местонахождения Гороховец (Владимирская обл.; обнорская свита, гороховецкая пачка), Пронькино (Оренбургская обл.; кутулукская свита), Раша и Элеонора (Архангельская обл.; саларевская свита, комарицкая пачка) и Куверба (Нижегородская обл.; вятская свита) (рис. 1, 2). Местонахождение Гороховец является стратотипом гороховецких слоев. По остракодам, местонахождение Элеонора приурочено к слоям с *Suchonella clivosa* (Arefiev et al., 2015; Наумчева, Голубев, 2019б; Наумчева, 2020). Местонахождение Раша по составу фауны позвоночных и стратиграфическому положению (верхняя часть комарицкой пачки саларевской свиты) аналогично местонахождению Элеонора (Голубев, 2000). По остракодам, местонахождение Пронькино располагается на одном стратиграфическом уровне с местонахождением Элеонора (Голубев, Наумчева, 2019). Местонахождение Куверба характеризуется соколковским субкомплексом тетрапод (Шумов и др., 2022; Голубев, 2024) и содержит остатки *Chroniosuchus* sp. (Голубев, 2024), свидетельствующие о приуроченности местонахождения к подзоне *Chroniosuchus paradoxus*. По литостратиграфическим данным, оно располагается в верхневятском подъярусе (Голубев, 2024), и следовательно, с учетом биостратиграфических данных по тетраподам, приурочено к нефедовскому горизонту. По комплексу рыб местонахождение сопоставляется с местонахождениями Элеонора, Жуков Овраг-1А и Быковка (Шумов, 2020), которые располагаются в верхней части верхневятского подъяруса, в верхней части нефедовского горизонта (слои с *Suchonella clivosa*) и в жуковском горизонте (зона *Archosaurus rossicus*) (Голубев и др., 2012; Arefiev et al., 2015; Lebedev et al., 2015; Сенников, Голубев, 2017; Наумчева, Голубев, 2019б; Наумчева, 2020). Таким образом, местонахождение Куверба приурочено к верхней части нефедовского горизонта, к слоям с *Suchonella clivosa* и, следовательно, к гороховецким слоям (рис. 1).

Лагерные слои. К данным слоям приурочены местонахождения Быковка, Вязники-1, Жуков Овраг-1В (Владимирская обл.; вохминская свита, жуковская пачка) и Пурлы (Нижегородская обл.) (рис. 1, 2). Все эти местонахождения содержат остатки тетрапод вязниковского фаунистического комплекса, характеризующего зону *Archosaurus rossicus* (Ивахненко и др., 1997; Голубев и др., 2012; Голубев, 2021).

Таким образом, 30 (67%) местонахождений посткраниальных остеодерм парейазавров – Агафоново, Аристово, Бабинцево-1, Быковка, Вязники-1, Гороховец, Жуков Овраг-1В, Завражье, Климово-1, Котельнич, Кочевала-1, Куверба, Марьюшкина Слуда-С, Микулино, Мутовино, Потеряха-2, Преображенка-1А, Пронькино, Пурлы, Пуртовино, Раша, Савватий, Саларево, Семин Овраг-1, Соколки, Солоповка-2, Токари-2, Чермянино, Чижи, Элеонора – датированы с максимально возможной на текущий момент точностью (рис. 1).

Стратиграфическое положение остальных местонахождений менее определенное. Местонахождение Преображенка-2 располагается в одном геологическом разрезе с местонахождением Преображенка-1А в 5 м выше последнего (рис. 2). Оно приурочено к более молодым слоям быковского горизонта, и его стратиграфическое положение не может быть определено точнее, чем быковский горизонт: интервал от чижевских до ровдинских слоев включительно (рис. 1). Местонахождение Преображенка-2 является типовым для *Senectosaurus karamzini* (Бояринова, Голубев, 2023а).

Большое число местонахождений с остеодермами парейазавров содержит остатки тетрапод соколковского субкомплекса соколковского комплекса, в т.ч. представителей рода *Chroniosuchus*. Отсутствие дополнительных стратиграфических данных не позволяет определить их стратиграфическое положение точнее, чем подзона *Chroniosuchus paradoxus*, что соответствует ровдинским, аристовским и гороховецким слоям. Это местонахождения Аверинское-1, Орлецы и Чашенка (Кировская обл.; вятская свита), Адамовка, Блюменталь-3, Блюменталь-5, Вязовка-1 и Ключевка (Оренбургская обл.; кутулукская и кульчумовская свиты), Вомба-Кассы (Республика Чувашия), Ключевой Овраг (Республика Татарстан, свита V) и Обирково (Вологодская обл.; саларевская свита) (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000). Среди них Ключевой Овраг

и Обирково являются типовыми для *Scutosaurus itilensis* и *Obirkovia gladiator* соответственно.

В обнажении Аверинское (Кировская обл.; вятская свита) среди галек на нижней пойме р. Кама был обнаружен обломок крепкого песчаника с остеодермой парейазавра *Senectosaurus karamzini* (Бояринова, Голубев, 2023а). К какому слою этого разреза приурочено местонахождение Аверинское-3, из которого происходит данная остеодерма, неясно. Высота берегового обрыва здесь составляет 42 м. Нижняя часть разреза коренных отложений (23 м) скрыта под оползнями. В 27 м над урезом реки выходит гравелито-песчаный слой (4.5 м), в котором были найдены остатки тетрапод соколковского субкомплекса (местонахождение Аверинское-1; Ивахненко и др., 1997). Выше располагается глинистая пачка видимой мощностью 10.5 м, в которой песчаные прослои отсутствуют. Кости тетрапод из местонахождений Аверинское-1 и Аверинское-3 различаются характером фоссилизации: в Аверинском-1 они светло-коричневые, рыжевато-коричневые, очень хрупкие, а в Аверинском-3 – темно-коричневые, крепкие. По всей видимости, остеодерма *Senectosaurus* не происходит из гравелито-песчаного слоя, к которому приурочено местонахождение Аверинское-1. И скорее всего, костеносные песчаники местонахождения Аверинское-3 располагаются стратиграфически ниже местонахождения Аверинское-1. Как было отмечено выше, местонахождение Аверинское-1 относится к ровдинско-гороховецкому интервалу, охватывающему верхи быковского горизонта и нефедовский горизонт. К этому же интервалу мы условно относим и местонахождение Аверинское-3.

К ровдинско-гороховецкому стратиграфическому интервалу относится местонахождение Болтинская (Архангельская обл.; саларевская свита), которое расположено на правом берегу р. Малая Северная Двина у бывшей дер. Болтинская (ныне р-н Болтинка в южной части г. Котлас) (Ефремов, Вьюшков, 1955). Точное место находки остеодерм неизвестно, однако берег реки в этом районе сложен верхней частью быковского горизонта (саларевская и нижефедосовская пачки саларевской свиты) и нефедовским горизонтом (комарицкая пачка саларевской свиты) (Arefiev et al., 2015). Данные отложения соответствуют подзоне *Chroniosuchus paradoxus* (Голубев, 2000; Arefiev et al., 2015) и, следовательно, ровдинским, аристовским и гороховецким слоям (рис. 1).

Местонахождение Боевой-1 (Оренбургская обл.; кутулукская свита) характеризуется соколковским субкомплексом тетрапод (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2021) и, по био- и магнитостратиграфическим данным, располагается в верхневятском подъярусе (Сенников и др., 2022а, 2022б). Это местонахождение, таким образом, приурочено к нефедовскому горизонту и, следовательно, к аристовско-гороховецкому стратиграфическому интервалу (рис. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Европейской России известно 45 местонахождения позднепермских тетрапод, в которых обнаружены посткраниальные остеодермы парейазавров. Они приурочены к восьми стратиграфическим уровням: три уровня в путятинском горизонте верхнесеверодвинского подъяруса (ванюшонковские, семинские и кичугские слои), два уровня в быковском горизонте нижневятского подъяруса (чижевские и ровдинские слои), два уровня в нефедовском горизонте верхневятского подъяруса (аристовские и гороховецкие слои) и один уровень в жуковском горизонте верхневятского подъяруса (лагерные слои). С максимальной точностью датировано 30 местонахождений:

1) ванюшонковские слои – местонахождение Котельнич (типичное местонахождение *Deltavjatia rossica*);

2) семинские слои – местонахождения Бабинцево-1, Кочевала-1, Микулино, Потеряха-2, Пуртовино, Семин Овраг-1 (типичное местонахождение *Proelginia permiana*), Чермянино;

3) кичугские слои – местонахождения Мутувино, Марьюшкина Слуда-С;

4) чижевские слои – местонахождения Агафоново, Преображенка-1А, Солоповка-2, Чижы;

5) ровдинские слои – местонахождения Климово-1, Саларево, Токари-2;

6) аристовские слои – местонахождения Аристово, Завражье, Савватий, Соколки (типичное местонахождение *Scutosaurus karpinskii* и *S. tuberculatus*);

7) гороховецкие слои – местонахождения Гороховец, Куверба, Пронькино, Раша, Элеонора;

8) лагерные слои – местонахождения Быковка, Вязники-1, Жуков Овраг-1В, Пурлы.

Стратиграфическое положение остальных местонахождений определено менее точно.

Среди них три типовых местонахождения: Ключевой Овраг (типичное местонахождение *Scutosaurus itilensis*), Обирково (типичное местонахождение *Obirkovia gladiator*) и Преображенка-2 (типичное местонахождение *Senectosaurus karamzini*). Ключевой Овраг и Обирково располагаются в пределах интервала, охватывающего ровдинские, аристовские и гороховецкие слои, а Преображенка-2 – чижевские, ярильские и ровдинские слои.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арефьев М.П., Голубев В.К., Кулешов В.Н. и др.* Комплексная палеонтологическая, седиментологическая и геохимическая характеристика терминальных отложений пермской системы северо-восточного борта Московской синеклизы. Статья 1. Бассейн реки Малая Северная Двина // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2016. Т. 91. Вып. 1. С. 24–49.
- Бояринова Е.И., Голубев В.К.* Новый парейазавр (*Parareptilia*) из нижневятских отложений верхней перми Оренбургской области // Палеонтол. журн. 2023а. № 6. С. 50–61. <https://doi.org/10.31857/S0031031X23060028>.
- Бояринова Е.И., Голубев В.К.* Позднепутятинско-быковский этап развития пермской фауны парейазавров Восточной Европы // Вопросы палеонтологии и региональной стратиграфии фанерозоя европейской части России: Всеросс. научно–практич. конф. (г. Ульяновск, 22–25 сентября 2023 г.). Сборник научных трудов / Ред. Мороз В.П., Рогов М.А., Зверьков Н.Г. Ундоры: Ундоровский палеонтол. музей им. С.Е. Бирюкова, 2023б. С. 29–32.
- Буланов В.В., Яшина О.В.* Элгиниидные парейазавры Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 85–90.
- Голубев В.К.* Ревизия позднепермских хронизухид (*Amphibia, Anthracosauromorpha*) Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1998. № 4. С. 68–77.
- 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).

- Голубев В.К.* Региональная стратиграфическая схема пермской системы Восточно-Европейской платформы: современное состояние и проблемы // Состояние стратиграфической базы центра и юго-востока Восточно-Европейской платформы. Матер. совещ. (Москва, ВНИГНИ, 23–25 ноября 2015 г.) / Ред. Варламов А.И. М.: ФГБУ “ВНИГНИ”, 2016. С. 72–79.
- Голубев В.К.* Новое местонахождение тетрапод вязниковского комплекса (терминальная пермь) в Оренбургской области // Палеострат-2021. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 25–26 января 2021 г.). Тез. докл. / Ред. Голубев В.К., Назарова В.М. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2021. С. 22–23.
- Голубев В.К.* К вопросу о возрасте местонахождения пермских тетрапод Куверба (Нижегородская область) // Палеострат-2024. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Всеросс. палеонтол. об-ва (Москва, 29–31 января 2024 г.). Прогр. и тез. докл. / Ред. Голубев В.К., Назарова В.М. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2024. С. 17–18.
- Голубев В.К., Бакаев А.С., Наумчева М.А.* Новые данные о возрасте пермских отложений разреза Котельнич (Кировская область) // Палеострат-2018. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 29–31 января 2018 г.). Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2018. С. 23–24.
- Голубев В.К., Буланов В.В.* Амфибии сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62. <https://doi.org/10.1134/S0031031X18060053>.
- 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. М., 2012. С. 49–82.
- Голубев В.К., Наумчева М.А.* Новые данные о возрасте местонахождения пермских тетрапод Пронькино (Оренбургская область) // Палеострат-2019. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2019. С. 23.
- Гоманьков А.В.* Пермская (татарская) флора из местонахождения позвоночных Котельнич (Кировская область) // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 4. С. 3–12.
- Есаулова Н.К., Гоманьков А.В.* Глава 1. Описание разреза // Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке / Ред. Гоманьков А.В. М.: ГЕОС, 2001. С. 8–46 (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 532).
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П.* Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 186 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 46).
- Жамойда А.И., Прозоровская Е.Л.* Постановление о модернизации верхнего отдела пермской системы общей (Восточно-Европейской) стратиграфической шкалы // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. С. 14–16.
- Ивахненко М.Ф.* Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 159 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223).
- Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Гос. учреждение культуры “Пермский областной краеведческий музей”, 2001. 200 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283).
- Ивахненко М.Ф.* Подкласс Parareptilia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 48–85.
- Ивахненко М.Ф.* Развитие наземных сообществ четвероногих в перми Восточной Европы // Проблемы эволюции биосферы / Ред. Рожнов С.В. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2013. С. 230–244.
- Ивахненко М.Ф.* Закономерности смен таксонов Theromorpha в наземных сообществах перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2015. № 1. С. 65–74.
- 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).
- Котляр Г.В.* Комиссия по пермской системе. Решение о модернизации верхнего отдела системы. Заседание 14–15 июля 2004 г. (Казань, КГУ) // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. С. 22–30.
- Котляр Г.В., Голубев В.К., Силантьев В.В.* Общая стратиграфическая шкала пермской системы: современное состояние // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и проблемы обустройства. Всеросс. конф. Москва, 23–25 мая 2013 г. Сборник статей / Ред. Федонкин М.А. М.: Геол. ин-т РАН, 2013. С. 187–195.
- Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Издат. центр “Наука”, 2009. 244 с.
- Миних А.В., Арефьев М.П., Голубев В.К.* Новый вид рыбы рода *Isadia* (Actinopterygii, Eurynotoidiformes) из нового местонахождения на р. Малая Северная Двина (терминальная пермь, Вологодская область) // Палеонтол. журн. 2015а. № 6. С. 54–63. <https://doi.org/10.7868/S0031031X15060070>.

- Миних М.Г., Миних А.В., Сенников А.Г. и др.* Новые данные о представителях фауны позвоночных в вятском ярусе верхней перми бассейна Верхней Волги // Недр Поволжья и Прикаспия. 2015б. Вып. 82. С. 28–35.
- Молостовская И.И.* Зональная схема верхней перми по неморским остракодам // Доклады Международного симпозиума “Верхнепермские стратотипы Поволжья” / Ред. Буров Б.В., Есаулова Н.К., Губарева В.С. М.: Геос, 1999. С. 157–160.
- Наумчева М.А.* Остракоды и биостратиграфия пограничных отложений перми и триаса центральных районов Русской плиты // Дисс. ... канд. геол.-мин. наук. М.: Моск. гос. ун-т им. М.В. Ломоносова, 2020. 264 с.
- Наумчева М.А., Голубев В.К.* Остракоды и тетраподы из местонахождения Солоповка-2 (верхняя пермь, Оренбургская область) // Палеострат-2019. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2019а. С. 51–52.
- Наумчева М.А., Голубев В.К.* Комплексы остракод пограничных отложений перми и триаса Московской синеклизы // Региональная геол. и металлогения. 2019б. № 80. С. 21–29.
- Наумчева М.А., Голубев В.К., Балабанов Ю.П.* Остракоды и палеомагнитная характеристика верхнепермских отложений разреза Сундырь, Республика Марий Эл // Палеострат-2016. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 26–28 января 2016 г. Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2016. С. 59–60.
- Сенников А.Г.* Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 141 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- 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>
- 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.
- Сенников А.Г., Новиков И.В., Голубев В.К. и др.* К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в опорном разрезе Боевая Гора (Южное Приуралье) // Палеострат-2022. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 31 января – 2 февраля 2022 г.). Тез. докл. / Ред. Голубев В.К., Назарова В.М. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2022а. С. 59–60.
- Сенников А.Г., Новиков И.В., Голубев В.К. и др.* К фаунистической характеристике опорного разреза пограничных отложений перми и триаса Боевая гора в Южном Приуралье // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. 68 сессии Палеонтол. об-ва при РАН, посвящ. 100-летию со дня рождения Александра Ивановича Жамойды / Ред. Розанов А.Ю., Петров О.В. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022б. С. 237–240.
- Силантьев В.В.* Зональная шкала пермских отложений Восточно-Европейской платформы по неморским двустворчатым моллюскам // Стратигр. Геол. корреляция. 2014. Т. 22. № 1. С. 3–30. <https://doi.org/10.7868/S0869592X14010062>
- Фетисова А.М., Голубев В.К., Веселовский Р.В., Балабанов Ю.П.* Палеомагнетизм и магнитостратиграфия опорных пермско-триасовых разрезов центральной части Русской плиты: Жуков овраг, Слукино и Окский съезд // Геол. и геофизика. 2022. Т. 63. № 10. С. 1401–1419. <https://doi.org/10.15372/GiG2021157>
- Шумов И.С., Бакаев А.С., Жаринова В.В., Карасева У.И.* Новое местонахождение рыб и беспозвоночных в терминальной перми у д. Б. Куверба, Тоншаевский район Нижегородской области // Палеострат-2020. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтологии МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 27–29 января 2020 г.). Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2020. С. 61–62.
- Шумов И.С., Сучкова Ю.А., Карасев Е.В. и др.* Новые данные о стратиграфическом положении местонахождения у д. Большая Куверба, Тоншаевский район Нижегородской области // Палеострат-2022. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 31 января – 2 февраля 2022 г.). Тез. докл. / Ред. Голубев В.К., Назарова В.М. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2022. С. 68.
- Amalitzky V.* Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of North Dvina // Изв. РАН. VI сер. 1922. Т. 16. С. 329–340.
- Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P. et al.* Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. XVIII Intern. Congress on the Carboniferous and Permian. Sukhona and Severnaya Dvina Rivers field trip. August 4–10, 2015. Moscow: Borissiak Paleontol. Inst. RAS, 2015. 104 p.
- Benton M.J., Newell A.J., Khlyupin A.Yu. et al.* Preservation of exceptional vertebrate assemblages in Middle Permian fluviolacustrine mudstones of Kotel’nich, Russia: stratigraphy, sedimentology, and taphonomy // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2012. V. 319–320. P. 58–83.

Coffa A.A. Sedimentology, stratigraphy and correlation of the continental red bed sequence at the Kotelnich Late Permian fossil tetrapod localities, Russia // Proceeding of Intern. Symp. "Upper Permian Stratotypes of the Volga Region" (28 July – 3 August 1998) / Eds. Burov B.V., Esaulova N.K., Gubareva V.S. Moscow: GEOS, 1999. P. 77–86.

Hartmann-Weinberg A. Pareiasauriden als Leitfossilien // Проблемы палеонтологии. 1937. Т. 2–3. С. 649–712.

Sennikov A.G. Evolution of the Permian and Triassic tetrapod communities of Eastern Europe // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1996. V. 120. P. 331–351.

Scholze 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.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2018.58>

Postcranial Osteoderms of Late Permian Pareiasaurs from Eastern Europe – I. Chronology of Localities

V. K. Golubev¹, M. A. Naumcheva¹, E. I. Boyarinova^{1, 2}

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

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

To clarify the chronological sequence of East European localities of late Permian pareiasaurian osteoderms, a stratigraphic analysis of the osteoderm-bearing strata was carried out. Thirty localities have been dated with maximum accuracy, which characterize eight successive stratigraphic levels – the Vanyushonkian, Syominian and Kichugian beds of the Putyatnian Regional Stage (Upper Severodvinian), Chizhian and Rovdinian beds of the Bykovian Regional Stage (Lower Vyatkian), Aristovian and Gorokhovetsian beds of the Nefyodovian Regional Stage (Upper Vyatkian), and Lagernian beds of the Zhukovian Regional Stage (Upper Vyatkian).

Keywords: Pareiasaurs, postcranial osteoderms, localities, stratigraphy, European Russian, upper Permian

УДК 551.792:551.89:568.26:598.261

СЕРЫЕ КУРОПАТКИ (PHASIANIDAE: РОДЫ PERDIX И ENKURIA GEN. NOV.) РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА КРЫМА И ЗАМЕЧАНИЯ ПО ЭВОЛЮЦИИ РОДА PERDIX

© 2024 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 27.11.2023 г.

После доработки 14.12.2023 г.

Принята к публикации 14.12.2023 г.

В статье описаны материалы по серым куропаткам из нижнего плейстоцена (1.8–1.5 млн л. н.) пещеры Таврида в Центральном Крыму. Мелкая серая куропатка из Тавриды отнесена к ископаемому виду *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962; еще одна более крупная фазановая птица, отчасти сходная с современными *Perdix*, описана как *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. Устойчивость морфотипа ранне- и среднеплейстоценовых европейских серых куропаток в пространстве и времени позволяет синонимизировать ископаемые виды *Perdix jurcsaki* и *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975. Ревизованы ископаемые находки рода *Perdix* в верхнем плиоцене – нижнем плейстоцене Восточной Европы и Азии. *P. margaritae* Kurochkin, 1985 из верхнего плиоцена Монголии и Забайкалья рассматривается как младший синоним *Lophura inferna* Kurochkin, 1985. Древнейшая находка *P. jurcsaki* происходит из нижнего гелазия (~2.4 млн л. н.) Северного Причерноморья (местонахождение Крыжановка-2; Украина). Показано продвижение серых куропаток на запад Европы во второй половине раннего плейстоцена. Находка рода *Enkuria* подтверждает существование ископаемого разнообразия *Perdicini* s.s. в плио–плейстоцене Северной Евразии. К этому роду также отнесен *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 из нижнего плиоцена Молдовы. Кроме того, подтверждена валидность ископаемых раннеплейстоценовых фазановых *Francolinus subfrancolinus* Jánossy, 1976 и *Alectoris baryosefi* Tchernov, 1980.

Ключевые слова: ископаемые птицы, Восточная Европа, эволюция, курообразные

DOI: 10.31857/S0031031X24030104 EDN: EOPPMB

ВВЕДЕНИЕ

Данная статья продолжает серию публикаций (Zelenkov et al., 2019; Зеленков, 2022, 2023, 2024a, б) с описанием раннеплейстоценовых птиц из открытой в 2018 г. пещеры Таврида в Центральном Крыму (Лопатин, 2019; Лопатин и др., 2019). Эта работа посвящена серым куропаткам (Galliformes: Phasianidae, триба *Perdicini* s.s.; см. ниже) – некрупным наземным курообразным, населяющим открытые пространства (луга и степи) преимущественно в Северной Евразии. В палеонтологической летописи Европы серые куропатки обычны, начиная с конца раннего – начала среднего плейстоцена (Tyrberg, 1998; Mlíkovský, 2002; Kessler, 2019), однако более ранняя эволюционная история этих птиц в Евразии остается слабо изученной. Из пещеры Таврида известна репрезентативная выборка костей некрупной серой куропатки, отнесенной

в настоящей работе к ископаемому виду *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962 (= *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975; см. ниже). В фауне также присутствует более крупная куропатка, описанная в качестве нового таксона *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov.

Использованные сокращения: ПИН РАН – Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, Москва. Автор признателен акад. А.В. Лопатину, А.В. Лаврову (ПИН РАН), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН) и Д.Б. Старцеву (Крымский Федеральный ун-т им. В.И. Вернадского) за сбор и передачу на изучение ископаемых остатков птиц из пещеры Таврида, а также З. Бохеньски (Институт систематики и эволюции животных, Краков) и Л. Горобцу (Национальный научно-природоведческий музей, Киев) за помощь в работе

с коллекциями ископаемых птиц, и З. Боеву (Национальный музей естественной истории; София) и Н.В. Мартыновичу (Музей мирового океана, Калининград) за рецензии.

ОТРЯД GALLIFORMES

СЕМЕЙСТВО PHASIANIDAE HORSFIELD, 1821

Триба *Perdicini* Horsfield, 1821, *sensu stricto*

Типовой вид – *Perdix* Brisson, 1760, современный.

Состав. Типовой род (поздний плиоцен – современность Евразии), а также ископаемые: *Enkuria* gen. nov., ранний плиоцен – ранний плейстоцен Северного Причерноморья и *Titanoperdix* Zelenkov, Palastrova, Martynovich et Volkova, 2023, ранний плейстоцен Прибайкалья.

З а м е ч а н и я . Систематическое положение серых куропаток (современный род *Perdix*) долгое время оставалось неясным. Их традиционно включали в подсемейство *Perdicinae* или трибу *Perdicini* s.l., куда также помещали ряд других неблизкородственных мелких *Phasianidae*. Недавние молекулярно-филогенетические работы (Wang et al., 2017; Kimball et al., 2021) показали, что *Perdix*, по-видимому, представляют самостоятельную филогенетическую линию фазановых, сестринскую современным *Phasianini* s.s. Предполагаемая раннемиоценовая дивергенция *Perdix* (Wang et al., 2017; Cai et al., 2018; Chen et al., 2021) указывает на древность этой линии, сопоставимую с таковой других триб подсемейства *Phasianinae*. Дистинктивная остеология поддерживает принятую в этой работе трактовку *Perdix* и родственных ископаемых форм в составе отдельной трибы.

Род *Perdix* Brisson, 1760

Типовой вид – *Tetrao perdix* Linnaeus, 1758, современный.

Состав. Три современных вида и ископаемые: *P. inferna* (Kurochkin, 1985), поздний плиоцен Северной Монголии и Забайкалья; *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962, ранний–средний плейстоцен Европы и, возможно, Китая.

З а м е ч а н и я . В палеонтологической летописи *Perdix* известны, начиная с верхнего плиоцена. Мелкий предполагаемый фазан *Lophura inferna* Kurochkin, 1985 из верхнего плиоцена Монголии был ранее синонимизирован (Зеленков, Курочкин, 2015) с *Perdix etuliensis* ошибочно – *P. etuliensis* здесь перемещен в род *Enkuria* gen. nov., а *Lophura inferna* в действительности представляет собой заметно более мелкую птицу

рода *Perdix*. По размерам голотип *L. inferna* (тибиотарсус) соответствует самым крупным современным *P. perdix* (ширина дистального эпифиза 7.6 мм, у современных – до 7.5; Kraft, 1972) и, по всей видимости, представляет тот же вид, что *P. margaritae* Kurochkin, 1985, известный из тех же отложений Забайкалья и Монголии (Зеленков, Курочкин, 2009, 2015). Несколько более крупный относительный размер дистального тибготарсуса (голотип *L. inferna*) соответствует достаточно крупным размерам дистальной бедренной кости *P. margaritae* из типового местонахождения (в сравнении с плечевой костью). Таким образом, *Lophura inferna*, описанный первым в работе Е.Н. Курочкина (1985), имеет приоритет над *P. margaritae* Kurochkin, 1985. Родовая принадлежность *P. margaritae* (= *P. inferna*) была поставлена под сомнение (Sanchez Marco, 2009), однако ревизия материалов не оставляет сомнений в принадлежности к роду *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2009, 2015, эта работа).

Ископаемый вид *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975 был описан из верхов нижнего и среднего плейстоцена нескольких местонахождений Франции и затем был установлен из Испании, Болгарии, Турции и Китая (Mourer-Chauviré, 1975; Hou, 1993; Tyrberg, 1998; Mlíkovský, 2002). Типовое местонахождение для этого вида – пещера Ла Фаж во Франции, фауна которой датируется самым концом среднего плейстоцена (поздний рисс). Самая древняя находка *P. palaeoperdix* происходит из местонахождения Мас Рамбо в Южной Франции (вторая половина калабрия; ~1.1–1.2 млн л.н.). С территории Кавказа к этому виду был отнесен ряд костей из среднего плейстоцена пещер Треугольная в Карачаево-Черкесии и Кударо 1 в Южной Осетии (Потапова, Барышников, 1993; Baryshnikov, Potapova, 1995; Барышников, 2020). Современные исследователи (Mlíkovský, 2002; Stewart, 2007; Sánchez Marco, 2009; Potts, 2012) считают *P. palaeoperdix* младшим синонимом современного вида *P. perdix*.

Еще один ископаемый вид европейских плейстоценовых серых куропаток, *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962 был описан из верхов нижнего плейстоцена Румынии (типичное местонахождение Бетфия 5, верхний калабрий; ~ 1 млн л.) как имеющий более стройный и удлиненный тарсометатарсус в сравнении с современными *P. perdix* (Kretzoi, 1962). Д. Яношши (Jánossy, 1976) ревизовал этот таксон, отметив, что имеющиеся материалы не позволяют подтвердить видовой статус этой формы. В качестве компромисса (и принимая

условность подобного таксономического акта) этот автор предложил считать упомянутую форму подвидом, что было принято позднее Е. Кесслером (Kessler, 2009, 2019). В последующем к этому “подвиду” относили материалы как из более молодых среднеплейстоценовых местонахождений Центральной Европы, так и из более древних раннеплейстоценовых и даже раннеплиоценовых (Kessler, 2019). Древнейшие плиоценовые находки указаны из местонахождений Беременд 18 (MN16b) и Беременд 26 (MN15b) в Южной Венгрии (Kessler, 2009), и пока не могут быть подтверждены. Материалы из этих местонахождений не были изображены; приведенные промеры плечевых костей (Kessler, 2009), в случае корректности их определения, указывают на мелкие размеры птиц, которым они принадлежали: дистальная и проксимальная ширина плечевой кости у предполагаемых серых куропаток из Беременд 26 меньше, чем даже у мелкого современного *P. dauurica*, а промеры коракоида — наоборот, соответствуют крупным экземплярам современного *P. perdix*. Таким образом, эти находки, по-видимому, представляют различные таксоны. Тарсометатарсус из местонахождения Беременд 18, судя по опубликованным промерам (Kessler, 2009), отличается от такового *P. perdix* пропорциями и по соотношению общей длины, толщины стержня и проксимального эпифиза соответствует современному *Alectoris* (см. Kraft, 1972). В то же время, размеры тарсометатарсусов *P. jurcsaki* из типового местонахождения полностью укладываются в пределы изменчивости современных *P. perdix* (Jánosy, 1976) и *P. palaeoperdix* из среднего плейстоцена Франции (Mourer-Chauviré, 1975). Более надежные (но также не проиллюстрированные и поэтому требующие подтверждения) находки *P. jurcsaki* происходят из местонахождений середины — второй половины калабрия (не древнее 1.2–1.5 млн л.) Центральной Европы (Kessler, 2019).

Вопрос таксономических взаимоотношений *P. jurcsaki* и *P. palaeoperdix* требует обсуждения. С. Мурер-Шовире (Mourer-Chauviré, 1975) предполагает, что *P. jurcsaki* и *P. palaeoperdix* могут быть одним видом — в таком случае приоритет будет иметь *P. jurcsaki*. В то же время, этот автор выделил материалы из Франции в отдельный вид *P. palaeoperdix*, поскольку оригинальный диагноз *P. jurcsaki* (согласно которому тарсометатарсус этой ископаемой куропатки длиннее и тоньше, чем у современных *P. perdix*) не применим к материалам по *P. palaeoperdix*, для которых, наоборот, характерен в целом несколько

более робустный, но при этом не более длинный, чем у современных *P. perdix*, тарсометатарсус (Mourer-Chauviré, 1975, с. 111). Однако график, приведенный Мурер-Шовире, наглядно показывает, что пропорции тарсометатарсусов *P. jurcsaki* полностью укладываются в пределы размаха изменчивости как современных *P. perdix*, так и *P. palaeoperdix*. Яноши (Jánosy, 1976) также отметил, что заявленные в оригинальном диагнозе *P. jurcsaki* отличия в пропорциях от современных форм не могут быть подтверждены.

Таким образом, оригинальный диагноз *P. jurcsaki* и отмеченные в нем отличия от *P. perdix* нельзя считать корректными. При этом замечание о более длинном тарсометатарсусе *P. jurcsaki* все же является справедливым и по отношению к *P. palaeoperdix*. Для *P. palaeoperdix*, действительно, характерен относительно более длинный тарсометатарсус (Mourer-Chauviré, 1975, рис. 15), в результате чего этот элемент скелета полностью сопоставим с таковыми современных *P. perdix* (что также наблюдается у *P. jurcsaki*), в то время как остальные кости конечностей у *P. palaeoperdix* несколько мельче, чем у *P. perdix* (Mourer-Chauviré, 1975). Этот факт снимает противоречие относительно разницы в пропорциях тарсометатарсуса у *P. palaeoperdix* и *P. jurcsaki*. Возраст самых древних находок, определенных Мурер-Шовире как *P. palaeoperdix*, также соответствует возрасту типового местонахождения *P. jurcsaki*. Новые материалы по серым куропаткам из пещеры Таврида по размерам и пропорциям соответствуют французским *P. palaeoperdix* (см. ниже) и таким образом подтверждают устойчивость данного морфотипа на протяжении хронологического интервала от раннего калабрия до конца среднего плейстоцена. Это, в свою очередь, не позволяет считать *P. palaeoperdix* специфической западноевропейской формой, сформировавшейся в конце раннего плейстоцена. На основании всего вышесказанного я считаю *P. palaeoperdix* Mourer-Chauviré, 1975 младшим синонимом *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962. Серые куропатки из верхов нижнего плейстоцена местонахождения Пирро Норд в Италии (~1.35 млн л.) морфологически отличаются от *P. perdix*, но не были описаны в качестве самостоятельного вида (Bedetti, Pavia, 2013).

Раннеплейстоценовая (или даже позднеплиоценовая) дивергенция *P. perdix*, согласно молекулярным оценкам (Bao et al., 2010; Chen et al., 2021; Palacios et al., 2023), позволяет формально трактовать *P. jurcsaki* (*P. palaeoperdix*) из конца

раннего — среднего плейстоцена Европы как представителей этого современного вида. Между *P. palaeoperdix* и *P. perdix*, действительно, имеется существенное перекрытие по размерам всех элементов скелета (Mourer-Chauviré, 1975), при этом изначально указывалось, что только древний возраст позволяет трактовать *P. palaeoperdix* в качестве отдельного вида (*ibid.*). Изучение материалов из пещеры Таврида подчеркивает устойчивую морфометрическую дистинктивность ранне—среднеплейстоценовых европейских серых куропаток, что позволяет формально диагностировать их на палео-популяционном уровне и считать *P. jurcsaki* операциональным хроновидом — таксономической единицей, по меньшей мере, информативной для анализа четвертичной эволюции фаун. При этом вопрос эволюционных взаимоотношений *P. jurcsaki* и современных видов остается открытым, особенно в связи с возможным морфометрическим сходством *P. jurcsaki* и *P. hodgsoniae* (см. ниже).

Perdix jurcsaki Kretzoi, 1962

Perdix jurcsaki: Kretzoi, 1962, с. 171; Brodkorb, 1964, с. 320; Jurcsak, Kessler, 1973, рис. 30.

Perdix palaeoperdix: Mourer-Chauviré, 1975, с. 106, табл. 10, фиг. 12.

Perdix perdix jurcsaki: Jánossy, 1976, с. 37; Kessler, 2009, с. 257; 2019, с. 150.

Perdix perdix (partim): Mlíkovský, 1995, с. 115; 2002, с. 165.

Голотип — Музей региона Кришана (Орадя), № 1899а/3, правый тарсометатарсус; Румыния, местонахождение Бетфия 5; нижний плейстоцен, верхи калабрия.

Описание (рис. 1, 2). В коракоиде (полный экз. ПИН, № 5644/214 и ряд фрагментарных экземпляров) *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое с вогнутым каудальным краем, *impressio bicipitalis* незначительно выступает вентрально и умеренно выдвинуто медиально; *impressio m. sternocoracoidei* пневматизировано.

В плечевой кости (экз. ПИН, №№ 5644/217, 234, 1516) дорсальная триципитальная фосса выражена, но мелкая, не доходит проксимально до головки плечевой кости и резко оконтуривает каудальный вырост головки дорсально; в то же время, в головке на уровне вершины триципитальной фоссы имеется хорошо выраженная впадина; вентральный край головки и проксимальный край *intumescencia humeri* сходятся под углом, близким к прямому; проксимальный край дельтопекторального гребня при виде с дорсальной стороны ровный или несущественно выпуклый (не вогнутый); пневмотриципитальная

фосса мелкая, ее дно выстлано костной перегородкой, прободенной серией неравномерно расположенных пневматических отверстий (изменчиво индивидуально и в онтогенезе); стержень грацильный и выражено изогнутый в центральной части. В дистальном эпифизе (лучше всего сохранились экз. ПИН, №№ 5644/216, 1511) *processus flexorius* незначительно выдается дистальнее уровня вентрального мышелка и ориентирован каудально при виде с дистальной стороны; *fossa olecrani* формирует выраженное углубление в углу между отростком и вентральным мышелком; сам эпифиз не расширен.

В карпометакарпусе (практически полный экз. ПИН, №№ 5644/1747, 1780 и ряд фрагментарных костей) межметакарпальный отросток крупный, своей вершиной не прирастает к малой метакарпалии и сдвинут проксимально; малая метакарпалия умеренно выдвинута дистально; *spatium intermetacarpale* достаточно широкое, дистокраниальный край слабоовальный; центральная часть стержня малой метакарпалии выпрямлена.

В дистальном тибитарсусе (относительно полные экз. ПИН, №№ 5644/1502, 1506 и ряд фрагментов) мышелки грацильные, *incisura intercondylaris* относительно широкая (несколько превосходит по ширине ширину мышелков), дистальная апертура *canalis extensorius* субовальная, расширяется медиально и ориентирована субперпендикулярно длинной оси кости; при виде с медиальной стороны медиальный мышелок сильно выдается краниально относительно стержня. В тарсометатарсусе (полный экз. ПИН, № 5644/215 и ряд фрагментов) гипотарсус узкий и высокий с тремя замкнутыми каналами, шпора отсутствует, эпифизы и стержень слабо расширены.

Размеры см. табл. 1.

Сравнение. От современных *P. perdix* отличается в целом мелкими размерами, относительно более длинным тарсометатарсусом и укороченной кистью. По длине коракоид и бедренная кость соответствуют нижней половине размаха изменчивости современных *P. perdix*; плечевая кость и карпометакарпус незначительно короче, в то время как тарсометатарсус — такой же длины, как у *P. perdix*, но имеет тенденцию к более толстому стержню при анализе представительной выборки (Mourer-Chauviré, 1975). От *P. dauvica* отличается несколько более крупными размерами (табл. 1).



Рис. 1. Кости крыла современных и ископаемых *Perdicipini* s.s.: *a, л* – *Alectoris graeca* (Meisner, 1804), современный; *б, е, и, м, т, у, ц* – *Enkurgia voinstvenskyi* gen. et sp. nov., нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): *б, е, и, м* – голотип ПИН, № 5644/1520, левая плечевая кость; *т, у, ц* – экз. ПИН, № 5644/1519, правый карпометакарпус; *в, г, ж, н, о, р, с, ф, ч, ш* – *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962, нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): *в, ж* – экз. ПИН, № 5644/1516, неполная левая плечевая кость (крупный экземпляр); *г* – экз. ПИН, № 5644/217, проксимальный фрагмент правой плечевой кости (мелкий экземпляр); *н* – экз. ПИН, № 5644/1511, дистальный фрагмент левой плечевой кости; *о* – экз. ПИН, № 5644/1768, левая локтевая кость; *р* – экз. ПИН, № 5644/1761, базальная фаланга большого пальца крыла; *с, ф, ч* – экз. ПИН, № 5644/1747, правый карпометакарпус (крупный экземпляр); *ш* – экз. ПИН, № 5644/1780, правый карпометакарпус (мелкий экземпляр); *э* – *P. jurcsaki* Kretzoi, 1962, экз. NMNHU-P 41–493, фрагментарный левый карпометакарпус; местонахождение Крыжановка-2; Украина; *д* – *P. inferna* (Kurochkin, 1985), экз. ПИН, № 2975/101, правая плечевая кость (голотип *Perdix margaritae* Kurochkin, 1985; отражен), верхний плиоцен Забайкалья; *з* – *Francolinus francolinus* (L., 1766), современный; *к, н* – *Perdix perdix* (L., 1758), современный; *а-д* – с каудальной стороны; *е-з, у, ф* – с дорсальной стороны; *и, к* – с дистальной стороны; *л-н, с, т* – с краниальной стороны; *о-р, ц-э* – с вентральной стороны. Обозначения: *cdf* – *crus dorsale fossae*; *ch* – *caput humeri*; *con* – вогнутость в дорсальном профиле *crista deltopectoralis*; *ev* – *epicondylus ventralis*; *f* – отверстия, оставленные хищными птицами; *fpt* – *fossa pneumaticipitalis*; *fid* – дорсальная триципитальная фossa; *ih* – *intumescencia humeri*; *l* – дистальный “язычок” головки плечевой кости; *tam* – большая метакарпalia; *mim* – малая метакарпalia; *pf* – *processus flexorius*; *pi* – *processus intermetacarpalis*; *pp* – *processus pisiformis*; стрелками обозначено дно дорсальной триципитальной фоссы на уровне *crus dorsale fossae*. Длина масштабной линейки – 10 мм.

Таблица 1. Промеры длинных костей конечностей ископаемых и современных *Perdicini s.s.*

Элемент скелета/таксон	Номер промера					
	1	2	3	4	5	6
Корakoид						
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	34.5	36.3*	11.8–12.0 (n = 4)	7.5–7.7 (n = 4)	4.4–4.8 (n = 6)	3.4–3.5 (n = 3)
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	–	35.6 ± 1.2 (33.0–38.0) ²	–	7.9 ± 0.1 ²	–	3.6 ± 0.04 (3.1–4.2) ²
<i>P. inferna</i> , Забайкалье	–	–	11.9	7.7	5.2	–
<i>Enkurgia voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	–	–	–	9.6*	6.3	–
<i>E. etuliensis</i> , Молдова	–	–	15.1	9.8	6.5	–
<i>P. perdix</i> , современный	33.5–38.1 (n = 5) ¹	35.0–41.0 ²	11.9–12.9 (n = 8) ¹	7.9–8.3 (n = 7) ¹	4.6–5.8 (n = 8) ¹	3.4–4.1 ²
<i>P. dauurica</i> , современный	32.9–33.2 (n = 3) ¹	32.3–34.8 (n = 3) ¹	10.4–11.0 (n = 3) ¹	7.0–7.3 (n = 3) ¹	4.4–4.9 (n = 3) ¹	3.0–3.3 (n = 3) ¹
Плечевая кость	1	2	3	4	5	6
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	–	12.3–13.1 (n = 3)	4.5–4.9 (n = 3)	4.4, 4.5	9.3, 9.4	5.2, 5.4
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	47.7 ± 1.3 (44.0–50.7) ²	12.9 ± 0.2 ²	–	4.7 ± 0.04 (4.0–5.4) ²	9.6 ± 0.1 ²	–
<i>P. inferna</i> , Забайкалье	–	13.5	5.4	4.4	–	–
<i>Enkurgia voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	54.1	14.8 (n = 2)	5.8, 5.9	5.5	10.9, 11.0	6.0, 6.1
<i>P. perdix</i> , современный	47.0–50.8 ³	12.4–14.5 ³	5.2–6.0 (n = 8) ¹	3.9–4.6 ³	9.1–10.4 ^{1, 3}	5.2–5.7 (n = 8) ¹
<i>P. dauurica</i> , современный	44.1–46.6 (n = 4) ¹	11.1–12.5 (n = 4) ¹	4.6–4.9 (n = 4) ¹	3.9–4.1 (n = 4) ¹	8.7–8.9 (n = 4) ¹	4.8–5.0 (n = 4) ¹
Локтевая кость	1	2	3	4	5	
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	42.0	5.6	2.6	6.3–6.5 (n = 4)	4.8–5.0	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	43.4 ± 1.1 ²	5.9 ± 0.1 ²	2.6 ± 0.02 ²	–	–	
<i>P. inferna</i> , Монголия, Забайкалье	–	6.1	–	6.5	5.3	
<i>P. perdix</i> , современный	42.5–46.8 ^{1, 3}	5.7–6.6 (n = 8) ¹	2.4–2.9 ³	6.1–6.6 (n = 8) ¹	4.8–5.2 (n = 8) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	39.5–42.2 (n = 4) ¹	5.2–5.5 (n = 4) ¹	2.3–2.6 (n = 4) ¹	5.6–5.8 (n = 4) ¹	4.4–4.7 (n = 4) ¹	
Лучевая кость	1	2	3	4		
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	40.9	4.2	2.0	4.7		
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	39.1 ± 0.9 ²	3.8 ± 0.03 ²	1.8 ± 0.01 ²	4.6 ± 0.04 ²		
<i>P. perdix</i> , современный	37.5–42.0 ³	3.6–4.2 ³	1.7–2.1 ³	4.4–5.0 ³		
<i>P. dauurica</i> , современный	35.4–37.6 (n = 4) ¹	3.5–3.8 (n = 4) ¹	1.6–1.9 (n = 4) ¹	3.9–4.3 (n = 4) ¹		
Карпометакарпус	1	2	3	4	5	
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	26.0, 26.4	7.1–7.5 (n = 4)	3.5–3.7 (n = 5)	2.6–2.8 (n = 5)	14.3–15.0 (n = 5)	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	26.1 ± 0.5 (24–27.5) ²	7.5 ± 0.06 ²	3.5 ± 0.02 ²	2.4 ± 0.02 ²	–	
<i>P. inferna</i> , Монголия	27.2	7.9	3.9	3.1	14.4	
<i>Enkurgia voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	27.9	–	4.4	3.2	14.8	
<i>P. perdix</i> , современный	25.3–28.5 ³	7.2–8.2 ³	3.7–3.8 (n = 7) ¹	2.8–3.0 (n = 7) ¹	14.7–15.7 (n = 7) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	24.2–25.3 (n = 4) ¹	6.7–7.0 (n = 4) ¹	3.1–3.4 (n = 4) ¹	2.4–2.5 (n = 4) ¹	12.6–13.3 (n = 4) ¹	

Таблица 1. (Окончание)

Элемент скелета/таксон	Номер промера				
	1	2	3	4	
Бедренная кость					
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	10.3	6.5	4.0	3.9	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	9.8 ± 0.1 ²	6.2 ± 0.01 ²	4.0 ± 0.03 ²	–	
<i>P. perdix</i> , современный	9.1–11.3 ³	5.9–8.0 ³	3.5–4.3 ³	3.9–4.3 (n = 6) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	9.1–9.9 (n = 3) ¹	5.8–6.5 (n = 3) ¹	3.5–3.9 (n = 3) ¹	3.6–3.6 (n = 3) ¹	
Тибиотарсус					
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	3.5–3.8 (n = 3)	6.6, 6.7	6.5, 6.7	4.4–4.6 (n = 3)	
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	3.9 ± 0.04 ²	6.8 ± 0.1 ²	6.7 ± 0.1 ²	–	
<i>P. inferna</i> , Монголия	4.0	7.1, 7.6 (голотип)	7.2, 7.5	4.6, 4.7	
<i>Enkurgia voinstvenskyi</i> , пещера Таврида, Крым	–	7.7–7.8 (n = 3)	–	4.8	
<i>P. perdix</i> , современный	3.2–4.0 ³	6.4–7.5 ³	6.5–7.3 (n = 8) ¹	4.0–4.7 (n=8) ¹	
<i>P. dauurica</i> , современный	3.2–3.5 (n = 3) ¹	6.2–6.4 (n = 4) ¹	6.2–6.4 (n = 4) ¹	3.8–4.1 6.2– 6.4 (n = 4) ¹	
Тарсометатарсус					
<i>P. jurcsaki</i> , пещера Таврида, Крым	41.2	6.9, 7.0	6.8, 7.0	3.5, 3.6	7.4, 7.8
<i>P. palaeoperdix</i> , Ла Фаж, Франция	41.3 ± 2.4 (37.0–44.7) ²	7.4 ± 0.1 ²	7.3 ± 0.1 ²	3.5 ± 0.04 (3.1–4.1) ²	8.0 ± 0.1 ²
<i>P. jurcsaki</i> , Румыния	38.7–44.5 ²	–	–	3.2–3.6 ²	–
<i>P. perdix</i> , современный	38.3–44.3 ^{1, 3}	6.9–7.9 ^{1, 3}	7.0–8.1 (n = 8) ¹	3.0–3.6 ³	6.9–8.5 ³
<i>P. dauurica</i> , современный	37.4–38.3 (n = 4) ¹	6.7–7.0 (n = 4) ¹	6.4–6.8 (n = 4) ¹	2.9–3.2 (n = 4) ¹	6.9–7.2 (n = 4) ¹

Обозначения промеров: *Коракويد*: 1 – медиальная длина; 2 – максимальная длина; 3 – краниальная длина: от краниальной вершины до каудального края *scapula scapularis*; 4 – краниальная ширина (промер 2 по: Mouger-Chauviré, 1975); 5 – дорсовентральная высота *facies articularis clavicularis*; 6 – минимальная ширина стержня.

Плечевая кость: 1 – общая длина; 2 – ширина проксимального эпифиза; 3 – краниокаудальная высота *caput humeri* (с проксимальной стороны); 4 – минимальная ширина стержня; 5 – ширина дистального эпифиза; 6 – высота дистального эпифиза через *condylus dorsalis*.

Локтевая кость: 1 – полная длина; 2 – дорсовентральная ширина проксимального эпифиза через *scapulae* (строго в плоскости, перпендикулярной длинной оси кости); 3 – высота стержня в центральной части; 4 – максимальная (косая) ширина дистального эпифиза; 5 – высота дистального эпифиза через *condylus dorsalis*.

Лучевая кость: 1 – полная длина; 2 – максимальная проксимальная ширина; 3 – минимальная ширина стержня; 4 – максимальная дистальная ширина.

Карпometакarpus: 1 – полная длина; 2 – краниокаудальная ширина проксимального эпифиза; 3 – высота проксимального эпифиза через *trochlea scapularis*; 4 – минимальная дорсовентральная ширина большой метакarpалии; 5 – длина *spatium intermetacarpale*.

Бедренная кость: 1 – ширина проксимального эпифиза; 2 – косая высота проксимального эпифиза (Kraft, 1972, измерение “TR”); 3 – минимальная ширина стержня; 4 – минимальная высота стержня.

Тибиотарсус: 1 – минимальная ширина стержня; 2 – ширина дистального эпифиза; 3 – высота дистального эпифиза через *condylus medialis*; 4 – высота дистального эпифиза через *incisura intercondylaris*.

Тарсометатарсус: 1 – общая длина; 2 – ширина проксимального эпифиза; 3 – высота проксимального эпифиза через *hypotarsus*; 4 – минимальная ширина стержня; 5 – ширина дистального эпифиза.

¹ – по материалам остеологической коллекции ПИН РАН

² – по: Mouger-Chauviré, 1975

³ – по: Kraft, 1972

* – реконструируемый показатель.



Рис. 2. Кости черепа, плечевого пояса и задней конечности современных и ископаемых *Perdicini* s.s.: а, в, з, м, н–у, ц, э – *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962, нижний плейстоцен пещеры Таврида (Крым): а, в, з – экз. ПИН, № 5644/214, левый коракоид; м – экз. ПИН, № 5644/1753, правая лопатка; н–р – экз. ПИН, № 5655/215, левый тарсометатарсус; с – экз. ПИН, № 5644/1781, неполная левая бедренная кость; т, у – экз. ПИН, № 5644/1510, фрагментарное надклювье; ц, э – экз. ПИН, № 5644/1502, неполный правый тибіотарсус; б, г, ж, л – экз. ПИН, № 5644/1776, краниальный фрагмент левого коракоида; ф, ч – экз. ПИН, № 5644/1719, дистальный фрагмент правого тибіотарсуса; д, е, к – *E. etuliensis* (Bocheński et Kurochkin, 1987) comb. nov., голотип ПИН, № 2614/48, краниальный фрагмент правого коракоида; нижний плиоцен местонахождения Этулия, Молдова; и – *Perdix perdix* (L., 1758), современный; х, ш – *P. inferna* (Kurochkin, 1985), голотип ПИН, № 3381/425, дистальный фрагмент левого тибіотарсуса (отражен), местонахождение Шамар, Монголия; верхний плиоцен; а, б, н, с – с дорсальной стороны; в–д, о, у – с вентральной стороны; е–з – с медиальной стороны; и–л, ч–э – с краниальной стороны; м, т – с латеральной стороны; н, ф–ц – с дистальной стороны; р – с проксимальной стороны. Обозначения: aa – вершина processus acrocoracoideus; fac – facies articularis clavicularis; ib – impressio bicipitalis; ila – impressio lig. acrocoracohumeralis. Длина масштабной линейки – 10 мм (и–л, н, р – вне масштаба).

От ископаемого *P. inferna* (по материалам из местонахождения Береговая; Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009) отличается строением коракоида: у *P. jurcsaki* при сходных размерах гленоидной суставной части *processus acrosacoracoideus* меньше и заметно отодвинут медиально относительно стержня; *impressio bicipitalis* слабо выдается вентрально относительно вентральной плоскости отростка; при виде с медиальной стороны *facies articularis clavicularis* дорсовентрально уже и с более расширенной дорсальной частью. *Caput humeri* у *P. inferna* очень робустная, у материалов по *P. jurcsaki* из пещеры Таврида она грацильнее.

В проксимальной части плечевой кости характерным признаком, указывающим на принадлежность к роду *Perdix*, является строение дорсальной триципитальной фоссы, которая формирует мелкую ложбинку, при этом проксимальная граница мускульного отпечатка не доходит до края *caput humeri*. В то же время, сам каудальный край *caput* формирует вогнутость, как бы продолжающую дорсальную фоссу. Подобное строение характеризует небольшое число таксонов фазановых и встречается также у *Francolinus* и *Pternistis*. В то же время, *Perdix* отличается глубоко расположенной мембраной в вентральной триципитальной фоссе (приближена к выходному отверстию фоссы у указанных родов) и дорсально оконтуренным “язычком” суставной поверхности головки плечевой кости, тянущимся каудально к *crus dorsale fossae*. У указанных родов этот язычок не имеет выраженного дорсального края (суставная поверхность постепенно переходит дорсальнее). Кроме того, надежный признак, позволяющий отличать *Perdix* от *Francolinus* – форма *crista deltopectoralis* при виде с дорсальной стороны, который формирует вогнутость в своей проксимальной части у *Francolinus* и прямой – у *Perdix* (рис. 1). Другие роды мелких фазановых имеют более выраженную дорсальную триципитальную фоссу и/ или более робустный стержень.

Дистальные фрагменты плечевых костей могут быть отнесены к *Perdix* на основании относительно суженного дистального эпифиза и каудальной ориентации *processus flexorius* при виде с дистальной стороны. У *Francolinus* дистальный эпифиз расширен дорсовентрально – в основном, за счет вентрально вытянутого вентрального надмышечка; при виде с дистальной стороны эпифиз выглядит уплощенным (краниокаудально узким) за счет заметно более вентральной ориентации *processus flexorius*, что подтверждает

отнесение *Francolinus* к трибе *Gallini* и, по-видимому, является апоморфией этой клады (Зеленков, 2016).

Коракоид может быть отнесен к *Perdix* на основании краниокаудально узкого *facies articularis clavicularis* с вогнутым каудальным краем, незначительно выступающим вентрально и умеренно выдвинутым медиально *impressio bicipitalis*, наличия пневматизации в *impressio m. sternocoracoidei* (Kraft, 1972). Карпометакарпус характеризуется наличием крупного сдвинутого проксимально *processus intermetacarpalis*, не приросшего к малой метакарпалии, умеренно выдвинутой дистально малой метакарпалией, достаточно широким и незначительно сужающимся дистально *spatium intermetacarpale*, выпрямленной центральной частью малой метакарпалии. В отличие от *Francolinus*, у *Perdix* отсутствует гребень (выпуклость), соединяющий *processus pisiformis* и основание *os metacarpale minus*.

Проксимальная фаланга большого пальца крыла ранее не была описана для *P. jurcsaki* (*P. palaeoperdix*). Экз. ПИН, № 5644/1761 из пещеры Таврида по размеру проксимальной суставной поверхности (соответствующей размеру дистальной суставной части карпометакарпуса) сходен с современными *P. perdix*, но заметно короче.

Проксимальная половина бедренной кости (экз. ПИН, № 5644/1781) из-за ограниченной диагностичности отнесена к *P. jurcsaki* на основании относительных размеров – она соответствует некрупным экземплярам *P. perdix*. Бедренные кости *P. inferna* (= *P. margaritae*) в целом сопоставляются со средними и крупными экземплярами современных *P. perdix*. Дистальный тибіотарсус *Perdix* надежно отличается от такового *Francolinus* укороченными и более грацильными мышечками, более широкой *incisura intercondylaris* и в целом более широким дистальным эпифизом при виде с дистальной стороны, а также заметно менее выраженным расширением стержня при переходе на медиальный мышечлок. Дистальная апертура *canalis extensorius* варьирует по форме у *Perdix*, но ориентирована в целом субперпендикулярно длинной оси кости, в то время как у *Francolinus* она ориентирована выраженно косо. При виде с медиальной стороны *condylus medialis* заметно выступает краниально у *Perdix* и незначительно – у *Francolinus*. В тарсометатарсусе характерны относительно узкий гипотарсус с тремя замкнутыми каналами

(два плантарных могут не замыкаться у современных *P. perdix* в качестве индивидуальной вариации), отсутствие шпоры, общие удлиненные пропорции.

З а м е ч а н и я . Материалы по серой куропатке (род *Perdix*) относительно обычны в сборах из нижнего плейстоцена пещеры Таврида и представлены несколькими десятками костей и их фрагментов. По абсолютным размерам серая куропатка из нижнего плейстоцена пещеры Таврида соответствует некрупным экземплярам современной *P. perdix* или мельче. Данный диапазон размерной изменчивости совпадает с таковым *P. jurcsaki* (= *P. palaeoperdix*) из раннего–среднего плейстоцена Франции и позволяет относить куропатку из Тавриды к этому виду. В частности, реконструируемая полная длина наиболее мелкой фрагментарной плечевой кости из Тавриды (экз. ПИН, № 5644/217), по размерам соответствующей современным *P. dauurica*, составляет около 45 мм; четыре других фрагментарных плечевых кости, по аналогии с современными *P. perdix*, соответствуют длине 47–48 мм. У современных *P. perdix* длина плечевой кости составляет 47–52 мм (Kraft, 1972; наши данные), но у *P. jurcsaki* из местонахождения Ла Фаж (Франция) она варьирует в диапазоне от 44 до 51 мм, при этом большинство экземпляров имеют длину 46–48 мм (Mourer-Chauviré, 1975). Другие кости из пещеры Таврида также соответствуют *P. palaeoperdix* по размерам (табл. 1).

Примечательна выраженная укороченность базальной фаланги большого пальца кисти у серой куропатки из пещеры Таврида. Современные подвиды *P. perdix* характеризуются различной мобильностью – от полностью оседлых в течение всей жизни до перелетных (Potts, 2012). Даже отдельные популяции серых куропаток внутри подвида могут быть как полностью оседлыми, так и перелетными, что сказывается на длине и форме крыла (Павлова, 1987). Длина базальной фаланги большого пальца может варьировать в соответствии с образом жизни (перелетной стратегией) подвида или даже популяции, однако для подтверждения этого предположения необходимо специальное исследование на современных *P. perdix*. В предыдущих работах по ископаемым серым куропаткам фаланги кисти не учитывались. В частности, базальные фаланги пальцев крыла не были изображены или промерены для *P. palaeoperdix* из Франции (Mourer-Chauviré, 1975).

На очень многих костях *P. jurcsaki* из Тавриды имеются повреждения в виде мелких или средних (1–5 мм) отверстий неправильной формы с рваными краями. Наиболее выраженные (самые крупные) повреждения имеются на проксимальных фрагментах плечевых костей, но мелкие отверстия также обнаружены на стержне коракоида, вблизи дистального эпифиза карпометакарпуса, на проксимальном эпифизе бедренной кости и тарсометатарсуса, а также на дистальном эпифизе тибиятарсуса. Относительная аккуратность большинства отверстий указывает на то, что они, по всей видимости, были оставлены хищными птицами (Lagoulandie, 2002).

М а т е р и а л . Экз. ПИН, коллекция № 6544, №№: 1510, фрагментарное надклювье; 1512, надглазничная часть черепа; 1501, 1514, 1540, 1706, 1707, 1749, 1769, 1784, 1813, правые коракоиды; 214, 239, 240, 1509, 1803, левые коракоиды; 1753, неполная правая лопатка; 1804, неполная левая лопатка; 1628, краниальный фрагмент грудины; 216, 234, 1511, 1516, 1601, неполные левые плечевые кости; 217, проксимальная часть правой плечевой кости; 1579, дистальный фрагмент правой плечевой кости; 1505, 1577, 1789, дистальная часть правой локтевой кости; 1768, 1785, левые локтевые кости; 1504, 1747, 1762, 1780, 1783, правые карпометакарпусы; 1709, 1782, левые карпометакарпусы; 1786, правая лучевая кость; 1719, 1730, локтевые кости запястья; 1761, проксимальная фаланга большого пальца левого крыла; 1781, проксимальный фрагмент левой бедренной кости; 1732, дистальный фрагмент левой бедренной кости; 1502, неполный правый тибиятарсус; 1506, 1705, 1788, неполные левые тибиятарсусы; 215, 219, 1503, левые тарсометатарсусы; 1708, 1758, дистальные фрагменты правых тарсометатарсусов – все из местонахождения пещера Таврида, Крым; нижний плейстоцен, калабрий.

Род *Enkuria* Zelenkov, gen. nov.

Род назван в честь Евгения Николаевича Курочкина (1940–2011), основателя московской школы палеорнитологии; ж.р.

Типовой вид – *Enkuria voinstvenskyi* sp. nov.

Д и а г н о з . В плечевой кости проксимальный край *crista deltopectoralis* при виде с дорсальной стороны слабовыпуклый (не срезанный); дорсальная триципитальная фосса умеренно глубокая, доходит до дистального края *caput humeri*, но последняя не нависает над ней, дистально и вентрально эта фосса продолжается в виде неглубокого желоба; своим вентральным

краем дорсальная триципитальная фосса срезает дистальный вырост головки плечевой кости, формируя его ровный дорсальный край; в каудальном крае головки возле контакта с дорсальной триципитальной фоссой имеется вогнутость; между головкой и *intumescencia humeri* имеется выраженный прямоугольный вырез (в вентральном крае кости); вентральная триципитальная фосса умеренно пневматизирована, в ней присутствует прободенная пневматически отверстиями перегородка; стержень кости робустный, выраженно изогнутый; краниальная поверхность дистального эпифиза рельефная — *tuberculum supracondylare ventrale* явно выступает краниально, а дистальная часть *fossa brachialis* утоплена в плоскость эпифиза; отпечаток *m. pronator superficialis* не формирует выраженного бугорка в вентральном крае кости; в целом отпечатки пронаторов сближены; *processus flexorius* выступает дистальнее, чем дистальный край вентрального мышелка; плоскость *processus flexorius* ориентирована преимущественно краниокаудально (при виде с дистальной стороны); *fossa olecrani* отчетливо выражена и субпрямоугольная при виде с дистальной стороны.

Состав. Типовой вид, а также *P. etuliensis* (Bocheński et Kurochkin, 1987), ранний плиоцен Молдовы.

Сравнение. В строении плечевой кости отличается от *Perdix* более глубокой и доходящей до *caput humeri* дорсальной триципитальной фоссой, четко оконтуривающей дистальный вырост *caput*, робустным стержнем и несколько более робустным дистальным эпифизом, заметно более рельефной краниальной поверхностью дистального эпифиза, отставленным каудально *processus flexorius* с краниокаудально ориентированной его плоскостью при виде с дистальной стороны, а также более выраженной прямоугольной *fossa olecrani* при виде с дистальной стороны. От *Alectoris* отличается более мелкой дорсальной триципитальной фоссой, над которой не нависает *caput humeri*, выраженным прямоугольным вырезом в вентральном крае кости между головкой и *intumescencia humeri* (в частности, при виде с краниальной стороны), умеренно пневматизированной вентральной пневмотриципитальной фоссой с перегородкой внутри, отсутствием бугорка, сформированного отпечатком *m. pronator superficialis* в вентральном крае кости, сближенными отпечатками пронаторов, утонченным и выступающим дистально и каудально *processus flexorius* при виде с дистальной стороны. От *Francolinus* отличается выпуклым

проксимальным краем *crista deltopectoralis* при виде с дорсальной стороны, робустным стержнем, более узким дистальным эпифизом, не отставленным вентрально *processus flexorius* и, как следствие, более узким дистальным эпифизом, а также сближенными отпечатками пронаторов. От *Palaeocryptonux* отличается мелкой дорсальной пневмотриципитальной фоссой, более робустными очертаниями и изогнутым стержнем, выраженным прямоугольным вырезом в вентральном крае кости между головкой и *intumescencia humeri*. От *Lambrechia* отличается мелкой дорсальной пневмотриципитальной фоссой, изогнутым стержнем и расширенным дистальным эпифизом кости.

В строении краниальной части коракоида не имеет выраженных отличий от *Perdix*, за исключением более широкого в своей медиальной части *impressio lig. acrosoracohumeralis*.

Замечания. Крупная куропатка из пещеры Таврида выделена в новый род на основании строения плечевой кости — одного из наиболее диагностических элементов скелета у *Galliformes*. По общей робустности и пропорциям плечевой кости *Enkuria* сходна с *Alectoris*, однако надежно отличается от этого рода устойчивыми признаками — мелкой дорсальной триципитальной фоссой и неглубокой *fossa pneumotricipitalis*, наряду с другими отмеченными в сравнении отличиями (рис. 1). При этом общее устройство триципитальных фосс и дистального эпифиза плечевой кости, несомненно, указывают на близость *Enkuria* и современных *Perdix*, что также подтверждается и строением карпометакарпуса. Ряд отличий в строении плечевой кости, отмеченных в диагнозе, указывают на самостоятельный родовой статус этой формы, по уровню дивергенции соответствующей межродовой дифференциации современных фазановых. Некоторое пропорциональное сходство *Enkuria* с *Alectoris* можно рассматривать как конвергентное. Косвенно родовая самостоятельность *Enkuria voinstvenskyi* подтверждается сосуществованием этого вида с *P. jurcsaki*. В современной фауне виды серых куропаток в целом аллопатричны, а в случае перекрытия ареала — разделены высотно (Белялов, Карпов, 2008).

Строение коракоида (см. ниже) и относительно крупные размеры позволяют сближать *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. и *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 из раннего плиоцена Молдовы, который ранее был отнесен к *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2015). На

этом основании *P. etuliensis* здесь перемещен в род *Enkuria*.

К *Perdicini* (в частности, *Enkuria*) потенциально может быть отнесен крупный ископаемый кеклик *Alectoris pliosaena* из раннего плиоцена Одесских Катакомб (Украина), описанный по карпометакарпусу и локтевой кости (Тугаринов, 1940) и несколько более крупный, чем *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. Систематическое положение этой формы считалось неясным (Mlíkovský, 2002; Зеленков, Курочкин, 2015). Для *Alectoris pliosaena* характерны слабо выступающий каудально каудальный край *trochlea carpalis* и отходящая под небольшим углом к длинной оси кости малая метакарпалия, а также отставленный несколько дистально межметакарпальный отросток – все эти признаки, действительно, характеризуют род *Alectoris* и отличают от *Perdix*. Таким образом, сближение *Alectoris pliosaena* и *Enkuria* пока не подтверждается. В то же время, *Alectoris pliosaena* отличается от современных *Alectoris* массивным межметакарпальным отростком, массивной большой метакарпальной, а также слабо выраженным вентральным мускульным углублением. Эти признаки указывают на отдельный родовой статус этой плохо известной формы.

***Enkuria voinstvenskyi* Zelenkov, sp. nov.**

Название вида – в честь палеорнитолога М.А. Воинственского, одного из академических учителей Е.Н. Курочкина и исследователя ископаемой авифауны Крыма.

Голотип – ПИН, № 5644/1520, полная левая плечевая кость; Центральный Крым, местонахождение пещера Таврида; нижний плейстоцен, нижний калабрий.

Описание (рис. 1, 2). В коракоиде *impressio bicipitalis* выдвинуто медиально относительно вершины акрокоракоидного отростка; при виде с краниальной стороны оно выражено выдается вентрально своей медиальной вершиной. *Facies articularis humeralis* относительно узкое в своей краниальной части. *Facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое, с более широкой дорсальной частью и узкой вентральной, вершина *facies* приближена к средней линии кости. *Impressio lig. асросогаоhumeralis* узкое в своей латеральной части и выражено расширяется медиально.

В карпометакарпусе *processus extensorius* робустный с проксимально наклоненной вершиной; *depressio muscularis ventralis* умеренно глубокое, но выражено только проксимальнее *processus*

pisiformis, оторачивающий его вентрально гребень тонкий; *fovea carpalis cranialis* не выражена; *fovea carpalis caudalis* мелкая; *processus intermetacarpalis* сдвинут проксимально (расстояние между его проксимальным краем и проксимальным углом *spatium intermetacarpale* очень маленькое), основание отростка очень крупное; краниальный край *spatium intermetacarpale* несколько загибается каудально в своей дистальной части, формируя умеренно выраженный овальный край *spatium intermetacarpale*; малая метакарпалия заметно выдается дистальнее, чем большая; каудальный край дистального симфиза ориентирован выражено косо по отношению к длинной оси кости.

В тибіотарсусе при виде с дистальной стороны мышелки узкие, медиальный незначительно сильнее выдается краниально, чем латеральный; *incisura intercondylaris* также узкая (не шире мышелков); при виде с медиальной стороны медиальный мышелок несильно выдается относительно прилегающей части стержня; надсухожильный мостик очень широкий; дистальная апертура *canalis extensorius* ориентирована косо относительно длинной оси кости; латеральный апофиз имеет форму неправильного бугорка, примыкающего к медиопроксимальному углу латерального мышелка.

Описание плечевой кости – см. диагноз рода, который также составляет диагноз нового вида.

Размеры см. табл. 1.

Сравнение. От *E. etuliensis* отличается несколько меньшими размерами.

З а м е ч а н и я. К данному виду отнесены материалы по крупной куропатке, по абсолютным размерам соответствующей крупным экземплярам современных *Alectoris graeca*, несколько превышающей самые крупные экземпляры современных *P. perdix* и, таким образом, заметно более крупной, чем *P. jurcsaki* (табл. 1). Плечевая кость (голотип ПИН, № 5644/1520) по общим пропорциям сходна с таковой *Perdix*, но заметно робустнее. Сочетание таких черт, как умеренно развитая дорсальная триципитальная фосса, неглубокая *fossa pneumaticipitalis*, наличие впадины в дистальном крае *caput humeri*, прямой угол между *caput humeri* и *intumescencia bicipitalis*, а также слабо расширенный дистальный эпифиз с незначительно выдающимся дистально *processus flexorius* позволяют сближать форму из Тавриды с современными *Perdix*. Сходное строение триципитальной фоссы наряду с умеренно расширенным дистальным

эпифизом характеризует также современных *Francolinus*, однако строение дельтопекторального гребня и дистального эпифиза не позволяют относить данный вид к *Francolinus* (см. выше). От *Tetraonini* (и, в частности, сходной по размерам *Paralyra atavus* (Jánossy, 1974)) плечевая кость *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. отличается строением дистального эпифиза – его общей расширенностью и отсутствием дистально выдвинутого и несколько заостренного *condylus ventralis*.

Из пещеры Таврида известно несколько фрагментарных коракоидов, более крупных, чем таковые *P. jurcsaki*, и которые потенциально могут представлять *Enkuria voinstvenskyi*. Здесь к этому виду отнесен экз. ПИН, № 6544/1776, который по абсолютным размерам сопоставим, как и голотип, с крупными экземплярами современных *Alectoris graeca*. Несмотря на относительно крупные размеры, экз. ПИН, № 6544/1776 отличается от *Alectoris* заметно более узким *facies articularis humeralis*, слабо выступающим вентрально *impressio bicipitalis* и краниокаудально более узким *facies articularis clavicularis* при виде с медиальной стороны. Для экз. ПИН, № 6544/1776 характерна сильно выдающаяся вентрально медиальная вершина *impressio bicipitalis*, сходное состояние встречается у *Perdix* (рис. 2). Несмотря на неполную сохранность, видно, что *facies articularis clavicularis* было относительно узким и в этом отношении ближе к *Perdix*, чем к *Tetraonini*. Из пещеры Таврида известны коракоиды (будут описаны отдельно), морфологически сходные с таковыми *Paralyra atavus* из типового местонахождения этого вида Рембелицы Крулевски 1 – они также несколько крупнее, чем коракоиды *P. jurcsaki*, но имеют высокую *facies articularis clavicularis* и не выдающуюся вершину *impressio bicipitalis*, на основании чего их удается однозначно отличать от экз. ПИН, № 6544/1776.

Описанный коракоид (экз. ПИН, № 6544/1776) сходен с голотипом и единственным известным экземпляром не крупного фазана *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 из раннего плиоцена Молдовы, который недавно был отнесен к *Perdix* (Зеленков, Курочкин, 2015). Для коракоида *P. etuliensis* характерны типичное для *Perdix* строение *facies articularis clavicularis* и медиальная выдвинутость *impressio bicipitalis*, не характерные для *Phasianus* и близких родов (Зеленков, Курочкин, 2015). Неполная сохранность экз. ПИН, № 6544/1776 не позволяет однозначно сопоставлять его с голотипом *P. etuliensis*, однако из явных различий можно отметить

лишь менее выдвинутую вентрально вершину *impressio bicipitalis* у *P. etuliensis*, но этот признак варьирует и у современных *Perdix*. *Facies articularis clavicularis* в целом имеет сходные очертания у обоих экземпляров, и экз. ПИН, № 6544/1776 отличается только несколько меньшими размерами (рис. 2). Общее морфологическое сходство, наряду с крупными размерами, позволяет предварительно относить *Phasianus etuliensis* к роду *Enkuria* gen. nov.

Правый карпометакарпус без малой метакарпалии (экз. ПИН, № 5644/1519) заметно превышает по абсолютным размерам карпометакарпусы из пещеры Таврида, отнесенные к *Perdix*, и выходит за рамки изменчивости карпометакарпусов *P. jurcsaki* (*P. palaeoperdix*) по материалам из Франции (табл. 1). Реконструируемая максимальная длина этого экз. составляет около 29 мм, в то время как у *P. jurcsaki* из Франции этот параметр варьирует в пределах около 24–27.5 мм, а по материалам из калабрия Венгрии и Румынии (местонахождения Бетфия 2, Бетфия 5, Беременд 17) – 25.3–27.7 (Kessler, 2019). При этом следует отметить, что другие материалы по *P. jurcsaki* из пещеры Таврида соответствуют лишь нижней половине изменчивости этого вида по французским материалам, в то время как экз. ПИН, № 5644/1519 крупнее всей известной выборки по *P. jurcsaki* и соответствует самым крупным экземплярам современных *P. perdix*. Морфологически данный экземпляр сближается с *Perdix* овальной формой *spatium intermetacarpale*, косо ориентацией каудального края дистального симфиза и крупным *processus intermetacarpalis* (что следует из его сохранившегося массивного основания). Для *Alectoris* и *Francolinus*, в отличие от *Perdix* и описываемого экземпляра, характерен мелкий *processus intermetacarpalis*, а для *Alectoris* – также более вытянутые пропорции, удлиненная *depressio muscularis interna*, продолжающаяся за уровень *processus pisiformis*, а также ровный краниальный край *spatium intermetacarpale* в своей дистальной части.

Фрагментарные дистальные тибиярцусы (экз. ПИН, №№ 5644/190, 1791), как и остальные элементы *E. voinstvenskyi* gen. et sp. nov., несколько крупнее таковых *P. perdix* и по абсолютным размерам соответствуют ранее описанному из пещеры Тавриды тибиярцусу *Paralyra atavus* (Зеленков, 2024a). При этом данные экземпляры не могут быть отнесены к *Tetraonini*, от которых они отличаются укороченным мускульным шрамом, приближенным к *condylus*

medialis. У Tetraonini (в т.ч. *Paralyra atavaus*) этот шрам всегда удлинённый и отдален от мышелка. Фрагмент дистального эпифиза левого тарсометатарсуса заметно крупнее тарсометатарсусов *P. jurgsaki* и немного крупнее самых крупных экземпляров современных *P. perdix*. От *P. avatus* отличается узким *trochlea metatarsi* III при виде с дистальной стороны (широкий у Tetraonini).

Из раннего плейстоцена западной Палеарктики описано два сходных по размеру таксона фазановых птиц (*Francolinus subfrancolinus* Jánossy, 1976 и *Alectoris baryosefi* Tchernov, 1980), для обоих из которых известны карпометакarpus и плечевая кость. Голотип *Francolinus subfrancolinus* (карпометакarpus) из верхнего гелазия местонахождения Виллань 3 (Венгрия) соответствует экз. ПИН, № 5644/1519 по размерам, но надёжно отличается мелким (судя по сохранившемуся основанию) *processus intermetacarpalis*. У *Perdix* и *Enkuria* дистальный край основания этого отростка полого переходит на стержень большой метакarpалии, в результате чего отросток выглядит робустным; напротив, у *Francolinus subfrancolinus* дистальный край основания отростка резко переходит на стержень, а сам отросток выглядит редуцированным. Сочетание мелкого отростка и овального *spatium intermetacarpale* в робустном карпометакarpuse характерно для современных *Francolinus* и, таким образом, можно условно подтвердить родовую принадлежность этого ископаемого вида. В дистальном эпифизе плечевой кости *F. subfrancolinus* отличается от *E. voinstvenskyi* gen. et sp. nov. узким вентральным мышелком, широко расставленными отпечатками пронаторов, сильно развитой вырезкой в дорсальном надмышелке и более грацильным стержнем. Эти различия также подтверждают таксономическую самостоятельность *E. voinstvenskyi* и отнесение *F. subfrancolinus* к роду *Francolinus* sensu Dickinson et Remsen, 2013. Предполагавшееся ранее (Mlíkovský, 1995) отнесение *F. subfrancolinus* к роду *Plioperdix* не подтверждается как строением карпометакarpуса, так и плечевой кости, которые у *Plioperdix* устроены специализированным образом и сходны с таковыми *Coturnix* (Зеленков, Горобец, 2020).

Синонимизация *Francolinus subfrancolinus* и *Palaeocryptonyx donnezani* (Mlíkovský, 2002) также не может быть поддержана. *P. donnezani* имеет заметно более мелкий карпометакarpus (длина экз. из типовой серии – 21.6 мм; Pavia et al., 2012). Разница в 7 мм с голотипом *Francolinus subfrancolinus* (длина – 27.7 мм;

Jánossy, 1976) составляет около 28%, что значительно превышает допустимую размерную изменчивость для большинства видов птиц, за исключением строго диморфных (при этом выраженный размерный диморфизм не характерен для мелких фазановых; см. Kraft, 1972). *Palaeocryptonyx donnezani* по абсолютным размерам соответствует современным *Ammoperdix griseogularis* и, таким образом, представляет собой заметно более мелкую птицу по сравнению с *Francolinus subfrancolinus*, сравнимым по размерами с крупными *P. perdix*. Кроме того, для голотипа *Francolinus subfrancolinus* характерна заметно выступающая дистально малая метакarpалия, в отличие от экземпляра из типовой серии *P. donnezani*. Еще одна важная морфологическая деталь – ориентация краниального обрамления *spatium intermetacarpale* в дистальной части: у *Francolinus subfrancolinus* каудальный край большой метакarpалии закругленный (*spatium intermetacarpale* сужается дистально), в то время как у *Palaeocryptonyx donnezani* он заметно более ровный (*spatium intermetacarpale* дистально более расширен; см. Pavia et al., 2012). Оба отмеченных признака – важные диагностические особенности карпометакarpуса мелких фазановых (Зеленков, Горобец, 2020), подтверждающие отдельный родовой статус *Francolinus subfrancolinus* по сравнению с *Palaeocryptonyx*.

Еще один сходный по размерам ископаемый вид – *Alectoris baryosefi* из нижнего калабрия Израиля (Tchernov, 1980) – был сведен в младшие синонимы *Francolinus subfrancolinus* (Mlíkovský, 1995). Карпометакarpусы двух видов, помимо размеров, сходны мелким межметакarpальным отростком, однако для голотипа *A. baryosefi* также характерны в целом более стройные пропорции, глубокое и вытянутое дистально *depressio muscularis interna*, мелкая вырезка в проксимокандалном крае *trochlea carpalis*, отходящая под небольшим углом малая метакarpалия и слабо наклоненный каудальный край дистального симфиза. Все эти признаки, действительно, сближают *A. baryosefi* с видами рода *Alectoris*, от которого израильская форма все же отличается овальным контуром *spatium intermetacarpale*, общей укороченностью и отсутствием выдвинутой дистально малой метакarpалии. Таким образом, родовая принадлежность *Alectoris baryosefi* остается под вопросом (требуется сравнение с *Ortygornis*), однако таксономическая самостоятельность этого вида относительно *F. subfrancolinus* очевидна. При этом строение дистальной части плечевой кости *A. baryosefi*

(если она корректно отнесена к этому таксону) позволяет уверенно сближать его с *Francolinus*.

Карпометакарпус *E. voinstvenskyi* gen. et sp. nov. отличается от такового *A. baryosefi* крупным межметакарпальным отростком, отсутствием глубокой и вытянутой дистально *depressio muscularis interna* и выдвинутой дистально малой метакарпалией. Различия в строении дистальной части плечевой кости двух форм соответствуют отмеченным выше различиям между *Enkuria* и *Francolinus*.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения экз. ПИН, №№: 5644/1776, краниальный фрагмент левого коракоида; 5644/1515, 1770, проксимальные фрагменты правых плечевых костей; 5644/1746, дистальный фрагмент левой плечевой кости; 5644/1519, неполный правый карпометакарпус; 5644/1748, 1774, неполные левые карпометакарпусы; 5644/1795, проксимальный фрагмент левой бедренной кости; 5644/1790, 1791, 1801, фрагментарные дистальные эпифизы левых тибиотарсусов; 5644/1792, фрагментарный дистальный эпифиз левого тарсометатарсуса.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представительные материалы по серым куропаткам из пещеры Таврида проливают свет на таксономические взаимоотношения ранее описанных ископаемых видов *Perdicini* (см. выше). Находка серых куропаток с морфотипом и пропорциями *P. palaeoperdix* в раннем калабрии Восточной Европы, с учетом морфометрических данных по всем обсуждаемым формам и оценкам времени дивергенции современных видов, указывает на правомерность отнесения всех раннеплейстоценовых куропаток Европы к одному виду. Относительная удлиненность тарсометатарсуса, по-видимому, свидетельствует о большей приспособленности к наземной локомоции у раннеплейстоценовых представителей рода по сравнению с современными серыми куропатками и, таким образом, к обитанию в местообитаниях с меньшим проективным покрытием травянистой растительности. Относительное укорочение цевки с ростом массы тела у средне-позднеплейстоценовых европейских серых куропаток (определяемых как *Perdix perdix*; Tyrberg, 1998) отражает, по всей видимости, переход от обитания в условиях саванноподобных стадий к степным и луговым. Примечательно, что у тибетской куропатки *P. hodgsoniae*, считающейся базальным видом рода *Perdix* и ведущей более

наземный образ жизни, цевка также относительно удлинена (Козлова, 1975). Не исключено, что *P. hodgsoniae* унаследовали анцестральный морфотип рода *Perdix*. В этом случае остается неясным, каким образом осуществился эволюционный переход к более коротконогим *P. perdix* и *P. dauurica*. Произошло ли это постепенно на всем ареале *P. jurcsaki*, или же прогрессивная морфология северных видов сформировалась на базе одной популяции и впоследствии распространилась по всему ареалу? Ответы на эти вопросы требуют специальных исследований и дополнительных ископаемых материалов.

В этом отношении интересны древнейшие находки рода из позднего плиоцена – раннего плейстоцена внутренней Азии (табл. 2). Ископаемые остатки серых куропаток из местонахождения Жоукоудянь 18 в Китае (гелазий) были определены как *P. dauurica* и *P. palaeoperdix*. К первому были отнесены мелкие кости передней конечности и бедренная кость, а ко второму – тарсометатарсус, описанный как более длинный, чем у современных *P. perdix* (Hou, 1993). Судя по приведенным размерам, все эти материалы не выходят за пределы размерной изменчивости *P. jurcsaki* по французским материалам и, таким образом, по-видимому, представляют один вид. В то же время, требуется сравнение куропатки из Жоукоудяня с *P. inferna* (= *P. margaritae*) из позднего плиоцена Северной Монголии и Забайкалья, для которой тарсометатарсус не известен (Зеленков, Курочкин, 2009).

Древнейшие находки серых куропаток в Европе (*Perdix* cf. *perdix*; Mlíkovský, 2002) известны из местонахождения Крыжановка 2¹ в окрестностях Одессы, датируемого первой половиной гелазия (~2.4 млн л.; Tesakov et al., 2020). Ревизия оригинальных материалов в 2013 г. позволила подтвердить их принадлежность к роду *Perdix*. Два карпометакарпуса из Крыжановки 2, которые ранее не были описаны или изображены, по размерам соответствуют *P. jurcsaki*. Стратиграфическая привязка не крупной серой куропатки из многослойного местонахождения гелазия–калабрия Жевахова Гора под Одессой (Воинственский, 1967) не ясна. Мелкая куропатка, сопоставимая с *P. jurcsaki*, найдена в раннекалабрийском местонахождении Тарханкут в Крыму, сопоставимом с пещерой Таврида по возрасту (Gorobets,

¹ В каталоге Й. Мликовского (Mlíkovský, 2002) нижний горизонт местонахождения Крыжановка обозначен как Крыжановка 1; он соответствует местонахождениям Крыжановка 1–3 в современной трактовке (Тесаков, 2004).

2014). Более молодая находка (Воинственский, 1967) относится к местонахождению Ногайск (“Обиточное”) в Северном Причерноморье, датируемому верхним калабрием (Крохмаль, Рековец, 2010) – здесь также представлена очень мелкая форма, которую можно отнести к *P. jurcsaki*. Мелкая серая куропатка также известна из местонахождения Тихоновка-2 в Северном Приазовье (Воинственский, 1967; Gorobets, 2014; Горобец, 2018), датированного самыми низами среднего плейстоцена (Крохмаль, Рековец, 2010). Самые молодые находки этой формы (ранее описанные как “*P. palaeoperdix*”) происходят из среднего плейстоцена Северного Кавказа (Потапова, Барышников, 1993; Baryshnikov, Potarova, 1995; Барышников, 2020). Таким образом, с учетом присутствия *P. jurcsaki* в раннем калабрии Крыма, можно уверенно утверждать, что этот вид существовал на территории Северного и Восточного Причерноморья весь ранний и, по меньшей мере, начало среднего плейстоцена; во второй половине среднего плейстоцена, по мере прогрессивного похолодания, он мог сохраниться в рефугиумах на Кавказе или же продолжать существование во всем регионе.

Примечательно продвижение серых куропаток на запад Европы во второй половине раннего плейстоцена (рис. 3). Находка cf. *Perdix* sp. указана из гелазия Западной Болгарии (местонахождение Выршец, ~2.23 млн л.; Spassov, 2003;

Боев, 2016). К западу от Карпат эти птицы появляются только в середине калабрия (Bedetti, Pavia, 2013; Kessler, 2019): этим периодом датированы находки в местонахождении Беременд 16–17 в Венгрии (1.2–1.5 млн л.; Pazoni et al., 2019), Бетфия 2 и 9 в Румынии (1.3–1.4 млн; Venczel, 2000) и Пирро Норд в Италии (1.35 млн л.; Masini, Sala, 2011). Находка из местонахождения Дьеруйфалу (Győrújfalú), ранее указанная как раннеплейстоценовая (Kessler, 2019), в действительности, по-видимому, относится к среднему плейстоцену (Vajzath, 1996). Древнейшая находка во Франции (с морфотипом “*P. palaeoperdix*”) относится к интервалу 1.2–1.1 млн л. (местонахождение Мас Рамбо; Mourer-Chauviré, 1975), а около 1 млн л.н. серые куропатки появляются в Испании (Элефанте; Sanchez Marco, 2009).

Появление серых куропаток в Западной Европе во второй половине калабрия (не ранее 1.2 млн л.н.) совпадает с предполагаемым временем дивергенции (около 1.1 млн л.н.) между западноевропейскими и восточноевропейскими популяциями *Perdix perdix* по контрольному региону митохондриальной ДНК (Liukkonen-Antilla et al., 2002). Однако эта временная отметка основана на стандартной оценке скорости молекулярной дивергенции у птиц (2% за млн л.). Г. Поттс (Potts, 2012) справедливо отмечает, что контрольный регион мтДНК в действительности эволюционирует быстрее у курообразных

Таблица 2. Подтвержденные находки *Perdix* в плиоцене – нижнем плейстоцене Восточной Европы и Азии

Местонахождение	Возраст	Оригинальное определение	Ссылка	Трактовка в этой работе
Ногайск, Северное Причерноморье, Запорожье	Нижний плейстоцен, верхи калабрия	<i>Perdix</i> cf. <i>perdix</i>	Воинственский, 1967	<i>Perdix jurcsaki</i>
пещера Таврида, Северное Причерноморье, Крым	Нижний плейстоцен, низы калабрия	<i>Perdix jurcsaki</i>	Эта работа	<i>Perdix jurcsaki</i>
Тарханкут, Северное Причерноморье, Крым	Нижний плейстоцен, низы калабрия	<i>Perdix</i> cf. <i>perdix</i>	Gorobets, 2014	<i>Perdix jurcsaki</i>
Крыжановка 2, Северное Причерноморье, Одесса	Нижний плиоцен, гелазий	<i>Perdix</i> cf. <i>perdix</i>	Воинственский, 1967	<i>Perdix jurcsaki</i>
Малые Голы 1, Восточная Сибирь, Прибайкалье	Нижний плейстоцен, гелазий	<i>Perdix dauurica</i>	Zelenkov et al., 2023	<i>Perdix dauurica</i>
Жоукоудянь 18, Восточный Китай	Нижний плейстоцен, гелазий	<i>Perdix dauurica</i> , <i>P. palaeoperdix</i>	Hou, 1993	<i>Perdix</i> sp.
Береговая, Восточная Сибирь, Забайкалье	верхний плиоцен (MN16)	<i>Perdix margaritae</i>	Курочкин, 1985; Зеленков, Курочкин, 2009	<i>Perdix inferna</i>
Шамар, Северная Монголия	верхний плиоцен (MN16)	<i>Lophura inferna</i>	Курочкин, 1985	<i>Perdix inferna</i>

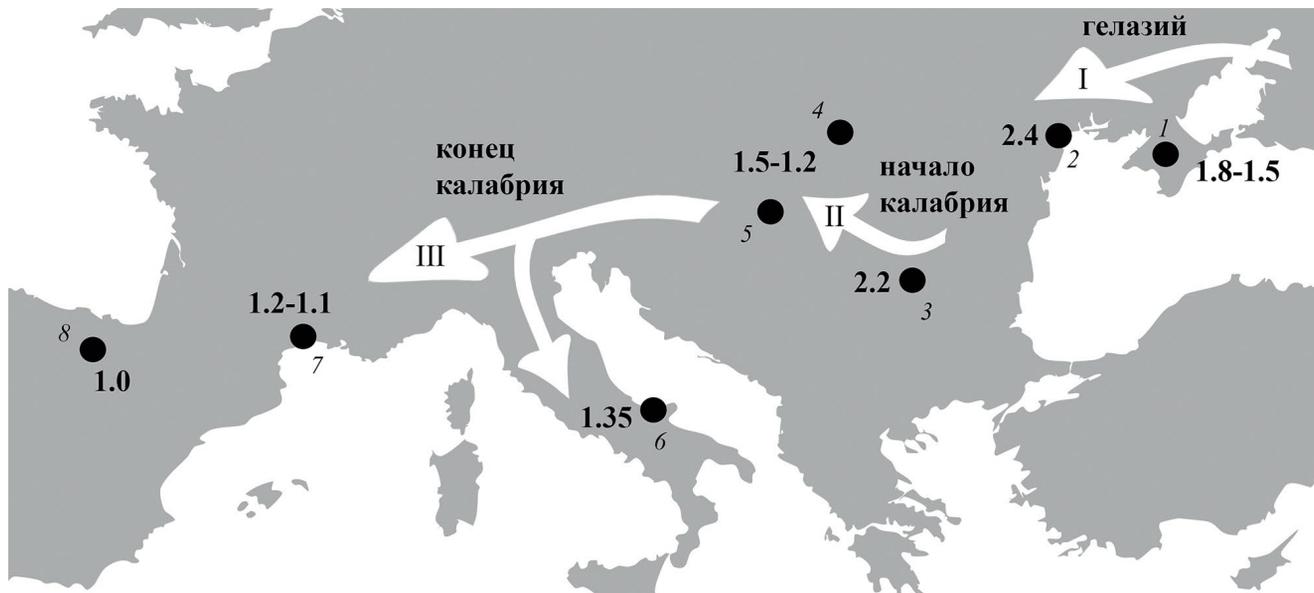


Рис. 3. Распространение *Perdix jurcsaki* в плейстоцене Европы. Указаны местонахождения (курсивом) и возраст в млн лет. Римскими цифрами обозначены хронологические этапы дисперсий. Обозначения: I – Таврида (Крым); 2 – Крыжановка 2 (Северное Причерноморье, Украина); 3 – Выршец (Болгария); 4 – Бетфия 2, 9 (Румыния); 5 – Беремнд 16–17 (Венгрия); 6 – Пирро Норд (Италия); 7 – Ма Рамбо (Франция); 8 – Элефанте (Испания).

птиц, и рассчитывает более вероятную дату дивергенции западных и восточных популяций *P. perdix* – около 183 тыс. л. н., что соответствует Заальскому (Днепровскому) оледенению конца среднего плейстоцена как наиболее выраженному в Европе (Potts, 2012). Палеонтологическая летопись больше соответствует среднеплейстоценовой дивергенции – в конце раннего плейстоцена серые куропатки широко расселялись в Европе, а отсутствие мощных покровных оледенений в это время не способствовало изоляции западноевропейских популяций.

Более древняя эволюционная история серых куропаток остается практически неизвестной. Согласно молекулярным данным, современный род *Perdix* – потомок древней линии фазановых, дивергировавшей еще в раннем миоцене (Chen et al., 2021). Дивергенция наиболее древней тибетской куропатки *Perdix hodgsoniae* оценивается ранним плиоценом (Bao et al., 2010; см. также Cai et al., 2018; Palacios et al., 2023), что связывается с изоляцией тибетских популяций предковой формы при поднятии Тибетского нагорья. Это предполагает, что предок серых куропаток должен был входить в состав позднемиоценовых центральноазиатских авифаун саванного типа (Bao et al., 2010). Однако, несмотря на строгую приуроченность серых куропаток к открытым местообитаниям, представители этой

филогенетической линии отсутствуют в представительных авифаунах среднего миоцена – раннего плиоцена Центральной Азии, а также в позднемиоценовых фаунах Восточной Европы (Курочкин, 1985; Mlíková, 2002; Зеленков, Курочкин, 2009; Zelenkov, 2016). Полное отсутствие серых куропаток, очень характерных для более поздних авифаун плейстоцена, указывает на то, что этот род сформировался (или распространился в поясе открытых пространств Евразии) не ранее плиоценового времени, что в целом соответствует появлению *Perdix* в палеонтологической летописи в конце плиоцена в Центральной Азии (Зеленков, Курочкин, 2009; Zelenkov, 2016).

Относительно позднее (по-видимому, плиоценовое) формирование рода *Perdix*, по палеонтологическим данным, наряду с древней дивергенцией рода относительно других фазановых по молекулярным данным, предполагает существование предкового таксона или даже архаичного разнообразия *Perdicini*, однако другие представители этой филогенетической линии до недавнего времени оставались неизвестными или нераспознанными. Только недавно к линии серых куропаток были отнесены “*Phasianus*” *etuliensis* из раннего плиоцена Молдовы (Зеленков, Курочкин, 2015; Zelenkov, 2016) и крупный *Titanoperdix siberica* из гелязия Прибайкалья (Zelenkov et al., 2023). Находка *Enkuria*

gen. nov. подтверждает родовую обособленность крупных плиоцен–плейстоценовых серых куропаток Восточной Европы и тем самым существенно дополняет историю *Perdicini* в плио–плейстоцене Евразии. *Enkuria etuliensis* comb. nov. происходит из раннеплиоценовых фаун саванного типа Восточной Европы и, таким образом, подходит по экологическим предпочтениям и возрасту на роль близких предков рода *Perdix*. И хотя теперь известно некоторое разнообразие плиоценовых *Perdicini*, миоценовые предки этих форм по-прежнему остаются неизвестными.

По размерам и пропорциям плечевой кости *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. близка к видам рода *Alectoris* и могла хотя бы отчасти занимать в раннеплейстоценовых фаунах Крыма нишу кекликов. Кеклики (*Alectoris*) очень характерны для современных фаун Средиземноморского региона, однако в раннем плейстоцене Крыма и, в целом, Северного Причерноморья они, по-видимому, отсутствовали (см. Горобец, 2018). В современной фауне Крыма кеклик (*Alectoris chukar*) имеет статус акклиматизированного вида (Костин, 2020); предполагавшееся присутствие этих птиц в позднеплейстоценовой–раннеголоценовой фауне полуострова, основанное на единичных слабо диагностичных находках (Цвелых, 2016), пока не может быть подтверждено (личные данные; устн. сообщ. Л.В. Горобца). Дополнительные материалы по *Enkuria voinstvenskyi* смогут прояснить, являлся ли этот вид экологическим аналогом кекликов. В настоящее время кеклики преимущественно населяют предгорные и горные ландшафты. Редкость остатков *E. voinstvenskyi* в материалах из пещеры Таврида (по сравнению с *P. jurcsaki* – равнинными обитателями) может объясняться приуроченностью этого вида к предгорным биотопам, слабо представленным в окрестностях пещеры во время формирования основного тафоценоза.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышников Г.Ф.* Крупные млекопитающие кударской плейстоценовой фауны Кавказа // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2020. Прил. 9. 399 с.
- Белялов О.В., Карпов Ф.Ф.* Особенности распространения и характер пребывания серой и бородатой куропаток в Семиречье // Казах. орнитол. бюлл. 2008. С. 194–203.
- Воинственский М.А.* Ископаемая орнитофауна Украины // Природная обстановка и фауна прошлого. Вып. 3. Киев: Наук. думка, 1967. С. 3–75.
- Горобец Л.* Птахи як індикатори палеоєкологічних змін екосистем півдня східної Європи (на прикладі еоцен–голоценових авіфаун). Дисс... д.б.н. Киев: Київ. нац. унів. ім. Т. Шевченка, 2018. 406 с.
- Зеленков Н.В.* Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 9. С. 1077–1087.
- Зеленков Н.В.* Ревизия неворобьиных птиц Полгарди (Венгрия, верхний миоцен). 2. Galliformes // Палеонтол. журн. 2016. № 6. С. 79–91.
- Зеленков Н.В.* Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконоска (*Spatula praeclypeata* sp. nov.) – древнейшие раннеплейстоценовые утиные (Aves: Anatidae) Крыма // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 92–104.
- Зеленков Н.В.* Новый вид рябков (Aves: Pteroclididae) из раннего плейстоцена Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2023. Т. 511. С. 371–374.
- Зеленков Н.В.* Тетеревиные птицы (Phasianidae: Tetraonini) раннего плейстоцена Крыма и статус “*Lagopus*” atavus // Палеонтол. журн. 2024a. № 1.
- Зеленков Н.В.* Неожиданная находка трехперстки (Aves: Charadriiformes: Turnicidae) в нижнем плейстоцене Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2024b. Т. 514. № 1. С. 81–84.
- Зеленков Н.В., Горобец Л.В.* Ревизия *Plioperdix* (Aves: Phasianidae) из плио–плейстоцена Украины // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 90–101.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 2. Роды *Perdix*, *Plioperdix* и *Bantamux* // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 79–86.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Е.Н. Курочкин, А.В. Лопатин, Н.В. Зеленков. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
- Козлова Е.В.* Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Л.: Наука, 1975. 252 с.
- Костин С.Ю.* Была ли красная куропатка в Крыму? // Экосистемы. 2020. Т. 23. С. 124–132.
- Крохмаль А.И., Рековец Л.И.* Местонахождения мелких млекопитающих плейстоцена Украины и сопредельных территорий. Киев: LAT & K, 2010. 330 с.

- Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с.
- Лопатин А.В.* Затерянный мир Тавриды: древнейшая ископаемая пещерная фауна в Крыму // *Природа*. 2019. № 6 (1246). С. 53–61.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лаэров А.В. и др.* Пещера Таврида – новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // *Докл. Акад. Наук*. 2019. Т. 485. С. 381–385.
- Павлова Е.А.* О географической изменчивости серой куропатки (*Perdix perdix* L.) на территории СССР // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 1987. Т. 163. С. 53–70.
- Потапова О.Р., Барышников Г.Ф.* Птицы из ашельской стоянки в пещере Треугольной на Северном Кавказе // *Тр. Зоол. ин-та РАН*. 1993. Т. 249. С. 48–65.
- Тугаринов А.И.* Новые находки плиоценовой орнитофауны Одессы // *Докл. АН СССР*. 1940. Т. 26. С. 311–313.
- Цвельх А.Н.* Ревизия позднеплейстоценовой и голоценовой фауны Galliformes горного Крыма // *Зоол. журн*. 2016. Т. 95. № 11. С. 1354–1361.
- Bao X.-K., Liu N.-f., Qu J.-y. et al.* The phylogenetic position and speciation dynamics of the genus *Perdix* (Phasianidae, Galliformes) // *Mol. Phyl. Evol.* 2010. V. 56. № 2. P. 840–847.
- Baryshnikov G.F., Potapova O.R.* Pleistocene birds from the Acheulean site of the Treugolnaya Cave in the northern Caucasus // *Cour. Forschungsinst. Senckenb.* 1995. Bd 181. P. 241–248.
- Bedetti C., Pavia M.* Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy) // *Palaeontogr. A*. 2013. V. 298. P. 31–53.
- Bajzath J.* Plant macrofossils from Hungarian Pleistocene II. Angiospermatophyta in Győrújfalú, West Hungary // *Ann. Hist. Natur. Mus. Nat. Hung.* 1996. V. 88. P. 5–20.
- Boev Z.* *Chauvireria balcanica* gen. n., sp. n. (Phasianidae – Galliformes) from the Middle Villafranchian of Western Bulgaria // *Geol. Balcan.* 1997. V. 27. P. 69–78.
- Boev Z.N.* Tetraonidae Vigors, 1825 (Galliformes – Aves) from the Neogene-Quaternary record of Bulgaria and the origin and evolution of the family // *Acta Zool. Cracov.* 2002. V. 45. Spec. iss. P. 263–282.
- Boev Z.* Paleobiodiversity of the Vrachanska Planina Mountains in the Villafranchian: a case study of the Varshets (Dolno Ozirovo) Early Pleistocene locality of fossil fauna and flora // *Faunistic diversity of Vrachanski Balkan Nature Park. Zoonotes. Suppl. 3* / Eds. Bechev D., Georgiev D. Plovdiv: Plovdiv Univ. Press, 2016. P. 299–323.
- Brodkorb P.* Catalogue of fossil birds: Part 2 (Anseriformes through Galliformes) // *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 1964. V. 8. P. 195–335.
- Cai T., Fjeldså J., Wu Y. et al.* What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? // *J. Biogeogr.* 2018. V. 45. № 3. P. 640–651.
- Chen D., Hosner P.A., Dittmann D.L. et al.* Divergence time estimation of Galliformes based on the best gene shopping scheme of ultraconserved elements // *BMC Ecol. Evol.* 2021. V. 21. № 1: 209.
- Ferring R., Oms O., Agustí J. et al.* Earliest human occupations at Dmanisi (Georgian Caucasus) dated to 1.85–1.78 Ma // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2011. V. 108. P. 10432–10436.
- Finlayson C., Carrion J., Brown K. et al.* The Homo habitat niche: using the avian fossil record to depict ecological characteristics of Palaeolithic Eurasian hominins // *Quatern. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 1525–1532.
- Gorobets L.V.* Addition to Pleistocene avifauna (Aves) of Ukraine // *Эволюция органического мира и этапы геологического развития Земли: Матер. XXXV сесс. Палеонтол. об-ва НАН Украины*. Киев, 2014. С. 115–116.
- Hosner P.A., Tobias J.A., Braun E.L., Kimball R.T.* How do seemingly non-vagile clades accomplish trans-marine dispersal? Trait and dispersal evolution in the landfowl (Aves: Galliformes) // *Proc. Roy. Soc. B*. 2017. V. 284: 20170210.
- Jánossy D.* Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian basin II. Galliformes 2. Phasianidae // *Aquila*. 1976. V. 83. P. 29–42.
- Jánossy D.* Lower Pleistocene bird remains from Beremend (S-Hungary, loc. 15 and 16) // *Aquila*. 1992. V. 99. P. 9–25.
- Jurcsák T., Kessler E.* Cercetari paleornitologice din România // *Nymphaea*. 1973. V. 1. P. 263–300.
- Khalke R.-D., Garcia N., Kostopoulos D.S. et al.* Western Palaeoartic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe // *Quatern. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 1368–1395.
- Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary avifauna of the Carpathian Basin. Part II // *Földt. Közl.* 2009. V. 139. № 3. P. 251–271.
- Kessler E.* Evolution of Galliformes and their presence in the Carpathian Basin // *Ornit. Hungar.* 2019. V. 27. P. 142–174.
- Kimball R.T., Hosner P.A., Braun E.L.* A phylogenomic supermatrix of Galliformes (Landfowl) reveals biased branch lengths // *Mol. Phyl. Evol.* 2021. V. 158: 107091.
- Kraft E.* Vergleichend morphologische Untersuchungen an einzelknochen nord- und mitteleuropäischer kleinerer Huhnervogel. München, 1972. 194 s.
- Kretzoi M.* Madár-maradványok a betfiai alsópleisztocén faunából // *Aquila*. 1962. V. 67–68. P. 167–174.

- Laroulandie V.* Damage to pigeon long bones in pellets of the eagle owl *Bubo bubo* and food remains of peregrine falcon *Falco peregrinus*: zooarchaeological implications // *Acta Zool. Cracov.* 2002. V. 45. Spec. iss. P. 331–339.
- Liukkonen-Anttila T., Uimaniemi L., Orell M., Lumme J.* Mitochondrial DNA variation and the phylogeography of the grey partridge (*Perdix perdix*) in Europe: from Pleistocene history to present day populations // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. P. 971–982.
- Louchart A., Wesselman H., Blumenschine R.J. et al.* Taphonomic, avian, and small-vertebrate indicators of *Ardipithecus ramidus* habitat // *Science.* 2009. V. 326, 66e1–66e4.
<https://doi.org/10.1126/science.1175823>.
- Manegold A., Louchart A., Carrier J., Elzanowski A.* The early Pliocene avifauna of Langebaanweg (South Africa): a review and update // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 135–152.
- Masini F., Sala B.* Considerations on an integrated biochronological scale of Italian Quaternary continental mammals // *Il Quaternario. Ital. J. Quatern. Sci.* 2011. V. 24. № 2. P. 193–198.
- Mlíkovský J.* Early Pleistocene birds of Stránská skála: 1. Musil's talus cone // *Anthropos.* 1995. V. 26. P. 111–126.
- Mlíkovský J.* *Cenozoic Birds of the World. Pt 1: Europe.* Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C.* Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France // *Docum. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon.* 1975. V. 64. P. 1–624.
- Mourer-Chauviré C.* The Pleistocene avifaunas of Europe // *Archaeofauna.* 1993. V. 2. P. 53–66.
- Hou L.* Avian fossils of Pleistocene from Zhoukoudian // *Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin.* 1993. V. 19. P. 165–297.
- Palacios C., Wang P., Wang N. et al.* Genomic variation, population history, and long-term genetic adaptation to high altitudes in Tibetan partridge (*Perdix hodgsoniae*) // *Mol. Biol. Evol.* 2023. V. 40: msad214.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msad214>
- Pavia M.* Palaeoenvironmental reconstruction of the Cradle of Humankind during the Plio-Pleistocene transition, inferred from the analysis of fossil birds from Member 2 of the hominin-bearing site of Kromdraai (Gauteng, South Africa) // *Quatern. Sci. Rev.* 2020. V. 248: 106532. DOI: 10.1016/j.quascirev.2020.106532
- Pavia M., Bedetti C.* Early Pleistocene fossil birds from Cava Sud, Soave (Verona, North-Eastern Italy) // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 171–183.
- Pavia M., Göhlich U.B., Mourer-Chauviré C.* Description of the type-series of *Palaeocryptonyx donnezani* Depéret, 1892 (Aves: Phasianidae) with the selection of a lectotype // *C. R. Palevol.* 2012. V. 11. P. 257–263.
- Pazonyi P., Trembeczki M., Meszaros L., Szentesi Z.* Preliminary report on the Early Pleistocene vertebrate sites of Beremend Crystal Cave (Beremend 16, South Hungary) and on their palaeoecological importance // *Fragm. Palaeontol. Hung.* 2019. V. 36. P. 115–140.
- Potts G.R.* *Partridges: Countryside Barometers.* L.: Collins, 2012. 480 p.
- Sánchez Marco A.* New Iberian Galliformes and reappraisal of some Pliocene and Pleistocene Eurasian taxa // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. № 4. P. 1148–1161.
- Spassov N.* The Plio-Pleistocene vertebrate fauna in South-Eastern Europe and the megafaunal migratory waves from the east to Europe // *Rev. Paléobiol.* 2003. V. 22. P. 197–229.
- Stewart J.R.* An evolutionary study of some archaeologically significant avian taxa in the Quaternary of the Western Palearctic // *BAR Intern. Ser.* 2007. № 1653. P. 1–272.
- Tesakov A.S., Frolov P.D., Titov V.V. et al.* Aminostratigraphical test of the East European Mammal Zonation for the late Neogene and Quaternary // *Quatern. Sci. Rev.* 2020. V. 245: 106434.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2020.106434>
- Tchernov E.* *The Pleistocene Birds of Ubeidiya, Jordan Valley.* Jerusalem: The Israel Acad. of Sci. and Humanities, 1980. 83 p.
- Tyrberg T.* *Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue.* Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1998. 720 p.
- Venczel M.* Quaternary Snakes from Bihor (Romania). Oradea: Țării Crișurilor Museum, 2000. 144 p.
- Vislobokova I.A., Agadzhanyan A.K., Lopatin A.V.* The case of Trlica TRL 11–10 (Montenegro): Implications for possible early hominin dispersal into Balkans in the middle of the Early Pleistocene // *Quatern. Intern.* 2020. V. 554. P. 15–35.
- Wang N., Kimball R.T., Braun E.L. et al.* Ancestral range reconstruction of Galliformes: the effects of topology and taxon sampling // *J. Biogeogr.* 2017. V. 44. № 1. P. 122–135.
- Zelenkov N.V.* New finds and revised taxa of early Pliocene birds from Western Mongolia // *Paleornithological Research* 2013. Proc. 8th Meet. Soc. Avian Paleontol. Evol. / Eds. Göhlich U.B., Kroh A.B. Wien: Naturhist. Mus. Wien, 2013. P. 153–170.
- Zelenkov N.V.* Evolution of bird communities in the Neogene of Central Asia, with a review of the fossil record of the Neogene Asian birds // *Paleontol. J.* 2016. V. 50. № 12. P. 1421–1433.

Zelenkov N.V., Lavrov A.V., Startsev D.B. et al. A giant early Pleistocene bird from Eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early Homo arrival // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39: e1605521.

Zelenkov N., Palaastrova E., Martynovich N. et al. A tiny duck (*Sibirionetta formozovi* sp. nov.), a giant grey partridge (*Titanoperdix felixi* gen. et sp. nov.), a new rail (*Porzana payevskiyi* sp. nov.), and other birds

from the Early Pleistocene of Baikalian Siberia // Biol. Comm. 2023. V. 68.

Zelenkov N.V., Sayfulloev N., Shnaider S.V. Fossil birds from the Roof of the World: the first avian fauna from High Asia and its implications for late Quaternary environments in Eastern Pamir // PloS ONE. 2021. V. 16: e0259151.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0259151>

Grey Partridges (Phasianidae: Genera *Perdix* and *Enkuria* gen. nov.) from the Early Pleistocene of Crimea, and Notes on the Evolution of the Genus *Perdix*

N. V. Zelenkov

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

The paper describes remains of the fossil grey partridges from the Lower Pleistocene (1.8–1.5 MA) deposits of the Taurida Cave in central Crimea. A smaller grey partridge is referred to the fossil species *Perdix jurcsaki* Kretzoi, 1962. Yet another phasianid bird from the cave, partly similar to modern *Perdix* but larger, is described as *Enkuria voinstvenskyi* gen. et sp. nov. The spatiotemporal stability of the Early-Middle Pleistocene European grey partridges' morphotype allows synonymization of the fossil species *P. jurcsaki* and *P. palaeoperdix* Mourer-Chauvire, 1975. Earlier fossil finds of the genus *Perdix* from the Upper Pliocene – Lower Pleistocene of Eastern Europe and Asia are revised. *Perdix margaritae* Kurochkin, 1985 from the Upper Pliocene of Mongolia and Transbaikalia is considered a junior synonym of *Lophura inferna* Kurochkin 1985. The oldest confirmed find of *P. jurcsaki* comes from the lower Gelasian (~2.4 MA) of the Northern Black Sea region (locality Kryzhanovka-2; Ukraine). A dispersal of grey partridges to the west of Europe in the second half of the Early Pleistocene is shown. The discovery of the genus *Enkuria* confirms the existence of the fossil diversity of *Perdicini* s.s. in the Plio-Pleistocene of Northern Eurasia. *Phasianus etuliensis* Bocheński et Kurochkin, 1987 from the early Pliocene of Moldova is here transferred to this genus. In addition, the validity of the fossil Early Pleistocene phasianids *Francolinus subfrancolinus* Jánossy, 1976 and *Alectoris baryosefi* Tchernov, 1980 is confirmed.

Keywords: fossil birds, Eastern Europe, evolution, Galliformes

ЭВОЛЮЦИЯ И ТАКСОНОМИЯ ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ СЕВЕРОАЗИАТСКИХ ЦОКОРОВ РОДА SIPHNEUS (MYOSPALACIDAE, RODENTIA, MAMMALIA)

© 2024 г. С. Е. Голованов^{a, *}, В. С. Зажигин^{b, **}

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

^bГеологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: svrgolovanov@gmail.com

** e-mail: zzhvol@gmail.com

Поступила в редакцию 05.12.2023 г.

После доработки 20.12.2023 г.

Принята к публикации 20.12.2023 г.

В рамках предложенной авторами концепции разделения современных некорнезубых цокоров и их предковых плейстоценовых некорнезубых форм на роды *Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax*, к роду *Siphneus* были отнесены маньчжурские и даурские цокоры. В данной работе детализируются морфологические отличия рода *Siphneus* и анализируется эволюция филогенетических линий внутри этого рода. Предложена новая филогенетическая схема рода, в рамках которой на основе остатков из местонахождения Налайха (Монголия, конец раннего – начало среднего плейстоцена) описан новый вид *S. tolaensis* sp. nov., являющийся предковым для даурских цокоров.

Ключевые слова: Rodentia, Myospalacidae, даурские цокоры, плейстоцен, Северная Азия

DOI: 10.31857/S0031031X24030113 EDN: EOOUOB

ВВЕДЕНИЕ

За последние 100 лет цокоры не раз становились центром различных дискуссий, а взгляды на их эволюцию и таксономию постоянно менялись и пересматривались (Wilson, Reeder, 2005). Проблематика данной группы азиатских подземных грызунов начинается с определения места цокоров в отряде Rodentia Bowdich, 1821. В этом вопросе можно выделить четыре наиболее распространенные гипотезы: 1) определение цокоров в рамках самостоятельного семейства Myospalacidae Lilljeborg, 1866 (Reig, 1980) или Siphneidae (Zheng, 1994); 2) цокоры, как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Cricetidae Fischer, 1817 (Громов, Ербаева, 1995; Liu et al., 2014); 3) цокоры как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Muridae Illiger, 1811 (Wilson, Reeder, 2005) и 4) цокоры как подсемейство Myospalacinae в составе семейства Spalacidae Gray, 1821 (Огнев, 1947; Norris et al., 2004). Сторонники определения цокоров как подсемейства в составе семейства слепышовых опираются на результаты современных

молекулярных исследований (Norris et al., 2004; Liu et al., 2022). Однако палеонтологические и морфофункциональные данные интерпретировались как свидетельство о значительном расхождении слепышовых и цокоровых (Wilson, Reeder, 2005; Tarasov et al., 2011; de Bruijn et al., 2023). Стоит отметить, что молекулярные данные также показывают довольно древнее расхождение между цокорами и слепышами (Liu et al., 2022), поэтому мы рассматриваем цокоров в рамках самостоятельного семейства Myospalacidae.

Проблематика цокоров не ограничивается их таксономическими взаимоотношениями с другими группами грызунов. Дискуссионным является выделение родов и видов внутри самих цокоровых. Первые классификации делили цокоров на два рода: предковый корнезубый *Prosiphneus* Teilhard de Chardin, 1926 и потомковый некорнезубый *Siphneus* Brants, 1827 – синоним *Myospalax* Laxmann, 1769 (Teilhard de Chardin, Young, 1931; Young, 1934; Pei, 1936; Teilhard de Chardin, 1940). Со временем данная

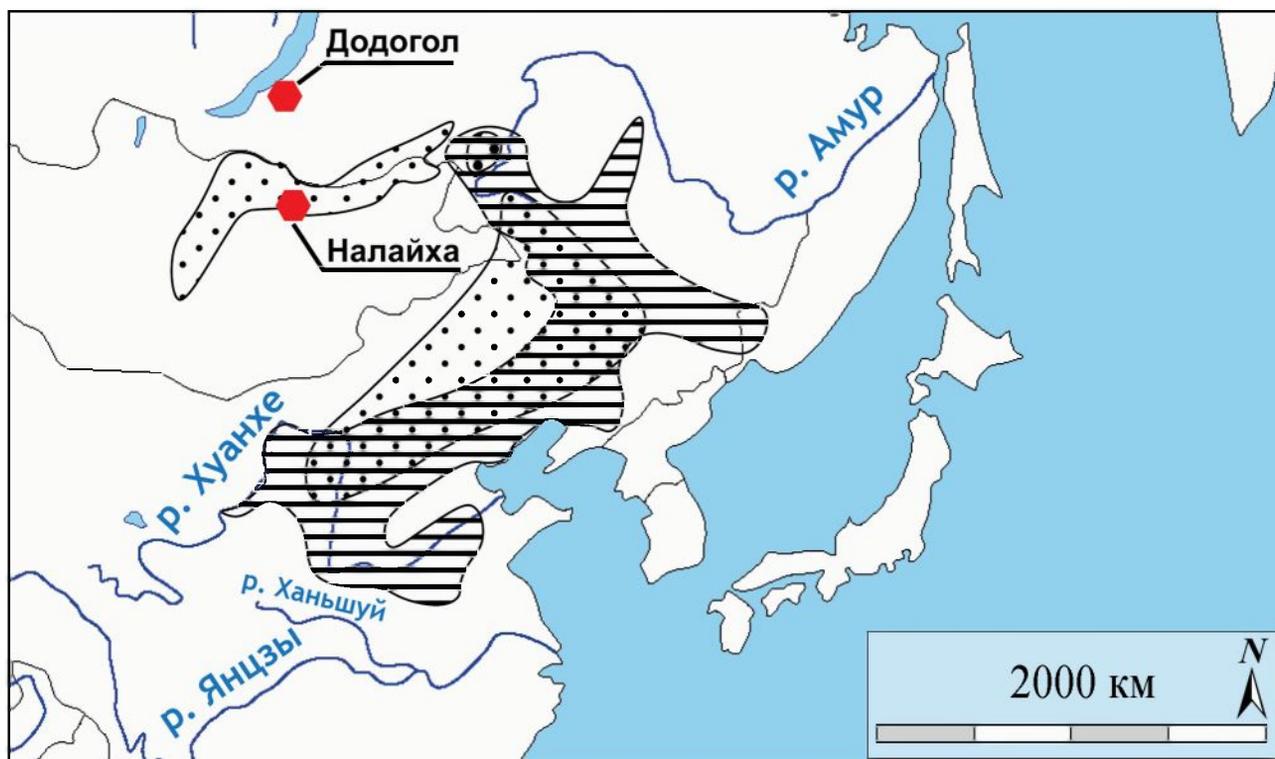


Рис. 1. Современные ареалы маньчжурских (горизонтальные линии) и даурских (точки) цокоров (по: Соколов, Орлов, 1980; Puzachenko et al., 2013; Bazhenov, Pavlenko, 2020). Красными шестиугольниками обозначены местонахождения Налайха и Додогол.

классификация заметно усложнилась с выделением таких родов, как *Mesosiphneus* Kretzoi, 1961, *Episiphneus* Kretzoi, 1961, *Allosiphneus* Kretzoi, 1961, *Yangia* Zheng, 1997 и *Eospalax* Allen, 1938 (Kretzoi, 1961; Zheng, 1994). К настоящему времени среди исследователей нет единой точки зрения о валидности и видовом составе тех или иных родов. В недавнем исследовании авторами была предложена схема, по которой современных цокоров и их некорнезубые предковые формы можно разделить на три рода: *Myospalax*, *Siphneus* и *Eospalax* (Golovanov, Zazhigin, 2023). Основой для такого разделения послужили принципиальные различия в онтогенетическом развитии моляров у западносибирских цокоров и всех остальных видов. Однако под вопросом оставались различия между североазиатскими цокорами из рода *Siphneus* и китайскими цокорами из рода *Eospalax*.

Под североазиатскими цокорами мы подразумеваем маньчжурских и даурских цокоров, современные популяции которых распространены на территориях Забайкалья, Северо-Восточной Монголии, Дальнего Востока и Северного Китая (рис. 1). Традиционно данные группы определялись как два вида: *Siphneus aspalax*

Pallas, 1776 (даурские цокоры) и *S. psilurus* Milne-Edwards, 1874 (маньчжурские цокоры) (Огнев, 1947; Громов, Ербаева, 1995). За последние десятилетия появились молекулярные исследования, доказывающие разделение даурских цокоров на виды *S. aspalax* и *S. armandii* Milne-Edwards, 1867, а маньчжурских цокоров – на *S. psilurus* и *S. epsilanus* Thomas, 1912 (Пузаченко и др., 2009; Puzachenko et al., 2013; Павленко и др., 2014). Данная точка зрения, однако, не была единогласно принята (Zhang et al., 2022; Liu et al., 2022). Проблематичным также является определение предковых видов даурских цокоров. Филогенетические построения у разных авторов могут различаться в зависимости от того, признают ли они виды *Prosiphneus pseudarmandi* Teilhard de Chardin, 1940 и *Siphneus wongi* Young, 1934 в качестве промежуточных форм между *P. youngi* и даурскими цокорами (Teilhard de Chardin, 1940; Kretzoi, 1961; Вангенгейм и др., 1966; Alexeeva, Erbajeva, 2008; Покатилов, 2012; Erbajeva et al., 2021; Qin et al., 2021).

В настоящей работе мы постарались ответить на две проблемы из вышеупомянутых: 1) детальная морфологическая характеристика рода *Siphneus* и 2) ревизия существующих

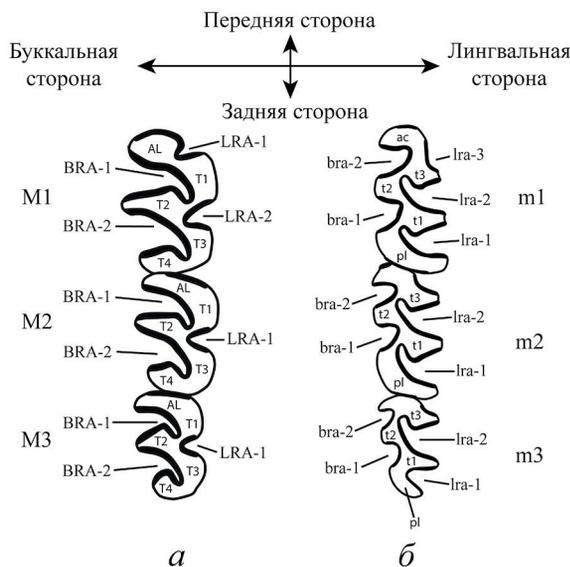


Рис. 2. Схема с обозначениями структурных элементов жевательной поверхности верхних (а) и нижних (б) моляров у цокоров. Обозначения: BRA/bra – входящие буккальные углы; LRA/lra – входящие лингвальные углы; T/t – дентиновые призмы; AL – передние призмы верхнечелюстного ряда; ac – передняя часть нижнего первого моляра; pl – задняя призма нижнечелюстного ряда.

взглядов на эволюцию даурских цокоров. В исследовании нами были привлечены зоологические и палеонтологические коллекции, собранные с территорий России, Монголии и Китая. Объектами нашего исследования являлись коренные зубы, т.к. именно морфология моляров в наибольшей степени отражает эволюционные изменения в филетических линиях цокоров (Teilhard de Chardin, 1940; Zheng, 1994). Помимо этого, именно коренные зубы наиболее часто встречаются в местонахождениях, в то время как находки целых черепов являются скорее исключениями.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные ископаемые образцы (изолированные моляры и один целый череп), хранятся в Геологическом ин-те (ГИН) РАН под номерами № 1104/100–115 и № 624/25–31. Образцы № 1104/100–115 происходят из местонахождения Налайха (Северная Монголия). Местонахождение относится к середине второй пачки одноименного разреза, находящегося на левом берегу р. Тола, рядом с пос. Налайха выше по течению от г. Улан-Батор и предложенного в качестве опорного разреза для нижнего плейстоцена Монголии (Жегалло и др., 1982; Девяткин

и др., 1989). Само местонахождение Налайха датировалось в широком диапазоне от конца раннего до второй половины среднего плейстоцена (Жегалло и др., 1982; Девяткин и др., 1989). При этом выдвигались предположения о датировке данного местонахождения в более узком диапазоне конца раннего плейстоцена (Eisenmann, Kuznetsova, 2004). Образцы № 624/25–31 происходят из местонахождения Додогол, которое в некоторых публикациях фигурирует как Додогол-3 или Додогол-4 (Вангенгейм и др., 1966; Alexeeva, 2006; Alexeeva, Erbajeva, 2008). Местонахождение Додогол расположено на территории Республики Бурятия на правом берегу р. Уда в 0.7–1 км ниже улуса Додогол (в некоторых вариантах Додо-Гол) и датируется в границах первой половины среднего плейстоцена (Вангенгейм и др., 1966).

Изученные коллекции рецентных популяций цокоров хранятся в Зоологическом музее Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова (ЗММУ) и Зоологическом ин-те РАН (ЗИН РАН, С.-Петербург). Также для сравнения были использованы фотографии коллекций из бывшего Биолого-почвенного ин-та ДВО РАН (реорганизован в Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток) и Ин-та зоологии Академии наук Китайской Народной Республики (IOZ CAS, Пекин), которые были переданы авторам А.Ю. Пузаченко (Ин-т географии РАН). В сумме выборка по рецентным цокорам рода *Siphneus* составила 130 черепов с верхними и нижними челюстными рядами. Для сравнения были привлечены выборки родов *Myospalax* и *Eospalax*, также хранящиеся в вышеперечисленных организациях.

В описании моляров мы использовали терминологию (рис. 2), представленную в современных работах по морфологии цокоров (Liu et al., 2014; Qin et al., 2021). Фотографии палеонтологического материала были сделаны на микроскопе LEICA DMC6200. Измерения материала были сделаны с помощью программ tpsUtil ver.1.82 и tpsDig2 ver.2.32 (Rohlf, 2015). Череп из местонахождения Додогол был исследован методом компьютерной томографии в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН, Москва) на рентгеновском микротомографе Neoscan N80, со следующими параметрами: 84 kV, фильтр – Cu 0.1 мм. Данные сканирования были обработаны в программе NeoScan версия 3.0.2. Получившееся разрешение изображения составило 20.5 мкм

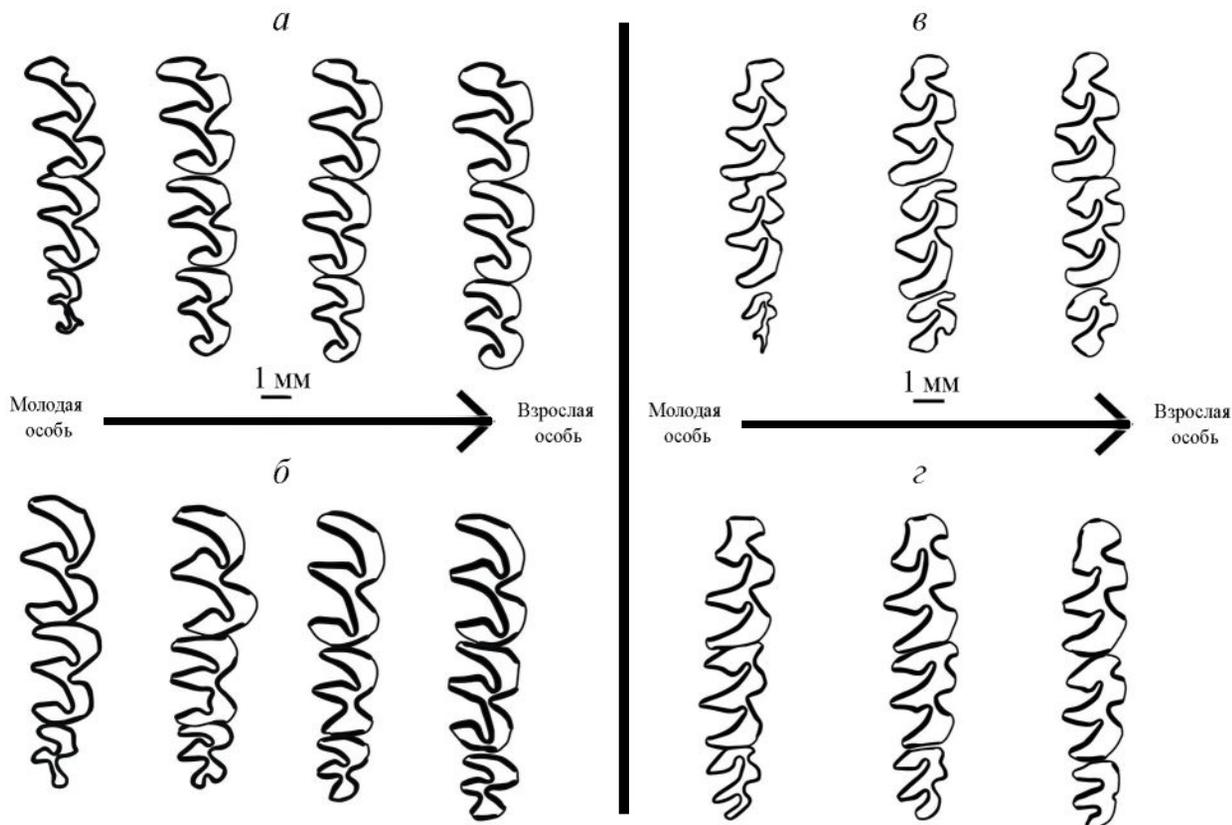


Рис. 3. Онтогенетическое развитие моляров даурских и маньчжурских покровов: *а* – онтогенетическое развитие верхних моляров маньчжурских покровов, *б* – даурских; *в* – онтогенетическое развитие нижних моляров маньчжурских покровов, *г* – даурских.

на пиксель при общем разрешении 2704×1520 пикселей на каждый срез. Иллюстрации по результатам томографии были подготовлены в программе STvox версии 3.3.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ОТ РЯД RODENTIA

СЕМЕЙСТВО MYOSPALACIDAE LILLJEBORG, 1866

Род *Siphneus* Brants, 1827

Mus: Pallas, 1778, с. 165 (part.).

Siphneus: Brants, 1827 с. 19.

Myospalax: Огнев, 1947, с. 664; Zheng, 1994, с. 57; Громов, Ербаева, 1995, с. 378.

Типовой вид – *Mus aspalax* Pallas, 1778, описан по рецентным образцам из Даурии между р. Ингодой и р. Аргунью.

Диагноз. В онтогенетическом развитии моляров отсутствует стадия, на которой образуются корни. Первые верхние моляры имеют от одного до двух входящих углов с лингвальной стороны (рис. 3). В случае с двумя входящими

углами, дентиновый тракт на передней стороне М1 отсутствует. Третьи верхние моляры имеют только один входящий угол с лингвальной стороны. У М3 задняя призма (Т4) либо менее развита по сравнению с передней призмой и призмой Т2, либо полностью редуцирована и слита с Т3. В тех случаях, когда Т4 не редуцирована, данная призма имеет овальную форму. Задняя призма нижних третьих моляров частично или полностью редуцирована. Входящие углы с лингвальной стороны $m3$ слабо развиты или полностью отсутствуют (рис. 3).

Видовой состав. От четырех до шести видов в зависимости от интерпретации молекулярных данных: *S. aspalax* (современный вид), *S. psilurus* (современный вид), *S. armandii* (современный вид, выделяется по молекулярным данным), *S. epsilanus* (современный вид, выделяется по молекулярным данным), *S. prosilurus* (конец раннего плейстоцена), *S. tolaensis* sp. nov. (конец раннего плейстоцена – начало среднего плейстоцена).

Таблица 1. Размеры моляров *S. tolaensis* sp. nov.: N – число образцов, min. – минимальный размер, mean – средний размер, max. – максимальный размер, s.d. – standard deviation (стандартное отклонение)

	Длина (мм)					Ширина (мм)			
	N	min.	mean	max.	s.d.	min.	mean	max.	s.d.
M2	2	2.51	2.51	2.51		1.88	1.94	2.00	
M3	1	2.11	2.11	2.11		1.47	1.47	1.47	
m1	5	3.3	3.374	3.52	0.085	1.84	1.998	2.17	0.127
m2	5	2.85	2.944	3.03	0.066	1.75	1.846	1.91	0.059
m3	1	2.11	2.11	2.11		1.44	1.44	1.44	

Сравнение. От рода *Prosiphneus* отличается отсутствием стадии формирования корней у коренных зубов. От рода *Myospalax* отличается упрощенным онтогенезом верхних и двух нижних (m2–m3) моляров, что выражается в отсутствии формирования и истирания эмалевых трубок на ранних стадиях онтогенеза. От родов *Eospalax* и *Yangia* отличается отсутствием дентинового тракта на передней стороне M1. Некоторые виды из рода *Siphneus* также отличаются от других родов по отсутствию или неразвитости протофлексуса у M1 и по форме и степени редуцированности задних призм нижних и верхних третьих моляров.

З а м е ч а н и я. Существуют несколько представлений о делении корнезубых цокоров на различные роды (Kretzoi, 1961; Zheng, 1994; Pokatilov, 2012; Liu et al., 2014; Li, Wang, 2015). Так как моляры корнезубых цокоров претерпевали значительные изменения в ходе онтогенеза, для определения видовых и родовых различий необходимы детальные онтогенетические схемы. Сопоставление таких схем позволит выявить основные эволюционные тренды в различных филетических линиях, что, по нашему мнению, должно стать основой для выделения таксонов родового ранга. На данный момент онтогенетические схемы представлены лишь для малой части видов внутри семейства *Myospalacidae*, поэтому мы относим всех корнезубых цокоров к одному роду *Prosiphneus*.

Siphneus tolaensis Golovanov et Zazhigin, sp. nov.

Название вида – от р. Тола, на берегу которой находится местонахождение Налайха.

Голотип – ГИН, № 1104/107; левый нижний m2 (рис. 4, a–z); Монголия, левый берег р. Тола, рядом с пос. Налайха выше по течению от г. Улан-Батор, местонахождение Налайха; конец раннего плейстоцена – начало среднего плейстоцена, середина второй пачки разреза Налайха.

Описание (рис. 4, 5). Цокоры с коренными зубами постоянного роста (эугипсодонтия), в онтогенезе которых присутствует стадия закрытия буккальных (нижнечелюстной ряд) или лингвальных (верхнечелюстной ряд) входящих углов. Данная стадия прослеживается только у взрослых особей, у которых в базальной части моляров начинают формироваться эмалевые трубки. У ювенильных особей все входящие углы коренных зубов полностью открыты, а на жевательной поверхности присутствует сплошной эмалевый контур (рис. 5), который прорезается дентиновыми трактами на более поздних стадиях онтогенеза (вместе с образованием эмалевых трубок). Размеры моляров приведены в таблице 1. Толщина эмали колеблется в диапазоне от 0.04 до 0.12 мм.

В структуре второго верхнего моляра с лингвальной стороны присутствует один хорошо выраженный входящий угол (LRA1), который ориентирован в сторону буккальной стороны с небольшим загибом в сторону задней части зуба. Данный угол закрывается в базальной части моляра и образует эмалевую трубку. С буккальной стороны присутствуют два развитых входящих угла (BRA-1, BRA-2), ориентированных на противоположную (лингвальную) сторону зуба с небольшим загибом в сторону задней части моляра. Дентиновые поля призм T1, T2, T3 и T4 частично изолированы друг от друга. Дентиновые поля передней призмы и T1 полностью слиты между собой. T4 имеет ромбовидную форму, у которой передняя и задняя стороны являются выпуклыми. Передняя призма и T2 имеют вогнутую заднюю сторону и выпуклую переднюю.

На M3 с лингвальной стороны присутствует один хорошо выраженный входящий угол (LRA1). Данный угол ориентирован в сторону буккальной стороны с небольшим загибом в сторону передней части зуба. С буккальной

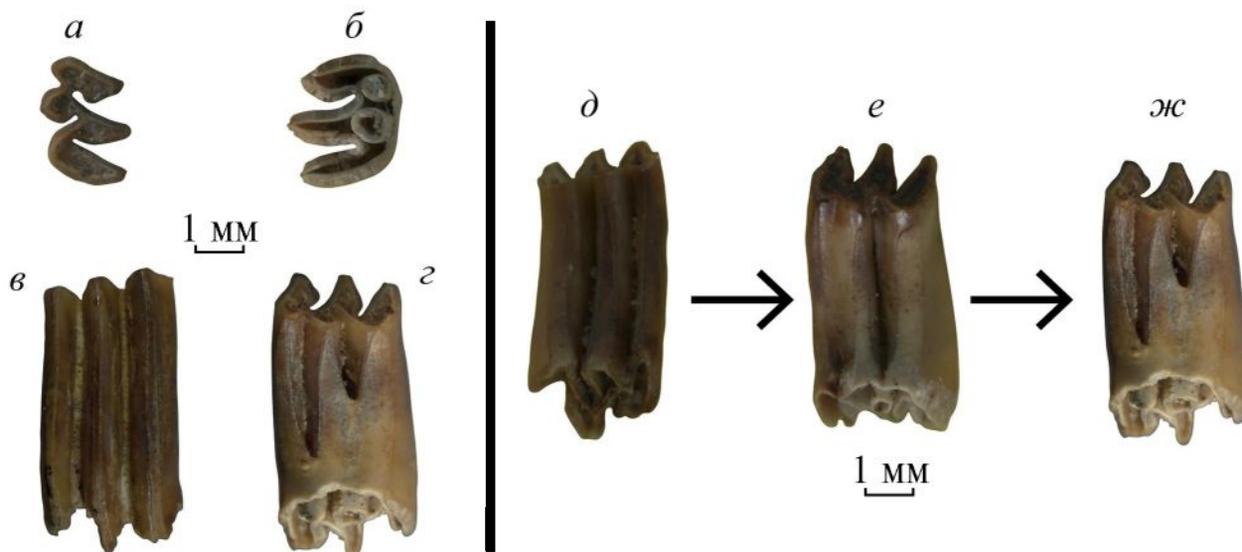


Рис. 4. *Siphneus tolaensis* sp. nov.: *a-z* – голотип ГИН, № 1104/107, левый m2: *a* – вид с жевательной стороны; *б* – вид с альвеолярной стороны; *в* – вид с лингвальной стороны; *з* – вид с буккальной стороны; *д-ж* – последовательные онтогенетические стадии на примере буккальной стороны m2 экз. ГИН, №№ 1104/105, 107, 109.

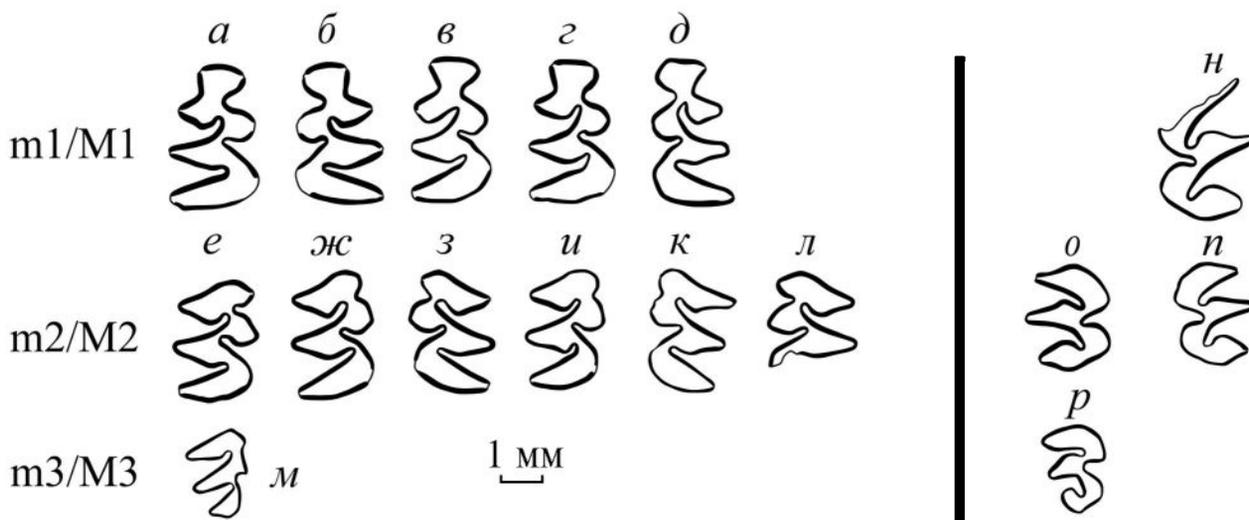


Рис. 5. *Siphneus tolaensis* sp. nov., экз. ГИН, №№ 1104/100–115, вид со стороны жевательной поверхности. Слева изображены нижние моляры (m1, m2 и m3), справа – верхние (M1, M2 и M3). Последовательность нумерации образцов совпадает с последовательностью их обозначения на рисунке: *a* – № 1104/100, *б* – № 1104/101... *п* – № 1104/115.

стороны присутствуют два развитых входящих угла (BRA-1, BRA-2), ориентированных на противоположную (лингвальную) сторону зуба. BRA-2 имеет сильный загиб в сторону задней части моляра. Дентиновые поля призм Т4 и Т3 частично слиты, в отличие от дентиновых полей призм Т1, Т2 и Т3, которые изолированы друг от друга в большей степени. Дентиновые поля передней призмы и Т1 полностью слиты между собой. Призма Т4 хорошо выражена и имеет ромбовидную форму.

Нижний первый моляр имеет три входящих угла (lra-1, lra-2, lra-3) с лингвальной стороны зуба; lra-1 и lra-2 хорошо развиты и ориентированы на противоположную (буккальную) сторону зуба с небольшим загибом в сторону антероконидного отдела. При этом lra-2 больше загнут в сторону антероконидного отдела, чем lra-1; lra-3 слабо развит и имеет форму открытого угла с ориентацией на буккальную сторону и на заднюю сторону моляра. С буккальной стороны находятся два входящих угла (bra-1

и bra-2), которые развиты в меньшей степени, чем противолежащие lra-1 и lra2. В свою очередь, bra-1 более развит, чем bra-2 и ориентирован на лингвальную сторону зуба с небольшим загибом в сторону антероконидного отдела; bra-2 ориентирован на лингвальную сторону зуба без существенного загиба в ту или иную сторону. У взрослых особей буккальные входящие углы имеют тенденцию к закрытию, вследствие чего в базальной части зуба формируется эмалевая трубка на месте bra-1. За счет подобной формы и ориентировки входящих углов призмы p1 и t1 имеют выпуклую форму с задней стороны и вогнутую (t1) или субпрямую (p1) с передней. Передняя сторона антероконидного отдела m1 имеет субпрямую, слабоизогнутую форму, сам антероконидный отдел имеет треугольную форму. Дентиновое поле антероконидного отдела широко слито с дентиновым полем t3. По краям входящих углов имеются дентиновые тракты, образующие разрывы в эмалевом контуре.

В структуре второго m2 на лингвальной и буккальной сторонах зуба присутствуют по два входящих угла (lra-1, lra-2, bra-1, bra-2). Данные входящие углы имеют схожие морфологические характеристики с аналогичными углами на нижнем m1. У взрослых особей bra-1 и bra-2 закрываются в базальной части зуба, образуя две эмалевые трубки. Призмы p1, t1 и t3 имеют выпуклую форму с задней стороны и вогнутую (t1 и t3) или субпрямую (p1) с передней. Дентиновые поля призмы p1, t1, t2 и t3 частично изолированы друг от друга. Дентиновые поля передней призмы и t3 полностью слиты между собой.

На m3 с лингвальной стороны зуба находятся два хорошо выраженных входящих угла (lra-1, lra-2), которые ориентированы в сторону лингвально-передней части зуба; lra-2 развит в большей степени, чем lra-1. С буккальной стороны присутствуют два сильно редуцированных входящих угла (bra-1, bra-2; bra-1 слабо проявлен на жевательной поверхности и практически отсутствует в базальной части зуба, а bra-2 выражен только в форме небольшого изгиба внешнего контура. Задняя призма редуцирована по сравнению с призмами t1 и t3, при этом хорошо выражена и имеет треугольную форму. Дентиновое поле задней призмы изолировано от дентинового поля призмы t1.

Размеры. См. табл. 1.

Сравнение. Главным диагностическим признаком *S. tolaensis* sp. nov. является наличие полностью открытых входящих углов в структуре

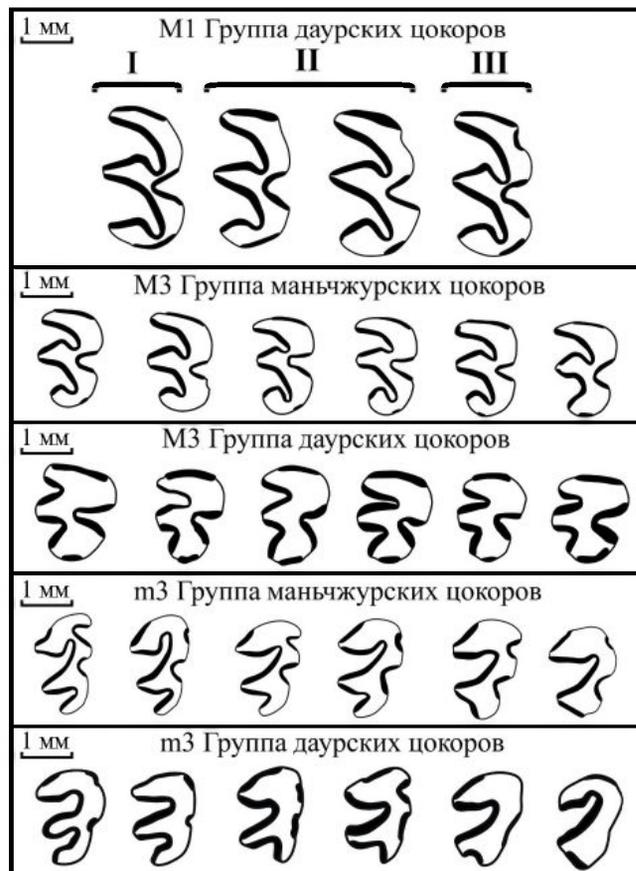


Рис. 6. Морфотипическая изменчивость моляров в группах даурских и маньчжурских цокоров. Обозначения морфотипов M1 даурских цокоров: I—M1 – с полной редукцией протофлексуса, II—M1 – с частично редуцированным протофлексусом без эмали, III—M1 – с частично редуцированным протофлексусом с эмалью.

моляров на ранних онтогенетических стадиях, которые могут частично закрываться в базальной части зубов и образовывать эмалевые трубки у более взрослых особей. При этом лингвальные углы на нижнечелюстном ряду и буккальные на верхнечелюстном остаются открытыми на жевательной и базальной стороне моляров. У всех современных некорнезубых цокоров рода *Siphneus* входящие углы остаются открытыми на протяжении всего онтогенеза. Также *S. tolaensis* sp. nov. отличается от цокоров из морфологической группы *aspalax – armandii*, *S. prosilurus* и *S. psilurus* по морфологии буккальных входящих углов на m2. У *S. tolaensis* sp. nov. bra-1 развит в большей степени, чем bra-2, имеет удлиненную вытянутую форму и по форме схож с входящими углами с лингвальной стороны. У других видов из рода *Siphneus* bra-1 почти не отличается по морфологии от bra-2; оба входящих угла имеют широко открытую и не

удлиненную форму. Подобные различия между *S. tolaensis* sp. nov. и остальными видами рода *Siphneus* характерны и для входящих буккальных углов на *m1*, хотя в данном случае они выражены в меньшей степени, чем на *m2*.

З а м е ч а н и я . Единственный изученный первый верхний моляр *S. tolaensis* sp. nov. имеет плохую сохранность, что не позволяет охарактеризовать его строение для данного вида.

М а т е р и а л . Из типового местонахождения экз. ГИН, №№ 1104/100–115; верхние моляры: 1 *M1* (передняя часть зуба отсутствует), 2 *M2* и 1 *M3*; нижние моляры: 5 *m1*, 6 *m2* и 1 *m3*.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЯРОВ МАНЬЧЖУРСКИХ И ДАУРСКИХ ЦОКОРОВ

Первичное разделение рода *Siphneus* на морфологические группы можно провести по наличию одного входящего угла на лингвальной стороне верхнего *M1* (даурские цокоры) или присутствию двух входящих лингвальных углов на том же моляре (маньчжурские цокоры) (рис. 3). В группе даурских цокоров можно выделить несколько морфотипов *M1* (рис. 6): *M1* с полной редукцией протофлексуса (морфотип I), *M1* с частично редуцированным протофлексусом без эмали (морфотип II) и *M1* с частично редуцированным протофлексусом с эмалью (морфотип III). Последний морфотип представлен у единичных экземпляров и может считаться аномалией. Помимо морфологии верхних *M1*, маньчжурские и даурские цокоры также разделяются по морфологии *M3* и *m3*.

В группе даурских цокоров у *M3* задняя призма (*T4*) редуцирована и полностью слита с призмой *T3*. Буккальные и лингвальные входящие углы либо слабо развиты, либо имеют ориентировку, перпендикулярную оси длины моляра без сильного загиба в направлении задней стороны зуба. У группы маньчжурских цокоров задняя призма меньше по сравнению с передней призмой и призмой *T2*, но при этом хорошо выражена, а дентиновое поле только частично слито с полем *T3*. Буккальные входящие углы хорошо развиты и имеют ориентировку, перпендикулярную оси длины моляра с сильным загибом в направлении задней стороны зуба. В единичных случаях второй входящий угол слабо развит, из-за чего задняя призма сливается с *T3*.

Нижние третьи моляры в обеих группах обладают высокой морфологической вариативностью.

В группе даурских цокоров присутствуют морфотипы с хорошо выраженной задней призмой и морфотипы, у которых задняя призма полностью редуцирована. Также варьирует число и выраженность входящих углов за счет редукции первого входящего угла у части морфотипов. Буккальные углы практически не проявлены и зачастую маркируются только по участкам эмали или полностью отсутствуют. У маньчжурских цокоров буккальные углы, напротив, всегда в той или иной степени проявлены. Задняя призма, как и у даурских цокоров, может быть проявлена в одних морфотипах и полностью редуцирована в других. За счет подобной конфигурации входящих углов и призм дентиновые поля у даурских цокоров слиты в большей степени, чем у маньчжурских.

Из вымерших видов, которые считают предковыми для даурских и маньчжурских цокоров, следует отметить *Siphneus wongi* и *S. prosilurus* (Young, 1934; Pei, 1936; Вангенгейм и др., 1966; Alexeeva, 2006; Alexeeva, Erbajeva, 2008; Qin et al., 2021). *S. prosilurus* был описан как предковый вид для маньчжурских цокоров и отличается преимущественно меньшими размерами (Qin et al., 2021). Большой интерес вызывает *S. wongi*, предположительно предковый вид для даурских цокоров, в правомерности выделения которого высказывались определенные сомнения (Вангенгейм и др., 1966). В качестве диагностических признаков для данного вида определялась меньшая редукция задних призм на нижних и верхних третьих молярах (Young, 1934; Pei, 1936). Наше исследование показывает, что морфотипы, попадающие под данные определения, встречаются и в современных популяциях.

Описанный нами новый вид *S. tolaensis* sp. nov. из местонахождения Налайха по своей морфологии сильно отличается от всех остальных видов рода *Siphneus*. Наиболее близким по форме моляров видом к *S. tolaensis* является корнезубый вид *Prosiphneus pseudarmandi*. Данный раннеплейстоценовый вид был описан как предковый для даурских цокоров, у которого на поздних онтогенетических стадиях происходило образование корней (Teilhard de Chardin, 1940). От *P. pseudarmandi* цокоры из Налайхи сохранили форму жевательной поверхности и тенденцию к образованию эмалевых трубок (у взрослых особей), что, в свою очередь, предшествует образованию корней у *P. pseudarmandi* (на ранних стадиях онтогенеза). Результаты компьютерной томографии черепа из местонахождения Додогол показали отсутствие признаков образования эмалевых

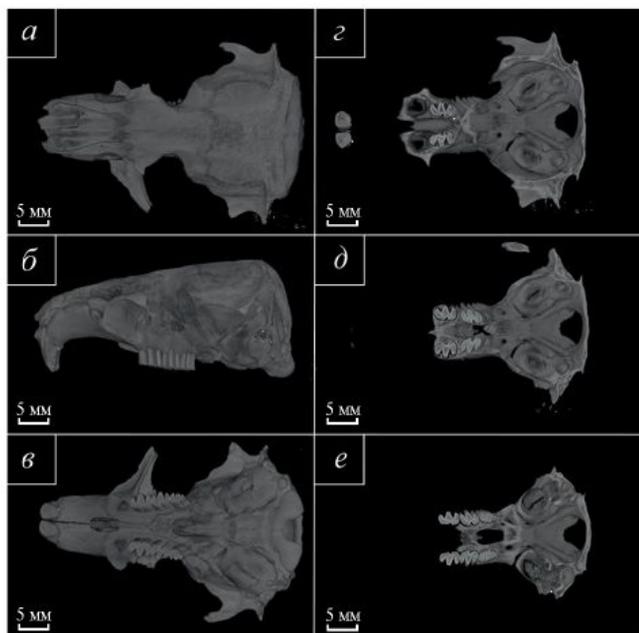


Рис. 7. *Siphneus aspalax* Pallas, 1776, экз. ГИН, № 624/31, череп с правыми и левыми М1–3, компьютерная томография: *a* – с дорсальной стороны, *б* – с левой латеральной стороны, *в–с* – вентральной стороны, *г–е* – последовательные разрезы в аксиальной проекции, показывающие основания верхних моляров; Россия, Бурятия, местонахождение Додогол; первая половина среднего плейстоцена.

трубок и закрытия входящих лингвальных углов на верхнечелюстном ряду (рис. 7). Морфология моляров из местонахождения Додогол в целом соответствует определенным морфотипам современных даурских цокоров.

ОБСУЖДЕНИЕ

Моляры даурских и маньчжурских цокоров имеют ряд признаков, позволяющих уверенно отличать их от западносибирских и центрально-китайских цокоров. От западносибирской группы даурские и маньчжурские цокоры отличаются по морфологии всех молярных зубов (Golovanov, Zazhigin, 2023). От цокоров из рода *Eospalax* – по М1 (отсутствие дентинового тракта на передней стороне) и М3/м3 (по редуцированности задних призм). Мы считаем, что подобные различия позволяют выделить даурских и маньчжурских цокоров в отдельный род *Siphneus*, что ранее уже было нами предложено (Golovanov, Zazhigin, 2023).

Число видов внутри рода *Siphneus* может варьировать в зависимости от различной интерпретации молекулярных данных (Пузаченко и др., 2009; Puzachenko et al., 2013; Павленко и др., 2014; Liu et al., 2022). Ориентируясь исключительно на

морфологию моляров, мы можем с уверенностью отличать даурских и маньчжурских цокоров друг от друга по М1 и М3/м3. При этом данные морфологические группы обладают высокой морфотипической изменчивостью. Стоит отметить определенную географическую закономерность в распределении морфотипов. Так, например, в западных популяциях даурских цокоров морфотип II М1 встречается реже, чем в восточных популяциях. Для маньчжурских цокоров характерно преобладание морфотипов нижних м3 с выраженной задней призмой в северо-западных популяциях при преобладании морфотипов с редуцированной задней призмой в юго-восточных. Пока, однако, затруднительно сказать, насколько данная вариативность соответствует различию между традиционно выделяемыми видами (*S. aspalax* и *S. psilurus*) и видами, отделенными от них сравнительно недавно (*S. armandii* и *S. epsilonus*).

Описанная морфологическая вариативность даурских цокоров включает в себя признаки, по которым был выделен среднеплейстоценовый вид *S. wongi*. На основе этого представляется неверным придание данному таксону видового ранга. Скорее, здесь следует говорить о хроноподвиде, который можно проследить на больших выборках с использованием различных морфометрических методов. До появления подобных исследований целесообразно исключить данный таксон из филогенетических построений. Также компьютерная томография черепа из местонахождения Додогол показала, что уже в среднем плейстоцене появились все признаки, характерные для даурских цокоров современного типа.

Вероятным предковым видом для даурских цокоров является *Siphneus tolaensis* sp. nov., возникновение которого должно было произойти на границе раннего и среднего плейстоцена. Данный вид, описанный нами по остаткам из местонахождения Налайха, является промежуточной формой между *Prosiphneus pseudarmandii* и даурскими цокорами. У моляров *S. tolaensis* sp. nov. отсутствуют корни, но еще имеется тенденция к образованию эмалевых трубок. Можно утверждать, что цокоры из Налайхи маркируют собой окончательный переход от гипсодонтии к эугипсодонтии в соответствующей филогенетической линии. Т.к. уже в первой половине среднего плейстоцена появляются даурские цокоры с современным типом строения, то стратиграфическое распространение *S. tolaensis* sp. nov. было сравнительно небольшим по своей продолжительности.

* * *

Авторы выражают благодарность А.Ю. Пузаченко (Ин-т географии РАН) за научные консультации и предоставление фотографий коллекций из бывшего Биолого-почвенного ин-та ДВО РАН. Авторы выражают благодарности профессору Дэянь Гэ (Prof. Deyan Ge) и профессору Цисэнь Ян (Prof. Qisen Yang) за возможность работы с коллекциями из Ин-та зоологии Академии наук Китайской Народной Республики (Пекин). Также авторы благодарят акад. А.В. Лопатина (ПИН РАН) и А.О. Аверьянова (ЗИН РАН) за ценные замечания и Р.А. Ракитова (ПИН РАН) за консультации и помощь с компьютерной фотографией.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена при финансовой поддержке ГИН РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вангенгейм Э.А., Беляева Е.И., Гарутт В.Е. и др. Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1966. Вып. 152. 162 с.
- Громов В.И., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Изд-во Зоол. ин-та РАН, 1995. 522 с.
- Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др. Поздний кайнозой Монголии (стратиграфия и палеогеография). М.: Наука, 1989. 213 с.
- Жегалло В.И., Зажигин В.С., Колосова Г.Н. и др. На-лайха – опорный разрез нижнего плейстоцена Монголии // Стратиграфия и палеогеография антропоге-на. М.: Наука, 1982. С. 124–142.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 812 с.
- Павленко М.В., Цвирка М.В., Кораблёв В.П., Пуза-ченко А.Ю. Распространение цокоров (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) на востоке России по ре-зультатам генетического и морфологического ана-лизом // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных: Матер. междунар. научно-практич. конф. Владивосток: ООО “Рея”, 2014. С. 224–232.
- Покатилов А.Г. Стратиграфия кайнозоя Евразии (па-леонтологическое обоснование). Иркутск: ИрГТУ, 2012. 304 с.
- Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П. Морфо-метрическая изменчивость черепа цокоров (Rodentia, Myospalacinae) // Зоол. журн. 2009. № 1. С. 92–112.
- Alexeeva N.V. Overview of Myospalacids (Cricetidae, Myospalacinae) from Transbaikalia // Beitr. Paläontol. 2006. № 30. P. 1–4.
- Alexeeva N.V., Erbajeva M.A. Diversity of Late Neogene–Pleistocene small mammals of the Baikalian region and implications for paleoenvironment and biostratigraphy: an overview // Quatern. Intern. 2008. V. 179. P. 190–195.
- Bazhenov Y.A., Pavlenko M.V. Distribution of zokors (Myospalax, Rodentia) in Transbaikalia // Biol. Bull. 2020. V. 47. P. 1235–1244.
- de Bruijn H., Marković Z., Wessels W. et al. On the antiquity and status of the Spalacidae, new data from the late Eocene of south-East Serbia // Palaeobiodiv. Palaeoenvir. 2023. V. 103. P. 433–445.
<https://doi.org/10.1007/s12549-022-00529-z>
- Eisenmann V., Kuznetsova T. Early Pleistocene equids (Mammalia, Perissodactyla) of Nalaikha, Mongolia, and the emergence of modern Equus Linnaeus, 1758 // Geodiversitas. 2004. V. 26. № 3. P. 535–561.
- Erbajeva M.A., Borisova N.G., Alexeeva N.V. The history of small mammal fauna of Western Transbaikalia: a brief review // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2021. V. 908. P. 012017.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012017>
- Golovanov S., Zazhigin V. Characterization of the West Siberian lineage of zokors (Mammalia, Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) and divergence in molar development // J. Paleontol. 2023. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1017/jpa.2023.61>
- Kretzoi M. Zwei Myospalaxiden aus dem Nordchina (in Hungarian) // Vertebr. Hung. 1961. № 3. P. 123–136.
- Liu L.P., Zheng S.H., Cui N., Wang L.H. Rootless myospalacines from Upper Pliocene to Lower Pleistocene of Wenwanggou section, Lingtai, Gansu // Vertebr. Palasiat. 2014. V. 52. № 4. P. 440–466.
- Liu X., Zhang Sh., Cai Zh. et al. Genomic insights into zokors phylogeny and speciation in China // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 2022. V. 119. № 19. P. e2121819119.
- Norris R.W., Zhou K.Y., Zhou C.Q. et al. The phylogenetic position of the zokors (Myospalacinae) and comments on the families of muroids (Rodentia) // Mol. Phylog. Evol. 2004. V. 31. P. 972–978.
- Pei W.C. On the mammalian remains from locality 3 at Choukoutien // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1936. V. 7. № 5. P. 1–108.
- Puzachenko A.Y., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Tsvirka M.V. Karyotype, genetic and morphological variability in North China zokor, Myospalax psilurus (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) // Russ. J. Theriol. 2013. V. 13. № 1. P. 27–46.

- Qin Ch., Wang Y., Liu S. et al.* First discovery of fossil *Episiphneus* (Myospalacinae, Rodentia) from Northeast China // *Quatern. Intern.* 2021. V. 591. P. 59–69.
- Reig O.A.* A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae // *J. Zool.* 1980. V. 192. P. 257–281.
- Rohlf F.J.* The Tps series of software // *Hystrix.* 2015. V. 26. № 1. P. 1–4.
- Tarasov O.V., Zhuravleva G.A., Abramson N.I.* The position of zokors in the system of muroid rodents: Molecular genetic data // *Dokl. Biol. Sci.* 2011. V. 436. P. 39–41.
- Teilhard de Chardin P.* The fossils from locality 18 near Peking // *Palaeontol. Sin.* 1940. V. 9. P. 1–94.
- Teilhard de Chardin P., Young C.C.* Fossil mammals from the late Cenozoic of north China // *Palaeontol. Sin.* 1931. V. 9. P. 1–67.
- Wilson D.E., Reeder D.M.* *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference.* 3d ed. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2005. 142 p.
- Young C.C.* On the Insectivora, Chiroptera, Rodentia and Primates other than *Sinanthropus* from Locality 1 at Choukoutien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1934 V. 8. № 3. P. 1–160.
- Zhang T., Lei M.-N., Zhou H. et al.* Phylogenetic relationships of the zokor genus *Eospalax* (Mammalia, Rodentia, Spalacidae) inferred from whole-genome analyses, with description of a new species endemic to Hengduan Mountains // *Zool. Res.* 2022. V. 43. № 3. P. 331–342.
- Zheng Sh.* Classification and evolution of the Siphneidae // *Rodent and Lagomorph Families of Asian Origins and Diversification* / Eds. Tomida Y., Li C.K., Setoguchi T. Tokyo: Nat. Sci. Museum, 1994. P. 57–76.

Evolution and Taxonomy of the Pleistocene North Asian Zokors, Genus *Siphneus* (Myospalacidae, Rodentia, Mammalia)

S. E. Golovanov¹, V. S. Zazhigin²

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

²*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

According to the concept proposed by the authors of dividing modern rootless zokors and their ancestral Pleistocene rootless forms into the genera *Myospalax*, *Siphneus*, and *Eospalax*, Manchurian and Daurian zokors were assigned to the genus *Siphneus*. In this paper details of the morphological differences of the genus *Siphneus* and analysis of the evolutionary lineages among the genus are presented. A new phylogenetic scheme is proposed, in which a new species *S. tolaensis* sp. nov. ancestral to the Daurian zokors is described on the basis of remains from the Nalaikha locality (Mongolia, late Early – early Middle Pleistocene).

Keywords: Rodentia, Myospalacidae, Daurian zokors, Pleistocene, North Asia

УДК 569.33:551.793(597)

НОВЫЙ ВИД ANOUROSOREX (SORICIDAE, LIPTYPHLA) ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНА ВЬЕТНАМА

© 2024 г. А. В. Лопатин*

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

*e-mail: alopai@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.11.2023 г.

После доработки 22.11.2023 г.

Принята к публикации 22.11.2023 г.

Из среднеплейстоценовых отложений пещеры Там-Хай (провинция Лангшон, северный Вьетнам) описаны фрагменты челюстей и изолированные зубы кротовой землеройки *Anourosorex andabata* sp. nov. Это первая ископаемая находка *Anourosorex* во Вьетнаме. Новый вид характеризуется средними размерами (как у современного *A. squamipes* Milne-Edwards, 1872), узкой вершиной венечного отростка нижней челюсти и слабо редуцированным (относительно длинным и широким) талонидом M_1 .

Ключевые слова: *Anourosorex*, *Anourosoricini*, *Soricidae*, *Lipotyphla*, плейстоцен, пещера Там-Хай, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0031031X24030122 EDN: EOJKNH

Обитающие ныне в Юго-Восточной Азии кротовые землеройки рода *Anourosorex* – это последние реликты специализированной трибы *Anourosoricini*, представители которой были таксономически весьма разнообразны и широко распространены в неогене Евразии и Северной Америки и в плейстоцене Азии (Storch, Zazhigin, 1996; Dam, 2004, 2010; Zazhigin, Voyta, 2022). В настоящее время ареал *A. squamipes* Milne-Edwards, 1872 включает центральный и южный Китай (провинции Сычуань, Ганьсу, Шэньси, Хубэй, Цзянси, Гуандун, Юньнань), север и восток Мьянмы, северный Таиланд, северный Лаос и север Вьетнама (Motokawa, Lin, 2002; Wu et al., 2011; Wang et al., 2014; He et al., 2016; Абрамов, 2017; Burgin, He, 2018; Saito et al., 2021). *A. assamensis* Anderson, 1875 известен из северо-восточной Индии (штаты Ассам, Мегхалая, Нагаленд, Манипур и Мизорам), западной Мьянмы и юго-западного Китая (Шаньнань, Тибет), *A. schmidi* Petter, 1963 распространен в северо-восточной Индии (штаты Сикким и Аруначал-Прадеш) и Бутане, а *A. yamashinai* Kuroda, 1935 обитает на Тайване (Motokawa, Lin, 2002; Kawada et al., 2014; He et al., 2016; Burgin, He, 2018). Эти крупные землеройки (длина тела без хвоста до 119 мм; Burgin, He, 2018) адаптированы к роющему образу жизни и питанию земляными червями, насекомыми и другими

почвенными беспозвоночными. Строение коренных зубов и жевательной мускулатуры кротовых землероек позволяет предполагать исходно более хищный образ жизни предковых наземных форм *Anourosoricini* (Dam, 2004; Prieto, Dam, 2012; Zazhigin, Voyta, 2022).

Вымершая кротовая землеройка *A. japonicus* Shikama et Hasegawa, 1958 обитала в Японии в среднем и позднем плейстоцене (Shikama, Hasegawa, 1958; Kawamura, 1988). Из Китая описаны позднемиоценовый *A. oblongus* Storch et Qiu, 1991, раннеплейстоценовые *A. quadratidens* Zheng et Zhang, 1991, *A. triangulatidens* Zheng et Zhang, 1991 и *Anourosorex* sp. (= "*A. fanchangensis*" nom. nud.; Sun, 2006; Wu et al., 2015), ранне–среднеплейстоценовый *A. edwardsi* Zheng, 1985, среднеплейстоценовые *A. kui* Young et Liu, 1951 и *A. qianensis* Zheng, 1985 (Young, Liu, 1951; Zheng, 1985, 2004; Storch, Qiu, 1991; Ye et al., 1991; Jin et al., 2008; Wang et al., 2017; Dong, Zhang, 2022; Flynn et al., 2022; Sun et al., 2023). Ископаемые остатки *A. squamipes* известны из среднего и верхнего плейстоцена Китая (Qiu et al., 1984; Xu, You, 1984; Dam, 2004; Wu et al., 2006; He et al., 2016; Wu, Wang, 2018). Основные морфологические различия между видами *Anourosorex* состоят в размерах и пропорциях черепа, нижней челюсти и зубов (Zheng, 1985, 2004; Storch, Qiu, 1991; Motokawa, Lin, 2002).

Ниже описаны первые ископаемые находки *Anourosorex* во Вьетнаме. Они происходят из пещеры Там-Хай (Thảm Hai), которая входит в пещерный комплекс Там-Кхюиен (Thảm Khuỷên) в провинции Лангшон, известный совместными находками архаичных людей *Homo erectus* (Dubois, 1893) и гигантопитеков *Gigantopithecus blacki* von Koenigswald, 1935 и датированный средним плейстоценом (Там-Хай: 300–200 тыс. лет или 250 тыс. лет; Там-Кхюиен: 475 ± 125 тыс. лет) (Olsen, Ciochon, 1990; Ciochon et al., 1996; Zeitoun et al., 2016). Материал из пещеры Там-Хай собран экспедиционным отрядом Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в 2021 и 2023 гг. в ходе работ Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (Тропический центр, Ханой), хранится в коллекции ПИН в Москве. Ранее из этого местонахождения автором были описаны остатки землеройки *Chodsigoa saovansunga* Lunde, Musser et Son, 2003 и грызунов *Typhlomys stegodontis* Lopatin, 2021 и *Eothenomys eleusis* (Thomas, 1911) (Лопатин, 2021, 2022, 2023).

Для сравнения использовались современные экземпляры *A. squamipes* из коллекции Зоологического музея Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова (ЗММУ, Москва) и Зоологического ин-та РАН (ЗИН, С.-Петербург).

Внутреннее строение образцов изучено на рентгеновском микротомографе Neoscan N80 в ПИН. Изображения получены с помощью цифрового фотоаппарата Nikon D800 с объективом AF-S Micro NIKKOR 60 mm f/2.8G ED и сканирующего электронного микроскопа Tescan Vega II ХМУ в ПИН.

Терминология и методика измерения зубов и челюстей по Й. Рёймеру (Reumer, 1984), с изменениями (Лопатин, 2004; Lopatin, 2006; Лопатин, Тесаков, 2021; Zazhigin, Voyta, 2022). Размеры приведены в мм. Обозначения измерений нижней челюсти и зубов: ARH – высота восходящей ветви нижнечелюстной кости (расстояние от верхней точки дуги перед угловым отростком до вершины венечного отростка); ARWC – ширина восходящей ветви в сочленовном отростке (расстояние от переднего края нижнечелюстного отверстия до верхней фасетки сочленовного мышелка); AW – передняя ширина; BL – лабиальная длина; H – наибольшая высота; HCOND – высота сочленовного мышелка; HCOR – высота венечного отростка (расстояние от вентрального

края нижнечелюстного отверстия до вершины венечного отростка); HMB – высота горизонтальной ветви нижнечелюстной кости; L – наибольшая длина; LL – лингвальная длина; LLF – длина нижней фасетки сочленовного мышелка; LT – длина талона; LUF – длина верхней фасетки сочленовного мышелка; PE – длина до выемки заднего края (posterior emargination); PW – задняя ширина; TAL – длина талонида; TAW – ширина талонида; TRL – длина тригонида; TRW – ширина тригонида; W – наибольшая ширина.

Автор благодарен Е.Н. Машенко, Н.В. Волковой, Б.И. Морковину, А.В. Подлеснову, К.К. Тарасенко (ПИН) и Ле Суан Даку (Ин-т тропической экологии Совместного Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, Ханой) за участие в сборах материалов, А.Н. Кузнецову и С.П. Кузнецовой (Тропический центр) – за помощь в организации и проведении экспедиции, А.О. Аверьянову (ЗИН), С.В. Крускопу и В.С. Лебедеву (ЗММУ) – за предоставленную возможность работы с коллекционными образцами, С.В. Багирову и Р.А. Ракизову (ПИН) – за помощь в подготовке иллюстраций.

ОТ Р Я Д LIPOTYPHLA

СЕМЕЙСТВО SORICIDAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817

ПОДСЕМЕЙСТВО SORICINAE FISCHER VON WALDHEIM, 1817

Т р и б а Anourosoricini Anderson, 1879

Род Anourosorex Milne-Edwards, 1872

Anourosorex andabata Lopatin, sp. nov.

Название вида *andabata* *лат.* – гладиатор, сражавшийся вслепую, с завязанными глазами или в закрытом шлеме без прорезей для глаз¹.

Голотип – ПИН, № 5826/828, левая нижнечелюстная кость с I₁ и M₁–M₃; Вьетнам, провинция Лангшон, уезд Биньзя, пещера Там-Хай, обособленная северная галерея; средний плейстоцен.

Описание (рис. 1–4). Размеры средние для рода. Крупное подглазничное отверстие находится над метастилем P⁴ и парастилем M¹, мелкое слезное отверстие расположено на уровне вырезки между параконном и метаконом M¹ (рис. 1, *a*). Рудиментарный скуловой отросток выражен на уровне средней части M². Крупное

¹ Название связано с сильной редукцией глаз у кротовых землероек и поединками самцов в брачный период (см. Liao et al., 2013).

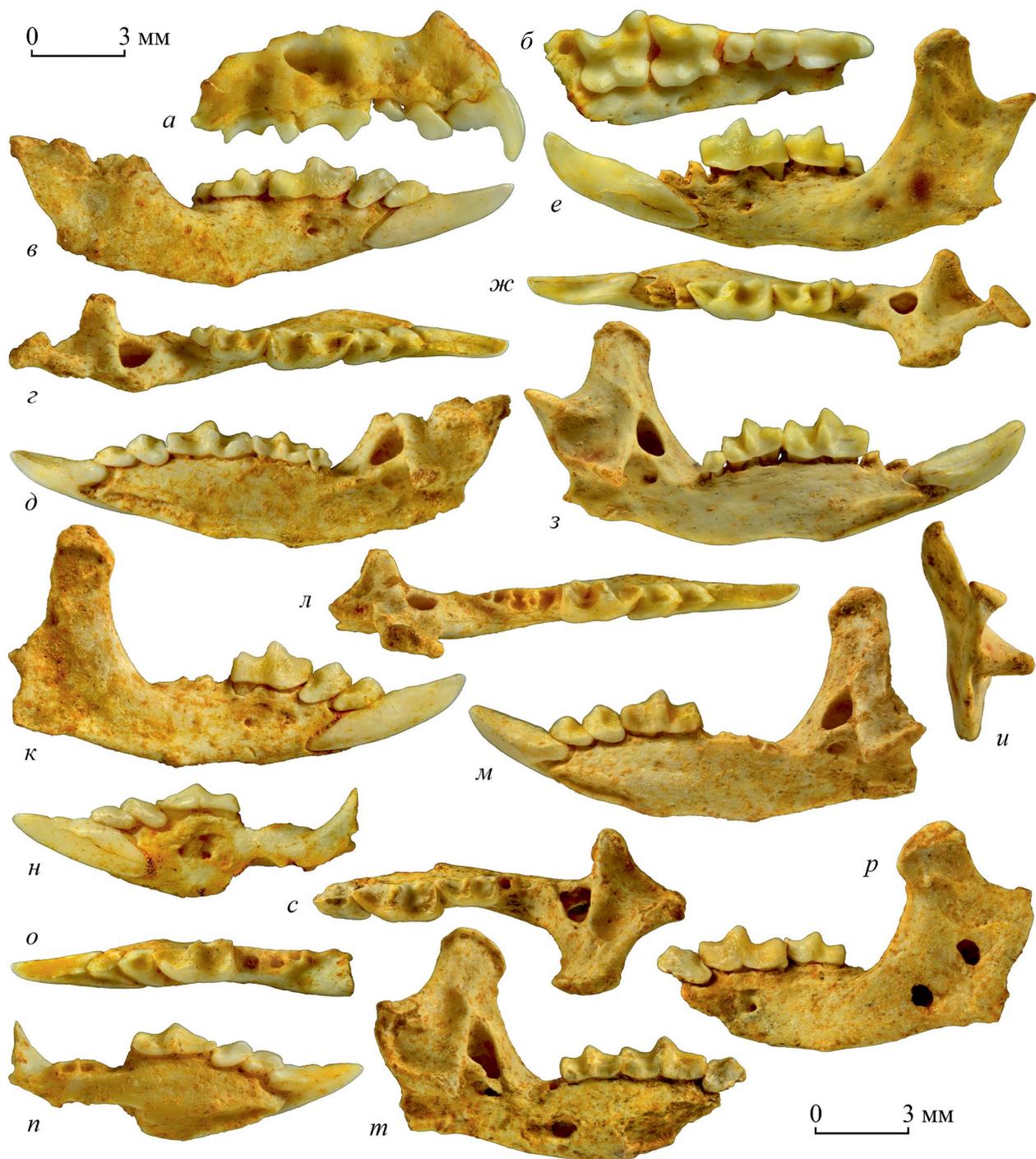


Рис. 1. *Anourosorex andabata* sp. nov.: *a, б* – экз. ПИН, № 5826/826, фрагмент правой верхнечелюстной кости с I^1-M^1 ; *a* – с лабиальной стороны, *б* – с окклюзиальной стороны; *в–д* – экз. ПИН, № 5826/827, фрагмент правой нижнечелюстной кости с I_1-M_3 ; *в* – с лабиальной стороны, *г* – с окклюзиальной стороны, *д* – с лингвальной стороны; *е–и* – голотип ПИН, № 5826/828, левая нижнечелюстная кость с I_1 и M_1-M_3 ; *е* – с лабиальной стороны, *ж* – с окклюзиальной стороны, *з* – с лингвальной стороны, *и* – с задней стороны; *к–м* – экз. ПИН, № 5826/829, правая нижнечелюстная кость с I_1-M_1 ; *к* – с лабиальной стороны, *л* – с окклюзиальной стороны, *м* – с лингвальной стороны; *н–п* – экз. ПИН, № 5826/830, фрагмент левой нижнечелюстной кости с I_1-M_1 ; *н* – с лабиальной стороны, *о* – с окклюзиальной стороны, *п* – с лингвальной стороны; *р–т* – экз. ПИН, № 5826/831, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_4-M_2 ; *р* – с лабиальной стороны, *с* – с окклюзиальной стороны, *т* – с лингвальной стороны; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

переднее небное отверстие лежит лингвальнее A^1 , мелкое заднее небное отверстие – лингвальнее вершины гипокона P^4 (рис. 1, б). Зубы беспигментные.

Верхний резец I^1 мощный, с высокой узкой вершиной, крупным широким талоном и обширной продольной впадиной. Вершина резца крючковидно загнута назад. Лабиальный бугорок талона лезвиеобразный, режущий гребень на лингвальном крае талона низкий, но резкий. На нестертых I^1 (экз. ПИН, №№ 5826/621, 622) между лабиальным ребром главного бугорка и лабиальным бугорком талона имеется узкая глубокая вырезка. Лабиальный цингулюм слабый или умеренный, развит только в основании талона. Корень по длине примерно равен коронке, в челюсти дистально достигает апикальной части заднего корня A^1 (рис. 2, а). Корень I^1 мощный, резко изогнутый, с глубокими продольными боковыми желобками (рис. 3, б, з).

Передний верхний однобугорковый зуб A^1 относительно крупный (по ширине приблизительно равен талону I^1), округленно-прямоугольных очертаний с окклюзионной стороны. Главный бугорок сравнительно высокий, латерально сжатый, лезвиеобразный. Лингвальный выступ широкий. Лабиальный цингулюм хорошо выраженный, но тонкий; задний цингулюм мощный.

A^2 мелкий, приблизительно в 1.5 раза уступает по длине и ширине A^1 , низкий, с округленно-квадратной окклюзионной поверхностью; по строению в целом подобен A^1 . На экз. ПИН, № 5826/826 между A^2 и P^4 имеется отчетливая короткая диастема (рис. 3, а), однако она акцентирована утратой парастилия P^4 в результате стирания и небольшими сколами переднего края коронки P^4 и заднего края коронки A^2 .

P^4 крупный, семимоллярiformный, с сильно выступающей постеролабиально метастилиарной долей. Выемка заднего края (задняя вырезка) от умеренной до слабой (рис. 3, а, е). Парастиль умеренно развитый (экз. ПИН, № 5826/623; рис. 3, е). Паракон высокий, конический. Гребень паракристы высокий и резкий. Протокон крупнее парастилия, заметно выдается антеролингвально. Препротокриста и постпротокриста короткие, но отчетливые. Выступ гипокона обширный, лопастевидный, сильно вытянут постеролингвально, с четким цингулюмом по заднему краю. Гипокон мелкий (меньше протокона), низкий, но хорошо выраженный. Лабиальный цингулюм отсутствует.



Рис. 2. *Anourosorex andabata* sp. nov., рентгенограммы: а – экз. ПИН, № 5826/826, фрагмент правой верхнечелюстной кости с I^1 – M^1 с лабиальной стороны; б – экз. ПИН, № 5826/829, правая нижнечелюстная кость с I_1 – M_1 с лабиальной стороны; в – экз. ПИН, № 5826/827, фрагмент правой нижнечелюстной кости с I_1 – M_3 с лингвальной стороны; г – голотип ПИН, № 5826/828, левая нижнечелюстная кость с I_1 и M_1 – M_3 с лингвальной стороны; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

M^1 крупный, с мощными стилиарными выступами и глубокой лабиальной складкой между ними. Задняя выемка умеренно глубокая. Парастиль развит сильнее метастилия, высокий и мощный, сильно выступает лабиально (больше, чем метастиль P^4). Мезостиль не выражен (возможно, из-за стирания). Метастиль с резким гребнем метакристы, выступает постеролабиально несколько слабее, чем метастиль P^4 . Метакон выше паракона. Протокон крупный, но низкий, препротокриста и постпротокриста хорошо развиты. Лингвальнее вершины метакона находится короткий низкий гребень (металоф), соединенный с постпротокристой. Непосредственно у лингвального основания метакона металоф оканчивается расширением, напоминающим метаконкуль (см. Zazhigin, Voyta, 2022). Выступ гипокона крупный, лопастевидный, с хорошо выраженной низкой вершиной гипокона. Лабиальный цингулюм не выражен, задний цингулюм отчетливый.

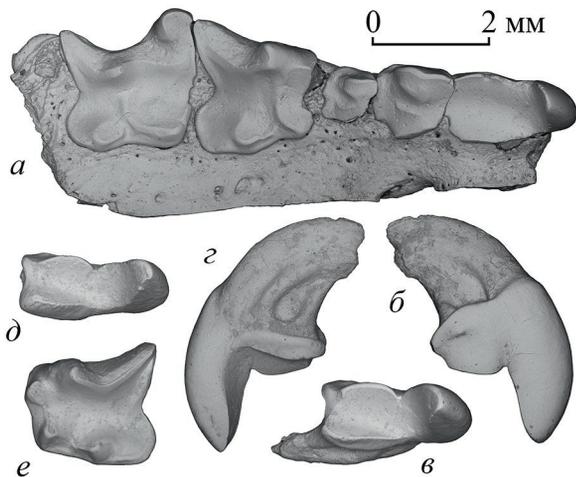


Рис. 3. *Anourosorex andabata* sp. nov., верхние зубы (СЭМ): *a* – экз. ПИН, № 5826/826, правые I^1 – M^1 с окклюзиальной стороны; *b*–*c* – экз. ПИН, № 5826/621, правый I^1 : *b* – с лабиальной стороны, *c* – с окклюзиальной стороны, *г* – с лингвальной стороны; *д* – экз. ПИН, № 5826/622, правый I^1 с окклюзиальной стороны; *e* – экз. ПИН, № 5826/623, левый P^4 с окклюзиальной стороны; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

M^2 и M^3 не сохранились. По положению и размерам сохранившихся альвеол M^2 (альвеолы переднего лабиального корня и части передней стенки альвеолы лингвального корня) и межальвеолярных участков кости (рис. 1, *б*) можно отметить, что ширина передней стороны этого зуба была приблизительно равна ширине задней стороны M^1 .

Горизонтальная ветвь нижнечелюстной кости сравнительно низкая, ее вентральный край под талонидом M_1 и тригонидом M_2 сильно прогнут дорсально. Подбородочное отверстие находится в крупной глубокой впадине под протоконидом или талонидом M_1 . Симфиз узкий и длинный, дистально достигает уровня метаконида или даже передней части энтоконида M_1 , оканчиваясь заметным выступом. На уровне талонида M_2 на вентральном крае нижнечелюстной кости имеется вздутие или крупный бугорок, хорошо заметный с лабиальной и лингвальной сторон (рис. 1, *в*, *д*, *к*). Нижнечелюстное отверстие мелкое, округлое или округло-треугольное, расположено несколько вентральнее уровня альвеолярного края нижнечелюстной кости.

Восходящая ветвь сравнительно короткая. Основание переднего края венечного отростка с лабиальной стороны не закрывает M_3 (рис. 1, *в*) или немного перекрывает его задний край (рис. 1, *e*). Венечный отросток крупный,

высокий, с относительно пологим передним краем, в верхней части ориентирован субвертикально и у вершины заметно выступает мезиально. Вершина венечного отростка продольно очень узкая, с гребневидным утолщением апикального края. Спикула венечного отростка высокая, мощная, протягивается постероventрально до уровня основания верхней сигмовидной вырезки (рис. 1, *e*, *к*, *р*). Основание спикулы расположено в антеродорсальном углу вершины венечного отростка. Наружная височная ямка хорошо очерченная, простирается вентрально несколько ниже уровня верхней фасетки сочленовного мышцелка. Массетерная впадина неглубокая, спускается до уровня средней части нижней сигмовидной вырезки. Внутренняя височная ямка округло-треугольная, от умеренной до крупной, занимает примерно вторую четверть высоты венечного отростка (над нижнечелюстным отверстием), обращена антеромедиально. Верхняя ямка крыловидного мускула глубокая и обширная. Спикула ямки крыловидного мускула очень слабая.

Сочленовный мышцелок крупный, с хорошо развитым межсуставным гребнем. Верхняя и нижняя фасетки мышцелка расположены

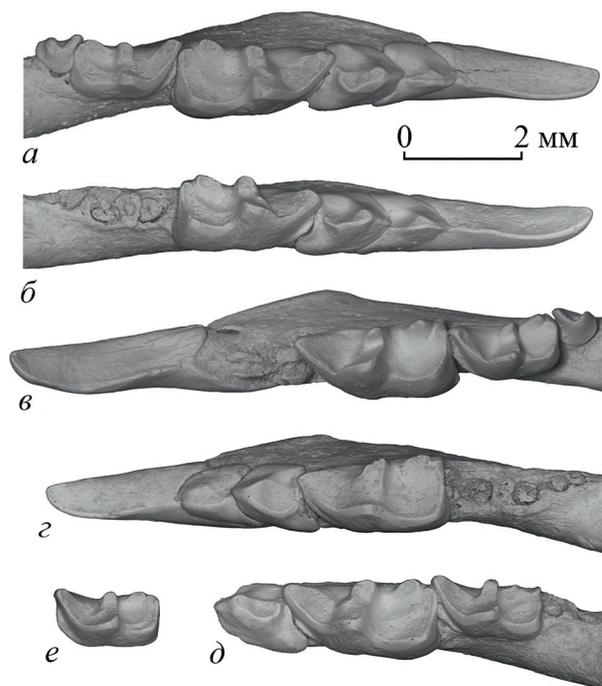


Рис. 4. *Anourosorex andabata* sp. nov., нижние зубы с окклюзиальной стороны (СЭМ): *a* – экз. ПИН, № 5826/827, правые I_1 – M_3 ; *б* – экз. ПИН, № 5826/829, правые I_1 – M_1 ; *в* – голотип ПИН, № 5826/828, левые I_1 и M_1 – M_3 ; *г* – экз. ПИН, № 5826/830, левые I_1 – M_1 ; *д* – экз. ПИН, № 5826/831, левые P_4 – M_2 ; *e* – экз. ПИН, № 5826/624, левый M_2 ; Вьетнам, провинция Лангшон, пещера Там-Хай; средний плейстоцен.

L-образно, с крупной выемкой на медиальной стороне (рис. 1, *и*). Верхняя фасетка вытянутой субтреугольной формы, сравнительно мелкая. Нижняя фасетка субпрямоугольная, широкая, вынесена далеко вперед, достигает уровня заднего края внутренней височной ямки или немного не доходит до него (и не перекрывает медиально нижнечелюстное отверстие). Основание углового отростка широкое.

Нижний резец I_1 прокумбентный, крупный, слегка изогнутый, направлен антеродорсально. Вершина I_1 немного загнута дорсально (прямая у стертых резцов), дорсомедиальная сторона с отчетливо вогнутой продольной впадиной (выровнена в стертом состоянии) и резкими краевыми гребнями. Режущий гребень без дополнительных зубцов. Цингулиды не развиты, постеролингвальный угол основания коронки умеренно вздутый. Задний край лабиальной стороны основания коронки I_1 находится на уровне середины или задней части P_4 , задний край лингвальной стороны – под передней или средней частью A_1 . На рентгеновских снимках (рис. 2, *б–г*) и томографических срезах видно, что длинный прямой корень I_1 оканчивается под талонидом M_1 – либо перед задним корнем этого коренного зуба (экз. ПИН, № 5826/827 и голо-тип), либо непосредственно под ним (экз. ПИН, №№ 5826/829–831).

Однобугорковый A_1 мелкий и низкий, пирамидальный, прокумбентный, большая часть его коронки налегает на заднее основание I_1 . Лабиальная сторона A_1 заметно длиннее лингвальной, главный бугорок сильно сжат поперечно и имеет гребневидную вершину. Корень тонкий, лежит над передней частью корня I_1 (рис. 2, *б, в*), по длине не уступает коронке.

P_4 полупрокумбентный, с заостренным передним концом, налегающим на коронку A_1 . Главный бугорок P_4 субпирамидальной формы, его вершина по высоте равна паракониду M_1 , постерокристин (центральный гребень) резкий, L-образной формы, от вершины главного бугорка тянется постеролабиально, а посередине резко поворачивает постеролингвально и нисходит на талонид, ограничивая хорошо выраженный постеролингвальный бассейн (рис. 4, *а, б, д*). Талонид с мощным постеролабиальным выступом. Постцингулид очень тонкий, слабо различимый, другие цингулиды не развиты. Нижний край лабиального основания коронки P_4 расположен заметно вентральнее оснований нижних моляров (и приблизительно на одном уровне

с таковым A_1). Корень короткий, тонкий, зажат между корнями трех других зубов: A_1 спереди, M_1 сзади и I_1 вентрально (рис. 2, *б, в*).

M_1 крупный, примерно в 1.4–1.5 раза длиннее M_2 (рис. 4). Тригонид в 1.6–1.7 раза превышает по длине талонид. Тригонидный бассейн широко открыт лингвально. Параконид умеренно удлиненный, паракристин (паралофид) направлен антеролингвально, с четкой вырезкой. Метаконид расположен дистолингвальнее вершины протокониды. Протокристин (металофид) короткий, вырезка протокристина приближена к метакониду. Талонид немного шире тригониды. Гипоконид заметно выступает постеролабиально. Косой кристин присоединяется к задней стенке тригониды немного лабиальнее уровня вершины протокониды, лабиальная входящая складка (гипофлексид) слабо выражена. Энтоконид конический, высокий, его удлиненный передний выступ отделен от метакониды глубокой и широкой лингвальной талонидной вырезкой (поперечной бороздкой) U-образной формы (рис. 1, *д, з, м*). Постэнтоконидная долинка (постеролингвальная бороздка) хорошо обозначена, позади нее имеется отчетливый мелкий гипоконулид (энтостилид), связанный с гипоконидом посредством длинного посткристина (гиполофиды). Постеролингвальный угол основания коронки иногда заметно выступающий. Имеется тонкий прецингулид, другие цингулиды не развиты. Эмаль на лабиальной стороне коронки несет мелкие кренуляции. Передний корень заметно скошен назад, задний корень субвертикальный, прямой, несколько длиннее переднего (рис. 2, *б–г*).

На M_2 талонид и тригонид приблизительно одинаковой ширины, по длине тригонид в 1.5–1.6 раза превосходит талонид. По строению M_2 подобен M_1 , но отличается сильнее скошенным лингвально паракристиндом, менее выступающим постеролабиально гипоконидом и более мелкой постэнтоконидной складкой (при стирании энтоконид и гипоконулид сливаются). Лабиальная сторона коронки со слабыми эмалевыми кренуляциями. Передний корень немного скошен назад, задний корень прямой (рис. 2, *в, г*).

Сильно редуцированный M_3 короткий, узкий и низкий, треугольных очертаний с окклюзионной стороны. Протоконид и метаконид слиты в единый скошенный назад гребень, соединенный с высоким паракристиндом в L-образную фигуру, ограничивающую тригонидный бассейн, широко открытый лингвально. Талонид в виде небольшого базального выступа без

бассейна и бугорков (рис. 4, а, в). Прециnguлид отчетливый, других цингулидов нет. Задний корень в основании заметно тоньше переднего, оба корня сильно скошены назад и искривлены (рис. 2, в, з).

Размеры в мм. Экз. ПИН, № 5826/826: I¹: L – 2.6; LT – 0.95; W – 1.3; H – 2.5; A¹: BL – 1.5; W – 1.35; A²: L – 1.1; W – 1.0; P⁴: BL – 2.4; LL – 2.3; PE – 1.75; W – 2.4; M¹: BL – 2.5; LL – 2.3; PE – 2.1; AW – 2.55; PW – 2.2.

Экз. ПИН, № 5826/621: I¹: L – 3.0; LT – 1.35; W – 1.3; H – 2.5.

Экз. ПИН, № 5826/622: I¹: L – 3.0; LT – 1.3; W – 1.3; H – 2.5.

Экз. ПИН, № 5826/623: P⁴: BL – 2.5; LL – 2.25; PE – 2.0; W – 2.2.

Экз. ПИН, № 5826/827: длина нижнечелюстной кости (расстояние от вершины I₁ до заднего края сочленовного мышелка) – 15.6; длина I₁–M₃–10.4; длина M₁–M₃ – 5.4; I₁: L – 5.0; W – 1.25; H – 1.35; A₁: L – 1.5; W – 1.22; P₄: L – 1.65; W – 1.32; M₁: L – 2.85; TRL – 1.75; TAL – 1.1; TRL/TAL – 1.59; TRW – 1.25; TAW – 1.4; M₂: L – 1.95; TRL – 1.2; TAL – 0.75; TRW – 1.0; TAW – 1.0; M₃: L – 0.85; W – 0.65; HMB под M₁ – 2.6; HMB под M₁/M₂ – 2.5; HMB под M₂ – 2.85; ARWC – 4.9; HCOND – 2.7; LLF – 2.0.

Голотип ПИН, № 5826/828: длина нижнечелюстной кости – 16.7; длина I₁–M₃ – 10.4; длина M₁–M₃ – 5.4; I₁: L – 5.7; W – 1.25; H – 1.5; M₁: L – 2.85; TRL – 1.75; TAL – 1.1; TRL/TAL – 1.59; TRW – 1.25; TAW – 1.35; M₂: L – 1.95; TRL – 1.2; TAL – 0.75; TRW – 1.0; TAW – 1.02; M₃: L – 0.8; W – 0.6; HMB под M₁ – 2.7; HMB под M₁/M₂ – 2.5; HMB под M₂ – 2.65; ARH – 6.3; HCOR – 5.3; ARWC – 5.05; HCOND – 3.1; LUF – 1.65; LLF – 2.2.

Экз. ПИН, № 5826/829: длина I₁–M₃ (до дистального края альвеолы заднего корня M₃) – 10.2; длина I₁–M₁ – 7.7; I₁: L – 5.7; W – 1.1; H – 1.3; A₁: L – 1.65; W – 1.15; P₄: L – 1.75; W – 1.2; M₁: L – 2.7; TRL – 1.7; TAL – 1.0; TRL/TAL – 1.7; TRW – 1.25; TAW – 1.35; HMB под M₁ – 2.8; HMB под M₁/M₂ – 2.65; HMB под M₂ – 2.75; ARH – 6.35; HCOR – 5.3; LLF – 2.0.

Экз. ПИН, № 5826/830: длина I₁–M₁ – 7.5; I₁: L – 4.9; W – 1.25; H – 1.5; A₁: L – 1.5; W – 1.2; P₄: L – 1.6; W – 1.25; M₁: L – 2.7; TRL – 1.7; TAL – 1.0; TRL/TAL – 1.7; TRW – 1.3; TAW – 1.4.

Экз. ПИН, № 5826/831: P₄: L – 1.7; W – 1.27; M₁: L – 2.9; TRL – 1.8; TAL – 1.1; TRL/TAL – 1.64; TRW – 1.3; TAW – 1.4; M₂:

L – 2.05; TRL – 1.25; TAL – 0.8; TRW – 1.0; HMB под M₁/M₂ – 2.7; HMB под M₂ – 2.85; ARH – 6.7; HCOR – 5.6; LLF – 2.3.

Экз. ПИН, № 5826/624: M₂: L – 1.9; TRL – 1.15; TAL – 0.75; TRW – 0.95; TAW – 0.95.

Сравнение. *A. andabata* sp. nov. существенно мельче *A. schmidi*, *A. assamensis*, *A. japonicus*, *A. quadratidens*, *A. edwardsi* и *A. qianensis* и намного крупнее *A. oblongus* (см. Shikama, Hasegawa, 1959; Zheng, 1985, 2004; Storch, Qiu, 1991; Kawada et al., 2014). По длине нижней челюсти и нижних зубных рядов экземпляры из пещеры Там-Хай превосходят средние значения *A. yamashinai* (см. Motokawa, Lin, 2002). Новая форма отличается от *A. quadratidens*, *A. edwardsi*, *A. kui* и *A. qianensis* узкой вершиной венечного отростка. Кроме того, *A. andabata* sp. nov. отличается от *A. qianensis* и *A. edwardsi* отсутствием A³, от *A. kui* – более дистальным положением переднего основания венечного отростка, от *A. edwardsi* – сильнее удаленным от нижнечелюстного отверстия положением нижней фасетки сочленовного мышелка, а от *A. oblongus* и *A. quadratidens* – сильнее редуцированным талонидом M₃.

От *A. squamipes* новый вид отличается мелким A², продольно узким (особенно у вершины) венечным отростком нижнечелюстной кости, относительно более коротким тригонидом и слабее редуцированным, длинным и широким талонидом M₁ [отношение длины тригониды к длине талонида около 1.6–1.7 (среднее – 1.64, n = 5), тогда как у *A. squamipes* – приблизительно 1.9–2.35, судя по ранее опубликованным промерам (Wu et al., 2015) и собственным измерениям (среднее – 2.16, n = 16) экземпляров из коллекций ЗММУ и ЗИН]. Более слабая редукция талонида M₁ у *A. andabata* sp. nov. также выражается в наличии лучше выраженного гипофлексида, более широкой U-образной лингвальной талонидной вырезки (у *A. squamipes* она преимущественно узкая, V-образная) и сильнее развитых бугорков энтокониды и гипоконулида. Кроме того, эти два вида различаются относительной длиной M₁ и M₂: отношение длины M₁/M₂ – 1.41–1.46 (среднее – 1.44, n = 3) у *A. andabata* sp. nov. против 1.42–1.59 (среднее – 1.53, n = 16) у *A. squamipes*.

З а м е ч а н и я . По степени развития выступа гипокона и форме окклюзиальной стороны M² виды *Anourosorex* группируются в две “филогенетические линии” (Zheng, 2004). В первую группу включаются *A. quadratidens*, *A. edwardsi* и *A. kui* с хорошо развитым гипокондом

и четырехугольными очертаниями M^2 , во вторую – *A. japonicus* и *A. squamipes*, у которых M^2 имеет редуцированный гипокон и треугольную окклюзиальную поверхность (Zheng, 2004). Этот зуб не сохранился у *A. andabata* sp. nov., поэтому прямое заключение о его сходстве с представителями какой-либо из двух указанных групп по данному признаку сделать пока невозможно. При этом нужно отметить, что редукция задней части зубных рядов была одной из основных тенденций в эволюции Anourosoricini (Dam, 2004, 2010) и могла сходным образом (включая уменьшение гипокона M^2) независимо происходить в разных видовых линиях Anourosorex.

Судя по молекулярно-генетическим данным, на эволюционную историю Anourosorex в горных областях Южного Китая и Индокитай сильное влияние оказали колебания климата среднего и позднего плейстоцена (Yuan et al., 2006; He et al., 2016). На основании анализа современного генетического разнообразия предполагается, что популяции *A. squamipes* в неблагоприятные для них межледниковые эпохи сохранялись в высокогорных рефугиумах, а во время оледенений расселялись в новые районы, расширяя видовой ареал. Дисперсия *A. squamipes* в область его современного обитания в северном Вьетнаме предположительно относится к интервалу 0.23–0.12 млн л.н. (He et al., 2016).

Пещера Там-Хай в провинции Лангшон находится намного восточнее и несколько южнее пределов современного распространения *A. squamipes* во Вьетнаме (провинции Лайтяу, Лаокай, Шонла, Хазянг и Каобанг; Абрамов, 2017; Saito et al., 2021). Можно полагать, что морфологически четко обособленный вид *A. andabata* sp. nov. принадлежал к более ранней радиации Anourosorex в регионе и обитал здесь еще до появления *A. squamipes*. Как и ископаемые виды кротовых землероек Китая (*A. edwardsi*, *A. kui*, *A. qianensis*), он вымер в ходе климатических перестроек среднего плейстоцена.

Материал. Помимо голотипа, из пещеры Там-Хай (обособленная северная галерея, 21°55'52.5" с.ш., 106°25'4.1" в.д.) фрагмент верхней челюсти (premaxilla-maxilla) с I^1-M^1 (экз. ПИН, № 5826/826) и неполные нижнечелюстные кости (сборы 2023 г.): с I_1-M_3 (экз. ПИН, № 5826/827), с I_1-M_1 (экз. ПИН, №№ 5826/829, 830) и с P_4-M_2 (экз. ПИН, № 5826/831), а также изолированные зубы

(сборы 2021 г.): два I^1 (экз. ПИН, №№ 5826/621, 622), P^4 (экз. ПИН, № 5826/623) и M_2 (экз. ПИН, № 5826/624).

Исследование выполнено в рамках работ Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра [проект “Состав фауны приматов (Cercopithecidae, Pongidae) и грызунов (Rodentia) плейстоцена и голоцена Вьетнама как индикатор изменения экологических условий”].

Конфликт интересов отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.В. Насекомоядные млекопитающие Вьетнама (систематика, фауна, зоогеография). Дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2017. 368 с.
- Лопатин А.В. Новые раннемиоценовые землеройки (Soricidae, Mammalia) Казахстана // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 93–101.
- Лопатин А.В. Новый вид Typhlomys (Platacanthomyidae, Rodentia) из среднего плейстоцена северного Вьетнама // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021. Т. 501. № 1. С. 505–510.
- Лопатин А.В. Землеройки рода Chodsigoa (Soricidae, Lipotyphla) из плейстоцена Вьетнама // Докл. РАН. Науки о жизни. 2022. Т. 502. С. 70–76.
- Лопатин А.В. Первая находка Eothenomys (Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia) в плейстоцене Вьетнама // Докл. РАН. Науки о жизни. 2023. Т. 508. С. 58–62.
- Лопатин А.В., Тесаков А.С. Раннеплейстоценовая белозубка *Crociodura kornfeldi* (Lipotyphla, Soricidae) из Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2021. Т. 501. № 1. С. 499–504.
- Burgin C.J., He K. Family Soricidae (shrews) // Handbook of the Mammals of the World. V. 8. Insectivores, Sloths and Colugos / Eds. Wilson D.E., Mittermeier R.A. Barcelona: Lynx Edicions, 2018. P. 332–551.
- Ciochon R., Vu The Long, Larick R. et al. Dated co-occurrence of *Homo erectus* and *Gigantopithecus* from Tham Khuyen Cave, Vietnam // PNAS. 1996. V. 93. № 7. P. 3016–3020.
- Dam J.A. van. Anourosoricini (Mammalia: Soricidae) from the Mediterranean Region: a pre-Quaternary example of recurrent climate-controlled north-south range shifting // J. Paleontol. 2004. V. 78. № 4. P. 741–764.
- Dam J.A. van. The systematic position of Anourosoricini (Soricidae, Mammalia): paleontological and molecular evidence // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. № 4. P. 1221–1228.

- Dong W., Zhang Y.* Biochronologic sequences of the Pleistocene mammalian faunas in China and correlations with numeric dating // *Quatern. Sci.* 2022. V. 42. № 5. P. 1227–1246.
- Flynn L.J., Kelley J., Li Q. et al.* The Shuitangba microfauna: a Late Miocene window to an Indomalayan wetland community // *Abstr. 82 Ann. Meeting Soc. Vertebr. Paleontol.* Toronto, 2022. P. 145–146.
- He K., Hu N.-Q., Chen X. et al.* Interglacial refugia preserved high genetic diversity of the Chinese mole shrew in the mountains of southwest China // *Heredity.* 2016. V. 116. P. 23–32.
- Jin C., Qin D., Pan W. et al.* Micromammals of the Gigantopithecus fauna from the Sanhe Cave, Chongzuo, Guangxi // *Quatern. Sci.* 2008. V. 28. № 6. P. 1129–1137.
- Kawada S., Kurihara N., Tominaga N., Endo H.* The first record of Anourosorex (Insectivora, Soricidae) from Western Myanmar, with special reference to identification and karyological characters // *Bull. Natl. Museum Natur. Sci. Ser. A.* 2014. V. 40. № 2. P. 105–109.
- Kawamura Y.* Quaternary rodent faunas in the Japanese Islands (part 1) // *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. Miner.* 1988. V. 53. № 1–2. P. 31–348.
- Liao W.B., Xiao W.M., Cai Y.L.* Within population variation in testis size in the mole-shrew (Anourosorex squamipes) (Mammalia: Soricidae) // *Ital. J. Zool.* 2013. V. 80. № 2. P. 204–209.
- Lopatin A.V.* Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 3. P. S205–S405.
- Motokawa M., Lin L.-K.* Geographic variation in the mole-shrew Anourosorex squamipes // *Mammal Study.* 2002. V. 27. P. 113–120.
- Olsen J.W., Ciochon R.L.* A review of evidence for postulated Middle Pleistocene occupations in Viet Nam // *J. Hum. Evol.* 1990. V. 19. P. 761–788.
- Prieto J., Dam J.A. van.* Primitive Anourosoricini and Allosoricinae from the Miocene of Germany // *Geobios.* 2012. V. 45. № 6. P. 581–589.
- Qiu Z., Li C., Hu S.* Late Pleistocene micromammal fauna of Sanjiacun, Kunming // *Vertebr. Palasiat.* 1984. V. 22. № 4. P. 281–293.
- Reumer J.W.F.* Ruscian and early Pleistocene Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Tegelen (The Netherlands) and Hungary // *Scr. Geol.* 1984. V. 73. P. 1–173.
- Saito H., Bui Tuan Hai, Ly Ngoc Tu et al.* Shrews (Mammalia: Eulipotyphla: Soricidae) from Mt. Tay Con Linh, Ha Giang Province, northeast Vietnam // *Bull. Natl. Museum Natur. Sci. Ser. A.* 2021. V. 47. № 1. P. 43–53.
- Shikama T., Hasegawa Y.* On a new Anourosorex from the Ryûgasi Formation (fissure deposits) in Japan // *Sci. Rep. Yokohama Natl. Univ. Sect. 2.* 1958. V. 7. P. 105–117.
- Storch G., Qiu Z.* Insectivores (Mammalia: Erinaceidae, Soricidae, Talpidae) from the Lufeng hominoid locality, Late Miocene of China // *Geobios.* 1991. V. 24. № 5. P. 601–621.
- Storch G., Zazhigin V.S.* Taxonomy and phylogeny of the Paranourosorex lineage, Neogene of Eurasia (Mammalia: Soricidae: Anourosoricini) // *Paläontol. Z.* 1996. V. 70. № 1–2. P. 257–268.
- Sun C.* Fossil Anourosorex (Insectivora, Mammalia) from the Renzidong Cave, Fanchang, Anhui. The Masters Degree Diss. Graduate School of Chinese Acad. Sci. Beijing, 2006. 27 p.
- Sun L., Deng C., Liu C. et al.* Reassessing the age of the Early Pleistocene Longgupo fauna, southern China: an updated magnetostratigraphic perspective // *J. Quatern. Sci.* 2023. V. 38. № 3. P. 333–346.
- Wang Y., Jin C., Pan W. et al.* The Early Pleistocene Gigantopithecus–Sinomastodon fauna from Juyuan karst cave in Boyue Mountain, Guangxi, South China // *Quatern. Intern.* 2017. V. 434. Pt A. P. 4–16.
- Wang Y., Liu Z., Zhang W. et al.* A new record of Anourosorex squamipes in Jiangxi Province with a discussion of its geographical range // *Acta Theriol. Sin.* 2014. V. 34. № 2. P. 200–204.
- Wu X., Liu W., Gao X., Yin G.* Huanglong Cave, a new late Pleistocene hominid site in Hubei Province, China // *Chin. Sci. Bull.* 2006. V. 51. № 20. P. 2493–2499.
- Wu X., Wang Z.* Small mammalian remains from the Wazhuozui site in Fengdu, Chongqing // *Acta Anthropol. Sin.* 2018. V. 37. № 3. P. 452–466.
- Wu X., Yuan D., Drozdov N.I.* Anourosorex squamipes research report at the Laogulou Yashu site, Chongqing // *Quatern. Sci.* 2015. V. 35. № 1. P. 199–208.
- Wu Y., Masaharu M., Li Y. et al.* New records of shrew gymnure (Neotetracus sinensis) and Chinese mole shrew (Anourosorex squamipes) from Guangdong Province // *Acta Theriol. Sin.* 2011. V. 31. № 3. P. 317–319.
- Xu Q., You Y.* Hexian fauna: correlation with deep-sea sediments // *Acta Anthropol. Sin.* 1984. V. 3. № 1. P. 62–67.
- Ye X., Fang Q., Hou L. et al.* Insectivora // *Wushan Hominid Site.* Beijing: China Ocean Press, 1991. P. 28–46.
- Young C.C., Liu P.T.* On the mammalian fauna at Koloshan near Chungking, Szechuan // *Bull. Geol. Soc. China.* 1951. V. 30. № 1–4. P. 43–90.
- Yuan S.-L., Lin L.-K., Oshida T.* Phylogeography of the mole-shrew (Anourosorex yamashinai) in Taiwan: implications of interglacial refugia in a high-elevation small mammal // *Mol. Ecol.* 2006. V. 15. P. 2119–2130.
- Zazhigin V.S., Voyta L.L.* New Neogene anourosoricin shrews from northern Asia // *Palaeontol. Electron.* 2022. V. 25. № 3. Art. a29. P. 1–36. <https://doi.org/10.26879/1209>

Zeitoun V., Chinnawut W., Debruyne R. et al. A sustainable review of the Middle Pleistocene benchmark sites including the Ailuropoda–Stegodon faunal complex: the proboscidean point of view // *Quatern. Intern.* 2016. V. 416. P. 12–26.

Zheng S. Remains of the genus *Anourosorex* (Insectivora, Mammalia) from Pleistocene of Guizhou District // *Vertebr. PalAsiat.* 1985. V. 23. № 1. P. 39–51.

Zheng S. *Insectivora* // *Jianshi Hominid Site*. Beijing: Sci. Press, 2004. P. 80–108.

A New Species of *Anourosorex* (Soricidae, Lipotyphla) from the Pleistocene of Vietnam

A. V. Lopatin

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

Jaw fragments and isolated teeth of the mole shrew *Anourosorex andabata* sp. nov. are described from the Middle Pleistocene deposits of Tham Hai cave (Lang Son Province, northern Vietnam). This is the first fossil record of *Anourosorex* in Vietnam. The new species is characterized by medium size (as in Recent *A. squamipes* Milne-Edwards, 1872), a narrow apex of the coronoid process of the mandible and a weakly reduced (relatively long and wide) talonid of M₁.

Keywords: *Anourosorex*, Anourosoricini, Soricidae, Lipotyphla, Pleistocene, Tham Hai cave, Vietnam

ИТОГИ ЮБИЛЕЙНОЙ LXX СЕССИИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

В Ин-те Карпинского (С.-Петербург) 1–5 апреля 2024 г. состоялась Юбилейная LXX сессия Палеонтологического общества “Закономерности эволюции и биостратиграфия”.

В работе сессии приняло участие более 150 специалистов из 50 учреждений 27 городов России, Азербайджана и Грузии, в т.ч. представители научно-исследовательских и производственных организаций Федерального агентства по недропользованию (Роснедра), научных институтов, региональных отделений и научных центров Российской академии наук, государственных университетов, краеведческих и палеонтологических музеев, музеев-заповедников. Среди соавторов докладов – специалисты из Германии, Великобритании, Канады, Монголии.

Почетными гостями сессии стали коллеги из Азербайджана в составе делегации от Института геологии и геофизики Министерства науки и образования Азербайджанской Республики. Делегацию возглавлял генеральный директор ин-та академик Акиф А. Ализаде.

Тематика докладов охватывала широкий круг современных проблем стратиграфии и палеонтологии. Рассматривались геологические и биотические события на границах стратиграфических подразделений ОСШ и связанные с ними изменения биоты, обновленные зональные шкалы по ортостратиграфическим группам фауны (фораминиферы, радиолярии, аммонидеи, граптолиты), результаты палеобиогеографических, палеоклиматических, палеоэкологических и палеофациальных реконструкций, новые данные по биостратиграфии отложенных различного возраста по микрофоссилиям (фораминиферы, нанопланктон, конодонты, остракоды, споры и пыльца, палиноморфы, диноцисты, акритархи, известковые водоросли) и по макрофауне (цефалоподы, трилобиты, граптолиты, двустворки, строматопороидеи). Ряд докладов был посвящен морфологии, экологии, эволюции и систематике древних животных (иглокожих, кораллов, мшанок, ракообразных, насекомых), лагерштеттам и следам жизнедеятельности различного происхождения.

Большое внимание было уделено палеонтологии докембрия: показаны результаты исследований органики в древнейших образованиях архея, рифейских микрофоссилий и строматолитов. Освещались проблемы нижней границы кембрия; были приведены новые данные по систематике, тафономии и биостратиграфии венд-кембрийских ископаемых (эдиакарская фауна, различные проблематики, мелкорачковая фауна (SSF), цианобактерии, хиолиты, склериты).

К сессии был опубликован сборник “Материалов LXX сессии Палеонтологического общества”, включающий в себя тезисы 185 докладов. На сессии было представлено 165 докладов – рекордное число в истории годовых сессий ВПО.

Сессия открылась приветственным словом первого заместителя генерального директора Ин-та Карпинского М.А. Ткаченко; он отметил, что палеонтология и стратиграфия являются важнейшими направлениями регионального геологического изучения недр, которые всегда играли большую роль в деятельности Ин-та Карпинского.

Детальное сообщение о 70-летней истории годовых сессий Палеонтологического общества подготовили вице-президент Общества Е.Г. Раевская и ученый секретарь А.А. Суяркова.

В своем вступительном слове президент Общества академик А.Ю. Розанов остановился на “злободневных проблемах” в сфере палеонтологии и стратиграфии, выделив три направления: биостратиграфия докембрия – проблемы и перспективы; совершенствование Общей стратиграфической шкалы и целесообразность использования международных шкал на территории России; формирование и восстановление научных школ, проблемы подготовки специалистов в ВУЗах.

С двумя докладами выступил вице-президент Общества академик С.В. Рожнов. В первом он как председатель Научного совета РАН по проблемам палеобиологии и развитию органического мира поделился своим мнением

о перспективах развития Совета и обозначил связанные с этим главные проблемы. Он указал, что Научный совет является важным связующим звеном между Российской академией наук и Палеонтологическим обществом и успех развития фундаментальных и практических палеобиологических и стратиграфических работ в России во многом зависит от их тесного сотрудничества и взаимодействия. Было отмечено, что организация российских и международных конференций является наиболее важной функцией членом Совета и Общества, т.к. широкое непосредственное общение ученых не только определяет правильное и актуальное направление их работ, но и разогревает интерес и энтузиазм в проведении исследований. В следующем научном докладе С.В. Рожнов сделал акцент на морфогенетическом и экологическом аспекте ключевых событий в развитии разнообразия органического мира.

Академик Азербайджанской академии наук Акиф А. Ализаде выступил с подробным и очень интересным обзором истории и современного состояния палеонтолого-стратиграфических исследований в Азербайджане. В конце своего выступления А. Ализаде выразил огромное желание азербайджанских исследователей активно сотрудничать с Палеонтологическим обществом России.

В программу пленарного заседания были также включены сообщения, соответствующие направлениям объявленной тематики сессии. Ю.Б. Гладенков в своем докладе проанализировал достижения и трудности на пути детализации стратиграфических схем, особенно, связанные с проблемами инфразональности. Т.Ю. Толмачева в соавторстве с Г.С. Искулем подробно рассмотрели состояние изученности лагерштеттов на территории России, отметили перспективы их дальнейшего изучения и открытия новых местонахождений. С большим интересом было воспринято сообщение П.П. Скучасы об использовании методов палеогистологии для реконструкции биологических особенностей и адаптаций ископаемых позвоночных. Закончился первый день сессии историей бескорыстной помощи и поддержки между двумя замечательными палеонтологами — Алексеем Алексеевичем Борисьяком и Марией Васильевной Павловой, реконструированной И.А. Стародубцевой по их многолетней переписке, сохранившейся в Архиве РАН.

Во время сессии прошли заседания постоянных секций — докембрия и нижнего палеозоя, верхнего палеозоя, мезозоя, кайнозоя, по позвоночным, музейной. С устными докладами выступили 129 участников, из них 13 приняли участие дистанционно по видеоконференцсвязи. Также было представлено 36 стендовых докладов (опубликованы в электронном виде на сайте Ин-та Карпинского). Заседания транслировались в прямом эфире в интернете, где за ними следило одновременно от 30 до 80 человек. Вся информация о мероприятии публиковалась в социальных сетях Ин-та Карпинского — Telegram и ВКонтакте. После сессии видеозаписи заседаний были выложены в ВК, где они доступны для просмотра (<https://karpinskyinstitute.ru/ru/about/paleo/sessions/70/>).

На **секции докембрия и нижнего палеозоя** (ведущие: С.В. Рожнов, А.В. Дронов) было представлено 26 устных (из них три — дистанционно) и семь стендовых докладов. Секция началась докладом А.Н. Конилова с соавторами об органике в коровых эклогитах Беломорской провинции. А.М. Беляев с соавторами сделали доклад о микрофоссилиях колониальных организмов с внутренними дендритными структурами из нижнего рифея западных островов Финского залива. Е.В. Антропова рассказала о строматолитах верхнего рифея Среднего Тимана, Г.Ф. Поливкин — о строматолитах верхнего рифея Южного Урала. А.Л. Наговицин вместе с А.Ю. Иванцовым и М.А. Закревской показали уникальные материалы, доказывающие отнесение вендских парванкорин к древнейшим «настоящим» билатериям. В.Д. Десяткин с Д.В. Гражданкиным рассмотрели проблему понимания морфологии и валидности рода *Charniodiscus*. Н.Г. Созонов с Н.И. Бобковым и Н.В. Быковым рассказали о видовом разнообразии рода *Dickinsonia*. А.А. Терлеев и Д.А. Токарев с соавторами привели доказательства возможного вендского возраста каянчинской свиты Катунского антиклинория на Алтае. А.Е. Васильев и Д.В. Гражданкин рассмотрели конкурирующие гипотезы о палеоэкологической и тафономической природе биофаций валдайской серии верхнего венда в разрезах Зимних гор в Беломорье. Д.А. Комлев с соавторами предложили обоснование границы венда и кембрия в Туруханском крае на основе новых находок скелетных проблематик. Е.А. Лужная на основе создания и сравнения однотипных по

сохранности венд-кембрийских губкоподобных организмов реконструировала морфологию и образ жизни четырех видов этих животных. Е.А. Жегалло и Т. Бехарано Пимьенто рассказали об удивительной сохранности фосфатизированных цианобактерий из нижнекембрийского Хубсугульского фосфоритового месторождения в Монголии, на основании изучения которых ранее был сделан вывод о микробиальной природе всех осадочных фосфоритов. Ю.Е. Демиденко с соавторами привели новые данные по зоопроблематикам томмотских отложений в Западной Монголии, которые позволили уточнить в регионе положение нижней границы кембрия. А.В. Колесников рассказал о находках мягкотелых организмов эдиакарского облика в предполагаемом нижнем кембрии Сибири. О.В. Дантес и К.Е. Наговицин проанализировали с помощью геометрическо-морфометрического анализа морфологию нескольких групп мелкораквинных и органостенных шипов из кембрия и пришли к выводу об их высокой гетерогенности. А.Л. Макарова на основе распространения трилобитов в пограничных слоях среднего-верхнего кембрия в стратотипическом разрезе р. Кулюмбе уточнила положение нижней границы верхнего кембрия на северо-западе Сибирской платформы.

По ордовику и силуру было заслушено 10 докладов. Два из них были посвящены ордовикским граптолитам – актуализации зональных граптолитовых последовательностей ордовика России (Н.В. Сенников, Е.В. Лыкова) и граптолитам переходных слоев кембрия и ордовика Салаира (Е.В. Лыкова, Н.В. Сенников). Доклад О.Т. Обут и Н.В. Сенникова касался новых находок верхнеордовикских конодонтов на Горном Алтае. Два доклада (Н.К. Семенова и Г.А. Анекеевой) были посвящены различным аспектам палеонтологии иглокожих, преимущественно на материале из ордовика Ленинградской обл. Еще два доклада (А.В. Дронова и Г.С. Искюля) касались следов жизнедеятельности в нижнем и среднем ордовике Ленинградской обл. Доклад Е.Г. Раевской и А.В. Дронова был посвящен новым данным по акритархам из чертовского горизонта верхнего ордовика в разрезе на р. Мойеро (Сибирская платформа). Доклад Р.Р. Якупова касался геодинамических реконструкций Южноуральского палеобассейна в ордовике по биоте. Один доклад (Т.М. Безносовой и В.А. Матвеева) был посвящен силурийским отложениям Приполярного Урала. Таким

образом, доклады были посвящены основным стратиграфическим группам фауны ордовика (граптолиты, конодонты, акритархи, иглокожие), а также ихнофоссилиям, и охватывали значительную часть регионов России (Русская платформа, Сибирская платформа, Алтай-Саянская складчатая область и Урал). К сожалению, силурийская тематика была представлена всего одним докладом по Приполярному Уралу.

На **секции верхнего палеозоя** (ведущий Н.В. Сенников) было заслушено восемь устных докладов, из них пять – дистанционно, три доклада было представлено в стендовой форме. Доклады по девону были посвящены девонским отложениям Южно-Татарского свода (Д.Н. Мифтахутдинова), конодонтам пражских отложений (А.Р. Шарипова) и конодонтам фаменского яруса (Р.Ч. Тагариева) западного склона Южного Урала. Продолжается переизучение коллекции брахиопод девона–нижнего карбона Д.В. Наливкина с помощью рентгеновской микротомографии (А.В. Пахневич). В докладе Д.Н. Мифтахутдиновой и др. были посвящены приемы реконструкции обстановок осадконакопления по биогенным структурам. В трех докладах были продемонстрированы новые данные по стратиграфии пермской системы, в т.ч. по двустворчатым моллюскам из раннепермского рифа в Южном Приуралье (Л.Е. Шилехин, А.С. Бяков, А.В. Мазаев), трансформация биоты и геологические события на рубеже ранней и средней перми на Северо-Востоке Азии (А.С. Бяков). Большой коллектив специалистов (В.В. Силантьев, Я.М. Гутак, М. Тихомирова и др.) доложил результаты новых комплексных исследований верхней перми Кузбасса. В стендовых докладах рассматривались новые данные о фавозитидных кораллах из гжельского яруса Московской обл. (А.А. Крутых, Г.В. Миранцев, С.В. Рожнов), морфология конодонтов рода *Lochriea* раннего карбона (А.В. Журавлев).

На **секции мезозоя** (ведущие: О.В. Шурекова, В.Я. Вукс) было заслушено 15 докладов, в том числе три – по ВКС; представлено два стендовых доклада (А.В. Данилова, Е.С. Разумкова). Предложенные зональные схемы расчленения среднего и верхнего триаса Северо-Востока России по аммоноидеям (А.Г. Константинов) и верхнего мела Западной Сибири по фораминиферам и радиоляриям (В.С. Вишневская, В.А. Маринов) представляют значительный

интерес. Были рассмотрены также новые данные по стратиграфии мела: аптского яруса Западной Сибири (В.М. Подобина с соавторами), баррема-апта Восточного Забайкалья (И.Н. Косенко с соавторами), сеноманских отложений Юго-Западного Крыма (Е.Ю. Барабошкин с соавторами) и турона-коньяка Грузии (Х.Э. Микадзе с соавторами). Об успехах изучения юры бассейна Кубани (Северный Кавказ) рассказал В.В. Митта. М.И. Халитовой и А.Г. Константиновым проведен детальный анализ изменчивости триасового рода аммоноидей *Longobardites*. Л.Ф. Копаевич с соавторами представили результаты исследования турон-коньякского интервала, где были показаны изменения биоты вследствие воздействия на нее аноксических событий на нижней границе туронского яруса. В докладе К.С. Полкового подробно рассмотрен вид аммоноидей "*Parahoplites*" *multispinatus* из верхнего апта, в результате чего автор предложил большую группу видов, выделенных позднее, считать младшими синонимами данного таксона. В.Б. Сельцер в соавторстве с И.А. Мелешиним подробно обсудили находки кампанских аммонитов Сурско-Инсарского междуречья и предложили корреляцию этих отложений с одновозрастными образованиями Поволжья и Западной Европы. Доклад А.Н. Островского и О.Н. Котенко с коллегами из Великобритании был посвящен неоднократному переходу к новым репродуктивным стратегиям у мшанок и их высокой адаптивной пластичности. Большой интерес вызвал доклад Э.В. Мычко о новых находках ископаемых крабов и раков-отшельников в 16 местонахождениях Европейской части России, которые позволили ему описать новые виды и роды, а также впервые отметить наличие некоторых таксонов на территории нашей страны. А.А. Золина в соавторстве с Л.Б. Головневой рассказала о развитии флоры Корякского нагорья в конце мелового периода.

На **секции кайнозоя** (ведущие: А.Ю. Гладенков, А.С. Тесаков) было представлено 16 устных докладов и четыре стендовых. В докладе А.Ю. Гладенкова и Ю.Б. Гладенкова на основе анализа материалов по комплексам макро- и микрофоссилий из десятков разрезов морского палеогена и неогена в северо-западной части Тихого океана выделено шесть крупных этапов в истории развития морской биоты и выявлена смена палеоклиматических и палеогеографических обстановок в регионе на

протяжении кайнозоя. В сообщении Э.М. Бугровой и Л.Ю. Крючковой обсуждались результаты нанотомографических исследований морфологии и систематических признаков палеогеновых фораминифер. В докладе Е.Ю. Закревской были представлены новые данные по видовому составу планктонных фораминифер рода *Hantkenina* в палеогеновых разрезах Северного Кавказа и Армении, с выявлением двух стратиграфических уровней распространения ханткенид (в лютете-бартоне и приабоне), которые могут использоваться при межрегиональной корреляции. В сообщении Д.М. Жаркова и Д.А. Дубовикова дан анализ распространения муравьев рода *Dolichoderus* в эоценовых отложениях Европы и сделан вывод о том, что позднеэоценовые представители данного рода были экологическими эквивалентами современных видов и обитали в сходных условиях в Ориентальной и Австралийской областях. Доклад А.Р. Манукяна был посвящен новым данным по таксономическому разнообразию ископаемых насекомых семейства *Ichneumonidae* в позднеэоценовых балтийских янтарях, которые дают основание предполагать менее резкие отличия среднеэоценовых энтомофаун от позднеэоценовых, чем считалось ранее. В сообщении Л.А. Головиной, М.Е. Былинской, С.В. Попова и др. представлены данные по комплексам нанопланктона и планктонных фораминифер, впервые полученные при детальном изучении олигоценовых-среднемиоценовых толщ (пограничные отложения майкопа-тархана) в разрезе Исламдаг (Азербайджан). В докладе коллег из Азербайджана Ш.Ш. Байрамовой, Е.Н. Тагиевой, Э.В. Рзаевой и А.О. Муртузаевой шла речь о комплексных стратиграфических исследованиях (био-, лито-, магнито-, хемотратиграфических) серии миоценовых отложений Гобустанского р-на Азербайджана, в результате которых, в частности, был выявлен систематический состав комплексов микрофауны и микрофлоры, характерных для различных стратиграфических интервалов миоцена.

Биота плиоцена была освещена в докладах А.Д. Николаевой и др. — остракоды позднего плиоцена Турции, А.В. Ивановой и А.В. Сизова — палинология раннего плиоцена юга Западной Сибири. Биостратиграфии раннего плейстоцена (акчагыла) Среднего Поволжья были посвящены доклады Г.А. Данукаловой и Е.М. Осиповой по моллюскам, а также Ю.Н. Савельевой, В.А. Коноваловой

и Е.С. Разумковой – по фораминиферам, остракодам и палинологии региона. А.Т. Джуманов в соавторстве с В.А. Коноваловой сделал доклад по остракодам из заполнения полости кости мамонта из позднеледникового местонахождения в Новосибирской обл. Доклад Т.А. Бляхарчук с соавторами был посвящен реконструкции изменений растительности, климата и пожаров в Западной Сибири в позднеледниковье и голоцене. Палинологии и стратиграфии голоцена были посвящены доклады А.Т. Галимова и А.В. Бородинина – трансект голоценовых озерных архивов восточного склона Урала, Т.В. Сапелко и др. – палинология и археология Ленинградской обл., Е.А. Осиповой и др. – палинология археологического памятника Писаная 4 на юге Западной Сибири.

На **Музейной секции** (ведущие: О.Л. Коссовая, В.В. Аркадьев) были представлены 17 устных и два стендовых доклада. С сообщениями выступили сотрудники Санкт-Петербургского государственного ун-та, Санкт-Петербургского горного ун-та, Государственного геологического музея им. Вернадского РАН (Москва), Палеонтологического музея им. Ю.А. Орлова РАН (Москва), Тульского областного краеведческого музея, Музея мамонта Северо-Восточного федерального университета (Якутск), Вятского палеонтологического музея (Киров), Пермского краеведческого музея, Кузбасского государственного краеведческого музея (Кемерово).

Вятский палеонтологический музей отметил 30-летний юбилей (В.В. Масютин и др.). Музей ведет активную просветительскую деятельность, пополняет фонды и проводит экспедиции и выездные экспозиции.

Доклады были посвящены различным аспектам деятельности музеев, в т.ч. работе в полевых экспедициях и пополнению фондов (Г.И. Тимонина, В.С. Байгушева, В.В. Титов), расширению исследований разрезов и обработке материалов в геопарках, на примере Торатау (Е.Ю. Башлыкова и др.). Доклады С.Е. Федорова, М.Г. Цинкобуровой, В.В. Аркадьева и стендовый доклад К.К. Тарасенко были посвящены истории палеонтологических коллекций.

Продолжается создание выставок, посвященных юбилейным датам. В Палеонтологическом музее СПбГУ организована выставка, посвященная 110-летию академика Б.С. Соколова. О выставке рассказала А.А. Золина – правнучка Бориса Сергеевича, с которым многие из

присутствующих членов Общества были лично знакомы, общались и сохранили теплые воспоминания и глубочайшее уважение.

Коллеги поделились опытом сотрудничества центральных профильных и краеведческих музеев, предложили пути развития и дальнейшие шаги в развитии деятельности Музейной секции (А.В. Пахневич, Ю.В. Глазырина).

Интересный вопрос поднят в докладе И.А. Стародубцевой и И.Л. Сороки о хранящихся в некоторых музеях коллекциях из уникальных местонахождений, которые уже не существуют, затоплены или застроены. Вопросы сохранения местонахождений и типовых (стратотипических) разрезов были затронуты при обзоре известняков, использованных в древней архитектуре Пскова (М.Г. Цинкобура и др.).

Коллеги из Кузбасского государственного краеведческого музея продолжают делиться опытом расширения аудитории, развития пространства раскопок, формирования единого выставочно-обзорного открытого пространства в Шестаковском комплексе (К.В. Жабреева, А.С. Чувалов). Полученная поддержка администрации открывает широкие возможности и превращает Шестаково в культурный кластер с основной палеонтологической составляющей.

Уникальный опыт проведения выездных выставок и организации различных форм работы с палеонтологическими коллекциями, проведения мастер-классов с участием взрослых и детей с ограниченными возможностями был продемонстрирован И.Ю. Бугровой и Ю.М. Миланич.

Слушатели секции ознакомились с новыми документами по регулированию отбора образцов из палеонтологических местонахождений (А.В. Бродский, Г.Н. Киселев).

В продолжение обзора о палеонтологических музеях других стран был заслушан доклад об организации частного палеонтологического музея в г. Бокстел, Нидерланды (Е.А. Языкова, Опольский ун-т, Польша). Второй доклад этой рубрики был посвящен создательнице Варшавского музея эволюции Ин-та палеобиологии (стендовый доклад А.А. Чубура и В.С. Майстренко).

На **секции по позвоночным** (ведущие: А.О. Иванов, П.П. Скучас, Г.О. Черепанов, А.С. Тесаков, В.В. Титов) было заслушано 39 устных и представлено 13 стендовых докладов.

В работе секции приняли участие палеонтологи из Санкт-Петербурга, Москвы, Екатеринбургa, Иркутска, Кирова, Новосибирска, Ростова-на-Дону, Саратова, Ставрополя, Сыктывкара, Омска, Томска, Якутска. Доклады были посвящены изучению бесчелюстных, рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих, их систематике, анатомии скелета, функциональной морфологии, экологии, фаунистике, эволюции, биостратиграфии и методическим аспектам исследований.

Пластинокожим рыбам из среднего девона Казахстана был посвящен доклад А.О. Иванова, П.А. Безносков и В.Н. Глинский рассказали о комплексах живетской ихтиофауны Среднего Тимана. Три доклада касались систематики и морфологии меловых хрящевых и костных рыб Европейской части России (И.Р. Воронков и др.; В.А. Лопырев, Е.В. Попов; А.О. Канаркина и др.).

Несколько докладов было посвящено ископаемым амфибиям: палеоценовым и юрским саламандрам (Е.А. Анпилогова и др.; П.П. Скучас и др.) и пермским темноспондилам (А.В. Ульяхин). Вопросы морфологии, гистологии и систематики ископаемых рептилий были рассмотрены в девяти докладах. Е.И. Бояринова, В.К. Голубев и Л.А. Тарасова с соавторами рассказали о пермских парейазаврах. Доклад В.В. Буланова был посвящен зубной системе восточно-европейских болозавров. Г.О. Черепанов с соавторами доложили о вариативности роговых щитков панциря мезозойских черепах. Меловым плезиозаврам Саратовской обл. было уделено внимание в докладе Н.Г. Зверькова и М.С. Архангельского. Д.Д. Витенко и П.П. Скучас рассказали о хористодере из средней юры Красноярского края. Строевание мозговой коробки ископаемых крокодилов и динозавров на основе данных компьютерной томографии представлено в докладах Е.А. Сичинавы с соавторами и А.О. Аверьянова с соавторами. Дистанционный доклад С.В. Иванцова и др. посвящен уникальному местонахождению раннеюрской фауны позвоночных из Иркутского угольного бассейна.

Вторая часть заседания секции прошла в Зоологическом ин-те РАН (ЗИН РАН). Герпетофауне позднего плейстоцена Урала был посвящен доклад М.С. Тарасовой и др. А.О. Аверьянов в соавторстве с А.В. Лопатиным сделал доклад о новом плацентарном млекопитающем

из позднего мела Монголии. Доклад М.П. Маслинцовой и др. представил данные о находке альбатроса из эоцена Западной Сибири. В стендовом докладе Н.В. Зеленкова и А.В. Пантелеева дан обзор неворобьиных птиц позднего миоцена Приазовья. В.В. Титов и др. доложили данные о новом местонахождении гиппарионовой фауны позднего миоцена в Ставрополье. А.С. Тесаков с соавторами рассказали о новом местонахождении мелких позвоночных раннего плиоцена юга Западной Сибири. Ряд устных и стендовых докладов был посвящен палеонтологии четвертичных млекопитающих отрядов хищных, хоботных, копытных, китообразных и грызунов, а также новым местонахождениям териофауны плейстоцена и голоцена. В докладе Е.А. Марковой и др. обсуждались вопросы формирования современной фауны позвоночных севера Западной Сибири. В докладах Е.А. Нестеровой и А.М. Клементьева были приведены сведения о систематизации данных по местонахождениям позвоночных плейстоцена Сибири для целей каталогизации, прогноза новых находок и геокартирования.

Во время сессии прошло заседание Центрального совета Общества, переизбран состав Ревизионной комиссии; принято в действительные члены 13 человек (протокол № 2 от 03.04.2024).

Активно развивается Музейная секция (куратор О.Л. Коссовая), организованная решением Центрального совета пять лет назад. С каждым годом секция привлекает все больше участников – и докладчиков, и слушателей, поэтому планируется дальнейшее расширение ее работы. Среди актуальных вопросов, которые могут быть рассмотрены на секции: сохранение стратотипических разрезов и местонахождений фауны; сохранение коллекций из утраченных разрезов и голотипов; издание современных каталогов ископаемой фауны; создание специальных баз данных; размещение информации на специализированных сайтах, в т.ч. международных, а также на странице ВПО на сайте Ин-та Карпинского.

На закрытии сессии были обозначены перспективы развития и укрепления взаимодействия с Азиатской палеонтологической ассоциацией, вице-президентом которой на следующий четырехлетний срок избран академик С.В. Рожнов. Общество также продолжает оставаться ассоциированным членом Международной палеонтологической ассоциации.



Необходимо отметить, что количество желающих участвовать в ежегодном форуме Палеонтологического общества постоянно растет, все больше молодых ученых участвуют с докладами и заинтересованы в представлении на сессиях своих материалов. Это хорошая тенденция, которая, надеемся, сохранится и в будущем.

Следующую LXXI сессию на тему “Фундаментальные проблемы палеонтологии: теория и практика” решено провести 7–11 апреля 2025 г. в Ин-те Карпинского.

За хорошую подготовку и успешное проведение сессии, а также своевременную публикацию “Материалов LXX сессии...” ее участники выражают благодарность администрации Ин-та Карпинского, ученому секретарю института Т.Ю. Толмачевой, ученому секретарю Общества А.А. Суярковой, членам оргкомитета: сотрудникам отдела стратиграфии и палеонтологии В.В. Горшениной, Е.Л. Грундан и Е.С. Разумковой, сотруднику сектора МСК Е.Н. Леонтьевой, а также руководству ЗИН РАН в лице директора Н.С. Чернецова и заместителя директора И.Г. Данилова.

*А.А. Суяркова, Т.Ю. Толмачева, С.В. Рожнов,
О.Л. Коссовая, Е.Г. Раевская, А.В. Дронов, А.С. Тесаков,
А.О. Иванов, А.Ю. Гладенков, В.Я. Вукс, О.В. Шурекова*