

Номер 6

ISSN 0031-031X

Ноябрь–Декабрь 2024



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2024

Новые виды радиолярий из рода <i>Carpocanium</i> Ehrenberg, 1847, emend. nov. в поверхностных осадках Императорского хребта Тихого океана <i>Л. Н. Василенко, Д. С. Хмель</i>	3
Новый вид склерактиний из триасовых известняков Сихотэ-Алиня <i>Т. А. Пунина</i>	15
Обзор раннеюрских белемнитов Крыма с описанием первой находки тоарского представителя рода <i>Simpsonibelus</i> (Megateuthidae) <i>О. С. Дзюба, В. Н. Комаров, А. В. Овчинников</i>	20
Первые находки раннебайосских <i>Leptosphinctes</i> (Ammonoidea: Perisphinctidae) на Северном Кавказе <i>В. В. Мутта</i>	29
Влияние редукции заднего отдела кишечника на эволюцию ринхонеллиформных брахиопод <i>А. А. Селищева, Т. В. Кузьмина</i>	37
Систематическое положение видов брахиопод <i>Pugnoides korsakpaica</i> Nalivkin и <i>Leiorhynchus kiselicus</i> Nalivkin (отряд Rhynchonellida) <i>А. В. Пахневич</i>	56
Ревизия остракод <i>Isochilina punctata</i> (Leperditicopida) из позднего ордовика Ленинградской области <i>Л. М. Мельникова, С. С. Терентьев</i>	66
Ревизия трилобитов рода <i>Calodiscus</i> Howell, 1935 (Сибирская платформа) <i>И. В. Коровников, Е. В. Бушуев</i>	78
Новые данные по эволюции и отногенезу <i>Karpinskiosauridae</i> (Tetrapoda, Seymouriamorpha). Часть 1. Краниальная морфология <i>Volgerpeton exspectatus</i> gen. et sp. nov. <i>В. В. Буланов</i>	92
Лань <i>Dama pontica</i> sp. nov. (Artiodactyla, Cervidae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму и ранняя история рода <i>Dama</i> <i>И. А. Вислобокова</i>	112
Новый вид <i>Otozamites</i> Braun (Bennettitales) с сохранившимся анатомическим строением из среднеюрских отложений Курской области, Россия <i>Н. В. Баженова, А. В. Баженов</i>	125

Вопросы номенклатуры

Новое название для позднемелового рода <i>Trigonosphaera</i> Vishnevskaya, 2023 (Radiolaria) <i>В. С. Вишневская</i>	140
--	-----

Contents

No. 6, 2024

New Species of Radiolarians from the Genus <i>Carpocanium</i> Ehrenberg, 1847, emend. nov. in the Surface Sediments of the Emperor Seamount Chain, Pacific <i>L. N. Vasilenko, D. S. Khmel</i>	3
A New Species of Scleractinia from the Triassic Limestones of Sikhote-Alin <i>T. A. Punina</i>	15
Review of Early Jurassic Belemnites of Crimea with a Description of the First Finding of Toarcian Representative of the Genus <i>Simpsonibelus</i> (Megateuthididae) <i>O. S. Dzyuba, V. N. Komarov, A. V. Ovchinnikov</i>	20
First Finds of Early Bajocian <i>Leptosphinctes</i> (Ammonoidea: Perisphinctidae) in the North Caucasus, Russia <i>V. V. Mitta</i>	29
Effect of Posterior Gut Reduction on the Evolution of Rhynchonelliform Brachiopods <i>A. A. Selischeva, T. V. Kuzmina</i>	37
Systematic Position of the Brachiopod Species <i>Pugnoides korsakpaica</i> Nalivkin and <i>Leiorhynchus kiselicus</i> Nalivkin (Order Rhynchonellida) <i>A. V. Pakhnevich</i>	56
Revision of Ostracodes <i>Isochilina punctata</i> (Leperditicopida) from the Late Ordovician of the St. Petersburg Region <i>L. M. Melnikova, S. S. Terentiev</i>	66
Revision of Trilobites <i>Calodiscus</i> Howell, 1935 (Siberian Platform) <i>I. V. Korovnikov, E. V. Bushuev</i>	78
New Data on Evolution and Ontogeny of Karpinskiosauridae (Tetrapoda, Seymouriamorpha). Part 1. Cranial Morphology of <i>Volgerpeton exspectatus</i> gen. et sp. nov. <i>V. V. Bulanov</i>	92
The Fallow Deer <i>Dama pontica</i> sp. nov. (Artiodactyla, Cervidae) from the LowerPleistocene of Taurida Cave in the Crimea and the Early History of the Genus <i>Dama</i> <i>I. A. Vislobokova</i>	112
New Species of <i>Otozamites</i> Braun (Bennettitales) with Preserved Anatomical Structure from the Middle Jurassic of Kursk Region, Russia <i>N. V. Bazhenova1, A. V. Bazhenov</i>	125

Questions of Nomenclature

A New Name for the Late Cretaceous Genus <i>Trigonosphaera</i> Vishnevskaya, 2023 (Radiolaria) <i>V. S. Vishnevskaya</i>	140
--	-----

УДК 563.143

НОВЫЕ ВИДЫ РАДИОЛЯРИЙ ИЗ РОДА CARPOCANIUM EHRENBURG, 1847, EMEND. NOV. В ПОВЕРХНОСТНЫХ ОСАДКАХ ИМПЕРАТОРСКОГО ХРЕБТА ТИХОГО ОКЕАНА

© 2024 г. Л. Н. Василенко^{a, *}, Д. С. Хмель^{a, **}

^aТихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: lidia@poi.dvo.ru

**e-mail: khmel.ds@poi.dvo.ru

Поступила в редакцию 02.05.2024 г.

После доработки 23.05.2024 г.

Принята к публикации 23.05.2024 г.

Статья посвящена анализу разнообразия видов радиолярий из семейства Carposaniidae Haeckel, 1881, emend. Riedel, 1967, содержащихся в поверхностных осадках Императорского хребта (гайоты Нинтоку, Джингу, Оджин, Коко и Юряку). Приведено описание пяти новых видов рода Carposanium Ehrenberg, 1847, emend. nov.: *C. rotundum* sp. nov., *C. fragaria* sp. nov., *C. alabastrum* sp. nov., *C. tulipa* sp. nov. и *C. fungus* sp. nov. Выделение новых видов обосновано их морфологией, отличающей их от других представителей рода Carposanium. Предложено восстановить статус рода Carposanarium Haeckel, 1887 в семействе Carposaniidae на основе полного соответствия его морфологических особенностей диагнозу этого семейства.

Ключевые слова: радиолярии, семейство Carposaniidae Haeckel, 1881, emend. Riedel, 1967, статус рода Carposanarium Haeckel, 1887, таксономия, ревизия, Тихоокеанский регион, современные осадки

DOI: 10.31857/S0031031X24060015, EDN: QIXBIO

ВВЕДЕНИЕ

Представители семейства Carposaniidae Haeckel, 1881, emend. Riedel, 1967 являются одной из разнообразных групп радиолярий, широко распространенной в планктоне кайнозоя и в современном Мировом океане. Из-за небольших размеров скелетов (70–120 мкм) и, по большей части, отсутствия доминирования их видов в кайнозойских отложениях, представители этой группы нередко упоминаются в литературе в открытой номенклатуре. Это происходит из-за сложности идентификации не только видов, но и родов Carposaniidae. Одним из критериев определения родовой принадлежности видов данного семейства является расположение цефалиса (первого отдела), который не всегда хорошо просматривается при микроскопических исследованиях.

М.Г. Петрушевская (1981) отметила, что признаки, считавшиеся диагностическими

для родов из семейства Carposaniidae, крайне ненадежны, и предположила, что среди этих родов много синонимов. По мнению Петрушевской (1981), роды *Cyrtocalpis* Haeckel, 1861, *Carposanobium* Haeckel, 1887 и *Asecta* Porofsky, 1913 являются субъективными синонимами рода *Carposanium* Ehrenberg, 1847; род *Sethamphorus* Burma, 1959 рассматривается как субъективный синоним родов *Cystophormis* Haeckel, 1887 и *Carposanistrum* Haeckel, 1887; а род *Carposanarium* Haeckel, 1887 является субъективным синонимом рода *Tricolocapsa* Haeckel, 1881, и т.д.

Л. О’Догерти с соавт. (O’Dogherty et al., 2009, 2021) провели большую таксономическую ревизию радиолярий мезозоя и кайнозоя и пришли к выводу о необходимости объединения таксонов, особенно имеющих большие списки синонимов:

– из состава семейства Carposaniidae были исключены мезозойские роды *Diacanthocapsa* Squinabol, 1903, *Carpocryptocapsa* Petrushevskaya, 1981, *Mylocercion* Foreman, 1968 и *Tricolocapsa* Haeckel, 1881, которые были отнесены к другим семействам (O'Dogherty et al., 2009);

– кайнозойские роды *Carpocanarium* Haeckel, 1887 и *Carpocanistrum* Haeckel, 1887, по мнению О'Догерти с соавт. (O'Dogherty et al., 2021), являются синонимами рода *Carpocanium* Ehrenberg, 1847;

– в семейство Carposaniidae были включены другие роды – *Anthocyrturium* Haeckel, 1887, *Artobotrys* Petrushevskaya, 1971 и *Tripterocalpis* Haeckel, 1882, которые ранее к нему не относились (O'Dogherty et al., 2021).

Таким образом, согласно О'Догерти с соавт. (O'Dogherty et al., 2021), в состав семейства Carposaniidae Haeckel, 1881, emend. Riedel, 1967 входят пять родов: *Anthocyrturium* Haeckel, 1887; *Artobotrys* Petrushevskaya, 1971; *Carpocanium* Ehrenberg, 1847; *Carpocanopsis* Riedel et Sanfilippo, 1971 и *Tripterocalpis* Haeckel, 1882.

Изучая радиолярий в поверхностных осадках, отобранных в районе южных гайотов Императорского хребта (рис. 1), авторы данной работы обнаружили разнообразных представителей Carposaniidae (Василенко, Даутова, 2021; Хмель и др., 2023), видовое определение кото-

рых вызвало трудности из-за таксономических разночтений в литературных источниках. Для решения этой задачи мы проанализировали диагнозы родов, входящих в изучаемое семейство (согласно Ehrenberg, 1846, 1847; Haeckel, 1887; Riedel, 1967; Петрушевская, 1981; O'Dogherty et al., 2021), и выявили их основные морфологические особенности.

В настоящей работе рассматриваются отличительные характеристики некоторых родов и видов Carposaniidae для последующей ревизии, и приводится описание пяти новых видов, отнесенных авторами к роду *Carpocanium* Ehrenberg, 1847.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал представляет собой поверхностные осадки (0–3 см) и короткие колонки осадков (0–27 см), отобранные Национальным научным центром морской биологии (ННЦМБ) совместно с Ин-том океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН) в ходе проведения комплексных экспедиций в 86 и 94 рейсах НИС “Академик М.А. Лаврентьев” (2019, 2021 гг.) под руководством Т.Н. Даутовой (ННЦМБ).

Геологические образцы отбирались в южной части Императорского хребта на гайотах Нинтоку, Джингу, Оджин, Коко и Юряку с помощью телеуправляемого подводного аппарата “Comanche 18”, оснащенного манипуляторами и пробоотборниками для сбора донных осадков (Галкин и др., 2020) (табл. 1).

Таблица 1. Расположение и глубины изученных образцов на гайотах Императорского хребта, собранных в 86-м (2019 г.) и 94-м (2021 г.) рейсах НИС “Академик М.А. Лаврентьев”

Гайот	Станция	Координаты	Глубина, м
Нинтоку	LV86-21	40°59.952'с.ш. 170°43.482'в.д.	1161
Джингу	LV86-12	38°46.416'с.ш. 171°5.232'в.д.	1935
	LV86-14	38°45.744'с.ш. 171°5.142'в.д.	1446
Оджин	LV86-18	38°1.998'с.ш. 170°12.834'в.д.	1531
Коко	LV86-6	35°47.04'с.ш. 171°3.894'в.д.	1995
	LV86-11	35°4.35'с.ш. 171°17.304'в.д.	1880
	LV86-17	35°5.67'с.ш. 171°19.092'в.д.	1440
	LV94-12	35°47'20"с.ш. 171°2'53"в.д.	2231–2242
Юряку	LV94-7	32°31'48"с.ш. 172°18'0"в.д.	1249

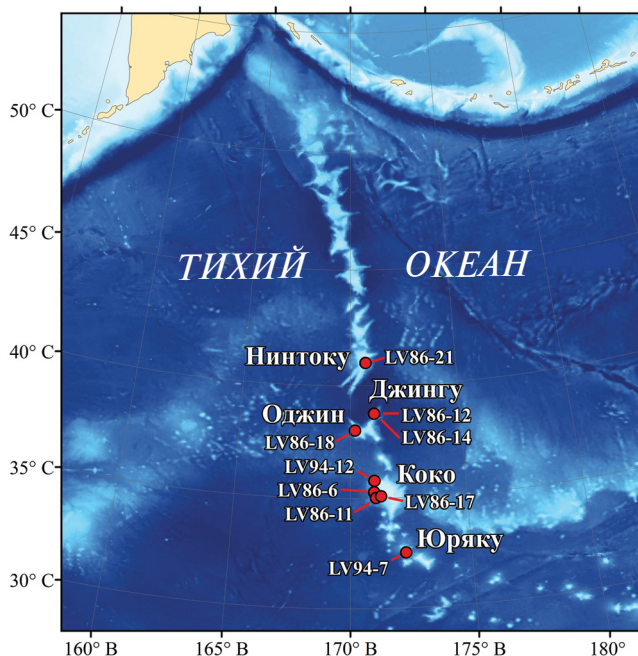


Рис. 1. Район исследований и месторасположение станций отбора образцов.

Обработка проб проводилась по методике Р.Х. Липман (1979), С.В. Точиной (1985), А. Абельман (Abelmann, 1988): (1) взвешивание образцов на высокоточных весах (WAGA TORSYJNA—WT); (2) дезинтеграция осадка в дистиллированной воде в течение нескольких суток; (3) кипячение с добавлением триполифосфата и H_2O_2 ; (4) промывание образцов через сито размерностью 40 мкм; (5) приготовление постоянных препаратов, с использованием канадского бальзама (Canada Balsam DC, показатель преломления равен 1.520–1.523).

Скелеты радиолярий изучали с помощью микроскопов Микмед 6 (увеличение $\times 300$) и IMAGER.A1 (увеличение $\times 300$). Фотографирование скелетов осуществлялось с помощью фотокамеры Touptek photonics FMA050. Фотографии в сканирующем микроскопе получены с помощью двухлучевого сканирующего электронного микроскопа (SEM-FIB) Tescan Lyra 3 XMH в лаборатории микро- и наноисследований аналитического центра Дальневосточного геологического ин-та ДВО РАН (ДВГИ ДВО РАН).

В предлагаемой статье использована система высоких таксонов радиолярий на уровне типа, подтипа и классов, разработанная М.С. Афанасьевой и Э.О. Амоном (Afanasyeva et al., 2005; Афанасьева, Амон, 2006). Возраст видов рода *Carpocanium* Ehrenberg, 1847 приведен согласно O'Dogherty et al. (2021).

Коллекции радиолярий № 86 и № 94 хранятся в лаб. морской микропалеонтологии Тихоокеанского океанологического ин-та им. В.И. Ильичева ДВО РАН (ТОИ ДВО РАН).

К ПРОБЛЕМЕ ТАКСОНОМИИ CARPOCANIIDAE HAECKEL, 1881, EMEND. RIEDEL, 1967

Трудности идентификации представителей *Carpocaniidae* заключаются в большом морфологическом разнообразии этого семейства, для которого до сих пор четко не определены родовые признаки. Во избежание ошибок, мы обратились к диагнозам родов *Carpocaniidae*, приведенным в классических работах (Ehrenberg 1846, 1847; Haeckel, 1887; Riedel, 1967; Riedel, Sanfilippo 1971; Петрушевская, 1981), и выявили следующие особенности некоторых кайнозойских родов, входивших в состав данного семейства ранее и в настоящее время.

(1) Виды семейства *Carpocaniidae* имеют в основном двухсегментное строение скелетов (цефалис —

первый отдел и торакс — второй отдел), кроме родов *Carpocanopsis* Riedel et Sanfilippo, 1971 и *Artobotrys* Petrushevskaya, 1971, у которых присутствует третий отдел — абдомен. У первого рода он, в основном, переходит в длинные базальные отростки, у второго — представляет собой удлинённый тубус и часто преобразован в короткий перистом с небольшим количеством пор или лишен их.

(2) Одним из главных признаков различия родов в семействе *Carpocaniidae* является расположение в скелетах цефалиса:

- род *Carpocanium* Ehrenberg, 1847 характеризуется внутренним или на 1/2 погруженным в торакс цефалисом, который отделен от торакса поперечной перегородкой;

- род *Carpocanistrum* Haeckel, 1887 характеризуется внутренним цефалисом, который максимально упрощен и не отгорожен от торакса поперечной перегородкой;

- род *Carpocanarium* Haeckel, 1887 характеризуется внешним цефалисом с отчетливой перегородкой, а также наличием на тораксе достаточно крупных пор;

- род *Carpocanopsis* Riedel et Sanfilippo, 1971 характеризуется внешним или на 1/2 погруженным в торакс цефалисом с отчетливой перегородкой, также присутствует абдомен;

- род *Anthocyrturium* Haeckel, 1887 характеризуется внешним сферическим цефалисом, отделенным от торакса отчетливой перегородкой и сходящимися к центру отростками, обрамляющими устье;

- род *Artobotrys* Petrushevskaya, 1971 характеризуется удлинённым, сложноустроенным цефалисом, также присутствует абдомен;

- род *Tripterocalpis* Haeckel, 1882 характеризуется скелетом, состоящим из одного отдела и имеющим боковые крыловидные иглы.

Исходя из приведенных отличий, разделение родов *Carpocanium* и *Carpocanistrum* является весьма затруднительным, т.к. наличие или отсутствие внутренней перегородки не всегда хорошо просматривается в микроскопе. Другие роды имеют конкретные хорошо выраженные особенности, способствующие их идентификации.

Принадлежность рода *Tripterocalpis* к семейству *Carpocaniidae* вызывает сомнения. Морфологические особенности скелета резко отличают этот род от других родов рассматриваемого семейства. Поскольку мы не обсуждаем этот род

в настоящей статье и не имеем фактического материала для его ревизии, вопрос о принадлежности рода к Carposaniidae остается открытым.

Кроме этого, исключение из состава семейства рода Carposanarium, на наш взгляд, является необоснованным. Наиболее известный его представитель Carposanarium papillosum (Ehrenberg, 1872) по морфологическим признакам полностью соответствует диагнозу семейства Carposaniidae, а внешнее расположение цефалиса отличает его от других родов. Также к этому роду Э. Геккелем (Haeckel, 1887) был отнесен вид Carposanium (Carposanarium) calycothes Stöhr, 1880, имеющий близкое строение с C. papillosum (Ehrenberg, 1872).

Для рода Tricolocapsa Haeckel, 1881, синонимом которого, по мнению Петрушевской (1981), является род Carposanarium Haeckel, 1887, характерен скелет, состоящий из трех отделов. Возможно, Tricolocapsa является эволюционным предшественником Carposanarium, но не его синонимом.

Таким образом, мы предлагаем восстановить статус рода Carposanarium Haeckel, 1887 в семействе Carposaniidae, поскольку он полностью соответствует диагнозу этого семейства и имеет отличительные морфологические признаки, характеризующие его как самостоятельный род.

CARPOSANIIDAE В ОСАДКАХ ИМПЕРАТОРСКОГО ХРЕБТА И ИХ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Изучая поверхностные осадки южных гайотов Императорского хребта, мы обнаружили богатую фауну радиолярий (Василенко, Даутова, 2021; Хмель и др., 2023), среди которых виды родов Carposaniidae занимают 2–6%. Всего нами определено 10 видов родов Carposanarium и Carposanium, характерных для зоны перехода от тропической к бореальной фауне, и описано пять новых видов из рода Carposanium.

Одним из представителей Carposaniidae является Carposanarium papillosum (Ehrenberg, 1872) (табл. I, фиг. 23–26). Он содержится в осадках гайотов Нинтоку, Оджин, Джингу и Коко (рис. 1). Особенностью этого вида является грушевидная форма скелета с крупными порами и хорошо выраженным внешним сферическим цефалисом.

Также широко распространен Carposanium guesti (Dreyer, 1890), который обнаружен в осадках гайотов Оджин, Джингу, Коко и Юряку (рис. 1; табл. I, фиг. 5–8). Этот вид имеет почти сферическую форму с очень узким удлиненным кольцевым пилоном без отростков.

Еще одним наиболее распространенным видом является Carposanium prunoides (Popofsky, 1913), обнаруженный в осадках гайотов Нинтоку, Джингу, Коко и Юряку (рис. 1; табл. I, фиг. 15–17). Он характеризуется овальной, слегка неправильной формой скелета и заузненным устьем без отростков.

Виды Carposanium pachydermicum Chen et Tan, 1996 и C. flosculum (Haeckel, 1887) были обнаружены в осадках всех изучаемых гайотов (рис. 1; табл. I, фиг. 1–4 и 20–22, соответственно). Первый из них крупный (90–100 мкм), почти сферический, оканчивающийся слегка суженным перистомом с небольшими параллельными или сходящимися к концу отростками. Второй характеризуется овальной формой скелета, слегка вздутой в центральной части торакса с небольшими, почти параллельными отростками.

Пять видов встречаются единично и обнаружены не во всех гайотах (рис. 1).

Вид Carposanium ascerphalum (Haeckel, 1887) обнаружен в осадках гайотов Коко и Юряку (рис. 1; табл. I, фиг. 12, 13). Особенностью этого вида является удлиненно-овальная форма скелета с мелкими порами, внутренним (погруженным в торакс) цефалисом и множеством слегка изогнутых, почти параллельных отростков на широком перистоме.

Вид Carposanium acutidentatum (Takahashi, 1991) обнаружен в осадках гайотов Джингу, Коко и Юряку (рис. 1; табл. I, фиг. 10, 11). Этот вид похож на C. ascerphalum формой скелета, мелкими порами и внутренним цефалисом. Главным отличием его является заузненное устье, а также глубоко посаженные поры, расположенные в ровных вертикальных рядах и придающие тораксу вид ребристости.

Вид Carposanium nigrinae Kruglikova, 1978 обнаружен в осадках гайота Коко (рис. 1; табл. I, фиг. 14). Он характеризуется почти цилиндрической формой скелета, с мелкими порами и полностью погруженным в торакс цефалисом.

Вид Carposanium obliquum (Haeckel, 1862) содержится в осадках гайотов Джингу и Коко (рис. 1; табл. I, фиг. 18, 19). Особенностью его

является близкая к сферической форма скелета с расширенным гладким устьем, без отростков.

Вид *Carpocanium favosum* (Naesckel, 1887) встретился в одном экземпляре в осадках гай-ота Джингу (рис. 1; табл. I, фиг. 9). Он имеет веретенообразную форму скелета с глубоко посаженными порами, придающими тораксу вид ребристости, которая переходит на удлинённый суживающийся перистом без отростков.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ
ТИП RADIOLARIA
ПОДТИП POLYCYSTINA
КЛАСС NASSELLARIA
ОТРЯД CYRTIDINATA

СЕМЕЙСТВО CARPOCANIIDAE NAESCKEL, 1881, EMEND.
RIEDEL, 1967

**Род *Carpocanium* Ehrenberg, 1847, emend. Vasilenko et
Khmel nov.**

Типовой вид — *Lithocampe solitaria* Ehrenberg, 1839, о-в Сицилия (Кальтаниссетта), миоцен — ныне.

Диагноз. *Carpocaniidae*, состоящие из двух отделов цефалиса и торакса, без торакальных ребер. Цефалис сферический или уплощенный, располагается внутри торакса или на 1/2 погружен в него; отделен от торакса поперечной перегородкой. Апикальный рог слабо выражен или отсутствует. Торакс эллипсоидальный, субсферический, субцилиндрический или веретенообразный. Перистом узкий или расширенный, заканчивается гладким или ребристым кольцом или же многочисленными отростками разного размера и формы. Поры мелкие, округлые, расположены рядами или в шахматном порядке, иногда хаотично.

Видовой состав. 53 вида: *C. prunoides* (Popofsky, 1913), современный, южная часть Атлантического океана; *C. ascephalum* (Naesckel, 1887), плейстоцен — ныне, северная часть Тихого океана; *C. acutidentatum* (Takahashi, 1991), современный, Гавайские о-ва; *C. azyx* (Sanfilippo et Riedel, 1973), средний эоцен, Мексиканский залив; *C. brevispina* (Vinassa de Regny, 1900), ранний миоцен, Адриатическое море; *C. evacuatum* (Naesckel, 1887), плейстоцен, центральная часть Тихого океана; *C. flosculum* (Naesckel, 1887), современный, экваториальная часть Атлантического океана; *C. novenum* (Naesckel, 1887), современный, южная часть Атлантического океана; *C. blastogenicum* Chen et Tan, 1996, голоцен,

Южно-Китайское море; *C. coronatum* Ehrenberg, 1859, средний эоцен, Карибское море (о-в Барбадос); *C. diadema* Naesckel, 1861, современный, Средиземное море, Атлантический, Индийский и Тихий океаны; *C. ensigerum* Tan et Su, 1982, голоцен, Восточно-Китайское море; *C. hexagonale* Naesckel, 1887, современный, тропическая часть Атлантического океана; *C. irregulare* Naesckel, 1887, современный, центральная часть Тихого океана; *C. kinugasense* Nishimura, 1990, средний миоцен, Япония (префектура Канагава); *C. microdon* Ehrenberg, 1859, голоцен, Карибское море (о-в Барбадос); *C. nigrinae* Kruglikova, 1978, плейстоцен, экваториальная часть Тихого океана; *C. pachydermicum* Chen et Tan, 1996, голоцен, Южно-Китайское море; *C. peristomium* Naesckel, 1887, плейстоцен, Атлантический, Индийский и Тихий океаны; *C. petalospyris* Naesckel, 1887, плейстоцен, центральная часть Тихого океана; *C. praecursor* Kruglikova, 1978, плейстоцен, экваториальная часть Тихого океана; *C. pulchrum* Carnevale, 1908, плейстоцен, Италия (Бергонзано); *C. rubrae* O'Connor, 1997, ранний миоцен, Кипр, Новая Зеландия; *C. veresundum* Naesckel, 1887, плейстоцен—голоцен, северная часть Тихого океана; *C. virgineum* Naesckel, 1887, плейстоцен, центральная часть Тихого океана; *C. obovatum* (Tan et Su, 1982), голоцен—современный, Восточно-Китайское море; *C. plutonis* (Ehrenberg, 1854), голоцен, Атлантический океан; *C. polyptera* (Ehrenberg, 1873), голоцен, Индийский океан; *C. amphora* (Naesckel, 1861), современный, Средиземное море, Атлантический и Тихий океаны; *C. butschlii* (Vinassa de Regny, 1900), ранний миоцен, Адриатическое море; *C. micropora* (Stöhr, 1880), поздний миоцен, Средиземное море (о. Сицилия); *C. obliquum* (Naesckel, 1862), современный, Средиземное море, Атлантический и Тихий океаны; *C. ovulum* (Naesckel, 1887), плейстоцен Средиземное море, Атлантический и Тихий океаны; *C. urceolus* (Naesckel, 1887), современный, Средиземное море; *C. gargantua* (Renaudie et Lazarus, 2012), ранний—средний миоцен, Южный океан (плато Кергелен); *C. petrushevskaya* (Renaudie et Lazarus, 2016), поздний олигоцен — ранний плейстоцен, Южный океан; *C. crassus* (Carnevale, 1908), ранний—средний миоцен, Италия (Бергонзано); *C. guesti* (Dreyer, 1890), ранний—средний миоцен, о-в Сицилия (Кальтаниссетта); *C. cRYPTOPORA* (Ehrenberg, 1861), голоцен, Карибское море (о-в Барбадос); *C. setosum* (Ehrenberg, 1876), поздний—средний эоцен, Карибское море (о-в Барбадос); *C. solitarium* Ehrenberg, 1854,

поздний—средний миоцен, о-в Сицилия (Кальтаниссетта); *C. favosa* (Naesckel, 1887), плейстоцен, западная часть тропической области Тихого океана; *C. hexapleura* (Naesckel, 1887), плейстоцен, центральная часть Тихого океана; *C. microstoma* (Naesckel, 1887), плейстоцен, западная часть тропической области Тихого океана; *C. bussoni* (Carnevale, 1908), ранний—средний миоцен, Италия (Бергонзано); *C. cristatum* (Carnevale, 1908), ранний—средний миоцен, Италия (Бергонзано); *C. pacificum* (Nishimura, 1990), голоцен—современный, тропическая часть Тихого океана; *C. uburex* Renaudie et Lazarus, 2012, неоген, Южный океан; *C. rotundum* sp. nov., современный, Императорский хребет; *C. fragaria* sp. nov., современный, Императорский хребет; *C. alabastrum* sp. nov., современный, Императорский хребет; *C. tulipa* sp. nov., современный, Императорский хребет; *C. fungus* sp. nov., современный, Императорский хребет.

Сравнение. Род *Carpocanium* отличается:

— от рода *Carpocanarium* Naesckel, 1887 — внутренним или наполовину погруженным в торакс цефалисом и более мелкими порами;

— от *Carpocanistrum* Naesckel, 1887 — наличием перегородки между цефалисом и тораксом;

— от *Carpocanopsis* Riedel et Sanfilippo, 1971 — отсутствием абдомена;

— от *Anthocyrturium* Naesckel, 1887 — расположением цефалиса и более тонким и маленьким апикальным рогом или его отсутствием;

— от *Artobotrys* Petrushevskaya, 1971 — формой скелета, также более тонким и маленьким апикальным рогом или его отсутствием и отсутствием абдомена;

— от *Tripterocalpis* Naesckel, 1882 — наличием цефалиса, отделенного от торакса перегородкой, отсутствием боковых крыловидных игл.

Замечания. Анализ диагноза рода *Carpocanium* (Ehrenberg, 1846, 1847)¹ показал, что первоначальное описание данного рода является весьма условным, т.к. не отражает основные

морфологические признаки, необходимые для его идентификации. Уточненный диагноз рода *Carpocanium* Ehrenberg, 1847, emend. nov. составлен на основе собственного анализа морфологии скелетов видов, входящих в его состав. Дополненный диагноз содержит информацию о количестве отделов в скелетах и их форме, о наличии и расположении цефалиса, о характере пористости, а также о возможных вариантах морфологии перистомы.

Carpocanium rotundum Vasilenko et Khmel, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1–7

Название вида от *rotundus* *lat.* — круглый.

Голотип — ТОИ, № 86/14.1–70, современные осадки, гайот Джингу (Императорский хребет), обр. LV86-14, 0–3 см.

Описание. Скелет имеет субсферическую или субцилиндрическую форму и состоит из двух отделов. Апикальный рог отсутствует. Цефалис горизонтально удлинённый, сплюснутый, разделен лучевой конструкцией на три отчетливые камеры, немного смещен в сторону и на 1/2 погружен в торакс. Стенка скелета тонкая, с мелкими порами. Торакс субсферический, иногда субцилиндрический, у некоторых экземпляров немного вздут в средней части. Пory округлые, одинакового размера, расположены в шахматном порядке, наблюдается тенденция к рядности (8–11 пор по диагонали). Устье заканчивается кольцевым перистомом, окруженным 6–10 коническими небольшими отростками длиной около 1/5 или 1/6 от высоты скелета.

Размеры в мкм:

Экз. №	SH	Hc	Ht	Wc	Wt	Wa
№86/14.1-70 (голотип)	77	13	55	35	72.5	45
86/12.1-77	87	12.5	65	37	72.5	40
86/12.1-78	77	12.5	62.5	37	73	45
86/12.1-63	82	12.5	58	35	69	40

Примечание. SH — высота скелета с отростками, Hc — высота цефалиса, Ht — высота торакса, Wc — ширина цефалиса, Wt — ширина торакса, Wa — ширина устья.

Сравнение. *C. rotundum* sp. nov. похож на *C. pachydermicum* Chen et Tan, 1996 общей формой скелета, но отличается меньшим размером скелета и более крупными порами. Также общей формой скелета он близок к *C. hexagonale* Naesckel, 1887, отличается округлыми, более мелкими разреженными порами, тогда как у второго поры крупные, гексагональные, близкорасположенные. Морфологическое сходство наблюдается с *C. flosculum* (Naesckel, 1887), главным обра-

¹ Оригинальное описание рода *Carpocanium* (Ehrenberg, 1846): “Apertura testac duplex opposita. Testa simplex, stricturis articulivae nullis” (перевод с латыни: “Устье раковины двойное, противоположное. Раковина простая, без пережимов и сегментов”). Оригинальное дополнение к описанию рода *Carpocanium* (Ehrenberg, 1847): “Testae simplex continua, non constricta, postremo fine lobato aut fibrato” (перевод с латыни: “Раковина простая сплошная, без пережимов, на последнем конце лопастная или волокнистая”).

зом, общей формой и базальными отростками, но отличается большими размерами скелетов у *C. rotundum* sp. nov. и более крупными порами.

Материал. 18 экз.: один экз. из поверхностных осадков гайота Нинтоку, девять экз. из поверхностных отложений гайота Джингу, восемь экз. из поверхностных осадков гайота Коко.

Carpocanium fragaria Vasilenko et Khmel, sp. nov.

Табл. II, фиг. 8, 9

Название вида *fragaria* *лат.* — земляника.

Голотип — ТОИ, № 86/12.1-89, современные осадки, гайот Джингу (Императорский хребет), обр. LV86-12, 0–3 см.

Описание. Скелет имеет субсферическую форму с широким устьем, слегка расширен книзу и состоит из двух отделов. Апикальный рог отсутствует. Цефалис разделен лучевой конструкцией на три отчетливые камеры и погружен в торакс на 1/2. Стенка скелета тонкая, с мелкими порами. Торакс субсферический, слегка расширенный к устью. Пory мелкие, округлые, расположены в шахматном порядке (8–11 пор по диагонали), но наблюдается некоторая вертикальная рядность (6–8 пор в ряду на тораксе). Устье широкое, заканчивается кольцевым гладким перистомом без отростков.

Размеры в мкм:

Экз. №	SH	Hc	Ht	Wc	Wt	Wa
86/12.1-89 (голотип)	72.5	9	54	31	60	37
94/12.2-131	72	9	56	31	58	38
94/12.7-75	73	10	56	30	58	37

Сравнение. *C. fragaria* sp. nov. близок к *C. hexagonale* Naeckel, 1887 общей формой скелета, но отличается мелкими округлыми разреженными порами. Также *C. fragaria* sp. nov. похож на *C. rotundum* sp. nov. округлой формой скелета, но отличается меньшими размерами, более широким устьем без отростков и более мелкими порами.

Материал. Три экз.: один из поверхностных осадков гайота Джингу, два из поверхностных осадков гайота Коко.

Carpocanium alabastrum Vasilenko et Khmel, sp. nov.

Табл. II, фиг. 10–13

Название вида *alabastrum* *лат.* — алебастр.

Голотип — ТОИ, № 86/12.1-87, современные осадки, гайот Джингу (Императорский хребет), обр. LV86-12, 0–3 см.

Описание. Скелет имеет яйцевидную форму и состоит из двух отделов. Апикальный рог отсутствует или проявляется тонкой небольшой иголочкой. Цефалис разделен лучевой конструкцией на три отчетливые камеры, две из которых расположены выше торакса, а третья погружена в него. Стенка скелета тонкая, гладкая, с мелкими разреженными порами. Торакс овальный (яйцевидный). Пory округлые, расположены в шахматном порядке (7–9 пор по диагонали), но наблюдается некоторая вертикальная рядность (8–9 пор в ряду на тораксе). Устье заканчивается узким гладким перистомом без отростков, или они слабо выражены.

Размеры в мкм:

Экз. №	SH	Hc	Ht	Wc	Wt	Wa
86/12.1-87 (голотип)	73	16	57	39	61	31
86/14.1-47	75	17	58	37	60	32
86/17.1-83	75	17	60	38	60	30

Сравнение. *C. alabastrum* sp. nov. похож на *C. butschlii* (Vinassa de Regny, 1900) пористостью и отсутствием отростков вокруг пилома, но отличается формой цефалиса и яйцевидной формой торакса, тогда как у *C. butschlii* она веретенообразная. Кроме этого, новый вид похож на *C. amphora* Naeckel, 1862 хорошо заметным цефалисом, но отличается более мелкими и разреженными порами и меньшим их числом.

Материал. Четыре экз.: три из поверхностных осадков гайота Джингу, один экз. из поверхностных осадков гайота Коко.

Carpocanium tulipa Vasilenko et Khmel, sp. nov.

Табл. II, фиг. 14–19

Название вида *tulipa* *лат.* — тюльпан.

Голотип — ТОИ, № 94/12.2-148, современные осадки, гайот Коко (Императорский хребет), обр. LV94-12-K2-2, 1–2 см.

Описание. Скелет имеет удлинено-овальную форму и состоит из двух отделов. Апикальный рог отсутствует. Цефалис горизонтально-удлиненный, сплюснутый, разделен лучевой конструкцией на три отчетливые камеры; расположен ровно или с небольшим смещением и погружен в торакс примерно на 1/2. Стенка скелета тонкая, с глубокими порами. Торакс овальный. Пory округлые, расположены в шахматном порядке (8–12 пор по диагонали). Устье заканчивается кольцевым перистомом, окруженным тонкими коническими отростками, которые у некоторых экземпляров едва заметны.

Размеры в мкм:

Экз. №	SH	Hc	Ht	Wc	Wt	Wa
94/12.2-148 (голотип)	85	20	60	45	67.5	42
86/12.1-65	86	21	59	45	67	30
94/12.2-129	91	20	60	39	63	35
94/12.2-128	92	22	63	43	68	38
86/12.1-64	91	22	61	47	72	43
86/6-170	92	23	62	46	72	42
86/6-171	88	20	60	45	66	32

Сравнение. *C. tulipa* sp. nov. имеет наибольшее сходство с *C. praecursor* Kruglikova, 1978, но отличается меньшим числом более крупных и более разреженных пор, расположенных в шахматном порядке. Также имеется некоторое сходство с видом *C. micropora* (Stöhr, 1880), главным образом, общей формой скелета, но отличается меньшим числом более крупных пор, расположенных в шахматном порядке, горизонтально-удлиненным сплюснутым цефалисом и наличием небольших отростков, обрамляющих устье.

Материал. 25 экз.: два экз. из поверхностных осадков гайота Джингу, 23 экз. из поверхностных осадков гайота Коко.

Carpocanium fungus Vasilenko et Khmel, sp. nov.

Табл. II, фиг. 20–22

Название вида *fungus* лат. — гриб.

Голотип — ТОИ, № 86/12.1-74, современные осадки, гайот Джингу (Императорский хребет), обр. LV86-12, 0–3 см.

Описание. Скелет имеет овально-грибовидную форму и состоит из двух отделов. Апикальный рог отсутствует. Цефалис почти сферический, погружен в торакс на 1/2. Торакс округло-конический, слегка расширенный к устью. Стенка торакса средняя, с глубокими разноразмерными порами. Пory на тораксе расположены беспорядочно, у некоторых экземпляров близки к шахматному порядку. Перистом удлиненный, заканчивается восемью широкими коническими отростками, слегка расширяющимися в средней части и суживающимися к концу, длиной около 1/2 или 1/3 от высоты скелета.

Размеры в мкм:

Экз. №	SH	Hc	Ht	Wc	Wt	Wa
86/12.1-74 (голотип)	96	16	57	44	72	30
86/21-39	97	14	60	40	70	35
86/12.1-75	96	15	59	42	72	35
86/12.1-75.1	96	16	60	43	72	35

Сравнение. *C. fungus* sp. nov. имеет характерную грибовидную форму, которая отличает его от других видов из рода *Carpocanium*. Наибольшее сходство нового вида наблюдается с *C. pulchrum* Carnevale, 1908, который также имеет близкую грибовидную форму за счет почти сферического торакса и длинных параллельных отростков вокруг относительно узкого устья. *C. fungus* sp. nov. отличается от *C. pulchrum* Carnevale, 1908 хаотичным расположением разноразмерных пор, тогда как у второго поры располагаются ровными вертикальными рядами и имеют одинаковые размеры. Некоторое сходство также наблюдается с видом *C. vegesundum* Haesckel, 1887, но новый вид отличается меньшим числом более крупных пор, расположенных хаотично, и более широкими базальными отростками.

Материал. Пять экз.: один из поверхностных осадков гайота Нинтоку, четыре экз. из поверхностных осадков гайота Джингу.

Авторы выражают искреннюю благодарность Т.Н. Даутовой, любезно предоставившей материалы 86-го и 94-го рейсов НИС “Академик М.А. Лаврентьев”. Также авторы благодарят Н.К. Вагину за техническое оформление рукописи и А.П. Кириенко — за фотографирование скелетов *Carpocaniidae* в сканирующем микроскопе. Кроме этого, авторы признательны рецензентам М.С. Афанасьевой и В.С. Вишневской за ценные замечания и предложения по улучшению работы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Тихоокеанского океанологического института им. В.И. Ильичева Дальневосточного отделения Российской академии наук (тема № 124022100084-8). 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

- Афанасьева М.С., Амон Э.О. Радиоларии. М.: ПИН РАН, 2006. 320 с.
- Василенко Л.Н., Даутова Т.Н. Особенности распределения радиоларий в поверхностных осадках южных гайотов Императорского хребта // Геология морей и океанов. Матер. XXIV Междунар. науч. конф. (Школы) по морской геологии (г. Москва, 15–19 ноября 2021 г.). Т. 1. М.: ИО РАН, 2021. С. 29–33.
- Галкин С.В., Даутова Т.Н., Минин К.В., Табачник К.Р. Биологические исследования Императорского хребта с использованием телеуправляемого аппарата “Команч” // Океанология. 2020. Т. 60. № 2. С. 331–333.
- Липман Р.Х. Руководство по изучению ископаемых радиоларий. М.: Недра, 1979. 126 с.
- Петрушевская М.Г. Радиоларии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 406 с.
- Точилина С.В. Биостратиграфия кайнозоя северо-западной части Тихого океана. М.: Наука, 1985. 133 с.
- Хмель Д.С., Василенко Л.Н., Даутова Т.Н. Таксономическое разнообразие радиоларий в отложениях гайота Коко Императорского хребта (по данным колонки LV94-12-K2) // Океанологические исследования. Матер. X конф. молодых ученых (г. Владивосток, 24–28 апреля 2023 г.). Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 2023. С. 189–190.
- Abelmann A. Freeze-drying simplifies the preparation of microfossils // Micropaleontology. 1988. V. 34. 361 p.
- Afanasyeva M.S., Amon E.O., Agarkov Yu.V., Boltovskoy D.S. Radiolarians in the geological record // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 3. P. 135–392.
- Ehrenberg C.G. Uber eine halbiolithische, von Herrn R. Schomburgk entdeckte, vorherrschend aus mikroskopischen Polycystinen gebildete, Gebirgsmasse von Barbados // Bericht uber die zu Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Konigl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin. 1846. S. 382–385.
- Ehrenberg C.G. Uber die mikroskopischen kieselschaligen Polycystinen als machtige Gebirgsmasse von Barbados und uber das Verhaltniss der aus mehr als 300 neuen Arten bestehenden ganz eigenthumlichen Formengruppe jener Felsmasse zu den jetzt lebenden Tieren und zur // Bericht uber die zu Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Konigl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin. 1847. S. 41–60.
- Haeckel E. Report on the Radiolaria collected by the H.M.S. “Glomar Challenger” during the years 1873–1876 // Rep. sci. results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–1876. Zoology. Edinburg, 1887. V. 18. Pt. 1, 2. 1803 p.
- O’Dogherty L., Carter E.S., Dumitrica P. Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Pt. 2: Jurassic–Cretaceous // Geodiversitas. 2009. V. 31. № 2. P. 271–356.
- O’Dogherty L., Caulet J.-P., Dumitrica P., Suzuki N. Catalogue of Cenozoic radiolarian genera (Class Polycystinea) // Geodiversitas. 2021. V. 43. № 21. P. 709–1185.
<https://doi.org/10.5252/geodiversitas2021v43a21>.
<http://geodiversitas.com/43/21>
- Riedel W.R. Subclass Radiolaria // The Fossil Record. A symposium with documentation. L.: Geol. Soc. of London, 1967. P. 291–298.
- Riedel W.R., Sanfilippo A. Cenozoic Radiolaria from the Western Tropical Pacific, Leg 7 // Initial Reports of Deep Sea Drilling Project. Washington DC: US Government Printing Office, 1971. V. 7. P. 1529–1672.

Объяснение к таблице I

Все: Императорский хребет, современные осадки: гайот Нинтоку (обр. LV86-21, 0–3 см, глубина 1161 м: фиг. 22); гайот Джингу (обр. LV86-12, 0–3 см, глубина 1935 м: фиг. 8, 16, 20; обр. LV86-14, 0–3 см, глубина 1446 м: фиг. 9, 11, 15, 24); гайот Оджин (обр. LV86-18, 0–3 см, глубина 1531 м: фиг. 25, 26); гайот Коко (обр. LV86-6, глубина 1995 м: фиг. 3; обр. LV86-17, 0–3 см, глубина 1440 м: фиг. 13; керн LV94-12-K2, глубина 2231–2242 м: обр. LV94-12-K2-2, 1–2 см: фиг. 1, 2, 5, 10, 12, 17, 21, 23; обр. LV94-12-K4-2, 4–5 см: фиг. 4, 18, 19; обр. LV94-12-K2-6, 6–7 см: фиг. 6, 14); гайот Юряку (обр. LV94-7-K7-2, 1–2 см, глубина 1249 м: фиг. 7). Длина масштабной линейки 100 мкм.

Фиг. 1–4. *Carpocanium pachydermicum* Chen et Tan, 1996: 1 – экз. ТОИ, № 94/12.2-138; 2 – экз. ТОИ, № 94/12.2-137; 3 – экз. ТОИ, № 86/6-159: 3а – фокус на поры, 3б – фокус на контур скелета; 4 – экз. ТОИ, № 94/12.4-75.

Фиг. 5–8. *Carpocanium ruesti* (Dreyer, 1890): 5 – экз. ТОИ, № 94/12.2-141; 6 – экз. ТОИ, № 94/12.6-94: 6а – фокус на поры, 6б – фокус на контур скелета; 7 – экз. ТОИ, № 94/7.2-29; 8 – экз. ТОИ, № 86/12.1-69.

Фиг. 9. *Carpocanium favosum* (Haeckel, 1887), экз. ТОИ, № 86/14.1-73.

Фиг. 10, 11. *Carpocanium acutidentatum* (Takahashi, 1991): 10 – экз. ТОИ, № 94/12.2-136; 11 – экз. ТОИ, № 86/14.1-76.

Фиг. 12, 13. *Carpocanium acephalum* (Haeckel, 1887): 12 – экз. ТОИ, № 94/12.2-135; 13 – экз. ТОИ, № 86/17.1-110.

Фиг. 14. *Carpocanium nigrinae* Kruglikova, 1978, экз. ТОИ, № 94/12.6-105.

Фиг. 15–17. *Carpocanium prunoides* (Popofsky, 1913): 15 – экз. ТОИ, № 86/14.1-72; 16 – экз. ТОИ, № 86/12.1-82; 17 – экз. ТОИ, № 94/12.2-124: 17а – фокус на поры, 17б – фокус на контур скелета.

Фиг. 18, 19. *Carpocanium obliquum* (Haeckel, 1887): 18 – экз. ТОИ, № 94/12.4-77; 19 – экз. ТОИ, № 94/12.4-78.

Фиг. 20–22. *Carpocanium flosculum* (Haeckel 1887): 20 – экз. ТОИ, № 86/12.1-81; 21 – экз. ТОИ, № 94/12.2-149; 22 – экз. ТОИ, № 86/21-33.

Фиг. 23–26. *Carpocanarium papillosum* (Ehrenberg, 1872): 23 – экз. ТОИ, № 94/12.2-133; 24 – экз. ТОИ, № 86/14.1-77; 25 – экз. ТОИ, № 86/18.1-79; 26 – экз. ТОИ, № 86/18.1-78.

Объяснение к таблице II

Все: Императорский хребет, современные осадки: гайот Джингу (обр. LV86-12, 0–3 см, глубина 1935 м: фиг. 2, 3, 5, 8, 10, 12, 17, 19–22; обр. LV86-14, 0–3 см, глубина 1446 м: фиг. 1, 4, 6, 7, 11); гайот Коко (керна LV94-12-K2, глубина 2231–2242 м: обр. LV94-12-K2-2, 1–2 см: фиг. 9, 13–16, 18). Длина масштабной линейки 100 мкм.

Фиг. 1–7. *Carpocanium rotundum* sp. nov.: 1 – голотип ТОИ, № 86/14.1-70; 2 – экз. ТОИ, № 86/12.1-77; 3 – экз. ТОИ, № 86/12.1-78; 4 – экз. ТОИ, № 86/14.1-71; 5 – экз. ТОИ, № 86/12.1-79; 6 – экз. ТОИ, № 86/12.1-63; 7 – экз. ТОИ, № 86/12.1-60.

Фиг. 8, 9. *Carpocanium fragaria* sp. nov.: 8 – голотип ТОИ, № 86/12.1-89; 9 – экз. ТОИ, № 94/12.2-131: 9а – фокус на поры, 9б – фокус на контур скелета.

Фиг. 10–12. *Carpocanium alabastrum* sp. nov.: 10 – голотип ТОИ, № 86/12.1-87; 11 – экз. ТОИ, № 86/14.1-47: 11а – фокус на поры, 11б – фокус на контур скелета; 12 – экз. ТОИ, № 86/12.1-88.

Фиг. 13. *Carpocanium* cf. *alabastrum* sp. nov., экз. ТОИ, № 94/12.2-142.

Фиг. 14–19. *Carpocanium tulipa* sp. nov.: 14 – голотип ТОИ, № 94/12.2-148; 15 – экз. ТОИ, № 94/12.2-146; 16 – экз. ТОИ, № 94/12.2-144; 17 – экз. ТОИ, № 86/12.1-65; 18 – экз. ТОИ, № 94/12.2-128; 19 – экз. ТОИ, № 86/12.1-64.

Фиг. 20–22. *Carpocanium fungus* sp. nov.: 20 – голотип ТОИ, № 86/12.1-74; 20а – фокус на поры, 20б – фокус на контур скелета; 21 – экз. ТОИ, № 86/12.1-75; 21а – фокус на поры, 21б – фокус на контур скелета; 22 – экз. ТОИ, № 86/12.1-75.1.

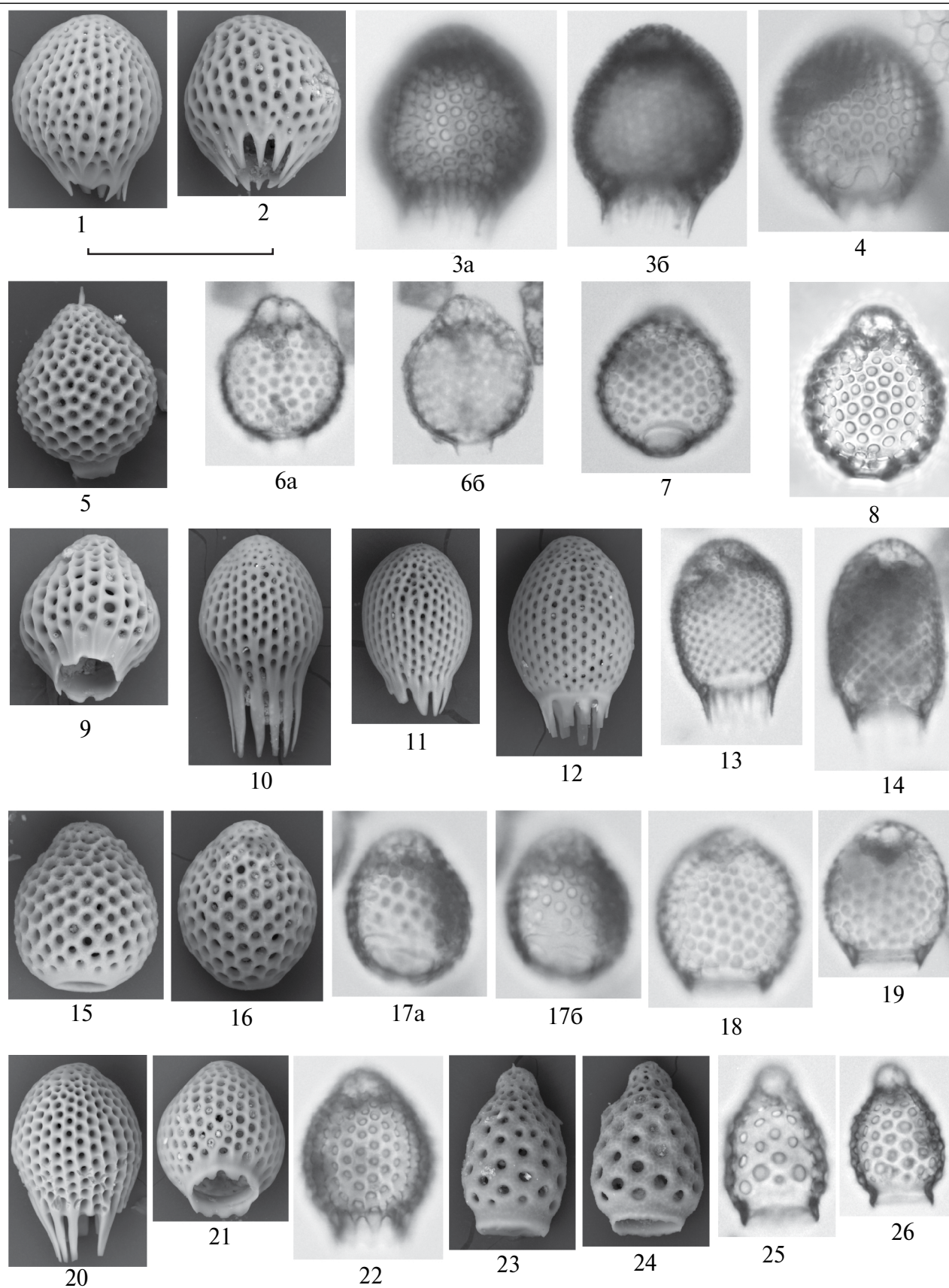
New Species of Radiolarians from the Genus *Carpocanium* Ehrenberg, 1847, emend. nov. in the Surface Sediments of the Emperor Seamount Chain, Pacific

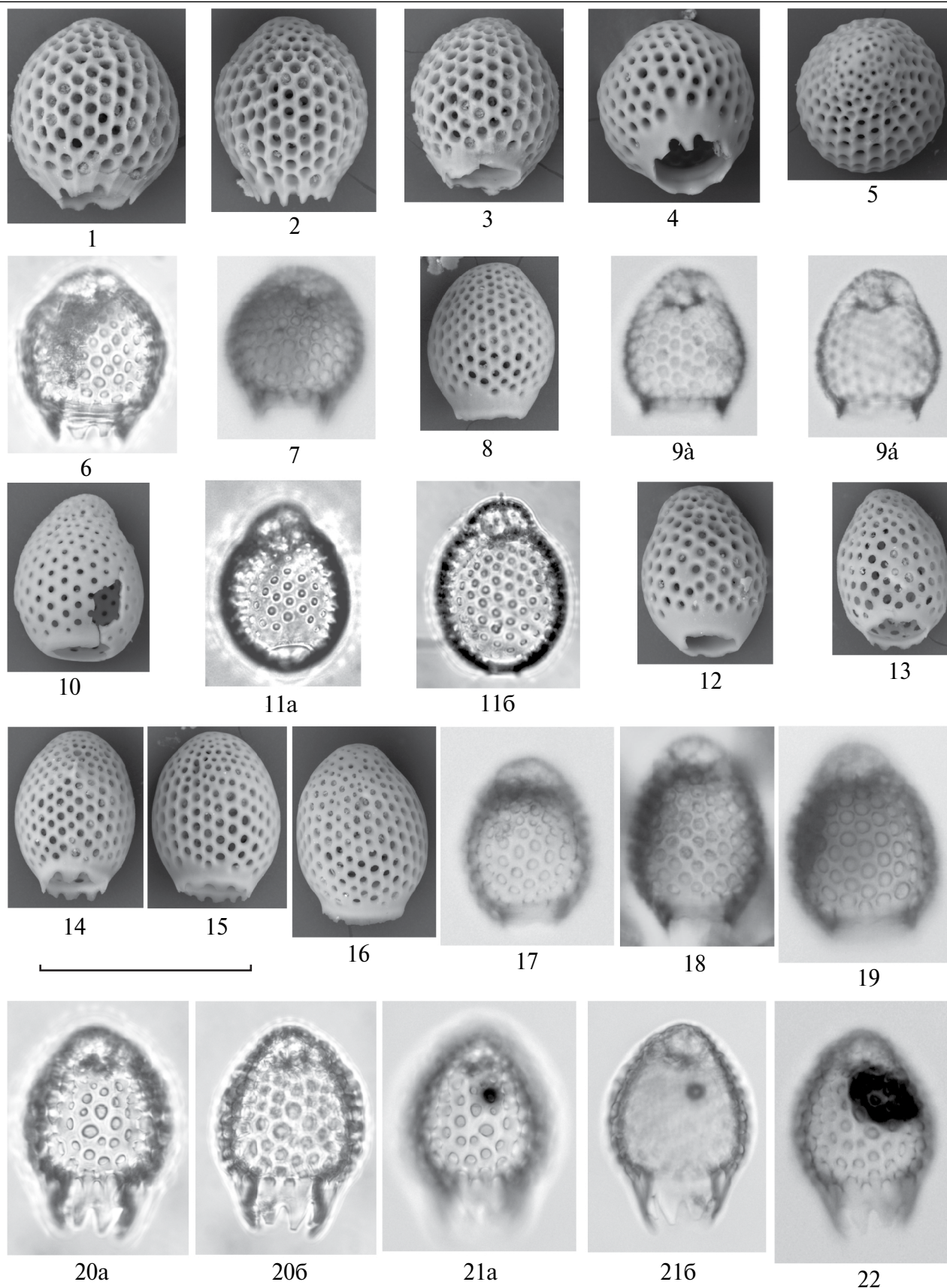
L. N. Vasilenko¹, D. S. Khmel¹

¹*Il'ichev Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*

The diversity of radiolarian species of the family Carpacaniidae Haeckel, 1881, emend. Riedel, 1967, from the surface sediments of the Emperor Seamount Chain (Nintoku, Jingū, Ojin, Koko and Yuryaku guyots) is analyzed. Five new species of the genus *Carpocanium* Ehrenberg, 1847, emend. nov.: *C. rotundum* sp. nov., *C. fragaria* sp. nov., *C. alabastrum* sp. nov., *C. tulipa* sp. nov., and *C. fungus* sp. nov. are described. The identification of the new species is based on their morphology, which differs from that of other species of the genus *Carpocanium*. It is proposed to restore *Carpocanarium* Haeckel, 1887 to a valid genus, and transfer it back into the family Carpacaniidae, based on the overall correspondence of its morphology to the diagnosis of this family.

Keywords: Radiolaria, family Carpacaniidae Haeckel, 1881, emend. Riedel, 1967, status of the genus *Carpocanarium* Haeckel, 1887, taxonomy, revision, Pacific region, modern sediments





УДК 563.6:551.761(235.47)

НОВЫЙ ВИД СКЛЕРАКТИНИЙ ИЗ ТРИАСОВЫХ ИЗВЕСТНЯКОВ СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2024 г. Т. А. Пунина*

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

*e-mail: pounta@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.24 г.
После доработки 24.05.2024 г.
Принята к публикации 24.05.2024 г.

В составе рода *Kuhnastraea* Cuif, 1976 установлен новый вид склерактий из верхнетриасовых отложений Сихотэ-Алиня. Данный род включает в себя виды *K. decussata* (Reuss, 1854), *K. incrassata* (Frech, 1890), *K. cowichaenensis* (Clapp et Shimmer, 1911), *K. borealis* (Smith, 1927) и *K. rara* sp. nov.

Ключевые слова: склерактии, *Kuhnastraea*, верхний триас, Сихотэ-Алинь

DOI: 10.31857/S0031031X24060028, **EDN:** QIWQYB

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что в конце перми прекратили свое существование многие группы организмов, в т.ч. и многие кораллы. Первые представители новой группы кораллов – склерактий – появились лишь в среднем триасе, анизийском веке. В настоящее время находки триасовых склерактий на территории России известны на Кавказе, хр. Сихотэ-Алинь и Корьякском нагорье. На территории Сихотэ-Алиня обнаружен большой комплекс триасовых кораллов, представленный шестью разновозрастными сообществами, сменяющими друг друга во времени. Самые древние кораллы, позднеладинско–раннекарнийские, представлены одиночными видами *Coryphyllia moisseevi* Punina et Melnikova, *Margarophyllia inculta* Deng et Kong, *M. capitata* (Munster). Кораллы данного уровня достоверно установлены в мергелях г. Больничная. Карнийское коралловое сообщество представлено склерактиями видов *Volzeia badiotica* (Volz), *V. subdichotoma* (Munster), *V. sublaevis* (Munster), *Protoheterastraea konosensis* (Kanmura), *Pachysolenia primorica* Pijna. Данное сообщество обнаружено на г. Сахарная и также прослеживается в ряде органогенных массивов района. Ранненорийское сообщество установлено на всех органогенных массивах Дальнегорского р-на

и содержит виды *Protoheterastraea konosensis* (Kanmura), *Margasolmilia melnikovae* Punina, *Distichomeandra primorica* Punina, *D. attenuate* Punina. Средненорийское коралловое сообщество обнаружено во всех органогенных массивах, в т.ч. в г. Сахарная. Средненорийское сообщество склерактий более многочисленное, чем предыдущие три сообщества, и представлено следующими видами: *Gablonzeria kiparisovae* Punina, *G. krasnovi* Punina, *G. dalnegorica* Punina, *Astraeomorpha crassisepta* (Reuss), *Margasolmilia melnikovae* Punina, *Pamiroseris rectilamellosa* (Winkler). Позденорийское сообщество склерактий характеризуется унаследованностью от средненорийского сообщества и включает в себя виды: *Meandrostylis tener* Punina, *Margarosmilia multigranulana* Melnikova, *M. charlyana* (Frech), *Gablonzeria kiparisovae* Punina, *G. dalnegorica* Punina. Данное сообщество обнаружено в верхней части отложений гор Сахарная, Верхний Рудник и Партизанская. Рэтское сообщество кораллов многочисленно и разнообразно по систематическому составу, представлено видами: *Retiophyllia buonamici* (Stoppa), *R. norica* (Frech), *R. primorica* Punina, *Primorodendron improvisum* Punina, *Margarosmilia multigranulana* Melnikova, *Toechastraea plana vesiculosa* Melnikova, *Astraeomorpha crassisepta* (Reuss), *Distichophyllia norica* (Frech). Данное сообщество



Рис 1. Схема расположения Дальнегорских органогенных известняков.

склерактиний встречено в отложениях гор Сахарная и Верхний Рудник.

Гора Сахарная расположена на правом берегу р. Рудная, в 1 км от русла у въезда в г. Дальнегорск Приморского края (рис. 1). Массив г. Сахарная имеет гребневидную форму. Нижняя часть горы сложена алевролитами, песчаниками, известняками, известняковыми брекчиями. Собственно органогенная постройка расположена в верхней части горы и по фациальным характеристикам определяется, как срединно-океанический атолл. Происхождение и условия залегания известняков Дальнегорского р-на освещались исследователями по-разному. Впервые О. Вейгель (Weigel, 1914) на основе изучения коралловой фауны установил их триасовый возраст и пришел к выводу об их рифогенном происхождении. В 1933 г. Г.П. Воларовичем была выделена тетюхинская свита, и разрез г. Сахарная являлся ее стратотипическим разрезом. Тетюхинская свита была подразделена на две подсвиты, из которых нижняя, представленная алевролитами, песчаниками, известняками, известняковыми брекчиями, диабазами, кремнистыми породами (300–1600 м), относилась к ладинскому и карнийскому возрасту. Верхняя часть, сложенная органогенными известняками (370–1800 м), относилась к карнийскому возрасту. А.С. Моисеев (1951), изучавший коллекцию ископаемых организмов

по сборам Б.Ю. Бринера и Л.Д. Кипарисовой, описал шесть видов кораллов и три вида моллюсков, определив возраст отложений как карнийский и ранненорийский. После проведения геологической съемки Ю.Г. Гурулевым отложения тетюхинской свиты стали относить к выдержанным по простиранию горизонтам (Гурулев, Пальгуйев, 1964). И лишь в 1980-е гг. были получены новые доказательства рифогенной природы известняков (Бурий, Жарникова, 1981, 1984; Пунина, Краснов, 1983; Пунина, 1987, 1991, 1996, 1999). Этими исследователями было установлено, что рифы являются долгоживущими – с анизийского по рэтский век. Во время крупномасштабного геологического картирования Дальнегорского р-на в терригенных отложениях, относившихся к нижней части тетюхинской свиты, В.П. Парняковым были обнаружены остатки раннемеловых растений. В.А. Красилов и В.П. Парняков (1984) опубликовали статью, в которой тетюхинскую свиту рассматривают как олистостромовый комплекс. Идея об олистостромовой природе известняков и об их положении в тектоническом меланже разрабатывалась в ряде статей (Ханчук и др., 1988; Голозубов и др., 1992; Кемкин, 2006).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для написания настоящей статьи послужили образцы верхнетриасовых известняков из средненорийских отложений г. Сахарная Дальнегорского р-на (Сихотэ-Алинь). Кораллы, описываемые в данной работе, собраны автором во время полевых работ в 2022 г. Коллекция кораллов представлена четырьмя экземплярами и хранится в музее Дальневосточного геологического ин-та (ДВГИ) ДВО РАН под № 60. Кораллы изучались традиционными методами полевых палеонтологических и палеоэкологических работ. Камеральное исследование заключалось в детальном изучении и описании внешней морфологии кораллов и их внутреннего строения. Кораллы изучались в поперечных и продольных шлифах, изготовленных в мастерской по пробоподготовке и разделению минералов в ДВГИ ДВО РАН. При изучении кораллов применялся оптический микроскоп МБС-10 и поляризационный Leitz Laborlux 12 POL; фотографирование проводилось при помощи фотоаппарата Sony Cyber-shot 10 MP DSC-H-5 и видеоокуляра Tour Cam UCMOS 10.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

КЛАСС ANTHOZOA

ОТРЯД SCLERACTINIA

ПОДОТРЯД CORYPHYLLINAE

СЕМЕЙСТВО REIMANIPHYLLIDAE MELNIKOVA, 1975

Род *Kuhnastraea* Cuif, 1976

Kuhnastraea rara Punina, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–4

Название вида от *ragus lat.* — редкий.

Голотип — ДВГИ, № 43/560; шесть поперечных шлифов; Сихотэ-Алинь, Дальнегорский р-н, г. Сахарная; обр. № 60; верхний триас, средненорийский подъярус.

Описание. Колонии кораллов инкрустирующие, цериоидного типа. Высота колоний достигает 3 см. Тип почкования внутриващечный. Чашечки отделены друг от друга впадиной разной глубины, местами очень глубокой (до 1.5 мм), что приводит к образованию субфацелоидных колоний. Кораллиты с округлошестиугольными очертаниями чашек. Диаметр чашек 2–3 мм. Расстояние между центрами чашек 2–4 мм. Радиальные элементы — веретеновидные септо-косты трех порядков в количестве 36–48. Септо-косты первого порядка, в количестве 10–12, наиболее утолщенные; чуть заостренными концами подходят близко к центру, почти касаясь друг друга, оконтуривая там полое пространство. Септо-косты второго порядка (10–12) чуть короче первых, а по толщине примерно одинаковые. Развитые нерегулярно септо-косты третьего порядка (12–16) наполовину короче и тоньше септо-кост первого порядка. Микроструктура септо-кост сохранена фрагментами, и только у септо-кост первого и второго порядка. Представлена она волнистой или зигзагообразной линией срединно-септальной плоскости. Боковые поверхности септо-кост орнаментированы мелкими зернами. Стенка, разделяющая кораллиты, представлена тонкой эпитекой. Внутри кораллитов имеется парасептотекальная стенка толщиной 0.5–0.8 мм. Продольное сечение колонии отсутствует, но в поперечном сечении колонии фиксируются широкие диссепименты.

Сравнение. От внешне сходного и близкого вида *K. borealis* (Smith, 1927, с. 128, табл. 116, фиг. 1, 2) отличается меньшими размерами кораллитов, меньшим числом септо-кост. От вида *K. incrassata* (Frech, 1890, с. 30, табл. 18, фиг. 3–6) новый вид отличается формой колоний и большим числом септо-кост. Описываемый вид

близок *K. decussata* (Reuss, 1854, с. 99, табл. 13, фиг. 2, 3; Cuif, 1976, с. 78, табл. 3, фиг. 1–6, рис. 3) формой колоний, отличается меньшим диаметром кораллитов и меньшим числом септо-кост. От *K. cawichanensis* (Clapp, Shimmer, 1911, с. 429, табл. 5, фиг. 3; табл. 7, фиг. 4) при схожих размерах кораллитов отличается меньшим числом септо-кост.

Материал. Четыре колонии из типового местонахождения.

Автор выражает благодарность и признательность рецензентам С.В. Рожнову и Е.С. Казанцевой за уделенное внимание и ценные советы и замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Дальневосточного геологического института Дальневосточного отделения Российской академии наук. 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

- Бурый И.В., Жарникова Н.К. Возраст карбонатных толщ тетюхинской свиты Дальнегорского района (Приморье) // Сов. геол. 1981. № 3. С. 76–80.
- Бурый И.В., Жарникова Н.К. К стратиграфии триасовых отложений Прибрежной зоны Сихотэ-Алиня // Новое в геологии Дальнегорского рудного района. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 19–36.
- Гурулев Ю.Т., Пальгуев М.Ф. Новые данные о юрских отложениях Тетюхинского района // Инф. сб. ПГУ. № 5. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1964. С. 27–29.
- Голозубов В.В., Ханчук А.И., Кемкин И.В., Панченко И.В. Таухинский и Журавлевский террейны (Южный Сихотэ-Алинь). Препринт. Владивосток: ДВО РАН, 1992. 82 с.
- Кемкин И.В. Геодинамическая эволюция Сихотэ-Алиня и Японского региона в мезозое. М.: Наука, 2006. 258 с.
- Красилов В.А., Парняков В.П. Рудоносная тетюхинская свита — олистостромовый комплекс // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277. № 3. С. 669–671.

Моисеев А.С. О кораллах и других организмах из известняков Приморской области (в бассейне реки Тетюхе) // Тр. Геол. и минерал. об-ва естествоисп. Ленинград. отд. 1951. Т. 83. Вып. 2. С. 208–237.

Пунина Т.А. О кораллах и рифовых постройках триаса Приморья // Проблемы биостратиграфии перми и триаса востока СССР. Владивосток: ДВНЦ, 1987. С. 74–76.

Пунина Т.А. Новые находки представителей рода *Gablonzeria* // Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 114–116.

Пунина Т.А. Новый род склерактиний из верхнего триаса Приморья // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 14–17.

Пунина Т.А. Триасовые склерактинии в органогенных постройках Дальнегогорского района (Сихотэ-Алинь). Владивосток: Дальнаука, 1999. 128 с.

Пунина Т.А., Краснов Е.В. Кораллы в рифовых фациях Сихотэ-Алиня // V Всесоюзн. симп. по ископаемым кораллам и рифам. Тез. докл. Душанбе, 1983. С. 138.

Ханчук А.И., Панченко И.В., Кемкин И.В. Геодинамическая эволюция Сихотэ-Алиня в палеозое и мезозое. Препринт. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 56с.

Clapp C.N., Shimmer H.W. The Sutton Jurassic of the Vancouver Group // Vancouver Island Soc. Natur. Hist. V. 2. Boston, 1911. P. 425–438.

Cuif J.P. Recherches sur les madreporaires du Trias. IV. Formes cerio-meandroides et thammasterioides du Trias des Alpes et du Taurus sudanatolien // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Paris. 1976. Sér. 3. T. 381 (53). P. 65–195.

Frech F. Die Korallen der Trias. Die Korallen der juvavischen Triasprovinz // Palaeontogr. 1890. Bd 37. 116 s.

Reuss A.E. Beitrage zur Charakteristik der Kreideshten in der Ostalpen besonders in Gosauthale und am Wolfgangsee // Denkschr. Akad. Wiss., Math. Kl. Wien. 1854. Bd 50. S. 157–210.

Smith J.P. Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America // U.S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1927. № 141. P. 1–262.

Weigel O. Ueber einige erzlagestatten am Sichota-Alin in Ostsibirien // N. Jb. Mineral. Geol. Paläontol. 1914. Bd 37. S. 653–738.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–4. *Kuhnastraea rara* sp. nov.: 1–3 — голотип ДВГИ ДВО РАН, № 43/560: 1 — продольное и поперечное сечение колонии; 2 — фрагмент поперечного сечения кораллита: в центре септо-косты с волнистой срединно-септальной плоскостью; 3 — поперечное сечение кораллита, внутричашечное почкование; 4 — экз. № 43/562, поперечное сечение кораллита, септо-косты первого и второго порядка; Сихотэ-Алинь, Дальнегорский р-н, г. Сахарная; верхний триас, средненорийский подъярус; сборы Т.А. Пуниной.

A New Species of Scleractinia from the Triassic Limestones of Sikhote-Alin

T. A. Punina

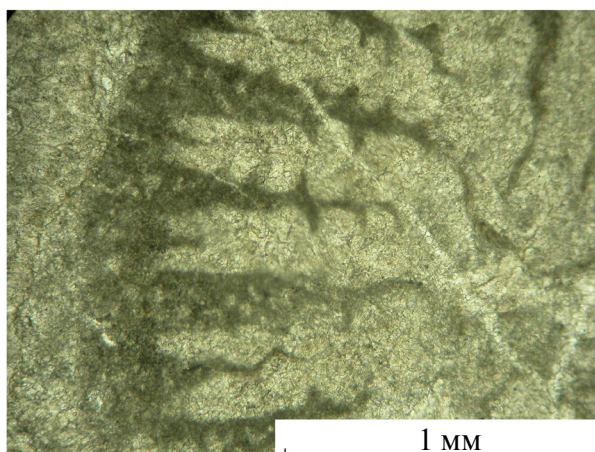
Federal State Budget Institution of Science Far East Geological Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

Coral of the genus *Kuhnastraea* Cuif, 1976, a new species of scleractinians from the Upper Triassic deposits of Sikhote-Alin was established. This genus includes the species *K. decussata* (Reuss, 1854), *K. incrassata* (Frech, 1890), *K. cowichaenensis* (Clapp et Shimmer, 1911), *K. borealis* (Smith, 1927) and *K. rara* sp. nov.

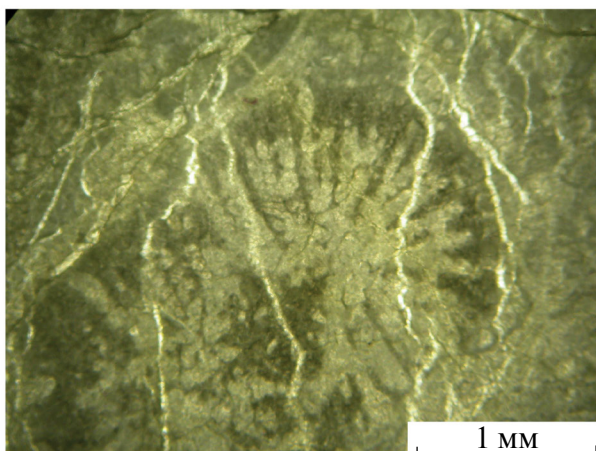
Keywords: Scleractinians, *Kuhnastraea*, Upper Triassic, Sikhote-Alin



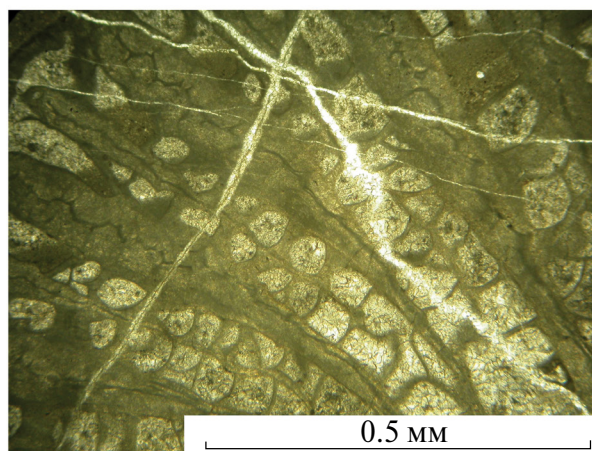
1



2



3



4

УДК 564.581:551.762.1(477.9)

ОБЗОР РАННЕЮРСКИХ БЕЛЕМНИТОВ КРЫМА С ОПИСАНИЕМ ПЕРВОЙ НАХОДКИ ТОАРСКОГО ПРЕДСТАВИТЕЛЯ РОДА SIMPSONIBELUS (MEGATEUTHIDIDAE)

© 2024 г. О. С. Дзюба^{а, *}, В. Н. Комаров^{б, **}, А. В. Овчинников^{в, ***}

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

^бРоссийский государственный геологоразведочный университет им. Серго Орджоникидзе, Москва, 117997 Россия

^вБелгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, 308015 Россия

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

**e-mail: komarovmgri@mail.ru

***e-mail: ovchinnikov@bsu.edu.ru

Поступила в редакцию 06.05.2024 г.

После доработки 08.07.2024 г.

Принята к публикации 08.07.2024 г.

Обсуждается тоарский вид *Simpsonibelus dorsalis* (Phillips), впервые установленный за пределами Западной Европы. Единичный роств этого вида белемнитов найден в глинистом флише (не in situ) верхнетаврической (яманской) свиты оврага Яман, расположенного в окрестностях с. Прохладное в южной части Крымского п-ова. На основе ревизии и обобщения имеющихся данных по раннеюрским белемнитам Крыма установлено, что стратиграфические интервалы, к которым здесь приурочены их находки (нижний плинсбах, верхи нижнего тоара — верхний тоар), приходятся на фазы максимального таксономического разнообразия раннеюрских белемнитов в европейских морях. В качестве наиболее вероятного времени для миграции *S. dorsalis* (Megateuthididae) на крымскую окраину океана Тетис рассматривается середина хрона Bifrons (субхрон Fibulatum) раннего тоара.

Ключевые слова: нижняя юра, тоар, белемниты, Крым, европейские палеобассейны

DOI: 10.31857/S0031031X24060038, **EDN:** QIUFHT

ВВЕДЕНИЕ

На территории Крымского п-ова выходы нижнеюрских отложений приурочены к южной его части и изучались многими геологами. Эти отложения относительно слабо охарактеризованы ископаемыми остатками организмов, которые к тому же крайне неравномерно в них распределены, что оставляет вопросы определения возраста отдельных интервалов разреза далекими от окончательного решения. Нижняя юра представлена здесь в двух тектонически обособленных зонах — Горнокрымской и Лозовской, разделенных субширотным Бодракским разломом. В бассейне р. Бодрак (восточная часть Бахчисарайского р-на) в пределах Горнокрымской зоны (к югу от Бодракского разлома) она сложена песчаниками ченкской и флишем верхнетаврической (яманской) свит, которые вместе с нижнетаврической свитой объединяются в таврическую серию (верхний

триас — низы средней юры). Интерпретация природы нижнеюрских отложений Лозовской зоны у исследователей крайне неоднозначна. Согласно одной точке зрения, в Лозовской зоне нижнеюрские отложения повсеместно представляют собой стратифицированную толщу, преимущественно сложенную эскиординской свитой, или серий. Наиболее полное обоснование такой трактовки дано в работах Д.И. Панова с соавт. (1994, 2004, 2009), в соответствии с которой нижняя часть разреза нижней юры в Лозовской зоне долины р. Бодрак выражена мендерской глинистой толщей эскиординской свиты (верхний синемюр — плинсбах), которая к северо-западу, в районе гряды Конского, согласно перекрывается джидаирской свитой (тоар — нижний аален). По другой точке зрения, эскиординская свита/серия в пределах Лозовской зоны представляет собой тектонический меланж — сильно перетертый глинистый матрикс с большим

количеством глыб разного размера и возраста (Коронковский, Милеев, 1974; Юдин, 1993, 2011; Милеев и др., 2009; Ипполитов и др., 2015; Зайцев, 2021; Зайцев, Ипполитов, 2023).

Верхнетриасовые и нижнеюрские отложения содержат достаточно разнообразный комплекс окаменелостей. Среди них в литературе отмечаются фораминиферы, двустворки, головоногие моллюски (наутилоидеи, аммоноидеи, белемнойдеи), брахиоподы, морские лилии, а также спорово-пыльцевые комплексы. Указанные окаменелости описаны с различной степенью детальности. По сравнению с другими лучше всего монографически исследованы аммониты и брахиоподы. Другие группы по числу видов и экземпляров играют крайне незначительную роль и представлены подчас настолько фрагментарным материалом, что определение его почти невозможно. Следует отметить, что многие упоминаемые в литературе окаменелости не изображены.

В районе учебной геологической практики в восточной части Бахчисарайского р-на из года в год в течение многих десятилетий студентами и преподавателями разных вузов вновь и вновь осматриваются обнажения и производятся новые расчистки. Тем не менее, единого мнения о стратиграфическом объеме и строении нижнеюрских отложений не существует. Дополнительные трудности создает значительная фациальная

изменчивость и недостаточная обнаженность пород, затрудняющая стратиграфическую интерпретацию находок окаменелостей.

Одной из наименее изученных групп ископаемых таврической серии и эскиординской свиты/серии являются белемниты. В настоящей работе обобщены и проанализированы имеющиеся сведения о находках белемнитов в нижней юре Крымского п-ова. Все эти находки приурочены к сравнительно небольшому участку Горного Крыма (рис. 1, а). Приведено описание вида *Simpsonibelus dorsalis* (Phillips, 1867), впервые обнаруженного за пределами Западной Европы.

ОБЗОР ПРЕДШЕСТВУЮЩИХ ИССЛЕДОВАНИЙ БЕЛЕМНИТОВ

В сланцах таврической серии (верхнетаврическая свита) у с. Верхоречье М.В. Муратовым был найден небольшого размера ростр неполной сохранности, “едва заметно веретеновидный”, который описан позднее как *Nannobelus? ravidensis* sp. nov. (Меннер, Эрлангер, 1954, с. 230, табл. I, фиг. 1–4, рис. 3). Ростр необычен тем, что имеет многочисленные борозды — длинную спинную борозду, идущую от края ростра, короткую альвеолярную брюшную, а также парные спинно-боковые и брюшно-боковые борозды. Авторы вида отметили, что по количеству борозд он резко отличается от других видов рода

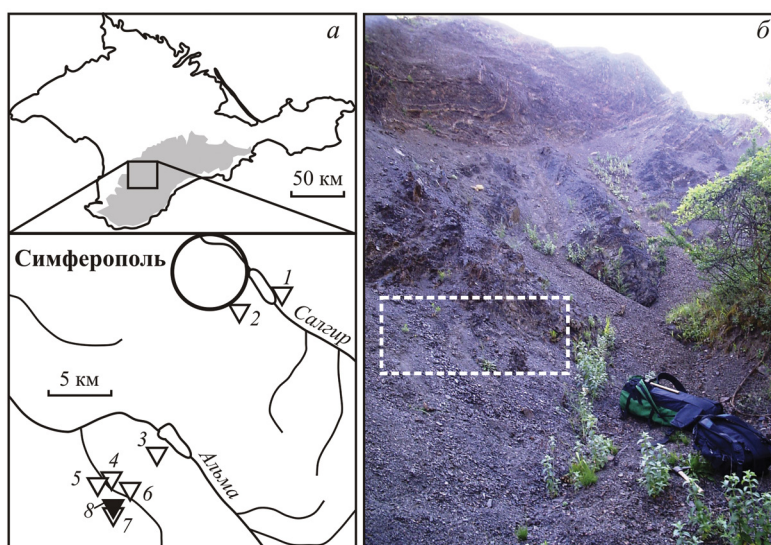


Рис. 1. Места находок обсуждаемых в статье белемнитов — (а), фотография разреза глинистого флиша верхнетаврической (яманской) свиты в овраге Яман с отмеченным участком, в осыпи которого обнаружен описываемый ростр (б): 1 — карьер Лозовое на правом берегу р. Салгир в окрестностях г. Симферополь; 2 — Греческий (старый Курцовский) карьер на южной окраине г. Симферополь; 3 — балка Волковская на левом берегу р. Альма; 4 — Аммонитовый овраг в районе с. Трудолюбовка; 5 — северный склон горы Патиль (Татьянина горка) в районе с. Трудолюбовка; 6 — северный склон горы Большой Кермен; 7 — юго-западный и юго-восточный склоны горы Шелудивая в районе с. Прохладное; 8 — овраг Яман в окрестностях с. Прохладное. Территория Горного Крыма окрашена серым цветом.

Nannobelus: “наличие же бороздок почти на всем протяжении ростра настолько резко отделяет описываемый белемнит от всех до настоящего времени известных форм, что наиболее правильным было бы выделение его в обособленный род, близкий к *Nannobelus*, но отличающийся от последнего рядом прогрессивных признаков, сближающих его с *Megateuthis* или даже с *Belemnopsinae*. Однако крайняя ограниченность материала, не позволяющая судить об устойчивости перечисленных признаков, заставляет пока воздерживаться от установления нового рода” (Меннер, Эрлангер, 1954, с. 232). Следует отметить, что у *Nannobelus* (*Passaloteuthididae*) борозды обыкновенно отсутствуют, лишь боковые полосы могут быть развиты в виде двух слабо выраженных субпараллельных депрессий. На гладкую поверхность ростра у представителей рода *Nannobelus* ссылался и Г.Я. Крымгольц (1965), усомнившийся в правильности определения родовой принадлежности рассматриваемого экземпляра. В описании находки приведены также другие характеристики, которые заставляют в принципе отказаться от идеи рассмотрения ее принадлежности к “настоящим” белемнитам (белемнитидам): очень грубая радиальная структура, видимая на поперечных изломах ростра и переходящая в неправильную зернистость стенки, — это признаки аулакоцератид, последние представители которых, по данным Н. Мариотти с соавт. (Mariotti et al., 2021), могут быть встречены в нижней юре. К аулакоцератидам рассматриваемый ростр отнесен также А.П. Ипполитовым (Ипполитов и др., 2009).

Первое описание и изображение белемнита из нижней юры Крыма содержится в работе Г.Я. Крымгольца и А.И. Шалимова (1961, с. 81, табл., фиг. 6). Единственный довольно крупный хорошей сохранности ростр *Megateuthis rhenana* (Oppel), описанный этими авторами под родовым названием *Mesoteuthis Lissajous*, 1915 (младший субъективный синоним *Megateuthis Bayle*, 1878 (Doyle, 1992; Dzyuba et al., 2015; и др.)), был обнаружен на левом берегу р. Альма в балке Волковская (рис. 1, а) в 0.5 км от устья в глинистых сланцах эскиординской свиты вместе с позднеоарскими аммонитами зоны *Thouarsense: Grammoceras subquadratum* Buckman, G. cf. *thouarsense* (d'Orbigny) и *G. saemanni* (Dumortier).

Ростр “неплохой сохранности”, определенный как *Dactyloteuthis cf. attenuata* Ernst, описан и изображен Д.П. Найдиным (1964, с. 67, рис. 1). Он небольшого размера и относительно короткий,

был найден в прослое алевролитов таврической серии, вскрытом в основании юго-западного склона горы Шелудивая в районе с. Прохладное (рис. 1, а). Найдин отметил, что изученный ростр обладает очень резко выраженной брюшной бороздой, глубокой и узкой вблизи его вершины, однако не исключал возможности вторичного углубления вследствие эрозии первоначально неглубокой бороздки. По мнению В.А. Густомесова (1967), определение этой находки нужно пересмотреть. С таким заключением следует полностью согласиться, учитывая, что ростр имеет цилиндро-коническую спереди и коническую при рассмотрении сбоку форму и в своей верхней лучше сохранившейся части характеризуется близким к округлому поперечным сечением. Отмеченные особенности не отвечают диагностическим признакам рода *Dactyloteuthis*. Верхние слои ростра существенно разрушены вблизи брюшной борозды, что без дополнительного материала не позволяет сделать обоснованное заключение о его таксономической принадлежности. Судя по размеру и форме ростра, наличию привершинной брюшной борозды, а также с учетом привершинных бороздок на его боковых сторонах, которые Найдиным (1964) описываются как мелкие и широкие, белемнит наиболее близок к роду *Odontobelus* (тоар — нижний аален). Так же, как и *Megateuthis*, упомянутый выше, этот род входит в состав семейства *Megateuthididae* (Dzyuba et al., 2015; и др.). Из таврической серии, обнажающейся в районе с. Трудолюбовка (более точное местонахождение не известно), Найдиным (1964, с. 68, рис. 2) описан и изображен еще один экземпляр, который также явно принадлежит к мегатеутидидам. Этот экземпляр представлен обломком нижней половины ростра и был условно определен как *Passaloteuthis* (?) sp. Отметим, что именно с таким условным его определением согласился также Густомесов (1967). Однако от представителей рода *Passaloteuthis* и в целом семейства *Passaloteuthididae* этот ростр отличается хорошо развитыми спинно-боковыми бороздами и присутствием (хотя и слабо выраженной) привершинной брюшной борозды. По сравнению с формой, обнаруженной в районе с. Прохладное, рассматриваемый ростр заметно сжат с боков и, по всей видимости, представляет иной вид (или даже иной род) мегатеутидид.

По данным Густомесова (1967), белемниты эскиординской свиты в районе с. Трудолюбовка встречаются в органогенных известняках

на северном склоне горы Патиль¹, а также в “песчаниках и конгломератах” (по-видимому, подразумевались известняковые конгломератобрекчии) в правом борту Аммонитового оврага вблизи самого села (рис. 1, *a*). Ростры с трудом извлекаются из твердой породы. На основе изученного материала, собранного в основном в известняках на горе Патиль, был сделан вывод, что в свите распространен единственный, и он же — один из наиболее архаичных видов рода *Passaloteuthis* — *P. kamkinae* Gustomesov (Густомесов, 1967, с. 121, табл. I, фиг. 1–7, 9–13, 15, 16), находки которого представлены 11 экземплярами (рострами неполной сохранности и их фрагментами). Отмечено большое сходство этого вида с *P. armata* (Dumortier) — плинсбахским видом (Weis et al., 2018), который считался Густомесовым (1967) позднесинемюрским. На этом основании, а также с учетом известных ранее находок аммонита *Echioceras raricostatum* (v. Zieten) позднесинемюрского (лотарингского) возраста в известняках эскиординской свиты на северном склоне горы Патиль (Казакова, 1962) было сделано заключение о позднесинемюрском возрасте *Passaloteuthis kamkinae*. Следует отметить, что позднее из известняковых глыб рассматриваемого района был указан большой комплекс как позднесинемюрских (Татьянина горка, северный склон горы Патиль), так и раннеплинсбахских (Аммонитовый овраг) аммонитов (Зайцев, 2021). Учитывая плинсбахско–раннетоарский возрастной диапазон рода *Passaloteuthis* (Weis et al., 2018; и др.), следует предположить, что вид *P. kamkinae* не древнее плинсбаха, что расходится с данными по аммонитам с Татьяниной горки. Ипполитовым (Ипполитов и др., 2015) этот вид отнесен к роду *Nannobelus*, однако это вряд ли оправдано, поскольку ростр последнего относительно короче и более конический. Помимо аммонитов и белемнитов, сообщалось также о находках в известняках горы Патиль позднесинемюрских криноидей (Кликушин, 1988), синемюрско–плинсбахских спириферидных брахиопод (Комаров и др., 2014), а в средней и верхней частях разреза — плинсбахских брахиопод (Славин, 1986). По-видимому, для обоих местонахождений *P. kamkinae* может служить индикатором нижнего плинсбаха. Разрез известняков Аммонитового оврага сопоставлен Б.А. Зайцевым (2021) по аммонитам с пограничным интервалом зон *Jamesoni*–*Ibex* нижнего плинсбаха.

Из верхнетааврической свиты описан и изображен вид *Acrocoelites quenstedti* (Oppel) (Густомесов, 1967, с. 124, табл. I, фиг. 8: *Mesoteuthis quenstedti* auct.), найденный на юго-восточном склоне горы Шелудивая (район с. Прохладное) (рис. 1, *a*) и представленный одним ростром хорошей сохранности. Данный вид мегатеутид известен из верхов верхнего тоара и нижнего аалена (Doyle, 1990; Schlegelmilch, 1998; и др.).

Итоги начального этапа исследований отражены в справочнике, посвященном головоногим моллюскам юры Украины (Парышев, Никитин, 1981), в котором приведены названия всех раннеюрских белемнитов, найденных в Крыму, опубликованы их изображения и данные о стратиграфическом распространении.

В окрестностях г. Симферополь в глыбах известняков красно-бурого цвета были обнаружены многочисленные ростры белемнитов (Дехтярева и др., 1978; Ипполитов и др., 2008; Зайцев, Ипполитов, 2015). В первой из работ (Дехтярева и др., 1978) указан только перечень пяти таксонов, определенных по сборам в карьере близ с. Петропавловка; описание и изображение их не приводятся. Возраст вмещающих отложений авторами трактуется как тоарский. Более обширные списки таксонов содержатся в остальных двух работах, в которых определения белемнитов выполнены Ипполитовым. В этих же работах приведены сведения по аммонитам.

Так, на основе изучения 625 экз., собранных в карьере Лозовое, расположенном на правобережье р. Салгир в верховьях Симферопольского водохранилища (рис. 1, *a*), в глыбе вишнево-красных криноидных известняков установлен богатый комплекс тоарских белемнитов, насчитывающий 20 видов, относящихся к родам *Acrocoelites*, *Odontobelus* (= *A. (Odontobelus)* auct.), *Megateuthis* (в т.ч. *Mesoteuthis*, указанный в качестве отдельного рода), *Brevibelus* (*Megateuthididae*), *Rhabdobelus* (*Hastitidae*), “*Catateuthis*” (*Passaloteuthididae*) и *Holcobelus* (*Holcobelidae*) (Ипполитов и др., 2008). Названия видов в большинстве случаев не приводятся. Перечислены и изображены *Odontobelus ernsti* (Schlegelmilch), *O. curtus* (d’Orbigny), *Acrocoelites stimulus* (Dumortier) [= *A. subtenuis* (Simpson) по: Doyle, 1990], *Rhabdobelus* aff. *exilis* (d’Orbigny) и *R. serpulatus* (Quenstedt).

В Греческом (старом Курцовском) карьере, расположенном на южной окраине г. Симферополь (рис. 1, *a*), на основе исследования

¹ Местонахождение известно также как “Татьянина горка” (Ипполитов и др., 2015; Зайцев, 2021).

72 экз. установлено два комплекса белемнитов (Зайцев, Ипполитов, 2015). В первый комплекс входят *Passaloteuthis* aff. *ima* (Lang), *Nannobelus delicatus* (Simpson) =? *N. demissus* (Simpson) и *Coeloteuthis* sp. juv. (*Passaloteuthididae*), во второй — *Bairstowius scolops* (Simpson) (*Hastitidae*), “*Coeloteuthis*” *oravica* (Činčurová) sensu Weis et Thuу, *Passaloteuthis* cf. *cuspidata* (Simpson) (отнесен Ипполитовым к роду *Nannobelus*). В осыпи найден также фрагмент привершинной части ростра, принадлежащий представителю рода *Gastrobelus* и определенный как *G. cf. teres* (Stahl) (*Passaloteuthididae*). Виды рода *Nannobelus* и *Passaloteuthis* cf. *cuspidata* не изображены. Стоит отметить довольно большое сходство *P. aff. ima* с видом *P. kamkinae* Gustomesov, установленным в Крыму и рассмотренным выше. Представляется, что это один и тот же вид. Состав обоих белемнитовых комплексов указывает на приграничные синемюрско—плинсбахские отложения. Однако в них присутствуют и сугубо плинсбахские (*Bairstowius scolops*) или плинсбахско—нижнетоарские таксоны (*Passaloteuthis*, *Gastrobelus*) (Schlegelmilch, 1998; Doyle, 2003; Weis et al., 2018; и др.), в связи с чем вмещающие отложения следует отнести к низам плинсбаха. Такое мнение в целом подтверждает выводы, сделанные Ипполитовым, за исключением интерпретации возраста ростра *Gastrobelus*, который условно был отнесен к виду *G. teres*, характерному для верхнего плинсбаха. С той же степенью условности обнаруженный экземпляр сопоставим с видом *G. ventroplanus* (VOLTZ), характерным для пограничных нижне-верхнеплинсбахских отложений Европы (Weis et al., 2018; и др.). Наличие в разрезе нижнего плинсбаха не противоречит и данным по аммонитам (Зайцев, Ипполитов, 2015).

Также Ипполитовым (Ипполитов и др., 2015) определены и изображены обнаруженные на северном склоне г. Большой Кермен (рис. 1, а) в коричнево-красных пелитоморфных известняках позднеатоарские белемниты *Odontobelus ernsti*, *O. curtus*, *Dactyloteuthis levidensis* (Simpson) sensu Schlegelmilch (*Megateuthididae*) и *Rhabdobelus exilis* (*Hastitidae*). Изображенный под названием *D. levidensis* (Ипполитов и др., 2015, фототабл. 1, фиг. 1) ростр, как и экземпляр, с которым он отождествляется (Schlegelmilch, 1998, табл. 11, фиг. 4), производит впечатление слабо охарактеризованной привершинными бороздами разновидности *D. incurvata* (v. Zieten), в связи с чем требуется целенаправленное исследование пределов изменчивости последнего вида. В той же работе указан комплекс белемнитов позднеатоарско-ааленского

облика из упомянутого выше местонахождения Татьянина горка, расположенного в долине р. Бодрак к югу от с. Трудолюбовка, из мендерской толщи, вмещающей глыбу известняков поздне-синемюрско-плинсбахского возраста. Это виды: *Megateuthis* (= *Mesoteuthis* auct.) spp. (15 экз.), *Holcobelus* ex gr. *tschegemensis* (Krimholz) (3 экз.) и *Rhabdobelus* aff. *exilis* (1 экз.). Белемниты найдены в непосредственной близости к глыбовым известнякам. Приведены изображения и сделано заключение о меланжевой природе эскиординской свиты.

Как показывает проведенный анализ, установленное таксономическое разнообразие раннеюрских белемнитов относительно невелико, за исключением раннеплинсбахского и позднеатоарского комплексов. В большей части нижней юры находки редки или вовсе отсутствуют. Конкретные уровни сбора в разрезах некоторых из них точно не известны. Много вопросов вызывает и правильность определения ряда из них. Представляется уместным процитировать двух выдающихся исследователей головоногих моллюсков юры, писавших о крымских белемнитах: “Редкость нахождения белемнитов и отсутствие, иногда, другой фауны заставляют стремиться использовать каждую крупницу имеющегося материала, несмотря на его обычно очень скверную сохранность” (Крымголы, 1931, с. 3); “Ввиду бедности окаменелостями таврической серии каждая находка органических остатков и ее изучение представляют интерес, позволяют более определенно судить о возрасте и расчленении серии в каждом конкретном районе” (Густомесов, 1967, с. 121).

Особый интерес представляют окаменелости, места находок которых и систематический статус точно известен, т.к. они позволяют более обоснованно судить о возрасте и расчленении отложений. В 2021 г. во время прохождения учебной геологической практики в восточной части Бахчисарайского р-на Крыма студентом НИУ БелГУ А.Ю. Давыдовым был найден ростр белемнита, описание которого приводится ниже.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО MEGATEUTHIDIDAE SACHS ET NALNJAЕVA, 1967

Под *Simpsonibelus* Doyle, 1992

Simpsonibelus dorsalis (Phillips, 1867)

Belemnites dorsalis: Phillips, 1867, с. 58, табл. 10, фиг. 24.

Simpsonibelus dorsalis: Doyle, 1992, с. 54, табл. 20, фиг. 11–16; табл. 21, фиг. 8 (cum syn.).

Лектотип — музей естественной истории Оксфордского университета, экз. OUM № J15203 (Phillips, 1867, табл. 10, фиг. 24, 1⁷); Северный Йоркшир, залив Солтвик возле Уитби; верхний лейас (предположительно, битуминозные сланцы подзоны *Falciferum*); обозначен в: Riegraf et al. (1984).

Описание (рис. 2). Ростр небольшого размера, вытянутый, цилиндрико-конической спереди формы с субверетеновидным, несколько асимметричным профилем и умеренно удлиненной привершинной частью (рис. 2, а–г). Привершинные спинно-боковые и брюшная борозды хорошо выраженные, они немного углублены за счет выщелачивания. Поперечное сечение имеет округленно-субчетыреугольную форму, сжато в спинно-брюшном направлении на всем протяжении ростра. Вершина альвеолы заметно смещена к брюшной стороне.

Размеры в мм и их соотношения².

ДУ	ПА	СБ	ББ	ПА/СБ × 100%	ББ/СБ × 100%
48.5	42.3	7.3	8.5	580	116

Сравнение. От других видов рода *Simpsonibelus* — *S. expansus* (Simpson, 1855) и *S. lentus* (Simpson, 1855) — хорошо отличается сжатым в спинно-брюшном направлении поперечным сечением, по сравнению с *S. lentus* к тому же в меньшей степени удлинен.

Замечания. Ввиду неполной сохранности альвеолярной части ростра не представляется возможным узнать, имела ли у изученного белемнита на спинной стороне короткая срединная альвеолярная борозда, развитие которой отмечалось для отдельных экземпляров описываемого вида (Phillips, 1867; Doyle, 1992). Сжатие ростра в спинно-брюшном направлении крайне редко наблюдается у представителей семейства *Megateuthididae*, и поэтому изученный экземпляр, несмотря на некоторую его деформацию, легко определим до вида. Представители рода *Simpsonibelus* (тоар — ранний аален) известны в Западной Европе и Восточной Гренландии, тогда как вид *S. dorsalis* ранее достоверно был установлен только в Англии и Южной Германии (Phillips, 1867; Riegraf et al., 1984; Doyle, 1991, 1992; Rita et al., 2021). Данная находка указывает на пограничные ниже-верхнетоарские отложения³. В Англии



Рис. 2. *Simpsonibelus dorsalis* (Phillips, 1867), экз. GEOXPHON 2097/2: а — поперечное сечение у переднего края, б — вид с правой стороны, в — вид с брюшной стороны, г — вид с левой стороны; Юго-Западный Крым, окрестности с. Прохладное, правый борт оврага Яман; верхнетааврическая (яманская) свита, осыпь.

S. dorsalis наиболее многочислен и имеет максимальный диапазон стратиграфического распространения (Doyle, 1990, 1992). Установлено, что с момента его первого появления в хроне *Serpentinum*, после крупного тоарского океанического аноксидного события (Т-ОАЕ), далее численность этого вида здесь неуклонно нарастала, что привело к его доминированию в сообществах белемнитов, особенно в хроны *Bifrons*–*Variabilis* (De Baets et al., 2021). Между тем, в Южной Германии этот вид известен из очень узкого интервала — подзоны *Fibulatum* зоны *Bifrons*, при этом определен по 40 экз. (Riegraf et al., 1984). В связи с этим представляется правомерным предположить, что именно в субхрон *Fibulatum* *S. dorsalis* максимально расширил свой ареал. Соответственно, довольно вероятно, что и на крымскую окраину океана Тетис этот вид проник в то же время.

Следует согласиться с П. Дойлем (Doyle, 1992) в том, что “*Mesoteuthis dorsalis* Phill.” из тоара местонахождения Черек Безингиевский на Северном Кавказе (Крымголец, 1931, с. 18, табл. 1, фиг. 9–11), скорее всего, принадлежит представителю рода *Hastites* (сем. *Hastitidae*). Близкие к субверетеновидным по форме ростры, описанные под этим названием, сжаты с боков и полностью лишены борозд.

Распространение. Нижний–верхний тоар, подзона *Falciferum* зоны *Serpentinum* — зона *Dispansum* Англии; нижний тоар, подзона *Fibulatum* зоны *Bifrons* Южной Германии и предположительно тот же стратиграфический интервал в Крыму.

² Производились замеры установленной (сохранившейся) длины ростра (ДУ), длины послеальвеолярной части (ПА), диаметра спинно-брюшного у вершины альвеолы (СБ), диаметра бокового у вершины альвеолы (ББ).

³ В настоящей работе принято двучленное деление тоарского яруса (века).

Материал. Экз. ГЕОХРОН, № 2097/2; Крым, окрестности с. Прохладное, правый борт приустьевой части оврага Яман в области развития глинистого флиша верхнетааврической (яманской) свиты в верхней части осыпи, недалеко от коренных выходов с выразительными складками подводного оползания (рис. 1, а, б); сб. А.Ю. Давыдова, 2021 г.; хранится в ЦКП “Коллекция ГЕОХРОН” при Ин-те нефтегазовой геологии и геофизики им. А. А. Трофимука СО РАН (ИНГГ СО РАН, Новосибирск).

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Как следует из приведенного выше анализа результатов предшествующих исследований, в нижней юре Крыма имеется только два интервала, более или менее охарактеризованных белемнитами: это нижний плинсбах (наиболее вероятен интервал аммонитовых зон Jamesoni—Ibex) и верхи нижнего — верхний тоар при двухчленном делении последнего (рис. 3). Примечательно, что именно на эти стратиграфические интервалы приходятся фазы максимального таксономического разнообразия раннеюрских белемнитов в европейских морях, для которых они в целом известны с геттанга (Dera et al., 2016). Следующие в юре крупные фазы диверсификации данной группы головоногих авторами упомянутой работы отмечают для раннего байоса и оксфорда. Предположено, что диверсификации белемнитов могла способствовать умеренно-теплая температура морской воды, что положительно сказывалось на скорости их метаболизма, смены популяций и темпах эволюции.

За исключением семейства Holcobelidae (род Holcobelus) из подотряда Belemnopseina, все остальные установленные в Крыму таксоны принадлежат подотряду Belemnitina, преимущественно семействам Passaloteuthidae и Megateuthidae. Несмотря на относительно большое число находок белемнитов в тоаре, пока нет явных свидетельств того, что возобновление массового заселения крымской окраины океана Тетис белемнитами могло быть связано с распространением в морях Центральной и Северо-Западной Европы аноксидных обстановок, обусловленных Т-ОАЕ в конце хрона Tenuicostatum — начале хрона Serpentinum. Например, именно в это время впервые произошло массовое заселение белемнитами арктических морей, что, как предполагается, могло быть связано с резким сокращением привычного для них источника питания (бентосных организмов) в европейских морях (Dzyuba et al., 2015).

Геттанг		Синемюр		Плинсбах		Тоар		Ярус
Н.	В.	Н.	В.	Н.	В.	Н.	В.	Подъярус
Passaloteuthis kamkinae — Nannobelus delicatus — =? N. demissus — Coeloteuthis sp. juv. — “Coeloteuthis” oravica — sensu Weis et Thuy — Passaloteuthis — cf. cuspidata — Gastrobelus sp. — “Catateuthis” —								Passaloteuthidae
Odontobelus? spp. — Megateuthis rhenana — Acrocoelites quenstedti — Acrocoelites stimulus (= ? subtenuis) — Megateuthis — Brevibelus — Dactyloteuthis levidensis — sensu Schlegelmilch — Odontobelus ernsti — Odontobelus curtus — Simpsonibelus dorsalis —								Megateuthidae
Bairstowius scolops — Rhabdobelus exilis — Rhabdobelus aff. exilis — Rhabdobelus serpulatus —								Hastitidae
Holcobelus ex gr. tschegemensis —								Holcobelidae

Рис. 3. Стратиграфические диапазоны таксонов белемнитов, известных в нижней юре Крыма. Составлено по многочисленным источникам (см. текст). Для таксонов с неясным стратиграфическим положением диапазоны показаны с учетом данных по их распространению в европейских разрезах (тонкие линии). Серым цветом выделен интервал, соответствующий крупному тоарскому океаническому аноксидному событию (Т-ОАЕ), наиболее драматически сказавшемуся на биоте морей Центральной и Северо-Западной Европы. Н. — нижний, В. — верхний.

Впервые определенный с территории Крыма вид Simpsonibelus dorsalis пополняет палеонтологическую характеристику верхнетааврической (яманской) свиты. По результатам проведенных исследований, в т.ч. по анализу известных местонахождений S. dorsalis, сделан вывод, что наиболее вероятным временем для миграции вида

на крымскую окраину океана Тетис был субхрон Fibulatum (середина хрона Bifrons) раннего тоара.

* * *

Авторы благодарны Д.Б. Гуляеву и В.В. Митта за ценные замечания и комментарии, позволившие улучшить рукопись.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета организаций. В частности, анализ белемнитов проведен в рамках выполнения проекта FWZZ-2022-0004 Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения Российской академии наук. 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

- Густомесов В.А. Заметки об юрских и нижнемеловых белемнитах Бахчисарайского района Крыма // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1967. Т. 42. Вып. 3. С. 120–134.
- Дехтярева Л.В., Нероденко В.М., Комарова О.В., Михайлова И.А. О природе горизонта глыбовых известняков в окрестностях г. Симферополя // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1978. № 3. С. 64–67.
- Зайцев Б.А. Раннеюрские (поздний синемюр–ранний плинсбах) аммониты из глыб известняков бассейна р. Бодрак, Юго-Западный Крым // Стратигр. Геол. корреляция. 2021. Т. 29. № 4. С. 27–52.
- Зайцев Б.А., Ипполитов А.П. Об обнаружении комплекса ископаемых цефалопод верхнего синемюра – плинсбаха в Крыму // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. VI Всеросс. совещ.: научные материалы / Ред. Захаров В.А. Махачкала: АЛЕФ, 2015. С. 114–119.
- Зайцев Б.А., Ипполитов А.П. Раннеюрские (синемюрские) аммоноидеи из глыб Греческого карьера, Центральный Крым // Стратигр. Геол. корреляция. 2023. Т. 31. № 4. С. 3–60.
- Ипполитов А.П., Зибров И.А., Тищенко А.И. Новые находки фрагмоконов Aulacosceratida (Coleoidea) в нижнеюрских отложениях Горного Крыма // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2009. С. 61–65.
- Ипполитов А.П., Тищенко А.И., Рогов М.А. и др. О нахождении глыбы верхнеюрских известняков в окрестностях г. Симферополя и ее значении для интерпретации геологического строения Горного Крыма // Новое в региональной геологии России и ближнего зарубежья. Матер. совещ. М.: РГГРУ, 2008. С. 43–46.
- Ипполитов А.П., Яковичина Е.В., Бордунов С.И., Никишин А.М. Эскиординская “свита” Горного Крыма – тектонический меланж. Новые находки макрофауны против классической схемы расчленения // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. VI Всеросс. совещ.: научные материалы / Ред. Захаров В.А. Махачкала: АЛЕФ, 2015. С. 144–148.
- Казакова В.П. К стратиграфии нижнеюрских отложений бассейна р. Бодрака (Крым) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1962. Т. 37. Вып. 4. С. 36–51.
- Кликушин В.Г. О триасовых и раннеюрских криноидеях Крыма // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1988. Т. 63. Вып. 6. С. 71–79.
- Комаров В.Н., Волкова Г.Д., Грибовская О.А. Новые данные о нижнеюрских спириферах юго-западного Крыма // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2014. № 6. С. 12–18.
- Короновский Н.В., Милеев В.С. О соотношении отложений таврической серии и эскиординской свиты в долине р. Бодрак (Горный Крым) // Вестн. Моск. ун-та. Геол. 1974. № 1. С. 80–87.
- Крымгольц Г.Я. Юрские белемниты Крыма и Кавказа // Тр. Главн. геол.-развед. управления ВСНХ–СССР. 1931. Вып. 76. С. 1–54.
- Крымгольц Г.Я. Белемниты как показатели возраста в мезозое Карпатско-Крымо-Кавказской области // Карпато–Балканская геологическая ассоциация, VII конгресс. Доклады, часть II, том 1. София, 1965. С. 223–226.
- Крымгольц Г.Я., Шалимов А.И. Новые данные по стратиграфии ниже–среднеюрских отложений бассейна р. Альмы (Юго-Западный Крым) // Вестн. ЛГУ. 1961. № 6. С. 73–82.
- Меннер В.В., Эрлангер А.А. Новая находка триасовых белемнитов в СССР // Тр. МГРИ. 1954. Т. 26. С. 229–234.
- Милеев В.С., Барабошкин Е.Ю., Розанов С.Б., Рогов М.А. Тектоника и геодинамическая эволюция Горного Крыма // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2009. Т. 84. Вып. 3. С. 3–22.
- Найдин Д.П. Новые находки нижнеюрских белемнитов в таврической серии Крыма // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 1964. № 6. С. 67–69.
- Панов Д.И., Болотов С.Н., Косоруков В.Л. и др. Стратиграфия и структура таврической серии (верхний триас – лейас) Качинского поднятия Юго-Западного Крыма // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2009. Т. 84. Вып. 5. С. 52–73.
- Панов Д.И., Болотов С.Н., Самарин Е.Н. и др. Перерывы в разрезе триасово–юрских отложений Горного Крыма

и их историко-геологическое значение // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2004. № 2. С. 21–31.

Панов Д.И., Гуцин А.И., Смирнова С.Б., Стафеев А.Н. Новые данные о геологическом строении триасовых и юрских отложений Лозовской зоны Горного Крыма в бассейне р. Бодрак // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 1994. № 3. С. 19–29.

Парышев А.В., Никитин И.И. Головоногие моллюски юры Украины. Палеонтологический справочник. Киев: Наук. думка, 1981. 144 с.

Славин В.И. Новые данные о саблынской свите в Лозовской зоне Горного Крыма // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 1986. № 2. С. 29–35.

Юдин В.В. Симферопольский меланж // Докл. Акад. наук. 1993. Т. 333. № 2. С. 250–252.

Юдин В.В. Геодинамика Крыма. Симферополь: ДИАЙПИ, 2011. 336 с.

De Baets K., Nätscher P.S., Rita P. et al. The impact of the Pliensbachian–Toarcian crisis on belemnite assemblages and size distribution // Swiss J. Palaeontol. 2021. V. 140 P. 25.

Dera G., Toumoulin A., De Baets K. Diversity and morphological evolution of Jurassic belemnites from South Germany // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2016. V. 457. P. 80–97.

Doyle P. The British Toarcian (Lower Jurassic) belemnites, part 1 // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1990. V. 144(584). P. 1–49.

Doyle P. Belemnites from the Lower Jurassic of East Greenland and their biostratigraphical and biogeographical significance // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1991. V. 39. P. 123–141.

Doyle P. The British Toarcian (Lower Jurassic) belemnites, part 2 // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1992. V. 145(587). P. 50–79.

Doyle P. Type belemnites of Simpson's fossils of the Yorkshire Lias // PYGS. 2003. V. 54. № 3. P. 147–184.

Dzyuba O.S., Weis R., Nalnjaeva T.I., Riegraf W. Rarobelus nom. nov. from the Boreal Toarcian–Aalenian and its systematic position (Belemnitida, Belemnitina, Megateuthididae) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2015. V. 275. P. 305–315.

Mariotti N., Pignatti J., Riegraf W. Part M, Chapter 23B: Systematic descriptions: Aulacoceratida // Treatise Online. 2021. № 148. P. 1–18.

Phillips J. A monograph of British Belemnitidae, part 3 // Palaeontogr. Soc. Monogr. 1867. P. 53–88.

Riegraf W., Werner G., Lörcher F. Der Posidonienschiefer – Cephalopodenfauna, Biostratigraphie und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias Epsilon). Stuttgart: Ferdinand Enke, 1984. 195 s.

Rita P., Weis R., Duarte L.V., De Baets K. Taxonomical diversity and palaeobiogeographical affinity of belemnites from the Pliensbachian–Toarcian GSSP (Lusitanian Basin, Portugal) // Pap. Palaeontol. 2021. V. 7. № 3. P. 1321–1349.

Schlegelmilch R. Die Belemniten des süddeutschen Jura. Stuttgart: G. Fischer Verlag, 1998. 151 s.

Simpson M. The Fossils of the Yorkshire Lias. 1st ed. L.: Whittaker; Whitby: S. Reed, 1855. 149 p.

Weis R., Neige P., Dugué O. et al. Lower Jurassic (Pliensbachian–Toarcian) belemnites from Fresney-le-Puceux (Calvados, France): taxonomy, chronostratigraphy and diversity // Geodiversitas. 2018. V. 40. № 4. P. 87–113.

Review of Early Jurassic Belemnites of Crimea with a Description of the First Finding of Toarcian Representative of the Genus *Simpsonibelus* (Megateuthididae)

O. S. Dzyuba¹, V. N. Komarov², A. V. Ovchinnikov³

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

²Sergo Ordzhonikidze Russian State University for Geological Prospecting, Moscow, 117997 Russia

³Belgorod State National Research University, Belgorod, 308015 Russia

The Toarcian species *Simpsonibelus dorsalis* (Phillips), first established outside Western Europe, is discussed. A single rostrum of this belemnite species was found in the clay flysch (not in situ) of the Upper Taurian (Yaman) formation of the Yaman ravine located in the vicinity of the village of Prochladnoe in the southern part of the Crimean Peninsula. Based on the revision and overview of the available data on the Lower Jurassic belemnites of the Crimea, it was found that the stratigraphic intervals to which their records are confined (Lower Pliensbachian, uppermost Lower Toarcian–Upper Toarcian) fall on the phases of the maximum taxonomic diversity of Early Jurassic belemnites in European seas. The mid-Bifrons chron (Fibulatum subchron) of early Toarcian appears to have been the most likely time for the migration of the *S. dorsalis* (Megateuthididae) to the Crimean margin of the Tethys Ocean.

Keywords: Lower Jurassic, Toarcian, belemnites, Crimea, European paleobasins

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ РАННЕБАЙОССКИХ LEPTOSPHINCTES (AMMONOIDEA: PERISPHINCTIDAE) НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

© 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 11.06.2024 г.

После доработки 24.06.2024 г.

Принята к публикации 24.06.2024 г.

В статье обсуждаются впервые найденные в междуречье Кубани и Урупа (Карачаево-Черкесия) раннебайосские Leptosphinctes. Приведено описание микроконха *L. (Kubanoceras) bolshensis* sp. nov. Фрагменты раковин макроконхов, извлеченные из одной конкреции с голотипом нового вида, определены как *L. (Leptosphinctes) cf. garnieri* Pavia; голотип этого вида происходит из подзоны Blagdeni зоны Humphriesianum нижнего байоса Франции. Новые данные важны для понимания начального этапа становления сем. Perisphinctidae.

Ключевые слова: аммониты, Perisphinctidae, Leptosphinctinae, Leptosphinctes, Kubanoceras, средняя юра, байос, биостратиграфия, Карачаево-Черкесия

DOI: 10.31857/S0031031X24060042, EDN: QITPHZ

ВВЕДЕНИЕ

Аммониты рода *Leptosphinctes*, понимаемого исследователями в настоящее время в объеме подродов *Leptosphinctes* Buckman, 1920 (макроконхи) и *Kubanoceras* Kakhadze et Zessashvili, 1955 [= старший субъективный синоним названия *Cleistosphinctes* Arkell, 1957] (микроконхи), характеризуют узкий стратиграфический интервал в кровле нижнего – нижней части верхнего байоса. Однако широкое географическое распространение видов этого рода – Западная и Центральная Европа, Крым, Кавказ, Центральная Азия, Индонезия, Северная и Южная Америка (Énay, Howarth, 2019), обуславливает его важность для биостратиграфии и корреляции. Кроме того, род *Leptosphinctes* является типовым для подсемейства *Leptosphinctinae* Arkell, 1950, древнейшего в обширном семействе *Perisphinctidae* Steinmann, 1890; семейство характеризует громадный интервал геологического времени, от верхов раннего байоса по ранний кимеридж включительно.

Сведения о раннебайосских *Leptosphinctes* северо-западной окраины океана Тетис (Средиземноморско-Кавказской провинции)

довольно скудны. Из западноевропейских разрезов в бинарной номенклатуре опубликовано всего три вида этого рода на типовом материале из Франции (Pavia, 1973, 1983). Позднее один из этих видов определен из байоса Испании (Fernández-López, 1985), другой – из байоса Венгрии (Galács, 2012). Все три вида, описанные по макроконхам – *L. (Leptosphinctes) festonensis* Pavia, 1973, *L. (L.) garnieri* Pavia, 1973, *L. (L.) chaudonensis* Pavia, 1983, в итоге оказались транзитными для самых верхов нижнего байоса (зона *Stephanoceras humphriesianum*) – низов верхнего байоса (зона *Strenoceras niortense*).

Первые представители рода *Leptosphinctes* были описаны из байоса Северного Кавказа более века назад (Затворницкий, 1914); в последующем данные уточнялись и дополнялись (Кахадзе, Зесашвили, 1955, 1956; Безносков, Михайлова, 1981; Безносков, Митта, 1993, 1998; Митта, 2021a; Митта, 2021, 2024). Во всех указанных публикациях описаны исключительно позднебайосские представители рода *Leptosphinctes*.

В настоящей статье описываются первые находки раннебайосских *Leptosphinctes* на Северном Кавказе. Оригиналы к статье хранятся в Па-

леонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5546.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ И ВОЗРАСТ

Основной материал к работе собран в местонахождении 31а на левом берегу р. Кыфар ниже станицы Сторожевая (Зеленчукский р-н Карачаево-Черкесской республики, рис. 1) во время полевых работ 2023 и 2024 гг. Это обнажение (рис. 2, а) является нижней частью разреза, вскрытого глубоким оврагом ниже устья р. Бижгон (местонахождение 31).

В нижней части оврага и непосредственно ниже его устья по берегу р. Кыфар вскрываются глины темно-серые уплотненные аргиллитопод-

обные, с прослоями карбонатных конкреций, мощностью около 15 м (сл. 1 на рис. 3). Выше по разрезу в овраге они перекрываются глинами темно-серыми алевропесчаными с прослоями конкреций и линзами алевролитов, мощностью более 10 м (сл. 2 на рис. 3).

Аммониты и их распределение в разрезе, обнажающемся в овраге (местонахождение 31), изучались автором начиная с 2015 г. (Митта, 2017, 2022а, 2022б; Митта, Бакарюкина, 2020; Mitta, 2021, 2024), что позволило в итоге выделить в сл. 2 три фаунистических горизонта, относящихся к средней и верхней подзонам зоны Niortense (рис. 3). В низовьях оврага за все время наблюдений было найдено лишь несколько раковин аммонитов, относящихся к транзитным видам *Phylloceratina*

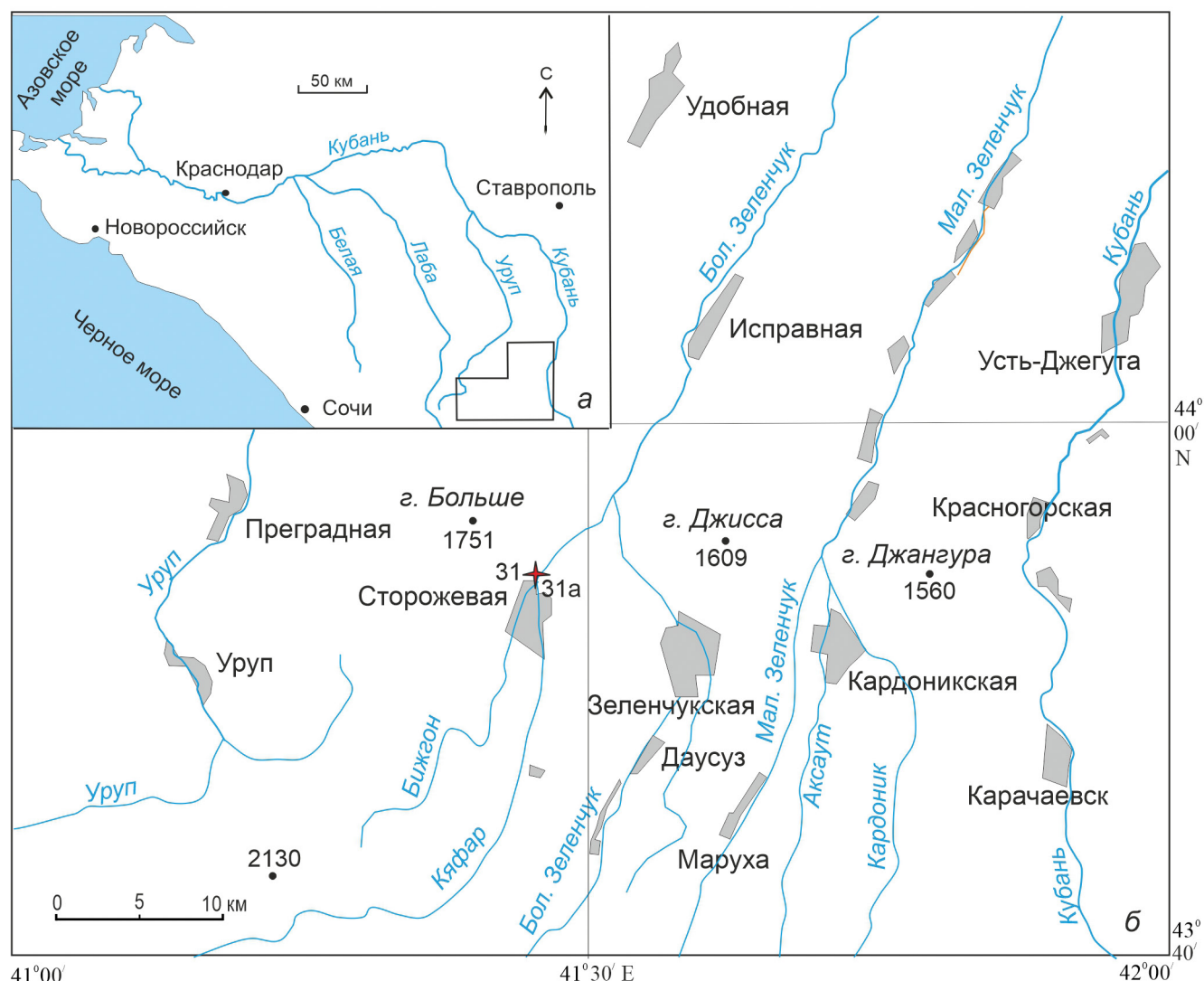


Рис. 1. Расположение местонахождений: а — общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б — карта упомянутых обнажений (31, 31а).

и *Lytocerotina*; сл. 1 был отнесен к нижней подзоне зоны Niortense по положению в разрезе.

Обнажение по р. Кяфар ниже устья оврага (местонахождение 31a) в первые годы исследований оставалось недоступным для изучения, пока основная протока реки не стала постепенно сдвигаться к середине русла. Тем не менее, поиски важных для биостратиграфии таксонов в этом обнажении были долгое время безрезультатными. Только во время полевых работ 2023 г. в основании сл. 1 была найдена захороненная автохтонно раковина *Cadomites* cf. *lissajousi* Roché (рис. 2, б). Но, согласно данным западноевропейских исследователей, описанный из Франции вид *C. lissajousi* является транзитным для самых верхов нижнего – низов верхнего байоса (Pavia, 1973, 1983; Rioult et al., 1997). Соответственно, отнесение сл. 1 к самым низам верхнего байоса по-прежнему оставалось не подтвержденным палеонтологическими данными.

В ходе весенних полевых работ 2024 г. в нижнем по реке конце обнажения 31a в осыпи была найдена небольшая конкреция с неплохо сохранившимся аммонитом (рис. 4). Эта раковина,

с максимальным диаметром 42 мм и сохранившимися хорошо развитыми ушками, по форме и скульптуре очень сходна с *Leptosphinctes* (*Kubanoceras*) *cleistus* Buckman (голотип: Buckman, 1920, табл. CLXI, фиг. 1–3; Arkell, 1957, рис. 396-2; Énay, Howarth, 2019, рис. 2-2). Судя по отсутствию следов окатанности, конкреция была захоронена автохтонно и не успела подвергнуться дополнительным изменениям после выпадения из вмещающих слоев.

Согласно автору вида С. Бакмэну, голотип *L. cleistus* происходит из зоны Niortense окрестностей Шерборна (Дорсет, Англия). Современные исследователи допускают интервал распространения *L. cleistus* от подзоны Polygyralis до подзоны Vaculatum зоны Niortense включительно (Dietl, 1980; Fernández-López, 1985).

Исходя из протяженности доступного в настоящее время для изучения левого берега р. Кяфар ниже устья р. Бижгон, обсуждаемая находка может происходить из нижней части сл. 2 (с учетом падения слоев, 5° на ССВ), и составлять диморфную пару с макроконхом *L. (L.) hodicus* Nikanogova, чьи раковины были найде-



Рис. 2. Обнажение 31a (левый берег р. Кяфар ниже устья р. Бижгон): а — общий вид, растительность слева развита в устье оврага (местонахождение 31), б — *Cadomites* (*Cadomites*) cf. *lissajousi* Roché, *in situ*.

ны в нижней части сл. 2 разреза в овраге (местонахождение 31).

Таким образом, отнесение сл. 1 к подзоне Humilis северокавказской шкалы все еще нуждается в дополнительном подтверждении палеонтологическими данными.

Несколько лет назад в сл. 1 местонахождения 31a была найдена небольшая сидеритовая конкреция, переполненная фоссилиями, преимущественно ювенильными раковинами аммонитов. Из этой (довольно сильно окатанной) конкреции был определен (Митта, 2021б)

карликовый таксон (раковины макроконхов достигали максимального диаметра 30 мм) Infragarantiana primitiva (Wetzel), до того известный только по голотипу из байоса Германии (Wetzel, 1936, 1954). Последующие находки подобных конкреций, где совместно с I. primitiva, помимо Oppelia subradiata (J. de C. Sowerby), Adabofoloceras, Holcophylloceras, Pseudophylloceras, Nannolytoceras (происходивших и из первой конкреции), были захоронены фрагменты раннебайосских Stephanoceras sp., показали, что эти фоссилии переотложены из нижнего байоса (Mitta, 2024).

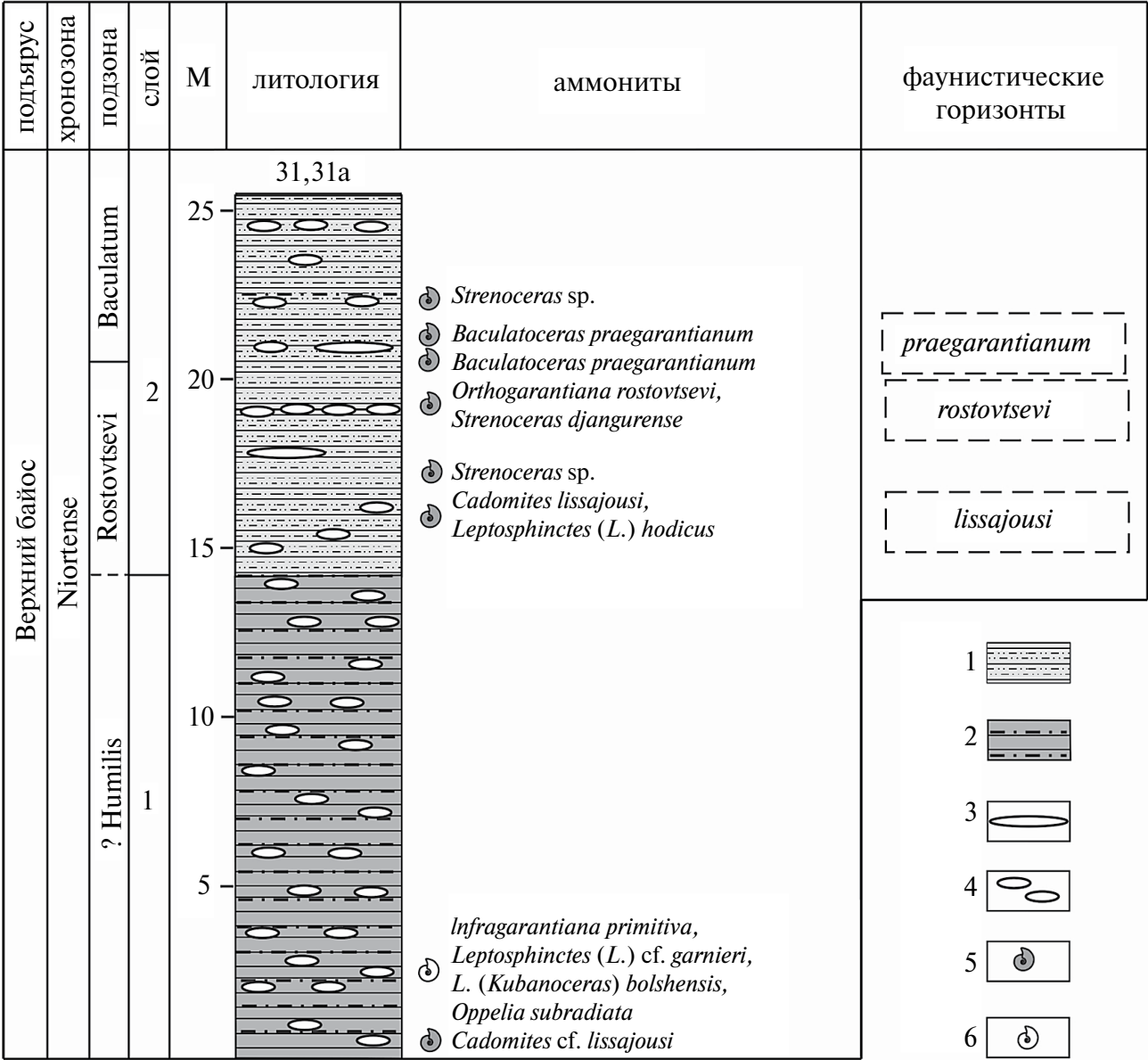


Рис. 3. Разрез байоса на левобережье р. Кяфар, местонахождения №№ 31 и 31а (по: Mitta, 2021, с изменениями и дополнениями). Обозначения: 1 – глины алевро-песчанистые, 2 – глины аргиллитоподобные, 3 – линзы, 4 – конкреции; 5, 6 – уровни находок аммонитов: 5 – в автохтонном захоронении, 6 – в переотложенных конкрециях.

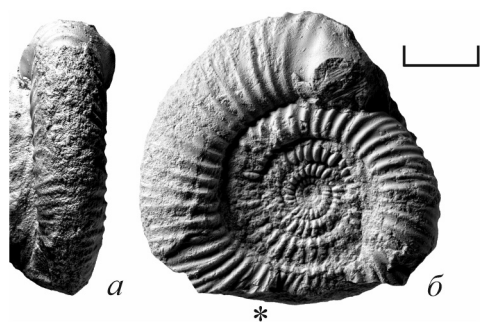


Рис. 4. *Leptosphinctes* (*Kubanoceras*) aff. *cleistus* Buckman, экз. ПИН, № 5546/413, взрослая раковина с полной жилой камерой и устьем с сохранившимися ушками: *a* — с вентральной стороны, *б* — сбоку; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Кыфар ниже устья р. Бижгон, местонахождение 31а; осыпь низов верхнего байоса; сб. автора, 2024 г. Длина масштабной линейки 10 мм.

Во время осенних полевых работ 2023 г. в местонахождении 31а была найдена еще одна сидеритовая конкреция, также заметно окатанная, с хорошо сохранившимися мелкоразмерными фоссилиями и лишь фрагментами и отпечатками крупных раковин. Как и в предыдущих случаях, она содержала ювенильные раковины *Oppelia*, *Adabofoloceras*, *Holcophylloceras*, *Nannolytoceras* и остатки челюстей цефалопод. Однако вместо ожидаемых *Infragarantiana primitiva* семейство *Perisphinctidae* в этой конкреции оказалось представлено раковинами рода *Leptosphinctes*.

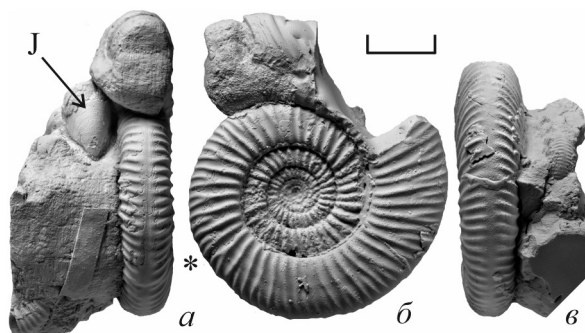


Рис. 5. *Leptosphinctes* (*Kubanoceras*) *bolshensis* sp. nov., голотип ПИН, № 5546/410, взрослая раковина с полной жилой камерой и устьем с частично сохранившимися ушками; звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры: *a* — с устья, *б* — сбоку, *в* — с вентральной стороны; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Кыфар ниже устья р. Бижгон, местонахождение 31а; сл. 1, из переотложенной конкреции нижнего байоса; сб. автора, 2023 г. Обозначение: J — аммоноидная челюсть. Длина масштабной линейки 10 мм.

Весенние полевые работы 2024 г. на местонахождениях 31 и 31а не привели к новым подобным находкам в сл. 1 — в связи с дальнейшим отступлением основной протоки реки к середине русла обнажение 31а больше не обновлялось, хотя и увеличилась его протяженность.

Учитывая важность находок 2023–2024 гг. и очень малую вероятность получения дополнительного материала, автор счел необходимым опубликовать имеющиеся данные, несмотря на их очевидную неполноту.

МАТЕРИАЛ И ЕГО ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечалось выше, из нижнего байоса Средиземноморско-Кавказской провинции в бинарной номенклатуре описано всего три вида рода *Leptosphinctes*, пересекающих границу нижнего и верхнего байоса, и все они относятся к макроконхам.

Среди наших находок, переотложенных из нижнего байоса в сл. 1, одна раковина хорошей сохранности, несомненно, принадлежит микроконху *Leptosphinctes* (*Kubanoceras*) (рис. 5; 6, *a*). Наличие боковых ушек свидетельствует о том, что раковина достигла конечных размеров. В то же время, короткие и узкие, по-видимому, недавно начавшие формироваться ушки, в сочетании с необычно длинной для микроконхов взрослых *Leptosphinctes* жилой камерой и отсутствием сближения последних перегородок

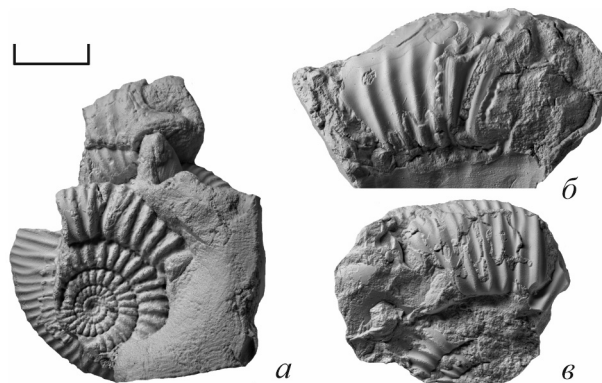


Рис. 6. *Leptosphinctes* (*Leptosphinctes*) cf. *garnieri* Pavia: *a* — экз. ПИН, № 5546/410, неполно сохранившаяся молодая раковина сбоку, захороненная совместно с голотипом *L. (Kubanoceras) bolshensis* sp. nov. [m] (на заднем плане); *б* — экз. ПИН, № 5546/411, фрагмент жилой камеры сбоку; *в* — экз. ПИН, № 5546/412, часть внутренних оборотов сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, р. Кыфар ниже устья р. Бижгон, местонахождение 31а; все — сл. 1, из одной переотложенной конкреции нижнего байоса; сб. автора, 2023 г. Длина масштабной линейки 10 мм.

на фрагмокоме, позволяют предположить, что владелец раковины только начал вступать в пору половой зрелости¹, незадолго до кончины. С учетом особенностей формы раковины и скульптуры, хорошо отличающих его от уже опубликованных таксонов, этот экземпляр описывается ниже как голотип *L. (K.) bolshensis* sp. nov.

Совместно были обнаружены остатки раковин предположительно макроконха *Leptosphinctes*. Внутренние обороты фрагмокона (рис. 6, а) при $D \sim 28$ мм округло-трапециевидного сечения ($B = 6.8$ мм; $Ш = 9$ мм), с очень широким пупком ($Ду/Д = 0.51$). Ребра субрадиальные двураздельные, сравнительно более толстые, чем у найденного совместно микроконха. Еще один фрагмент раковины (рис. 6, в), достигавшей $D \sim 40$ мм, с оборотами округлого сечения, средней толщины; субрадиальные двураздельные ребра здесь перемежаются с простыми одиночными. Уцелевший фрагмент жилой камеры более крупной раковины (рис. 6, б), достигавшей в диаметре около 60 мм, овального сечения ($B = 16.5$ мм; $Ш = 14.3$ мм); ребра одиночные, перемежающиеся с редкими вставными.

Эти три фрагмента, возможно, принадлежавшие двум экземплярам, сходны с голотипом *L. (L.) garnieri* Pavia из подзоны Blagdeni зоны Humphriesianum нижнего байоса Франции (Pavia, 1973, с. 127 (53), табл. 25, фиг. 3; табл. 26, фиг. 4). Недостаточная сохранность кавказских находок затрудняет более точное определение.

ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

НАДСЕМЕЙСТВО PERISPINCTOIDEA STEINMANN, 1890

СЕМЕЙСТВО PERISPINCTIDAE STEINMANN, 1890

ПОДСЕМЕЙСТВО LEPTOSPINCTINAE ARKELL, 1950

Род *Leptosphinctes* Buckman, 1920

Подрод *Kubanoceras* Kakhadze et Zessashvili, 1955 [m]

Leptosphinctes (Kubanoceras) bolshensis Mitta, sp. nov.

Название вида по горе Больше.

¹ По мнению автора, по достижении конечного размера раковины (при условии сохранения прежней кормовой базы) у моллюска высвобождались дополнительные "строительные" ресурсы, которых было достаточно не только для формирования ушек, но и для учащенного строительства перегородок (Митта, 2021а). Соответственно, можно предположить, что полной половой зрелости аммониты достигали лишь при сближении последних перегородок фрагмокона. Это объясняет наличие небольших вариаций в длине жилой камеры взрослых раковин.

Голотип — ПИН, 5546/410; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, левый берег р. Кяфар у ст. Сторожевая ниже устья р. Бижгон (местонахождение 31а); джангурская свита, из переотложенной конкреции (зона Humphriesianum) нижнего байоса.

Описание (рис. 5; 6, а). Взрослая раковина достигает диаметра 40 мм; обороты уплощенные, овального сечения, с наибольшей шириной в припупковой части. Пупок очень широкий, мелкий; пупковая стенка невысокая, перегиб закругленный. Жилая камера занимает около 3/4 оборота, устье с хорошо выраженным относительно узким ушком.

Скульптура рельефная, на наружном обороте наблюдаются тонкие нитевидные субрадиальные ребра, преимущественно двураздельные, перемежающиеся с более редкими вставными; в конце жилой камеры появляются вставные ребра. Точка ветвления ребер в конце фрагмокона находится близ середины боков, а с возрастом смещается ближе к вентральной стороне. Коэффициент ветвления 1.7. На середине вентральной стороны (к которой ветви подходят супротивно) ребра прерываются, образуя гладкую вентральную полосу/борозду. В приустьевой части ветви на вентральной стороне соединяются, и борозда в конце взрослой жилой камеры не выражена.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5546/410	39.8	11.4	9	20	0.29	0.23	0.5
	30.7	9.6	7	15	0.31	0.23	0.49

Сравнение. От остальных видов подрода отличается немного меньшими в целом конечными размерами взрослых раковин, заметно более узкими оборотами; гораздо более густыми и тонкими ребрами, отсутствием бугорков в точке ветвления ребер.

Замечания. Описываемый вид, по всей вероятности, составляет диморфную пару с макроконхом, определенным выше как *L. (Leptosphinctes) cf. garnieri* Pavia. На это указывает не только совместное захоронение в одной конкреции, но и сходство скульптуры — у обоих таксонов очень длинные первичные ребра и, по крайней мере, на последних двух оборотах, отсутствуют бугорки в точке ветвления ребер.

Материал. Голотип.

В полевых работах на обнажениях 31 и 31а на протяжении ряда лет принимали участие О. Нагель (O. Nagel, Радеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (S. Gräbenstein, Бодельсхаузен, Германия), В. Пиркль (V. Pirkel, Герлинген, Германия), Е.А. Митта и А.Н. Аксенова (Москва), В.В. Костылева и Т.Н. Палечек (ГИН РАН, Москва), И.А. Стародубцева (ГГМ РАН, Москва), А.С. Фелькер и М.М. Тарасенкова (ПИН РАН). В.В. Косов (Москва) превосходно отпрепарировал некоторые изображенные в статье аммониты. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). Автор глубоко благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

Автор посвящает эту работу своему старшему товарищу, исследователю аммонитов и биостратиграфии средней юры А. Галацу (Prof. Dr. András Galács, Будапешт), в честь его 80-летия. Предположение, что юра Северного Кавказа является ключом к установлению истоков перисфинктоидей, высказанное им изустно более четверти века назад, оказывается очень близко к истине.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисьяка Российской академии наук. 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., Мумта В.В. Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.
- Безносков Н.В., Мумта В.В. Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса — нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1–70.
- Безносков Н.В., Михайлова И.А. Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигзагицератин // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 47–60.
- Затворницкий А.Я. Среднеюрские глины по р. Кубани // Изв. Геол. ком-та. 1914. Т. 33. Вып. 250. С. 525–558.
- Кахадзе И.Р., Зесаишвили В.И. Новый среднеюрский род *Kubanosceras* gen. nov. // Сообщ. АН Груз. ССР. 1955. Т. 16. № 9. С. 707–709.
- Кахадзе И.Р., Зесаишвили 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.
- Мумта В.В. Род *Kepleritiana* gen. nov. (Stephanoceratidae, Ammonoidea) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017. № 3. С. 26–35.
- Мумта В.В. О древнейших *Leptosphinctes* (Ammonoidea: Perisphinctidae) зоны Niortense верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021а. № 1. С. 39–47.
- Мумта В.В. О первых находках *Infragarantiana* (Ammonoidea: Perisphinctidae) в зоне Niortense верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021б. № 6. С. 33–39.
- Мумта В.В. Род *Lissoceras* (Ammonoidea: Lissoceratidae) в верхнем байосе (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2022а. № 5. С. 37–43.
- Мумта В.В. Род *Cadomites* (Ammonoidea: Stephanoceratidae) в верхнем байосе — нижнем бате (средняя юра) бассейна р. Кубань (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2022б. № 6. С. 33–41.
- Мумта В.В., Бакарюкина Ю.А. Новые данные о байос-батских *Parkinsoniidae* (Ammonoidea, Perisphinctoidea) // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 32–42.
- Arkell W.J. Jurassic Ammonitina // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca. N.Y. — Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1957. P. L232–L344.
- Buckman S.S. Type Ammonites. Bd III. L.: Wheldon & Wesley, 1919–1921. P. 1–64.
- Dietl G. Die Ammoniten-Gattung *Leptosphinctes* aus dem südwestdeutschen Subfurcaten-Oolith (Bajocium, Mittl. Jura) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1980. № 66. S. 1–49.
- Énay R., Howarth M.K. Systematic descriptions of the Perisphinctoidea // Treatise Online Nr. 120. Pt L, revised. V. 3B. Chapt. 7. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2019. 184 p.
- Fernández-López S. El Bajociense en la Cordillera Ibérica. Madrid: Univ. Complut. Madrid, 1985. Pt. 1 (p. 1–532), pt. 2 (p. 533–850), pt. 3 (atlas, 27 p., 67 pl.).
- Galács A. Early perisphinctid ammonites from the early/late Bajocian boundary interval (Middle Jurassic) from Lókút, Hungary // Geobios. 2012. Т. 45. P. 285–295.
- Mitta V.V. Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian *Strenoceras niortense* Zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 12. P. 1458–1475.
- Mitta V.V. Superfamily Perisphinctoidea (Ammonoidea) in the Bajocian — Lower Bathonian of the Kuban River basin (Northern Caucasus, Russia) // Paleontol. J. 2024. V. 58. № 1. P. 44–55.

Pavia G. Ammoniti del Baiociano superiore di Digne (Francia SE, Dip. Basses-Alpes) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1973 (1971). V. 10. № 2. P. 75–142.

Pavia G. Ammoniti e biostratigrafia del Baiociano inferiore di Digne (Francia S.E., Dip. Alpes-Haute Provence) // Mus. Reg. Sci. Nat. Torino. 1983. Monogr. II. P. 1–254.

Rioul M., Contini D., Elmi S., Gabilly J. Bajocien // Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen

et méditerranéen / Coord. Cariou É., Hantzpergue P. Pau, 1997. P. 51–54 (Bull. Centre Rech. Elf Explor.-Prod. Mém. 17).

Wetzel W. Über einige stammesgeschichtlich interessante Ammonitenarten des obersten Bajocien // N. Jb. Miner. Geol. Paläontol. Abt. B. 1936. Beil.-Bd 75. S. 527–542.

Wetzel W. Die Bielefelder Garantianen, Geschichte einer Ammonitengattung // Geol. Jb. 1954. Bd 68. S. 547–586.

First Finds of Early Bajocian *Leptosphinctes* (Ammonoidea: Perisphinctidae) in the North Caucasus, Russia

V. V. Mitta^{1, 2}

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

This paper discusses Early Bajocian *Leptosphinctes* found for the first time in the interfluvium of the Kuban and Urup rivers (Karachay-Cherkessia). A microconch of *L. (Kubanoceras) bolshevis* sp. nov. is described. Fragments of macroconch shells recovered from the same nodule containing the holotype of the new species were identified as *L. (Leptosphinctes) cf. garnieri* Pavia; the holotype of this species comes from the Lower Bajocian *Blagdeni* Subzone of the *Humphriesianum* Zone in France. The new data are important for understanding the initial stage of the evolution of the family Perisphinctidae.

Keywords: ammonites, Perisphinctidae, Leptosphinctinae, *Leptosphinctes*, *Kubanoceras*, Middle Jurassic, Bajocian, biostratigraphy, Karachai-Cherkessia

УДК 594.8:591.4:564.8

ВЛИЯНИЕ РЕДУКЦИИ ЗАДНЕГО ОТДЕЛА КИШЕЧНИКА НА ЭВОЛЮЦИЮ РИНХОНЕЛЛИФОРМНЫХ БРАХИОПОД

© 2024 г. А. А. Селищева^{а, *}, Т. В. Кузьмина^{а, **}

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

*e-mail: selav21@mail.ru

**e-mail: kuzmina-t@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.04.2024 г.

После доработки 24.05.2024 г.

Принята к публикации 24.05.2024 г.

Брахиоподы — группа животных, известная с раннего кембрия и достигшая расцвета в палеозое. После пермско-триасового вымирания произошло значительное сокращение таксономического разнообразия брахиопод. По одной из гипотез, в мезозое брахиоподы со слепо замкнутым кишечником не смогли восстановить свою численность из-за преобладания в планктоне панцирных одноклеточных водорослей. Мы предполагаем, что теребратулиды, которые являются самой распространенной группой среди современных брахиопод, смогли приспособиться к изменившемуся составу питания за счет более эффективного механизма фильтрации, характерного для плектолофного лофофора. Современные ринхонеллиды на конце кишечника имеют слепое расширение, которое, по-видимому, используется для измельчения и переваривания панцирного планктона.

Ключевые слова: брахиоподы, лофофор, кишечник, эволюция, фитопланктон, вымирание

DOI: 10.31857/S0031031X24060053, **EDN:** QILTVE

ВВЕДЕНИЕ

Брахиоподы — тип беспозвоночных животных, тело которых заключено в двустворчатую раковину. Брахиоподы питаются путем фильтрации взвешенных в воде частиц при помощи щупальцевого органа — лофофора, который расположен в мантийной полости. Внутренние органы заключены в туловищный целом, который занимает заднюю часть пространства между створками раковины (рис. 1). В настоящее время в состав брахиопод включают три подтипа: Linguliformea, Craniiformea и Rhynchonelliformea (Williams et al., 1996). Важной синапоморфией ринхонеллиформных брахиопод является наличие замка, скрепляющего створки карбонатной раковины, а также редукция заднего отдела кишечника и ануса у современных представителей этого подтипа, в то время как у лингулиформных и кранииформных брахиопод замок отсутствует, раковина хитинофосфатная, а кишечник сквозной. На основе наличия или отсутствия замка брахиоподы подразделяются две группы: замковые (Articulata), включающие в себя Rhynchonelliformea, и беззам-

ковые (Inarticulata), в состав которых входят Linguliformea и Craniiformea.

У брахиопод богатая палеонтологическая история. Постпалеозойский временной промежуток (Carlson, 2016) наибольшим образом

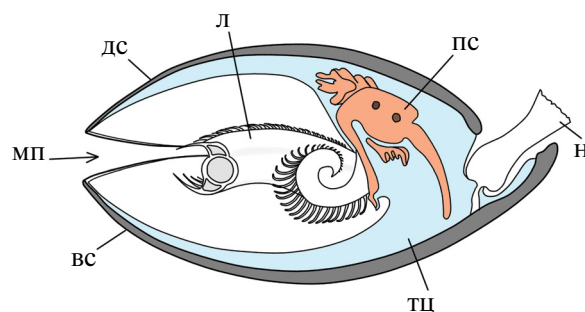


Рис. 1. Схема анатомии брахиопод на примере представителей отряда Terebratulida, вид сбоку (гонады, мышцы и метанефридии не отображены; по: James et al., 1992, с изменениями). Обозначения: вс — вентральная створка, дс — дорсальная створка, л — лофофор, мп — мантийная полость, н — ножка, пс — пищеварительная система, тц — туловищный целом.

повлиял на эволюцию Rhynchonelliformea. Он начался после пермско-триасового вымирания, при котором исчезло около 94–96% видов брахиопод (Shi, Shen, 2000; Shu-Zhong, Shi, 2002), и длится до настоящего времени. Этот временной промежуток характеризуется относительным падением численности и изменением таксономического состава брахиопод (рис. 2). Важно, что в мезозое именно ринхонеллиформные брахиоподы пострадали наибольшим образом. Так, во время пермско-триасового вымирания полностью исчезло четыре отряда (Dictyonellida, Orthotetida, Orthida, Spiriferida), а в первой половине мезозоя вымерло еще три отряда (Productida, Spiriferidina, Athyridida) ринхонеллиформных брахиопод (Curry, Brunton, 2007). В то же время среди Craniiformea и Linguliformea не произошло сокращения численности на сопоставимом с ринхонеллиформными брахиоподами уровне: перед пермско-триасовым вымиранием они были представлены отрядами Lingulida и Craniida, которые сохранились до настоящего времени (Curry, Brunton, 2007).

Важно отметить, что пермско-триасовое вымирание являлось самым значительным для фанерозоя. Было предположено, что причинами позднепермского вымирания послужили существенные изменения в экологических условиях Земли, такие как опреснение океанов, сокращение площади эпиконтинентальных морей, трофическая нестабильность и другие (более подробно см.: Невеская, 1998). Существует несколько основных гипотез, объясняющих причины того, почему в мезозое не произошло восстановления численности брахиопод, главным образом, представителей подтипа Rhynchonelliformea. Одна из самых ранних гипотез предполагает, что сокращение таксономического разнообразия брахиопод связано с их прямой конкуренцией с двустворчатыми моллюсками, которые имели более интенсивный метаболизм и высокую скорость роста по сравнению с брахиоподами (Hammen, 1977; Steele-Petrovic, 1979; Liow et al., 2015). Однако рост разнообразия двустворчатых моллюсков не имеет однозначной прямой корреляции со скоростью вымирания брахиопод (Афа-

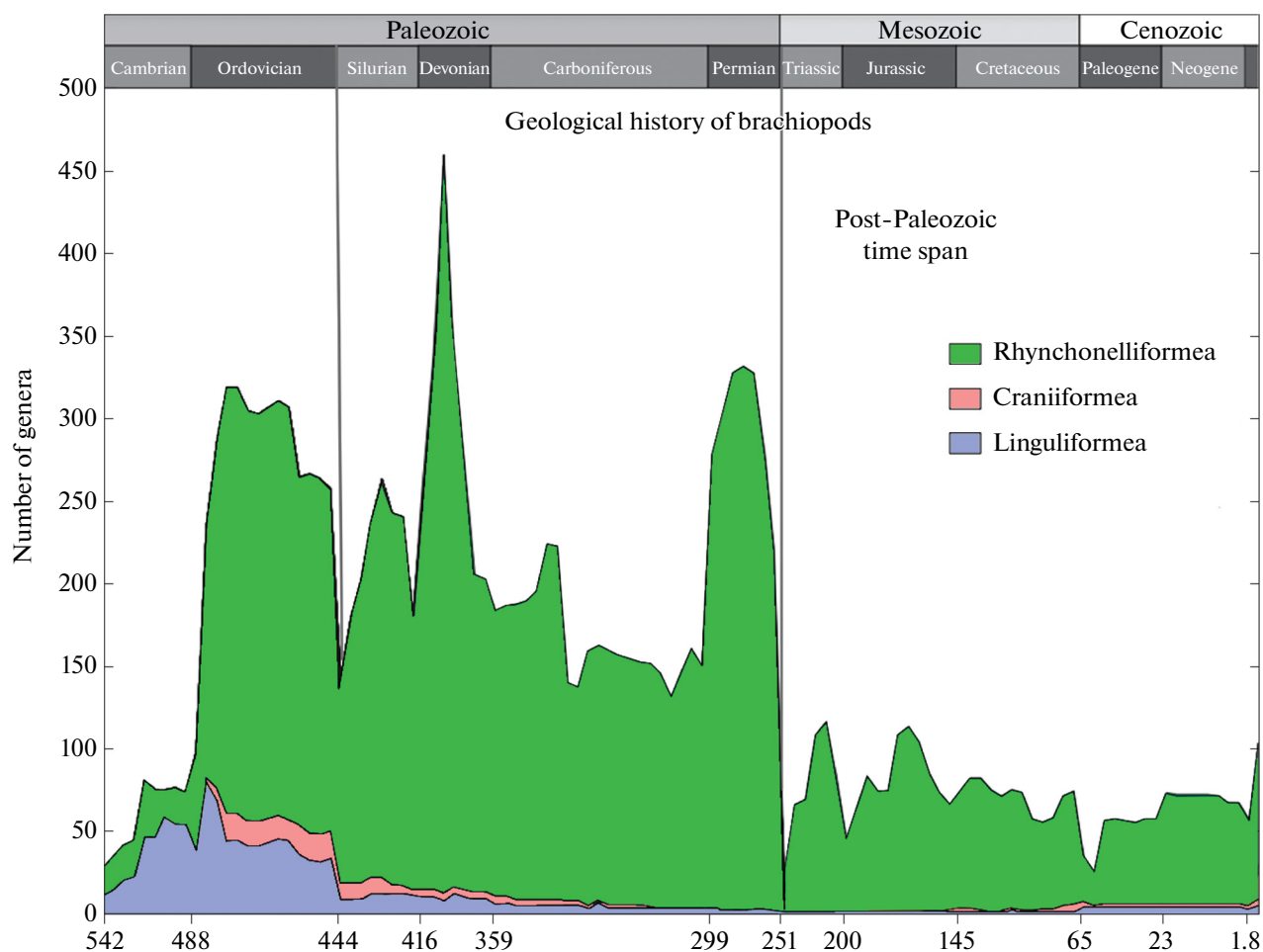


Рис. 2. Родовое разнообразие брахиопод в палеонтологической истории (по: Carlson, 2016, с изменениями).

насьева, Невеская, 1994; Guo et al., 2023). Несмотря на то, что во время пермско-триасового вымирания также в значительной степени пострадали и двустворчатые моллюски, они довольно быстро восстановили свое таксономическое разнообразие, поскольку являлись более эволюционно и экологически пластичной группой, чем брахиоподы. Поэтому бивальвии смогли приспособиться к изменившимся условиям в начале мезозоя (Афанасьева, Невеская, 1994) и занять большое число экологических ниш, в т.ч. и освободившихся в результате массового вымирания брахиопод (Gould, Calloway, 1980). Таким образом, расцвет двустворчатых моллюсков в мезозое не является прямой причиной сокращения разнообразия и численности Rhynchonelliformea.

Другая гипотеза предполагает, что в мезозое уменьшение количества органики в водах океана послужило причиной сокращения численности и разнообразия брахиопод. При этом наибольшим образом пострадали именно ринхонеллиформные брахиоподы, которые питались преимущественно органической суспензией (Bramlette, 1965; McCammon, 1969).

О.Н. Зезина (Zezina, 2008) предположила, что главной причиной, препятствующей восстановлению разнообразия ринхонеллиформных брахиопод после палеозоя, являлся расцвет панцирного (“shelly”) планктона во время т.н. “мезозойской морской революции”. На границе палеозоя и мезозоя в результате географических изменений менялись границы эпиконтинентальных морей, и многие организмы, в т.ч. и брахиоподы, исчезли вместе со своими биотопами. Одновременно с этим появились новые экологические ниши, что простимулировало развитие новых планктонных организмов. Так, новыми компонентами мезозойско-кайнозойского планктона стали толсто-стенные водоросли — диатомовые и динофитовые, кокколитофориды, которые отсутствовали в палеозое. В эти же периоды произошло увеличение численности планктонных фораминифер и полицистиновых радиолярий (рис. 3; Tappan, 1968, 1973; Raven et al., 2004). В палеозое ринхонеллиформные брахиоподы со слепо замкнутым кишечником питались легкоусваиваемой суспензией из растворенной органики, прокариот и тонкостенных одноклеточных эукариот — основных представителей палеозойского фитопланктона. В мезозое они столкнулись с новым типом планктона — главным образом, диатомовыми и динофитовыми водорослями, что затруднило восстановление групп до уровня, сопоставимо-

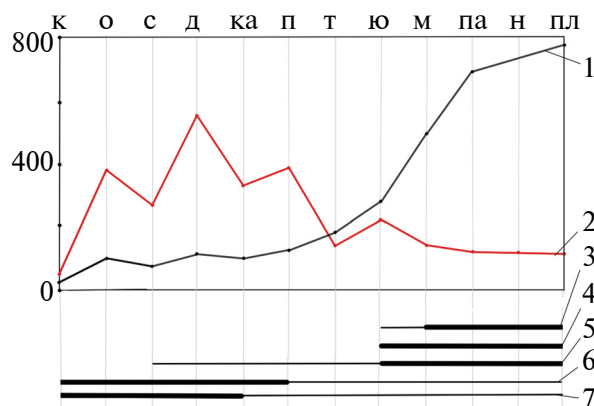


Рис. 3. Связь родового разнообразия двустворчатых моллюсков и брахиопод с качественным составом фитопланктона в фанерозое (по: Zezina, 2008, с изменениями). По вертикали для графиков 1, 2 указано количество родов, по горизонтали для 1–7 — палеонтологические периоды. Обозначения: 1 — двустворчатые моллюски, 2 — брахиоподы, 3 — диатомовые водоросли, 4 — кокколитофориды, 5 — динофитовые водоросли, 6 — зеленые водоросли, 7 — цианобактерии; к — кембрий, о — ордовик, с — силур, д — девон, ка — карбон, п — пермь, т — триас, ю — юра, м — мел, па — палеоген, н — неоген, пл — плейстоцен.

го палеозойскому (Zezina, 2008). Поэтому большинство ринхонеллиформных брахиопод стало жить в нижних горизонтах фотической зоны или за ее пределами (т.е. за пределами зоны океана, где происходит активный процесс фотосинтеза и в изобилии представлен фитопланктон). При этом наиболее богатая фауна брахиопод наблюдается на границе края шельфа и континентального склона (около 150 м глубины), так как этот компонент рельефа характеризуется активным стоком продуктов разложения планктона фотической зоны (Zezina, 2008).

В настоящей работе мы рассматриваем гипотезу Зезиной (Zezina, 2008) наиболее вероятной, поскольку появление и увеличение биомассы панцирного фитопланктона соответствует периоду сокращения разнообразия ринхонеллиформных брахиопод (рис. 3). Можно предположить, что именно изменение состава питания наибольшим образом повлияло на эволюцию этой группы в постпалеозойском временном промежутке, поскольку обилие неперевариваемых крупных панцирей водорослей в слепо замкнутом кишечнике Rhynchonelliformea должно приводить к нарушению процесса пищеварения из-за избыточного процесса обратной перистальтики для выделения ненужных частиц.

Таким образом, можно предположить, что именно редукция заднего отдела кишечника

ка оказала наибольшее влияние на эволюцию *Rhynchonelliformea*. Однако в современной биоте присутствуют виды ринхонеллиформных брахиопод, обитающих в фотической зоне. Остается неясным, каким образом они приспособились к большой концентрации панцирного фитопланктона.

В настоящей работе проанализированы имеющиеся литературные данные по эволюции кишечной трубки, особенностям состава питания, организации фильтрующего аппарата, а также по строению и физиологии пищеварительной системы ринхонеллиформных брахиопод для оценки влияния редукции заднего отдела кишечника на эволюцию данной группы.

1. ЭВОЛЮЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА БРАХИОПОД

Морфология кишечной трубки ископаемых брахиопод может быть реконструирована по отпечаткам мягких тканей, которые сохраняются в лагерштеттах. Было обнаружено, что в раннем кембрии лингулиформные брахиоподы имели U-образный кишечник, который открывался анусом в мантийную полость с правой стороны (Zhang et al., 2004, 2007a). Такую морфологию кишечной трубки сохранили и современные лингулиформные брахиоподы (см. главу 4). Также имеются отпечатки мягких тканей представителей двух раннекембрийских классов ринхонеллиформных брахиопод — *Chileata* и *Kutorginata*. При этом у хилеат кишечная трубка имеет такую же морфологию, как у лингулиформных брахиопод (рис. 4; Zhang et al., 2007b), а у куторгинат кишечник прямой и открывается анальным отверстием сзади между створками раковины (рис. 4; Rowell, Caruso, 1985; Zhang et al., 2007c). Таким образом, можно предположить, что сквозной кишечник, вероятно, является плезиоморфным признаком для брахиопод. По-видимому, замыкание кишечника *Rhynchonelliformea* произошло в конце раннего палеозоя или в средне—позднем палеозойском временном промежутке (рис. 2, 4).

Было предположено, что редукция заднего отдела пищеварительного тракта *Rhynchonelliformea* являлась следствием того, что в палеозое основным источником питательных веществ брахиопод были растворенные в морской воде органические вещества (McCammon, 1969). Такое предположение было высказано на основе лабораторных наблюдений, в которых было показано, что современные

ринхонеллиформные брахиоподы способны жить в аквариумах с поступлением только органических веществ. Кроме того, было показано, что постоянным фактором, ограничивающим распространение *Rhynchonelliformea* в Мировом океане, является содержание в воде органических веществ, например, азотистых соединений, тогда как связь между распространением ринхонеллиформных брахиопод и высокими показателями биомассы планктона не была обнаружена (McCammon, 1969). При этом в раннем палеозое у брахиопод появились сложно организованные типы лофофора (Carlson, 2016), которые способны отфильтровывать крупные несъедобные частицы. Было предположено, что при таком типе питания не происходило образование крупных фекальных масс, которые преимущественно формируются в заднем кишечнике большинства беспозвоночных животных. Таким образом, потеря функционального значения заднего отдела кишечника, вероятно, являлась одной из причин замыкания кишечника ринхонеллиформных брахиопод в палеозое.

В данной работе мы предполагаем, что развитие замка, скрепляющего створки, и рост лофофора в палеозое также являлись причинами редукции заднего отдела кишечника у *Rhynchonelliformea*. Раннекембрийский класс брахиопод, *Chileata*, лишен специальных замковых структур: место сочленения створок раковины представлено строфическими поверхностями (рис. 5, а; Williams, Carlson, 2007), при этом они имели U-образный сквозной кишечник (рис. 4). *Kutorginata* со сквозным кишечником имели рудиментарный замок, представленный астрофическими поверхностями, т.е. положительным и отрицательным рельефом в виде продольных борозд (рис. 5, в; Popov, Williams, 2000). В то же время представители классов *Strophomenata* и *Rhynchonellata*, которые были широко представлены в палеозое, имели сложно устроенные типы замков — дельтидодонтный и циртоматодонтный, состоящие из зубов и зубных ямок (рис. 5, з, д; Rudwick, 1970). При этом циртоматодонтный тип замка, характерный для большинства ринхонеллат, дает возможность развитию специализированных опорных структур, поддерживающих лофофор (Carlson, 2007). Известно, что современные брахиоподы с циртоматодонтным замком имеют слепо замкнутый кишечник. Таким образом, существует взаимосвязь между типом устройства замка и строением кишечника. Развитие замочных структур и скелета лофофора, вероятно, привело к умень-

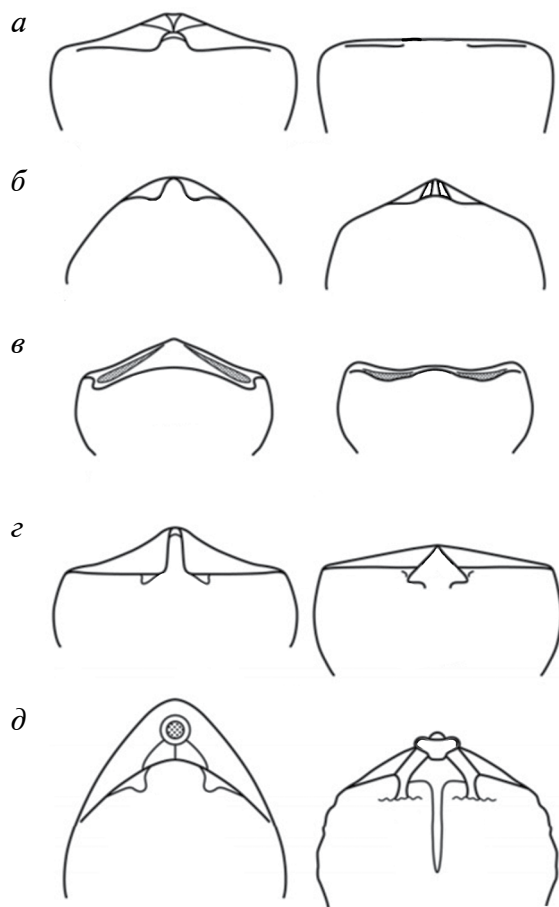


Рис. 5. Схемы строения замковых структур раковины ринхонеллиформных брахиопод на вентральной створке (левый столбец) и дорсальной створке (правый столбец): *а* — строфические поверхности *Chile* sp. (Chileata; по: Popov, Holmer, 2000a, с изменениями); *б* — примитивный замок *Obolella* sp. (Obolellata; по: Popov, Holmer, 2000b, с изменениями); *в* — астрофические поверхности *Kutorgina* sp. (Kutorginata; Popov, Williams, 2000, с изменениями); *г* — дельтидиодонтный замок *Hesperorthis* sp., *Hebertella* sp. (Rhynchonellata; по: Rudwick, 1970, с изменениями); *д* — циртоматодонтный замок *Magellania* sp. (Rhynchonellata; по: Clarkson, 1979, с изменениями).

шению пространства в задней части между створками раковины, где располагается туловищный целом с основными органами животного (рис. 1). Также замок при открывании раковины сильно ограничивает пространство между задними краями створок, оставляя место только для выхода ножки, не позволяя выходить фекальным массам. Кроме того, в палеозое у ринхонеллиформных брахиопод формируются разнообразные типы лофофора, который занимает большой объем в мантийной полости (Carlson, 2016; Kuzmina et al., 2021). Мы предполагаем, что усложнение организации замка вместе с од-

новременным увеличением объема мантийной полости за счет усложнения конфигурации лофофора привели к уменьшению объема туловищного целома (рис. 6). При таких условиях туловищный целом не мог вместить внутри себя длинный кишечник.

Таким образом, в палеозое у брахиопод произошло уменьшение объема туловищного целома, а основным источником питания являлась взвесь органических веществ (McCampton, 1969), после переваривания которых не образовывалось большого количества фекальных масс. Сочетание этих двух факторов могло привести к редукции заднего отдела кишечника ринхонеллиформных брахиопод.

В современной биоте ринхонеллиформные брахиоподы представлены тремя отрядами: Rhynchonellida, Terebratulida и Thecideida. При этом некоторые виды ринхонеллид и значительная часть теребратулид обитают в фотической зоне, где широко представлен панцирный фитопланктон, как по разнообразию, так и по биомассе (Vargas et al., 2015). Мы предполагаем, что эти виды брахиопод имеют ряд приспособлений, которые позволяют им питаться панцирным фитопланктоном или избегать его. Вероятно, эти

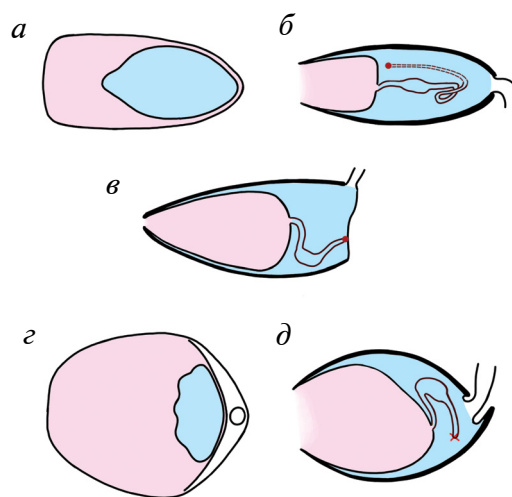


Рис. 6. Расположение мантийной полости (выделена розовым цветом) и туловищного целома (выделен голубым цветом) внутри раковины брахиопод (по: Rowell, Caruso, 1985; James et al., 1992; с изменениями): *а, б* — *Lingula anatina* (Linguliformea): *а* — вид со спинной стороны, *б* — вид сбоку; *в* — *Nisusia sulcata* (Rhynchonelliformea: Kutorginata), вид сбоку; *г, д* — *Magellania* sp. (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida): *г* — вид со спинной стороны, *д* — вид сбоку. Красными точками обозначено анальное отверстие кишечника, крестом — слепое замыкание кишечника.

приспособления связаны с организацией фильтрующего аппарата и пищеварительного тракта.

Несмотря на то, что некоторые тецидеиды также обитают в фотической зоне, в литературе недостаточно данных о микроскопической анатомии пищеварительной системы и лофофора, а также о составе питания представителей данного отряда. Тецидеиды обладают прикрепленным к мантии птихолофным типом лофофора, морфология которого, а также распределение водных потоков в мантийной полости существенно отличаются от большинства ринхонеллид и теребратулид (см. более подробно в: Kuzmina, Malakhov, 2007). Эта группа не рассматривается в настоящей работе.

2. ОСОБЕННОСТИ СОСТАВА ПИТАНИЯ СОВРЕМЕННЫХ РИНХОНЕЛЛИФОРМНЫХ БРАХИОПОД

Брахиоподы — фильтраторы, которые для сортировки пищевых частиц используют щупальцевый орган — лофофор. Состав питания ринхонеллиформных брахиопод, а также размерный диапазон отфильтрованных частиц изучены для ограниченного числа видов, обитающих в фотической зоне (рис. 7; McCammon, 1969, 1981; Кузьмина, Георгиев, 2023).

Анализ содержимого пищеварительного тракта ринхонеллид *Hemithiris psittacea* (Gmelin, 1791) показал, что они питаются одноклеточным панцирным фитопланктоном диаметром до 200 мкм

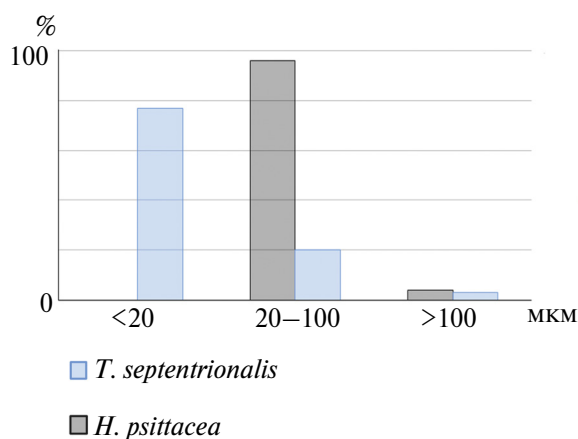


Рис. 7. Размерный диапазон частиц, обнаруженных в пищеварительном тракте ринхонеллиформных брахиопод *Hemithiris psittacea* и *Terebratalia septentrionalis*, собранных на глубине до 40 м в фотической зоне (по: McCammon, 1981). По оси y указана доля обнаруженных частиц от общего количества органических частиц в процентах, по оси x — диаметр частиц в мкм.

(Кузьмина, Георгиев, 2023) с преимущественным потреблением частиц диаметром 20–100 мкм (McCammon, 1981). В то же время теребратулида *Terebratalia septentrionalis* (Couthouy, 1838) питается планктоном диаметром до 100 мкм с преимущественным потреблением частиц размером 10–30 мкм. По нашим неопубликованным данным, максимальный размер планктона, обнаруженного в желудке теребратулиды *Coptothyris grayi* (Davidson, 1852), составил 24 мкм. Таким образом, ринхонеллиды потребляют частицы планктона большего размера, чем теребратулиды.

3. ФИЛЬТРАЦИОННЫЙ АППАРАТ СОВРЕМЕННЫХ РИНХОНЕЛЛИФОРМНЫХ БРАХИОПОД

Фильтрационный аппарат брахиопод представлен лофофором, который состоит из брахиальной оси, несущей ряд щупалец. Вдоль ряда щупалец проходит брахиальная складка, между щупальцами и брахиальной складкой расположен пищевой желобок (рис. 8, б). Рот располагается в пищевом желобке посередине брахиальной оси (более подробно см. в: Kuzmina et al., 2021).

У взрослых брахиопод на большем протяжении брахиальной оси ряд щупалец двойной и состоит из чередующихся внутренних и наружных щупалец. Внутренние щупальца несут фронтальный гребень, а наружные формируют слабо или хорошо выраженный фронтальный желобок. Вдоль каждого щупальца проходят четыре ресничные зоны: фронтальная (направленная в сторону брахиальной складки), абфронтальная (расположена с противоположной стороны от фронтальной ресничной зоны) и две латеральные (проходят по бокам щупальца; рис. 8). Реснички латерофронтальных чувствительных клеток расположены среди клеток фронтальной ресничной зоны (Gilmour, 1978, 1981; Kuzmina, Temereva, 2024).

Механизм фильтрации брахиопод подробно изучен в ряде публикаций (Chuang, 1956; Atkins, Rudwick, 1962; Rudwick, 1962; Strathmann, 1973; Gilmour, 1978, 1981; Labarbera, 1981; Thayer, 1986; Dhar, 1997). Щупальца лофофора разделяют мантийную полость на вводную и выводную камеры (рис. 9). Ток воды создается за счет биения латеральных ресничек, которые бьют от фронтальной стороны к абфронтальной. Вода поступает во вводную камеру, проходит между щупальцами и попадает в выводную камеру (рис. 8, а). На границе вводной и выводной

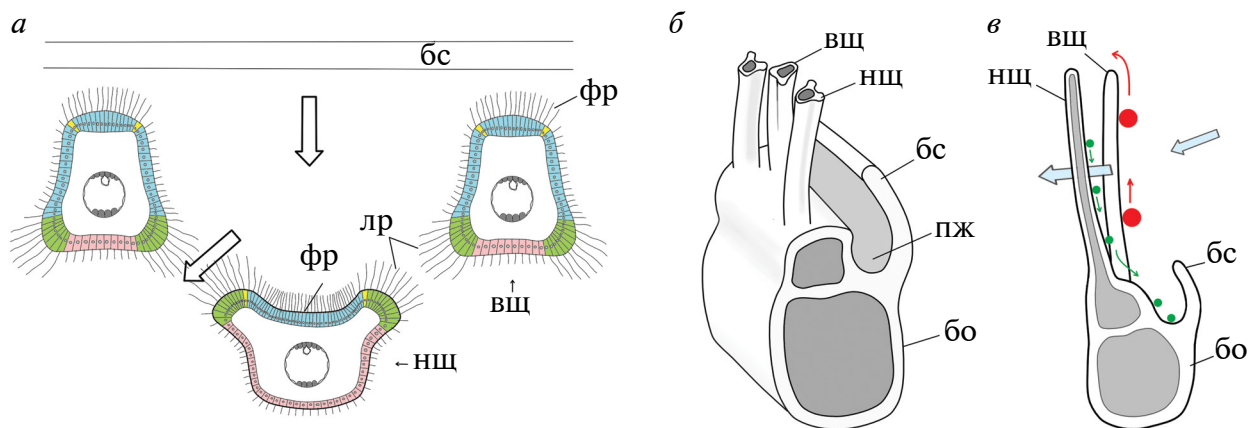


Рис. 8. Организация лофофора брахиопод: *а* — поперечный срез через щупальца лофофора (по: Kuzmina, Malakhov, 2007); *б* — поперечный срез через брахиальную ось спиролюфного лофофора (по: Kuzmina et al., 2018, с изменениями); *в* — преимущественная роль внутренних и наружных щупалец в процессе принятия и отторжения частиц. Обозначения: бо — брахиальная ось, бс — брахиальная складка, вщ — внутренние щупальца, лр — латеральные реснички, нщ — наружные щупальца, пж — пищевой желобок, фр — фронтальные реснички. Стрелками обозначено направление тока воды. Голубым цветом обозначена фронтальная ресничная зона, зеленым — латеральная, розовым — абфронтальная, желтым обозначены чувствительные латеро-фронтальные ресничные клетки.

камер происходит захват пищевых частиц. Пойманные частицы переносятся с помощью фронтальных ресничек, бьющих в сторону основания щупалец, и попадают в пищевой желобок. В принятии частиц, главным образом, участвуют наружные щупальца (Gilmour, 1978, 1981; Dhar, 1997). В пищевом желобке частицы окружаются слизью и транспортируются ко рту.

Известно, что брахиоподы способны сортировать частицы, попадающие в лофофор (James et al., 1992). Существует ряд гипотез о том, каким образом происходит отбор пищевых частиц (см. James et al., 1992), однако ни одна из них не является общепринятой. В данной работе мы принимаем, что именно размер частиц является определяющим фактором селективности при фильтрации, как это отмечается в ряде работ (Atkins, 1958; Westbroek et al., 1980; Thayer, 1986; Kuzmina, Malakhov, 2007). Однако у брахиопод отсутствует сито из жестких латеро-фронтальных ресничек, которые не пропускают в выходящий поток частицы определенного размера, как это описано у форонид и мшанок (Strathmann, 1973). Вероятно, у брахиопод механизм захвата пищевых частиц связан с локальной реверсией (изменения направления биения ресничек на противоположное) латеральных ресничек по краям фронтального желобка наружных щупалец в ответ на раздражение ресничек латерофронтальных чувствительных клеток (Strathmann, 1973). Локальное реверсирование

биения латеральных ресничек позволяет частице переместиться на фронтальный желобок наружных щупалец для дальнейшего транспорта к пищевому желобку (рис. 8, *в*).

Избыток крупных частиц в мантийной полости стимулирует механизмы очищения лофофора. Крупные частицы не проходят в выводную камеру и остаются на фронтальной стороне щупалец. В процессе очистки лофофора происходит реверсия биения фронтальных ресничек щупалец, которые транспортируют ненужные частицы к своим кончикам и переносят их в выводную камеру (рис. 8, *в*). По некоторым данным, при фильтрации происходит разделение функций внутренних и наружных щупалец: наружные участвуют в захвате пищевых частиц, а внутренние — в удалении ненужных частиц (Gilmour, 1978; Dhar, 1997). Однако при высокой концентрации крупных частиц в процесс очистки включаются и наружные щупальца, фронтальные реснички которых также способны изменять направления биения на противоположное (Atkins, Rudwick, 1962; Rudwick, 1962; Kuzmina, Temereva, 2018). Описаны дополнительные механизмы удаления потенциально несъедобных частиц за счет сгибания щупалец (более подробно см. в: Thayer, 1986). В результате ненужные частицы выбрасываются в выходящий поток. Крупные частицы могут падать на мантию, после чего обволакиваться слизью и формировать псевдо-

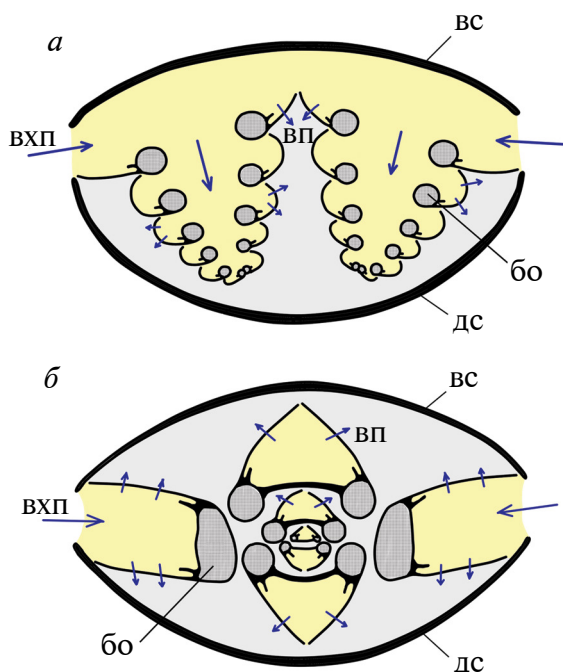


Рис. 9. Организация спиролюфного (а) и плектолюфного (б) лофофоров (поперечный срез через раковину; по: Rudwick, 1970, с изменениями). Обозначения: бо — брахиальная ось лофофора, вп — выходящий поток, вс — вентральная створка, вхп — входящий поток, дс — дорсальная створка; стрелками обозначены направления потоков воды, выводящая камера залита серым цветом, вводная — желтым.

фекалии, которые выходят во внешнюю среду за счет резкого схлопывания створок или с помощью мантийных ресничных токов (Chuang, 1956; Atkins, Rudwick, 1962; Rudwick, 1962; Thayer, 1986; Dhar, 1997). При очищении лофофора процесс фильтрации частично или полностью останавливается в зависимости от степени засорения щупальцевого аппарата.

В палеозое эволюция брахиопод сопровождалась удлинением брахиальной оси, за счет чего происходило увеличение площади фильтрующей поверхности (Carlson, 2007). Размещение брахиальной оси в мантийной полости брахиопод в разных группах происходило по разному, поэтому в палеозое сформировались несколько типов лофофора (Carlson, 2016; Kuzmina et al., 2021). Среди современных ринхонеллиформных брахиопод наиболее часто встречаются два типа лофофора — плектолюфный, характерный для большинства теребратулид, и спиролюфный, описанный у ринхонеллид. Оба типа лофофора различаются между собой как морфологией, так и особенностями процесса фильтрации.

Плектолюфный лофофор состоит из двух латеральных и одной медиальной руки, закрученной в спираль (рис. 10). Брахиальная ось (ряд щупалец) тянется с двух сторон ото рта, заходит в левую и правую латеральные руки, в каждой из которых она делает петлю и возвращается ко рту. В околоротовой области две брахиальные оси закручиваются в спираль в сагиттальной плоскости и формируют медиальную руку (Kuzmina, Malakhov, 2007). Таким образом, каждая рука плектолюфного лофофора состоит из двух брахиальных осей. Во время фильтрации щупальца латеральных рук касаются вентральной и дорсальной створок раковины, а в медиальной руке щупальца каждой брахиальной оси прикасаются друг к другу (рис. 10). Входящий поток воды попадает в латеральные руки: часть потока проходит через щупальца и выводится из мантийной полости, другая часть огибает основание латеральных рук и попадает в медиальную. На основе наблюдений механизма фильтрации с использованием эндоскопа (Dhar, 1997) было показано, что латеральные руки плектолюфного лофофора играют основную роль в сортировке и удалении ненужных крупных частиц, тогда как медиальная рука преимущественно участвует в принятии пищевых частиц. Активное участие латеральных рук в очищении лофофора было также показано в экспериментах со вскрытой мантийной полостью (Kuzmina, Temereva, 2018). Это связано с тем, что крупные частицы, попадающие в плектолюф, имеют большую вероятность столкнуться с поверхностью латеральной руки и быть удаленными в выходящий поток,

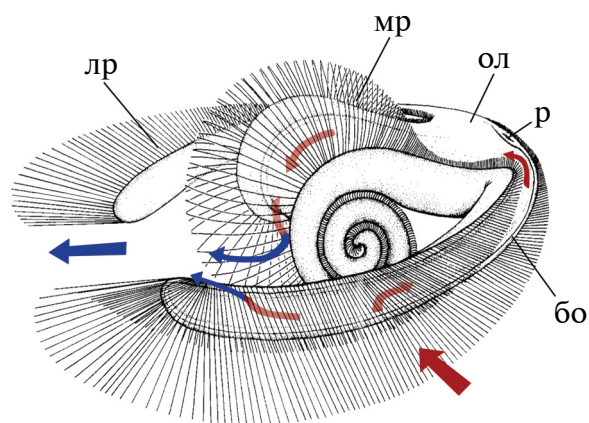


Рис. 10. Направление потоков воды во время фильтрации в плектолюфном лофофоре (по: Williams et al., 1997, с изменениями). Обозначения: бо — брахиальная ось, лр — латеральная рука, мр — медиальная рука, ол — основание лофофора, р — рот; входящий поток показан красными стрелками, выходящий — синими.

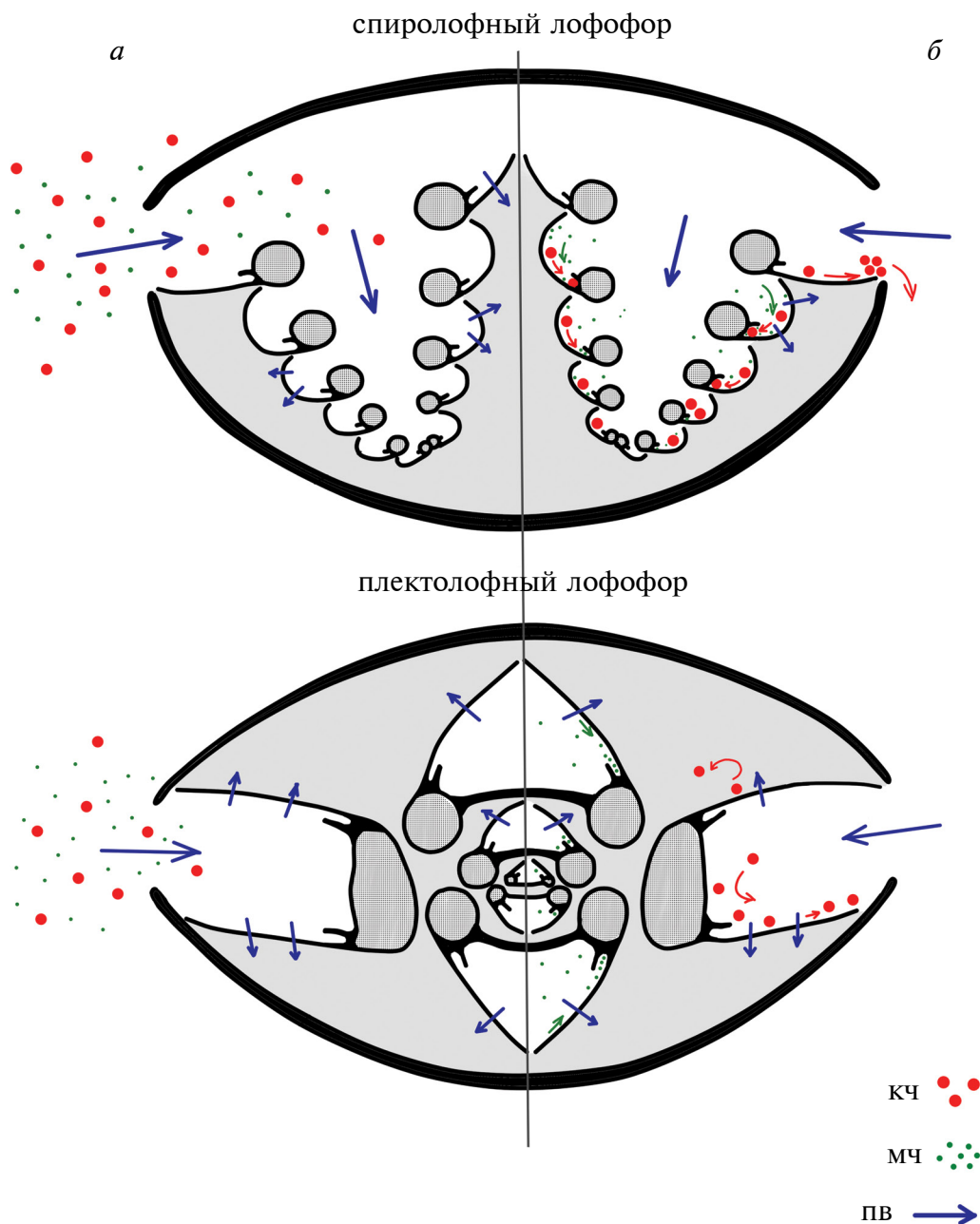


Рис. 11. Схема предполагаемого механизма сортировки частиц в спиролофном и плектолофном типах лофофора (по: Rudwick, 1970, с изменениями): *а* — поступление суспензии частиц разных размеров в мантийную полость, *б* — сортировка частиц. Крупные и мелкие частицы в спиролофном лофофоре попадают во внутренние спирали равновероятно. В плектолофном лофофоре большинство крупных частиц задерживается в латеральных руках. Обозначения: кч — крупные частицы, мч — мелкие частицы, пв — поток воды.

чем миновать их и попасть в медиальную руку (Gilmour, 1978). Кроме того, обнаружено, что около 60% входящей в мантийную полость воды проходит через медиальную спиральную руку, при этом скорость водного потока в медиальной руке ниже, чем в латеральных руках (LaBarbera, 1981). Следовательно, в ней образуются благо-

приятные условия для принятия небольших съедобных частиц (рис. 11). Таким образом, в плектолофном лофофоре латеральные руки удаляют из входящих потоков воды крупные нежелательные частицы, в то время как в медиальную руку поступает очищенная от крупных частиц вода, где происходит захват пищевых частиц. Такое

разделение функций делает механизм фильтрации более эффективным, поскольку при постоянном поступлении воды с высокой концентрацией крупных частиц одновременно может происходить как очищение лофофора, так и принятие пищевых частиц.

Спиролофный лофофор ринхонеллид состоит из двух закрученных в дорсальном направлении спиральных рук, каждая из которых состоит из одной брахиальной оси. Разделение вводной и выводной камер достигается за счет примыкания кончиков щупалец одного оборота спирали к оси предыдущего оборота спирали. При этом щупальца первого оборота выпрямлены и ограничивают вводную камеру за счет прикосновения кончиков щупалец к краю створки раковины и к щупальцам первого оборота спирали соседней руки лофофора (рис. 9, а).

Мы предполагаем, что спиролофный лофофор менее эффективно удаляет ненужные крупные частицы, чем плектолофный лофофор. Это связано с тем, что в спиролофном лофофоре во время фильтрации большая часть щупалец должна находиться в изогнутом состоянии для функционального разделения мантийной полости на вводную и выводную камеры (рис. 11). Для того, чтобы ненужные частицы попадали в выходящий поток, ринхонеллиды должны выпрямить щупальца. При постоянном поступлении высокой концентрации крупных частиц это приведет к смешиванию входящего и выходящего потоков. Поэтому, в отличие от теребратулид с плектолофным лофофором, ринхонеллиды для очищения лофофора вынуждены частично или полностью останавливать процесс фильтрации, что является невыгодным с точки зрения питания. Для того, чтобы не нарушать процесс фильтрации, верхний предел размера принимаемых спиролофным лофофором частиц выше, чем у плектолофного лофофора, что подтверждается данными, полученными при анализе содержимого пищеварительного тракта (см. главу 2).

Кроме того, особенности морфологии щупалец лофофора также играют роль в процессе фильтрации. Используя фотографии гистологических срезов и изображения, полученные с помощью сканирующей электронной микроскопии щупалец ринхонеллиды *Nemithiris psittacea* (см. Temereva, Kuzmina, 2017) и теребратулиды *Coptothyris grayi* (см. Kuzmina, Temereva, 2018), авторы проанализировали ширину и глубину фронтального желобка наружных щупалец (рис. 12). Наружные щупальца спиролофного

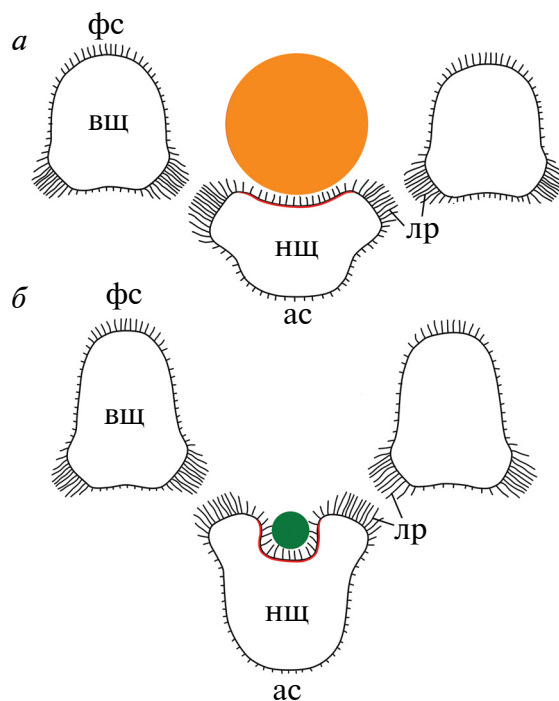


Рис. 12. Поперечный срез через брахиальную ось спиролофного (а) и плектолофного (б) лофофоров (по: Temereva, Kuzmina, 2017; Kuzmina, Temereva, 2018). Внутреннее строение щупалец не отражено. Обозначения: ас — абфронтальная сторона, вщ — внутренние щупальца, лр — латеральная сторона, нщ — наружные щупальца, фс — фронтальная сторона.

лофофора ринхонеллид имеют слабо выраженный фронтальный желобок, тогда как фронтальный желобок щупалец плектолофного лофофора теребратулид четко выражен и имеет ширину и глубину около 20–25 мкм. Желобок сходного строения имеют наружные щупальца теребратулиды *Terebratalia* sp. (см. Reed, Cloney, 1977). Можно предположить, что щупальца спиролофного лофофора с плохо выраженным фронтальным желобком способны принимать частицы, сопоставимые с диаметром наружных щупалец, тогда как в плектолофном лофофоре размер принятых частиц будет соответствовать размеру хорошо выраженного фронтального желобка наружных щупалец. Полученные данные соотносятся с размером органических частиц, обнаруженных в желудке у брахиопод с разными типами лофофора (см. главу 2).

Важно отметить, что начиная с мезозойской эры именно представители отряда *Terebratulida*, многие из которых обитают в фотической зоне, являются самой таксономически разнообразной и широко распространенной группой современных брахиопод, что неоднократно связывали

с морфологией их лофофора (Rudwick, 1970; Lee, 2008). Мы предполагаем, что эволюционный успех теребратулид с плектолофным типом лофофора связан с его возможностью эффективно отфильтровывать потенциально несъедобный крупный панцирный планктон. Примечательно, что именно плектолофный лофофор стал самым распространенным типом лофофора начиная с мезозоя и до настоящего времени (Rudwick, 1970; Carlson, 2016). Одновременно с этим происходит сокращение численности и вымирание таксонов брахиопод со спиролофным типом лофофора.

Поскольку спиролофный лофофор современных ринхонеллид не способен отсортировать крупный планктон, необходимы дополнительные приспособления для его эффективного переваривания и дальнейшего выведения путем антиперистальтики (сокращения стенок пищеварительного тракта для перемещения его содержимого в направлении ко рту).

4. АНАТОМИЯ И ГИСТОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ СОВРЕМЕННЫХ БРАХИОПОД

У всех современных брахиопод в состав пищеварительного тракта входят следующие отделы: короткая глотка, пищевод, желудок, куда впадают протоки пищеварительной железы, и пилорический отдел, который также называют средней кишкой (рис. 13). У *Rhynchonelliformea* пилорический отдел слепо замыкается, а у *Linguliformea* и *Craniiformea* за пилорическим отделом расположен задний отдел кишечника. Пищеварительная железа представляет собой систему ветвящихся дивертикулов, замыкающихся ацинусами и способных к периодическому сокращению (Morton, 1960).

Среди современных брахиопод можно выделить четыре типа строения пищеварительного тракта.

1. U-образный кишечник, который расположен в фронтальной плоскости животного и открывается анальным отверстием в мантийную полость справа; описан у лингулиформных брахиопод (рис. 13, з).

2. Прямая кишечная трубка, в которой задний отдел делает короткую петлю и открывается анальным отверстием на задней стороне тела; встречается у кранииформных брахиопод (рис. 13, в).

3. Слепо замкнутая кишечная трубка, в которой задний отдел кишечника полностью редуцирован; описан у представителей отрядов *Terebratulida* и *Thecideida* (рис. 13, б).

4. Слепо замкнутая кишечная трубка со слепым расширением на конце известна у представителей отряда *Rhynchonellida*, обитающих в фотической зоне, таких как *Hemithiris psittacea* (см. Hancock, 1858) и *Notosaria nigricans* (неопубл. данные; рис. 13, а).

Пищеварительная система у представителей трех подтипов брахиопод имеет сходную гистологическую организацию (Chuang, 1959, 1960; Пунин, Филатов, 1980; Пунин, 1981; d'Hondt, 1986). Все отделы пищеварительного тракта имеют мышечную обкладку, которую формируют эпителиально-мышечные клетки целомического эпителия (Пунин, 1991). Эпителий просвета кишечной трубки представлен ресничными и железистыми клетками. Ресничные клетки составляют большую часть эпителия пищеварительного тракта брахиопод, основная роль этих клеток заключается в перемешивании и транспортировке частиц пищи. В эпителии пищеварительной железы есть особые ресничные клетки, характеризующиеся наличием зоны пузырьков и канальцев, заполненных веществом различной электронной плотности, вакуолей и лизосом (рис. 14, б). Эти клетки называются пищеварительными, поскольку они участвуют во внутриклеточном пищеварении. Железистые клетки включают секреторные клетки, участвующие во внеклеточном пищеварении (рис. 14, в), и слизистые клетки, рассеянные по всему эпителию пищеварительного тракта и отсутствующие в эпителии пищеварительной железы.

Особый интерес представляет собой микроскопическая анатомия слепого окончания пилорического отдела ринхонеллид, которое имеет больший диаметр по сравнению с начальной и средней частями пилорического отдела (рис. 14; Hancock, 1858; Пунин, 1991). Эпителий слепого расширения образует складки, в которые заходит базальная мембрана (рис. 14, з). Ультраструктура ресничных клеток этого отдела пищеварительной системы сходна с таковой фагоцитирующих клеток пищеварительной железы: апикальная мембрана клеток образует впячивания, выражена апикальная зона пузырьков и канальцев (Пунин, 1991). В клетках также имеются вакуоли с содержимым разной электронной плотности. Слизистые клетки, так же как и в ацинусах пищеварительной железы, от-

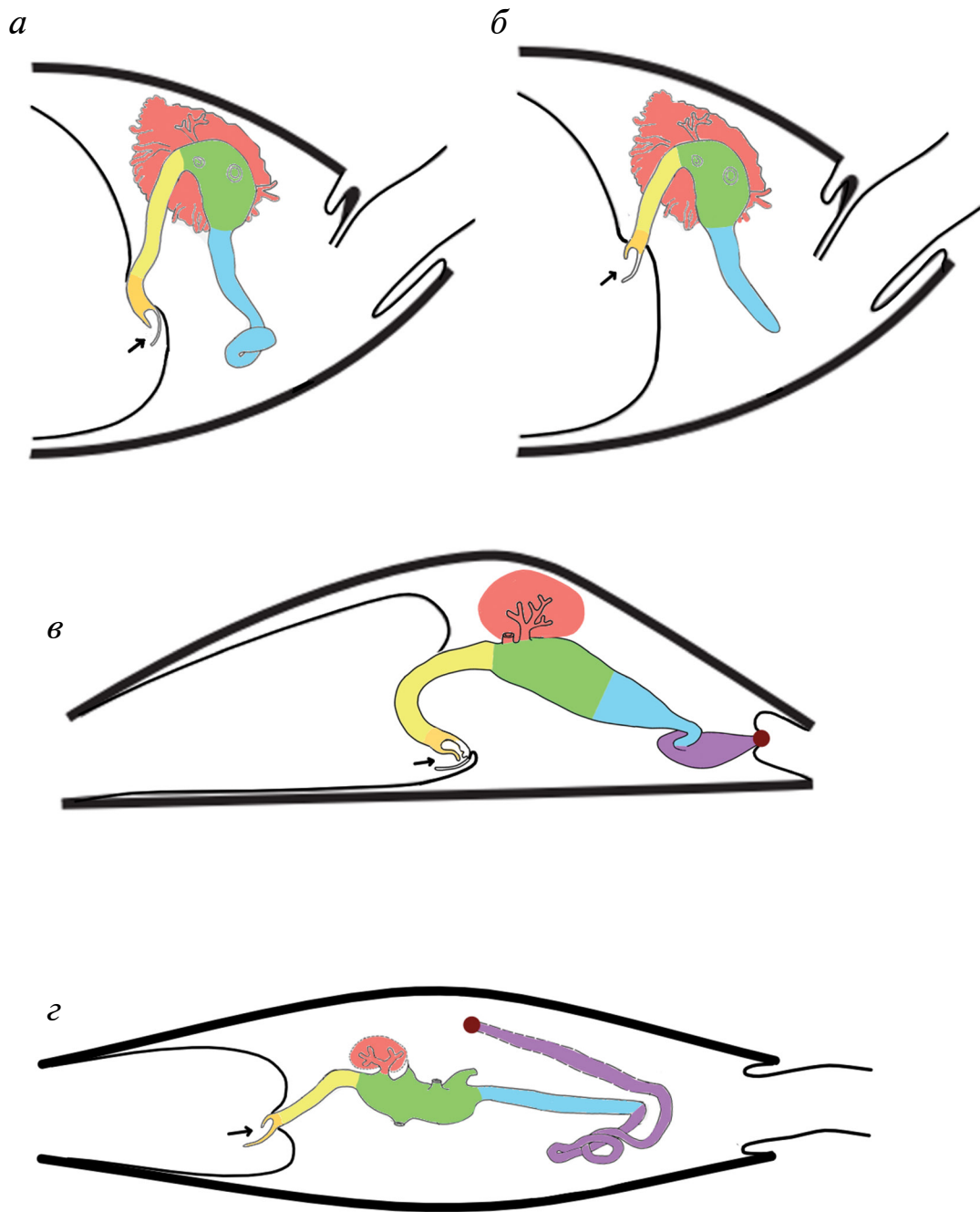


Рис. 13. Морфология пищеварительной системы брахиопод (по: Nielsen, 1991, с изменениями): *а* – *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida), слепо замкнутый кишечник с расширением на конце (оригинальная схема); *б* – Rhynchonelliformea: Terebratulida, слепо замкнутый кишечник без расширения (оригинальная схема); *в* – *Novocrania anomala* (Craniiformea), кишечник сквозной и открывается анальным отверстием на задней стороне тела (по: Chuang, 1960); *г* – *Lingula anatina* (Linguliformea), U – образный сквозной кишечник открывается анальным отверстием в мантийную полость справа ото рта (по: Chuang, 1959). Оранжевым цветом обозначены рот и глотка, желтым обозначен пищевод, зеленым – желудок, красным – пищеварительная железа, голубым – пилорический отдел, фиолетовым – задний отдел кишечника. Стрелки указывают на ротовое отверстие, точками обозначено анальное отверстие кишечника.

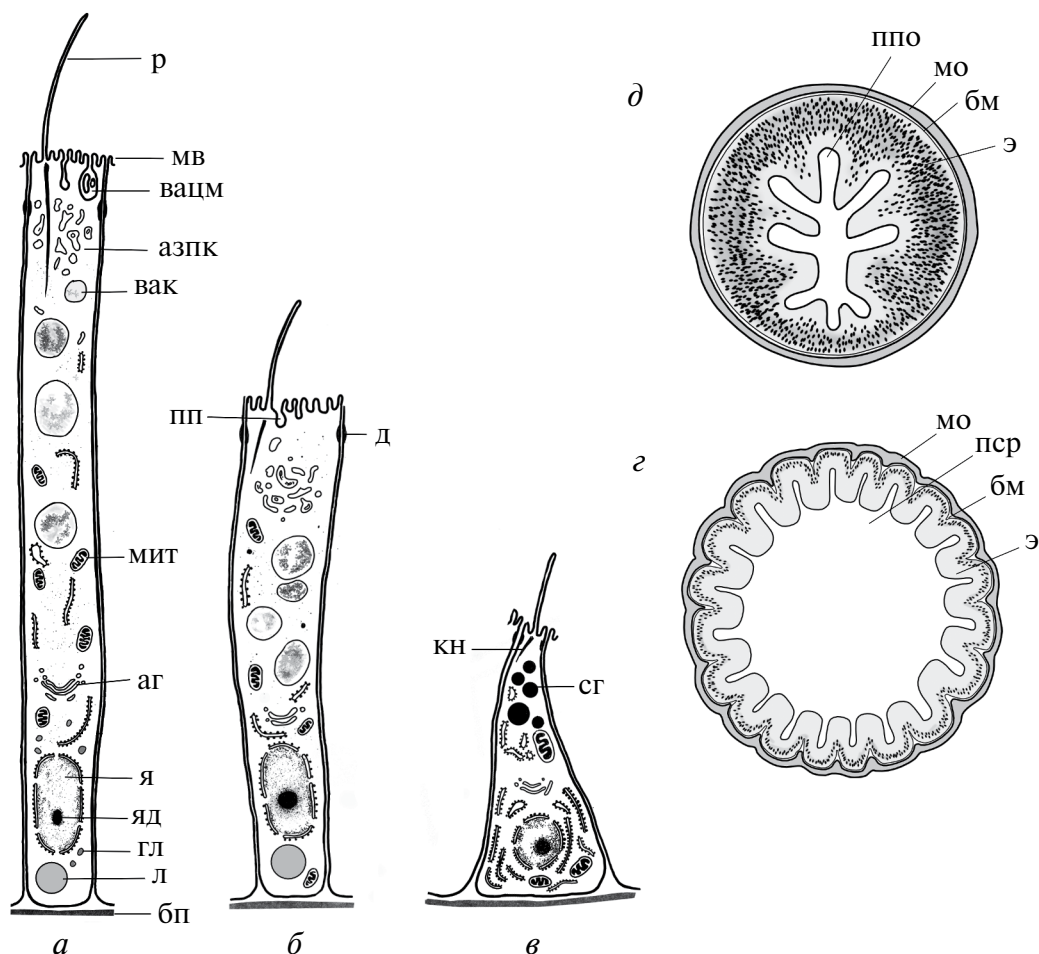


Рис. 14. Особенности микроскопической анатомии кишечной трубки ринхонеллиды *Nemithiris psittacea* (по Пунину, 1981, с изменениями): *а* — ультраструктура клеток слепого расширения пилорического отдела, *б* — ультраструктура пищеварительных клеток пищеварительной железы, *в* — ультраструктура секреторных клеток пищеварительной железы, *г* — поперечный срез через среднюю часть пилорического отдела кишечника, *д* — поперечный срез слепого расширения пилорического отдела. Границы клеток на фиг. *г*, *д* не обозначены. Обозначения: аг — аппарат Гольджи, азпк — апикальная зона пузырьков и канальцев, бм — базальная мембрана, бп — базальная пластинка, вак — вакуоль, вацм — впячивания апикальной цитоплазматической мембраны, гл — гранула липофусцина, д — десмосома, кн — корешковая нить, л — липидное включение, мв — микроворсинки, мит — митохондрия, мо — мышечная обкладка, пп — пиноцитозный пузырек, ппо — просвет пилорического отдела, пср — просвет слепого расширения пилорического отдела, р — ресничка, сг — секреторная гранула, э — эпителий, я — ядро, яд — ядрышко.

сутствуют. Важно отметить, что пилорический отдел теребратулид не образует подобного расширения, истончаясь дистально (рис. 13, *б*).

5. ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Данные по микроскопической анатомии показывают, что для брахиопод характерно как внутриклеточное пищеварение, которое преимущественно происходит в клетках пищеварительной железы, так и внеклеточное (полостное) пищеварение, которое имеет место во всех отделах пищеварительной системы. Полостное пищева-

рение подтверждается данными биохимических исследований, которые показали содержание амилазы, расщепляющей крахмал, в полостях всех отделов кишечника *Lingula anatina* Lamarck, 1801 (см. Chuang, 1959), а также содержание протеазы, расщепляющей белки, в эпителии желудка и пилорического отдела *Terebratulina retusa* (L., 1758) (см. d'Hondt, Boucaud-Camou, 1982). В эпителии пищеварительного тракта также обнаруживаются целлюлаза и хитиназа (Elyakova, 1972), что важно для первых этапов переваривания пищи.

В клетках эпителия пищеварительной железы обнаруживаются все основные группы пи-

щеварительных ферментов (липазы, протеазы, углеводолитические ферменты) и наблюдаются фагоцитозная и пиноцитозная активность ресничных клеток, что говорит о внутриклеточном пищеварении, характерном только для этого отдела (Storch, Welsch, 1975).

Процесс пищеварения брахиопод начинается с попадания пищевых частиц в пищевой желобок в лофофоре, в котором они обволакиваются слизью и формируют пищевые комки. Частицы, попавшие в глотку, окруженные слизью, транспортируются ресничными токами в пищевод и желудок, где проходят начальные этапы полостного переваривания. Пищеварительная железа, дивертикулы которой способны периодически сокращаться (Morton, 1960), затягивает пищу внутрь для дальнейшего внутриклеточного переваривания. Этот процесс может происходить неоднократно. Задний отдел кишечника лингулиформных и краниформных брахиопод формирует фекальные массы, которые выводятся через анус. У ринхонеллиформных брахиопод непереваренные остатки перемещаются ресничными токами к передней части желудка, где превращаются в фекальные гранулы и выводятся за счет антиперистальтических сокращений стенок пищевода и глотки (Morton, 1960; Storch, Welsch, 1975). Содержание большой концентрации крупных неорганических панцирей в пищеварительной системе может привести к засорению кишечника и нарушению процесса пищеварения.

Особенности тонкого строения слепо замкнутого расширения пилорического отдела *N. psittacea* говорит о его дополнительной функциональной нагрузке. Ультраструктура клеток, аналогичная ультраструктуре клеток пищеварительной железы, наличие лизосом и вакуолей с различным по плотности содержимым (рис. 14, а), а также множественные картины пиноцитоза позволили предположить, что в слепо расширении пилорического отдела, так же как и в пищеварительной железе, происходит внутриклеточное пищеварение (Пунин, 1991). Данное предположение подтверждается наличием липофусциновых гранул, которые являются неутилизированными продуктами пищеварения и метаболизма (рис. 14, а; Пунин, 1991).

Кроме того, большое количество складок эпителия, в которые заходит базальная мембрана, а также его мышечная обкладка (рис. 14, г; Пунин, 1991) говорят о вероятной способности этого отдела к сокращению. Мы предполагаем,

что сокращение стенок слепого расширения пилорического отдела современных ринхонеллид приводит к измельчению крупных панцирей. Это, в свою очередь, облегчает их перемещение в обратном направлении, формирование фекалий и дальнейшее выделение. При этом питательное содержимое разломанных клеток подвергается внутриклеточному пищеварению. Таким образом, ринхонеллиды, обитающие в фотической зоне, по-видимому, используют слепо расширение для измельчения и переваривания панцирного планктона. Важно отметить, что в литературе отсутствуют данные о наличии или отсутствии слепого расширения у глубоководных ринхонеллид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Брахиоподы мезозойской эры, которая характеризуется изменением экологических условий в океане, столкнулись с ранее неизвестным толстостенным панцирным фитопланктоном. Это изменение не повлияло на брахиопод со сквозным пищеварительным трактом, т.к. избыток непереваживаемых панцирей свободно выводился через задний отдел кишечника. Большинство ринхонеллиформных брахиопод, чувствительных к большому количеству непереваживаемых остатков из-за слепо замкнутого кишечника, не смогли приспособиться к новому составу пищи и не восстановили свое разнообразие в постпалеозойское время (Zezina, 2008).

Мы предлагаем следующую гипотезу эволюции ринхонеллиформных брахиопод после пермо-триасового вымирания (рис. 15). Часть отрядов ринхонеллиформных брахиопод со слепо замкнутым кишечником, столкнувшиеся с новым панцирным фитопланктоном в мезозое, вымерли, некоторые представители стали либо жить на глубине ниже фотической зоны, как большинство современных ринхонеллид, либо приспособились к новому типу пищи. Так, некоторые виды ринхонеллид, такие как *N. psittacea* и *N. nigricans*, обитающие в фотической зоне, вероятно, используют слепо расширение пилорического отдела кишечника для уменьшения объема непереваженных остатков. В то же время теребратулиды с плектолофным лофофором получили преимущество перед другими брахиоподами за счет высокой эффективности фильтрационного аппарата, который способен отсортировать крупный панцирный планктон.

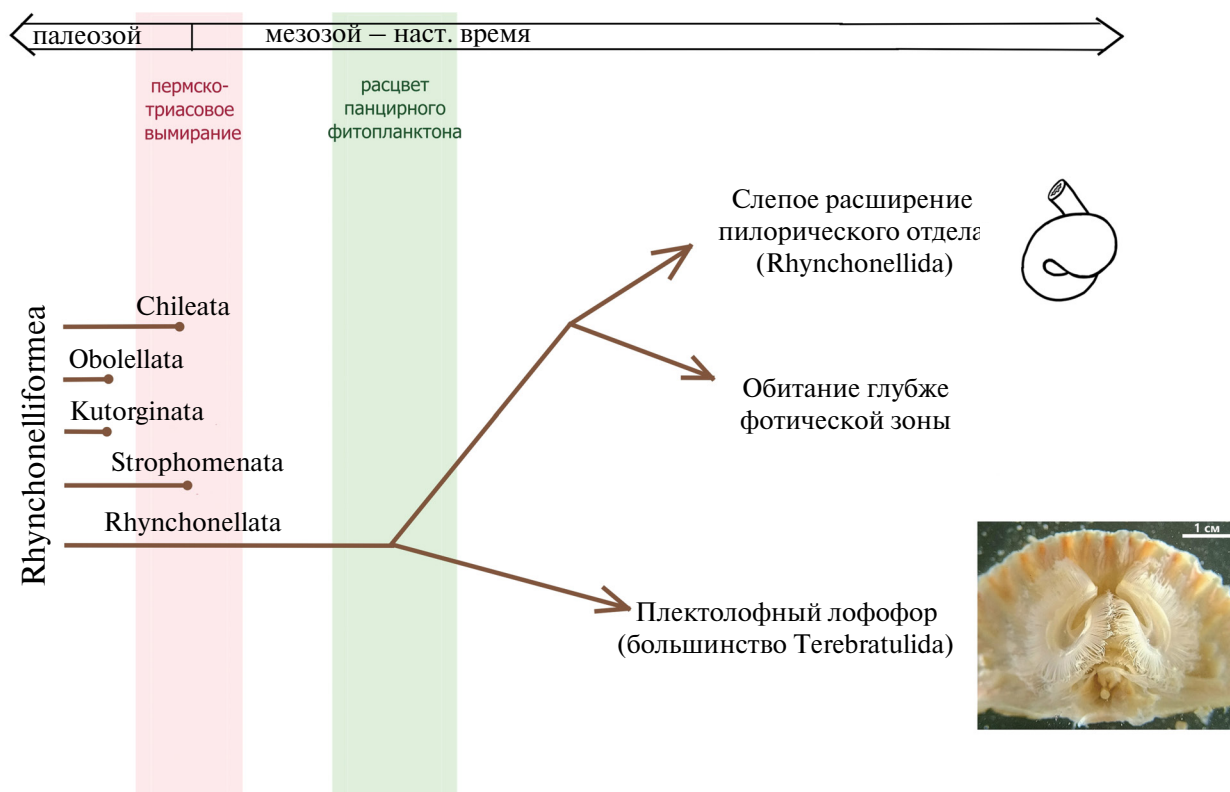


Рис. 15. Гипотеза эволюции ринхонеллиформных брахиопод.

В настоящее время большинство брахиопод со спиролофным лофофором обитают либо на нижней границе фотической зоны, либо вне ее, тогда как теребратулиды широко представлены на различных глубинах, являясь самой многочисленной группой среди современных брахиопод (Carlson, 2016).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 23-14-00020.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьева Г.А., Невеская Л.А. Анализ причин различных последствий кризисных ситуаций на примере замковых брахиопод и бивальвий // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра, 1994. С. 101–108.

Кузьмина Т.В., Георгиев А.А. Особенности питания брахиоподы *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea: Rhynchonellida) // Сб. материалов Всеросс. науч.

конф. с междунар. участием, посвященной 85-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова Биол. фак-та МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2023. С. 106–107.

Невеская Л.А. Этапы развития бентоса фанерозойских морей. Палеозой. М.: Наука, 1998. 503 с.

Пунин М.Ю. Исследование организации эпителия пищеварительного тракта замковой брахиоподы *Hemithyris psittacea*. II. Электронно-микроскопический анализ // Цитология. 1981. Т. 23. № 10. С. 1109–1115.

Пунин М.Ю. Гистологическая организация кишечных эпителиев приапулид, брахиопод, двустворчатых моллюсков и полихет. СПб.: Наука, 1991. 248 с.

Пунин М.Ю., Филатов М.В. Организация железы замковой брахиоподы *Hemithyris psittacea* // Цитология. 1980. Т. 22. № 3. С. 277–286.

Atkins D. A new species and genus of Kraussinidae (Brachiopoda) with a note on feeding // Proc. Zool. Soc. London. 1958. V. 131. № 4. P. 559–581.

Atkins D., Rudwick M.J.S. The lophophore and ciliary feeding mechanisms of the brachiopod *Crania anomala* (Müller) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1962. V. 42. № 3. P. 469–480.

Bramlette M.N. Mass extinctions of Mesozoic biota // Science. 1965. V. 150. № 3701. P. 1240–1240.

Carlson S.J. The evolution of Brachiopoda // Ann. Rev. Earth and Planetary Sci. 2016. V. 44. P. 409–438.

- Chuang S.H.* The ciliary feeding mechanisms of *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda) // *Proc. Zool. Soc. London*. 1956. V. 127. № 2. P. 167–189.
- Chuang S.H.* The structure and function of the alimentary canal in *Lingula unguis* (L.) (Brachiopoda) // *Proc. Zool. Soc. London*. 1959. V. 132. № 2. P. 283–311.
- Chuang S.H.* An anatomical, histological, and histochemical study of the gut of the brachiopod, *Crania anomala* // *J. of Cell Science*. 1960. V. 3. № 53. P. 9–18.
- Clarkson E.N.K.* *Invertebrate Paleontology and Evolution*. L.: George Allen & Unwin, 1979. 323 p.
- Curry G.B., Brunton C.H.C.* Stratigraphic distribution of brachiopods // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H. Brachiopoda (revised). Vol. 6: Suppl. / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2007. P. 2901–2965.
- Dhar S.R., Logan A., Macdonald B.A., Ward J.A.* Endoscopic investigations of feeding structures and mechanisms in two plectolophous brachiopods // *Invertebr. Biol.* 1997. V. 116. № 2. P. 142–150.
- D'Hondt J.L.* Etude de l'intestin et de la glande digestive de *Terebratulina retusa* (L.) (Brachiopode). IV. Comparaison avec les activités enzymatiques d'autres brachiopodes du même biotope // *Les Brachiopodes Fossiles et Actuels* / Eds. Racheboeuf P.R., Emig C. Brest, 1986. P. 301–306. (Actes du 1er Congrès intern. sur les Brachiopodes, Biostratigr. Paléozoïque. V. 4).
- D'Hondt J.L., Boucaud-Camou E.* Étude l'intestin et de la glande digestive de la *Terebratulina retusa* (L.) (Brachiopode). Ultrastructure et recherche d'activités amylasiques et protéasiques // *Bull. Soc. Zool. France*. 1982. V. 107. № 2. P. 207–216.
- Elyakova L.A.* Distribution of cellulases and chitinases in marine invertebrates // *Compar. Biochemistry and Physiology. Pt B: Compar. Biochemistry*. 1972. V. 43. № 1. P. 67–70.
- Raven J., Falkowski P.G., Katz M.E. et al.* The evolution of modern eukaryotic phytoplankton // *Science*. 2004. V. 305. № 5682. P. 354–360.
- Gilmour T.H.J.* Ciliation and function of the food-collecting and waste-rejecting organs of lophophorates // *Canad. J. Zool.* 1978. V. 56. № 10. P. 2142–2155.
- Gilmour T.H.J.* Food-collecting and waste-rejecting mechanisms in Glottidia pyramidata and the persistence of lingulacean inarticulate brachiopods in the fossil record // *Canad. J. Zool.* 1981. V. 59. № 8. P. 1539–1547.
- Gould S.J., Calloway C.B.* Clams and brachiopods – ships that pass in the night // *Paleobiology*. 1980. V. 6. № 4. P. 383–396.
- Guo Z., Flannery-Sutherland J.T., Benton M.J. et al.* Bayesian analyses indicate bivalves did not drive the downfall of brachiopods following the Permian–Triassic mass extinction // *Nature Commun.* 2023. V. 14. № 1. P. 5566.
- Hammen C.S.* Brachiopod metabolism and enzymes // *Amer. Zool.* 1977. V. 17. № 1. P. 141–147.
- Hancock A.* XXXIV. On the organization of the Brachiopoda // *Phil. Trans. Roy. Soc. London*. 1858. V. 148. P. 791–869.
- Harper D.A.T., Popov L.E., Holmer L.E.* Brachiopods: origin and early history // *Palaeontology*. 2017. V. 60. № 5. P. 609–631.
- James M.A., Ansell A.D., Collins M.J. et al.* Biology of living brachiopods // *Adv. in Mar. Biol.* 1992. V. 28. P. 175–387.
- Kuzmina T.V., Malakhov V.V.* Structure of the brachiopod lophophore // *Paleontol. J.* 2007. V. 41. № 5. P. 520–536.
- Kuzmina T.V., Ratnovskaya A.A., Madison A.A.* Lophophore evolution from the Cambrian to the present // *Paleontol. J.* 2021. V. 55. № 10. P. 1109–1140.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N.* Rejection mechanism of plectolophous lophophore of brachiopod *Coptothyris grayi* (Terebratulida, Rhynchonelliformea) // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2018. V. 73. P. 136–141.
- Kuzmina T.V., Temereva E.N.* Structure of the oral tentacles of early ontogeny stage in brachiopod *Hemithiris psittacea* (Rhynchonelliformea, Rhynchonellida) // *J. Morphol.* 2024. V. 285. № 4. P. e21686.
- LaBarbera M.* Water flow patterns in and around three species of articulate brachiopods // *J. Experim. Mar. Biol. Ecol.* 1981. V. 55. № 2–3. P. 185–206.
- Lee D.E.* The terebratulides: the supreme brachiopod survivors // *Brachiopoda: Fossil and Recent* / Eds. Harper D.A.T., Long S.L., Nielsen C. Wiley, 2008. P. 241–249 (Fossils and Strata. V. 54).
- Liow L.H., Reitan T., Harnik P.G.* Ecological interactions on macroevolutionary time scales: clams and brachiopods are more than ships that pass in the night // *Ecology Letters*. 2015. V. 18. № 10. P. 1030–1039.
- McCammon H.M.* The food of articulate brachiopods // *J. Paleontol.* 1969. V. 43. P. 976–985.
- McCammon H.M.* Physiology of the brachiopod digestive system // *Ser. in Geol., Notes for Short Course*. 1981. V. 5. P. 170–189.
- Morton J.E.* The functions of the gut in ciliary feeders // *Biol. Rev.* 1960. V. 35. № 1. P. 92–139.
- Nielsen C.* The development of the brachiopod *Crania* (Neocrania) *anomala* (OF Müller) and its phylogenetic significance // *Acta Zool.* 1991. V. 72. № 1. P. 7–28.
- Popov L.Ye., Holmer L.E.* Trimerellida and Chileata // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000a. P. 184–200.
- Popov L.Ye., Holmer L.E.* Class Obolellata // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000b. P. 200–207.
- Popov L.Ye., Williams A.* Kutorginata // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part H, Brachiopoda

- (Revised). Vol. 2: Linguliformea, Craniiformea, and Rhynchonelliformea (part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000. P. 208–215.
- Reed C.G., Cloney R.A. Brachiopod tentacles: ultrastructure and functional significance of the connective tissue and myoepithelial cells in Terebratalia // Cell and Tissue Res. 1977. V. 185. P. 17–42.
- Rowell A.J., Caruso N.E. The evolutionary significance of Nisusia sulcata, an early articulate brachiopod // J. Paleontol. 1985. V. 59. P. 1227–1242.
- Rudwick M.J.S. Filter-feeding mechanisms in some brachiopods from New Zealand // Zool. J. Linn. Soc. 1962. V. 44. № 300. P. 592–615.
- Rudwick M.J.S. Living and Fossil Brachiopods. L.: Hutchinson & Co., 1970. 199 p.
- Shi G.R., Shen S. Asian-western Pacific Permian Brachiopoda in space and time: biogeography and extinction patterns // Devel. in Palaeontol. and Stratigr. 2000. V. 18. P. 327–352.
- Shu-Zhong S., Shi G.R. Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian-western Pacific region // Paleobiology. 2002. V. 28. № 4. P. 449–463.
- Steele-Petrović H.M. The physiological differences between articulate brachiopods and filter-feeding bivalves as a factor in the evolution of marine level-bottom communities // Palaeontology. 1979. V. 22. Pt 1. P. 101–134.
- Storch V., Welsch U. Elektronenmikroskopische und enzymhistochemische Untersuchungen über die Mitteldarmdrüse von Lingula unguis L. (Brachiopoda) // Zool. Jb., Abt. für Anat. und Ontogenie der Tiere. 1975. V. 94. S. 441–452.
- Strathmann R. Function of lateral cilia in suspension feeding of lophophorates (Brachiopoda, Phoronida, Ectoprocta) // Mar. Biol. 1973. V. 23. № 2. P. 129–136.
- Tappan H. Primary production, isotopes, extinctions and the atmosphere // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1968. V. 4. № 3. P. 187–210.
- Tappan H., Loeblich Jr A.R. Evolution of the oceanic plankton // Earth-Sci. Rev. 1973. V. 9. № 3. P. 207–240.
- Temereva E.N., Kuzmina T.V. The first data on the innervation of the lophophore in the rhynchonelliform brachiopod Hemithiris psittacea: what is the ground pattern of the lophophore in lophophorates? // BMC Evol. Biol. 2017. V. 17. P. 1–19.
- Thayer C.W. Are brachiopods better than bivalves? Mechanisms of turbidity tolerance and their interaction with feeding in articulates // Paleobiology. 1986. V. 12. № 2. P. 161–174.
- Vargas C. de, Audic S., Henry N. et al. Ocean plankton. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean // Science. 2015. V. 348. № 6237. P. 1261605.
- Westbroek P., Yanagida J., Isa Y. Functional morphology of brachiopod and coral skeletal structures supporting ciliated epithelia // Paleobiology. 1980. V. 6. № 3. P. 313–330.
- Williams A., Carlson S.J. Affinities of brachiopods and trends in their evolution // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 6: Supplement. Lawrence: Univ. Kansas Press, 2007. P. 2822–2900.
- Williams A., Carlson S.J., Brunton C.H.C. et al. A supra-ordinal classification of the Brachiopoda // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B: Biol. Sci. 1996. V. 351. № 1344. P. 1171–1193.
- Williams A., James M.A., Emig C.C. et al. Anatomy // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H, Brachiopoda (Revised). Vol. 1: Introduction. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1997. P. 7–151.
- Zezina O.N. Biogeography of the recent brachiopods // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 8. P. 830–858.
- Zhang Z., Han J., Zhang X. et al. Soft-tissue preservation in the Lower Cambrian linguloid brachiopod from South China // Acta Palaeontol. Pol. 2004. V. 49. № 2. P. 259–266.
- Zhang Z., Han J., Zhang X. et al. Note on the gut preserved in the Lower Cambrian Lingulellotreta (Lingulata, Brachiopoda) from southern China // Acta Zool. 2007a. V. 88. № 1. P. 65–70.
- Zhang Z., Holmer L.E., Skovsted C.B. et al. A sclerite-bearing stem group entoproct from the early Cambrian and its implications // Sci. Rep. 2013. V. 3. № 1. P. 1066.
- Zhang Z.F., Li G.X., Holmer L.E. et al. An early Cambrian agglutinated tubular lophophorate with brachiopod characters // Sci. Rep. 2014. V. 4. № 1. P. 4682.
- Zhang Z., Shu D., Han J. et al. A gregarious lingulid brachiopod Longtancunella chengjiangensis from the Lower Cambrian, South China // Lethaia. 2007b. V. 40. № 1. P. 11–18.
- Zhang Z., Shu D., Emig C. et al. Rhynchonelliformean brachiopods with soft-tissue preservation from the early Cambrian Chengjiang Lagerstätte of South China // Palaeontology. 2007c. V. 50. Pt 6. P. 1391–1402.

Effect of Posterior Gut Reduction on the Evolution of Rhynchonelliform Brachiopods**A. A. Selischeva¹, T. V. Kuzmina¹***¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

Brachiopods are a group of animals known since the Early Cambrian and thrived in the Paleozoic. After the Permian–Triassic extinction, there was a significant reduction in the taxonomic diversity of brachiopods. According to one hypothesis, in the Mesozoic, brachiopods with blind gut could not reinstate their numbers due to the predominance of shelly plankton. We assume that the terebratulids, the most widespread group of modern brachiopods, were able to adapt to the changed composition of food due to a more efficient filtration mechanism of the plectolophous lophophore. Extant rhynchonellids have a blind–closed bulbus end of digestive tract, which is probably used for crushing and digesting shelly plankton.

Keywords: brachiopods, lophophore, digestive tract, evolution, phytoplankton, extinction

УДК 564.8

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ВИДОВ БРАХИОПОД PUGNOIDES KORSAKPAICA NALIVKIN И LEIORHYNCHUS KISELICUS NALIVKIN (ОТРЯД RHYNCHONELLIDA)

© 2024 г. А. В. Пахневич^{a, b, *}

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

^bОбъединенный институт ядерных исследований, Московская обл., Дубна, 141980 Россия

*e-mail: alvpb@mail.ru

Поступила в редакцию 13.05.2024 г.

После доработки 05.07.2024 г.

Принята к публикации 05.07.2024 г.

Проведена ревизия типового материала по видам *Pugnoides korsakpaica* Nalivkin, 1937 и *Leiorhynchus kiselicus* Nalivkin, 1979 с помощью рентгеновской микротомографии. Уточнить систематическое положение вида *P. korsakpaica* не удалось, однако обнаружены внутрираковинные структуры: септа и крупный септаций. В типовой серии *L. kiselicus* выявлены экземпляры, принадлежащие к разным родам. Большая часть экземпляров отнесена к виду *Orbiculatisinurostrum kiselicum*. Описан новый вид — *Paropamisorhynchus lytvensis* sp. nov. из верхнего девона Урала. Пор в раковинном веществе всех экземпляров не обнаружено.

Ключевые слова: *Pugnoides korsakpaica*, *Leiorhynchus kiselicus*, *Orbiculatisinurostrum*, *Paropamisorhynchus*, фамен, турне, рентгеновская микротомография

DOI: 10.31857/S0031031X24060063, EDN: QIHSNL

ВВЕДЕНИЕ

Феномен пористости у брахиопод отряда Rhynchonellida до конца не ясен. Пористые ринхонеллиды появились в конце девона после фран-фаменского вымирания и исчезли в конце перми, причем до конца периода дожил только один род, *Rhynchopora* King, 1865. Ранее все пористые ринхонеллиды выделялись в отдельное надсемейство Rhynchoporoidea. Их поры относятся к типу эндопор. Они простые или сливающиеся, распространены в фиброзном слое двух- или трехслойных раковин ринхонеллид (Savage, 2002a).

Изучению пористых ринхонеллид, несмотря на их немногочисленность, уделялось особое внимание. Исследование пористых палеозойских ринхонеллид привело к описанию нескольких родов и видов (Эрлангер, 1986; Sartenaer, Plodowsky, 2003; Пахневич, 2012, 2018), к ревизии рода *Rhynchopora* (Эрлангер, 1993) и пересмотру объема рода *Araratella* Abrahamian, Plodowski et Sartenaer, 1975 (Пахневич, 2015). Было выявлено, что надсемейство Rhynchoporoidea является сборным, поскольку пористость возникла

независимо в различных надсемействах этих брахиопод, как параллельно в одно время, так и в разные временные отрезки позднего палеозоя (Pakhnevich, 2013). Однако существует мнение сохранить это надсемейство в неизменном составе (Mottequin et al., 2015), сделав наиболее важным признак наличия пористости вне зависимости от несхожести внутреннего строения. Вопросы происхождения пористости как особенности строения стенки раковины и формирования центров происхождения были разобраны нами ранее (Пахневич, 2022).

Однако, П. Сартенэром и Г. Плодовски (Sartenaer, Plodowski, 2003) были приведены некоторые другие спорные виды пористых ринхонеллид, которые необходимо дополнительно изучить. В первую очередь установить — являются ли они пористыми. И в этом отношении пористость стенки раковины у некоторых спорных таксонов была подтверждена или опровергнута, пересмотрена их таксономическая принадлежность. Например, *Pugnoides triaequalis* из фамена Закавказья стал типовым видом рода *Sharovaella*

Pakhnevich, 2012 (Пахневич, 2012). К этому же роду отнесен вид *Rhynchopora* (?) *morini* Drot, 1964 из фауны Марокко (Пахневич, 2012). Брахиоподы этих видов также имеют пористую стенку раковины.

Помимо родов с явным наличием пористости в стенке раковины, различными исследователями предполагалось, что этот признак характерен еще для нескольких видов ринхонеллид, однако аргументов в пользу этого было приведено недостаточно или они отсутствовали. Для брахиопод вида *Momarhynchus indigirkaensis* Baranov et Sartenaer, 1996 из фауны Якутии не подтверждена пористость стенки раковины. Авторы не опубликовали ни одного изображения пор. Судя по внешнему и внутреннему строению раковины брахиопод рода *Rariella* Zhang, 1981 из нижнего девона Северного Китая, данный род принадлежит к отряду *Athyridida*. А род *Yingtangella* Bai et Ying, 1977 из раннего девона Южного Китая принадлежит к брахиоподам отряда *Terebratulida* и сейчас сведен в синонимию к роду *Rhipidothyris* Cooper et Williams, 1935 (см. Xiu-Qin, Li, 2008).

Также Сартенэр и Плодовски (Sartenaer, Plodowski, 2003) писали о наличии пористости у видов *Leiorhynchus kiselicus* Nalivkin, 1979 из фауны Южного Урала, *Pugnoides korsakpaica* Nalivkin, 1937 из низов турне Центрального Казахстана, *Leiorhynchus dichotomians kasakhstanica* Rozman, 1962 из фауны Центрального Казахстана (Розман, 1962), "*Camarotoechia*" (*Araratella*?) *intercalata* Rozman, 1960 из фауны Днепровско-Донецкого прогиба и *Rhynchonella* (*Camarotoechia*) *togata* Whidborne, 1897 из фауны отложений Великобритании (Северный Девон). Все эти виды, за исключением первых двух, остаются до сих пор неизученными. А результаты исследований *L. kiselicus* (семейство *Leiorhynchidae*) и *P. korsakpaica* (семейство *Petasmariidae*) приведены в настоящей статье. Они проводились с целью переизучения типовых коллекций Д.В. Наливкина, хранящихся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музей), г. С.-Петербург, а также для нахождения пористости и уточнения таксономической принадлежности видов.

Вид *P. korsakpaica*, помимо этого, еще и имеет статус *nomen dubium* (Savage, 2002b). Он выбран в качестве типового для рода *Paryphorhynchopora* Simorin, 1956 (Симорин, 1956). И неопределенный статус, и использование его как типового повышает значимость проведенных исследований.

Ранее опыт использования томографических методов для переизучения типовых коллекций ЦНИГР музея принес положительные результаты. Была проведена ревизия ринхонеллид родов *Chivatschella* Zavodowsky, 1968 и *Ferganotoechia* *Rzhonsnitskaia* in *Rzhonsnitskaia*, Kulikova et Petrosyan, 1978 (Пахневич, 2019, 2020). Удалось доказать валидность рода *Ferganotoechia* и его принадлежность к подсемейству *Trigonirhynchiinae* семейства *Trigonirhynchiidae* и отнести род *Chivatschella* к подсемейству *Psilocamarinae* семейства *Psilocamaridae* надсемейства *Stenosismatoidea*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования использовались только типовые экземпляры вида *Pugnoides korsakpaica* под №№ 4261/248, 4261/249 (голотип), 4261/250 из нижнекарбоновых нижнетурнейских отложений кассинских слоев Северо-Восточного Казахстана (Наливкин, 1937). Проведены томографические исследования типовых экземпляров вида *Leiorhynchus kiselicus*: №№ 3085/537 (голотип), 3085/538, 3085/539, 3085/540, 3085/541, 3085/542 из верхнедевонских верхнефаунических отложений (этрень, литвенский горизонт) по берегам рр. Рязяк и Литва на Урале (Наливкин, 1979). Дополнительно изучена типовая серия вида *Pugnoides djeskasghanica* Nalivkin, 1937 (№№ 4261/251, 4261/252, 4261/253) из низов кассинских слоев Северо-Восточного Казахстана. Все материалы хранятся в ЦНИГР музее.

Исследование проводилось с помощью рентгеновского микротомографа Skyscan 1172 в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Параметры томографии: сила тока — 100 мА, напряжение — 103–104 кВ, фильтр Al (1 мм), вращение на 180°, шаг вращающегося образца 0.7°, размер пикселя — 24.89–29.67 мкм.

Раковины изучались также с помощью бинокулярных микроскопов МБС-10 и Leica M165C.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ. ОПИСАНИЯ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ

Pugnoides korsakpaica

Голотип № 4261/249. В раковине не обнаружено никаких структур из-за отсутствия контрастности между раковиной и вмещающей породой.

Паратип № 4261/248. В макушке брюшной створки нет зубных пластин. Порода, находящаяся в макушках обеих створок, очень трещиноватая, что не дает возможность различать внутренние структуры.

Паратип № 4261/250. Если в макушке брюшной створки и есть зубные пластины, то они очень короткие, сросшиеся со стенкой раковины. В спинной створке присутствуют септа и септалий (табл. IV, фиг. 1).

Раковины всех экземпляров непористые. То, на что А.М. Симорин (1956) указывал как на поры, скорее всего, являются экзопорами (т.е. ямками). Они располагаются рядами, но эндопоры у пористых ринхонеллид распределены в шахматном порядке. Симорин в качестве синонима типового вида *Paryphorhynchopora* отмечал также *P. djeskasghanica* Nalivkin. Изучение типовой серии этого вида не помогло получить дополнительную информацию, кроме той, что стенки раковины утолщены.

Leiorhynchus kiselicus

Все структуры в раковинах выявлены благодаря частичному окремнению.

Голотип № 3085/537. Брюшная створка сохранилась не полностью, поэтому в ней никаких структур не обнаружено. В спинной створке высокая, длинная септа. Хорошо просматривается открытый узкий септалий. Замочные пластины соединены с септалием, но ближе к переднему краю септа и септалий остаются свободными. Круральные основания скобовидные. Круры пластинчатые, сжатые с боков (табл. IV, фиг. 2).

Паратип № 3085/541. Раковина частично окремнена. В макушке брюшной створки есть короткие, дуговидно изогнутые к ее боковым поверхностям зубные пластины. В спинной створке в наличии низкая септа и узкий открытый септалий. Замочные пластины соединены с септалием, но не сливаются в единую замочную пластину. Круральные основания в сечении скобовидные. Ближе к заднему краю круры скобовидные, затем по направлению к переднему краю становятся уплощенными с боков (табл. IV, фиг. 3).

Паратип № 3085/539. В раковине не выявлено ни одной структуры, хотя именно этот экземпляр отличается наилучшей сохранностью раковинного вещества.

Паратип № 3085/538. В макушке брюшной створки обнаружены дуговидно изогнутые к бо-

ковым сторонам зубные пластины. В спинной створке низкая септа и широкий открытый септалий. Круральные основания скобовидные в сечении. Круры ближе к заднему краю стержневидные, а у переднего края уплощенные с боков, скобовидные (рис. 1, *u-n*).

Паратип № 3085/540. В макушке брюшной створки располагаются дуговидные зубные пластины, изогнутые в боковые стороны. В спинной створке высокая, длинная септа. Септалий узкий, открытый. Замочные пластины соединены с септалием. Ближе к переднему краю септалий остается свободным, не соединенным с замочными пластинами. Круральные основания скобовидные. Круры отмечены, но они четко не наблюдаются (рис. 1, *a-z*).

Паратип № 3085/542. Короткие зубные пластины в макушке брюшной створки дуговидно изогнуты в стороны ее боковых стенок. В спинной створке отмечены зубные ямки, в которые могут входить овальные уплощенные зубы. Септа средней высоты. Септалий узкий, закрытый крышечкой. Замочные пластины соединены с септалием и объединяются в единую пластину. Круральные основания ближе к замочному краю v-образные (вершинами ориентированные к спинной створке), ближе к переднему краю — стержневидные. Круры ближе к замочному краю стержневидные, а у переднего края — уплощенные с боков (табл. V).

Раковины всех экземпляров не пористые.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ни в одном случае не подтвердилось предположение о пористости раковины.

Pugnoides korsakpaica. К сожалению, данных, полученных с помощью рентгеновской микротомографии недостаточно, чтобы окончательно судить о родовой принадлежности данного вида. Тем не менее, некоторую информацию в дальнейшем можно использовать для выяснения систематической принадлежности таксона. Наливкин (1937) указывал, что расходящиеся зубные пластины располагаются в макушке брюшной створки, а в спинной есть короткая септа. То же указывал и Симорин (1956). По данным моего исследования, зубные пластины, если и присутствуют, то они очень короткие и срастаются со стенкой макушки брюшной створки.

В спинной створке есть септа и септалий. Септу указывал и Наливкин, но не писал о при-

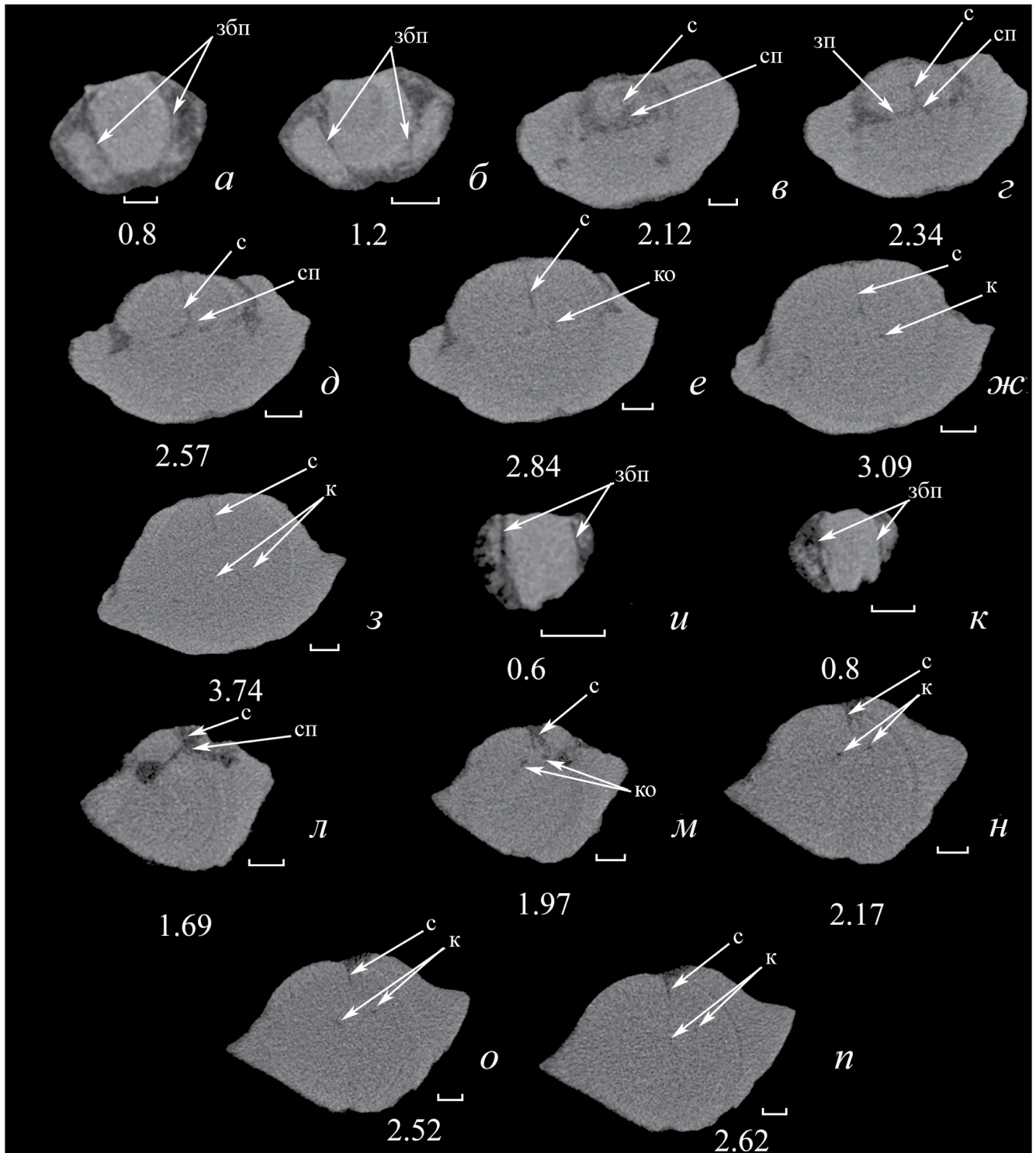


Рис. 1. Виртуальные поперечные срезы раковин *Orbiculatisinurostrum kiselicum* (Nalivkin, 1979): *a–з* — паратип ЦНИГР музей, № 3085/540; *и–п* — паратип ЦНИГР музей, № 3085/538; Урал, берег р. Рязуяк; верхний девон, верхний фамен, лытвенский горизонт. Обозначения: збп — зубные пластины, зп — замочная пластина, к — круры, ко — круральные основания, с — септа, сп — септалий. Масштаб — 1 мм. Рядом с каждым срезом стоит число, соответствующее его расстоянию от макушки брюшной створки. Круговые элементы на срезах — артефакты вращения; не являются морфологическими структурами раковин.

сутствии септалия. Септалий у *P. korsakpaica* крупный, узкий и глубокий. Неясно, закрыт он или нет.

У рода *Pugnoides* Weller, 1910 есть развитые зубные пластины, низкая септа и маленький закрытый септалий. Но у паратипа № 4261/250 он крупный и глубокий. Это не совпадает с характеристикой рода *Pugnoides*.

***Leiorhynchus kiselicus*.** Скульптура всех типовых экземпляров нехарактерна для рода *Leiorhynchus* Hall, 1860. У этого рода немногочисленные простые слабо развитые складки, особенно мало их на боковых поверхностях. У всех изученных экземпляров ребра хорошо развиты, их много, они хорошо заметны на боковых поверхностях, иногда образуются за счет дихотомии и интеркаляции. При этом по приведенным выше описаниям внутреннего строения можно заметить, что типовая серия неоднородна. Если для всех экземпляров характерны высокая септа и открытый неглубокий узкий септалий, то у экз. №№ 3085/538 (рис. 1, *u-n*) и 3085/542 (табл. V) наблюдается иное строение. У экз. № 3085/538 септа низкая, септалий открытый, но он шире, чем у остальных экземпляров. У экз. № 3085/542 септа низкая, а септалий закрытый, неглубокий и узкий. В первом случае отличия во внутреннем строении следует отнести к индивидуальной изменчивости. Изменчивость внутреннего строения ринхонеллид очень слабо изучена. Все экземпляры принадлежат двум видам: к одному виду относится экз. № 3085/542, а к другому — все остальные экземпляры. Судя по скульптуре (расширяющиеся к переднему краю складки, более крупные в синусе и на седле), закрытому септалию, форме круральных оснований и крур, экз. № 3085/542 следует отнести к роду *Paropamisorhynchus* Sartenaer, 2001. Остальные экземпляры принадлежат одному виду рода *Orbiculatisinurostrum* Sartenaer, 1984.

Таким образом, все экземпляры, кроме № 3085/542, следует именовать *Orbiculatisinurostrum kiselicum* (Nalivkin, 1979). Экз. № 3085/542 относится к новому виду *Paropamisorhynchus lytvensis* sp. nov.

Далее приводим диагноз рода *Orbiculatisinurostrum* и описание нового вида *Paropamisorhynchus lytvensis* sp. nov.

ОТРЯД RHYNCHONELLIDA

НАДСЕМЕЙСТВО

CAMAROTOECHIOIDEA SCHUCHERT, 1929

СЕМЕЙСТВО LEIORHYNCHIDAE STAINBROOK, 1945

ПОДСЕМЕЙСТВО LEIORHYNCHINAE STAINBROOK, 1945

Род *Orbiculatisinurostrum* Sartenaer, 1984

Orbiculatisinurostrum: Sartenaer, 1984, с. 2.

Типовой вид — *Leiorhynchus laevis* Gurich, 1903; верхний девон, франский ярус Польши.

Диагноз. Раковина средних размеров, овальной или округло-пентагональной формы. Раковины равномерно вытянуты в длину и в ширину, умеренно выпуклые. Спинная створка наиболее выпуклая. Наибольшая толщина находится в области макушек, наибольшая ширина — у переднего края. Макушка брюшной створки слабо загнута. Боковые края пологие. Есть синус и седло, они начинаются с середины раковины. Синус заканчивается трапезиевидным язычком. Радиальная скульптура представлена немногочисленными складками, они начинаются рядом с макушками створок. Наиболее широкие расположены в синусе и на седле. Расстояние между складками меньше или равно их ширине. Некоторые складки образуются путем дихотомии или интеркаляции. Передний край унипликатный. Внутри брюшной створки зубные пластины. В спинной створке есть высокая длинная септа и открытый септалий. Ближе к макушке спинной створки замочные пластины соединены с септалием. Круральные основания скобовидные. Круры пластинчатые, сжатые с боков.

Видовой состав. *Orbiculatisinurostrum laeve* (Gurich, 1903) и *O. kiselicum* (Nalivkin, 1979).

Сравнение. Внешне сходен с *Leiorhynchus* Hall, 1860, но отличается более развитыми складками, глубоким септалием и более короткой септой.

Замечания. От внешне очень сходного рода *Paropamisorhynchus* Sartenaer, 2001 отличается открытым септалием и разделенными замочными пластинами.

ОТРЯД RHYNCHONELLIDA

НАДСЕМЕЙСТВО

RHYNCHOTREMATOIDEA SCHUCHERT, 1913

СЕМЕЙСТВО TRIGONIRHYNCHIIDAE SCHMIDT, 1965

ПОДСЕМЕЙСТВО TRIGONIRHYNCHIIDAE SCHMIDT, 1965

Род *Paropamisorhynchus* Sartenaer, 2001*Paropamisorhynchus lytvensis* Pakhnevich, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1

Leiorhynchus kiselicus (part.): Наливкин, 1979, табл. XXXIX, фиг. 13.

Название вида — от литовского горизонта.

Голотип — ЦНИГР музей, № 3085/542; Урал, берег р. Рязяк; верхний девон, верхний фамен, литовский горизонт.

Описание. Раковина средней длины (около 2 см). Одинаково вытянута в длину и в ширину. Форма раковины овально-ромбическая. Наибольшая ширина и высота раковины приходятся на середину. Спинная створка более выпуклая. Макушка брюшной створки загнутая. На переднем крае брюшной створки невысокий широкий, но острый синус, а на спинной — невысокое седло. Раковину покрывают многочисленные складки. Они начинаются от макушек раковины и расширяются к переднему краю. На боковых поверхностях, в синусе и на седле по пять складок. Ширина складок больше, чем расстояние между ними. Складки и борозды хорошо отграничивают, соответственно, синус и седло. В макушке брюшной створки короткие зубные пластины, дуговидно изогнутые в стороны ее боковых стенок. В спинной створке есть зубные ямки. В брюшной створке им соответствуют овальные уплощенные зубы. Септа средней высоты. Септалий узкий, закрытый крышечкой. Замочные пластины объединены с септалием, они образуют единую пластину. Круральные основания ближе к замочному краю v-образные, а к переднему краю — стержневидные. Круры ближе к замочному краю стержневидные, а у переднего края — уплощенные с боков.

Сравнение. От типового вида *P. kotalensis* отличается меньшим числом складок на боковых поверхностях и более узкой раковинной.

Замечания. От экземпляров типовой серии *Leiorhynchus kiselicus* отличается внутренним строением. Септалий у голотипа нового вида закрытый, тогда как у остальных экземпляров *L. kiselicus* открытый. У *Paropamisorhynchus lytvensis* sp. nov. круральные основания сначала

v-образные, а ближе к переднему краю стержневидные, тогда как у остальных экземпляров они скобовидные.

Материал. Голотип.

ВЫВОДЫ

Таким образом, не подтвердилось предположение о наличии у двух видов палеозойских ринхонеллид, *Pugnoides korsakpaica* и *Leiorhynchus kiselicus* пористой стенки раковины. Выяснилось, что типовые экземпляры вида *L. kiselicus* должны относиться к роду *Orbiculatisinurostrum*, за исключением паратипа ЦНИГР музей № 3085/542, который принадлежит к новому виду *Paropamisorhynchus lytvensis* sp. nov. Для уточнения таксономического положения вида *Pugnoides korsakpaica* необходимо исследование дополнительного материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Как автор данной работы я заявляю, что у меня нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Наливкин Д.В. Брахиоподы верхнего и среднего девона и нижнего карбона Северо-Восточного Казахстана // Тр. Центр. н.-и. геологоразвед. ин-та. 1937. Вып. 99. 200 с.
- Наливкин Д.В. Брахиоподы турнейского яруса Урала. Л.: Наука, 1979. 248 с.
- Пакневич А.В. Новые девонские пористые ринхонеллиды (брахиоподы) Закавказья // Палеонтол. журн. 2012. № 6. С. 15–22.
- Пакневич А.В. К ревизии пористых ринхонеллид рода *Araratella* (Rhynchonellida, Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 2015. № 4. С. 47–54.
- Пакневич А.В. Новые род и виды верхнедевонских ринхонеллид (Rhynchonellida, Brachiopoda) Закавказья // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 24–29.
- Пакневич А.В. О систематическом положении рода *Chivatschella* Zavodowsky (Rhynchonellida, Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 54–58.

- Пахневич А.В. О систематическом положении рода *Ferganotoechia Rzhonsnitskaia* (Rhynchonellida, Brachiopoda) // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 69–74.
- Пахневич А.В. Пористые девонские и раннекарбоновые ринхонеллиды (Brachiopoda) Закавказья // Палеонтол. журн. 2022. № 4. С. 23–31.
- Розман Х.С. Стратиграфия и брахиоподы фаменского яруса Мугоджар и смежных районов. М.: Наука, 1962. 196 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Т. 50).
- Симорин А.М. Стратиграфия и брахиоподы Карагандинского бассейна. Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1956. 300 с.
- Эрлангер О.А. К систематике пористых ринхонеллид (брахиоподы) // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 52–59.
- Эрлангер О.А. *Greira* gen. nov. – древнейший род пористых брахиопод // Палеонтол. журн. 1993. № 1. С. 118–122.
- Mottequin B., Sevastopulo G., Simon E. Micromorph brachiopods from the late Asbian (Mississippian, Viséan) from northwest Ireland (Gleniff, County Sligo) // Bull. Geosci. 2015. V. 90. № 2. P. 307–330.
- Pakhnevich A.V. Revision of the Superfamily Rhynchoporoidae Muir-Wood, 1955 // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 1. P. 36–43.
- Sartenaer P. Deux genres rhynchonellides nouveaux de la fin du Frasnien // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique (Sci. Terre). 1984. V. 55. № 8. P. 1–16.
- Sartenaer P., Plodowski G. Reassessment of the Strunian genus *Araratella* Abrahamian, Plodowski and Sartenaer 1975 in the northern Gondwanaland (Rhynchonellida, Brachiopoda) // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2003. V. 242. P. 329–348.
- Savage N.M. Superfamily Rhynchoporoidae Muir-Wood, 1955 // Treatise on Invertebrate Paleontology: Part H. Brachiopoda, Revised. Vol. 4: Sub-phylum Rhynchonelliformea (2nd part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2002a. P. 1232–1235.
- Savage N.M. Nomina dubia // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda, Revised. Vol. 4: Sub-phylum Rhynchonelliformea (2nd part) / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 2002b. P. 1371–1376.
- Xiu-Qin C., Li Q. The relationship between the brachiopod genera *Yingtangella* Bai & Ying, 1978 and *Rhipidothyris* Cooper & Williams, 1935 // Alcheringa. 2008. V. 32. P. 191–198.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Pugnoides korsakpaica* Nalivkin, 1937, паратип ЦНИГР музей, № 4261/250, виртуальные поперечные срезы раковины (1a–1b) и их прорисовки (1a'–1b'); Северо-Восточный Казахстан; нижний карбон, низы турне, кассинские слои.

Фиг. 2, 3. *Orbiculatisinurostrum kiselicum* (Nalivkin, 1979), виртуальные поперечные срезы раковин: 2 – голотип ЦНИГР музей, № 3085/537; 3 – паратип ЦНИГР музей, № 3085/541; Урал, берег р. Рязяк; верхний девон, верхний фамен, литвенский горизонт.

Обозначения: збп – зубные пластины, зп – замочная пластина, к – круры, ко – круральные основания, с – септа, сп – септалей.

Размерная линейка – 1 мм. Рядом с каждым срезом стоит цифра, соответствующая его расстоянию от макушки брюшной створки. Круговые элементы на срезах – артефакты вращения; не являются морфологическими структурами раковин.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1. *Paropamisorhynchus lytvensis* sp. nov., голотип ЦНИГР музей, № 3085/542, виртуальные поперечные срезы раковины; Урал, берег р. Рязяк; верхний девон, верхний фамен, литвенский горизонт. Обозначения те же, что в табл. IV, кроме: зсп – закрытый септалей, езп – единая замочная пластина.

Размерная линейка – 1 мм. Рядом с каждым срезом стоит число, соответствующее его расстоянию от макушки брюшной створки. Круговые элементы на срезах – артефакты вращения; не являются морфологическими структурами раковин.

Systematic Position of the Brachiopod Species *Pugnoides korsakpaica* Nalivkin and *Leiorhynchus kiselicus* Nalivkin (Order Rhynchonellida)

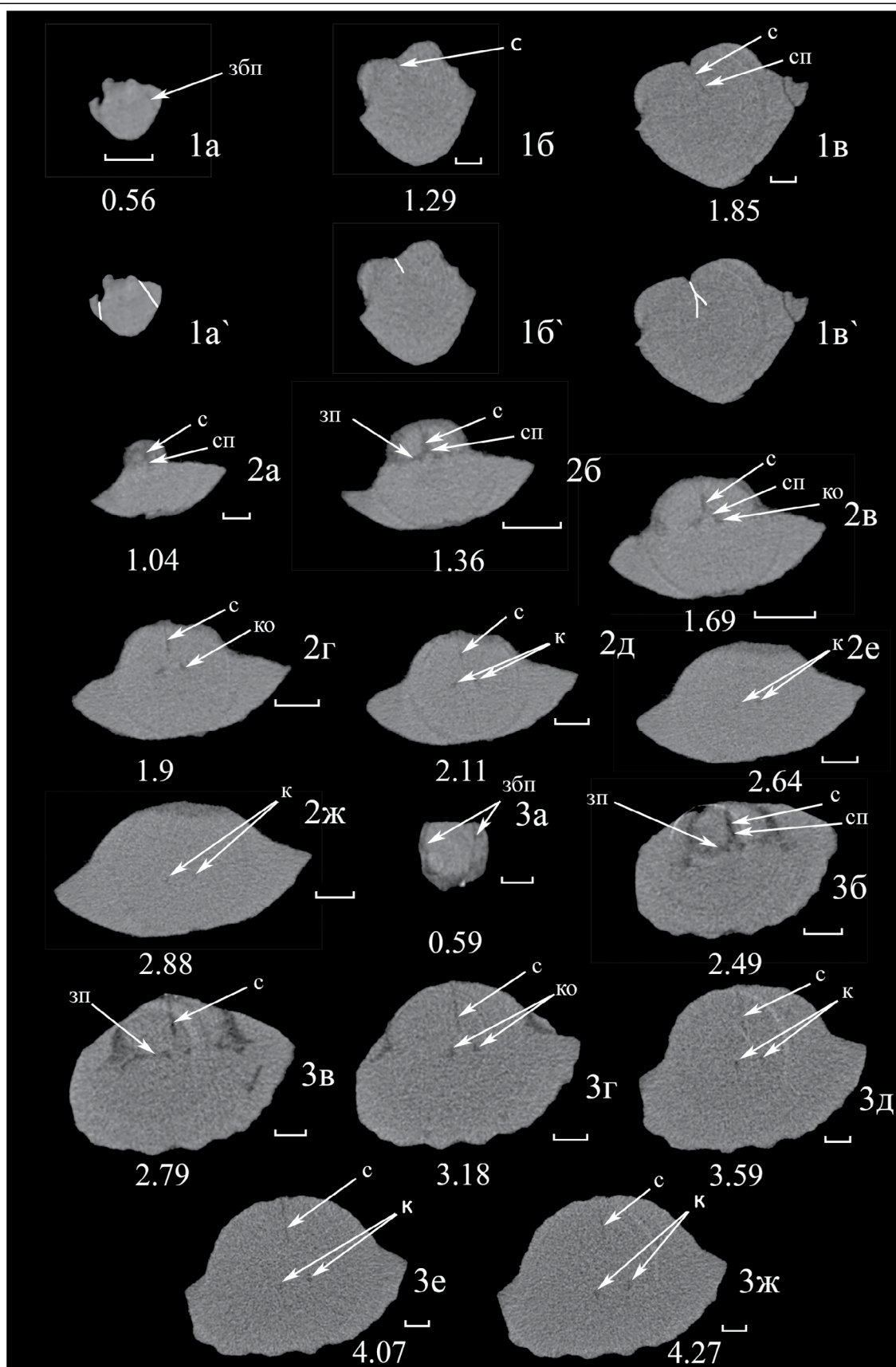
A. V. Pakhnevich^{1,2}

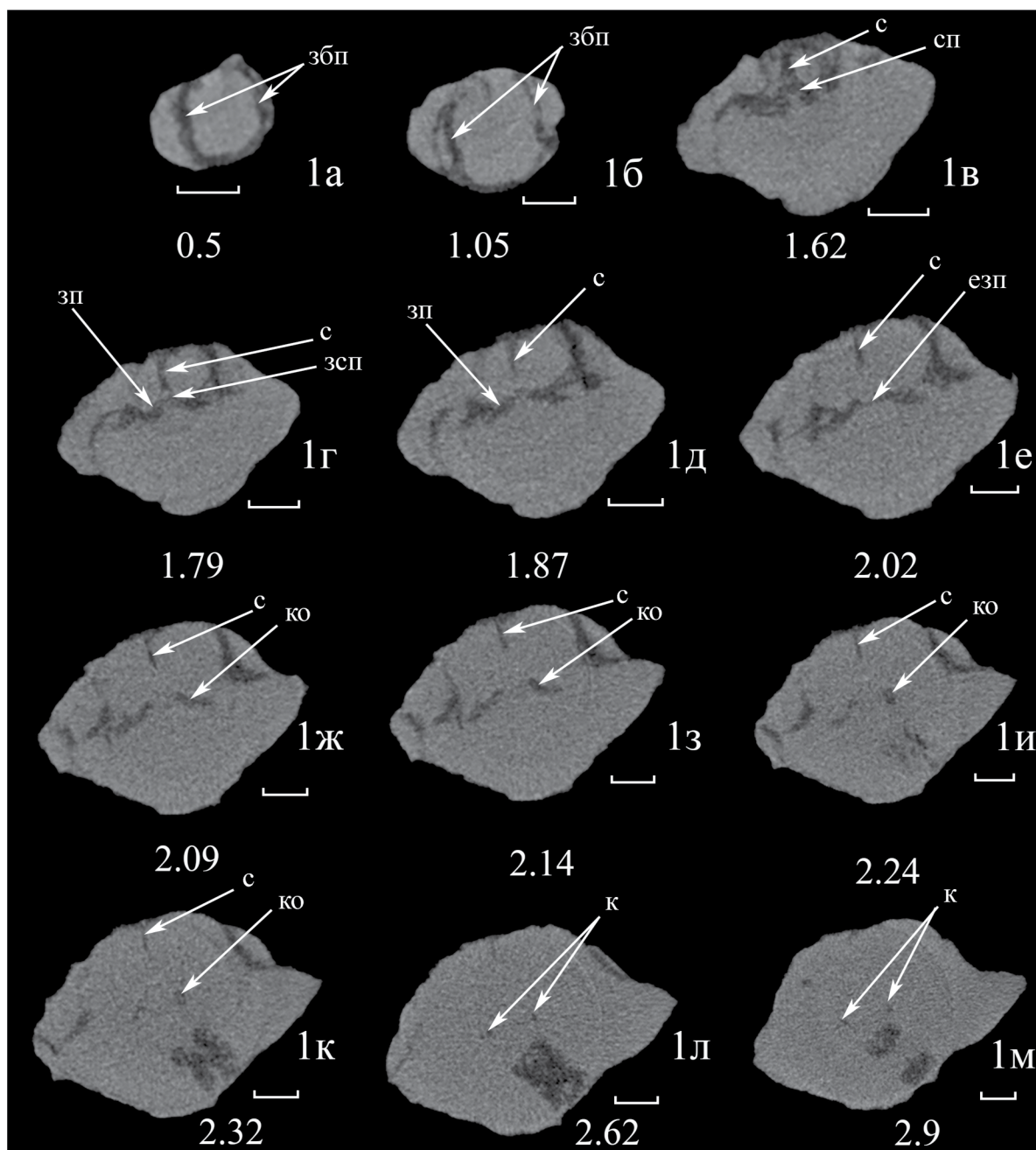
¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Joint Institute for Nuclear Research, Moscow Region, Dubna, 141980 Russia*

A revision of the type material of the species *Pugnoides korsakpaica* Nalivkin, 1937 and *Leiorhynchus kiselicus* Nalivkin, 1979 was carried out using X-ray microtomography. It was not possible to clarify the systematic position of the species *P. korsakpaica*, but internal shell structures were discovered: a septum and a large septalium. In the type series of *L. kiselicus*, specimens belonging to different genera were identified. Most of the specimens are assigned to the species *Orbiculatisinurostrum kiselicum*. A new species has been described – *Paropamisorhynchus lytvensis* sp. nov. The punctae were not found in the shell matter of all specimens.

Keywords: *Pugnoides korsakpaica*, *Leiorhynchus kiselicus*, *Orbiculatisinurostrum*, *Paropamisorhynchus*, Famenian, Tournaisian, X-ray microtomography





УДК 565.33:551.733.13(470.23)

РЕВИЗИЯ ОСТРАКОД *ISOCHILINA PUNCTATA* (LEPERDITICORPIDA) ИЗ ПОЗДНЕГО ОРДОВИКА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2024 г. Л. М. Мельникова^{a,*}, С. С. Терентьев^{b,**}

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

^bВсероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского,
Санкт-Петербург, 199106 Россия

*e-mail: lmelnik@paleo.ru

**e-mail: serge_terentiev@yahoo.com

Поступила в редакцию 13.05.2024 г.

После доработки 24.05.2024 г.

Принята к публикации 24.05.2024 г.

Проведена ревизия позднеордовикского вида остракод *Isochilina punctata* (Eichwald, 1854), основанная на оригинальных экземплярах Э. Эйхвальда XIX в. с добавлением многочисленного материала из верхнеордовикских отложений врудской и изварской свит Ленинградской обл. Дано уточненное описание вида. Реконструированы некоторые особенности образа жизни *I. punctata*, в т.ч. в обстановках с измененной соленостью вод, и показана адаптация к повышенной гидродинамической активности среды. Выдвинуто предположение о существовании особой биофации *Isochilina punctata*, обитавшей в ордовике на месте нынешнего Ижорского плато.

Ключевые слова: остракоды, лепердитикопиды, верхний ордовик, катийский ярус, врудская и изварская свиты, Ленинградская обл., Ижорское плато

DOI: 10.31857/S0031031X24060073, EDN: QIHNYI

ВВЕДЕНИЕ

Лепердитикопиды, относящиеся к виду *Isochilina punctata* (Eichwald, 1854) из верхнеордовикских отложений Ленинградской обл., известны уже более 180 лет. Они впервые обнаружены С.С. Куторгой в окрестностях г. Гатчина у д. Заречье рядом с истоком р. Оредеж еще в 1840-х гг. в отложениях нижнего силура (= ордовика). При этом родовая принадлежность этих находок на протяжении долгого времени оставалась дискуссионной. Другим исследователям не удалось повторить находки. Ф. Шмидт (Schmidt, 1873) писал, что “место, откуда происходили образцы С. Куторги, уже заросло и новый материал недоступен” и, более того, он (Schmidt, 1883) усомнился в том, что данные фоссилии являются нижнесилурийскими (= ордовикскими), а не девонскими, т.к. в этих местах среднедевонские отложения часто залегают непосредственно на верхнеордовикских. Это привело к тому, что к концу XIX в. об этом виде почти забыли. На сегодняшний день вид *I. punctata* не включен ни в одну из современных сводок по остракодам

или в специальные публикации по лепердитикопидам. Недавно в коллекции Э. Эйхвальда, хранящейся в Палеонтолого-стратиграфическом музее Санкт-Петербургского государственного ун-та (ПСМ СПбГУ), было обнаружено шесть оригинальных экземпляров *I. punctata*, которые в силу объективных обстоятельств долгое время считались недоступными. Кроме того, удалось найти выходы пород, содержащих многочисленные экземпляры *I. punctata* в том самом месте, где их собирал Куторга в 40-х гг. XIX в.

Находки происходят из отложений врудской и изварской свит верхнего ордовика, представленных переслаиванием разнообразных синседиментационных и вторичных доломитов и домеритов. Две эти свиты, выделенные Э.Ю. Самметом (1990) и известные только на западе Ленинградской обл., где они слагают южную окраину Ижорского плато, мало изучены как в литологическом, так и в биостратиграфическом отношении (Дронов и др., 2012). Они были отнесены с определенной долей условности к оандускому и ракверскому горизонтам

канийского яруса, прежде всего на основании коррелятивных признаков и положению в разрезе (Саммет, 1990). Однако палеонтологического обоснования возраста свит не было, хотя наличие фаунистических остатков отмечено. Позже в некоторых работах, посвященных изучению ордовикских отложений Ленинградской обл. (Яновский, 1995; Вербицкий и др., 2012; Дронов и др., 2012; Искюль, 2023), перечислены списки организмов (брахиоподы, трилобиты, гастроподы, кишечнополостные тетраиды, конодонты, остракоды), но часто в них отсутствует информация о точных привязках этих остатков. Однако макрофауна представлена ядрами и отпечатками, поэтому нужно с осторожностью относиться к сделанным на тот момент видовым определениям (Дронов и др., 2012). Редкие конодонты также не позволяют уверенно определить возраст отложений, т.к. из врудской и изварской свит была выделена одна и та же моноспецифическая ассоциация с *Aphelognathus* sp. (Dronov et al., 2019).

Приводимые в этих публикациях списки остракод [из врудской свиты — *Disulcina perita* (Sarv), *Bolbina rakverensis* Sarv, *Circulina* (ошибочное написание, правильно *Circulinella* — авт.) *nuda* Neck., *Sigmobolbina porchowiensis* (Neck.), *Sigmoopsis granulata* (Sarv), *Klimphores minimus* Sarv, *Platybolbina temperata* Sarv; из изварской свиты — *Disulcina perita* (Sarv), *Bolbina rakverensis* Sarv, *Tvaerenella pretiosa* Sarv, *Brevibolbina dimorpha* Sarv, *Leperditia prima* Sarv, *Tallinnopsis* (= *Tetrada* — авт.) *variabilis* Meidla] вызывают сомнение в достоверности. Кажется очень маловероятным наличие этих видов в доломитах и домеритах, образовавшихся в условиях лагунообразного бассейна, т.к. ранее они были известны из известняков, глинистых известняков, известковых мергелей, т.е. из пород, сформировавшихся в нормально-морских условиях (Сарв, 1959; Пылма и др., 1988; Meidla, 1996).

Целью данной работы является переописание забытого вида *Isochilina punctata* с добавлением новых признаков, которые стали доступны для изучения благодаря массовому материалу из новых местонахождений в Ленинградской обл., с изображениями, сделанными на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). При этом появилась возможность выбрать из оригинальных экземпляров Эйхвальда единственный номенклатурный типовой экземпляр, т.е. лектотип, т.к. в первоначальной публикации

(Eichwald, 1854) голотип не указан (Международный ..., 2004, ст. 73.1.3). Другая задача этой публикации связана с выяснением возможности использования *I. punctata* в биостратиграфических, а также и палеогеографических построениях для того, чтобы проследить смену палеоусловий Прибалтийского бассейна, которые обусловили формирование сообщества *I. punctata* в бассейне, существовавшем в ордовике на месте нынешнего Ижорского плато.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Материалом для статьи послужили оригинальная коллекция Эйхвальда XIX в. и новые коллекции *I. punctata*, собранные в трех основных местонахождениях (рис. 1): 1) — около бывшей дер. Заречье непосредственно в русле р. Оредеж, т.е. в месте находки первоначального материала Куторги, а также во временных выемках (доступные в 2022 г. канавы для прокладки коммуникаций); 2) — в карьере Волосовского известкового завода (ВИЗ); и 3) — в карьере возле пос. Вруда на юго-западе Ленинградской обл. Новые образцы лепердитикопид приурочены, как отмечалось выше, к домеритам и доломитам врудской и изварской свит, представляющих собой аналоги нормально-морских отложений запада Ленинградской обл. и Северной Эстонии [хирмузеской и рьявереской (печуркинской) свит, соответственно].

По большей части лепердитикопиды встречаются в виде скоплений крупных створок, распластанных на поверхности породы, часто пропитанных солями железа, а также представлены ядрами. Размеры раковин колеблются от 3.5 до 10 мм, явной сортировки по размерам нет. Фотографии остракод были сделаны с помощью стереомикроскопа LEICA M165C; их изображения представлены на табл. VI. Коллекция Эйхвальда хранится в Палеонтолого-стратиграфическом музее Санкт-Петербургского государственного ун-та (СПбГУ) под №1 (экз. 1/3611–1/3614); новые сборы — в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) под № 5919.

К ИСТОРИИ ВОПРОСА

История изучения *Isochilina punctata* на начальном этапе связана с исследованиями А.А. Кейзерлинга в С.-З. России. В 1843 г. геолог, палеонтолог и зоолог Кейзерлинг совместно с военным моряком капитан-лейтенантом

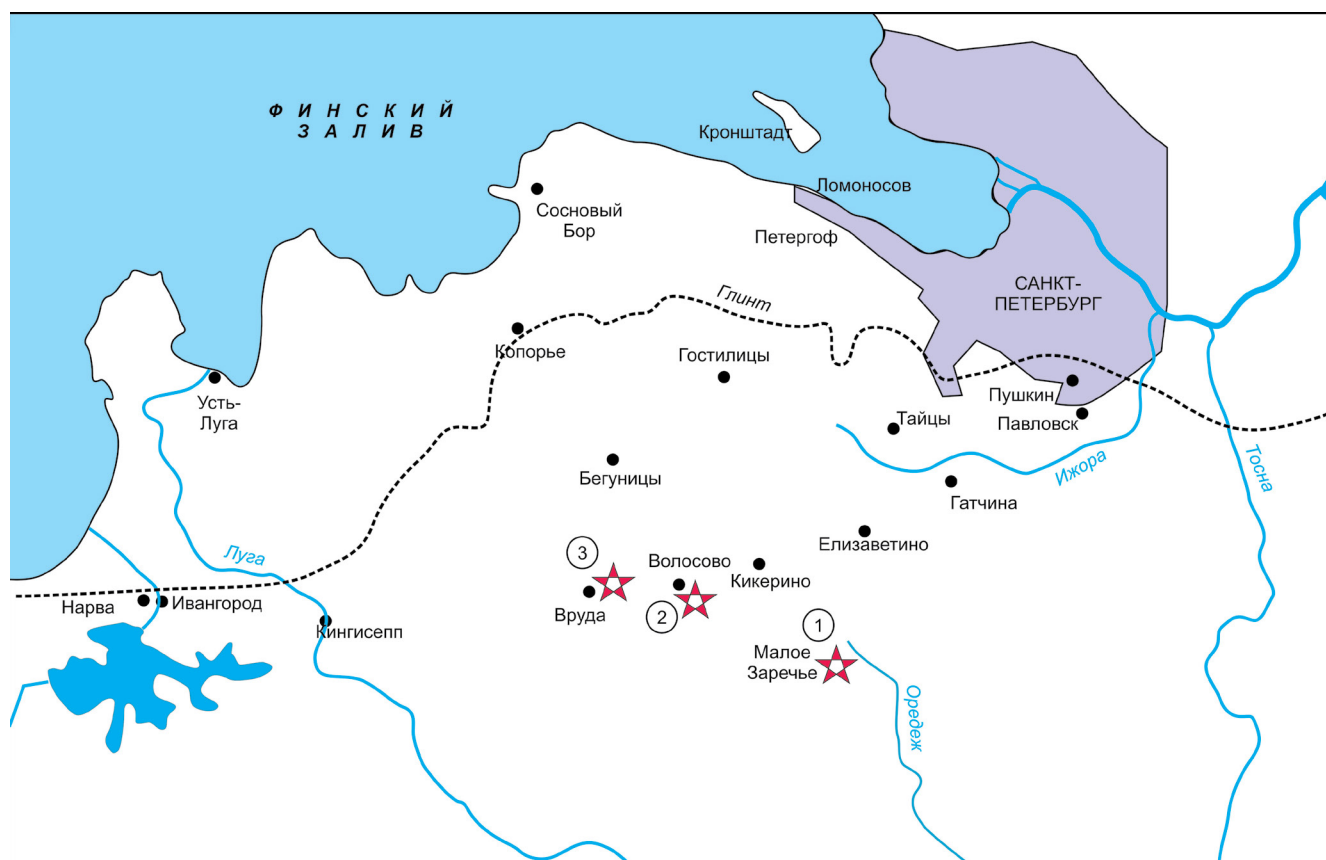


Рис. 1. Карта Ленинградской обл. с указанием изученных местонахождений (отмечены красной звездочкой). Обозначения: 1 – Малое Заречье, 2 – Волосово, 3 – Вруда.

П.И. Крузенштерном получили задание от Министерства финансов и Корпуса горных инженеров: исследовать дикий, в то время еще и географически совершенно неизвестный Печорский край с целью геологического изучения и составления точной карты северных районов России. Весь собранный в экспедиции материал Кейзерлинг и Крузенштерн через три года обобщили в книге “Научные наблюдения во время поездки в Печорский край”, вышедшей на немецком языке в 1846 г. в Санкт-Петербурге (Keyserling, Krusenstern, 1846). Эта публикация включала в себя также описание встреченных здесь ископаемых остатков организмов, выполненное Кейзерлингом. Интересно отметить, что цензором этой работы был С.С. Куторга, один из первых отечественных палеонтологов, автор трудов по описанию палеозойских беспозвоночных, позвоночных и флоры, в некоторых работах которого в дальнейшем были учтены данные исследования микрофауны Кейзерлинга. В цитируемой выше работе Кейзерлинг из доломитизированного известняка силурийского возраста из местонахождения возле дер. Вашкино (Важгортская

волость Яренского уезда Вологодской губернии, или, согласно современному районированию – Удорский р-н Республики Коми) впервые описал мелких (5–15 мм, а иногда – 30 мм) двустворчатых ракообразных под названием *Cypridina marginata*, n. sp., отнеся этот вид к рецентному роду остракод *Cypridina* Milne-Edwards, 1840. Дело в том, что середина XIX в. характеризовалась накоплением описательного материала, в основном, по среднепалеозойским остракодам, но систематика этой группы организмов была разработана, главным образом, на материале по современным остракодам (Baird, 1850; Brady, 1866; Sars, 1866; Müller, 1894). Поэтому некоторые таксоны этой системы были использованы исследователями для ископаемых остракод.

Привезенные Кейзерлингом палеонтологические образцы были переданы в музей Горного ин-та в С.-Петербурге (МГИ СПб), которые сегодня хранятся под № 46 (табл. VI, фиг. 8), и, скорее всего, здесь их смог увидеть Куторга, который в 1842 г. был избран директором Императорского минералогического об-ва.

Это Общество с момента образования в 1817 г. и до сегодняшнего дня связано с Горным ин-том. Образцы *C. marginata* Кейзерлинга Куторга сопоставил с раковинками, которые он собрал, исследуя окрестности С.-Петербурга в начале 40-х гг. XIX в. Здесь около д. Заречье у истока р. Оредеж им были найдены многочисленные ядра и отпечатки двустворчатых ракообразных, подобные привезенным Кейзерлингом. Собранные образцы он снабдил этикетками с надписью “*Cypridina marginata* Keys., Saretsche”. В 1858 г. близ поместья Смольково (по данным 1856 г., это деревня статского советника Куторги), в 15 верстах от Гатчины, Куторга вновь обнаружил такие же створки, снова названные им *C. marginata*, о чем он сообщил на заседании Императорского минералогического об-ва (Kutorga, 1858). К сожалению, в обоих случаях описания и изображения этого материала сделано не было. Куторга имел огромный круг общения с отечественными и зарубежными геологами и щедро раздавал свои образцы во многие музеи и частным лицам. Таким образом, они попали к Э. Эйхвальду, Ф. Шмидту и даже в Великобританию к Р. Джонсу через шотландского натуралиста и палеонтолога Т. Дэвидсона. Каждый из этих исследователей полученные образцы определил по-своему. В следующие полвека находки Куторги указываются в разных работах по остракодам (Eichwald, 1854; Эйхвальд, 1861a, б; Jones, 1856, 1858, 1870, 1881, 1884; Schmidt, 1873, 1883). Уже в 1854 г. Эйхвальд издал свою работу “О граувакковой формации”, в которой рассмотрены разные группы ископаемых организмов, в т.ч. остракоды. Описывая вид *Cypridina balthica* Hisinger, 1831 из местонахождения Fennern (ныне Вяндра, восточнее г. Пярну, Зап. Эстония), Эйхвальд сравнил их с образцами Куторги, о чем пишет (Eichwald, 1854, с. 100): “мне кажется, что этот же вид встречается и в доломитовых известняках близ Гатчины, на реке Оредеж” (что явно указывает на образцы Куторги). И дальше он указал, что: “*Cyprid. marginata*” из коллекции Куторги ничем не отличается от *Cypr. baltica*”, при этом он отметил характерный для “*C. marginata*” “ряд мелких точечных образований на брюшном окаймлении, что могло бы объявить его новым”. Тем не менее, новый вид выделен не был.

В начале 60-х гг. XIX в. Эйхвальд опубликовал два своих фундаментальных труда: “*Lethaea rossica*” (Eichwald, 1860) и “Палеонтология России. Древний период” (Эйхвальд, 1861a, б),

в которых он снова упоминает находки из Гатчины, но они уже отнесены к роду *Leperditia* Rouault, 1851, виды которого ранее принадлежали родам *Cythere*, *Cytherina*, *Cypridina*. Более того, в издании “*Lethaea Rossica*” Эйхвальд вновь обратил внимание на ямки, расположенные вдоль вентрального края створок на экземплярах из Гатчины, которые были названы им “*Leperditia phaseolus* His. var. *punctata*” (Eichwald, 1860, с. 1334): “форма некоторых особей характеризуется несколькими мелкими точечными углублениями, расположенными в ряд по обеим сторонам нижнего края, которые я не наблюдаю у других видов и которые, кажется, даже указывают на иную разновидность или вид; поскольку они не упоминаются в описании *Leperd. phaseolus*, то я называю его var. *punctata*”. Этот характерный признак в дальнейшем послужил основанием для выделения самостоятельного вида, получившего название *Leperditia punctata*.

По мере накопления знаний об этой группе ракообразных менялась номенклатурная принадлежность вида *punctata*. В 1858 г. Джонс (Jones, 1858) в составе рода *Leperditia* выделил подрод *Ischilina* [в 1870 г. он рассматривал его уже как отдельный род (Jones, 1870)] с диагнозом: “Равносторонние, края створок сходятся равномерно, а не перекрываются как у *Leperditia*. Наибольшая выпуклость створок либо в центре, либо к передней части. Глазной бугорок присутствует. Мускульное пятно внешне не выражено” (В оригинальном тексте Джонса диагноз вида представлен следующим образом: “*Equivalved, the margins of the valves meeting uniformly, not overlapping as in Leperditia. Greatest convexity of the valves either central or towards the anterior portion. Eye tubercle present. Muscular spot not distinct externally*”). Для типового вида *Ischilina ottawa* отмечено, что вдоль маргинального края часто виден ряд мелких, отчетливых ямок; глазное пятно отчетливо приподнято (цит. из работы Джонса: “*marginal border distinct, frequently seen to be marked by a line of small, distinct pits; eye-spot distinctly raised*”). Кроме того, в своей работе Джонс показал отличия между настоящими *Leperditia marginata* и образцами Куторги, которые сначала были отнесены к этому виду. Однако у Джонса оставались некоторые сомнения по поводу принадлежности *punctata* к роду *Ischilina*.

Шмидт, основываясь на признаках, характерных для *Ischilina*, и имея представительную

коллекцию из окрестностей Петербурга, отнес вид *punctata* к роду *Isorchilina*, привел полное его описание с рисунком правой створки сбоку и с брюшного края из образцов Куторги (Schmidt, 1873, фиг. 36, 37). После написания данной статьи Шмидт начал переписку с Джонсом, обсуждая в т.ч. образцы из Гатчины, что в конце концов привело к их обоюдному согласию по изучаемому вопросу. Джонс в очередной статье дал свое описание вида *I. punctata* Eichw., приведя при этом новое изображение образца, который он получил в 1862 г. от Эйхвальда (Jones, 1881, табл. XIX, фиг. 12).

В начале XX в. об этом виде почти полностью забывают. Тем не менее, под названием *Isorchilina punctata* (Eichwald) данные фоссилии дважды упомянуты Е.А. Глебовской в изданиях “Палеонтология СССР. Силурийские Ostracoda СССР” (Глебовская, 1936, с. 60, табл. VII, фиг. 1, 2) и в “Атласе руководящих форм силура СССР” [Глебовская, 1949, с. 266, табл. LXII, фиг. 19, 20 (подготовлен в 1939 г., но опубликован только в 1949 г.)]. Она дала описание вида, пользуясь при этом все теми же образцами Куторги, но, поскольку оригинал был якобы утерян, то в качестве изображения *I. punctata* представила копии рисунков Шмидта (Глебовская, 1936). Однако в подстрочном замечании книги есть информация (с. 61): “Когда работа была уже закончена, геолог Р.Ф. Геккер любезно доставил мне несколько форм *Isorch. punctata*, найденных Н. Форш в нижнесилурийских известняках у дер. Заречье, в истоках р. Оредеж”. К сожалению, место хранения этих экземпляров неизвестно.

Необходимо также отметить следующее немаловажное обстоятельство, связанное с таксономическим положением вида *punctata*. В 1949 г. вышла статья американского исследователя Ф. Шварца (Swartz, 1949), в которой проведена ревизия известных автору на тот момент видов лепердитикопидных остракод. Основываясь на том, что раковины лепердитикопид делятся на две большие группы по основным параметрам створок: 1) — сильно неравностворчатые, у которых одна створка намного превосходит размером другую и с нахлестом перекрывает ее с брюшной стороны; и 2) — почти равностворчатые или равностворчатые, соединяющиеся без перекрытия створок, Шварц выделил два подсемейства — *Leperditiinae* и *Isorchilinae*, соответственно [в сегодняшней классификации эти группы находятся в ранге подотрядов (Практическое..., 1990)]. В этой же

статье Шварц выделил новый род *Eoleperditia* с типовым видом *E. fabulites* (Conrad, 1843), который демонстрирует характеристики обоих подсемейств, но включен в подсемейство *Leperditiinae*. Именно к роду *Eoleperditia* впервые был отнесен вид *punctata* в книге “Основы палеонтологии” (1960). Кроме того, с родовым названием *Eoleperditia*, но без описания и изображения, вид *punctata* упоминается в некоторых палеонтолого-стратиграфических работах (Яновский, 1995; Абушик, 2012; Вербицкий и др., 2012; Дронов и др., 2012; Dronov et al., 2019, Искюль, 2023; Терентьев, Мельникова, 2023). В “Основах палеонтологии” (1960) приводится краткий диагноз рода *Eoleperditia* с иллюстрацией правой створки (в объяснении к табл. XVII, фиг. 10 ошибочно отмечено, что это левая створка), но без указания диагностических признаков вида. Однако для рода *Eoleperditia* были перечислены следующие признаки: “раковина неравностворчатая, правая створка охватывает левую обычно вдоль большей части свободного края, иногда только на брюшном крае, со слабо намеченным “глазным” бугорком, на передне- и заднебрюшном участках по несколько (четыре–шесть) ямок. Продольная ось слабо наклонена. Краевое окаймление и шеврон не развиты”. Но на приведенном даже неудовлетворительного качества изображении *punctata* видно, что вдоль всего свободного края развито краевое уплощение, на заднем и заднебрюшном участках которого располагаются точечные ямки-зашелки (на переднем крае ямки невозможно рассмотреть из-за качества фотографии). Как раз этот признак, наряду с отсутствием охвата створок, может свидетельствовать о принадлежности вида *punctata* к роду *Isorchilina*, а не *Eoleperditia*. Дополнительным и важным отличительным признаком этих родов также является то, что ямки-зашелки (если они сохраняются) на раковинах *изохилин* маленькие, развиты на краевом окаймлении, а у *золепердий* — значительно крупнее и находятся, как правило, в месте перегиба домицилиума к брюшному краю. Все вышеизложенное является достаточным основанием для того, чтобы вернуться к родовому названию *Isorchilina*, данному для вида *punctata* в XIX в. Шмидтом (Schmidt, 1873).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД LEPERDITICOPIDA
ПОДОТРЯД ISOCHILINOCOPINAНАДСЕМЕЙСТВО ISOCHILINACEA SWARTZ,
1949

СЕМЕЙСТВО ISOCHILINIDAE SWARTZ, 1949

Род *Isorchilina* Jones, 1858*Isorchilina punctata* (Eichwald, 1860)

Табл. VI, фиг. 1–7

Cypridina balthica Eichwald (part., non *Cytherina balthica* Hisinger): Eichwald, 1854, с. 99, табл. 2, фиг. 7, 8.*Leperditia marginata* (Kutorga): Jones, 1856, с. 91, табл. 7, фиг. 11–13.*Leperditia phaseolus* var. *punctata*: Eichwald, 1860, с. 1334.*Isorchilina punctata*: Schmidt, 1873, с. 10, 22, фиг. 36, 37; Jones, 1881, с. 346, табл. 19, фиг. 12; Глебовская, 1936, с. 60, табл. 7, рис. 1, 2; 1949, с. 266, табл. 62, фиг. 19, 20.*Eoleperditia punctata*: Основы ..., 1960, с. 210, табл. 17, фиг. 10; Абушик, 2012, с. 20, рис. 1.

Лектотип — СПбГУ, № 1/3611, левая створка; северо-запад Русской платформы, юго-запад Ленинградской обл., д. Заречье, истоки р. Оредеж; верхний ордовик, катийский ярус, горизонт оанду, врудская свита (табл. VI, фиг. 1).

Описание. Раковина средних размеров, равностворчатая, постплетного очертания, продольная ось наклонена к линии замка, спинной край прямой, длинный. Кардинальные углы четкие, тупые, переднеспинной угол (~120–125°) меньше заднего (~140–145°); участки, примыкающие к кардинальным углам, слегка уплощены. Передний конец отчетливо ниже заднего, в верхней части узкозакругленный, затем вблизи переднебрюшного края более резко изгибается к брюшному краю. Задний конец широко закруглен, значительно выдается за линию спинного края. Брюшной край плавно изогнут. Раковина выпуклая, куполообразная (это хорошо видно на противоотпечатках), наибольшая выпуклость расположена ближе к середине передней части раковины; в задней половине выпуклость заметно уменьшается. Глазной бугорок округлый, небольшой, отчетливо выступает над поверхностью створки. Ниже глазного бугорка с небольшим сдвигом в сторону срединной линии расположен крупный отпечаток мускула-аддуктора овальной формы, вытянутый в дорсовентральном направлении (табл. VI, фиг. 6). Вдоль всего свободного края обеих створок развито краевое уплощение, на правой створке которого располагается до 22 маленьких ямок (истинное число

ямок подсчитать не удастся из-за сохранности материала). Поверхность раковин гладкая.

Размеры в мм: лектотип: длина — 6.7; высота — 4.35.

Изменчивость. Наиболее подвержена изменчивости высота переднего конца и в незначительной степени — наклон продольной оси. Разное число ямок на краевом уплощении объясняется, скорее всего, сохранностью материала, а не изменчивостью.

Сравнение. От типового вида *I. ottawa* (Jones, 1858), известного из отложений среднего ордовика Сев. Америки, отличается большей высотой заднего конца, расположением максимальной выпуклости в передней половине раковины, а также отсутствием срединной борозды. От *I. gracilis* (Jones, 1858) отличается меньшими размерами, расположением максимальной выпуклости в передней половине раковины, а не в центре, и гладкой поверхностью створок.

Распространение. Ленинградская обл.; верхний ордовик, катийский ярус, оандуский и ракверский горизонты, врудская и изварская свиты.

Материал. Несколько сотен экз. из местонахождений около дер. Малое и Большое Заречье и из карьеров возле пос. Вруда и Волосово на юго-западе Ленинградской обл.

ПАЛЕООБСТАНОВКИ И ОБРАЗ ЖИЗНИ
ISOCHILINA PUNCTATA

Как уже отмечалось выше, отложения врудской и изварской свит представлены доломитами от массивных до тонкослоистых и домеритами, которые перемежаются со слоями более или менее чистых светлых доломитов; между ними присутствуют немногочисленные тонкие прослойки глин. Доломитовые слои намного более массивны и хорошо выделяются в разрезе. Домериты с ламинарной структурой и песчанистые домериты являются наиболее мелководными отложениями, они образовывались при уровне моря, близком к нулю или первым метрам (Люткевич, 1939). Кровли слоев доломитов несут следы микробиальных матов. Табулятоморфные кораллы из верхних частей доломитовых слоев, скорее всего, напоминают современных кораллов тропических бассейнов, которые в ходе своей жизнедеятельности создают внутрилагунные рифы. Верхушки колоний таких кораллов могут находиться близко к границе море/воздух

(Наумов и др., 1985). Е.М. Люткевич (1939) считал все эти доломиты первичными, образовавшимися в теплом морском бассейне, и его предположение кажется наиболее вероятным. Такие отложения соответствуют фациальным поясам 8 и 9 Дж. Уилсона (1980), т.е. образовывались на самых верхних участках шельфа, скорее всего, в зоне приливно-отливной части побережья. Рассматриваемые доломиты по аналогии с таковыми елизаветинской свиты кейлаского горизонта Ленинградской обл., вероятно, можно интерпретировать как отложения себхи (Dronov, Holmer, 1999). Среди наиболее характерных признаков приливно-отливного режима седиментации здесь можно назвать распространение водорослевых матов со следами растрескивания и субаэральной экспозиции, а также фенестральные структуры типа лоферитов, полигоны усыхания, признаки формирования раннего доломита (Дронов, 2000, 2013).

Такие условия были наиболее благоприятными для поселения здесь многочисленных остракод *Isochilina punctata*. Многие авторы отмечали, что условия крайне мелководной сублиторали лагунообразного бассейна, зачастую с постоянной соленостью, вообще характерны для существования лепердитикопид с ордовика до девона включительно (Berdan, 1984; Williams, Siveter, 1994; Abushik, Evdokimova, 1999; Vannier et al., 2001; Абушик, 2012). Именно в таких условиях лепердитикопиды часто образуют моновидовые сообщества с высокой плотностью поселения, формируя линзовидные (не выдержанные по простирацию) слои, перенасыщенные многочисленными створками (“ракушечные мостовые”) (рис. 2).

Обильные остатки *I. punctata* приурочены к определенным поверхностям напластования, а не распределены равномерно по всему объему породы. Поскольку створки ориентированы хаотично и принадлежат к разным возрастным стадиям, то можно предполагать их захоронение в естественной для них среде обитания (*in situ*), а не в результате механического переноса рачков течениями из другого местообитания. Мелководные условия с периодическими этапами осушения и с колеблющейся соленостью (в сторону увеличения солености) обычно неблагоприятны для большей части морского бентоса, но лепердитикопиды, и в частности, *I. punctata*, были успешно адаптированы к таким обстановкам. Свидетельством этому могут служить такие морфологические особенности раковины, как

развитие мускула-аддуктора и ямок-защелок. При возникновении различных экологических стрессов мощные мышцы в сочетании с ямками-защелками по вентральному краю раковины могли бы удерживать карапакс плотно закрытым в течение длительного времени, предохраняя тело рачка от повреждений.

Важно отметить, что в это же время в более глубоководной части Балтийского палеобассейна развивались свои собственные ассоциации остракод. Для каждого из временных срезов верхнего ордовика было отмечено несколько ассоциаций остракод, которые примерно совпадают с палеогеографией бассейна и расположением конфациальных поясов (Meidla, 1996). Для оандуского времени в этой работе для Эстонии, а также Латвии и Литвы выделено три ассоциации: 1) – *Sigmoopsis granulata*, 2) – *Pelecypolbina illativis*, 3) – *Klimphores minimus*, которые характеризуют последовательные смены сообществ остракод, обусловленные изменениями глубины бассейна: от относительно мелководного Североэстонского конфациального пояса к глубоководному Ливонскому прогибу (Meidla, 1996). Их распределение хорошо повторяет смену фаций с севера на юг по мере удаления от Фенно-Скандинавской суши.

С. Гуитор и Т. Мейдла (Guiton, Meidla, 2022) развили эту тему и показали, что разные пояса морского бассейна заселяли разные группы остракод: таксономический состав менялся от явного преобладания подокопид в наиболее мелководной части (северо-эстонский пояс) к ассоциации подокопид и палеокопид, и далее к преобладанию бинодикопидных остракод в наиболее глубоководных частях (Ливонский прогиб). Лепердитикопиды не были указаны ни в одной из этих ассоциаций. Если же анализировать рассмотренные выше последовательные смены фаций вдоль северо-эстонского пояса в направлении Ижорского плато, то легко заметить, что ассоциацию *Sigmoopsis granulata* сменяет ассоциация *Isochilina punctata*. Скорее всего, моновидовое сообщество *I. punctata*, обитавшее на месте нынешнего Ижорского плато, можно рассматривать как четвертую, совершенно особую ассоциацию, отделенную экологическим барьером от остальных (рис. 3).

Следует отметить, что установить уровень первого появления вида *punctata* в изученных разрезах пока, к сожалению, не удалось, что мешает назвать его зональным. Однако, учитывая его количественное преобладание среди других

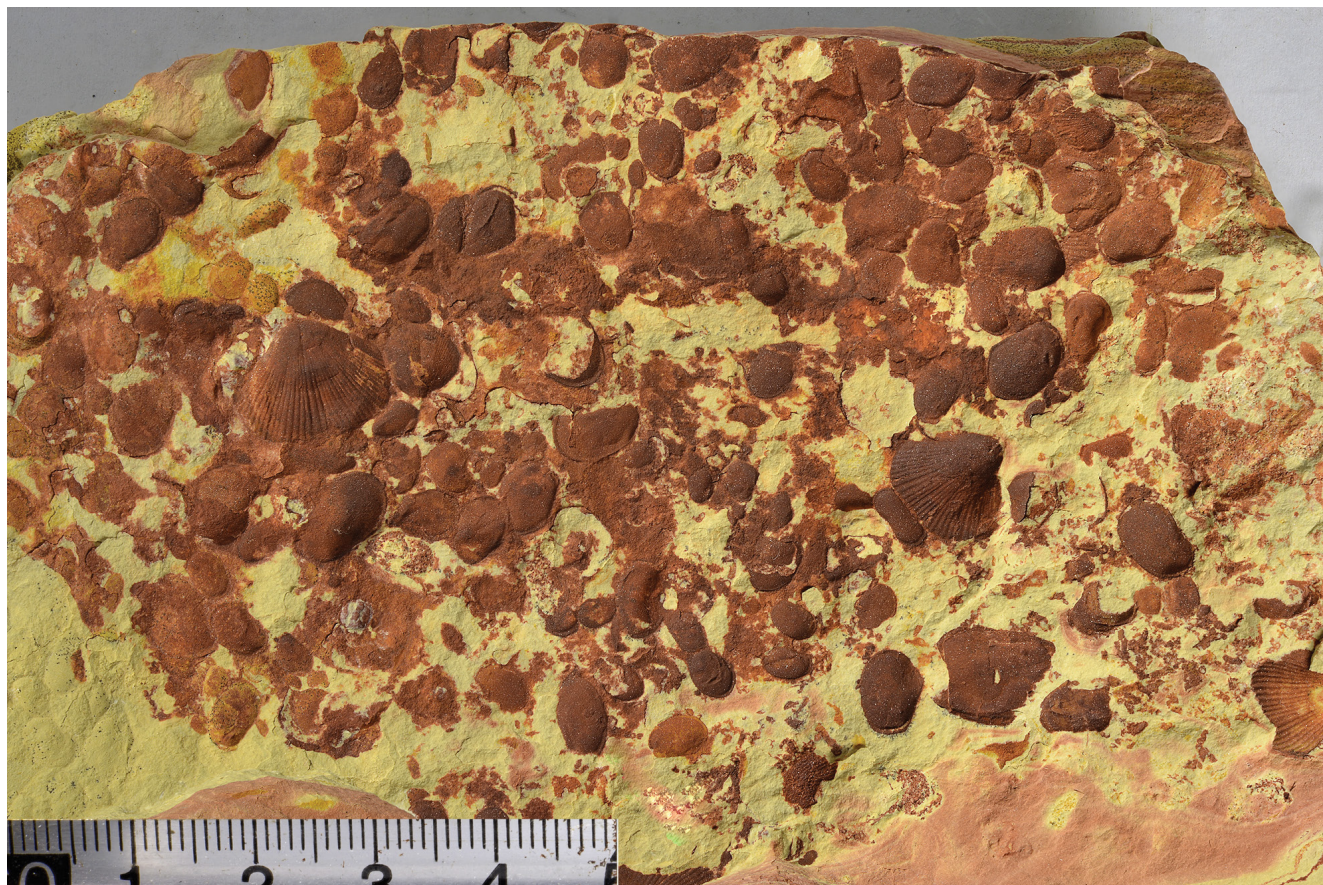


Рис. 2. Многочисленные ожелезненные створки *Isochilina punctata* (Eichwald) вместе с редкими створками замковых брахиопод, образующие “ракушечную мостовую” (обр. № 5919/6).

групп фауны и строгую фациальную приуроченность, отложения врудской и изварской свит можно называть “слои с *Isochilina punctata*”, ограниченные как по времени существования (нижняя половина катийского яруса верхнего ордовика, оандуский–ракверский горизонты), так и в пространстве (Ижорское плато). На возможное выделение особой “зоны *Leperditia*” (= *Isochilina punctata* – прим. авторов) впервые обратил внимание Люткевич (1939). Таким образом, несмотря на то, что резкая фациальная приуроченность данного вида ограничивает его применение как зонального, находки *I. punctata* в любых соседних районах могут свидетельствовать как о возрасте отложений, так и об условиях их образования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенной работы:

1. Существенно пополнена коллекция лепердитикопид из верхнеордовикских отложений

врудской и изварской свит Ленинградской обл. в р-не г. Гатчина;

2. Доказано, что все характеристики вида *punctata* свидетельствуют о его принадлежности к роду *Isochilina*, а не *Eoleperditia*, как было принято в последнее время. Следовательно, необходимо вернуться к первоначальному названию вида, данному для него в XIX в. Шмидтом (Schmidt, 1873), т.е. *Isochilina punctata*;

3. Строгая фациальная приуроченность *I. punctata*, а также некоторые морфологические особенности раковины позволяют уверенно реконструировать образ жизни этих рачков в условиях лагунообразного мелководного бассейна;

4. Предложено новое биостратиграфическое подразделение – “слои с *Isochilina punctata*”, которое может быть использовано в целях региональной корреляции при картировании и разведке;

5. Установлено, что литологический состав пород, вмещающих остатки *Isochilina punctata*, и их территориальное распространение

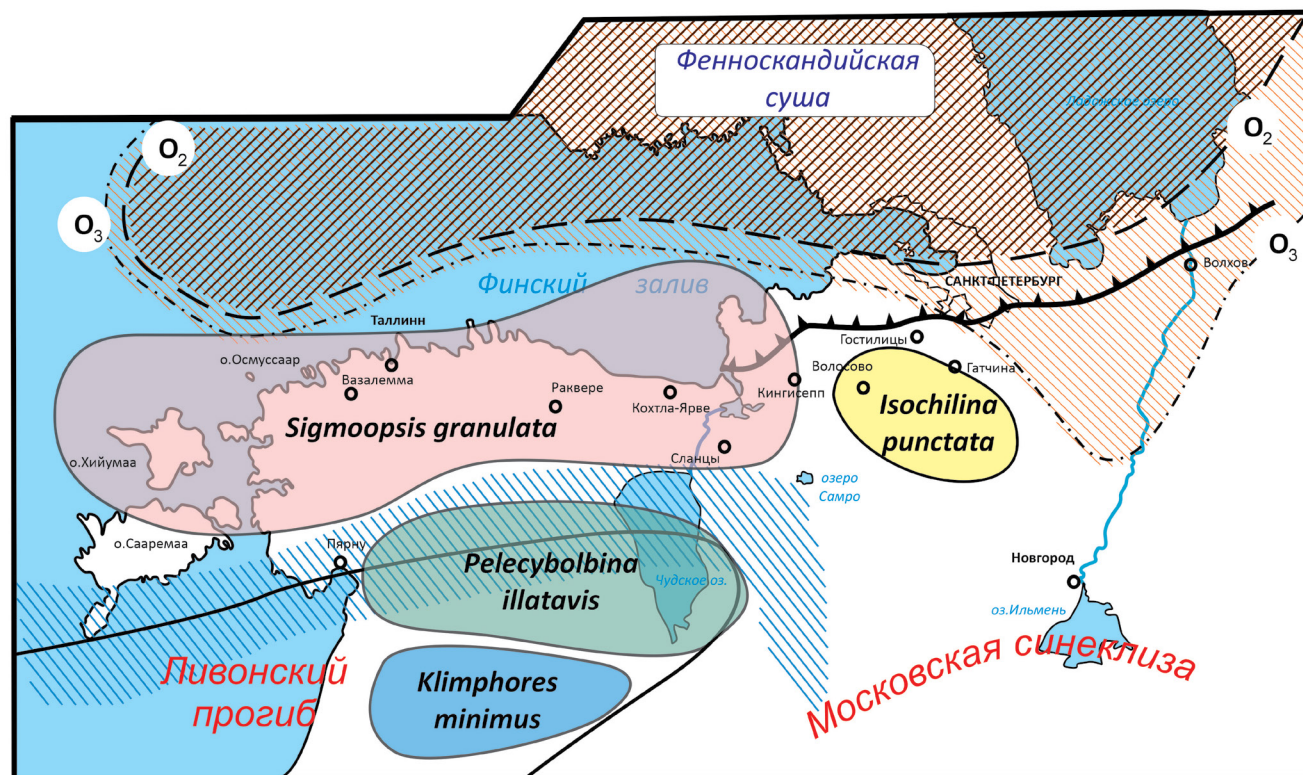


Рис. 3. Распределение ассоциаций остракод для оандуского времени Балтийского палеобассейна (по: Meidla, 1996) с добавлением биофауны *Isochilina punctata*.

свидетельствуют о существовании особой биофауны *Isochilina punctata*, которая располагалась в непосредственной близости к континентальной окраине, в крайне мелководных условиях (вплоть до временного осушения) в течение оандуского и раквереского времени позднего ордовика.

Авторы благодарны хранительнице Палеонтолого-стратиграфического музея СПбГУ Г.М. Гатаулиной, любезно предоставившей в наше распоряжение материалы из коллекции Эйхвальда; Н.М. Кадлец, помогавшей с ознакомлением коллекций по лепердитикопидам, которые хранятся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. акад. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музей); С.О. Рыжковой из Санкт-Петербургского горного университета, благодаря которой было возможно изучить *Cypridina margaritata* из коллекции А.А. Кейзерлинга; Г.С. Исклю (Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А.П. Карпинского, Санкт-Петербург) за предоставленные образцы из его коллекции; Р. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в фотографировании остракод на СЭМ. Авторы

глубоко признательны З. Терентьевой за помощь в сборе материала. Особая благодарность нашим рецензентам А.Ю. Иванцову и Г.А. Аникеевой (ПИН РАН) за конструктивные замечания и ценные советы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абушик А.Ф. Позднеордовикские — раннедевонские лепердитикопидные остракоды Восточной Прибалтики, Тимана и Приднестровья и их стратиграфическое значение // Региональная геология и металлогения. 2012. № 51. С. 19–24.

- Вербицкий В.Р., Вербицкий И.В., Васильева О.В. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 1 000 000 (третье поколение). Серия Центрально-Европейская. Листы О-35 — Псков, (N-35), О-36 — Санкт-Петербург. Объяснительная записка. СПб.: Карт. фабрика ВСЕГЕИ, 2012. 510 с.
- Глебовская Е.А. Палеонтология СССР. Т. 2. Ч. 1. Силурийские Ostracoda СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 98 с.
- Глебовская Е.А. Отряд Ostracoda. Раковинчатые раки // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 2. Силурийская система. М.: Гос. Изд-во геол. лит-ры, 1949. С. 261—268.
- Дронов А.В. Секвенс-стратиграфия ордовикского палеобассейна Балтоскандии // Автореф. дисс. ... докт. геол.-мин. наук. СПб., 2000. 32 с.
- Дронов А.В. Осадочные секвенции и колебания уровня моря в ордовике Балтоскандии // Стратиграфия в начале XXI века — тенденции и новые идеи. М.: Геокарт, ГЕОС, 2013. С. 65—92.
- Дронов А.В., Толмачева Т.Ю., Искюль Г.С. Нижний палеозой окрестностей Санкт-Петербурга. Путеводитель экскурсии, 23—24 сентября 2012 г. СПб., 2012. 52 с.
- Искюль Г.С. Первая находка тетраидид в катийском ярусе (верхний ордовик) окрестностей Санкт-Петербурга // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. LXIX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2023. С. 53—55.
- Люткевич Е.М. Иевский ярус силурийского плато Прибалтики // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1939. Т. 17. № 4—5. С. 135—142.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 223 с.
- Наумов Д.В., Пропп М.В., Рыбаков С.Н. Мир кораллов. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 360 с.
- Основы палеонтологии. Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные / Ред. Чернышев Н.Е. М.: Гос. науч.-тех. изд-во лит-ры по геологии и охране недр, 1960. 515 с.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Остракоды палеозоя. Т. 4. Л.: Недра, 1990. 356 с.
- Пылма Л., Сарв Л., Хинтс Л. Литология и фауна типовых разрезов карадокского яруса в Северной Эстонии. Таллин: АН ЭССР, Валгус, 1988. 106 с.
- Саммет Э.Ю. Отчет о поисках фосфоритов в междуречье рек Оредежа и Плюссы в 1986—1990 гг. СПб.: ФГУП ПКГЭ, 1990. С. 94—95.
- Сарв Л.И. Остракоды ордовика Эстонской ССР // Тр. Ин-та геол. АН ЭССР. 1959. Т. 4. 201 с.
- Терентьев С.С., Мельникова Л.М. Eoleperditia punctata (Eichwald, 1858) из мелководных отложений верхнего ордовика Ижорского плато // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. LXIX сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2023. С. 145—146.
- Уилсон Дж.Л. Карбонатные фации в геологической истории. М.: Недра, 1980. 462 с.
- Эйхвальд Э. Палеонтология России. Древний период. II. Фауна граувакковой, горноизвестковой и медистосланцеватой формаций России. СПб.: Тип. Р. Голике, бывшей Я. Ионсона, 1861а. 542 с.
- Эйхвальд Э. Атлас к “Палеонтология России. Древний период. II. Фауна граувакковой, горноизвестковой и медистосланцеватой формаций России”. СПб., 1861б. 38 табл.
- Яновский А.С. Отчет о гидрогеологической съемке на площади листов О-35-У, XI; геологическом доизучении масштаба 1 : 200 000, глубинном геологическом картировании масштаба 1 : 1 000 000 в 1987—1994 гг. (Западная часть Ленинградской области). СПб.: ПКГЭ, 1995. С. 159—161.
- Abushik A.F., Evdokimova I.O. Lagoonal to normal marine Late Silurian—Early Devonian ostracode assemblages of the Eurasian Arctic // Acta Geol. Pol. 1999. V. 49. № 2. P. 133—143.
- Baird W. The Natural History of the British Entomostraca. L.: Roy. Soc., 1850. 364 p.
- Berdan J.M. Leperditicopid ostracodes from Ordovician rocks of Kentucky and nearby states and characteristic features of the Order Leperditicopida // Geol. Surv. Prof. Pap. 1984. № 1066-J. 40 p.
- Brady G.S. On new or imperfectly known species of marine Ostracoda // Trans. Zool. Soc. London. 1866. V. 5. P. 359—393.
- Dronov A.V., Holmer L.E. Depositional sequences in the Ordovician of Baltoscandia // Quo vadis Ordovician? Short papers of the 8th International Symposium on the Ordovician System / Eds. Kraft P., Fatka O. Praha, 1999. P. 133—136 (Acta Univ. Carolinae. Geol. V. 43. № 1/2).
- Dronov A.V., Tolmacheva T.Yu., Iskyul G.S. Ordovician of St. Petersburg Region. Guidebook of the Pre-Symposium field trip. St. Petersburg, 2019. 71 p.
- Eichwald E. Die Grauwackenschichten von Liev — und Esthland // Bull. Soc. Impér. Natur. Moscou. 1854. T. 27. № 1. 554 p.
- Eichwald E. Ostracopodes // Lethaea Rossica: Seconde Section de l'ancienne Période. Stuttgart, 1860. P. 1328—1351.
- Guitor S., Meidla T. Changes in the morphology of Late Ordovician ostracods along the shelf-to-basin transect of the Baltic Palaeobasin // Estonian J. Earth Sci. 2022. V. 71. Iss. 3. P. 157—175.
- Jones T.R.F.G.S. VIII.—Notes on the Palaeozoic bivalved Entomostraca. No. III. Some species of Leperditia // J. Natur. Hist. Ser. 2. 1856. V. 17. Iss. 98. P. 81—101.
- Jones T.R.F.G.S. XXI.—Notes on the Palaeozoic bivalved Entomostraca. No. IV. Some North American species // J. Natur. Hist. Ser. 3. 1858. V. 1. Iss. 4. P. 241—257.

- Jones T.R.F.G.S.* On Ancient Water-fleas of the Ostracodous and Phyllopodous Tribes (Bivalved Entomostraca). Pt. I. The Leperditidae // *Monthly Microscopical J.* 1870. P. 184–193.
- Jones T.R.F.G.S.* XXXIII.—Notes on the Palaeozoic bivalved Entomostraca. No. XII. Some Cambrian and Silurian Leperditiae and Primitiae // *J. Natur. Hist.* 1881. V. 8. Iss. 47. P. 332–350.
- Jones T.R.F.G.S.* XLII.—Notes on the Palaeozoic bivalved Entomostraca. No. XVII. Some North-American Leperditiae and allied forms // *J. Natur. Hist.* 1884. V. 14. Iss. 83. P. 339–347.
- Keyserling A.A., Krusenstern P.I.* Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843. St.-Petersb., 1846. 536 s.
- Kutorga S.* Berichte über die Fortschritte der mineralogischen Wissenschaften in Russland // *Verhandl. Miner. Ges. St. Peterdurg.* 1858. S. 166.
- Meidla T.* Late Ordovician Ostracodes of Estonia. Tartu: Univ. Press, 1996. 222 p.
- Müller G.W.* Die Ostracoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte // *Fauna und Flora des Neapel.* Berlin, 1894. Mon. 21. 404 s.
- Sars G.O.* Oversigt af Norges marine Ostracoder // *Forhand. Videnskabs-Selskabet i Christiania.* 1866. 130 p.
- Schmidt F.* Miscellanea Silurica. 1. Über die Russischen silurischen Leperditien mit Hinzuziehung einiger Arten aus den Nachbarlagern // *Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb.* 1873. Ser. 7. V. 21. № 2. S. 1–26.
- Schmidt F.* Miscellanea Silurica. 3. Nachtrag zur Monographie der russischen silurischen Leperditien // *Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb.* 1883. Ser. 7. V. 31. № 5. S. 1–27.
- Swartz F.M.* Muscle marks, hinge and overlap features, and classification of some Leperditidae // *J. Paleontol.* 1949. V. 23. № 3. P. 306–327.
- Vannier J., Shang Q.W., Coen M.* Leperditicopid arthropods (Ordovician–Late Devonian): Functional morphology and ecological range // *J. Paleontol.* 2001. V. 75. № 1. P. 75–95.
- Williams M., Siveter D.J.* Lithofacies-influenced ostracod associations in the middle Ordovician Bromide Formation, Oklahoma, USA // *J. Micropalaeontol.* 1994. V. 15. № 1. P. 69–81.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–7. *Isochilina punctata* (Eichwald, 1860): 1 – лектотип ПСМ СПбГУ, № 1/3611, LV; 2 – экз. ПСМ СПбГУ, № 1/3613, LV; дер. Малое Заречье, истоки р. Оредеж; верхний ордовик, катийский ярус, горизонт оанду, врудская свита (из колл. Э. Эйхвальда); 3 – экз. ПИН, № 5919/3, LV; 4 – экз. ПИН, № 5919/5, RV; 5 – экз. ПИН, № 5919/1, RV; 6 – экз. ПИН, № 5919/2, RV; 7 – экз. ПИН, № 5919/4, RV; карьер возле пос. Штурмангофа (Вруда); верхний ордовик, катийский ярус, горизонт оанду, врудская свита.

Фиг. 8. *Suroidina marginata* Keyserling, 1846, экз. МГИ СПб., № 234/46, LV; Республика Коми, Удорский р-н, д. Вашкино; силур (из колл. А. А. Кейзерлинга).

Обозначения: et – глазной бугорок, ms – мускульный отпечаток, p – ямки-зашелки, LV – левая створки, RV – правая створка. Длина масштабной линейки: на фиг. 1, 3, 4, 5, 7 = 0.75 мм; на фиг. 2, 6 = 1 мм; на фиг. 8 = 2 мм.

Revision of Ostracodes *Isochilina punctata* (Leperditicopida) from the Late Ordovician of the St. Petersburg Region

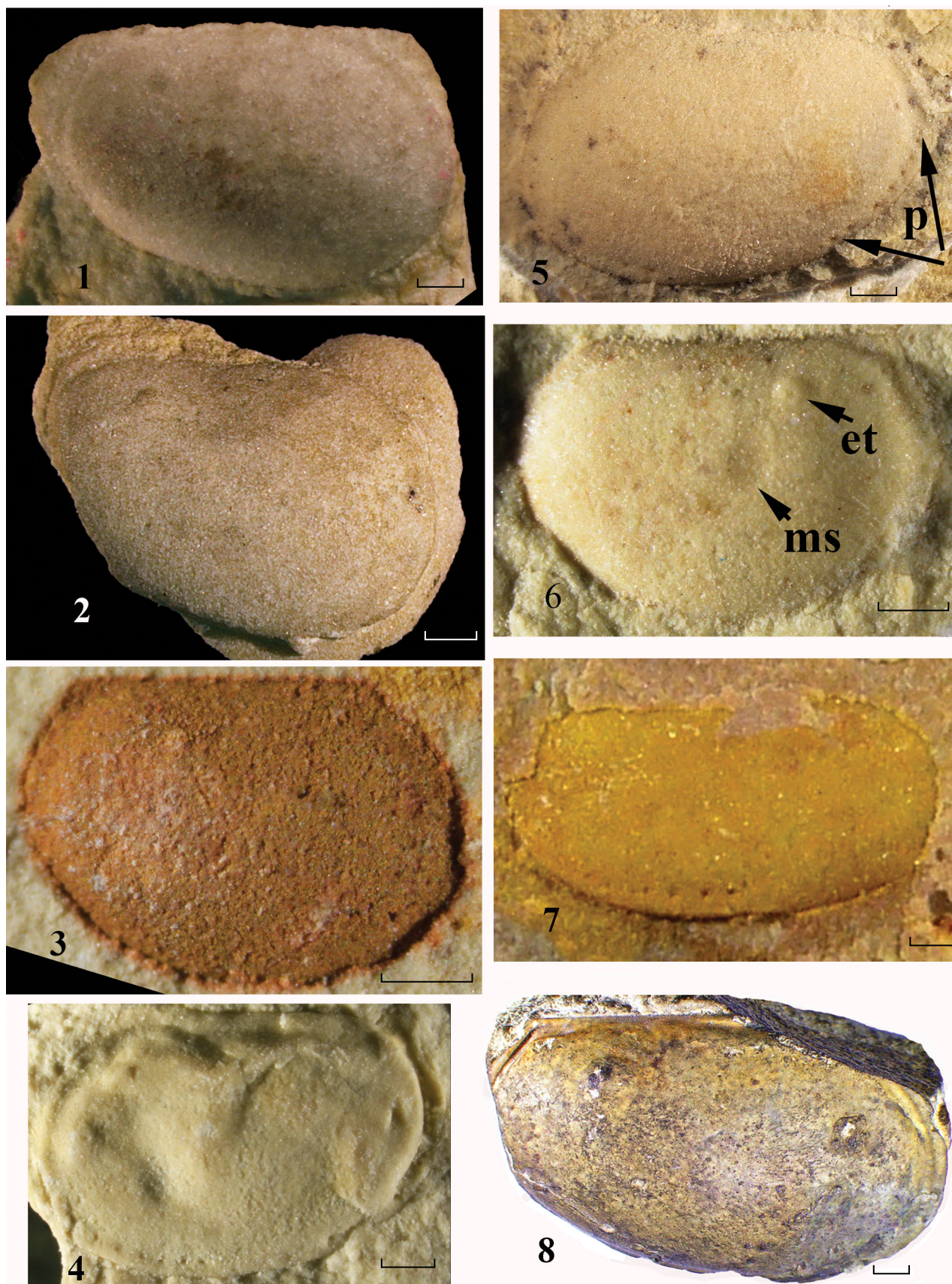
L. M. Melnikova¹, S. S. Terentiev²

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

²*All-Russian Research Geological Institute A.P. Karpinsky, St. Petersburg, 199106 Russia*

A revision of the Late Ordovician ostracod species *Isochilina punctata* (Eichwald, 1860) was carried out, based on the original Eichwald specimens of the 19th century with the addition of numerous material from the Late Ordovician deposits of the Vruda and Izvara formations of the Leningrad region. A more precise description of the species is given. The lifestyle of *Isochilina punctata* in the conditions of a lagoon-like shallow basin has been reconstructed. It has been suggested that there was a special biofacies of *Isochilina punctata*, which lived in the Ordovician on the site of the current Izhora plateau.

Keywords: ostracods, leperditicopids, Upper Ordovician, Katian Stage, Vruda and Izvara Formations, St. Petersburg Region, Izhora Plateau



УДК 551.732.2(565.2)

РЕВИЗИЯ ТРИЛОБИТОВ РОДА CALODISCUS HOWELL, 1935 (СИБИРСКАЯ ПЛАТФОРМА)

© 2024 г. И. В. Коровников^{a, b, *}, Е. В. Бушуев^c

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

^bНовосибирский государственный университет, Новосибирск, 630090 Россия

^cВсероссийский научно-исследовательский геологический нефтяной институт, Новосибирский филиал, Новосибирск, 630099 Россия

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

Поступила в редакцию 03.05.2024 г.

После доработки 30.05.2024 г.

Принята к публикации 30.05.2024 г.

Проведена ревизия трилобитов рода *Calodiscus* Howell, 1935 из нижнего кембрия Сибирской платформы. Показано, что из четырех представителей рода, описанных из низов ботомского яруса нижнего кембрия, два вида, *C. helena* (Walcott, 1889) и *C. granulatus* Egorova et Shabanov, 1972, имеют существенные отличия от типового вида рода. Обоснована принадлежность этих видов новому роду *Paracalodiscus*, входящему в состав семейства *Weymouthiidae* Kobayashi, 1943. Два других вида [*Calodiscus resimus* Repina, 1972 и *C. schucherti* (Matthew, 1896)] имеют диагностические признаки рода *Calodiscus* Howell, 1935 и оставлены в нем.

Ключевые слова: трилобиты, род *Calodiscus*, нижний кембрий, ботомский ярус, Сибирская платформа

DOI: 10.31857/S0031031X24060088, **EDN:** QIFDYO

ВВЕДЕНИЕ

Находки разных видов рода *Calodiscus* Howell, 1935 известны из нижнего кембрия многих регионов мира. Они встречаются в Китае (Bergstrom et al., 2014), в Западной Европе на территории Германии (Elicki, Schneider, 1992; Geyer, Elicki, 1995; Geyer et al., 2014), Франции (Howell, 1935), Швеции (Ahlberg, Bergstrom, 1993; Cederström et al., 2009), Англии (Hinz, 1987), в Марокко (Geyer, 1988; Geyer, Landing, 1995), США (Rasetti, 1967), Канаде (Westrop, Landing, 2011) и Гренландии (Blaker, Peel, 1997). Приурочены к средней части нижнего кембрия и имеют сравнительно узкий стратиграфический интервал. В связи с этим представители рода рассматриваются как один из вариантов для маркировки нижней границы четвертого яруса новой, разрабатываемой в настоящее время, Международной стратиграфической шкалы кембрийской системы. Поэтому изучение представителей данного рода из Сибири представляется актуальной задачей.

Род *Calodiscus* был установлен Б. Хоуэллом (Howell, 1935). В качестве типового вида был

указан *Agnostus lobatus* Hall, 1847. Всего описано или ревизовано из других родов около 20 видов. На Сибирской платформе находки трилобитов рода *Calodiscus* известны из восьми местонахождений (рис. 1, 2) и приурочены к самым низам ботомского яруса нижнего кембрия Общей стратиграфической шкалы (ОСШ). К настоящему времени отсюда описаны следующие виды *Calodiscus*: *C. granulatus* Egorova et Shabanov, 1972, *C. resimus* Repina, 1972, *C. schucherti* (Matthew, 1896) и *C. helena* (Walcott, 1889). *C. granulatus* и *C. resimus* являются эндемиками, они встречаются только на Сибирской платформе. *C. schucherti* и *C. helena* встречаются и в других регионах.

В данной работе проведен анализ морфологии представителей рода *Calodiscus* из нижнего кембрия Сибирской платформы, поскольку предварительные оценки авторов позволяют усомниться в его таксономической целостности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве палеонтологического материала изучалась коллекция Л.Н. Репиной, описанная

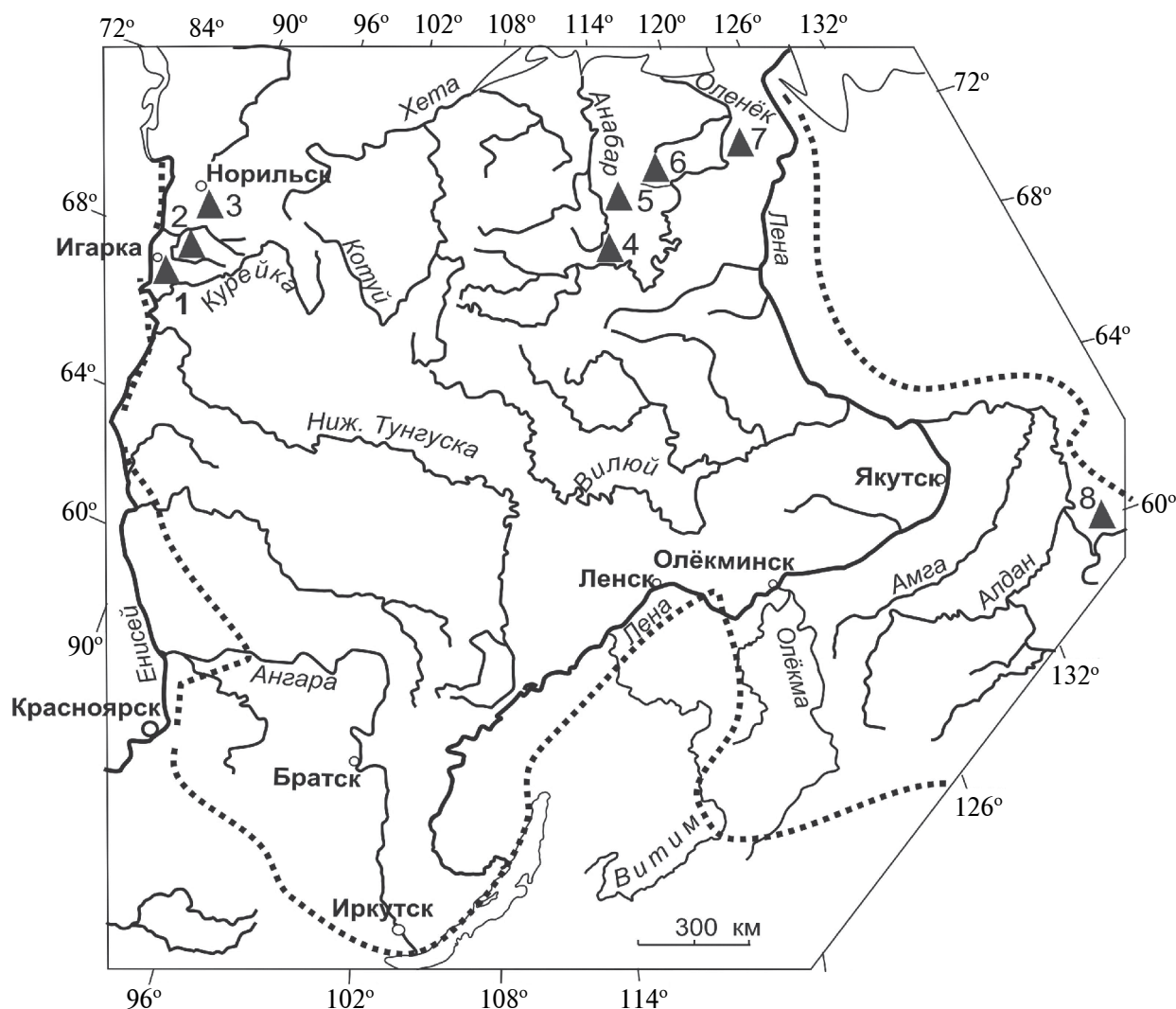


Рис. 1. Местонахождения трилобитов родов *Calodiscus* и *Paracalodiscus* на Сибирской платформе: 1 – р. Сухариха, 2 – р. Кулюмбэ, 3 – р. Чопко, 4 – р. Оленек (среднее течение), 5 – р. Малая Куонамка, 6 – р. Некекит, 7 – р. Бороулах, 8 – р. Юдома. Пунктиром обозначена граница Сибирской платформы.

(Репина, 1972) из шумнинской свиты на р. Сухариха (рис. 2), в которой имеются экземпляры трилобитов *Calodiscus schucherti* и *C. resimus*. Коллекция хранится в Центре коллективного пользования “Геохрон” (г. Новосибирск) под номером 382.

Была изучена также коллекция трилобитов *C. helena*, собранная в 2017 г. Е.В. Бушуевым в верхних двух метрах разреза краснопорожской свиты и в нижней части шумнинской свиты нижнего кембрия р. Кулюмбэ (рис. 2). В настоящее время трилобиты хранятся в филиале Всероссийского научно-исследовательского геологического нефтяного ин-та (ВНИГНИ) в Новосибирске. В коллекции 12 экз. цефалонов и пять экз. пigidиев.

Также было изучено пять цефалонов *C. schucherti*, собранных И.В. Коровниковым в верхней части эмяксинской свиты в среднем течении р. Оленек.

В работе использован материал Ю.Я. Шабанова, собранный им на р. Сухариха. Эти коллекции в настоящее время хранятся в Сибирском научно-исследовательском ин-те геологии, геофизики и минерального сырья (СНИИГГиМС) (г. Новосибирск).

Трилобиты изучались с помощью светового микроскопа Zeiss Stemi 508 (данное оборудование приобретено в рамках Программы обновления приборной базы). Снимки сделаны цифровой камерой AxioCam 105 color, а также использованы фотографии П.В. Фомина (СНИИГГиМС).



Для сравнения с типовым видом использовались экземпляры *C. lobatus*, предоставленные специалистом из Швеции П. Цедерстрёмом (P. Cederström), за что ему авторы выражают огромную благодарность.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СИБИРСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА CALODISCUS

В настоящее время в качестве определяющих род *Calodiscus* признаков указаны: глабель, обособленная параллельными спинными бороздами, с двумя мелкими трансглабелярными бороздами; передний конец глабели доходит до краевой борозды; передняя краевая кайма суживается с боков, гладкая или с несколькими бугорками по бокам; глаза и лицевые швы отсутствуют; рахис пигидия широкий, расчленен на четыре или пять сегментов, доходит до краевой борозды или оканчивается близко к ней; краевая кайма пигидия узкая, с гладким или зубчатым краем (Treatise ..., 1997). Указанные признаки касаются особенностей следующих морфологических элементов: 1) глабель, 2) передняя краевая кайма, 3) глаза, 4) лицевые швы, 5) рахис пигидия, 6) краевая кайма пигидия.

В свете современного представления об основных вышеуказанных морфологических признаках рода рассмотрим особенности его представителей, известных на Сибирской платформе.

***Calodiscus helena* (Walcott, 1889).** Родовое определение вида *C. helena* (Walcott, 1889) много раз менялось. Изначально он был описан как *Microdiscus helena* (Walcott, 1889, с. 40). К этому роду были отнесены почти все эодискоидные трилобиты, известные в то время. В настоящее время род *Microdiscus* упразднен, а разные представители этого рода получили другие родовые адреса. В этих таксономических перестановках *M. helena* был отнесен сначала к роду *Eodiscus* (Raymond, 1913, с. 103), затем к роду *Paradiscus* (Kobayashi, 1943, с. 44). В 1952 г. он был включен в род *Calodiscus* (Rasetti, 1952, с. 443). Однако в последние годы приуроченность этого вида к данному роду вновь вызвала сомнения и, как следствие, пересматривалось его систематическое положение. В 2006 г. вид был отнесен к роду *Acimetopus* (Fletcher, 2006, с. 117),

а в 2011 г. — к роду *Meniscuchus* (Westrop, Landing, 2011, с. 235). Но иногда сибирских представителей по-прежнему продолжают относить к роду *Calodiscus* (Бушуев и др., 2020).

У *Calodiscus helena* имеется лишь несколько диагностических признаков, которые полностью соответствуют родовым. Это отсутствие глаз и лицевых швов (табл. VII, фиг. 1–7; табл. VIII, фиг. 1–7, 10, 11, 13). Также соответствует признакам узкая, с гладким краем краевая кайма пигидия (табл. VII, фиг. 8, 9; табл. VIII, фиг. 8, 9, 14, 15).

Морфологические признаки остальных элементов не полностью соответствуют родовым, иногда в значительном степени. Так, передний край глабели действительно доходит до краевой борозды, но глабель не с параллельными боками, а имеет существенный пережим в средней части. Задняя часть глабели за пережимом массивная и сильно вздутая; перед пережимом передняя часть глабели менее массивная по сравнению с задней частью, но также вздутая. Очень мелкие трансглабелярные борозды наблюдаются не всегда (табл. VIII, фиг. 4, 5). Они присутствуют в изученных коллекциях только у двух экземпляров (табл. VII, фиг. 6, 7; табл. VIII, фиг. 4–6).

Что касается передней краевой каймы, то она суживается к боковым краям цефалона и гладкая, что соответствует родовым признакам. Но она не с бугорками по бокам, а несет округлые ямки (до пяти ямок на правой и левой части каймы, их размер увеличивается к продольной оси).

Рахис пигидия широкий и доходит до краевой борозды. Но, в отличие от типового вида рода, он расчленен на шесть сегментов трансрахиальными бороздами, а не на четыре или пять.

Таким образом, из признаков шести морфологических элементов, по которым определяется род *Calodiscus*, трилобиты *C. helena* имеют полное соответствие только по трем. Признаки остальных элементов отличаются от указанных в диагнозе рода (Treatise..., 1997, с. 390). Вероятно, неполное соответствие признакам послужило поводом для того, что *C. helena* рассматривался как представитель рода *Acimetopus* (Fletcher, 2006, с. 117), а затем рода *Meniscuchus* (Westrop, Landing, 2011, с. 235).

Рис. 2. Схема корреляции разрезов с находками трилобитов родов *Calodiscus* и *Paracalodiscus* gen. nov. Обозначения: 1 — известняки светло-серые, пестроцветные, глинистые; 2 — известняки темно-серые, черные, глинистые; 3 — известняки темно-серые, черные, массивные, толстоплитчатые; 4 — черные сланцы; 5 — находки трилобитов и интервалы их распространения; 6 — верхняя граница слоев с *Calodiscus* ботомского яруса ОСШ.

Эти роды сближены на основании некоторых признаков цефалона, а именно: вогнутая средняя часть глабели (так называемый пережим) и отсутствие глазных валиков и глазных крышек. Однако также можно отметить неполное соответствие *C. helena* диагнозам указанных выше родов в строении цефалонов и пигидиев, о чем написано ниже в описании нового рода *Paracalodiscus*.

***Calodiscus granulosus* (Egorova et Shabanov, 1972).** Вид описан из низов куонамской свиты в разрезе на р. Некекит (Савицкий и др., 1972). Других находок этого вида нет. В качестве основных признаков указаны: глабель разделена на три части, передняя и задняя части сильно вздутые, средняя часть глабели плоско-вогнутая; щеки выпуклые, округло-треугольной формы; передняя краевая кайма немного вогнутая, расширенная посередине, на кайме расположены в ряд мелкие бугорки (рис. 3, к); пигидий несколько вытянут в ширину, слабовыпуклый; рахис конический, расчленен на восемь-девять сегментов; боковые части пигидия нерасчлененные (рис. 3, л); поверхность цефалона и пигидия покрыты бугорками разной величины.

Из всех известных в настоящее время эодисцид Сибирской платформы наиболее близким к *C. granulosus* является *C. helena*. Их сближает полукруглая форма цефалона и глабель с пережимом в средней части. У *C. granulosus* пережим относительно больше, чем у *C. helena*. За счет этого значительно меньше и задняя выпуклая часть глабели. Но пигидий трилобитов *C. granulosus* по форме и количеству сегментов рахиса (восемь сегментов) больше сходен с пигидиями *Meniscuchus* и *Acimetopus*.

Таким образом, что касается систематического положения трилобитов *C. helena* и *C. granulosus*, то существенные отличия основных морфологических признаков позволяют выделить их из рода *Calodiscus* и рассматривать в качестве представителей нового рода. Описания приведены ниже.

***Calodiscus resimus* Repina, 1972.** Этот вид описан Репиной (1972) из низов шумнинской свиты на р. Сухариха. Его отличительными признаками были указаны: прямой или вогнутый передний конец глабели, шип на заднем конце глабели, широкое фронтальное поле и щеки в виде острых конусов (рис. 3, в, д, ж, и). Наиболее близким по морфологии к этому виду был указан *C. schucherti* (Matthew,

1896), от которого его отличали более широкое фронтальное поле и острые конические щеки (Репина, 1972).

Если сравнить основные признаки *C. resimus* с диагностическими признаками рода *Calodiscus*, то можно отметить следующее: глабель имеет почти параллельные бока, очень слабо суживается вперед; на боках наблюдаются две пары вмятин, это слабо развитые глабелярные борозды; рахис пигидия средних размеров, расчленен на шесть сегментов, а не четыре-пять, как у типового вида. Рахис немного не доходит до краевой борозды; краевая кайма пигидия узкая, со слабо различимыми зубчиками по краю (рис. 3, з). Также имеются следующие отличия от родовых признаков: передний конец глабели, с учетом широкого фронтального поля, далеко отстоит от передней краевой борозды; передняя краевая кайма узкая на всем протяжении; вероятно, присутствуют глазные валики. На наличие валиков, идущих от переднебоковых углов глабели прямо в стороны, указано при описании вида (Репина, 1972, с. 193). Валики идут в направлении маленьких округлых бугорков, расположенных на краевой кайме на уровне передней лопасти глабели. Несмотря на указанные отличия, трилобиты *C. resimus* более близки по морфологическим признакам к типовому виду рода *C. lobatus*. Поэтому в настоящей работе эти трилобиты по-прежнему рассматриваются в составе рода *Calodiscus*.

***Calodiscus schucherti* (Matthew, 1896).** Это самый распространенный на Сибирской платформе вид из рода *Calodiscus*. Его находки отмечены в семи местонахождениях: на северо-западе платформы на рр. Сухариха, Кулюмбэ, Чопко (Гремякинская антиклиналь) (Репина, 1972; Розанов и др., 1992; Бушуев и др., 2020); на северо-востоке платформы вид встречен в разрезах на рр. Оленек (среднее течение), Малая Куонамка, Некекит, Бороулах (Шабанов, 1970; Савицкий и др., 1972; Коровников, Шабанов, 2016), а на юго-востоке в разрезе на р. Юдоме (Савицкий и др., 1972).

Ранее этот вид был описан в составе рода *Microdiscus* (Matthew, 1896, с. 238), а позже перенесен в род *Calodiscus* (Rasetti, 1952, с. 441). Основанием для этого послужило сходство с типовым видом *C. lobatus*.

Характерными признаками рода у *C. schucherti* являются: слабо суживающаяся вперед глабель

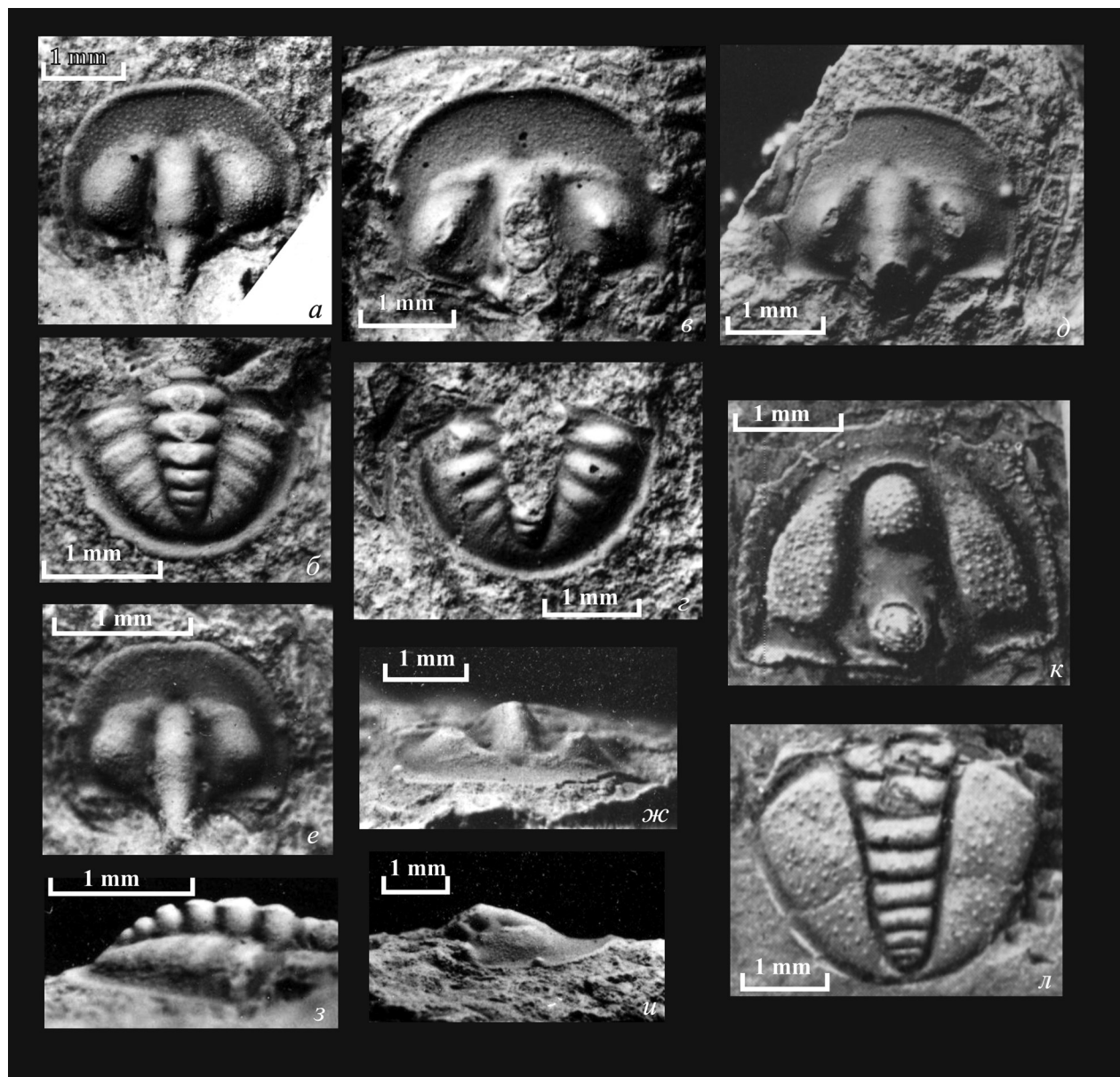


Рис. 3. Трилобиты родов *Calodiscus* и *Paracalodiscus* gen. nov.: *a, б, е, з* — *Calodiscus schucherti* (Matthew, 1896): *a* — экз. 60/14а, цефалон, вид сверху; *б* — экз. 60/14а, пигидий, вид сверху; *е* — экз. 60/17, цефалон, вид сверху; *з* — экз. 60/14а, пигидий, вид сбоку; Сибирская платформа, р. Сухариха; шумнинская свита; *в–д, ж, и* — *C. resimus* Repina, 1972: *в* — экз. 125/22д (1), кранидий, вид сверху; *г* — экз. 125/22г, пигидий, вид сверху; *д* — экз. 125/22д (2), кранидий, вид сверху; *ж* — экз. 125/22д (2), кранидий, вид спереди; *и* — экз. 125/22д (2), кранидий, вид сбоку; Сибирская платформа, р. Сухариха; шумнинская свита; *к, л* — *Paracalodiscus granulatus* (Egorova et Shabanov, 1972): *к* — экз. 13/II–3ж, цефалон, вид сверху (Савицкий и др., 1972, табл. 1, фиг. 1); *л* — экз. 13/II–3ж, пигидий, вид сверху (Савицкий и др., 1972, табл. 1, фиг. 3); Сибирская платформа, р. Некежит, куонамская свита; нижний кембрий, ботомский ярус.

со слабыми вмятинами по бокам; довольно широкое фронтальное поле; умеренно выпуклые щеки (рис. 3, *a, е*); гладкие, нерасчлененные плевральные части пигидия (рис. 3, *б, з*). Несколько отличают его от типового вида довольно широкое фронтальное поле, благодаря которому передний конец глабели не доходит до краевой борозды, равномерно широкая передняя краевая кайма, а также наличие шести сегментов рахиса.

Однако следует отметить, что встреченные на Сибирской платформе трилобиты, описанные как *C. schucherti*, имеют некоторые отличия от тех форм, которые были описаны Г. Мэтью (Matthew, 1896, с. 30) и затем включены Ф. Разетти (Rasetti, 1952, с. 441) в род *Calodiscus*. Отличия заключаются в том, что у сибирских трилобитов затылочное кольцо оттянуто в длинный массивный шип, на передних частях щек имеются

валики, на краевой кайме цефалона напротив окончаний валиков присутствуют округлые бугорки. Кроме этого, цефалоны сибирских представителей более выпуклые по сравнению с таковыми из типовой коллекции. Перечисленные выше отличия могут, вероятно, послужить основанием для установления нового вида *Calodiscus*, либо при более детальном изучении имеющихся мировых коллекций быть приняты как внутри-видовая изменчивость.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Как указывалось выше, из четырех описанных видов рода *Calodiscus* из разрезов Сибирской платформы, *C. helena* и *C. granulatus* несут довольно большое число признаков, отличающих их от типового вида рода. В настоящей работе авторы предлагают выделить эти виды из рода *Calodiscus* и объединить в новый род, принадлежащий семейству *Weymouthiidae* Kobayashi, 1943.

К этому семейству указанные виды можно отнести благодаря тому, что их глабели имеют в средней части седловидную депрессию, которая иногда отграничена от передней и задней частей слабо заметными трансглабеллярными бороздами. Такая сегментация глабели характерна, но проявлена не у всех родов семейства *Weymouthiidae*. Также в качестве определяющего признака указывается, что часто у представителей семейства затылочное кольцо может быть сужено за счет расширения назад задней лопасти глабели (Treatise..., 1997). Именно такие признаки наблюдаются у описываемых ниже видов. Кроме этого, у описываемых видов нет глаз, что характерно для всех представителей семейства *Weymouthiidae*. Напротив, некоторые представители родов семейства *Calodiscidae* имеют глаза. Однако у авторов нет уверенности в том, что в семейство *Weymouthiidae* в настоящее время объединены только близкие роды, поскольку некоторые из них довольно сильно отличаются друг от друга. Полагаем, что состав этого семейства нуждается в пересмотре, но это отдельная задача, которая не рассматривается в данной работе.

Ниже приводится описание нового рода и двух видов. При описании использовалась систематика, представленная в "Treatise ..." (1997). Описание проведено в соответствии с рекомендациями, указанными в "Словаре морфологических терминов ..." (Чернышева и др., 1982).

КЛАСС TRILOBITA ОТРЯД AGNOSTIDA ПОДОТРЯД EODISCINA

НАДСЕМЕЙСТВО EODISCOIDEA RAYMOND, 1913

СЕМЕЙСТВО WEYMOUTHIIDAE KOBAYASHI, 1943

Род *Paracalodiscus* Korovnikov et Bushuev, gen. nov.

Название рода от *παρά* греч. — около, и рода *Calodiscus* Howell, 1935.

Типовой вид — *Microdiscus helena* Walcott, 1889 из нижнего кембрия Канады и Сибирской платформы.

Диагноз. Глабель с пережимом в средней части. Задняя часть глабели за пережимом массивная и сильно вздутая. Перед пережимом передняя часть глабели менее массивная по сравнению с задней частью, но также вздутая. Глабеллярные борозды отсутствуют. Передний конец глабели доходит до краевой борозды. Передняя краевая кайма суживается с боков. Рахис пигидия широкий, расчленен на шесть—восемь сегментов трансрахиальными бороздами, доходит до краевой борозды. Борозда, отделяющая последний сегмент, очень слабо выражена в рельефе поверхности.

Видовой состав. *P. helena* (Walcott, 1889) из нижнего кембрия Канады, Ньюфаундленд, и нижнего кембрия, ботомский ярус, слои с *Calodiscus*, Сибирской платформы; *P. granulatus* (Egorova et Shabanov, 1972) из нижнего кембрия, низы ботомского яруса, зона *Bergeroniellus expansus*, северо-восток Сибирской платформы.

Сравнение. В настоящее время к семейству *Weymouthiidae* относят 20 родов: *Abakolia*, *Acidiscus*, *Acimetopus*, *Analox*, *Bathydiscus*, *Bolboparia*, *Cephalopyge*, *Cobboldites*, *Leptochilodiscus*, *Litometopus*, *Mallagnostus*, *Meniscuchus*, *Ninadiscus*, *Oodiscus*, *Runcinodiscus*, *Semadiscus*, *Serrodiscus*, *Stigmatiscus*, *Tannudiscus* и *Weymouthia* (Jell, Adrain, 2002). Это очень разнообразные по морфологии трилобиты. Принадлежность некоторых родов к семейству вызывает сомнения. Самыми близкими к описываемому роду являются *Acimetopus* и *Meniscuchus*.

Отличия от этих родов заключаются в строении глабели и отдельных элементов цефалона. Так, *Meniscuchus* Öpik, 1975 имеет глабель с четко выраженной трехчленной сегментацией, а задний сегмент глабели у типового вида вытянут в ширину; рахис пигидия имеет восемь

сегментов. У близкого рода *Acimetopus* Rasetti, 1966 глабель не суживается вперед, она субцилиндрическая, с округлым передним концом, расчленена на три сегмента четкими трансглабеллярными бороздами. Трансглабеллярные борозды сближены в своих средних частях, поэтому от среднего сегмента глабели остаются субтреугольные дольки по бокам. Задний выпуклый сегмент глабели несет большой шип. Рахис пигидия расчленен на восемь сегментов. У *Paracalodiscus* gen. nov. глабель суживается вперед, не имеет сегментации, либо наблюдаются слабо различимые борозды; передняя и задняя части выпуклые, средняя часть имеет седловидно вогнутый вид. Рахис пигидия имеет шесть–восемь сегментов.

***Paracalodiscus helena* (Walcott, 1889)**

Табл. VII, фиг. 1–9; табл. VIII, фиг. 1–11, 13–15

Microdiscus helena: Walcott, 1889, с. 40; 1890, с. 632, табл. 81, фиг. 1, 1a.

Eodiscus helena: Raymond, 1913, с. 103, рис. 6.

Paradiscus helena: Kobayashi, 1943, с. 38; 1944, с. 44, табл. 2, фиг. 1a–b.

Calodiscus helena: Rasetti, 1952, с. 443, табл. 54, фиг. 18–22; Демкидов, Лазаренко, 1964, с. 167, табл. I, фиг. 1–7; Бушуев и др., 2020, с. 27, рис. на с. 28.

Acimetopus helena: Fletcher, 2006, с. 51, табл. 27, фиг. 18, 19; Fletcher, Theokritoff, 2008, с. 314, фиг. 4.12.

Meniscuchus ? helena: Westrop, Landing, 2011, с. 235, рис. 25 E–N.

Лектотип — Smithsonian Institution, Вашингтон, США, № USNM 18361, цефалон; Ньюфаундленд; нижний кембрий, формация Бригус (изображен в: Westrop, Landing, 2011, рис. 25 H–N).

Описание. Цефалон полукруглых очертаний, выпуклый. Передняя краевая кайма относительно широкая, слабовыпуклая; задние и боковые части каймы узкие, передняя часть широкая. На передней краевой кайме располагаются по пять округлых углублений с каждой стороны. На некоторых экземплярах в этих округлых углублениях наблюдаются бугорки. Глабель выпуклая, разделена на три части. Глабеллярные борозды не выражены, деление глабели на части проявляется только в поверхностном рельефе. Средняя узкая часть представляет собой седловидную депрессию. Передняя часть выпуклая, округлой формы, при этом ее наивысшая точка находится на уровне высоты щек. Задняя лопасть глабели самая большая, выпуклая, ее наивысшая точка значительно выше поверхности щек. Передний конец глабели почти доходит до передней краевой борозды. Глабель обособлена широкими и глубокими спинными бороздами.

В переднебоковых участках передней лопасти глабели спинные борозды становятся мелкими, едва заметными, поэтому эти участки практически сливаются со щеками. Щеки широкие, выпуклые, нависающие над краевой каймой, максимальная ширина щеки примерно равна ширине задней лопасти глабели. Краевая борозда узкая, имеет расширение перед фронтальной лопастью глабели. Затылочное кольцо узкое, валикообразное.

Пигидий полукруглых очертаний. Краевая кайма тонкая, валикообразная. Краевая борозда четкая. Рахис доходит до краевой борозды, широкий, суживается назад, расчленен на шесть сегментов; обособлен от боковых частей тонкими, четкими бороздами. Боковые части пигидия по ширине сопоставимы с шириной рахиса, выпуклые, гладкие. Переднебоковые части пигидия скошены.

Размеры в мм. Цефалон: ширина цефалона 2.0–2.8, длина цефалона 1.5–2.0, ширина глабели в средней части 0.4–0.7, ширина глабели у основания 0.6–1.0, длина глабели 1.1–1.8, ширина передней каймы 0.25–0.3, ширина щеки 0.5–0.7. Пигидий: длина пигидия 2.0, ширина пигидия 2.2, длина рахиса 1.8, ширина рахиса в средней части 0.8, ширина боковой части пигидия 0.7.

Возрастные изменения. В качестве возрастных изменений можно указать морфологические изменения глабели (Бушуев и др., 2020). С увеличением размера передняя лопасть глабели немного выдвигается ближе к краевой кайме, но по-прежнему не доходит до нее; передний край глабели становится менее округлым; задняя лопасть глабели становится более выпуклой; щеки становятся более выпуклыми и больше нависают над краевой каймой. Также можно отметить, что у мелких экземпляров наблюдаются слабо выраженные трансглабеллярные борозды (табл. VIII, фиг. 4, 5)

Сравнение. Описываемый вид отличается от *P. granulosus* (Савицкий и др., 1972, с. 52, табл. 1, фиг. 1–4) более выпуклыми щеками, более крупной и более выпуклой задней лопастью глабели, отсутствием гранулированной скульптуры поверхности цефалона и пигидия, более широким рахисом пигидия, расчлененным на шесть, а не на восемь сегментов, как у *P. granulosus*.

Распространение. Нижний кембрий: Северная Америка, Ньюфаундленд; Сибирская платформа, ботомский ярус, слой с *Calodiscus*.

Материал. Более 10 цефалонов и пять пигидиев; Сибирская платформа, р. Кулюмбэ;

краснопорожская свита (верхи), шумнинская свита (низы).

Paracalodiscus granulosus (Egorova et Shabanov, 1972)

Calodiscus granulosus: Савицкий и др., 1972, с. 52, табл. 1, фиг. 1–4.

Голотип — СНИИГМС, № 13/II–3ж, цефалон и пигидий; северо-восток Сибирской платформы, р. Некекит; нижний кембрий, ботомский ярус, куонамская свита, зона *Bergeroniellus expansus* (Савицкий и др., 1972, табл. 1, фиг. 1, 3).

Описание (рис. 3, к, л). Цефалон полукруглых очертаний, умеренно выпуклый. Глабель слабо суживается вперед, разделена срединной широкой депрессией на три части. Передняя часть выпуклая, округлой формы, почти доходит до краевой борозды. Средняя часть глабели имеет вид широкой седловины. Задняя часть широкая, сильновыпуклая посередине. Щеки слабо-выпуклые, по ширине сопоставимы с шириной глабели в ее средней части. Глабель обособлена широкими и глубокими боковыми бороздами. Краевая борозда широкая; передняя краевая кайма уплощенная, широкая напротив фронтальной лопасти глабели и суживается по бокам цефалона и далее к заднему краю. В дополнение к мелким бугоркам на поверхности цефалона, вдоль передней краевой каймы наблюдаются четыре-пять последовательно расположенных более крупных бугорков. Затылочное кольцо очень узкое.

Пигидий почти полукруглых очертаний с длинным рахисом, суживающимся назад, немного не доходящим до краевой каймы. Рахис расчленен на восемь-девять сегментов. Боковые части пигидия слабо-выпуклые, субтреугольные, покрыты мелкими бугорками. Краевая борозда широкая. Краевая кайма узкая, валикообразная.

Размеры в мм. Цефалон (голотип): ширина цефалона 3.1, длина цефалона 3.0, ширина глабели в средней части 0.8, ширина глабели у основания 1.2, длина глабели 2.0, ширина передней каймы 0.4, ширина щеки 0.7. Пигидий: длина пигидия 3.8, ширина пигидия 3.0, длина рахиса 3.25, ширина рахиса в средней части 1.1, ширина боковой части пигидия 1.2.

Сравнение. Отличается от *P. helena* (Walcott, 1889) менее выпуклыми щеками, менее крупной и менее выпуклой задней лопастью глабели, наличием гранулированной скульптуры поверхности, менее широким рахисом пигидия, расчлененным на восемь сегментов, а не на шесть, как у *P. helena*.

Материал. Образцы из опубликованной работы (Савицкий и др., 1972), хранящиеся в СНИИГиМС.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ФАЦИАЛЬНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РОДОВ *CALODISCUS* И *PARACALODISCUS* НА СИБИРСКОЙ ПЛАТФОРМЕ

На северо-западе Сибирской платформы представители *Calodiscus* и *Paracalodiscus* gen. nov. встречаются в разрезах на pp. Сухариха, Кулюмбэ и Чопко. На р. Сухариха находки приурочены к нижней части шумнинской свиты. *Calodiscus schucherti* встречается в интервале примерно от 10 до 37 м от подошвы свиты (Репина, 1972), *C. resimus* в интервале 25–58 м от подошвы (рис. 2). Их находки приурочены к черным глинистым известнякам. Совместно с представителями рода *Calodiscus* встречаются трилобиты *Hebediscus attleborensis*, *Triangulaspis annio*, *Bergeroniaspis dualis* и др. (Репина, 1972), которые позволяют сопоставить этот уровень с низами ботомского яруса нижнего кембрия.

В разрезе на р. Кулюмбэ трилобиты *Calodiscus* aff. *schucherti* (табл. VIII, фиг. 12) и *Paracalodiscus helena* найдены в верхнем двухметровом интервале краснопорожской свиты (рис. 2). Находки приурочены к пятнистым мелкозернистым известнякам. Эти же трилобиты обнаружены в нижнем слое черных глинистых известняков вышележащей шумнинской свиты. Несколько выше по разрезу также в черных глинистых известняках встречаются *P. helena*. Совместно с ними встречаются *Pagetiellus lenaicus*, *Hebediscus attleborensis*, *Triangulaspis lemontovae*, редкие *Triangulaspis* cf. *annio*, *Pagetiellus* cf. *porrectus* (Бушуев и др., 2020), которые также позволяют сопоставить верхи краснопорожской и низы шумнинской свиты со слоями с *Calodiscus*.

C. ex gr. schucherti найдены в нижних 2.5 м шумнинской свиты в разрезе на р. Чопко (рис. 2). Они встречаются в темно-серых фосфоритоносных известняках совместно с *Serrodiscus* sp., *Triangulaspis* cf. *lemonovae* и др. (Розанов и др., 1992, с. 112). Этот комплекс трилобитов также указывает на низы ботомского яруса.

Можно отметить, что на северо-западе Сибирской платформы находки представителей родов *Calodiscus* и *Paracalodiscus* gen. nov. приурочены к низам ботомского яруса нижнего кембрия. Эти слои охватывают самые верхи

краснопорожской свиты и нижнюю часть шуминской свиты мощностью около 60 м.

На обширной территории востока Сибирской платформы от Юго-Восточного Прианабарья до Оленекского поднятия представители родов в основном встречаются в отложениях, подстилающих черносланцевую куонамскую свиту (рис. 2). В разрезе среднего течения р. Оленек *Calodiscus schucherti* найдены в 10 м от кровли эмяксинской свиты в глинистых зеленовато-серых известняках (Коровников, Шабанов, 2016). Примерно такое же положение находок *C. schucherti* и *Paracalodiscus helena* отмечено в разрезе на р. Малая Куонамка (Шабанов, 1970). Они найдены в интервале семи-восьми метров от кровли эмяксинской свиты. Ближе к Оленекскому поднятию, в разрезе на р. Бороулах (левый приток р. Оленек), но уже в верхах еркекетской свиты (возрастной аналог эмяксинской свиты), в зеленовато-серых доломитистых известняках встречены *Calodiscus schucherti* (Савицкий и др., 1972). Во всех этих разрезах, благодаря находкам трилобитов, установлена принадлежность верхов эмяксинской и еркекетской свит к слоям с *Calodiscus*. В отличие от разрезов северо-запада Сибирской платформы, в разрезах восточной части интервалы распространения представителей рода *Calodiscus* ограничены несколькими метрами. Особняком стоит находка трилобитов *Paracalodiscus granulosus* в разрезе на р. Некекит в низах куонамской свиты, которая залегает выше еркекетской свиты (рис. 2). Это единственное местонахождение данного вида. Находки сделаны в пачке черных листоватых аргиллитов (бороулахский маркирующий горизонт) и имеют распространение в разрезе около одного метра. Совместно с этими трилобитами встречены *Pagetiellus ultimus*, *Bergeroniellus expansus*, *Neopagetina parajonsnitzki* и др. (Савицкий и др., 1972). Найденный комплекс трилобитов указывает на принадлежность этого интервала к зоне *Bergeroniellus expansus* Юдомо-Оленекского фациального региона Сибирской платформы. Эта зона располагается выше слоев с *Calodiscus* в Юдомо-Оленекском фациальном регионе. Таким образом, *Paracalodiscus granulosus* является более молодым представителем рода на Сибирской платформе, чем *Paracalodiscus helena*.

На юго-востоке Сибирской платформы в разрезе на р. Юдома в самых низах иниканской свиты примерно в одном метре от подошвы встречены *Calodiscus aff. schucherti* и *Paracalodiscus helena* (Савицкий и др., 1972) (рис. 2). Они

найжены в сравнительно узком интервале (0.6 м) совместно с трилобитами, которые указывают на принадлежность этого интервала к низам ботомского яруса. Находки приурочены к сильно глинистым известнякам, мергелям зеленовато-серым, коричневатым до черным.

Таким образом, стратиграфическое распространение представителей родов *Calodiscus* и *Paracalodiscus gen. nov.* на Сибирской платформе соответствует низам ботомского яруса, а точнее, зоне *Bergeroniellus micmaciformis* — *Erbiella*. *Paracalodiscus granulosus* встречен в зоне *Bergeroniellus expansus*, которая располагается выше слоев с *Calodiscus*.

Что касается латерального распространения, то наиболее широко распространенными являются *Calodiscus schucherti* и *Paracalodiscus helena*. Их находки отмечены практически во всех разрезах, где встречены представители рода *Calodiscus*. Именно эти виды, как упоминалось выше, также встречаются и в других регионах мира. *Paracalodiscus granulosus* и *Calodiscus resimus* имеют ограниченное латеральное распространение. Первый найден только в разрезе на р. Некекит (северо-восток Сибирской платформы), второй только в разрезе на р. Сухариха (северо-запад платформы).

Также следует отметить, что на Сибирской платформе все представители родов встречаются только на территории Юдомо-Оленекского фациального региона. Как было отмечено выше, находки этих трилобитов были сделаны в глинистых пестроцветных известняках верхних частей краснопорожской, эмяксинской и еркекетской свит. Эти свиты перекрываются доманикоидными отложениями, сформировавшимися в относительно глубоководных частях палеобассейна, а упомянутые части нижележащих свит формировались в переходных обстановках от мелкого к глубокому шельфу.

На северо-западе платформы представители рода встречены также в нижней части шуминской свиты, а на юго-востоке (р. Юдома) — в низах иниканской свиты в темно-серых, черных глинистых известняках и мергелях, которые образовались в условиях относительно глубоководных. Более молодой представитель *Paracalodiscus granulosus* встречен в черных листоватых аргиллитах, происхождение которых обычно связывают с более глубоководными частями кембрийского Сибирского палеобассейна. Таким образом, можно говорить о том, что

в ботомском веке раннего кембрия представители родов *Calodiscus* и *Paracalodiscus* gen. nov. существовали на территории Сибирского палеобассейна в переходной зоне от мелкого к относительно глубоководному шельфу.

* * *

Авторы благодарят коллег из Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) Е.Б. Наймарк и Е.А. Жегалло за полезные замечания и рекомендации, которые позволили улучшить текст статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена в рамках государственного задания Российской академии наук по фундаментальным научным исследованиям, проект FW ZZ–2022–0003, и финансировалась за счет средств бюджета Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения Российской академии наук. 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

- Бушуев Е.В., Комлев Д.А., Купин А.В. Новые находки нижнекембрийских трилобитов *Eodiscoidea* в разрезе р. Кулюмбэ (северо-запад Сибирской платформы) // Биogeография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 27–29.
- Даценко В.А., Журавлева И.Т., Лазаренко Н.П. и др. Биостратиграфия и фауна кембрийских отложений северо-запада Сибирской платформы. Л.: Недра, 1968. 242 с. (Тр. НИИГА. Т. 155).
- Демокидов К.К., Лазаренко Н.П. Стратиграфия верхнего докембрия и кембрия и нижнекембрийские трилобиты северной части Средней Сибири и островов Советской Арктики. М.: Недра, 1964. 288 с. (Тр. НИИГА. Т. 137).
- Коровников И.В., Шабанов Ю.Я. Трилобиты и биостратиграфия куонамской свиты (р. Оленек, среднее течение) // Геол. и геофизика. 2016. № 4. С. 715–728.
- Репина Л.Н. Трилобиты тарынского горизонта разрезом нижнего кембрия р. Сухарихи (Игарский район) // Проблемы биостратиграфии и палеонтологии нижнего кембрия Сибири. М.: Наука, 1972. С. 184–216.
- Розанов А.Ю., Репина Л.Н., Аполлонов М.К. и др. Кембрий Сибири. Новосибирск: Наука, 1992. 134 с.
- Савицкий В.Е., Евтушенко В.М., Егорова Л.И. и др. Кембрий Сибирской платформы. М.: Недра, 1972. 200 с.
- Шабанов Ю.Я. К стратиграфии нижнего и среднего кембрия восточного и юго-восточного Прианбарья // Материалы по региональной геологии Сибири. Новосибирск, 1970. С. 31–38 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 110).
- Ahlberg P., Bergström J. The trilobite *Calodiscus lobatus* from the Lower Cambrian of Scania, Sweden // Geol. Foren. i Stockholm Forhandl. 1993. V. 115. P. 331–334.
- Bergström J., Zhiqiang Zh., Ahlberg P. et al. Upper lower Cambrian (provisional Cambrian Series 2) trilobites from northwestern Gansu Province, China // Estonian J. Earth Sci. 2014. V. 63. P. 123–143.
- Blaker M.R., Peel J.S. Lower Cambrian trilobites from North Greenland // Meddel. om Grønland. Geosci. 1997. V. 35. 145 p.
- Cederström P., Ahlberg P., Clarkson E.N.K. et al. The Lower Cambrian *Eodiscoid* trilobite *Calodiscus lobatus* from Sweden: morphology, ontogeny and distribution // Palaeontology. 2009. V. 52. Pt 3. P. 491–539.
- Elicki O., Schneider J.W. Lower Cambrian (Atdabanian/Botomian) shallow-marine carbonates of the Görlitz synclinorium (Saxony/Germany) // Facies. 1992. V. 26. P. 55–66.
- Fletcher T.P., Theokritoff G. The Early Cambrian of eastern Massachusetts // Northeastern Geol. and Environmental Sci. 2008. V. 30. P. 301–329.
- Fletcher T.P. Bedrock geology of the Cape St. Mary's Peninsula, southwest Avalon Peninsula, southeast Newfoundland // Government of Newfoundland and Labrador, Geol. Survey, Department of Natural Resources, St. John's, Report 06-02. 2006. 117 p.
- Geyer G. Agnostida aus dem höheren Unterkambrium und dem Mitteltkambrium von Marokko. Teil 2: *Eodiscina* // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1988. Bd 177. S. 93–133.
- Geyer G., Buschmann B., Elicki O. A new lowermost middle Cambrian (Series 3, Stage 5) faunule from Saxony (Germany) and its bearing on the tectonostratigraphic history of the Saxothuringian domain // Paläontol. Z. 2014. V. 88. № 3. P. 239–262.
- Geyer G., Elicki O. The Lower Cambrian trilobites from the Görlitz Synclinorium (Germany) – review and new results // Paläontol. Z. 1995. V. 69. P. 87–119.
- Geyer G., Landing E. The Cambrian of the Moroccan Atlas regions // Beringeria. 1995. Spec. issue 2. P. 7–46.
- Hinz I. The Lower Cambrian microfauna of Comley and Rushton, Shropshire, England // Palaeontogr. Abt. A. 1987. V. 198. P. 41–100.
- Howell B.F. Cambrian and Ordovician trilobites from Hérault, southern France // J. Paleontol. 1935. V. 9. P. 222–238.

- Jell P.A., Aldrain J.M. Available generic names for trilobites // Mem. Queensl. Mus. 2003. V. 48. № 2. P. 331–553.
- Kobayashi T. Brief notes on the eodiscids 1, their classification with a description of a new species and a new variety // Proc. Imp. Acad. Japan. 1943. V. 19. P. 37–42.
- Kobayashi T. On the eodiscids // J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo. Sect. II. 1944. V. 19. № 1. P. 43–47.
- Matthew G.F. Notes on Cambrian faunas – the genus *Microdiscus* // The American Geologist. 1896. V. 18. P. 28–31.
- Rasetti F. Revision of the North American trilobites of the family Eodiscidae // J. Paleontol. 1952. V. 26. P. 434–451.
- Rasetti F. Lower and Middle Cambrian trilobite faunas from the Taconic sequence of New York // Smithsonian Misc. Coll. 1967. V. 152. P. 1–111.
- Raymond P.E. On the genera of the Eodiscidae // Ottawa Naturalist. 1913. V. 27. P. 1–16.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt O. Arthropoda 1. Trilobita, Revised. Vol. 1 / Ed. Kaesler R.L. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Paleontol. Inst., 1997. 530 p.
- Walcott C.D. Description of new genera and species of fossils from the Middle Cambrian // Proc. U.S. Nat. Mus. 1889. V. 11 (738). P. 33–46.
- Walcott C.D. The fauna of the Lower Cambrian or Olenellus Zone // Ann. Rep. U.S. Geol. Surv. 1890. V. 10. P. 509–760.
- Westrop S.R., Landing E. Lower Cambrian (Branchian) eodiscoid trilobites from the lower Brigus Formation, Avalon Peninsula, Newfoundland, Canada // Mem. Assoc. Australasian Palaeontol. 2011. V. 42. P. 209–262.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–9. *Paracalodiscus helena* (Walcott, 1889): 1–4 – экз. 19–II–1b_8, цефалон: 1 – вид сверху, 2 – вид спереди, 3 – вид сверху–сбоку, 4 – вид сверху–сбоку; 5 – экз. 19–II–1b_6, цефалон, вид сверху; 6, 7 – экз. 19–II–3b_4, цефалон: 6 – вид сверху, 7 – вид сверху–сбоку; 8, 9 – экз. 19–II–1b_2, пигидий: 8 – вид сверху, 9 – вид сбоку; Сибирская платформа, р. Кулюмбэ; низы шумнинской свиты (Бушуев и др., 2020).

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–11, 13–15. *Paracalodiscus helena* (Walcott, 1889): 1–3 – экз. 19–II–1b_1, цефалон: 1 – вид сверху, 2 – вид спереди, 3 – вид сверху–сбоку; 4–6 – экз. 19–II–3b_1, цефалон: 4 – вид сверху, 5 – вид спереди–сверху, 6 – вид сбоку; 7, 8 – экз. 19–II–1a_1: 7 – цефалон, вид сверху, 8 – пигидий, вид сверху; 9 – экз. 19–II–1b_4, пигидий, вид сверху; 10 – экз. 19–II–1b_5, цефалон, вид сверху; 11 – экз. 19–II–1b_7, цефалон, вид сверху; 13 – экз. 19–II–1b_3, цефалон, вид сверху; 14, 15 – экз. 19–II–3b_9, пигидий: 14 – вид сверху, 15 – вид сбоку; Сибирская платформа, р. Кулюмбэ; низы шумнинской свиты.

Фиг. 12. *Calodiscus* aff. *schucherti* (Walcott, 1889), экз. 19–II–3b_5, цефалон, вид сверху; Сибирская платформа, р. Кулюмбэ; низы шумнинской свиты.

Revision of Trilobites *Calodiscus* Howell, 1935 (Siberian Platform)

I. V. Korovnikov^{1,2}, E. V. Bushuev³

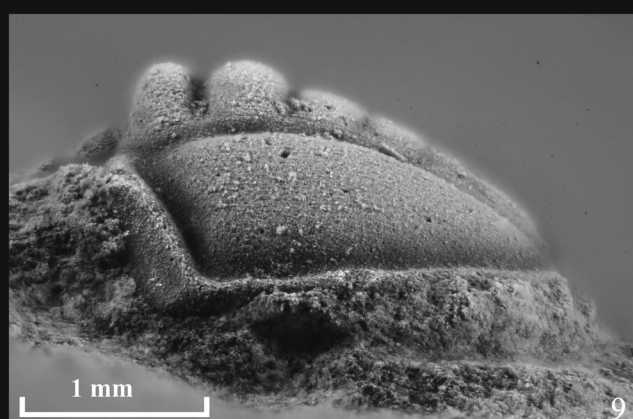
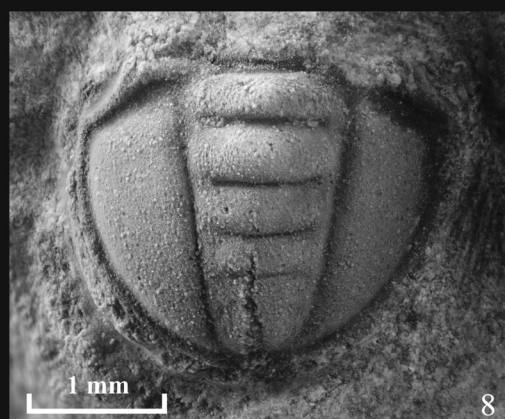
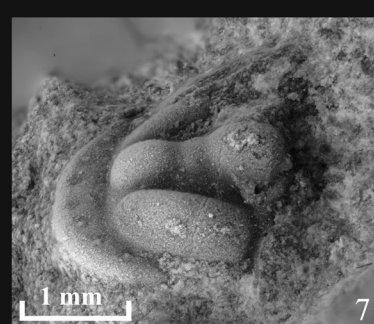
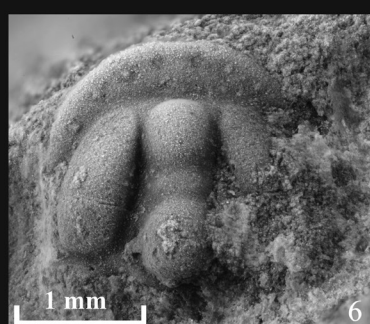
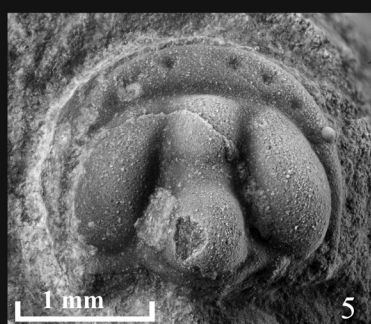
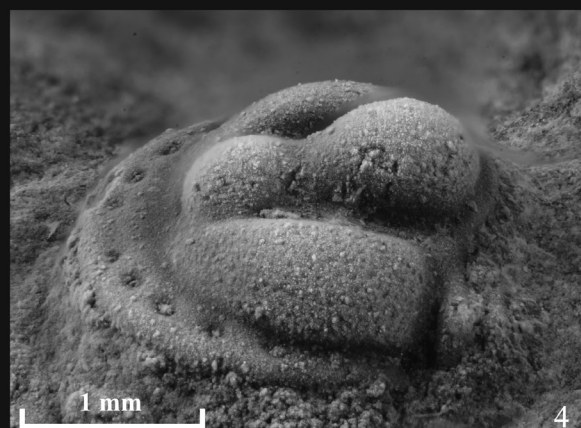
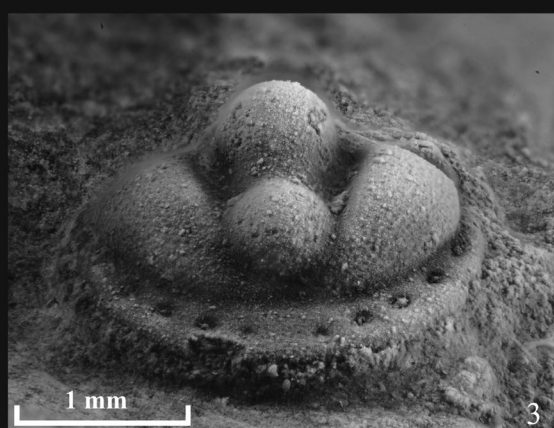
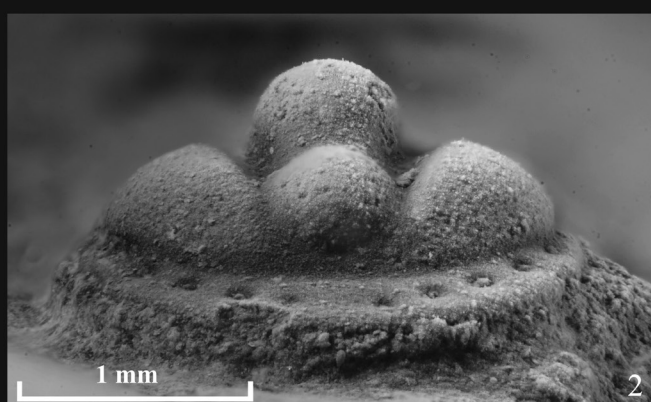
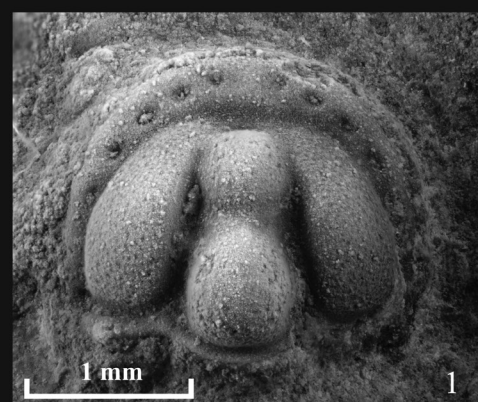
¹ Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch, Russian Academy of Science, Novosibirsk, 630090 Russia

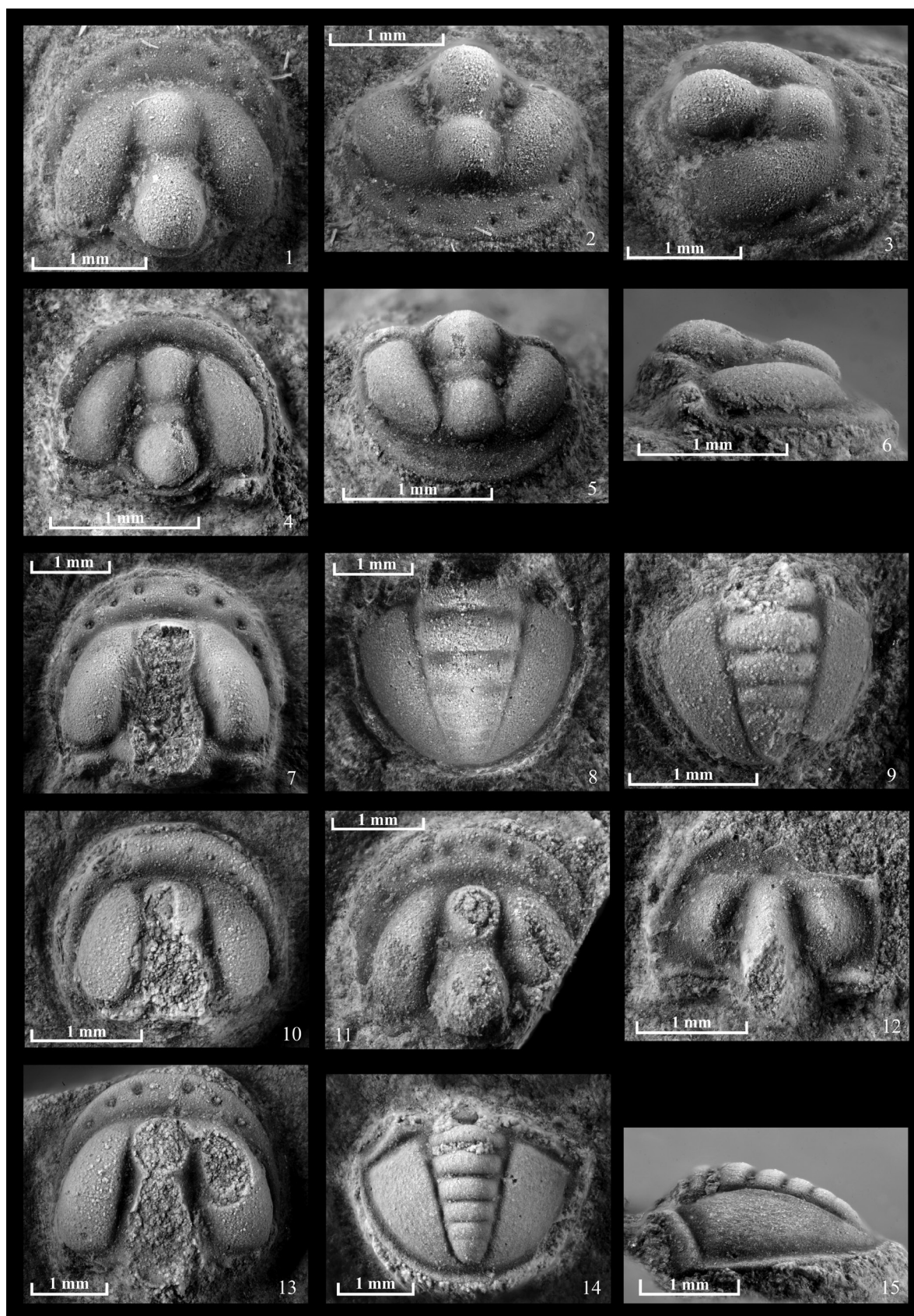
² Novosibirsk State University, Novosibirsk, 630090 Russia

³ All-Russian Scientific Research Geological Petroleum Institute (Novosibirsk branch), Novosibirsk, 630099 Russia

A revision of trilobites of the genus *Calodiscus* Howell, 1935 from the Lower Cambrian of the Siberian platform was carried out. It is shown that of the four representatives of the genus described from the lower Botomian stage of the Lower Cambrian of the General Stratigraphic Scale of Russia, two species *C. helena* (Walcott, 1889) and *C. granulatus* Jegorova et Shabanov, 1972 have significant differences from typical representatives of the genus. The affiliation of these species to the new genus *Paracalodiscus*, belonging to the family Weymouthiidae Kobayashi, 1943, is substantiated. Two other species (*Calodiscus resimus* Repina, 1972, and *C. schucherti* (Matthew, 1896)), although they have some differences from the type representatives, were left in the *Calodiscus* Howell, 1935.

Keywords: trilobites, genus *Calodiscus*, Lower Cambrian, Botomian stage, Siberian platform





УДК: 567.6:551.736.3(470.57)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭВОЛЮЦИИ И ОНТОГЕНЕЗУ KARPINSKIOSAURIDAE (TETRAPODA, SEYMOURIAMORPHA). ЧАСТЬ 1. КРАНИАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ VOLGERPETON EXSPECTATUS GEN. ET SP. NOV.

© 2024 г. В. В. Буланов*

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

*e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 03.10.2023 г.

После доработки 24.11.2023 г.

Принята к печати 24.11.2023 г.

Новый представитель Karpinskiosauridae (Tetrapoda, Seymouriamorpha) – Volgerpeton exspectatus gen. et sp. nov. – описан по материалам из местонахождения Монастырский Овраг-D, приуроченного к верхнеуржумской части лимитотипа северодвинского яруса в разрезе Монастырский овраг (Россия, Республика Татарстан). Голотипом вида назначен череп ларвального экземпляра длиной 18 мм, сохранивший большинство окостенений дерматокраниума. От рода Karpinskiosaurus род Volgerpeton gen. nov. отличается большей глубиной ушных вырезок, отсутствием премаксиллярной фонтанели, захождением squamosum в краевую зону теменного щита на дорсальной поверхности крыши черепа, формой и ориентацией переднего края этого элемента, наличием у nasale длинного антеролатерального отростка, изогнутой формой латерального края supratemporale, квадратной формой заглазничного отдела jugale, удлинённо-прямоугольной формой palatinum, характером озубления латеральных элементов небного комплекса, наличием длинного crista praequadrata квадратно-скуловой кости. Краниальная морфология V. exspectatus демонстрирует сочетание характеристик раннепермских Discosauriscidae и северодвинско-вятских Karpinskiosauridae, имея сходство с первыми в организации отико-скуловой области и предчелюстных костей, а со вторыми – в характере озубления небного комплекса, форме и увеличенном размере tabularia, что в совокупности подтверждает предположение о филогенетической преемственности указанных семейств. Находка базальных карпинскиозаврид в верхах уржумского яруса хорошо согласуется со стратиграфическими данными, в т.ч. с недавним обнаружением дискозаврисцид в более древних (уфимско-казанских) отложениях средней перми восточно-европейского региона (местонахождение Ключики).

Ключевые слова: Volgerpeton exspectatus gen. et sp. nov., Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae, уржумский ярус, Европейская Россия, морфология, филогения, эволюция

DOI: 10.31857/S0031031X24060094, EDN: QIEUIM

ВВЕДЕНИЕ

Karpinskiosauridae – эндемичное для Восточной Европы семейство сеймуриаморфных амфибий, включающее в себя единственный род Karpinskiosaurus Sushkin, 1925 в составе видов K. secundus (Амалицкий, 1921) и K. ultimus (Tchudinov et Vjushkov, 1956). В настоящее время присутствие карпинскиозаврид установлено более чем в 20 местонахождениях северодвинско-вятского интервала, однако в имеющейся коллекции группа представлена онтогенетически разнородным и количественно ограниченным материалом. Это обстоятельство, а также плохая

сохранность типовых экземпляров K. secundus сильно затрудняют как таксономическую идентификацию новых находок, так и ревизию уже описанных форм, синонимию которых пока невозможно исключить.

Данные о стратиграфическом распространении карпинскиозаврид в до-верхнесеверодвинских отложениях немногочисленны и нуждаются в уточнении. Древнейшая находка, определенная ранее как Karpinskiosauridae gen. indet. (Bulanov, 2003), происходит из нижнеказанского местонахождения Усть-Коин (Республика Коми), охарактеризованного голюшерминским субком-

плексом очерского комплекса тетрапод. Образец представляет собой фрагмент *dentale* (экз. ПИН, № 4416/14: Bulanov, 2003, рис. 54) с характерной для карпинскиозаврид горизонтальной сосудистой “исчерченностью” лабиальной стороны и слабоскладчатой структурой оснований челюстных зубов, которые по форме также напоминают таковые *Karpinskiosaurus*. Челюсть из Усть-Коина может указывать на довольно древнее происхождение семейства, однако неполнота образца, а также отсутствие других находок в местонахождении, которые могли бы быть проассоциированы с карпинскиозавридами, оставляют сомнения в столь раннем появлении группы на территории Восточной Европы, особенно принимая во внимание отсутствие ее остатков в казанско–верхнеуржумском интервале.

В 2005 г. изолированные кости черепа карпинскиозаврид, принадлежавшие особям разных, в т.ч. ларвальной, онтогенетических стадий, были описаны из местонахождения Воздвиженка-В в Оренбургской обл. (Буланов, 2005). Находки в том же разрезе архегозавроидных темноспондил (экз. ПИН, №№ 4538/8, 28: *Uralosuchus* sp.; опр. Ю.М. Губина), сиодонтидных и няфтозухидных диноцефалов (*Syodon* sp.: экз. ПИН, №№ 4538/29, 31; опр. М.Ф. Ивахненко; *Microourania mikia*, экз. ПИН, № 4538/7: Ivakhnenko, 2003) позволили предполагать наличие *Karpinskiosauridae* в составе ишеевского фаунистического комплекса. Отсутствие полной определенности в датировке местонахождения Воздвиженка-В обусловлено тем, что оно приурочено к аллювиальному врезу более поздней генерации, чем тот, в котором установлены элементы ишеевского сообщества (местонахождение Воздвиженка-А), а также тем, что оно является монотаксонным и не содержит остатков других тетрапод, которые смогли бы конкретизировать стратиграфическое положение этого костеносного уровня.

В 2008 г. наличие карпинскиозаврид в ишеевской фауне было подтверждено после их обнаружения в местонахождении Монастырский Овраг-D, приуроченном к верхнеуржумской части лимитотипа северодвинского яруса в разрезе Монастырский овраг Тетюшского р-на Республики Татарстан (Буланов, 2010). Местонахождение было открыто экспедиционным отрядом Саратовского ун-та под руководством М.Г. Миниха в 2007 г., проводившего детальное изучение отложений пограничного уржумского–северодвинского интервала разреза с целью на-

сыщения его фаунистической характеристики и уточнения положения ярусной границы (Миних и др., 2009). В 19 м ниже подошвы северодвинского яруса в левом борту основного русла оврага С.О. Андрушкевичем были найдены остатки рыб и отдельные кости ювенильных амфибий (Миних и др., 2009). Образцы были отобраны из известковистых глин, подстилаемых слоем известняка, с которым, как предполагалось, они были связаны фаціальным переходом, и потому рассматривались как один слой (слой 12 по: Миних и др., 2009). Раскопки этого костеносного уровня, проводившиеся автором в период 2008–2014 гг., показали, однако, наличие четкой границы между известняками и алевролитами, что обусловлено имевшим место кратковременным эрозионным эпизодом, который повлек за собой переыв кровли известняков и седиментацию на границе слоев маломощного (до 2 см) слоя гравелита, содержащего большое количество изолированных остатков рыб и ювенильных тетрапод.

Костеносный уровень (местонахождение Монастырский Овраг-D) прослеживается на обоих бортах основного русла Монастырского оврага примерно в 40 м ниже юго-восточного конца обнажения, в котором зафиксирована ярусная граница (обн. 101 по: Миних и др., 2009). Начиная с этой отметки, продуктивный горизонт трассируется не менее чем на 50 м вниз по оврагу по его левому борту. На более задернованном правом борту костеносный слой обнажается на протяжении около 15 м (обн. 99а) непосредственно под локальной линзой светло-бурых, сильно алевроитовых тонкозернистых песчаников с крупной десквамационной отдельностью по выветренной поверхности, в кровлю которых врезаны небольшие линзы песчаников более грубозернистых, серого и бурого цвета, содержащих гравийный и галечный материал, а также редкие кости наземных позвоночных (рис. 1).

Из остатков тетрапод, обнаруженных в местонахождении, наибольший интерес представляют находки, происходящие из раскопчных площадок, заложенных в правом борту, и приуроченные к перекрывающим костеносный гравелит серым известковистым глинам, мощность которых составляет 3–8 см (рис. 1: слой 3). В отличие от гравелитов, слой характеризуется значительно меньшей концентрацией костных остатков, но при этом содержит материал скелетной сохранности, принадлежащий ювенильным амфибиям различной таксономической принадлеж-

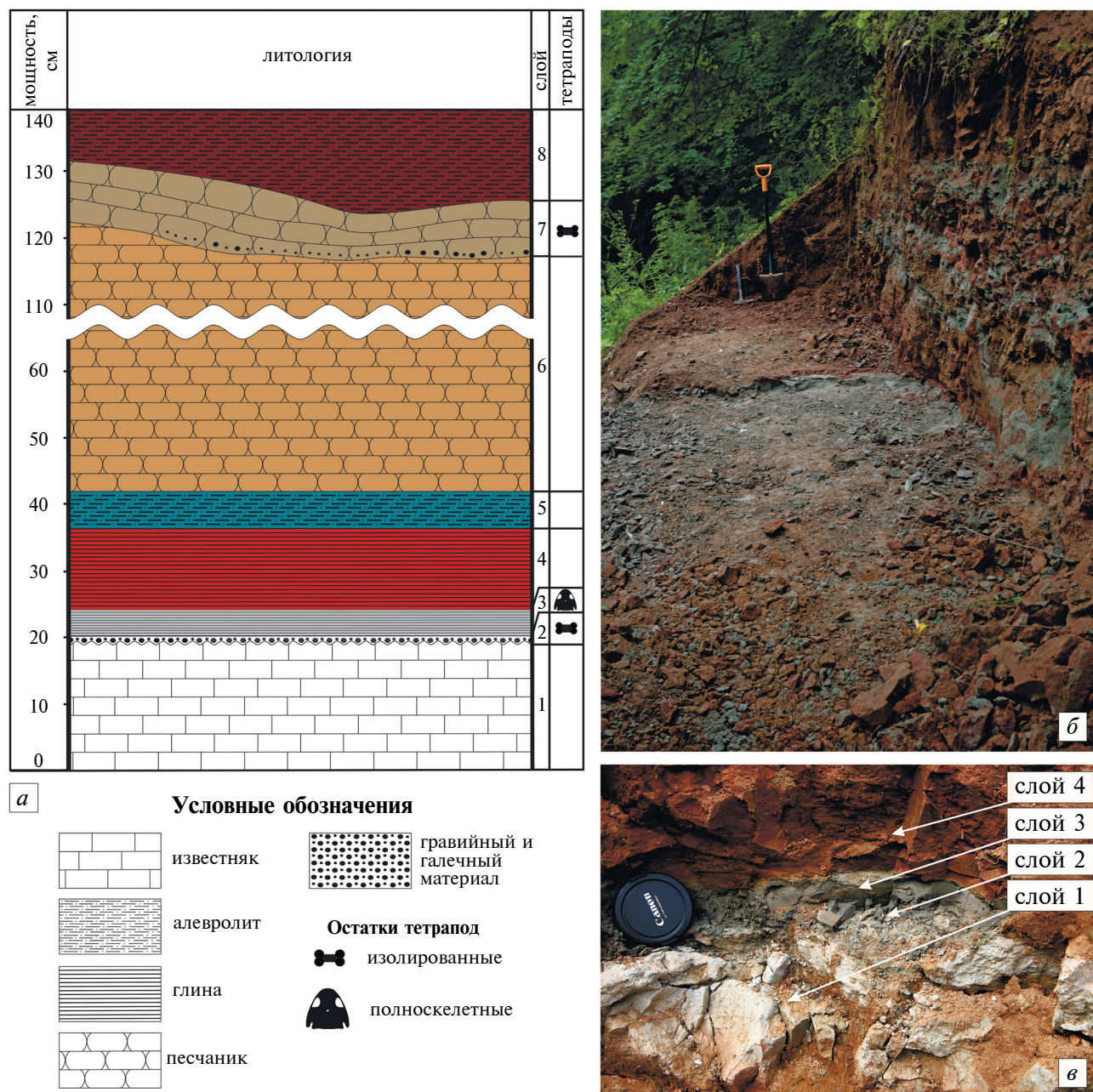


Рис. 1. Местонахождение Монастырский Овраг-D (Республика Татарстан, Тетюшский р-н; верхи уржумского яруса): *a* – литофациальная и тафономическая характеристика с указанием уровней находок наземных позвоночных; *б* – раскопочная площадка в правом борту оврага (обн. 99а); *в* – основной костеносный уровень (находка экз. ПИН, № 5303/131 приурочена к слою 3).

ности, преимущественно – сеймуриаморфам (Буланов, 2010).

Единственным таксоном тетрапод, формально описанным к настоящему моменту из Монастырского Оврага-D, является один из видов рода *Leptorhina* – *L. minima* (Kotlassiidae, Seymouriamorpha), установленный по презентативной выборке изолированных зубов поли-

куспидной морфологии, полученных при химической мацерации костеносных гравелитов слоя 2 (Буланов, 2020). В составе ориктоценоза по редким и фрагментарным остаткам определены архегозавроидные темноспондилы, которые, с большой вероятностью, являются продуцентами крупных копролитов, обнаруженных в кровле слоя 3 и содержащих обильную ры-

бью чешую. Кроме того, отдельные позвонки, когтевые фаланги и фрагменты челюстей, происходящие из гравелитов, могут быть интерпретированы как остатки диапсид, более точной таксономической идентификации которых препятствует фрагментарность находок, а обнаруженные здесь же изолированные зубы указывают на присутствие в местонахождении как хищных, так и мелких растительноядных терапсидных рептилий. Отдельного внимания заслуживает обнаружение в местонахождении фрагментов челюстей, отнесенных к роду *Kinelia* (экз. ПИН, №№ 5303/45, 46; Буланов, 2010), исходно установленному из местонахождения Воздвиженка-А по симфизному отделу *dentale*, систематическое положение которого остается дискуссионным (Буланов, 2002б; Säilä, 2009).

Наиболее типичной формой тетрапод в местонахождении является ранее неизвестный представитель *Karpinskiosauridae*, описываемый ниже как новый род и вид этого семейства — *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov. В колл. ПИН, № 5303 из Монастырского Оврага-Д новая форма представлена как отдельными костями, так и различной полноты скелетами, принадлежавшими особям ларвальной и, возможно, ранней постларвальной стадий (длина черепа от 18 мм до, предположительно, 30 мм). В основной массе черепá сопровождаются частями посткrania и дезинтегрированы на отдельные блоки вследствие диагенетического уплотнения осадка, что долгое время затрудняло точную таксономическую идентификацию материала и выбор информативного голотипа. Находки *V. exspectatus* gen. et sp. nov. скелетной сохранности происходят исключительно из глиняного слоя 3 (рис. 1), где их концентрация составляет от двух до четырех экз. на 1 м².

В 2013 г. в местонахождении был обнаружен сравнительно полный и слабо деформированный череп (экз. ПИН, № 5303/131), который был назначен голотипом вида; его длина составляет 18 мм. Наличие желобов сейсмической системы указывает на принадлежность экземпляра личиночной особи, что позволяет впервые рассмотреть краниальную морфологию карпинскиозаврид на ларвальной стадии онтогенеза и провести сравнение структур дерматокраниума *V. exspectatus* с таковой соразмерных экземпляров представителей других семейств *Seymourioidea* (sensu Bulanov, 2003) —

Discosauriscidae и *Seymouriidae*. В морфологическом плане *Volgerpeton* gen. nov. мозаично сочетает краниальные характеристики карпинскиозаврид и дискозаврисцид (что подтверждает предположение о филогенетической преемственности этих семейств: Bulanov, 2003), имея при этом большее сходство с первым из них, в связи с чем рассматривается как базальный представитель *Karpinskiosauridae*. Родовой ранг нового таксона продиктован наличием у голотипа не характерной для *Karpinskiosaurus* глубокой ушной вырезки, существенного изменения положения переднего края которой ранее не отмечалось в онтогенезе сеймуриаморф, что не позволяет трактовать этот признак как следствие возрастной изменчивости. Переходный статус *V. exspectatus* gen. et sp. nov. хорошо согласуется со стратиграфическими данными, поскольку типовое местонахождение таксона приурочено к верхам уржумского яруса и занимает промежуточное положение между интервалом типичного распространения рода *Karpinskiosaurus* (верхнесевродвинский подъярус — вятский ярус) и верхнеуфимско-казанским местонахождением Ключики (Пермский край), в котором недавно были обнаружены достоверные остатки *Discosauriscidae* (Бакаев и др., 2021; Буланов, 2022).

МАТЕРИАЛ И СОХРАННОСТЬ

Голотип *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov. (экз. ПИН, № 5303/131; рис. 2–6) был отпрепарирован с дорсальной стороны (рис. 2, а). Череп слабо деформирован и отчасти сохранил прижизненный объем при незначительно нарушенном расположении большинства кровеносных элементов крыши черепа относительно друг друга. На образце, однако, отсутствуют левые *maxillare*, *intertemporale*, *postorbitale*, а также подглазничный отдел левого *jugale*; левое *postparietale* продавлено вниз и разделено на фрагменты. Заглазничноскуловая область левой стороны была повреждена при находке образца, однако этот отдел дерматокраниума сравнительно полно представлен на противоположной стороне черепа, что позволяет составить представление о положении челюстных суставов и форме ушных вырезок.

Как показало томографическое сканирование, *praemaxillaria* при захоронении были смещены под носовые кости, где они располагаются внутри породы изолированно друг от друга, а правое *quadratojugale* смещено под соседнее

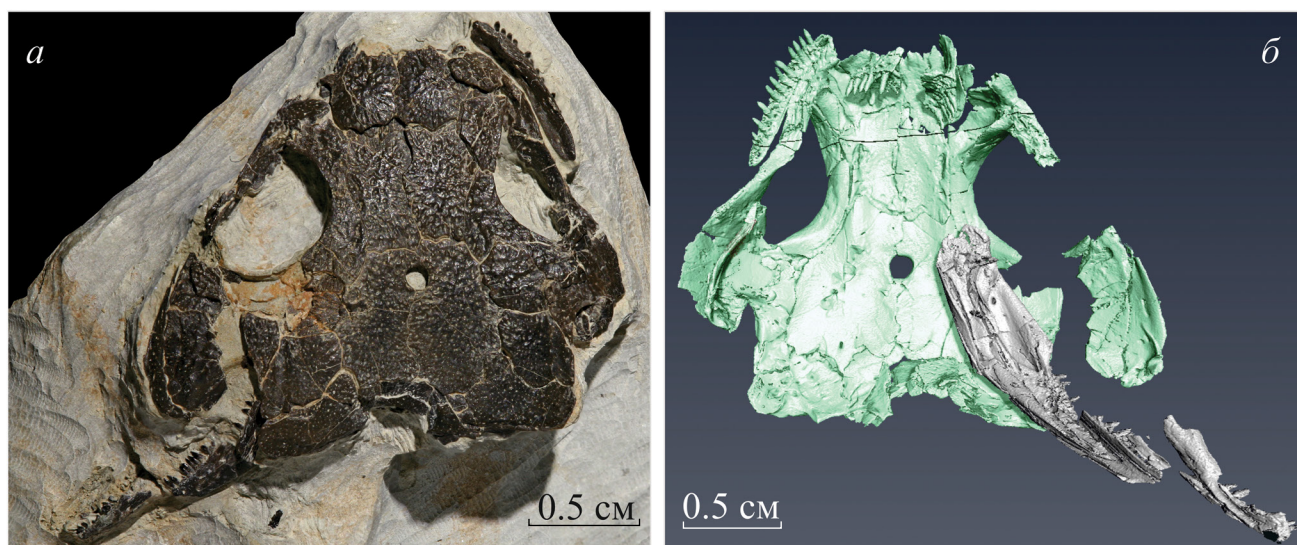


Рис. 2. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, череп ларвальной особи: *а* — вид сверху; *б* — КТ-реконструкция, демонстрирующая части черепа, скрытые внутри породы, вид с вентральной стороны; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Монастырский Овраг-D; средняя пермь, терминальная часть уржумского яруса.

squamosum (рис. 2, *б*). В отличие от крыши черепа, небный комплекс был полностью дезинтегрирован: из всех составлявших его окостенений обнаружены только правое palatinum, располагавшееся сбоку от правого maxillare, и vomer той же стороны, извлеченный при препарировании из левой орбиты. Нижняя челюсть представлена на образце левой ветвью, которая разделена на два блока и развернута передним концом назад; ее передняя половина при этом экспонируется позади черепа, в то время как артикулярный отдел перекрыт костями височной области (рис. 2, *б*; *б*, *к–м*).

Данные, полученные в результате компьютерной томографии голотипа *V. exspectatus* позволили существенно детализировать морфологическую характеристику вида и визуализировать структуры, скрытые от прямого наблюдения. Сканирование выполнено в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) на микротомографе NeoScan80 с разрешением 9 мкм, угле сканирования 180° (с шагом 0.1°), использовании медного фильтра толщиной 0.1 мм и значении усреднения яркости пиксела 8. Приводимые в работе реконструкции смоделированы в программе Avizo V2019.1. КТ-модели использованы для иллюстрации большинства описываемых далее структур; часть приводимых в работе изображений (рис. 6) получена на СЭМ Tescan Vega3 (ПИН РАН).

ОТРЯД SEYMOURIAMORPHA

НАДСЕМЕЙСТВО SEYMOURIOIDEA WILLISTON, 1911

СЕМЕЙСТВО KARPINSKIOSAURIDAE SUSHKIN, 1925

Род *Volgerpeton* Bulanov, gen. nov.

Название рода — от реки Волга и *ἐρπετόν древнегр.* — змея.

Типовой вид — *Volgerpeton exspectatus* sp. nov.; уржумский ярус средней перми Республики Татарстан.

Диагноз. Передний край ушных вырезок расположен на уровне переднего края надвисочных костей (1). Премаксиллярная фонтанель отсутствует (2). На дорсальной поверхности крыши черепа чешуйчатая кость глубоко проникает в область теменного щита (3). Передний край squamosum широкий, прямой и ориентирован под прямым углом к продольной оси черепа (4). Носовая кость имеет длинный антеролатеральный отросток (5). Латеральный фланг надвисочной кости резко изогнут посередине своей длины (6). Заглазничный отдел скуловой кости имеет субквадратную форму: его дорсальный, вентральный и каудальный фланги сходятся под прямыми углами (7). Квадратноскуловая кость имеет протяженный *crista praequadrata* (8). Форма palatinum близка к прямоугольной (9). Латеральные элементы небного комплекса (vomer и palatinum) пере-

секает непрерывный ряд плотно посаженных крупных зубов, дублирующий озубление челюстной аркады (10). Внешняя сторона dentale не несет горизонтальной сосудистой “исчерченности” (11).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От рода *Karpinskiosaurus* отличается: большей глубиной ушных вырезок; отсутствием премаксиллярной фонтанели; глубокой интервенцией чешуйчатой кости в область теменного щита на дорсальной поверхности крыши черепа; расширенным, прямолинейным и поперечно ориентированным передним краем squamosum; наличием длинного антеролатерального отростка у носовой кости; резким изгибом латерального фланга надвисочной кости (при отсутствии его инвагинации со стороны ушной вырезки); квадратной формой заглазничного отдела скуловой кости; наличием протяженного, диагонально ориентированного гребня (crista praequadrata) на квадратноскуловой кости, берущего начало от параквадратного отростка; удлинённо-прямоугольной формой palatinum; наличием на латеральных элементах неба непрерывного ряда крупных зубов, дублирующего озубление челюстной аркады; отсутствием горизонтальной сосудистой “исчерченности” внешней стороны зубной кости.

Замечания. Признаки, перечисленные в диагнозе, отличают *Volgerpeton* gen. nov. от рода *Karpinskiosaurus*. Многие фактические отличия голотипа *V. exspectatus* от видов *Karpinskiosaurus*, такие как отсутствие мелких зубов на vomer и palatinum, а также прямая форма затылочного края черепа, не рассматриваются как диагностические, поскольку, предположительно, связаны с возрастной изменчивостью. Очевидными онтогенетическими отличиями являются наличие на элементах дерматокраниума желобов сейсмо-сенсорной системы, слабое развитие покровного орнамента, укороченность преорбитального отдела черепа и связанная с этим диспропорция образующих его окостенений, положение челюстных суставов впереди затылка, наличие широких задневисочных впадин, небольшая длина maxillare, меньшее число размещенных в нем зубов и отсутствие у них плицидентиновой структуры оснований, что следует из имеющихся данных по ранним стадиям развития других сеймуриаморф (Ивахненко, 1981; Klembara, 1997; Bulanov, 2003; Klembara et al., 2006, 2007; Буланов, 2006).

Признаки (1) и (2) диагноза сближают *Volgerpeton* с *Discosauriscidae*. Признаки (3), (4), (5), (6) и (10) отличают *Volgerpeton* от всех родов *Seymourioidea* (sensu Bulanov, 2003): *Discosauriscus*, *Ariekanerpeton*, *Spinarerpeton*, *Makowskia* (*Discosauriscidae*) и *Seymouria* (*Seymouriidae*), причем признак (10) соответствует его состоянию у котлассидных сеймуриаморф (Bulanov, 2003; Klembara, 2005, 2009, 2011; Klembara et al., 2006, 2007; Буланов, 2014).

Volgerpeton exspectatus Bulanov, sp. nov.

Название вида *exspectatus* лат. — ожидаемый, желанный.

Голотип — ПИН, № 5303/131, череп ларвальной особи (рис. 2, а); Россия, Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Монастырский Овраг-D; терминальная часть уржумского яруса средней перми.

Описание (рис. 2–6). **Общая характеристика.** Череп голотипа имеет длину 18 мм. Преорбитальный отдел значительно короче посторбитального. Сохранность голотипа позволяет предполагать резко наклонное (субвертикальное) положение скуловых отделов по отношению к теменному щиту. Орбиты овальной формы; длина их проекции на сагиттальную ось составляет треть (35.4%) полной длины черепа, а задние края орбит располагаются слегка позади уровня середины его длины. Отверстия наружных ноздрей развернуты антеролатерально. Челюстные суставы выдвинуты вперед относительно затылочного края черепа до уровня задних отделов supratemporalia. Затылочный край, по-видимому, был прямым, если не считать небольших вдавлений в области медиальных отделов tabularia. Швы между большинством костей крыши черепа ровные или слабо ундулирующие; швы между парными костями осевого отдела имеют форму зигзагов большой амплитуды. Почти все элементы дерматокраниума слегка раздвинуты по шовным контактам, что позволяет наблюдать характер сочленения большинства окостенений, представленных на голотипе. Начало становления покровного орнамента фиксируется на многих элементах крыши черепа, где он представлен слабо выраженными и равномерно распределенными углублениями, приуроченными к местам выходов питающих сосудов, а также разделяющими их пологими валиками (рис. 3, а). Более рельефная орнаментация наблюдается на костях осевого отдела передней половины черепа (на frontalia, praefrontalia, nasalia,



Рис. 3. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, КТ-реконструкция черепа (нижняя челюсть не показана): *a* – дорсально, *б* – вентрально, *в* – антеродорсально, *г* – латеродорсально (справа), *д* – постеродорсально, *е* – латерально (слева). Обозначения: *cio* – инфраорбитальный канал сейсмочувствительной системы, *cot* – орбитотемпоральный гребень, *cso* – супраорбитальный канал сейсмочувствительной системы, *cst* – сагиттальный гребень, *fl.Por* – фланг причленения заглазничной кости, *It* – межвисочная кость, *J* – скуловая кость, *L* – слезная кость, *loct* – затылочная пластина таблитчатой кости, *Mx* – верхнечелюстная кость, *N* – носовая кость, *paln* – антеролатеральный отросток носовой кости, *Pmx* – предчелюстная кость, *Por* – заглазничная кость, *Ppd* – правая заднетеменная кость, *Pps* – левая заднетеменная кость, *Prf* – переднелобная кость, *Psf* – заднелобная кость, *Qj* – квадратноскуловая кость, *Smx* – септомаксиллярная кость, *Sq* – чешуйчатая кость, *St* – надвисочная кость, *T* – таблитчатая кость.

на передних отделах parietalia), а также на jugale. Желоба сейсмодатчиков хорошо прослеживаются в большинстве мест их стандартного расположения у сеймуриаморф.

Parietale. Теменные кости удлиненные, изометричной формы, незначительно расширенные в средней части. Спереди parietalia проникают в межорбитальную область, где они слабо вдаются в задние фланги frontalia. Передний край крупного теменного отверстия, имеющего почти правильную круглую форму, расположен на уровне задних краев орбит и достаточно далеко отстоит от границ с лобными костями. По периферии foramen parietale обрамляется желобком. На дорсальной стороне черепа латеральные края parietalia образуют вырезки, вмещающие выпуклые фланги примыкающих сбоку костей височной группы, а также postfrontale и tabulare. Для всех перечисленных элементов, а также для лежащих впереди frontalia теменные кости формируют широкие подстилающие пластины, в связи с чем их площадь на вентральной поверхности крыши черепа значительно увеличена (рис. 3, а, б).

Линия шва, образуемого теменными костями, неровная; на дорсальной и вентральной сторонах она образует широкие разнонаправленные петли, что определяет чередующееся площадное перекрывание элементов вдоль линии сагиттального шва. Сзади parietalia широко подстилаются заднетеменными костями и, возможно, самыми медиальными краями tabularia.

Сагиттальный гребень на вентральной стороне крыши черепа не имеет резких границ и почти не выражен в рельефе (рис. 3, б), однако утолщение теменных костей вдоль образуемого ими шва очевидно. Гребень разделяется теменным отверстием на резко очерченные килевидные орбитотемпоральные гребни, расходящиеся антеролатерально под углом около 90° (рис. 3, б). После захождения в межорбитальную область гребни резко изменяют направление и далее следуют вперед по шву между frontalia и postfrontalia, проходя при этом через треугольные выросты теменных костей, вклинивающиеся между указанными элементами (рис. 3, б).

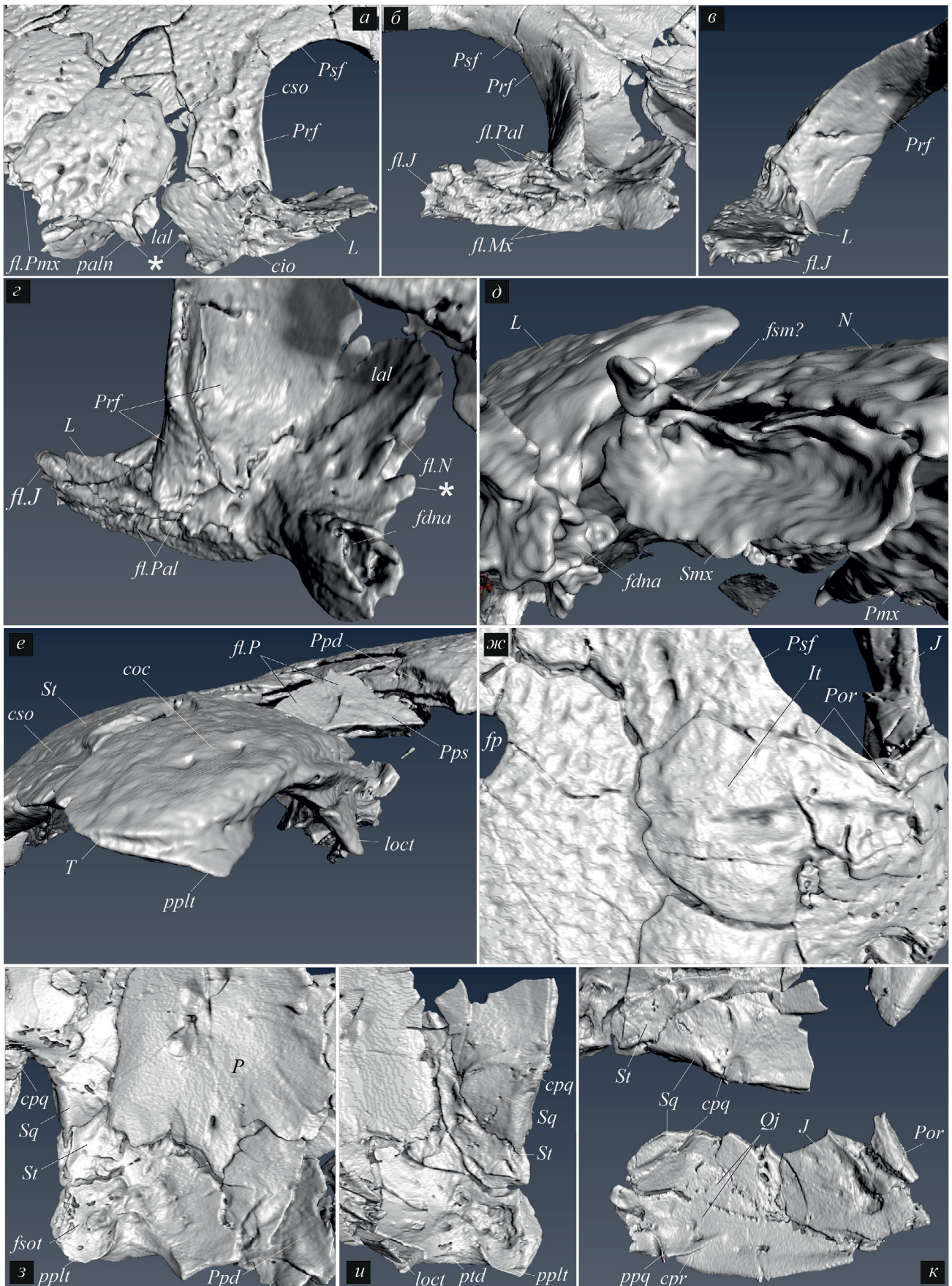
Frontale. Лобные кости незначительно короче теменных. Ширина флангов приращения parietalia и nasalia примерно одинакова, но в своей средней части каждая лобная кость образует выраженный латеральный выступ, который отделен от орбит узко контактирующими прае-

и postfrontale. Как и у теменных костей, шов между frontalia имеет форму широкого зигзага, несовпадение положения которого на дорсальной и вентральной сторонах обеспечивает широкое взаимное перекрывание элементов вдоль продольной оси черепа. Латеральные выступы frontalia захватываются желобами надглазничных каналов сейсмодатчиков системы, образованных серией крупных ямок с расположенными внутри крупными отверстиями.

Как на дорсальной, так и на вентральной стороне лобные кости вдаются спереди в носовые вдоль линии сагиттального шва, однако во втором случае это выражено сильнее по причине наличия у frontalia хорошо развитых пластин, простирающихся под nasalia почти до уровня центров их окостенения.

На вентральной стороне крыши черепа латеральные отделы лобных костей заметно опущены вниз относительно медиальных, что определяет сводчатый профиль межорбитального отдела дерматокраниума (рис. 3, б). Центры окостенения frontalia смещены к их латеральным флангам, на что указывает наличие здесь разделенных валиками отверстий. Их положение на визуальном продолжении орбитотемпоральных гребней свидетельствует об исходном размещении центров окостенения frontalia над хрящевыми пластинами pila praeoptica (этмосфеноида).

Nasale. Длина носовых костей равна их максимальной ширине. Оба элемента имеют изометричную форму и разделены зигзагообразным швом (рис. 3, а). Спереди nasalia образуют единую (не разделенную вырезкой) торцевую зазубренную поверхность для крепления дорсальных отростков премаксилл. Вырезка, образованная краем наружной ноздри, пологая; она занимает половину ширины nasale и отделена от площадки крепления премаксиллы небольшим треугольным выступом. Постеролатеральная стенка вырезки образована длинным узким отростком, который отделяет дорсомедиальный отдел слезной кости от назального отверстия (рис. 4, а). Задние фланги носовых костей вдаются в лобные кости по центру ширины последних, налегая на образуемые ими контактные пластины. Латеральные отделы nasalia заметно изогнуты вентролатерально, что придает костям сводчатый характер (рис. 3, в). Дорсальная поверхность nasalia несет образованные серией крупных отверстий желоба супраорбитальных сейсмодатчиков каналов, проходящие через центры окостенения на значительном расстоя-



нии от краев назальных отверстий и оканчивающиеся у границ с праемахиллария.

Praefrontale. На дорсальной стороне крыши черепа praefrontale имеет неправильно-трапециевидную форму (рис. 4, *a*) и по площади уступает postfrontale, с которым оно контактирует впереди от уровня середины длины орбиты, налегая на передний край этой кости, несущий небольшие гребневидные выступы. Орбитальный край более тонкий по сравнению с таковым postfrontale и, в отличие от него, слегка приподнят над поверхностью крыши черепа. Несколько крупных отверстий, заглубленных в направлении центра окостенения, маркируют место прохождения надглазничного сейсмочувствительного канала, который в передней части элемента образовывал резкую флексуру при выходе на носовую кость (рис. 4, *a*).

С вентральной стороны, сразу впереди от контакта с postfrontale, переднелобная кость разделяется на дорсальную и орбитальную пластины, ориентированные друг к другу под углом около 70° и расширяющиеся вперед и вниз, соответственно. За счет своей сложной конфигурации, переднелобная кость охватывала хрящевую обонятельную капсулу сверху, сзади и отчасти медиально, поскольку вентромедиальное окончание орбитальной пластины отклоняется вперед (рис. 4, *b*). Praefrontale подстилает заднюю часть предглазничного отдела lacrimale по всей его высоте (рис. 4, *b*). Для сочленения с nasale кость формирует короткую, но выдержанную по ширине контактную площадку, что видно на обеих сторонах черепа, благодаря слабому смещению костей из инсидной позиции (рис. 3, *a*). С frontale переднелобная кость образует торцевой контакт без выраженного взаимного перекрывания.

Неровный характер самой вентральной окочечности орбитальной пластины praefrontale позволяет предполагать ее контакт с palatinum медиальнее места крепления к нему слезной кости

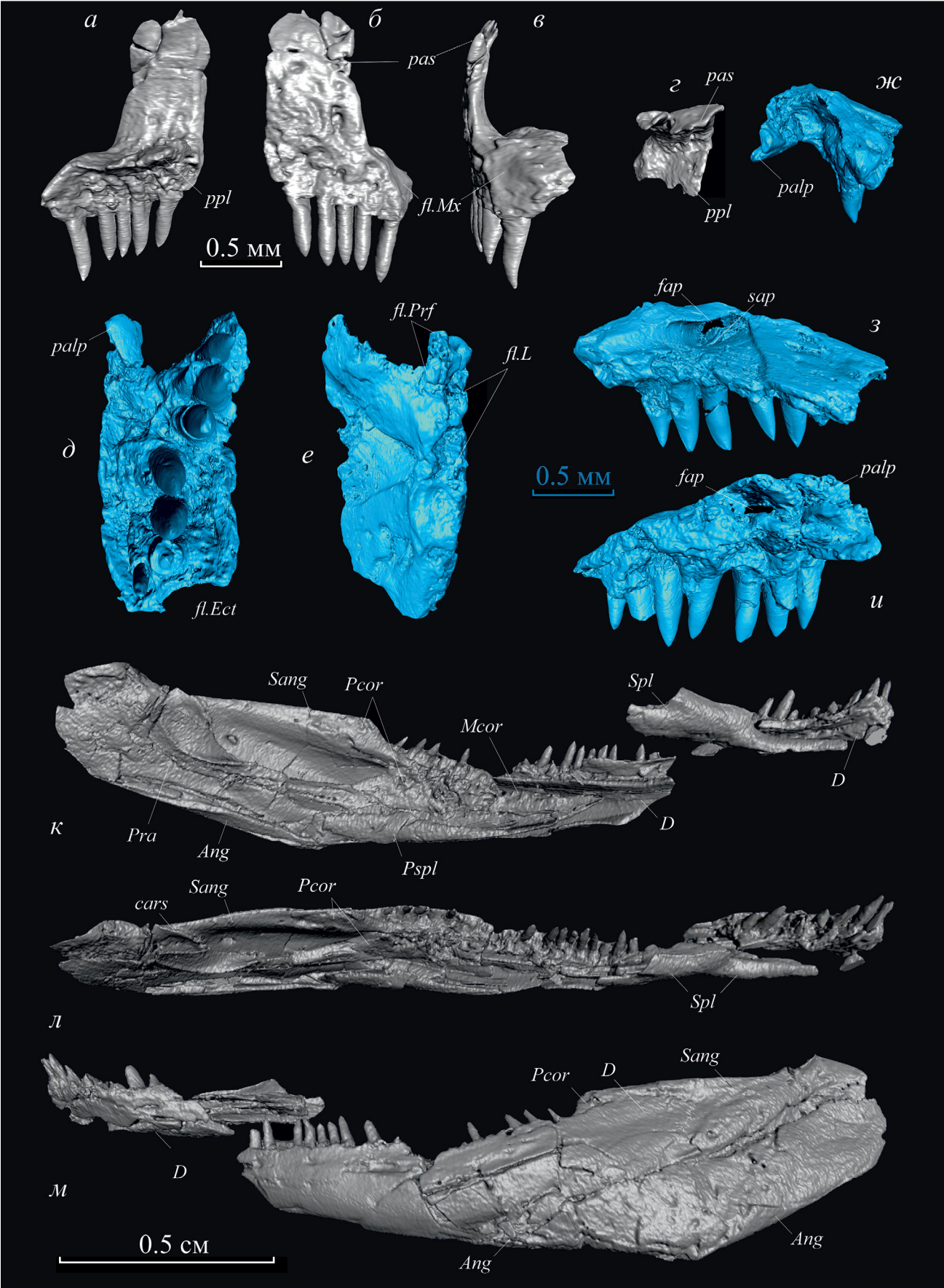
(см. ниже). Предположительно, конец пластины проецировался на неровный дорсальный край стенки, обрамляющей хоану (рис. 5, *e*).

Postfrontale. От границы с praefrontale заднелобная кость равномерно расширяется по направлению назад и разделяется выемкой в каудальном фланге на два отростка, обрамляющих переднюю часть intertemporale. Медиальный отросток вклинивается между parietale и intertemporale до уровня середины теменного отверстия, а латеральный контактирует с postorbitale по шву, перпендикулярному краю орбиты. Снизу медиальный отросток полностью перекрывается теменной костью, в связи с чем на вентральной стороне крыши черепа postfrontale имеет форму узкой, вытянутой вдоль орбитального края серповидной пластины, в центральной части которой присутствуют несколько отверстий с подходящими к ним желобками (рис. 3, *b*). За счет подстилающих пластин, образуемых костью для praefrontale и postorbitale, ее длина на вентральной стороне значительно увеличена.

Ряд крупных углублений, протягивающийся вдоль медиального фланга postfrontale на его дорсальной стороне, маркирует место прохождения canalis supraorbitalis сейсмочувствительной системы, который спереди выходит на латеральный фланг лобной кости, а сзади — на медиальный фланг межвисочной.

Lacrimale. Предглазничный отдел lacrimale по длине равен подглазничному (рис. 3, *a*; 4, *a*). В предглазничной части кость формирует высокую восходящую пластину, подстилаемую вблизи орбиты как nasale, так и praefrontale (рис. 4, *a*, *г*). Антеродорсальная часть lacrimale отделена от отверстия наружной ноздри узким латеро-вентральным отростком nasale, на конце которого имеется небольшая впадина, вмещавшая направленный вперед шпоровидный выступ, расположенный у основания lamina ascendens

←
Рис. 4. Volgerpeton exspectatus gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, детали морфологии черепа, КТ-реконструкция: *a* — левая преорбитальная область, латеродорсально; *b* — тот же отдел, вентрально; *в* — характер сочленения praefrontale и lacrimale в антеровентральном углу орбиты, вид сзади; *г* — левая преорбитальная область, антеромедиально; *д* — правое сертомахилларе, вид спереди, каудодорсально; *e* — левое tabulare, постеролатерально; *ж* — заглазнично-височная область правой стороны, дорсально; *з* — затылочно-височная область правой стороны, вентрально; *и* — затылочно-височная область левой стороны, вентрально; *к* — левый скуловой отдел, медиально. Обозначения: *scs* — затылочная комиссура сейсмочувствительной системы, *cprq* — параквадратный гребень (crista paraquadrata) чешуйчатой кости; *cpr* — предквадратный гребень (crista praequadrata) квадратноскуловой кости; *fdna* — переднее (дистальное) отверстие слезно-носового протока; *fl.* (*J*, *Mx*, *N*, *P*, *Pal*, *Pmx*) — фланги причленения перечисленных костей; *fsot* — поверхность прилегания слуховой капсулы; *lal* — восходящая пластина слезной кости; *P* — теменная кость; *pplt* — постеролатеральный отросток таблитчатой кости (рудиментарный); *ppq* — параквадратный отросток квадратноскуловой кости (pr. paraquadratus); *ptd* — свод задневисочной впадины; остальные как на рис. 3. Звездочкой обозначены отросток у основания восходящей пластины слезной кости и соответствующая ему выемка на окончании антеролатерального отростка носовой кости.



lacrimalе (рис. 4, а, з). Подглазничный отдел кости широкий, низкий, лежит в субгоризонтальной плоскости и оканчивается сложной вогнутой контактной площадкой с карнизообразно нависающим верхним краем, вмещавшей переднюю оконечность jugale (контакт костей представлен на правой стороне черепа). Сложно организован и контакт lacrimalе с praefrontale, несущий элементы зубчатого сочленения (рис. 4, а, в, з).

Вентральная поверхность lacrimalе, за исключением ровной латеральной зоны, контактировавшей с maxillare, рассечена бороздами на высокие продольные зазубренные гребни (рис. 4, б, з), которые проецировались на латеральный край palatinum, в т.ч., предположительно, на основание его антеролатерального отростка.

Дорсальный край lacrimalе вблизи контакта praefrontale и nasale захватывается краем желобка надглазничного сейсмогенераторного канала, однако этот его участок не содержит отверстий. Напротив, желоб с. infraorbitalis, протягивающийся вдоль контакта с максиллой, на всем его протяжении хорошо выражен и трассируется серией отверстий, самое крупное из которых расположено впереди от вырезки, образованной дорсальным выступом maxillare, и открывается вперед (рис. 4, а).

Дистальное отверстие слезно-носового протока (рис. 4, з) широкое и расположено с торца антеровентрального края lacrimalе, в связи с чем не экспонируется в латеральной проекции. Положение проксимального отверстия у левого lacrimalе не вполне очевидно по причине повреждения кости на участке, примыкающем к краю орбиты (рис. 2, а). На правой стороне орбитальный край кости осложнен небольшой выемкой, протяженность которой составляет примерно четверть длины ее предглазничного отдела. Не исключено, что выемка является результатом повреждения, однако более вероятно, что ее наличие связано с недоокостенением внешней стенки протока, которое наблюдается у соразмерных экземпляров Discosauriscus

austriacus и Seymouria sanjuanensis (Klembara, 1997; Klembara et al., 2007).

Septomaxillare. Правое septomaxillare голотипа хорошо сохранилось и располагается в инситуном положении относительно носовой кости, занимая всю ширину образуемой ею носовой вырезки. Элемент имеет форму удлиненной, глубоко вогнутой вдоль длинной оси пластины (рис. 4, д), вентролатеральный край которой образует небольшой, слегка отогнутый вентрально выступ, по-видимому, проецировавшийся на шов между praemaxillare и maxillare. В проксимодорсальной части элемента имеется отверстие, которое, по-видимому, может интерпретироваться как foramen septomaxillaris, хотя его размер существенно меньше дистального отверстия слезно-носового протока (рис. 4, д).

Postparietale. Заднетеменные кости голотипа сильно различаются по размеру. Миниатюрное правое postparietale сохранило свое инситуное положение и имеет неправильно-треугольную форму (рис. 3, д); его латеральный край налегает на прилежащий фланг tabulare. Затылочная пластина ориентирована вертикально и отделена от затылочной бровки теменного щита расширяющимся медиально желобком (рис. 3, д). Левое postparietale расколото на фрагменты, но его форма легко реконструируется, благодаря окружающим дермальным элементам, сохранившим свое исходное положение. По размеру эта кость вдвое превосходила правое postparietale и образовывала широкую подстилающую пластину для обеих теменных костей (рис. 3, д; *fl.Pp*).

Tabulare. По своим размерам и пропорциям таблитчатая кость V. exspectatus имеет очевидное сходство с таковой известных видов Karpinskiosaurus, резко отличаясь при этом от tabulare других сеймуриаморф. Данный элемент очень крупный: его площадь на дорсальной стороне превышает совокупный размер заднетеменных костей (рис. 3, а). Для сочленения с parietale таблитчатая кость формирует широкий, антеромедиально направленный выступ, подстилаемый теменной костью по всей его

Рис. 5. Volgerpeton exspectatus gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, КТ-реконструкции: а–г – левое praemaxillare: а – сзади, б – спереди, в – латерально, г – дорсально; д–и – правый vomer: д – вентрально, е – дорсально, ж – спереди, з – медиально, и – латерально; к–м – левая ветвь нижней челюсти: к – медиально, л – дорсально, м – латерально. Обозначения: Ang – угловая кость; cars – гребень, ограничивающий спереди сочленовную кость; D – зубная кость; fap – отверстие постхоанного анастомоза; fl. (Ect, L, Mx, Prf) – фланги причленения наружнокрыловидной, слезной, верхнечелюстной и переднелобной костей, соответственно; Mcor – средний короноид; palp – антеролатеральный отросток небной кости; pas – восходящий (дорсальный) отросток предчелюстной кости; Pcor – задний короноид; ppl – небный отросток предчелюстной кости; Pra – предсочленовная кость; Pspl – задняя пластинчатая кость; Sang – надугловая кость; sap – желоб постхоанного анастомоза; Spl – пластинчатая кость.

длине и по этой причине отсутствующий на вентральной стороне крыши черепа. Образующий *tabulare* выступ меньшего размера внедряется в задний отдел *supratemporale* в месте пересечения границы костей желобом височной ветви с *supraorbitalis*.

Латеральный отдел кости расширен в антерокаудальном направлении, слегка округлен постеролатерально и имеет резкий вентральный наклон. Латерокаудальный отросток почти редуцирован (рис. 4, *e*; *ppl1*). Задневисочные впадины широкие. Медиально кость формирует широкую окципитальную пластину, полностью представленную на левой стороне голотипа, но разделенную здесь трещинами на несколько частей (рис. 3, *д*). Как и на *postparietale*, затылочная пластина ориентирована почти вертикально и отделена от края теменного щита по всей ее ширине желобом (рис. 4, *e*).

Несколько пологих углублений с крупными отверстиями в центре, которые расположены на дорсальной поверхности вдоль постеролатерального фланга на обоих *tabularia*, предположительно связаны с прохождением здесь затылочной комиссуры (рис. 3, *а*; 4, *e*).

На вентральной поверхности крыши черепа латеральный отдел *tabulare* формирует обширную чашеобразную структуру с неровной вогнутой поверхностью, маркирующую место крепления латерального отдела хрящевой слуховой капсулы. Центральная часть кости несет несколько крупных отверстий. Положение границы между теменной и таблитчатой костями свидетельствует, что первый элемент подстилает антеролатеральный отросток *tabulare* по всей его длине; однако при этом антеромедиальный отдел таблитчатой кости подстилает прилежащий участок *parietale*.

Intertemporale. Сохранившееся в составе крыши черепа правое *intertemporale* имеет удлиненно-гексагональную форму. Длинная ось кости развернута под углом около 35° к продольной оси черепа. Дорсальная поверхность окостенения несет поперечно ориентированный глубокий желоб заглазничной комиссуры сейсмодатированной системы, а также участок *sulcus supraorbitalis*, проходящий вдоль медиального фланга элемента. Окончания обоих сейсмодатированных желобов максимально сближены, но при этом разделены перемычкой.

В конструкции крыши черепа межвисочная кость занимала поверхностное положение,

поскольку подстилалась всеми окружающими окостенениями (за исключением, возможно, *postorbitale*), что демонстрирует левая сторона голотипа, где отсутствие *intertemporale* позволяет наблюдать подстилавшие этот элемент широкие пластины, сформированные *postfrontale*, *parietale*, *supratemporale* и *squamosum* (рис. 3, *а*). Таким образом, на вентральную поверхность открывался небольшой участок кости, отвечающий центру ее окостенения.

Supratemporale. На дорсальной поверхности *supratemporale* по размеру лишь незначительно превышает *intertemporale*. Задняя половина латерального фланга окостенения формирует часть обрамления ушной вырезки и ориентирована продольно. На этом участке край *supratemporale* заметно утолщен и несет с торца желоб, вмещающий шпорообразный постеродорсальный отросток *squamosum* (рис. 4, *з, и*). Передняя часть латерального фланга, ограниченная *squamosum*, резко изгибается антеромедиально, следствием чего является сильная экспансия *squamosum* в область теменного щита.

Ровная дорсальная поверхность кости осложнена только широким, глубоким и непрерывным желобом височной ветви *canalis supraorbitalis*, проходящим на значительной дистанции от латерального края *supratemporale* (далее вперед канал тянется в направлении заглазничной комиссуры по шву между *squamosum* и *intertemporale*). Задний край кости на обеих сторонах черепа несет выемку в месте его пересечения сейсмодатированным каналом.

Как и *intertemporale*, надвисочная кость подстилается всеми окружающими элементами дерматокраниума, в первую очередь *parietale* и *squamosum*, вследствие чего с вентральной стороны экспонируется только ее осевая зона, что можно наблюдать на левой стороне голотипа (рис. 4, *и*); еще более полное перекрывание центра окостенения указанными костями на противоположной стороне (рис. 4, *з*) с большой вероятностью является следствием деформации.

Postorbitale. У голотипа сохранилось только правое *postorbitale*. Несмотря на значительную глубину ушных вырезок, заглазничная кость хорошо развита и имеет широкий каудальный отросток трапециевидной формы, который при этом далеко отстоит от *supratemporale* по причине широко контактирующих чешуйчатой и межвисочной костей. Вентральный отдел широко сочленяется с *jugale* и отделен от орбиты отрост-

ком этой кости, восходящим вдоль орбитального края (рис. 3, *a*). Желоб заглазничной комиссуры сейсмодатчик системы глубокий и проходит через центр окостенения.

Jugale. У голотипа полностью представлено правое jugale, в то время как у левого элемента утрачена его подглазничная часть. Заглазничный отдел кости субквадратной формы: на обеих сторонах черепа его каудальный фланг прямой и расположен под прямым углом как к вентральному, так и дорсальному флангам (рис. 3, *z*, *e*). В районе орбиты антеродорсальный участок заглазничного отдела jugale, однако, формирует высокий отросток, восходящий вдоль орбитальной стенки и отделяющий от нее латеральный отдел postorbitale; таким образом, для этого элемента скуловая кость формирует субквадратную вырезку, что подтверждается формой прилежащего участка заглазничной кости. Подглазничный отдел jugale расширяется по направлению вперед, перекрывая заднюю часть максиллы по всей ее ширине (рис. 3, *a*), и образует сложный контакт со слезной костью на уровне конца передней трети глазницы.

Вдоль орбитального края и на некоторой дистанции от него по внешней стороне jugale протягивается желоб подглазничного сейсмодатчик канала, состоящий из плотно сгруппированных глубоких ямок, дорсальные стенки которых образуют над желобом карнизовидный уступ.

Squamosum. Обе чешуйчатые кости голотипа повреждены, но в совокупности позволяют составить полное представление о строении этого элемента у Volgerpeton. На обеих сторонах черепа медиальный фланг кости широко заходит в область теменного щита, вдаваясь в латеральные фланги inter- и supratemporale (рис. 3, *a*; 4, *ж*). Передний край отикального фланга более полно сохранившегося правого squamosum заглублен вперед немногим далее границы между указанными костями. Средняя часть левого squamosum повреждена, однако положение представленного на вентральной стороне медиального окончания crista paraquadrata, а также отпечаток недостающего фрагмента кости на породе указывают на аналогичное положение переднего края вырезки и на левой стороне черепа (рис. 2, *a*; 4, *и*). Передний край squamosum был прямым или почти прямым и протягивался в строго поперечном направлении, что устанавливается по его сохранившимся участкам на левой стороне и хорошо согласуется с формой

каудальной оконечности правого postorbitale. Несмотря на смещенное вперед положение края ушной вырезки, медиальный фланг squamosum образует направленный назад треугольный выступ, обрамляющий снаружи переднюю (скошенную) половину латерального фланга надвисочной кости. Дополнительно, каудальное окончание этого выступа squamosum формирует шпорообразный отросток, лежащий в пазу, образованном латеральным краем supratemporale и проходящим вдоль него по вентральной стороне продольным гребнем (рис. 4, *з*, *и*).

Помимо внедрения squamosum в область теменного щита на дорсальной поверхности крыши черепа, на вентральной стороне кость образует дополнительно широкую медиальную пластину, широко перекрываемую supratemporale (рис. 4, *з*, *и*). Как видно на правом squamosum, crista paraquadrata, как и у всех сеймурионидов, ограничивает спереди ушную вырезку, проходя по самому краю ее передней стенки, и прослеживается до самого края медиальной пластины squamosum.

Желоб инфраорбитального сейсмодатчик канала широкий, хорошо выражен в рельефе, имеет ровные стенки, несколько удален от края ушной вырезки и проходит вблизи центра окостенения в направлении заглазничной комиссуры.

Quadratojugale. На внешней стороне крыши черепа квадратноскуловая кость (рис. 3, *e*) невысокая на всем протяжении, равномерно понижается по направлению вперед и несильно выступает вниз относительно вентрального края jugale. Передняя оконечность элемента располагается на уровне задней стенки орбиты и далеко отстоит от maxillare. Вентральный край кости в задней ее половине слегка отвернут латерально, каудальное окончание обрамляет прилежащий фланг squamosum на участке ниже ушной вырезки. Внешняя поверхность квадратноскуловой кости несет несколько крупных отверстий, рассредоточенных по всей ее длине.

На внутренней стороне крыши черепа quadratojugale имеет неправильно-ромбовидную форму вследствие того, что образует обширную пластину, простирающуюся под squamosum (рис. 4, *к*). Начиная от передней оконечности кости, высота пластины быстро увеличивается в каудальном направлении; область ее распространения сзади ограничена проходящим вдоль края ушной вырезки параквадратным гребнем squamosum. Таким образом, вентромедиальная

поверхность квадратноскуловой кости более чем вдвое превосходит площадь ее наружной стороны. Параквадратный отросток (рр. paraquadratus), маркирующий положение суставного отдела palatoquadratum, хорошо выражен, имеет чашеобразную форму и сопровождается направленным вперед и вверх протяженным гребнем (*crista praequadrata*, новый термин), расположенным под углом около 40° к вентральному краю quadratojugale.

Praemaxillare. Как указывалось выше, на образце предчелюстные кости находятся в изолированном состоянии под передними отделами носовых костей (рис. 2, б; 5, а–г). Левое praemaxillare сохранилось полностью и имеет высокий, почти не сужающийся дорсально восходящий отросток, ширина которого соответствует первым четырем зубным позициям. Его медиальный край расположен вровень с симфизным краем зубной площадки, что позволяет говорить об отсутствии у *V. exspectatus* премаксиллярной фонтанели. Небный отросток почти не развит и представлен двумя небольшими выступами на медиальном краю зубной площадки (рис. 5, а, г). Левая предчелюстная кость содержит шесть зубных позиций, из которых предпоследняя не содержит зуба в рабочем положении. Несколько крупных отверстий прободают основание восходящего отростка с медиальной стороны; внешняя сторона кости также несет следы интенсивной васкуляризации. Восходящий отросток правого praemaxillare отломан примерно посередине его высоты. Этот элемент содержит семь зубных позиций, из которых первая и третья являются вакантными и сохранили вблизи зоны имплантации закладки коронок сменных зубов.

Maxillare. У голотипа полностью сохранилась правая верхнечелюстная кость, смещенная в сторону из своего прижизненного положения настолько, что это позволяет наблюдать ровную контактную поверхность, перекрывавшуюся вентролатеральным краем lacrimalе, а также jugale (рис. 2). Maxillare короткое: его задняя оконечность располагалась примерно на уровне середины длины орбиты. Кость содержит 18 зубных позиций, из них пять вакантных, в т.ч. — первая ячейка, внутри которой имеется сформированная коронка сменного зуба. Своей максимальной высоты maxillare достигает напротив четвертого максиллярного зуба, где дорсальный край кости образует низкий треугольный выступ. В этом месте высота maxillare соответ-

ствует высоте расположенных на этом участке зубов. Вырезка, образованная краем отверстия наружной ноздри, очень короткая и по длине соответствует первым двум зубным позициям, из чего следует, что вентральная стенка назального отверстия была сформирована преимущественно praemaxillare. В плане кость заметно изогнута и имеет примерно равную ширину на всем своем протяжении, при том, что высота maxillare равномерно уменьшается в каудальном направлении начиная от дорсального выступа. Как следствие, в подглазничном отделе высота максиллы меньше ее ширины. Внешняя поверхность кости прободена многочисленными отверстиями, что особенно выражено в передней части окостенения. Отверстия, расположенные вдоль лабиального парапета, направлены вниз; отходящие от них желобки анастомозируют и образуют канал, протягивающийся параллельно его вентральному краю (рис. 6, а).

Верхнечелюстные зубы монокуспидные, конической формы, без выраженного лингвального наклона вершинки, с короткими боковыми режущими кантами. Вершины зубов слегка заужены, что придает коронкам стреловидную форму (рис. 6, а). Основания зубов в поперечных КТ-сечениях не складчатые и имеют круглую форму, что определяет отсутствие у зубов выраженных контрфорсов.

Vomer. Сохранившийся правый сошник (рис. 5, д, е; 6, в) представляет собой удлиненную пластину, ширина которой почти в три раза меньше ее длины и почти не меняется на всем протяжении элемента, если не считать заметно сужающейся задней оконечности, скошенный латеральный край которой контактировал с palatinum. Остальная часть латерального фланга сошника несколько утолщена и образует медиальную стенку хоаны. Передний край кости прямой.

Вдоль медиального фланга vomer протягивается расширяющаяся вперед широкая лишенная гребней контактная площадка. По аналогии с *Discosauriscus* (Klembara, 1997) можно предполагать, что данная поверхность служила местом вентрального налегания vomer противоположной стороны и небной ветви правого pterygoideum, однако сохранность не позволяет установить положение границ между указанными элементами, и их соотношение у *Volgerpeton* остается неопределенным.

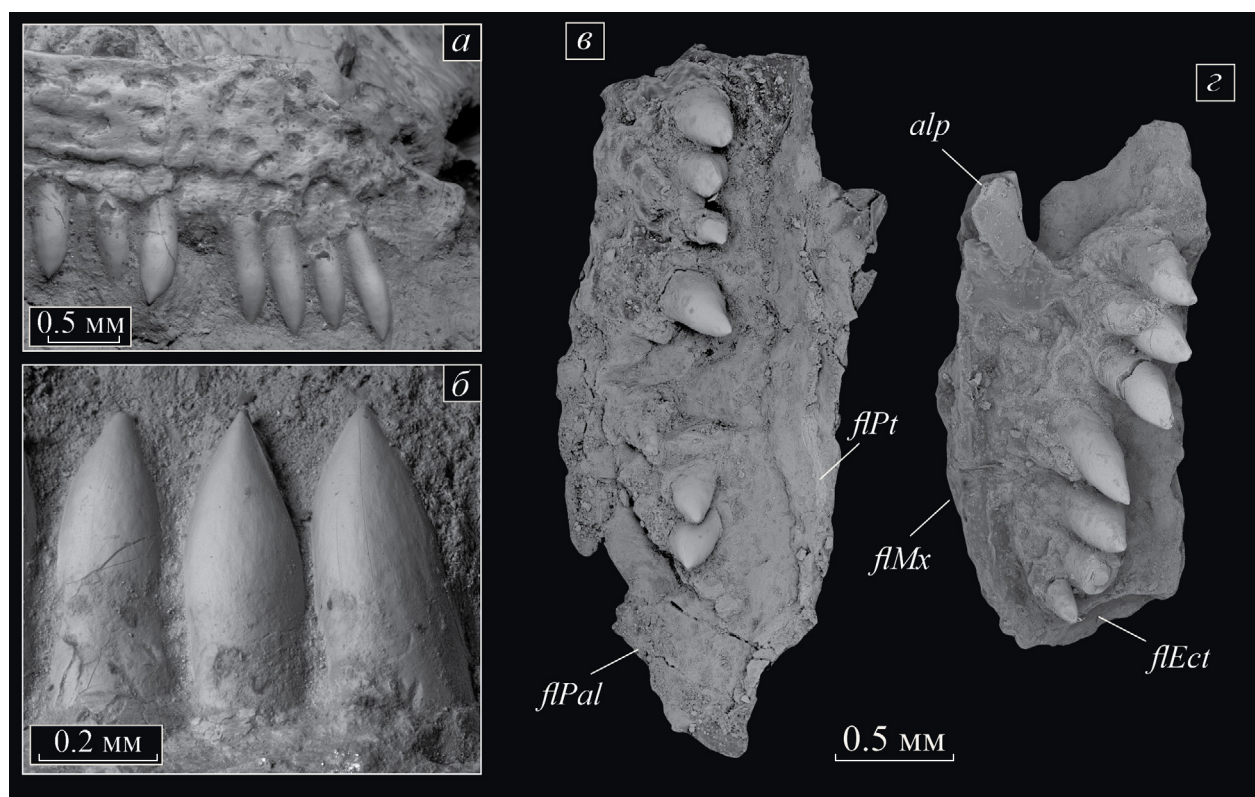


Рис. 6. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, элементы зубной системы челюстной и небной аркад: а – передний отдел правой верхнечелюстной кости, латерально; б – нижнечелюстные зубы, лабиально; в – правый vomer, вентрально; г – правое palatinum, вентрально. Обозначения: alp – антеролатеральный отросток, fl – фланги причленения: Ect – ectopterygoideum, Mx – maxillare, Pal – palatinum, Pt – pterygoideum.

На вентральной стороне вдоль продольной оси vomer протягивается ряд из шести увеличенных, но варьирующих по размеру зубов, разделенных в центральной части ряда одной вакантной позицией. Наиболее крупным является четвертый зуб, однако еще более крупный зуб, по-видимому, занимал вакантную ячейку, что следует из размера последней. Таким образом, самые крупные зубы vomer были приурочены к центру окостенения. Коронки зубов конические, не загнутые и не уплощенные апикально, но несут на обращенной вперед стороне короткий режущий кант (рис. 6, в).

Небольшой и плохо сохранившийся зуб располагается латерально от вакантной позиции и, по-видимому, является нерезорбированным зубом предшествующей генерации. Зубы в аналогичном положении присутствуют и на palatinum (см. ниже). Другие, в том числе мелкие “шагреновые” зубы, на сошнике отсутствуют.

Palatinum. У голотипа сохранилась только небная кость правой стороны черепа, которая шире, но при этом существенно короче описанного

vomer. Длина кости более чем вдвое превышает ее ширину. Если не считать самой каудальной оконечности (позади от размещенного на ней зубного ряда), ширина palatinum остается почти неизменной на всем протяжении элемента. Выемка, образованная краем хоаны, глубокая, округло-треугольной формы; формирующая ее стенка очень высокая. Антеролатеральный отросток, обрамляющий вырезку сбоку, хорошо развит. Латеральный фланг кости, особенно в передней части, высокий и рассечен гребнями и выступами; в каудальном направлении он постепенно понижается и приобретает более сглаженный характер (рис. 5, u). При вертикальной ориентации расположенных на palatinum зубов дорсальная поверхность кости имеет очевидный медиальный наклон (рис. 5, ж, е). Каудальный край элемента образует небольшую контактную площадку серповидной формы для крепления наружнокрыловидной кости; латеральный край либо не формировал, либо не сохранил горизонтальных пластин для контакта с pterygoideum.

Ряд зубов, по размеру сопоставимых с челюстными, протягивается диагонально через

всю небную кость от ее антеромедиального края, где она контактировала с vomer, через центр окостенения в направлении ее постеролатеральной оконечности. В передней части palatinum зубной ряд прямой, сильно дистанцирован от границы с максиллой и, при отсутствии вакантных позиций, содержит восемь зубов. Примечательно, что второй и последний зубы имеют меньший размер и вплотную примыкают латерально к более крупным соседним зубам (рис. 5, *д, и*; 6, *г*), что, в совокупности с небольшим размером, может являться указанием на их принадлежность предшествующей генерации. Это позволяет предполагать, что, в отличие от зубов маргинального комплекса, формирование новых крупных зубов на небных элементах не всегда сопровождалось утерей их предшественников. В целом, зубы, размещенные на palatinum, крупнее и слабее варьируют по высоте в сравнении с таковыми на vomer; при этом самые крупные зубы также приурочены к центральной части окостенения. Второй (небольшой) и предпоследний (шестой) зубы обломаны на уровне основания коронки; четвертый и пятый зубы разделены небольшой диастемой. Как и на vomer, мелкие “шагреневые” зубы на palatinum отсутствуют.

Коронки зубов конической формы, их вершинки занимают центрированное положение. Большинство зубов имеет короткий острый режущий кант вдоль той стороны коронки, которая обращена вперед (лучше выражен у крупных зубов).

Дорсальная поверхность небной кости позади хоанной вырезки несет широкий и глубокий желоб, образованный парой крупных сосудистых каналов, широко расходящихся медиально (рис. 5, *е, з, и*). Латерально каналы сливаются и перекрыты в этом месте костной перемычкой. Несколько крупных отверстий имеется на дорсальной поверхности задней части palatinum (рис. 5, *е*).

Нижняя челюсть. Как упоминалось, левая ветвь нижней челюсти голотипа отчасти экспонируется позади черепа и разделена на две части (рис. 2). Кроме того, челюсть несет множественные компрессионные деформации, в связи с чем ее исходные пропорции и объем сильно нарушены (рис. 5, *к, е*).

Dentale. Зубная кость (рис. 5, *к–м*) сохранила большую часть располагавшихся в ней зубов, число которых составляло не менее 30. Шесть или семь позиций, размещенных на различных участках зубного ряда, являются вакантными;

четыре вакантные ячейки сохранили закладки сменных зубов в базальном положении. Зубы (рис. 6, *б*) по форме аналогичны описанным для maxillare, т.е. имеют острые вершинки и короткие ровные режущие канты. Зубы присимфизного отдела заметно крупнее зубов, размещенных в центральной части зубного ряда (рис. 5, *к–м*).

В плане кость дугообразно изогнута, что акцентировано в симфизной области. Каудально dentale достигает середины длины аддукторной полости и имеет максимальную высоту напротив короноидного отростка. Задняя оконечность — треугольной формы и широко перекрывает снаружи передний отдел supraangulare. Внешняя сторона кости лишена скульптурных образований и резко отличается от наблюдаемого у Karpinskiosaurus отсутствием густой сети горизонтально ориентированных сосудистых каналов, наличие которой является диагностической характеристикой этого рода (Буланов, 2002а; Klembara, 2011). Тем не менее, вдоль лабиального парапета расположено несколько относительно крупных отверстий, а присимфизная область снаружи прободена множеством пор, что свидетельствует об интенсивной васкуляризации роstralной части нижнечелюстной дуги.

Angulare. Передний край angulare располагался несколько позади середины длины челюсти. В латеральной проекции передняя половина вентрального края кости ориентирована под углом около 150° по отношению к его задней половине. Дорсальный край кости прямой на всем протяжении и ориентирован горизонтально или субгоризонтально. В аддукторном отделе угловая кость не меняет своей высоты и почти не заходит на медиальную сторону челюсти (рис. 5, *к*).

Постеродорсально angulare достаточно широко перекрывает вентральный отдел supraangulare, что видно на образце благодаря взаимному смещению этих элементов (рис. 5, *м*). Дорсальный край медиальной пластины кости напротив центра окостенения несет округлую пологую вырезку, которая, с большой вероятностью, отвечает нижней части размещавшегося здесь небольшого Меккелева отверстия, описанного в сходном положении у Discosauriscus austriacus (Klembara, 1997).

Supraangulare. Надугловая кость равномерно увеличивает свою высоту по направлению вперед от присуставного отдела, где ее дорсальный край формирует небольшой латеральный отворот, до короноидного выступа, в постро-

ении которого она принимает участие наравне с *postcoronoideum*. Передний отдел кости охватывает заднюю оконечность *dentale*, как с дорсальной, так и с вентральной стороны; при этом антеровентральная оконечность кости, разделяющая *dentale* и *angulare*, по-видимому, не заходила вперед далее уровня короноидного отростка. Положение передней стенки не окостеневавшего на этой стадии *articulare* отчетливо маркируется хорошо выраженным и косо ориентированным пластиновидным гребнем, расположенным на медиальной стороне *supraangulare* (рис. 5, л; *cars*). Внутри аддукторной полости несколько впереди указанного гребня кость несет крупное отверстие.

Praearticulare. Передняя оконечность *praearticulare* на образце отчасти перекрыта сместившимся *postspleniale*. Дорсальный край элемента в аддукторном отделе челюсти сильно опущен относительно дорсального края *supraangulare* и лежит примерно посередине высоты челюсти. В области челюстного сустава, однако, кость резко воздымается вверх до уровня, предположительно отвечающего положению суставной поверхности остававшегося хрящевым *articulare*. Вдоль линии этого подъема край кости в дорсальной проекции резко расширен и образует широкий желоб, который пересекает край аддукторной ямы (рис. 5, к, л) и далее протягивается внутри нее до уровня задней оконечности *postcoronoideum*. На медиальной стороне челюсти желоб вентрально ограничен резко очерченным карнизообразным гребнем. Артикулярный отдел кости очень протяженный: его длина (отвечающая длине угловой кости) всего в 1.5 раза короче аддукторной полости.

Spleniale. Пластинчатая кость смещена из исходного положения вследствие отрыва присимфизного отдела нижней челюсти при деформации образца (рис. 5, к, л). Передний отдел кости на участке между *postspleniale* и симфизом образовывал нижнюю бровку челюсти и несильно выходил на ее латеральную поверхность. Очень пологий продольный желоб, наблюдаемый на фациальной стороне латеральной пластины *spleniale*, по-видимому, связан с сейсмочувствительными структурами и, таким образом, маркирует положение *canalis mandibularis* боковой линии.

Медиальная пластина *spleniale* поднимается до элементов короноидной серии, прикрывая при этом желоб меккелева хряща. Ее антеродорсальный край, однако, формирует протяженную вырезку, длина которой отвечает десяти перед-

ним зубным позициям. Поскольку пластинчатая кость на образце смещена из исходной позиции, положение ее переднего края относительно *dentale* и участие кости в построении симфизной поверхности не очевидны.

Postspleniale. Задняя пластинчатая кость имеет форму протяженной, резко вогнутой вдоль продольной оси пластины, занимавшей на челюсти преимущественно вентральное положение (рис. 5, к). В каудальном направлении кость постепенно расширяется, все сильнее заходя на медиальную сторону челюсти, и оканчивается на уровне середины длины *dentale*.

Короноидная серия. Передний и средний короноиды были сильно повреждены при деформации челюсти, и их фрагменты, содержащие элементы озубления, можно местами наблюдать вдоль лингвальной стороны зубной площадки *dentale*. Напротив, форма и размер *postcoronoideum* довольно точно воспроизводятся на КТ-реконструкциях (рис. 5, и, к). Кость имеет достаточно сильно вытянутую назад постеролатеральную пластину, входящую в состав короноидного отростка, дорсальный край которой несет выраженные продольные гребни. Латеральная поверхность пластины почти полностью перекрыта антеродорсальным отростком *supraangulare*, которое отчасти подстилает ее и вентрально. Медиальная пластина кости высокая, обрамляет аддукторную полость спереди (налегая на прилежащий участок *praearticulare*) и лишена озубления в приаддукторной области. Впереди от аддукторной ямы пластина на всем своем протяжении контактирует с *postspleniale*, перекрывая верхний край этой кости, и в передней части несет небольшие зубы. Граница элемента со средним короноидом, предположительно, расположена на уровне десятого с конца нижнечелюстного зуба.

Материал. Голотип.

В следующей публикации (часть 2) будут рассмотрены отдельные аспекты морфологии *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., данные по ларвальной стадии онтогенеза вида в сравнении с типовым родом семейства (*Karpinskiosaurus*), а также с представителями семейств *Discosauriscidae* (*Discosauriscus*) и *Seymouriidae* (*Seymouria*).

Автор выражает искреннюю благодарность А.В. Миних за предоставленные материалы и

информацию по местонахождению Монастырский Овраг-D, а также заведующему кабинетом приборной аналитики ПИН РАН Р.А. Ракитову за помощь при выполнении работ, связанных с компьютерной томографией и электронной микроскопией. Автор очень признателен А.В. Подлеснову за консультации по вопросам, касающимся трехмерного моделирования объекта изучения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-0007 (<https://rscf.ru/project/23-24-00074/>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амалицкий В.П. Северо-Двинские раскопки профессора В.П. Амалицкого. II. Seymouridae. Петроград: Росс. Гос. Акад. Типогр., 1921. С. 1–14.
- Бакаев А.С., Буланов В.В., Илалтдинов И.Я. и др. Проблема возрастной датировки разреза Кюеда-Ключики – уникального местонахождения пермских позвоночных (Пермский край) // Уч. зап. Казанск. ун-та. 2021. Сер. Естеств. науки. Т. 163. Кн. 3. С. 444–465.
- Буланов В.В. Karpinskiosaurus ultimus (Seymouriamorpha, Parareptilia) из верхней перми Европейской России // Палеонтол. журн. 2002а. № 1. С. 77–84.
- Буланов В.В. Новые данные по проколофонам перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2002б. № 5. С. 83–88.
- Буланов В.В. Первые данные по карпинскиозавридам (Seymouriamorpha, Parareptilia) ишеевского фаунистического комплекса // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 77–80.
- Буланов В.В. Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 394–415.
- Буланов В.В. Новые находки тетрапод в разрезе лимитотипа северодвинского региона верхней перми Восточной Европы у села Монастырское (Татарстан) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса северной Евразии (Матер. V межвед. конф.). М.: ПИН РАН, 2010. С. 53–56.
- Буланов В.В. Новые находки Microphon exiguus (Seymouriamorpha, Kotlassiidae) в северодвинских отложениях бассейна реки Сухоны // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 59–69.
- Буланов В.В. Новый вид Leptoropha (Kotlassiidae, Seymouriamorpha) из верхнеуржумских отложений Европейской России // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 80–86.
- Буланов В.В. Находка Discosauriscidae (Tetrapoda, Seymouriamorpha) в среднепермском лагерштете Ключики (Пермский край) // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 198–199.
- Ивахненко М.Ф. Дискосавриды из перми Таджикистана // Палеонтол. журн. 1981. № 1. С. 114–128.
- Миних М.Г., Миних А.В., Молостовская И.И. и др. К вопросу о точке стратиграфической границы северодвинского яруса // Недра Поволжья и Прикаспия. 2009. Вып. 58. С. 31–38.
- Чудинов П.К., Вьюшков Б.П. Новые данные о мелких котилозаврах из перми и триаса СССР // Докл. АН СССР. 1956. Т. 108. № 3. С. 547–550.
- Bulanov V.V. Evolution and Systematics of Seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 1. 105 p.
- Ivakhnenko M.F. Eotherapsids from the East European Placket (Late Permian) // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 4. P. 339–465.
- Klembara J. The cranial anatomy of Discosauriscus Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovic Furrow (Czech Republic) // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1997. V. 352. P. 257–302.
- Klembara J. A new discosauriscid seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of Moravia, Czech Republic // Acta Palaeontol. Pol. 2005. V. 50. № 1. С. 25–48.
- Klembara J. The skeletal anatomy and relationships of a new discosauriscid seymouriamorph from the Lower Permian of Moravia (Czech Republic) // Ann. Carneg. Mus. 2009. V. 77. № 4. P. 451–483.
- Klembara J. The cranial anatomy, ontogeny, and relationships of Karpinskiosaurus secundus (Amalitzky) (Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae) from the Upper Permian of European Russia // Zool. J. Linn. Soc. 2011. V. 161. P. 184–212.
- Klembara J., Berman D.S., Henrici A.C. et al. Comparison of cranial anatomy and proportions of similarly sized Seymouria sanjuanensis and Discosauriscus austriacus // Ann. Carneg. Mus. 2006. V. 75. № 1. P. 37–49.
- Klembara J., Berman D.S., Henrici A.C. et al. First description of skull of Lower Permian Seymouria sanjuanensis (Seymouriamorpha; Seymouriidae) at an early juvenile growth stage // Ann. Carneg. Mus. 2007. V. 76. № 1. P. 53–72.
- Säilä L.K. Alpha taxonomy of the Russian Permian procolophonoid reptiles // Acta Palaeontol. Pol. 2009. V. 54. № 4. P. 599–608.

**New Data on Evolution and Ontogeny of Karpinskiosauridae
(Tetrapoda, Seymouriamorpha).
Part 1. Cranial Morphology of *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov.**

V. V. Bulanov

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

A new member of the family Karpinskiosauridae (Tetrapoda, Seymouriamorpha), *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., is described based on the material from the Monastyrsky Ovrage-D locality, which corresponds to the uppermost Urzhumian of the boundary stratotype of the Severodvinian Regional Stage in the Monastery Ravine sequence of Tetyushi District, Republic of Tatarstan, Russia. The holotype of the new species, a skull of 18 mm long, has the majority of skull roof bones preserved, and belonged to a larval individual. The deep otic notches, absence of the interpremaxillary fenestra, extension of the squamosal into the marginal area of the parietal shield on the dorsal side of the skull, shape and orientation of the anterior edge of this bone, presence of a long anterolateral process in the nasal, a curved shape of the lateral edge of the supratemporal, a quadrangular shape of the postorbital portion of the jugal, a long-rectangular outline of the palatine, the specific pattern of dentition of the lateral elements of the palate, and presence of a *long crista praequadrata* of the quadratojugal are features that distinguish the genus *Volgerpeton* from *Karpinskiosaurus*. In terms of the cranial morphology, the genus *Volgerpeton* occupies an intermediate position between the known members of Discosauriscidae and Karpinskiosauridae, being similar to the former in the morphology of the otic and cheek regions of the skull, as well as in the shape of premaxillaria, and to the latter in the pattern of palatal dentition and the shape and enlarged size of the tabularia, which together confirms the assumption of the phylogenetic continuity of both the families. The finding of basal karpinskiosaurids in the upper Urzhumian agrees with the stratigraphic data, in particular, to the recent discovery of discosauriscids at the Kluchiki locality (Perm Region, Russia), which is Ufimian–Kazanian in age.

Keywords: *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae, Urzhumian, European Russia, morphology, phylogeny, evolution

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

ЛАНЬ *DAMA PONTICA* SP. NOV. (ARTIODACTYLA, CERVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ И РАННЯЯ ИСТОРИЯ РОДА *DAMA*

© 2024 г. И. А. Вислобокова*

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

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 24.04.2024 г.

После доработки 15.05.2024 г.

Принята к публикации 15.05.2024 г.

Новый вид лани *Dama pontica* sp. nov. описан по материалам из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму. Рога этого оленя средних размеров имели маленький первый отросток у розетки и примитивно узкое проксимальное веерообразное расширение. Морфология *D. pontica* sp. nov. позволяет отнести этот вид к филогенетической ветви современной иранской лани, *D. mesopotamica* (Brooke, 1875). Остатки *Dama* в Тавриде — древнейшие в Европе. Возраст фауны Тавриды, по данным биохронологии, оценивается в пределах 1.8–1.5 млн л. н. Находка свидетельствует, что дивергенция ветвей европейской и месопотамской ланей произошла не позже 1.5 млн л. н. Гипотезы о происхождении ланей от ‘*Pseudodama*’ на рубеже раннего и среднего плейстоцена требуют пересмотра.

Ключевые слова: *Dama pontica*, Cervidae, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X24060104, **EDN:** QIEOOK

ВВЕДЕНИЕ

Современные представители трибы Cervini подсемейства Cervinae (настоящие олени) венчают линии, возникшие на рубеже миоцена и плиоцена, более 5 млн л. н. Род *Dama* Frisch, 1775 (лани) относится к их числу. Лани были довольно широко распространены в среднем и позднем плейстоцене, но следы их ранней истории в палеонтологической летописи пока представлены только *Dama*-подобными формами, систематическая принадлежность которых остается спорной.

В ходе раскопок 2023 г. в пещере Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя (Крым) были обнаружены остатки оленя средних размеров, которого автор данной работы относит к новому виду рода *Dama*. Остатки этого оленя найдены в основном слое с фауной псекупского фаунистического комплекса, возраст которой, по биостратиграфическим данным, 1.8–1.5 млн лет (MNQ18). Эти остатки пока одни из самых древних, принадлежащих *Dama* (s.s.), ланям с уплощениями на рогах.

В состав рода *Dama* (s.s.) входят семь видов с пальмацией (расширением и уплощением) ро-

гов, из них два существуют и ныне. Это — обыкновенная (или европейская) лань, *D. dama* (L., 1758) с дистальной лопатой на рогах (средний плейстоцен — ныне) и месопотамская (персидская, или иранская) лань *D. mesopotamica* (Brooke, 1875) с проксимальным веерообразным расширением на рогах (поздний средний плейстоцен — ныне). Обыкновенная лань была характерным элементом фаун межледниковий Европы. В современное время она расселена человеком почти по всему миру и присутствует в странах Евразии, Африки, Северной и Южной Америки, Австралии и на о-вах Океании. Дикие естественные популяции сохранились, по-видимому, только в Турции (Анатолия) и на Балканах (в Греции и Болгарии) (Masseti, Mertzanidou, 2008; Masseti, Vernesi, 2014; Karastoyanova et al., 2020; Baker et al., 2024). Месопотамская лань относится к очень редким, исчезающим видам; в диком состоянии встречается только в Иране и интродуцирована в Израиле. Археозоологические данные свидетельствуют о том, что эта лань обитала на территории от Иранского плато до средиземноморского побережья и от южной Анатолии до юга Леванта (Werner et al., 2015).

Вымершие лани представлены четырьмя европейскими видами, *D. clactoniana* (Falconer, 1868) (= *D. dama clactoniana*) из среднего плейстоцена Европы; *D. peloponesiaca* (Sickenberg, 1976) [= *Cervus* (s.l.) *peloponesiacus*: Sickenberg, 1976; “*Cervus*” *peloponesiacus*: Athanassiou, 2022] из среднего плейстоцена бассейна Мегалополис (п-ов Пелопоннес) в Греции (Van der Made et al., 2016, 2023); *D. roberti* Breda et Lister, 2013 из низов среднего плейстоцена Европы (Breda, Lister, 2013; Breda, 2015; Mecozzi et al., 2024); *D. celiae* van der Made et al., 2023 из верхов среднего плейстоцена долины Манзанарез (Мадрид) в Испании (Van der Made et al., 2023); и одним азиатским видом *D. sericus* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1937 из нижнего плейстоцена бассейна Юше, Шаньси, Китай (Teilhard, Trassaert, 1937).

В последнее десятилетие в изучении ланей и *Dama*-подобных оленей заметен значительный прогресс (Breda, Lister, 2013; Breda et al., 2015, 2020; Pfeiffer-Deml, 2016, 2018; Cherin et al., 2022; Van der Made et al., 2023; Baker et al., 2024; Mecozzi et al., 2024). Несмотря на это, многие вопросы их исторического развития все еще не очень ясны. Видовой состав, направления эволюции, время появления и родственные связи рода *Dama* требуют уточнения. Сведений о ранней истории этого рода очень мало. Поэтому находка лани в нижнем плейстоцене Тавриды представляет особый интерес.

Диагностика видов *Dama* основывается на морфологии рогов и размерах. Лань из Тавриды имеет некоторые черты сходства с месопотамской ланью, но гораздо древнее, и отличается от нее, а также от других видов, и выделена здесь в новый вид. В статье дается описание этого вида и, кроме того, обсуждаются аспекты ранней истории рода.

Принадлежность *Dama*-подобных оленей к роду *Dama* остается спорной, хотя некоторые исследователи включают их в состав этого рода (напр., Pfeiffer 1999, 2005; Van der Made, 2015; Pfeiffer-Deml, 2016, 2018; Athanassiou, 2022; Van der Made et al., 2023). Эти виды входят в состав других родов, в том числе *Cervus* (s.l.) и ‘*Pseudodama*’ Azzaroli, 1992 (см. Heintz, 1970; Azzaroli, 1992; Kahlke, 1997, 2001; Di Stefano, Petronio, 1998, 2002; Breda, Lister, 2013; Breda et al., 2020; Cherin et al., 2022; Mecozzi et al., 2024). В настоящей статье родовые названия *Dama*-подобных оленей, которые отличаются от первоначальных или данных им при последних реви-

зиях, приводятся в двойных кавычках, а группа ‘*Pseudodama*’ дана в одинарных кавычках.

Автор выражает благодарность всем участникам раскопок за сбор материалов, И.А. Ермоличу, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борияка РАН (ПИН РАН) за томографию голотипа и С.В. Багирову (ПИН РАН) за фотографии.

СЕМЕЙСТВО CERVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО CERVINAE GRAY, 1821

Триба Cervini Gray, 1821

Род *Dama* Frisch, 1775

Dama pontica Vislobokova, sp. nov.

Название вида — от Πόντος *греч.*, *pont lat.* — “понт”, “понтос” — древнее название Черного моря.

Голотип — ПИН, № 5644/3380, часть левой лобной кости с основанием рога; Россия, Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен, поздний виллафранк (MNQ18).

Описание (рис. 1). Размеры сравнительно небольшие. Лобная кость довольно широкая, плоская. Лобно-теменной (венечный) шов, трапиевидный и со срединным выступом, имеет вид фигурной скобки {}, как у *D. mesopotamica* (см. Marzban Abbasabadi et al., 2020, рис. 2, 4). Пеньек короткий, направлен назад, вверх и слегка в сторону, округлый в сечении. Розетка частично стерта; она крупная, округлая, с сохранившимися жемчужинами на медиальной стороне, скошена относительно продольной оси ствола. Рог направлен вверх и немного в сторону, его ствол слегка свернут наружу. Ствол постепенно расширяется в передне-заднем направлении и сильно уплощен поперечно, с выпуклой медиальной стороной, с почти плоской, слабовогнутой латеральной стороной и с задним и передним киями. Основание ствола почти округлое в сечении, но его передне-задний диаметр (DAPb) немного превосходит поперечный диаметр (DTb). Ствол на уровне первого отростка и выше не отгибается назад, его задний край и задний край пенька лежат примерно на одной линии (рис. 1, в, г). На уровне первого разветвления передний киль ствола переходит в верхний киль первого отростка. У основания первого отростка медиальная сторона рога сильновогнутая, а латеральная слабовыпуклая. Угол первого разветвления около 80°. Первый отросток ответвляется от ствола очень низко, его нижний край сливается с розеткой. Он очень короткий, сужающийся к концу; направлен вперед, а на конце слегка загнут внутрь. Его медиальная

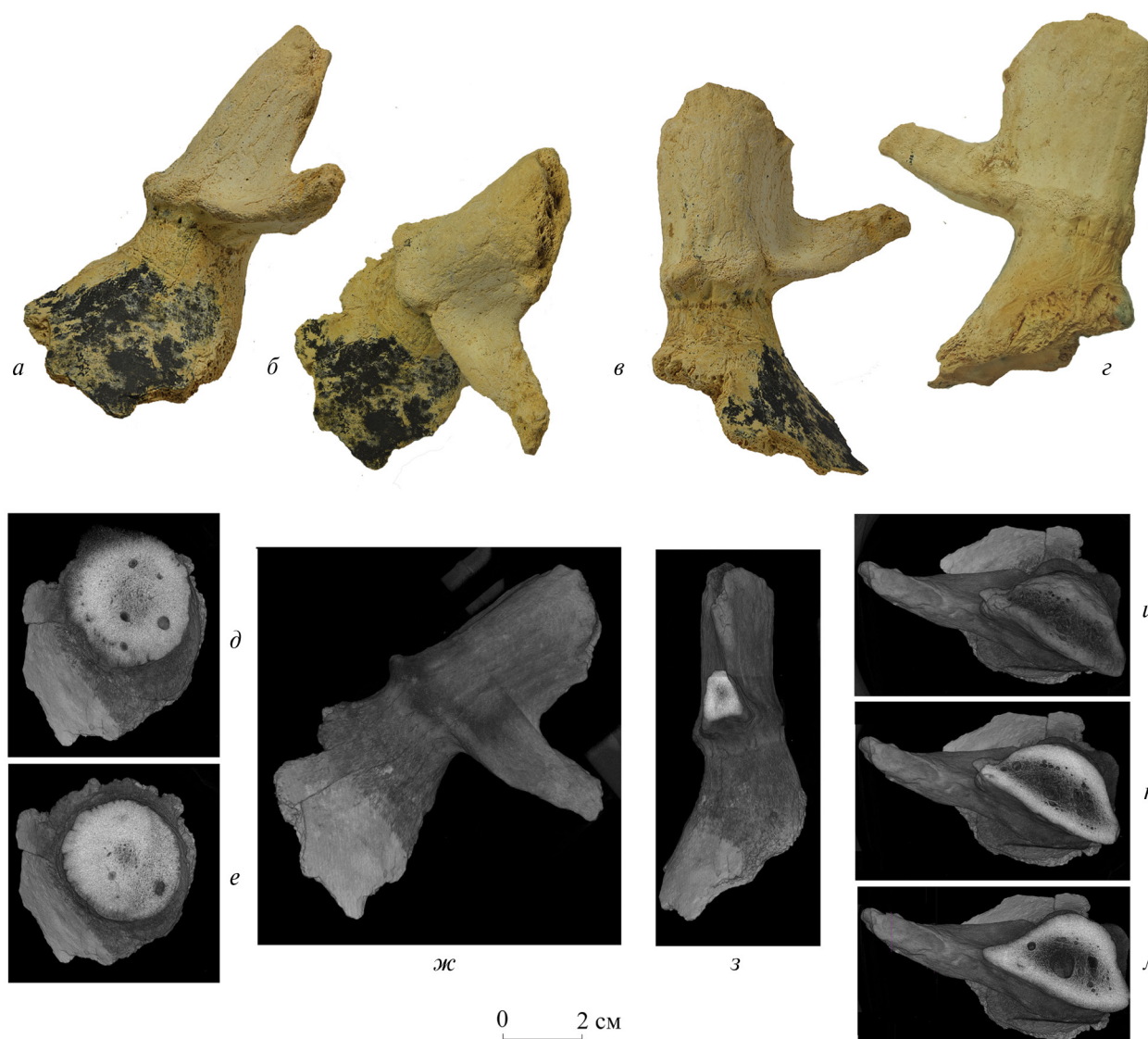


Рис. 1. *Damapontica* sp. nov., голотип ПИН, № 5644/3380, часть левой лобной кости с основанием рога: а — спереди, б — сверху, в — с медиальной стороны, г — с латеральной стороны; д–л — томография: 3D модели, спереди (ж), сверху (и), с поперечными сечениями розетки (д), пенька (е), первого отростка (з), ствола ниже облома (к) и у первого разветвления (л); Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

сторона вогнутая примерно до середины длины отростка, а нижняя и латеральная стороны почти плоские. Отросток немного сжат медиолатерально. Сечение отростка в средней части округленно-треугольное, а на конце овальное ($DAP > DT$).

Пенек правой лобной кости экз. ПИН, № 5644/3381 немного длиннее чем, у голотипа.

Размеры в мм, индексы в %. Голотип ПИН, № 5644/3380: ширина лобной кости на уровне основания пенька 48.5; рог: DAP пенька — 29, DT — 30.5; DAP розетки — 33.5, DT 29.5+, DTб основания ствола — 23, DAPб основания ство-

ла — са. 30, DT ствола на уровне первого разветвления — 21, DAP ствола на уровне первого разветвления — 36, DT основания первого отростка — 17, DAP основания первого отростка — 18.5, высота первого разветвления снаружи (Hext) — 15, изнутри — 28. Индекс высоты первого разветвления ($100Hext/DAPb$) — са. 50. Индекс уплощения ствола на уровне первого разветвления (DT/DAP) — 58. Индекс уплощения основания первого отростка (DT/DAP) — 92.

Экз. ПИН, № 5644/3381, правая лобная кость: ширина лобной кости на уровне основания пенька — 49, DAP пенька — 27, DT — 30.

Сравнение. Морфология и размеры лобной кости и рога, выраженность расширения и уплощения (пальмации) ствола, скошенное положение розетки, очень низкое положение первого разветвления и первого отростка, а также ориентация первого отростка говорят о принадлежности к роду *Dama* (s.s.).

Форма лобно-теменного шва, небольшая длина, очень низкое положение и направление первого отростка, а также проксимальная пальмация ствола сближают лань из пещеры Тавриды с *D. mesopotamica*. Новый вид отличается от *D. mesopotamica* более мелкими размерами, более сильной уплощенностью латеральной стороны ствола, присутствием заднего киля, формой сечения первого отростка и некоторыми примитивными особенностями морфологии рогов (отсутствием отгиба ствола назад и меньшим углом первого разветвления).

Лань из Тавриды отличается от видов *D. dama*, *D. peloponesiaca*, *D. roberti*, *D. celiae* и *D. sericus* меньшими размерами и пальмацией проксимальной части ствола, отсутствием отклонения заднего края проксимальной части ствола назад, очень коротким первым отростком и формой его сечения. Для этих видов характерны дистальная, а не проксимальная пальмация рога и почти округлая форма сечения ствола выше первого разветвления. У них длинный первый отросток, округлый в сечении. У всех, кроме *D. sericus*, задний край ствола отгибается назад от розетки или почти от розетки (этот отгиб у всех начинается ниже уровня первого разветвления), а угол первого разветвления 90° или больше. У *D. sericus* первый отросток расположен на некотором расстоянии от розетки, задний край ствола не отклоняется назад почти до уровня первого разветвления, угол первого разветвления меньше 90° .

Сравнительно короткий первый отросток и сравнительно небольшой угол первого разветвления имеет рог *D. peloponesiaca*, NCUA 8, из среднего плейстоцена Мегалополиса (Греция) (Van der Made et al., 2023, рис. 9-6), но этот рог проксимально менее уплощен и расширен и сильнее отогнут назад, чем рог из Тавриды. Голотип этого вида — фрагмент лобной кости с базальной частью рога, № 9-I-2, хранится в Музее палеонтологии и геологии Университета Афин (Athanassiou, 2022).

Дистальное расширение ствола начинается довольно низко по сравнению с другими видами у *D. roberti* из низов среднего плейсто-

цена Пэкфилда (Великобритания), но заметно выше, чем расширение ствола у лани из Тавриды. Форма лобно-теменного шва у *D. pontica* sp. nov. и *D. roberti* сходна. Голотип *D. roberti* (части скелета самца) включает в себя крышу черепа с неполными правым и левым рогами, NCM № 2004.831.12-14, хранится в Музее естественной истории в Лондоне (Breda, Lister, 2013, рис. 2, 3).

Замечания. Рога почти у всех *Dama*-подобных оленей и представителей группы ‘*Pseudodama*’ были простые, без пальмации, с тремя или четырьмя отростками: первым (базальным) отростком и терминальной вилкой, к которым у некоторых видов добавляется средний отросток. Надежных оснований для отнесения всех этих видов к роду *Dama* нет. Морфология костей посткраниального скелета у части из них (*Cervus rhenanus*, *C. philisi*) близка к таковой у *D. dama* (s.s.) и отражает их родство (Pfeiffer, 1999, 2002). Но вопрос, какой таксономический уровень у этого родства, родовой или выше (т.е., какова глубина их дивергенции), остается открытым.

От всех этих оленей лань из Тавриды отличается пальмацией рогов, отсутствием отгиба ствола назад и меньшей длиной первого отростка.

По данным Я. Ван дер Мада, у одного из этих видов с трехотростковыми рогами, “*D.* vallonnetensis de Lumley, Kahlke, Moigne et Moullé, 1988 (= “*Cervus*” s.l. nestii vallonnetensis: de Lumley et al., 1988; Kahlke, 1997; ‘*Pseudodama*’ vallonnetensis: Breda et al., 2020; Mecozzi et al., 2024) из Валлонне (Франция) и ряда других местонахождений интервала 1.2–1 млн л. н., намечается слабое дистальное расширение (Van der Made et al., 2023). У экз. CENIEN Ata06/TE9c/J-30/70 из Атапуэрки TE9 (Испания) терминальная вилка слабо расширена и оканчивается двумя очень длинными отростками (Van der Made et al., 2023, рис. 7-6). Развитие дистального расширения у поздних ‘*Pseudodama*’ параллельно с *Dama* не исключено. По типу дистального расширения рог из Атапуэрки TE9 отличается от рогов представителей *Dama* (s.s.). Среди материалов из Вальпарадиза (Испания) и Унтермассфельда (Германия), относящихся к ‘*P.*’ vallonnetensis, нет рогов с дистальными расширениями; в морфологии ‘*P.*’ vallonnetensis из Унтермассфельда прослеживается мозаика признаков ‘*Pseudodama*’ и *Dama*, но большее сходство с первой группой, и поэтому этот вид пока оставлен в составе ‘*Pseudodama*’ (Breda et al., 2020).

Ван дер Мад включил в состав рода *Dama* и оленя средних размеров “*D.*” *abesalomi* (Kahlke, 2001) [= *Cervus perrieri* Croizet et Jobert, 1828 и *Cervus (Dama) cf. nestii* Azzaroli 1947: Vekua, 1995; = *Cervus abesalomi*: Kahlke, 2001; = *Pseudodama nestii*: Bartolini-Lucenti et al., 2022] из Дманиси (1.76 млн л. н.) (Грузия) (Vander Made et al., 2023). Голотип — полный рог с четырьмя отростками, D1495, хранится в Национальном музее Грузии в Тбилиси (Bukhsianidze, 2015, табл. 34, фиг. 1). Первый отросток ответвляется на некотором расстоянии от розетки, а средний отросток на очень большом расстоянии от первого. По морфологии этот рог очень похож на рога голотипа *P. nestii*, IGF 363, из Верхнего Вальдарно (2–1.6 млн л. н.) (Италия), типового вида рода *Pseudodama* Azzaroli, 1992. Его голотип хранится в Музее геологии и палеонтологии Унта Флоренции. Лань из Тавриды по строению проксимальной части рога отличается от оленей из Дманиси и Верхнего Вальдарно.

Материал. Кроме голотипа, часть правой лобной кости с пеньком, экз. ПИН, № 5644/3381 из того же местонахождения.

К ИСТОРИИ РОДА DAMA

Ранняя история рода *Dama* (s.s.) очень слабо отражена в палеонтологической летописи. Реконструкции линий, ведущих к современным видам, в значительной мере основываются на данных об изменениях рогов в онтогенезе и филогенезе и зависят от их трактовки. Но последовательности эволюционного развития рогов в разных линиях на палеонтологическом материале пролеживаются плохо, и реконструкция филогенеза сильно затруднена. Большое значение для реконструкций имеют данные о хронологическом и географическом распространении видов, а также данные молекулярной генетики.

Присутствие в раннем плейстоцене Крыма *D. pontica* sp. nov., древнейшей в Европе лани с уплощенными рогами, представляет особый интерес для анализа направлений эволюции рода *Dama* (s.s.) и оценки времени ключевых дивергенций, в т.ч. дивергенции линий, ведущих к европейской лани *D. dama* и к месопотамской лани *D. mesopotamica*. Новые данные из Тавриды позволяют обсудить некоторые аспекты эволюции рода *Dama*, связанные с этими вопросами. Хронологическое положение видов приведено на рис. 2.

Направления эволюционного развития рогов и дивергенции ланей рода *Dama* (s.s.). Основные направления изменений рогов у *Dama* (s.s.) в процессе эволюции включают в себя: 1) усиление отклонения ствола назад, 2) понижение высоты первого разветвления, 3) смещение первого отростка из суббазальной в базальную позицию (к розетке), 4) увеличение угла первого разветвления, 5) появление среднего отростка, 6) сокращение длины первого отростка (в линии *D. mesopotamica*), 7) развитие проксимальной лопасти (в линии *D. mesopotamica*), 8) развитие дистальной лопасти (в линии *D. clactoniana* — *D. dama*).

Морфология рогов и порядок их изменений с возрастом у современных *D. dama* и *D. mesopotamica* существенно различаются. У *D. dama* образованию дистальной лопасти предшествует стадия с тремя—четырьмя простыми отростками: первым (базальным), вторым (средним) и одним—двумя терминальными. У *D. mesopotamica* базальный отросток короче, чем у *D. dama*; образованию дистальной лопасти предшествует проксимальное веерообразное расширение, которое развивается из второго (среднего) отростка (длинного и сравнительно низко расположенного, в отличие от *D. dama*). Рога молодых животных с хорошо развитой проксимальной пальмацией у *D. mesopotamica* могут иметь простую, неразветвленную дистальную часть. Дистальная лопасть образуется из третьего (единственного терминального отростка) и всегда она меньше и уже, чем у *D. dama* (см.: Флеров, 1952; Haultenorth, 1959; Di Stefano, 1996). Рог *D. mesopotamica* [= *Cervus (Dama) mesopotamicus* Brooke, 1875] из Шустера в Луристане (Иран), приведенный в первоописании этого вида, имеет очень короткий заостренный первый отросток около розетки, низко расположенное проксимальное веерообразное расширение и три отростка на дистальном конце рога (Brooke, 1875, рис. 3). Различия в морфологии и изменениях рогов *D. dama* и *D. mesopotamica* в онтогенезе говорят о принадлежности этих видов к разным филогенетическим линиям.

В морфологии рогов *D. pontica* sp. nov., наряду с синапоморфиями с *D. mesopotamica* (проксимальная пальмация, очень короткий первый отросток), говорящими о принадлежности к одной филогенетической ветви, сохраняются примитивные черты (отсутствие отклонения базальной части ствола назад, угол первого разветвления меньше 90° и не очень сильное прокси-

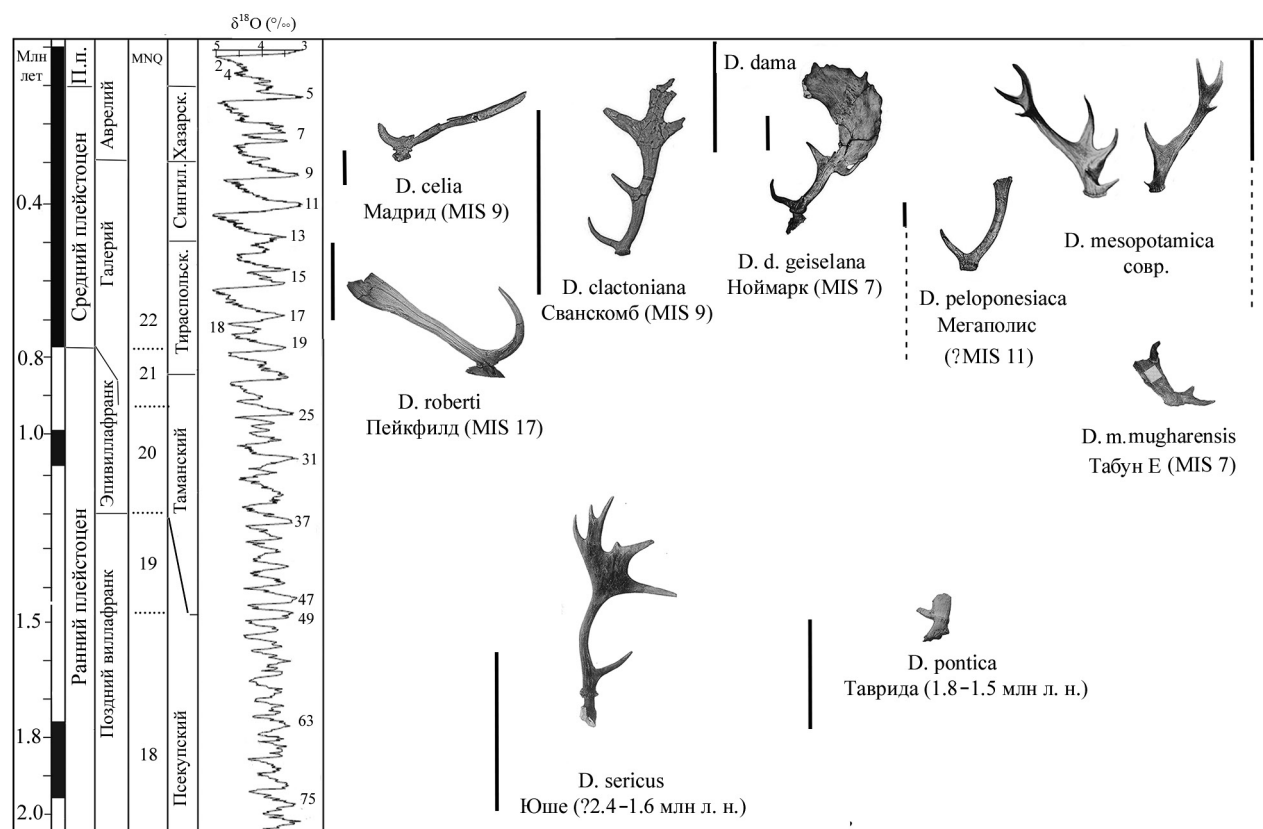


Рис. 2. Схема хронологического положения представителей рода *Dama*. Без масштаба. П.п. — поздний плейстоцен.

мальное расширение). Эти примитивные черты могут свидетельствовать о гораздо более ранней дивергенции ветвей европейских и месопотамских ланей, чем предполагалось на основе имевшихся палеонтологических данных, а также позволяют судить о морфологических признаках предковой формы.

Преобладает мнение, что *D. dama* и *D. mesopotamica* — потомки *D. clactoniana*, вида с хорошо развитой дистальной лопатой на рогах, и что их линии разошлись в раннем—среднем плейстоцене (Leonardi, Petronio, 1976; Di Stefano, Petronio, 1998). К. Грувс и П. Грабб даже считали современную *D. mesopotamica* уменьшенной версией *D. clactoniana* (Groves, Grubb, 2011). Другая гипотеза предполагает близкое родство *D. dama* и *D. clactoniana* и дивергенцию *D. dama* (*D. d. dama* + *D. d. clactoniana*) с *D. mesopotamica* (Van der Made et al., 2016, рис. 6.21; 2023, рис. 1). По этой модели, виды *D. dama* и *D. mesopotamica* разошлись с *D. peloponesiaca* около 500 тыс. л. н.

Вид *D. clactoniana* был широко распространен в европейской части Западной Палеарктики в среднем плейстоцене, в гольштейне, MIS 11 (424–374 тыс. л. н.) (Breda, Lister, 2013; Mecozzi

et al., 2024). Самые древние *D. clactoniana*, возможно, найдены в Нотарчирико (Италия) с датировками 658 ± 9 and 612 ± 5 тыс. лет (MIS 16–15) (Moncel et al., 2020), а самые поздние относятся к позднему среднему плейстоцену: Клакстон и Сванскомб, MIS 9 (Великобритания); Витиния, MIS 7 (Италия) (Leonardo, Petronio, 1976; Mecozzi et al., 2024). По типу строения рогов *D. clactoniana* близка к *D. dama*, но отличается более узкой лопатой, а также положением и размерами отростков лопаты (Leonardi, Petronio, 1976; Di Stefano, Petronio, 2002; Breda, Lister, 2013). Простая, неуплощенная проксимальная часть рога, хорошо выраженное отклонение ствола назад и дистальная лопата, характерные для этих двух видов, отличают их от *D. mesopotamica*. Эти особенности говорят о принадлежности *D. clactoniana* и *D. dama* к одной линии, а *D. mesopotamica* — к другой.

Вид *D. dama* особенно широко расселялся в европейской части Западной Палеарктики при крупных глобальных потеплениях в конце среднего и в позднем плейстоцене и сохранялся лишь в южных рефугиумах при глобальных похолоданиях. Первое появление *D. dama* в Ев-

ропе относится к треене (MIS 7, 243–191 тыс. л. н.) (Di Stefano, Petronio, 1997; Pfeiffer, 1998). В это время вид был представлен двумя подвидами: *D. d. timbering* Di Stefano et Petronio, 1997 (= *D. clactoniana*; Mecozzi et al., 2024) в Понте Молле (Рим) в Италии и *D. d. geiselana* Pfeiffer, 1998 (= *D. geiselana*; Pfeiffer-Deml, 2018) в Ноймарке в Германии. Обыкновенная лань, *D. d. dama*, впервые появилась в Европе в эме (MIS 5e, 130–115 тыс. л. н.). Этот подвид исчез в северных и центральных широтах Европы в конце позднего плейстоцена (MIS 4–2, ca. 72–12 тыс. л. н.) (Baker et al., 2024). В голоцене естественный ареал вида охватывал юг Европы и часть Турции.

В Европе самая древняя лань с дистальной пальмацией — *D. roberti* из раннего среднего плейстоцена (Breda, Lister 2013). Ее остатки присутствуют в Пэкфилде (типовое местонахождение, ca. 700 тыс. лет, MIS 17) в Великобритании, Солельяке (MIS 15) во Франции, Мосбахе в Германии (Breda, Lister 2013), пещере Вальдемино (Breda, 2015), Исернии ла Пинета (Breda et al., 2015) и Контрада Монтичелли в Италии (Mecozzi et al., 2024). Рога у *D. roberti* без среднего отростка, с базальным отростком и узкой, вытянутой назад лопатой, оканчивающейся единственным терминальным отростком. В дополнение к дистальной пальмации, у *D. roberti* много общих признаков с *D. clactoniana* и *D. dama* в строении зубов и костей посткrania, но она более примитивна по форме лопаты и по отсутствию второго и третьего отростков (Breda, Lister, 2013; Mecozzi et al., 2024). Вопрос о принадлежности *D. roberti* к линии *D. clactoniana* — *D. dama* или к боковой линии европейской ветви остается открытым, как и вопрос о родственных отношениях этого вида с ‘*Pseudodama*’ (Breda, Lister, 2013; Breda, 2015). Потомком *D. roberti*, по-видимому, является *D. celiae* из верхов среднего плейстоцена долины Манзаранез Мадрида (MIS 9, 337–300 тыс. л. н.) в Испании (Van der Made et al., 2023).

Другая лань со слабой дистальной пальмацией и без среднего отростка — *D. peloponesiaca* — присутствует в раннем среднем плейстоцене в Мегаполисе (Marathousa member, ca. 900–300 тыс. л. н.) (Van der Made et al., 2016, 2023) и, возможно, в Кипариссии (MNQ22) в Греции (Athanasios, 2018, 2022). Рога этой лани с коротким, низко сидящим первым отростком, слабо отклоненным назад стволом и с дистальной лопатой (вероятно, довольно узкой). Интерес представляет находка неполных рогов и фраг-

ментов лопаты *D. aff. peloponesiaca* в Закавказье в пещере Азох 1 (MIS 9, 300 тыс. л. н.) (Van der Made et al., 2016). Ранее ее определили как *Cervus (Dama) cf. mesopotamicus* (e.g., Rivals, 2004). Ствол у нее постепенно расширяется, а первый отросток расположен примитивно выше, чем у лани из Мегаполиса и других видов *Dama* (s.s.). Эта лань, возможно, принадлежала к боковой линии европейских ланей (Van der Made et al., 2016, 2023).

Виды раннего среднего плейстоцена, *D. roberti* и *D. peloponesiaca*, без среднего отростка и с узким дистальным уплощением, отражают определенную стадию, которая предшествовала появлению дистальной лопаты и среднего отростка в линии *D. clactoniana* — *D. dama*. По морфологии рога *D. peloponesiaca* больше соответствует предку *D. clactoniana* — *D. dama*, чем *D. roberti* с ее более сильным отклонением рогов назад, чем у *D. clactoniana*.

Вид *D. mesopotamica* был характерным элементом фаун восточной части Средиземноморской зоогеографической подобласти Палеарктики в конце среднего плейстоцена и в позднем плейстоцене. Остатки этого вида найдены в ряде стран Малой Азии и Ближнего Востока (в Иране, Ираке, Палестине, Турции и др.) (Werner et al., 2015), в т.ч. на палеолитических стоянках в Израиле (Гешер Бенот Я’аков, Табун, Холон и др.) и в Сирии (Латамне) (Bar-Yosef, Belmaker, 2011; Rabinovich, Biton, 2011). По данным Н.К. Верещагина и Г.Ф. Барышникова, *D. mesopotamica* обитала в позднем плейстоцене и в голоцене и на Кавказе (Vereshchagin, Baryshnikov, 1984). *D. cf. mesopotamica* присутствует в Аджии-Эйласе у Еревана (Армения) (Верещагин, 1959, с. 162), а *D. dama* — в Орозмани около Дманиси (Грузия) (Vekua, 1995).

Первое появление *D. mesopotamica* на Ближнем Востоке относят к MIS 8–7 (300–191 тыс. л. н.) (Di Stefano, 1996; Di Stefano, Petronio, 1998). Но, возможно, этот вид или близкие к нему формы появились там раньше. Присутствие *Dama* в Убейдии (1.5 млн л. н.) (Израиль), предполагавшееся Г. Хаасом в 1966 г., пока не подтверждено (см. Di Stefano, 1996; Bar-Yosef, Belmaker, 2011; Rabinovich, Biton, 2011). В состав этой фауны, по-видимому, входила ‘*Pseudodama*’ sp. (Pfeiffer, 1999; Belmaker, 2009). Лань из раннего среднего плейстоцена Гешер Бенот Я’акова (MIS 18, 761–712 тыс. л. н., долина Иордана), которую Д. Худжер в 60-х гг. отнес к *D. cf. mesopotamica*, позже определяли как *D. cf. clactoniana* (Di Stefano,

1996) и как *D. cf. premesopotamica*, возможный предок *D. mesopotamica* (Rabinovich et al., 2008). *D. d. cf. mesopotamica* есть в Холоне (Lister, 2007; Bar-Yosef, Belmaker, 2011). Прimitивная форма лани, близкая к *D. mesopotamica* (= *D. clactoniana mugharensis* di Stefano, 1996) присутствует в пещере Табун в фауне уровня Е (MIS 7, 205–106 тыс. л. н. по ESR) (Lister, 2007). У нее, наряду с прогрессивными признаками (сильное отклонение ствола назад, тупой угол первого разветвления) и признаками специализации (длинный раздвоенный первый отросток), сохраняется примитивная форма проксимальной пальмации. Основание первого отростка и ствол выше уплощены и образуют простое проксимальное расширение, которое тянется до основания второго отростка (Di Stefano, 1996). Эта лань предшествует виду *D. mesopotamica* (= *D. clactoniana mesopotamica*; Di Stefano, 1996) из более высоких уровней С, В, А, относящихся к позднему плейстоцену (Di Stefano, 1996).

Предлагавшаяся Дж. Ди Стефано (Di Stefano, 1996) таксономия для ланей из пещеры Табун, очевидно, связана с желанием показать их близкое родство с *D. clactoniana*. Отмеченное им сходство примитивной формы проксимальной пальмации рогов *D. clactoniana mugharensis* (= *D. mesopotamica mugharensis*) из уровня Табун Е с особенностями строения рога *D. clactoniana* из Эдесгейма может быть проявлением гомоплазии (см. Di Stefano, 1996, рис. 5). По морфологии рогов *D. m. mugharensis* отличается от *D. clactoniana* из Эдесгейма и других европейских местонахождений и проявляет явное сходство с современной *D. mesopotamica*. К общим признакам *D. m. mugharensis* и *D. mesopotamica* относятся сравнительно короткий и сильно латерально сжатый первый отросток, уплощенный ствол и проксимальное расширение ствола на уровне второго отростка (Lister, 2007). Проксимальная часть рога *D. pontica* sp. nov. примитивнее, чем у *D. m. mugharensis* из пещеры Табун. У лани из Крыма первый отросток короче и угол первого разветвления меньше.

В целом, данные морфологии, а также хронологического и географического распространения видов *D. pontica* sp. nov., *D. roberti*, *D. clactoniana*, *D. dama* и *D. mesopotamica*, соответствуют гипотезе о раннем расхождении линии *D. clactoniana* – *D. dama* и линии, ведущей к *D. mesopotamica*. Они свидетельствуют о том, что в плейстоцене существовали две ветви ланей, европейская и месопотамская. Вид *D. pontica* sp.

nov. был представителем месопотамской ветви. Принадлежал ли он к генеральной линии месопотамской ветви или был ее ответвлением, покажут будущие исследования. Судя по времени существования *D. pontica*, месопотамская и европейская ветви разошлись не позднее 1.5 млн л. н. По данным молекулярной генетики, дивергенция линий *D. dama* и *D. mesopotamica* могла произойти ранее 3 млн л. н. (Tsuboi et al., 2024, рис. 3).

Сочетание примитивных морфологических признаков проксимальной части рогов (суббазальное положение первого отростка, не отклоняющееся назад основание ствола, угол первого разветвления меньше 90°) с дистальной лопатой присутствует у самой древней лани – *D. sericus* из виллафранкской фауны (возможно, зона III) бассейна Юше на севере Китая (Teilhard de Chardin, Trassaert, 1937). Первое появление *Dama* в бассейне Юше относят к веку млекопитающих мазегоу (3.2–2.6 млн л. н., MN16) (Deng Tao, 2006; Woodburne et al., 2013). Но остатки *D. sericus*, найденные вместе с *Eucladoceros boulei* Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930, возможно, происходят не из формации мазегоу, а из формации хайян с фауной нихэваньского века (2.2–1.7 млн л. н., MNQ18). Вид *E. boulei* есть в Нихэвани и считается характерным для нихэваньского века.

Морфологические различия крымского и китайского видов (длинный первый отросток, отсутствие проксимальной уплощенности и развитие дистальной лопаты у *D. sericus*) указывают на принадлежность *D. pontica* sp. nov. и *D. sericus* к разным филогенетическим ветвям рода: первая принадлежит к месопотамской ветви, а вторая – к ветви, общей с европейской ветвью. С представителями европейской ветви *D. sericus* объединяет такой апоморфный признак, как дистальная лопата. Сочетание в строении рогов *D. sericus* примитивных признаков проксимальной части рога с отсутствием среднего отростка говорит о более низком эволюционном уровне этого вида по сравнению с видами европейской ветви (*D. roberti*, *D. clactoniana*, *D. dama*). Хронологическое распространение *D. sericus* свидетельствует о том, что дивергенция европейской и китайской ветвей могла произойти в начале плейстоцена или в плиоцене, ранее 2.2 млн л. н. Месопотамская ветвь разошлась с этими ветвями до этого времени. Не исключено, что все три ветви появились в результате адаптивной радиа-

ции, возможно, в плиоцене или на рубеже миоцена и плиоцена.

О происхождении *Dama* (s.s.). Современные филогенетические реконструкции предполагают, что предками ланей с пальмацией рогов могли быть олени группы ‘*Pseudodama*’ из позднего плиоцена – раннего плейстоцена Европы (виллафранка и эпивиллафранка), а переход от ‘*Pseudodama*’ к *Dama* (s.s.) мог произойти на рубеже раннего и среднего плейстоцена (e.g., Pfeiffer, 1999; Breda, Lister, 2013; Van der Made et al., 2023). Рога этих оленей по типу строения похожи на рога настоящих оленей рода *Cervus*. ‘*Pseudodama*’ сохраняют плезиоморфные черты, сближающие их с *Cervus* (Breda, Lister, 2013; Breda, 2015; Cherin et al., 2022; Mecozzi et al., 2024), и в процессе эволюции приобретают некоторое сходство с *Dama*. Для поздних ‘*Pseudodama*’ характерна мозаика признаков *Cervus* и *Dama* (Mecozzi et al., 2024). В число общих признаков ‘*Pseudodama*’ и *Dama*, в частности, включают: 1) косое положение ствола относительно розетки (наклон ствола назад), 2) базальный отросток, расположенный на розетке или очень близко к ней и 3) тупой угол первого разветвления (Lister, 1996). Постепенное понижение первого разветвления и увеличение его угла в процессе эволюции прослеживаются у *Dama* и у ‘*Pseudodama*’ (Van der Made, 1999), а наклон ствола назад у раннеплейстоценовых *Dama* (*D. sericus*, *D. pontica* sp. nov.) меньше, чем у ‘*Pseudodama*’. Все эти признаки, скорее всего, развивались в этих группах параллельно. Эндокасты мозговой полости *P. nestii* из Панталы, полученные с помощью компьютерной томографии, отличаются от эндокастов современных *Dama* и *Cervus* (Cherin et al., 2022, рис. 3).

В основание *Dama* (s.s.) ставят *Pseudodama nestii* (Breda, Lister, 2013; = “*D.* nestii: Van der Made, 2015; Pfeiffer-Deml, 2016; Van der Made et al., 2023) или ‘*P.*’ *vallonnetensis* (Di Stefano, Petronio, 2002; Croitor, 2006, 2018). У первого вида рога с четырьмя отростками, а у второго – с тремя. Вид *P. nestii* был широко распространен в позднем виллафранке Италии (Верхнее Вальдарно, Пантала, Иль Тассо, Каса Фрата, Пирро Норд и др.) (Azzaroli, 1992; Cherin et al., 2022; Van der Made et al., 2023). Его хронологический диапазон – примерно 2.1–1.2 млн л. н. Вид ‘*P.*’ *vallonnetensis* был распространен в основном в интервале около 1.2–1 млн л. н. Остатки этого вида присутствуют в Валлонне (Франция), Ата-

пуэке ТЕ9 (Испания), Либакосе (Греция) и Унтермассфельде (Германия).

По мнению Т. Пфайффер-Демл, *Dama* – монофилетическая группа, которая постепенно эволюционировала с позднего плиоцена, а ‘*Pseudodama*’ может быть подродом *Dama* (Pfeiffer, 1999, 2005; Pfeiffer-Deml, 2016). Самая древняя лань в этой реконструкции – “*D.*” *lyra* (= *Pseudodama lyra* Azzaroli, 1992) из раннего – начала среднего виллафранка (фаунистические стадии Триверса и Монтополи) (Masini, Sala, 2007).

Большая примитивность *D. sericus* и *D. pontica* sp. nov. по сравнению с видами группы ‘*Pseudodama*’ по таким признакам, как отклонение ствола назад и угол первого разветвления, противоречит гипотезам о происхождении *Dama* от ‘*Pseudodama*’. Слабые места почти всех этих гипотез – допущение редукции и повторного появления признаков (в частности, второго и третьего отростков), не очень согласующееся с общим направлением эволюции *Dama* и ‘*Pseudodama*’, а также хронологические несоответствия. Первое появление *D. sericus* и *D. pontica* в раннем плейстоцене предшествует предполагаемой трансформации ‘*Pseudodama*’ – *Dama* (s.s.) на рубеже раннего и среднего плейстоцена. Скорее всего, как и у других *Cervinae*, у ланей в процессе эволюции происходило усложнение рогов, а не их упрощение, с сохранением плезиоморфий и тенденции к пальмации рогов, унаследованных от предковых форм. В каждой линии ланей развивалась особая комбинация признаков, но в основе этих линий стоял общий архетип.

Филогения, основанная на полном митохондриальном геноме, показывает, что *Dama* являются сестринской группой *Cervus* (s.l.) и занимают довольно низкую позицию среди *Cervini*, за исключением *Axis* и *Rucervus duvauceli* (Hassanin et al., 2012, рис. 1). То же показал анализ, основанный на 12 митохондриальных локусах и четырех ядерных локусах (Tsuboi et al., 2024). Результаты некоторых молекулярных анализов предполагают сестринские отношения между современной *D. dama* и типовым видом трибы *Megacerini*, гигантским большерогим оленем *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1799) (e.g., Lister et al., 2005; Tsuboi et al., 2024). Сходство между представителями *Cervini* и *Megacerini* на морфологическом и молекулярном уровнях может отражать происхождение этих групп от общего предка, сходные адаптации и параллельно приобретенные в ходе экогенеза сходные

признаки (Вислобокова, 2012). Эти же причины и биомеханические факторы развития рогов лежат в основе сходства рогов ланей и других представителей Cervini, в т.ч. *Dama*-подобных оленей и видов группы 'Pseudodama'.

Базальной формой цервин был *Cervavitus* (= *Cervocerus*) из позднего миоцена — плиоцена Палеарктики (Флеров, 1952; Вислобокова, 1990), последние представители этого рода обитали в раннем плейстоцене (MNQ18) Китая (Dong, 2011). У этих оленей размером с косулю рога имели два или три отростка и в разной степени выраженную уплощенность. Адаптивные радиации триб Cervini и Megacerini могли основываться на этом архетипе и, следовательно, разные линии могли унаследовать от него тенденцию к пальмации рогов.

К.К. Флеров (1952) отметил, что рога *D. mesopotamica* по общему плану строения сходны с *Cervavitus* (= *Cervocerus*). Их сближают уплощенность, слабая лирообразная изогнутость, незначительный наклон назад. Сходство с этим родом проявляется и в строении рогов *D. sericus* (Qiu, 1979). Но линия от *Cervavitus* к *Dama* на палеонтологическом материале пока не прослеживается.

По молекулярным часам время появления *Dama* — поздний миоцен в интервале 11.6—8.9 млн л. н. (Randi et al., 2001) или около 5 млн л. н. (Pitra et al., 2004).

О распространении *Dama* (s.s.). Лани — теплолюбивые олени, постоянным местом обитания которых в плейстоцене были южные районы Палеарктики, в основном Средиземноморская зоогеографическая подобласть. При крупных глобальных потеплениях границы ареалов значительно сдвигались к северу. Присутствие *D. pontica* в раннем плейстоцене Крыма, по-видимому, связано с одним из таких событий, дисперсионной волной из районов Юго-Западной Азии. Судя по данным о географическом распространении ранних *Dama*, там мог находиться центр адаптивной радиации, и отсюда лани проникли в Китай, Восточную и Юго-Восточную Европу. Возможно, Таврида является самой северной точкой распространения оленей месопотамской ветви в плейстоцене.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Новый вид *Dama pontica* — самый ранний в Европе представитель ланей рода *Dama* (s.s.), с пальмацией рогов. Особенности морфологии

D. pontica sp. nov. говорят о ее принадлежности к ветви месопотамских ланей. Находка лани в раннем плейстоцене Крыма в фауне пещеры Таврида (1.8—1.5 млн л. н.) свидетельствует о том, что история рода *Dama* (s.s.) была более длительной и сложной, чем предполагалось на основе предыдущих исследований. Показано, что европейская и месопотамская филогенетические ветви, оканчивающиеся современными видами *D. dama* и *D. mesopotamica*, могли разойтись не позже 1.5 млн л. н., а с учетом китайской ветви, время ответвления месопотамской ветви от общего ствола опускается в начало плейстоцена или в плиоцен. Возможным предком ланей был *Cervavitus* из позднего миоцена — раннего плиоцена Южной Палеарктики, а центр происхождения мог находиться на Ближнем Востоке. Глубина и время дивергенций, определенные на основе палеонтологических данных, в целом соответствуют датировкам молекулярной генетики.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

- Верецагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Вислобокова И.А. История большерогих оленей (Megacerini, Cervidae, Artiodactyla). М.: ГЕОС, 2012. 103 с.
- Флеров К.К. Кабарги и олени. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 225 с.
- Athanassiou A. Pleistocene vertebrates from the Kyparissia lignite mine, Megalopolis Basin, S. Greece: Rodentia, Carnivora, Proboscidea, Perissodactyla, Ruminantia // Quatern. Intern. 2018. V. 497. P. 198—221.
- Athanassiou A. The fossil record of continental fossil deer (Mammalia: Artiodactyla: Cervidae) in Greece // Fossil Vertebrates of Greece. V. 2 / Ed. Vlachos E. Springer, 2022. P. 205—247.
- Azzaroli A. The cervid genus *Pseudodama* n. g. in the Villafranchian of Tuscany // Palaeontogr. Ital. 1992. V. 79. P. 1—41.

- Baker K.H., Gray H.W.I., Lister A.M. et al.* Ancient and modern DNA track temporal and spatial population dynamics in the European fallow deer since the Eemian interglacial // *Sci. Rep.* 2024. V. 14. № 3015. P. 1–10.
- Bar-Yosef O., Belmaker M.* Early and Middle Pleistocene faunal and hominins dispersals through Southwestern Asia // *Quatern. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 1318–1337.
- Bartolini-Lucenti S., Cirilli O., Pandolfi L. et al.* Zoogeographic significance of Dmanisi large mammal assemblage // *J. Hum. Evol.* 2022. V. 163. № 103125. P. 1–18.
- Belmaker M.* Hominin adaptability and patterns of faunal turnover in the Lower–Middle Pleistocene transition in the Levant // *A Sourcebook of Paleolithic Transitions: Methods, Theories and Interpretations* / Eds. Camps M., Chauhan P.R. N.Y.: Springer, 2009. P. 211–227.
- Breda M.* The early Middle Pleistocene fallow deer *Dama roberti*: new insight on species morphology from a complete postcranial skeleton from Valdemino (northwestern Italy) // *Geol. J.* 2015. V. 50. P. 257–270.
- Breda M., Kahlke R.-D., Lister A.M.* New results on cervids from the Early Pleistocene site of Untermassfeld // *The Pleistocene of Untermassfeld near Meiningen (Thüringen, Germany)*. Part 4 / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 2020. Bd 40. H. 4. P. 1197–1249.
- Breda M., Lister A.M.* *Dama roberti*, a new species of deer from the early Middle Pleistocene of Europe, and the origins of modern fallow deer // *Quatern. Sci. Rev.* 2013. V. 69. № 1. P. 155–167.
- Brooke V.* On a new species of deer from Mesopotamia // *Proc. Zool. Soc. London.* 1875. P. 261–266.
- Bukhsianidze M.* Catalogue of the holotypes of fossil land mammals in the Georgian National Museum. Tbilisi: Georgian National Museum, 2015. 103 p.
- Cherin M., Breda M., Esattore B. et al.* A Pleistocene Fight Club revealed by the palaeobiological study of the *Dama*-like deer record from Pantalla (Italy) // *Sci. Rep.* 2022. V. 12. № 13898. P. 1–11.
- Croitor R.* Early Pleistocene small-sized deer of Europe // *Hellen. J. Geosci.* 2006. V. 41. № 1. P. 89–117.
- Croitor R.* Plio-Pleistocene Deer of Western Palearctic: Taxonomy, Systematics, Phylogeny. Chişinău: Inst. Zool. Acad. Sci. Moldova, 2018. 140 p.
- Deng Tao.* Chinese Neogene mammal biochronology // *Vertebr. Palasiat.* 2006. V. 44. № 2. P. 143–163.
- Di Stefano G.* The Mesopotamian fallow deer (*Dama*, Artiodactyla) in the Middle East Pleistocene // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1996. Bd 199. H. 3. P. 295–322.
- Di Stefano G., Petronio C.* Origin of and relationships among *Dama*-like cervids in Europe // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1998. Bd 207. H. 1. P. 37–55.
- Di Stefano G., Petronio C.* Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (Artiodactyla, Mammalia) // *Geol. Romana.* 2002. V. 36. P. 311–334.
- Dong W.* Reconsideration of the systematics of the Early Pleistocene Cervavitus (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) // *Estud. Geol.* 2011. V. 67. № 2. P. 603–611.
- Groves C., Grubb P.* Ungulate Taxonomy. Baltimore: The John Hopkins Univ. Press, 2011. 310 p.
- Haltenorth T.* Beitrag zur Kenntnis des mesopotamischen Damhirsches *Cervus (Dama) mesopotamicus* Brook und zur Stammes- und Verbreitungs-Geschichte der Damhirsche allgemein // *Säugt. Mitt.* 1959. Bd 7. S. 1–89.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A. et al.* Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes // *C.R. Soc. Biol.* 2012. V. 335. P. 32–50.
- Heintz E.* Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne // *Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Sér. C.* 1970. T. 22. P. 1–303.
- Kahlke H.-D.* Die Cerviden-Reste aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. T. 1 / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 1997. Bd 40. H. 1. S. 181–275.
- Kahlke H.-D.* Neufunde von Cerviden-Resten aus dem Unterpleistozän von Untermassfeld // *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*. T. 2 / Ed. Kahlke R.-D. Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. 2001. Bd 40. H. 2. S. 461–482.
- Karastoyanova N., Gorczyk J., Spassov N.* The natural history of the fallow deer, *Dama dama* (Linnaeus, 1758) in Bulgaria in prehistory and new evidence for the existence of an autochthonous Holocene population in the Balkans // *Int. J. Osteoarchaeol.* 2020. V. 30. P. 616–628.
- Leonardi G., Petronio C.* The fallow deer of European Pleistocene // *Geol. Romana.* 1976. V. 25. P. 1–67.
- Lister A.M.* The morphological distinction between bones and teeth of fallow deer (*Dama dama*) and red deer (*Cervus elaphus*) // *Int. J. Osteoarchaeol.* 1996. V. 6. P. 119–143.
- Lister A.M.* Cervidae // *The Lower Paleolithic Site of Holon, Israel* / Eds Chazan M., Horwitz L.K. Cambridge: Harvard Univ. Press, 2007. P. 111–121.
- Lister A.M., Edwards C.J., Nock D.A.W. et al.* The phylogenetic position of the 'giant deer' *Megaloceros giganteus* // *Nature.* 2005. V. 438. № 8. P. 850–853.
- Lumley H. de, Kahlke H.-D., Moigne A.-M., Moullé P.-E.* Les faunes de grands mammifères de la grotte du Vallonnet Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes // *L'Anthropologie.* 1988. V. 92. № 2. P. 465–469.
- Marzban Abbasabadi B., Ghoghji F., Rahmati S., Hajian O.* Morphological variations in the skulls of male and female Persian fallow deer (*Dama dama mesopotamica*) // *Iran. J. Vet. Med.* 2020. V. 15. № 2. P. 221–233.
- Masini F., Sala B.* Large and small-mammal distribution patterns and chronostratigraphic boundaries from the Late Pliocene to the Middle Pleistocene of the Italian peninsula // *Quatern. Intern.* 2007. V. 160. P. 43–56.

- Masetti M., Mertzaniadou D.* Dama dama. The IUCN Red List of Threatened Species. 2008. e.T42188A10656554. P. 1–10.
- Masetti M., Vernesi C.* Historic zoology of the European fallow deer, *Dama dama* dama: Evidence from biogeography, archaeology and genetics // *Deer and People* / Eds Baker K., Carden R., Madgwick R. Oxford: Windgather Press, 2014. P. 13–22.
- Mecozzi B., Sardella R., Breda M.* Late Early to late Middle Pleistocene mediumsized deer from the Italian Peninsula: implications for taxonomy and biochronology // *Palaeobiodiv. Palaeoenv.* 2024. V. 104. P. 191–215.
- Moncel M.H., Santagata C., Pereira A. et al.* The origin of early Acheulean expansion in Europe 700 ka ago: new findings at Notarchirico (Italy) // *Sci. Rep.* 2020. V. 10. № 1. P. 1–16.
- Pfeiffer T.* Die fossilen Damhirsche von Neumark-Nord (Sachsen-Anhalt) – *Dama dama geiselana* n. ssp. // *Eiszeit. Gegenw.* 1998. Bd 48. S. 72–86.
- Pfeiffer T.* Die Stellung von *Dama* (Cervidae, Mammalia) im System plesiometa carpaler Hirsche des Pleistozäns // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 1999. Bd 211. S. 1–218.
- Pfeiffer T.* The position of *Dama* (Cervidae, Mammalia) in the system of fossil and living deer from Europe-Phylogenetical analysis based on the postcranial skeleton // *Quatern. Hors-sér.* 2005. V. 2. P. 39–57.
- Pfeiffer-Deiml T.* Deer from the Pliocene site of Bad Deutsch-Altenburg 26 (Lower Austria, Leithagebirge): Conclusions based on skeletal morphology // *Ann. Naturhist. Mus. Wien. Ser. A.* 2016. V. 118. P. 133–173.
- Pfeiffer-Deiml T.* The fossil fallow deer *Dama geiselana* (Cervidae, Mammalia, upgrade to species level) in the context of migration and local extinctions of fallow deer in the Late and Middle Pleistocene of Europe // *Paläontol. Z.* 2018. V. 92. P. 681–713.
- Pitra C., Fickel J., Meijaard E., Groves C.P.* Evolution and phylogeny of old world deer // *Mol. Phylog. Evol.* 2004. V. 33. № 3. P. 880–895.
- Qiu Z.* Some mammalian fossils from the Pliocene of Inner Mongolia and Gansu (Kansu) // *Vertebr. Palasiat.* 1979. V. 17. № 3. P. 222–235.
- Rabinovich R., Biton R.* The Early-Middle Pleistocene faunal assemblages of Gesher Benot Ya'aqov: Inter-site variability // *J. Hum. Evol.* 2011. V. 60. P. 357–374.
- Rabinovich R., Gaudzinski-Windheuser S., Goren-Inbar N.* Systematic butchering of fallow deer (*Dama*) at the early Middle Pleistocene Acheulian site of Gesher Benot Ya'aqov (Israel) // *J. Hum. Evol.* 2008. V. 54. P. 134–149.
- Randi E., Mucci N., Claro-Hergeta F. et al.* A mitochondrial DNA control region phylogeny of the Cervinae: speciation in *Cervus* and implications for conservation // *Anim. Conserv.* 2001. V. 4. P. 1–11.
- Rivals F.* Les petits bovidés (Caprini et Rupicaprini) pléistocènes dans le bassin méditerranéen et le Caucase. Étude paléontologique, biostratigraphique, archéozoologique et paléoécologique // *Brit. Archaeol. Rep. Intern. Ser.* 2004. V. 1327. P. 1–252.
- Sickenberg O.* Eine Säugetierfauna des tieferen Bihariums aus dem Becken von Megalopolis (Peloponnes, Griechenland) // *Anal. Geol. Pays Hellen. Ser. 1.* 1976. V. 27. P. 25–73.
- Teilhard de Chardin P., Trassaert M.* The Pliocene Camelidae, Giraffidae, and Cervidae of South Eastern Shansi // *Palaeontol. Sin. N. Ser. C.* 1937. № 1. P. 1–56.
- Tsiboi M., Kopperud B.T., Matschiner M. et al.* Antler allometry, the Irish Elk and Gould revisited // *Evol. Biol.* 2024. V. 51. P. 149–165.
- Van der Made J.* Ungulates from Atapuerca TD6 // *J. Hum. Evol.* 1999. V. 37. P. 389–413.
- Van der Made J.* The latest Early Pleistocene giant deer *Megaloceros novocarthaginiensis* n. sp. and the fallow deer *Dama* cf. *vallonnetensis* from Cueva Victoria (Murcia, Spain) // *Mastia.* 2015. V. 11–13. P. 269–323.
- Van der Made J., Rodríguez-Alba J.J., Martos J.A. et al.* The fallow deer *Dama celiae* sp. nov. with two-pointed antlers from the Middle Pleistocene of Madrid, a contemporary of humans with Acheulean technology // *Archaeol. Antropol. Sci.* 2023. V. 15. № 41. P. 1–35.
- Van der Made J., Torres T., Ortiz J.E. et al.* The new material of large mammals from Azokh and comments on the older collections // *Azokh Caves and the Transcaucasian Corridor* / Eds Fernández-Jalvo Y. et al. Springer, 2016. P. 117–162.
- Vekua A.* Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung // *Jb. Röm.-German. Zentralmuseums.* 1995. Bd 42. S. 77–180.
- Vereshchagin N.K., Baryshnikov G.F.* Quaternary mammalian extinction in Northern Eurasia // *Quaternary Extinctions* / Eds. Martin P.S., Klein R.G. Tucson: The Univ. Arizona Press, 1984. P. 483–516.
- Werner N.Y., Rabiei A., Saltz D. et al.* *Dama mesopotamica*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T6232A97672550. P. 1–15.
- Woodburne M.O., Tedford R.H., Lindsay E.H.* North China Neogene biochronology: A Chinese standard // *Fossil Mammals of Asia* / Eds Wang X., Flynn L.J., Fortelius M. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2013. P. 91–123.

**The Fallow Deer *Dama pontica* sp. nov. (Artiodactyla, Cervidae)
from the Lower Pleistocene of Taurida Cave in the Crimea and the Early History
of the Genus *Dama***

I. A. Vislobokova

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

A new fallow deer species *Dama pontica* is described from the late Early Pleistocene of Taurida cave in the Crimea. The antlers of this medium-sized deer had a small first process at the burr and a primitively narrow proximal palmation. The morphology of *D. pontica* sp. nov. allows it to be referred to a phylogenetic branch of the modern Iranian fallow deer, *D. mesopotamica* (Brooke, 1875). The fossil remains of *Dama* from the Taurida cave are the oldest in Europe. The age of the Taurida fauna, according to biochronology, is estimated at 1.8–1.5 Ma. The find indicates that the divergence of the European and Mesopotamian branches of fallow deer occurred no later than 1.5 Ma. Hypotheses about the origin of *Dama* (s.s.) from ‘*Pseudodama*’ at the Early – Middle Pleistocene transition require revision.

Keywords: *Dama pontica* sp. nov., Cervidae, Early Pleistocene, Crimea, Taurida Cave

УДК 561.43:551.762(470.323)

НОВЫЙ ВИД OTOZAMITES BRAUN (BENNETTITALES) С СОХРАНИВШИМСЯ АНАТОМИЧЕСКИМ СТРОЕНИЕМ ИЗ СРЕДНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КУРСКОЙ ОБЛАСТИ, РОССИЯ

© 2024 г. Н. В. Баженова^{a, *}, А. В. Баженов^a

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

*e-mail: gordynat@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2023 г.

После доработки 15.03.2024 г.

Принята к публикации 15.03.2024 г.

Из среднеюрских отложений карьера Михайловский рудник (Курская обл.) описан новый вид беннеттитов *Otozamites meyenii* sp. nov., характеризующийся густо расположенными длинными пальцевидными папиллами на покровных клетках нижнего эпидермиса перышек. Проводящая система рахиса нового вида имеет строение, характерное для листьев других беннеттитов: круг, образованный двумя U-образными рядами коллатеральных пучков с ориентированной вовнутрь ксилемой. В отличие от раннемелового *O. kerae* Ohana et Kimura, имеющего хорошо оформленные проводящие пучки, у нового вида пучки плохо обособлены. Также наши данные указывают на наличие у представителей рода *Otozamites* Braun трахеид, характерных для некоторых покрытосеменных; наличие сосудов в проводящей системе листьев *Otozamites* не подтверждается.

Ключевые слова: средняя юра, Bennettitales, Otozamites, морфология, анатомия

DOI: 10.31857/S0031031X24060114, **EDN:** QIENNM

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на широкое распространение листьев *Otozamites* Braun (Bennettitales) в ископаемой летописи юры и мела, анатомическое строение рахиса ранее было изучено всего у двух видов: *O. mortonii* Dower, R. Bateman et D. Stevenson из средней юры (аален–байос) Шотландии (Dower et al., 2004) и *O. kerae* Ohana et Kimura из верхнего мела Японии (Ohana, Kimura, 1991). Описание анатомического строения рахиса *Otozamites* sp. из юры Тасмании (Tidwell et al., 1987) было сделано на материале очень плохой сохранности и проиллюстрировано единственным схематическим рисунком, поэтому в данной работе далее не обсуждается. Некоторые детали анатомии перышек были изучены у *Otozamites* sp. из верхней юры Франции (Barale, 1981) и у *O. lacustris* Krassilov из нижнего мела Монголии (Krassilov, 1982). В данной работе приводится описание анатомического строения листьев *O. meyenii* sp. nov., в т.ч. рассматриваются особенности морфологии проводящих элементов рахиса и оснований перышек.

Авторы благодарны Р.А. Ракитову из Палеонтологического ин-та им А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) за помощь при работе на СЭМ и рентгеновском сканирующем томографе. Мы признательны В.Л. Шамраю (Михайловский горно-обогатительный комбинат), Д.В. Збуковой (Всероссийский научно-исследовательский геологический ин-т им. А.П. Карпинского), Н.Е. Завяловой и М.В. Теклевой (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН), а также А.Г. Платоновой (Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова) за помощь при сборе материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал происходит из средне-батских континентальных отложений карьера Михайловский рудник вблизи г. Железнодорожск (Курская обл.), из средней песчанистой части глинистой линзы в основании разреза аркинской свиты, вскрытого в северной стенке Северного карьера; характеристика отложений и состав флоры линзы приводились ранее (Горденко, Броушкин, 2018).

Рахисы листьев *Otozamites* преимущественно лигнитизированные, однако анатомическое строение сохранилось лишь у нескольких экземпляров. Это обусловлено частой деформацией рахисов в процессе фоссилизации (обычно они достаточно сильно смяты и уплощены с боков). Материал не выдерживает смачивания, что не позволяет изготавливать из него качественные тонкие срезы или шлифы. Анатомическое строение рахисов и оснований перышек было изучено на поперечных сколах при помощи СЭМ Tescan в режиме высокого вакуума (SE детектор, 30 kV) с напылением золотом и в режиме низкого вакуума (BSE детектор, 20 kV) без напыления, а также при помощи компьютерного рентгеновского томографа Neoscan 80.

Эпидермальное строение листьев было изучено по стандартной методике, путем последовательного помещения в соляную, плавиковую и азотную кислоты с последующей обработкой едким кали. Полученные кутикулы монтировались на столик, покрывались золотом и изучались в СЭМ Tescan в режиме высокого вакуума (SE детектор, 30 kV).

Коллекция № 5137 хранится в ПИН РАН, Москва.

ОПИСАНИЕ ВИДА ОТДЕЛ GYMNOSPERMAE

КЛАСС CYCADOPSIDA

ПОРЯДОК BENNETTITALES

СЕМЕЙСТВО WILLIAMSONIACEAE (CARRUTHERS, 1870) NATHORST, 1913

Род *Otozamites* Braun, 1843

Otozamites meyenii Bazhenova et Bazhenov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1–15; табл. X, фиг. 1–11

Вид назван в честь палеоботаника С.В. Мейена.

Голотип — ПИН, № 5137/85, фрагмент листа; европейская часть России, Курская обл.,

окрестности г. Железнодорожск, Северный карьер Михайловского рудника; средняя юра, средний бат, аркинская свита; обозначен здесь, табл. I, фиг. 5.

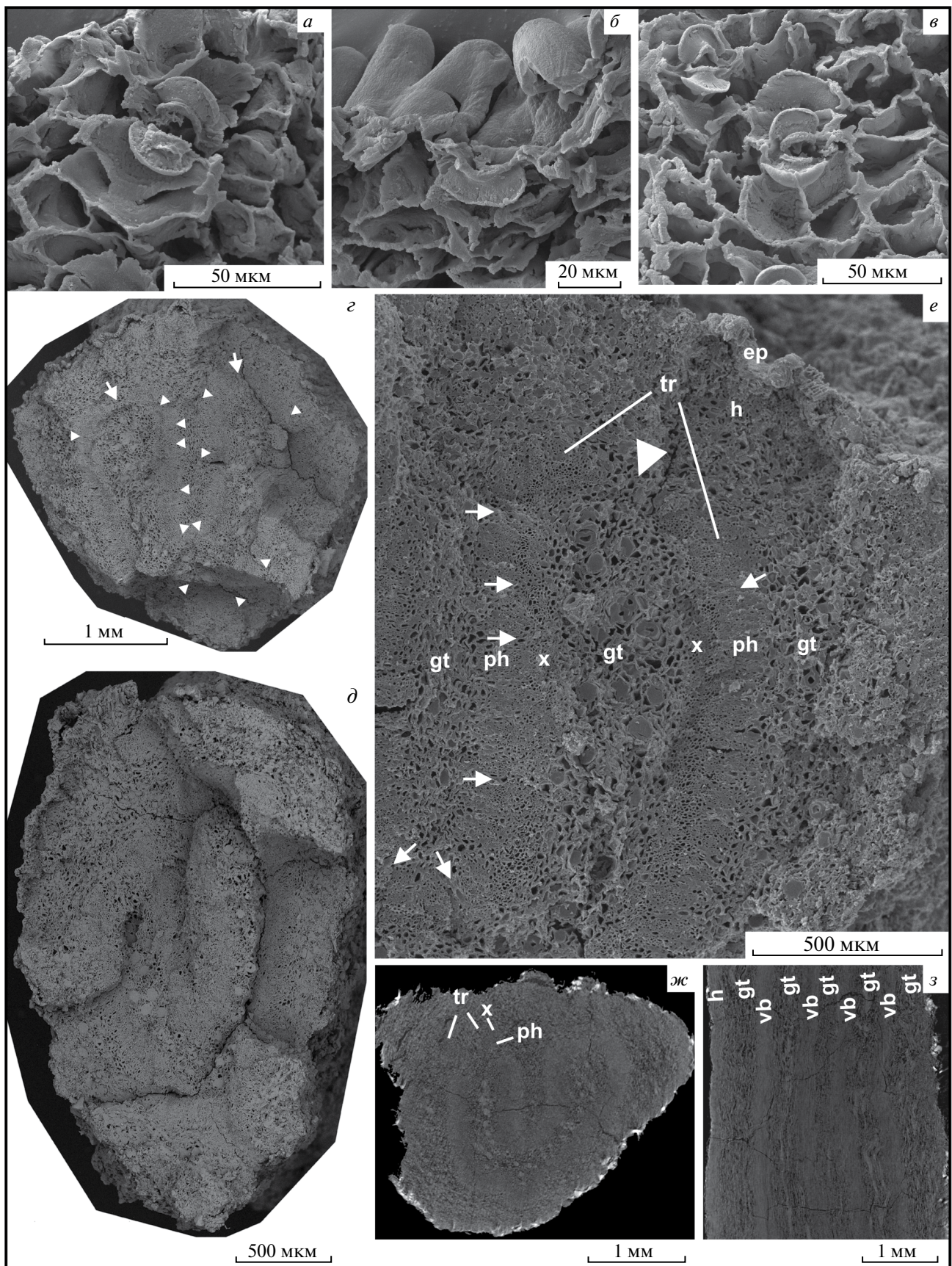
Diagnosis. Leaves pinnate. Rachis nearly circular in transverse section, 3.3–4.6 mm in diameter. Distance between neighboring pinnae bases within one row 4–6.5 mm. Pinnae up to 18 mm long, about 10 mm wide, tongue-shaped, slightly falcate, petiolulate. Acroscopic margin distinctly auriculate, apex rounded, shifted to acroscopic margin. Vein density 5–6 veins per 1 mm.

Cuticle of rachis up to 5 µm thick. Epidermis with unevenly distributed stomata and relatively rare hemispheric or mamilla-like trichomes with unicellular or bicellular bases. Hypodermis consisting of 6–8 layers of narrow prosenchymatous non-sclerified cells. Ground tissue consisting of rectangular thin-walled cells; comprising large idioblasts. Vascular system of rachis representing ring, formed by two U-shaped rows of collateral bundles with xylem orientated toward interior of ring. Vascular bundles vary considerably in width. Boundaries between vascular bundles indistinct. Traces to pinnae depart from corners of “U” in pairs and follow to petiolule separately, then dichotomizing repeatedly.

Upper epidermis of pinna composed of ameba-like cells without trichomes. Lower epidermis divided on distinct stomatal zones with 1–3 stomatal apparatuses per stomatal zone width and non-stomatal costal zones 3–8 cells wide. Stomatal apparatuses syndetocheilic, often with papillose lateral neighboring cell, formed by longitudinal division of one of subsidiary cell. Stomata sunken relative to ring of papillose cells with papillae closing over aperture. All ordinary epidermal cells with central of marginal large hemispherical or cap-shaped to finger-like papillae up to 45 µm long.

Описание (рис. 1–5). В коллекции имеются многочисленные фрагменты рахисов перистых листьев длиной 6.6–33 мм, диаметром 3.3–4.6 мм, с очередно расположенными основа-

Рис. 1. *Otozamites meyenii* sp. nov.: а–в, д — экз. ПИН, № 5173/88, СЭМ: а — устьичный аппарат с венечной клеткой, образованной продольным делением одной из побочных клеток; б — продольный скол через устьичный аппарат; в — устьичный аппарат с дополнительной побочной клеткой, образованной поперечным делением материнской побочной клетки; д — поперечный скол рахиса, верхний ряд проводящих пучков выглядит как замкнутый круг за счет деформации тканей; г, е–з — экз. ПИН, № 5173/87: г — поперечный скол рахиса, мелкими стрелками показаны прорывы между проводящими пучками, крупными стрелками показаны прорывы в местах отделения проводящих пучков, васкуляризирующих перышки, СЭМ; е — фрагмент проводящей системы рахиса, мелкими стрелками показаны прорывы между проводящими пучками, крупной стрелкой показан прорыв в месте отделения проводящих пучков, васкуляризирующих перышко, СЭМ; ж — конфигурация проводящей системы рахиса на поперечной томограмме, вверху слева видна пара проводящих пучков, отходящих к перышку; з — конфигурация проводящей системы на горизонтальном срезе, томограмма. Обозначения: ер — эпидермис; h — гиподерма; gt — основная ткань; vb — проводящий пучок; ph — флоэма; x — ксилема; tr — проводящий пучок, васкуляризирующий перышко.



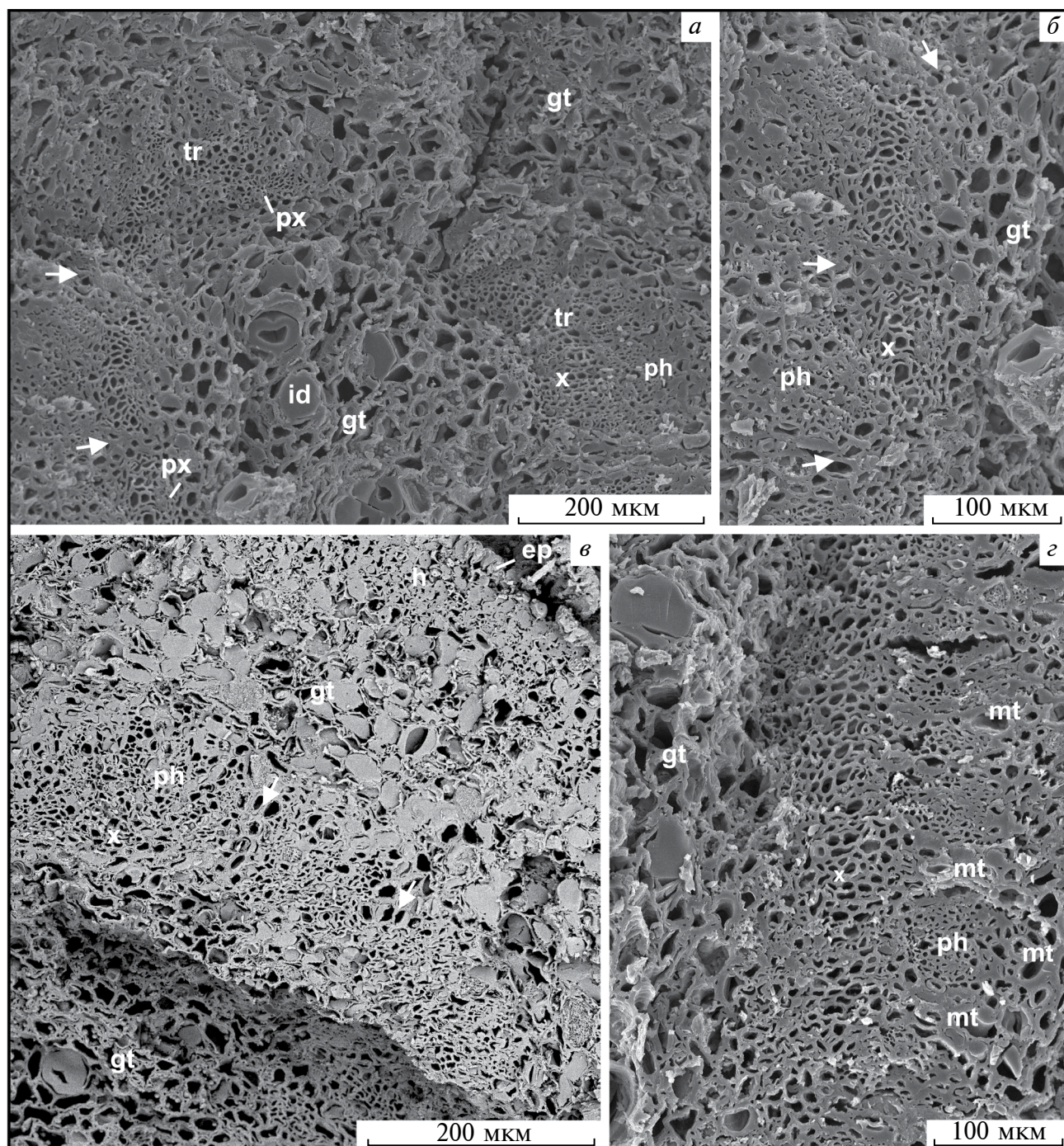


Рис. 2. *Otozamites meyenii* sp. nov., экз. ПИН, № 5173/87, СЭМ: *a* — деталь рис. 1, *e*, виден прорыв в месте отделения двух проводящих пучков, васкуляризирующих перышко, стрелками показаны прорывы между проводящими пучками; *б* — деталь рис. 1, *e*, фрагмент верхнего ряда проводящих пучков, стрелками показаны прорывы между проводящими пучками; *в* — фрагмент поперечного скола рахиса, видны эпидермис, гиподерма, основная ткань и несколько проводящих пучков из нижнего ряда; *г* — деталь рис. 1, *e*, фрагмент нижнего ряда проводящих пучков, демонстрирующий крупный участок без прорывов в ксилеме. Обозначения: id — идиобласты; mt — механическая ткань; rx — протоксилема; остальные как на рис. 1.

ниями перышек, косо прикрепляющимися к рахису в его адаксиальной части по типу жалюзи, а также дисперсные фрагменты перышек и один небольшой фрагмент листа с двумя частично сохранившимися перышками (табл. IX, фиг. 1–9).

Расстояние между соседними основаниями перышек в одном ряду 4–6.5 мм. Перышки языковидные, слегка серповидно изогнутые, длиной до 18 мм, шириной в средней части до 10 мм, с сильно пережатым основанием, переходящим

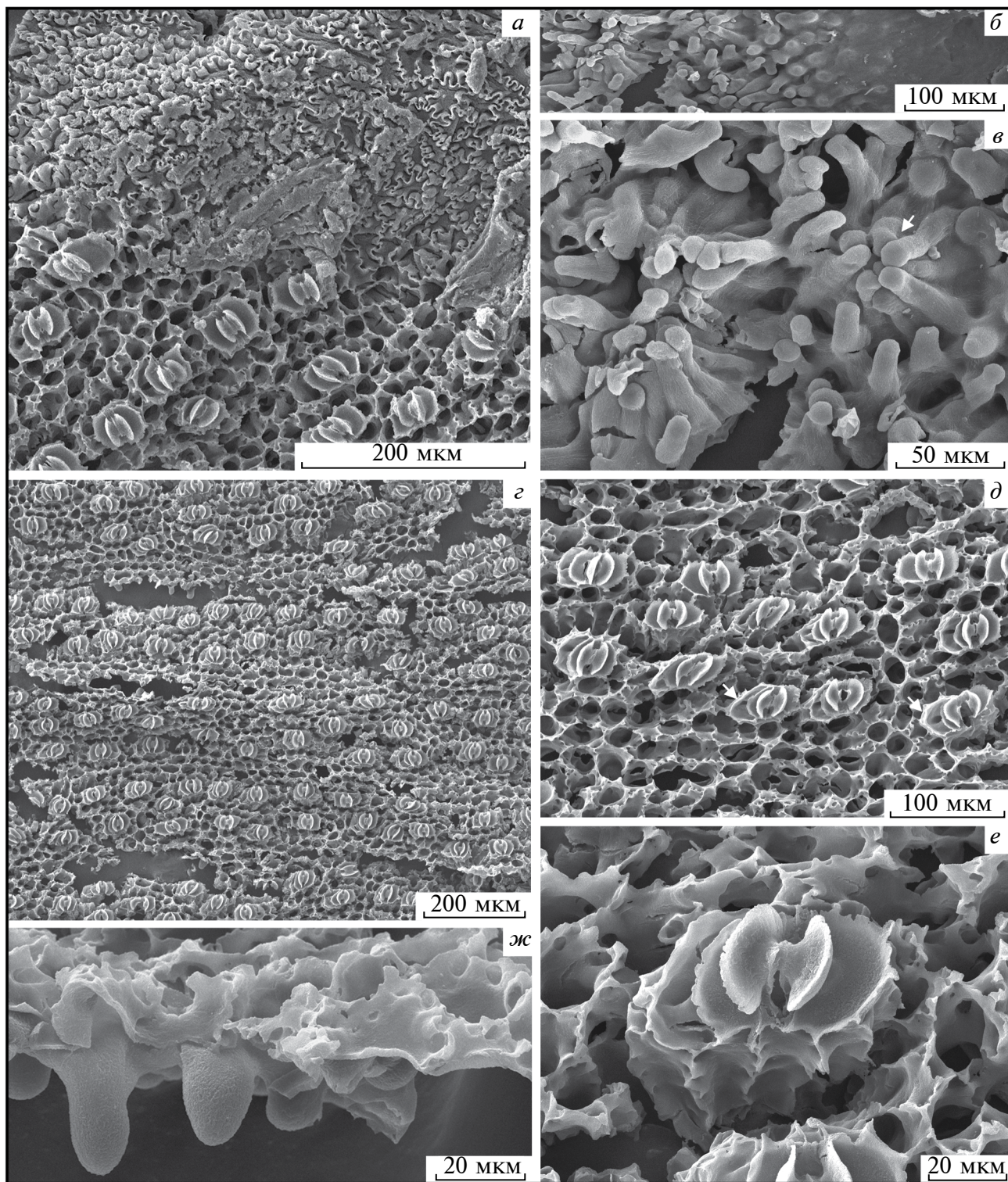
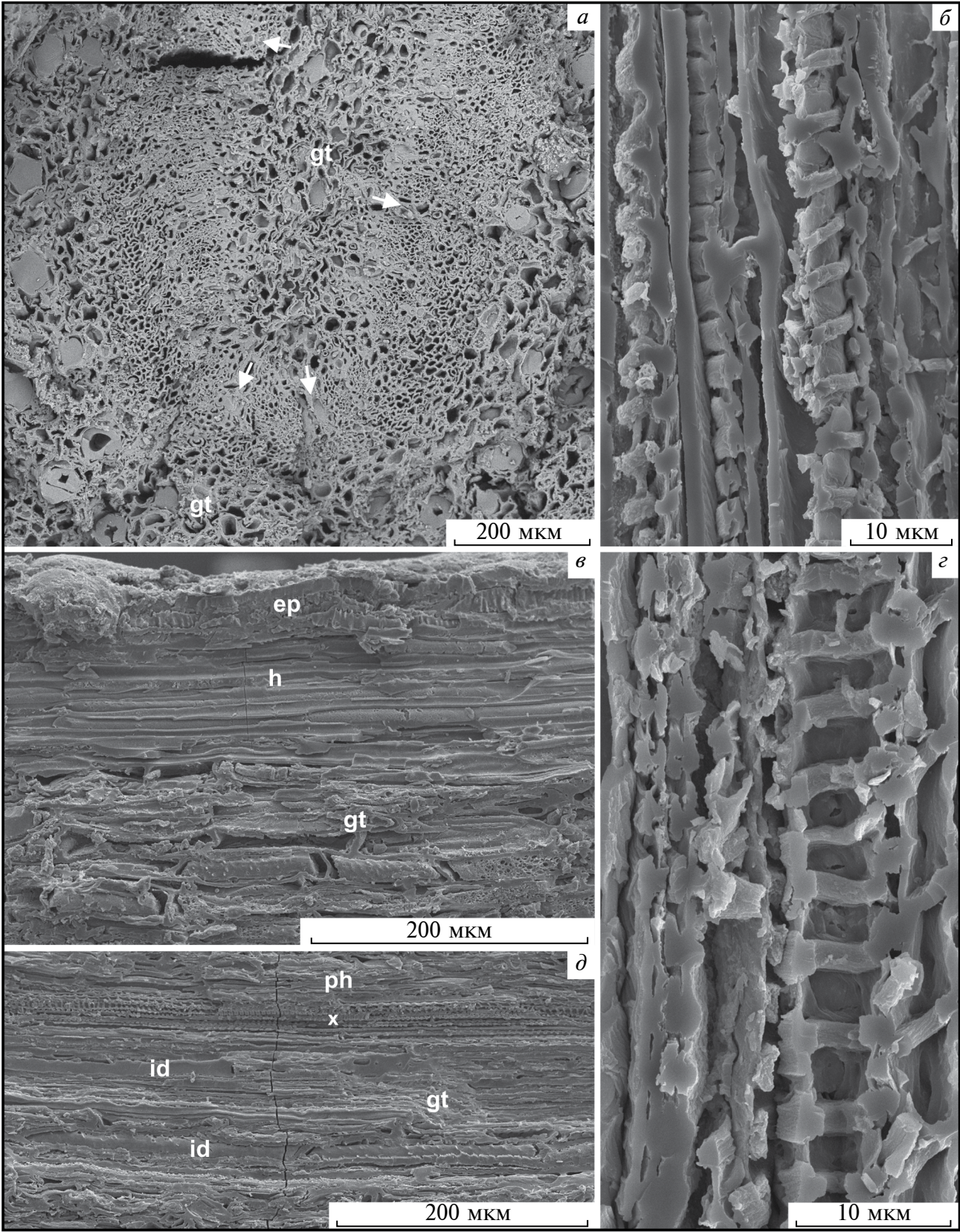


Рис. 3. *Otozamites meyenii* sp. nov., голотип ПИН, № 5173/85, СЭМ: *а* – внутренняя поверхность разворота кутикулы перышка, видны абаксиальная сторона, адаксиальная сторона и переходная маргинальная зона; *б* – наружная поверхность разворота кутикулы перышка, видны абаксиальная папиллозная сторона, адаксиальная сторона без папилл и переходная маргинальная зона со слабо развитыми папиллами; *в* – наружная поверхность абаксиальной кутикулы, стрелкой показаны папиллы, плотно смыкающиеся над устьичным аппаратом; *г* – внутренняя поверхность абаксиальной кутикулы, видна топография эпидермиса; *д* – устьичная зона, видны устьичные аппараты с латеральной венечной клеткой, образованной продольным делением побочной клетки; *е* – устьичный аппарат с латеральной венечной клеткой, окруженный кольцом крупных пор на антиклинальных клеточных стенках.



в небольшой черешочек длиной до 1 мм, шириной 1.5–3.2 мм, толщиной около 1 мм, с хорошо выраженным ушком при основании акроскопического края, шириной 6.5–11 мм, высотой около 3–3.6 мм и скошенной к акроскопическому краю закругленной верхушкой (табл. IX, фиг. 4, 5, 7, 8). В средней части перышка на 1 мм приходится 5–6 жилок (рис. 3, з).

Рахис у недеформированных экземпляров в поперечном сечении почти округлый (рис. 1, з). Кутикула рахиса толщиной около 5 мкм. Наружная поверхность кутикулы слабостриатная (табл. X, фиг. 1). Основные эпидермальные клетки продольно ориентированные, преимущественно четырехугольные, реже треугольные или пятиугольные, длиной 12–85 мкм, шириной 6–20 мкм, часто образованные септированием длинной веретеновидной клетки (табл. X, фиг. 6, 9). Периклиальные клеточные стенки плоские; антиклиальные стенки клиновидно утолщенные, прямые до извилистых (амплитуда извилистости 5–20 мкм), толщиной 2–20 мкм (табл. X, фиг. 9). Иногда кутинизация затрагивает внутренние периклиальные стенки клеток (табл. X, фиг. 7).

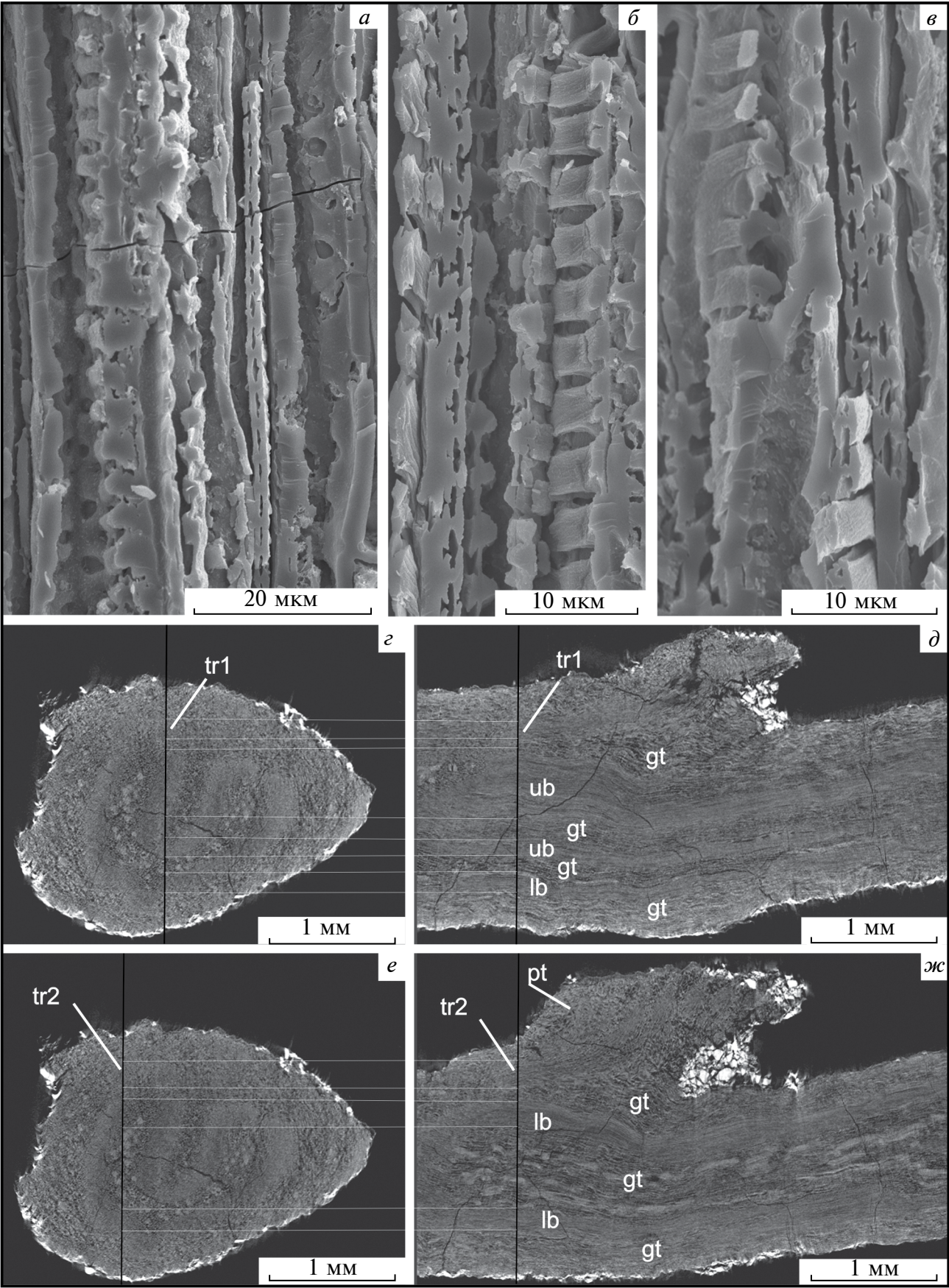
Устьица присутствуют по всей поверхности эпидермиса рахиса, но распределены неравномерными скоплениями из нескольких устьиц, либо одиночно (табл. X, фиг. 1, 6, 8). Плотность распределения устьиц около $30 \times 1 \text{ мм}^2$. Встречаются достаточно крупные участки без устьиц (табл. X, фиг. 9). Устьичные аппараты преимущественно поперечно, реже косо ориентированные, синдетохейльные, сильно погруженные относительно окружающих их четырех–семи вечных клеток (табл. X, фиг. 1, 6–8). Наружные периклиальные стенки замыкающих клеток крыловидные, с хорошо развитыми полярными выростами, сильно кутинизированные, длиной 30–33 мкм, шириной 12–13 мкм; длина апертуры 7–9 мкм. Побочные клетки от полуовальных до трапециевидных, с прямыми антиклиальными стенками, сильно кутинизированные, без папилл, длиной 40–93 мкм, шириной 34–41 мкм. Поверхность рахиса покрыта беспорядочно расположенными трихомами; плотность распределения примерно $70 \times 1 \text{ мм}^2$ (табл. X,

фиг. 1). Основания трихом округлые либо эллипсоидальные, одноклеточные и двуклеточные, длиной 35–45 мкм, шириной 17–27 мкм (табл. X, фиг. 2, 4). Трихомы полусферические либо сосочковидные, тонко кутинизированные, высотой 10–15 мкм, часто повреждены в верхней части (табл. X, фиг. 3, 5).

Гиподерма в среднем толщиной шесть–восемь клеток (на адаксиальной стороне рахиса толщина достигает 14 клеток), состоит из полигональных в поперечном сечении тонкостенных прозенхиматозных клеток длиной от 330 мкм, диаметром 6–15 мкм, с клеточными просветами, заполненными стеклянистым веществом (рис. 1, е; 2, в; 4, в). Основная ткань, расположенная под гиподермой, толщиной шесть–восемь клеток. Клетки коры прозенхиматозные, округло-полигональные в поперечном сечении, с пористыми клеточными стенками. Длина клеток коры до 150 мкм, диаметр 8–20 мкм; между клетками имеются небольшие межклетники (рис. 2, в).

Центральную часть сечения, высотой около 2 мм, шириной примерно 1.8 мм, занимает проводящая система рахиса, состоящая из двух расположенных друг над другом, адаксиально вогнутых U-образных рядов коллатеральных пучков с ориентированной вовнутрь ксилемой (рис. 1, з–з; 5, з–ж). Границы отдельных пучков хорошо видны только у наиболее полно сохранившегося экземпляра. Верхний и нижний ряды образованы семью и пятью проводящими пучками, соответственно. Пучки шириной 0.2–1.5 мм разделены очень узкими, одна–три клетки шириной, межпучковыми зонами (рис. 1, з, е; 2, а–г; 4, а). При этом в верхнем и нижнем ряду хорошо выражены центральные пучки, относительно которых пучки левой и правой стороны развиты несимметрично и значительно различаются по ширине. Наиболее крупные из них представляют собой протяженные пластины, потенциально способные к дальнейшему делению на более мелкие пучки (рис. 1, з). Эмиссия происходит за счет пары пучков, отходящих от краев верхнего и нижнего ряда (рис. 1, з, ж; 5, з–ж). Флоэма хорошо сохранилась, представлена эллипсоидальными в поперечном сечении тяжами

Рис. 4. *Otozamites meyenii* sp. nov., экз. ПИН, № 5173/87, СЭМ: а – фрагмент верхнего ряда проводящих пучков, стрелками показаны прорывы между проводящими пучками; б – трахеиды со спиральными утолщениями и лестничными окаймленными порами; в – фрагмент горизонтального скола рахиса, видны клетки эпидермиса с пористыми стенками, прозенхиматозные клетки гиподермы и клетки основной паренхимы; г – трахеида со стенкой, имеющей внутренние спиральные утолщения и крупные простые поры; д – фрагмент горизонтального скола рахиса, видны проводящий пучок и основная паренхима коьнутри от него, содержащая идиобласты. Обозначения как на рис. 1 и 2.



шириной 31–74 мкм, толщиной 77–90 мкм, сложенными девятью–пятнадцатью слоями клеток диаметром 2.5–13 мкм и разделенными клиньями толстостенной механической ткани, диаметр клеток в поперечном сечении 7.5–36 мкм (рис. 2, *г*). Периодически клинья механической ткани вдаются также в массив ксилемы, образуя прорывы, разделяющие верхний и нижний ряды кольца на отдельные проводящие пучки (рис. 2, *а–г*; 4, *а*). С внешней стороны флоэма также оконтурена тонким нерегулярным слоем механической ткани (рис. 2, *г*; 4, *а*). Ксилема сложена 4–10 (11) слоями полигональных трахеид (рис. 1, *е*; 2, *а–г*; 4, *а*). Протоксилема эндархная, сохраняется плохо (рис. 2, *а*). В проводящем пучке присутствуют трахеиды со спиральными, лестничными и сетчатыми утолщениями, а также трахеиды с лестничными и округлыми окаймленными порами (рис. 4, *б*, *г*; 5, *а–в*). Также встречаются трахеиды со спиральными утолщениями и крупными эллипсоидальными либо почти прямоугольными простыми порами между ними (рис. 4, *г*; 5, *б*).

Основная ткань конутри от ксилемы представлена прозенхиматозными тонкостенными клетками, округло-полигональными в поперечном сечении, диаметром 9.5–33 мкм, более или менее прямоугольными в продольном сечении, длиной до 175 мкм (рис. 4, *д*). Основная ткань кнаружи и конутри от проводящих тканей содержит многочисленные крупные идиобласты диаметром 3–63 мкм, длиной 114–200 мкм, образующие протяженные цепочки, полученные септированием материнской клетки (рис. 1, *г–з*; 2, *а*, *в*, *г*; 4, *а*, *д*).

Перышко васкуляризуется парой проводящих пучков, отходящих от краев верхнего и нижнего ряда проводящих пучков, образуя широкий прорыв (рис. 1, *е*, *ж*; 2, *а*; 5, *г*, *ж*). Пучки, не сливаясь, следуют в черешочек, при этом разворачиваются ксилемой вверх и затем несколько разделяются (рис. 1, *ж*; 5, *д*, *ж*).

Из черешочка в основание перышка входят около 10 коллатеральных проводящих пучков (табл. IX, фиг. 10), далее многократно дихотомирующих. Проводящие пучки черешочка диаметром 100–300 мкм, с ксилемой, состоящей из четырех–шести рядов трахеид диаметром 3.5–12 мкм со спиральными, сетчатыми и лестничными утолщениями и протоксилемой, представляющей собой группу из четырех–пяти трахеид диаметром 4–5.5 мкм, со спиральными утолщениями; со стороны протоксилемы имеется небольшой массив механической ткани, сложенной прозенхиматозными клетками диаметром около 11 мкм (табл. IX, фиг. 11, 12). Тяжи флоэмы пучка шириной до 12 мкм, толщиной до 27 мкм; разделены между собой вклинивающимися слабосклерифицированными клетками диаметром 15–27 мкм, образующими небольшой массив механической ткани под элементами флоэмы (табл. IX, фиг. 12).

Перышки гипостомные. Наружная поверхность кутикулы верхнего эпидермиса гладкая, внутренняя поверхность обнаруживает более или менее изометричные (иногда вытянутые вдоль жилок) амебовидные клетки длиной 30–92 мкм, шириной 30–38 мкм, с сильноизвилистыми антиклинальными стенками; амплитуда извилистости 7–15 мкм (рис. 3, *а*, *б*). Нижний эпидермис с выраженным чередованием устьичных и безустьичных зон (рис. 3, *а*, *г*). Основные клетки безустьичных и устьичных зон однотипные, более или менее изометричные, от округло-четырёхугольных до округло-восьмиугольных, длиной 12.5–41 мкм, шириной 12.5–31 мкм; периклинальные клеточные стенки с крупными, сильно кутинизированными центральными либо краевыми полыми, преимущественно пальцевидными (реже полусферическими и низко-коническими) папиллами с диаметром основания 9–24 мкм, высотой до 45 мкм; антиклинальные клеточные стенки слабоизвилистые (амплитуда извилистости до 5 мкм), клиновидно кутинизированные; несут окру-

Рис. 5. *Otozamites meyenii* sp. nov., экз. ПИН, № 5173/87: *а–в* – СЭМ: *а* – трахеиды с сетчатыми утолщениями и трахеиды с лестничными и округлыми окаймленными порами; *б* – трахеиды с лестничными окаймленными порами и трахеида со стенкой, совмещающей внутренние утолщения и простые поры; *в* – трахеида с сетчатыми утолщениями и трахеида с округлыми окаймленными порами; *г–ж* – томограммы, иллюстрирующие положение проводящих пучков, васкуляризирующих перышко: *г* – поперечный виртуальный срез, черной линией показано соотношение со срезом на рис. 5, *д*; *д* – вертикальный виртуальный срез, черной линией показано соотношение со срезом на рис. 5, *г*; *е* – поперечный виртуальный срез, черной линией показано соотношение со срезом на рис. 5, *ж*; *ж* – вертикальный виртуальный срез, черной линией показано соотношение со срезом на рис. 5, *е*. Обозначения: tr1 – проводящий пучок, отделившийся от верхнего ряда проводящих пучков; tr2 – проводящий пучок, отделившийся от нижнего ряда проводящих пучков; ub – верхний ряд проводящих пучков; lb – нижний ряд проводящих пучков; pt – черешочек; остальные как на рис. 1; белыми линиями обозначено соответствие тканей рахиса на поперечном и вертикальном срезах.

глые простые поры диаметром 1.5–4.6 мкм (рис. 3, *a–e*). В основании перышка кутинизация может частично затрагивать внутренние периклинальные стенки клеток (табл. X, фиг. 11), а в безустычных зонах встречаются волоски, сходные с волосками на рахисе (табл. X, фиг. 10). Безустычные зоны шириной 3–8 клеток (табл. X, фиг. 11; рис. 3, *z, d*).

Устычные аппараты в пределах устычной зоны расположены в продольных цепочках, (рис. 1, *a, z*). На ширину устычной зоны приходится один–три устычных аппарата (табл. X, фиг. 11; рис. 3, *a, z, d*). Устычные аппараты сильно погружены относительно окружающих клеток и ориентированы преимущественно поперечно, реже продольно, синдетохейльные (рис. 3, *a, z–e*). Замыкающие клетки крыловидные, длиной 27–32 мкм, шириной 13–16 мкм, сильно кутинизированные, особенно в области апертурной стенки; длина апертурной 11–16 мкм. Побочные клетки обычно полукруглые либо трапециевидные, длиной 27–40 мкм, шириной 16–30 мкм. Часто одна из побочных клеток делится продольно, образуя латеральную венечную клетку, примерно равную ей по размеру и по форме, несущую небольшую центральную полую папиллу с диаметром основания 5.5–8 мкм (рис. 3, *d, e*). Изредка одна из побочных клеток делится поперечно, образуя две клетки, примыкающие к замыкающей клетке устынца (рис. 1, *в*). 7–13 клеток, образующие кольцо вокруг устычного аппарата, несут длинные пальцевидные папиллы со сросшимися основаниями, часто очень плотно смыкающиеся над устычной ямкой (рис. 1, *б*; 3, *б, в, e*).

Сравнение. По морфологии перышек *Otozamites meyenii* sp. nov. демонстрирует наибольшее сходство с *O. venosus* Harris из средней юры Йоркшира, Англия (Harris, 1969), но отличается от него более выраженным ушком у основания акроскопического края и намного меньшими размерами перышек. Также имеется сходство по морфологии перышек с *O. furoni* Boureau из нижней юры Ирана (Schweitzer, Kirchner, 2003), но у последнего жилкование более редкое, а жилки более крупные, чем у нового вида.

По наличию сильно погруженных устыц *Otozamites meyenii* sp. nov. обнаруживает сходство с *O. beani* (Lindley et Hutton) Harris, *O. graphicus* (Leckenby) Harris, *O. leckenbyi* Harris, *O. gramineus* (Phillips) Harris, *O. parallelus* Phillips, *O. mimetes* Harris и *O. penna* Harris из средней юры Йоркши-

ра, Англия, *O. pulcher* Barnard et Miller из нижней–средней юры Ирана (Barnard, Miller, 1976; Schweitzer, Kirchner, 2003), *O. linearis* из нижней юры Восточной Антарктиды (Bomfleur et al., 2011), а также с *O. kerae* Ohana et Kimura и *O. takahashii* Ohana et Kimura из нижнего мела Японии (Ohana, Kimura, 1991).

По наличию папиллозной венечной клетки, образовавшейся продольным делением одной из побочных клеток, новый вид сходен с *Otozamites paradoxus* Gordenko из средней юры местонахождения Пески, Московская обл. (Gordenko, 2008), но у последнего полностью отсутствуют папиллы на основных клетках эпидермиса.

Новый вид отличается от всех известных видов *Otozamites* наличием на клетках нижнего эпидермиса густо расположенных длинных пальцевидных папилл, диаметр основания которых обычно практически равен диаметру несущих их клеток. У *O. mortonii* папиллы также достаточно густо расположенные, но они имеют грибовидную форму и вдвое больший диаметр основания. У *O. tenuatus* (Leckenby) Phillips из средней юры Йоркшира (Harris, 1969) папиллы рассредоточенные, от небольших куполовидных до длинных узко-конических. При этом площадь основания папиллы более чем в пять раз меньше площади несущей ее антиклинальной стенки; папиллы венечных клеток устычного аппарата не срастаются. Два экземпляра из нижней юры Аляски (Barbacka et al., 2006), отнесенные к *O. tenuatus*, несколько отличаются от типового материала, поскольку обнаруживают не только полусферические и конические папиллы, но также булавовидные и пальцевидные.

По нашим представлениям, виды рода *Otozamites*, для которых получены данные по анатомии (*O. meyenii* sp. nov., *O. kerae* и *O. mortonii*), имеют единый план строения проводящей системы: круг, состоящий из двух рядов проводящих пучков с ксилемой, обращенной вовнутрь (см. Обсуждение).

Для всех трех видов характерны несклерифицированные гиподерма и основная ткань рахиса. При этом новый вид обнаруживает большее сходство с *O. mortonii*, у которого проводящая система рахиса состоит из нескольких почти полностью объединенных пучков (Dower et al., 2004).

У *O. kerae*, в отличие от *O. meyenii* sp. nov. и *O. mortonii*, проводящие пучки, образующие

проводящие ткани круга, хорошо различимы. Пара проводящих пучков, васкуляризирующих перышко, сливается, входя в его основание, тогда как у нового вида пучки следуют к основанию перышка параллельно.

Материал. Девять экз., представленных лигнитизированными фрагментами рахисов и изолированными перышками, из одного местонахождения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Все беннеттиты, для которых известно анатомическое строение листьев, характеризуются одинаковой общей архитектурой проводящей системы рахиса: проводящие пучки образуют у них один круг, состоящий из двух расположенных друг над другом адаксиально вогнутых рядов коллатеральных пучков с ориентированной вовнутрь ксилемой (Vishnu-Mittre, 1956; Rao, Achuthan, 1967; Sharma, 1967; Bose, Zeba-Bano, 1978; Ohana, Kimura, 1991; Yamada, 2009; Yamada et al., 2009; Ray et al., 2014); этой модели соответствует также проводящая система рахиса *Otozamites meyenii* sp. nov. Варьирование данной структуры относится только к второстепенным признакам, таким как число отдельных проводящих пучков, расстояние между ними, степень выпуклости обоих рядов пучков, а также развитие сопровождающей их механической ткани и распределение паренхимы. Единственным возможным исключением является *O. mertonii* (Dower et al., 2004), проводящая система рахиса которого описана как состоящая из двух кругов проводящих пучков, ксилема внешнего из которых, имеющего форму подковы, ориентирована вовнутрь, а внутреннего цилиндрического — наружу. К сожалению, сохранность материала плохая, и на иллюстрациях верхняя часть цилиндрического пучка видна неотчетливо. Есть вероятность, что изначально данный пучок имел U-образную форму, и его “замыкание” связано с возникшей в процессе фоссилизации деформацией, признаки которой (механические повреждения, смещение перышек) хорошо заметны на иллюстрациях; в этом случае структура проводящей системы рахиса *O. mertonii* также соответствует общей модели, характерной для остальных беннеттитов. Это предположение подтверждается на изученном нами материале, где можно видеть, как при боковой деформации в процессе фоссилизации верхний ряд проводящих пучков практически замыкается (рис. 1, д), создавая иллюзию наличия внутреннего кольца.

Сравнение анатомического строения рахиса у *Otozamites mertonii*, *O. kerae* и *O. meyenii* sp. nov., показывает, что особенностью рахиса *Otozamites* является отсутствие склерификации гиподермальной и основной тканей. Также подтверждается васкуляризация перышек путем отделения двух пучков (по одному от верхнего и нижнего ряда), однако у *O. meyenii* sp. nov., в отличие от *O. kerae*, они не сливаются и дихотомируют независимо друг от друга. Возможно, такой тип васкуляризации перышка был характерен для *O. lacustris*, имевшего в центральной части перышка две более выраженные параллельные жилки (Krassilov, 1982).

Заслуживает внимания более детальное изучение строения проводящих элементов ксилемы в листьях беннеттитов, для которых обычно указываются трахеиды со спиральными и лестничными утолщениями (Bose, Kasat, 1972; Bose, Zeba-Bano, 1978; Ohana, Kimura, 1991; Ray et al., 2014). При ближайшем рассмотрении трахеиды в листьях беннеттитов более разнообразны. Так, трахеиды с лестничными и округлыми окаймленными порами, часто имеющие внутренние спиральные утолщения, обнаружены в жилках *Sympteryophyllum* Gordenko et Broushkin (Gordenko, Broushkin, 2010). У *Ptilophyllum riparium* Gordenko также были обнаружены трахеиды, стенка которых совмещает округлые окаймленные поры с внутренними спиральными утолщениями (Баженова, Баженов, в печати). У нового вида, помимо трахеид с лестничными и спиральными утолщениями, имеются трахеиды с лестничными и округлыми окаймленными порами, а также трахеиды, сочетающие крупные простые поры и спиральные утолщения.

В.А. Красилов описал в жилках перышек *Otozamites lacustris* проводящие элементы со стенкой, по его мнению, совмещающей спирально-сетчатые утолщения с простыми межсосудистыми порами, а также короткие веретеновидные клетки, интерпретированные как сосуды с перфорационными пластинками (Krassilov, 1982; Красилов, 1989). Поскольку данные для *O. lacustris* были получены на мацерированном материале, детали строения клеток видны неотчетливо, а их отношение к проводящему пучку неясно. Наши исследования тканей в СЭМ показали, что стенки клеток коры и клеток обкладки проводящего пучка у *Ptilophyllum riparium* (Баженова, Баженов, в печати) и *Otozamites meyenii* sp. nov. имеют многочисленные достаточно крупные округлые,

эллипсоидальные либо веретеновидные простые поры. В целом, многочисленные округлые и эллипсоидальные простые поры характерны для клеток почти всех типов тканей *O. meyenii* sp. nov. и *Ptilophyllum riparium*. Изображения, интерпретированные в работе Красилов как сосуды с перфорационными пластинками (Krassilov, 1982; табл. 6, фиг. 62–65), по нашим данным (табл. IX, фиг. 13), являются слепками клеток обкладки проводящего пучка, имевших простые поры, а длинные клетки (Krassilov, 1982; табл. 6, фиг. 60, 61), скорее всего, являются трахеидами. Таким образом, наличие сосудов у *Otozamites* не подтверждается. Вместе с тем, трахеиды со стенкой, сочетающей крупные простые поры и спиральные утолщения, обнаруженные нами у *O. meyenii* sp. nov., характерны для некоторых покрытосеменных (Bierhorst, 1971).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук. 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

- Горденко Н.В., Броушкин А.В. Семенные органы *Trisquamales* ordo nov. (*Gymnospermae*) из средней юры Курской области, европейская часть России // Палеонтол. журн. 2018. № 1. С. 86–104.
- Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
- Barale G. La paléoflore Jurassique du Jura Français: étude systématique, aspects stratigraphiques et paléoécologiques. Villeurbanne, 1981. 467 p. (Docum. Lab. Géol. Lyon. 1981. № 81).
- Barbacka M., Pálffy J., Smith P.L. Hettangian (Early Jurassic) plant fossils from Puale Bay // Rev. Palaeobot. Palynol. 2006. V. 142. № 1–2. P. 33–46.
- Barnard P.D., Miller J. Flora of the Shemshak Formation (Elburs, Iran), Part 3: Middle Jurassic (Dogger) plants from Katumbargah, Vasek Gah Imam Manak // Palaeontogr. Abt. B. 1976. Bd 155. Lief. 1–4. P. 31–117.
- Bierhorst D.V. Morphology of Vascular Plants. N.-Y.: Macmillan, 1971. 560 p.
- Bomfleur B., Pott Ch., Kerp H. Plant assemblages from the Shafer Peak Formation (Lower Jurassic), north Victoria Land, Transantarctic Mountains // Antarctic Sci. 2011. V. 23. № 2. P. 188–208.
- Bose M.N., Kasat M.L. The genus *Ptilophyllum* in India // Palaeobotanist. 1972. V. 19. № 2. P. 115–145.
- Bose M.N., Zeba-Bano. The genus *Dictyozamites* Oldham from India // Palaeobotanist. 1978. V. 25. P. 79–99.
- Dower B.L., Bateman R.M., Stevenson D.W. Systematics, ontogeny, and phylogenetic implications of exceptional anatomically preserved cycadophyte leaves from the Middle Jurassic of Bearreraig Bay, Skye, Northwest Scotland // The Botan. Rev. 2004. V. 70. № 2. P. 105–120.
- Gordenko N.V. Middle Jurassic flora of the Peski locality (Moscow Region): systematics, paleoecology, and phytogeography // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 12. P. 1285–1382.
- Gordenko N.V., Broushkin A.V. A new bennettitalean genus from the Middle Jurassic of the Mikhailovskii Rudnik locality (Kursk Region, Russia) // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 10. P. 1308–1320.
- Gupta K.M., Sharma B.D. Investigations on the Jurassic flora of the Rajmahal hills, India: 2 – On a new species of *Ptilophyllum*, *P. sahnii* from Amarjola in Amarapara region // J. Palaeontol. Soc. India. 1968. V. 11. № 5–9. P. 21–28.
- Harris T.M. The Yorkshire Jurassic Flora, III. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1969. 186 p.
- Krassilov V.A. Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontogr. Abt. B. 1982. Bd 181. Lief. 1–3. P. 1–43.
- Ohana T., Kimura T. Permineralized *Otozamites* leaves (Bennettitales) from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan // Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan. 1991. V. 164. P. 944–963.
- Rao A.R., Achuthan V. Further contribution to our knowledge of the anatomy of *Ptilophyllum* // Palaeobotanist. 1967. V. 16. № 3. P. 249–257.
- Ray M.M., Rothwell G.W., Stockey R.A. Anatomically preserved Early Cretaceous Bennettitalean leaves: *Nilssoniopteris corrugata* n. sp. from Vancouver Island, Canada // J. Paleontol. 2014. V. 88. № 5. P. 1085–1093.
- Sharma S.D. Investigation on the Jurassic flora of Rajmahal Hills, India. 3. A review of the genus *Ptilophyllum* of Morris, with description of two new species from Amarjola in the Rajmahal Hills // Palaeontogr. Abt. B. 1967. Bd 120. Lief. 5–6. P. 139–150.
- Schweitzer H.-J., Kirchner M. Die rhäto-jurassischen Floren des Iran und Afghanistans: 13. Cycadophyta III. Bennettitales // Palaeontogr. Abt. B. 2003. Bd 264. Lief. 1–6. S. 1–166.
- Tidwell W.D., Kim J.H., Kimura T. Mid-Mesozoic leaves from near Ida Bay, southern Tasmania, Australia // Pap. Proc. R. Soc. Tasman. 1987. V. 121. P. 159–170.
- Vishnu-Mittre. Studies on the fossil flora of Nipania, Rajmahal Series, India – Bennettitales // Palaeobotanist. 1956. V. 5. № 2. P. 95–99.

Yamada T. Structurally preserved *Zamites bayeri* Kvaček from the Coniacian Kashima Formation (Yezo Group) of Hokkaido, Japan // *Cret. Res.* 2009. V. 30. № 5. P. 1301–1306.

Yamada T., Legrand J., Nishida H. Structurally preserved *Nilssoniopteris* from the Arida Formation (Barremian, Lower Cretaceous) of southwest Japan // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2009. V. 156. № 3–4. P. 410–417.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–15. *Otozamites meyenii* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 5173/86, фрагмент рахиса, СМ; 2 – экз. ПИН, № 5173/87, фрагмент рахиса, СМ; 3 – паратип ПИН, № 5173/88, фрагмент рахиса, СМ; 4 – экз. ПИН, № 5173/89, фрагмент перышка, СМ; 5 – голотип ПИН, № 5173/85, фрагмент перистого листа, СМ; 6, 10–15 – экз. ПИН, № 5173/90: 6 – фрагмент рахиса, СМ; 10 – основание черешочка, проводящие пучки показаны стрелками, СЭМ; 11 – фрагмент фиг. 10, видны два проводящих пучка и окружающие их ткани, СЭМ; 12 – фрагмент фиг. 10, проводящий пучок, СЭМ; 13 – фрагмент фиг. 10, прозенхиматозные клетки с многочисленными порами, граничащие с проводящим пучком, СЭМ; 14 – фрагмент фиг. 10, ксилема проводящего пучка, видны трахеиды со спиральными, лестничными и сетчатыми утолщениями, СЭМ; 15 – фрагмент фиг. 10, ксилема проводящего пучка, видны трахеиды со спиральными и лестничными утолщениями, СЭМ; 7 – экз. ПИН, № 5173/91, фрагмент перышка, СМ; 8 – экз. ПИН, № 5173/92, фрагмент рахиса с основанием перышка, СМ; 9 – экз. ПИН, № 5173/93, фрагмент рахиса, СМ; Михайловский рудник; средний бат. Обозначения: ep – эпидермис; gt – основная ткань; mt – механическая ткань; ph – флоэма; x – ксилема; px – протоксилема; vb – проводящий пучок; pr – прозенхиматозная ткань.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–11. *Otozamites meyenii* sp. nov., экз. ПИН, № 5173/88, СЭМ: 1 – наружная поверхность кутикулы рахиса, видны устьичные ямки и трихомы; 2 – двуклеточное основание трихомы; 3 – трихома с двуклеточным основанием; 4 – одноклеточное основание трихомы; 5 – трихома с одноклеточным основанием; 6 – внутренняя поверхность кутикулы рахиса, видны устьичные аппараты; 7 – устьичный аппарат и окружающие его основные клетки эпидермиса с частично сохранившейся кутинизацией внутренних периклинальных стенок; 8 – сильно сближенные устьичные аппараты; 9 – участок эпидермиса без устьиц; 10 – наружная поверхность абаксиальной кутикулы черешочка; 11 – внутренняя поверхность абаксиальной кутикулы черешочка; Михайловский рудник; средний бат.

New Species of *Otozamites* Braun (Bennettitales) with Preserved Anatomical Structure from the Middle Jurassic of Kursk Region, Russia

N. V. Bazhenova¹, A. V. Bazhenov¹

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

The new bennettitalean species *Otozamites meyenii* sp. nov. is described from the Middle Jurassic deposits of the Mikhailovskii Rudnik open mine (Kursk Region). The new species is characterized by long finger-like papillae on the covering cells of the pinnae lower epidermis. The rachis vascular system of the new species possesses structure, characteristic of leaves of other Bennettitales: a ring, formed by two U-shaped rows of collateral vascular bundles with xylem faced toward interior. Unlike the Lower Cretaceous *O. kerae* Ohana et Kimura, possessing well defined bundles, the new species has indistinct boundaries between bundles. Our data also point on the presence in representatives of the genus *Otozamites* Braun of tracheids, characteristic of several angiosperms, whereas the presence of vessels in the vascular system of *Otozamites* leaves has not been confirmed.

Keywords: Middle Jurassic, Bennettitales, *Otozamites*, morphology, anatomy

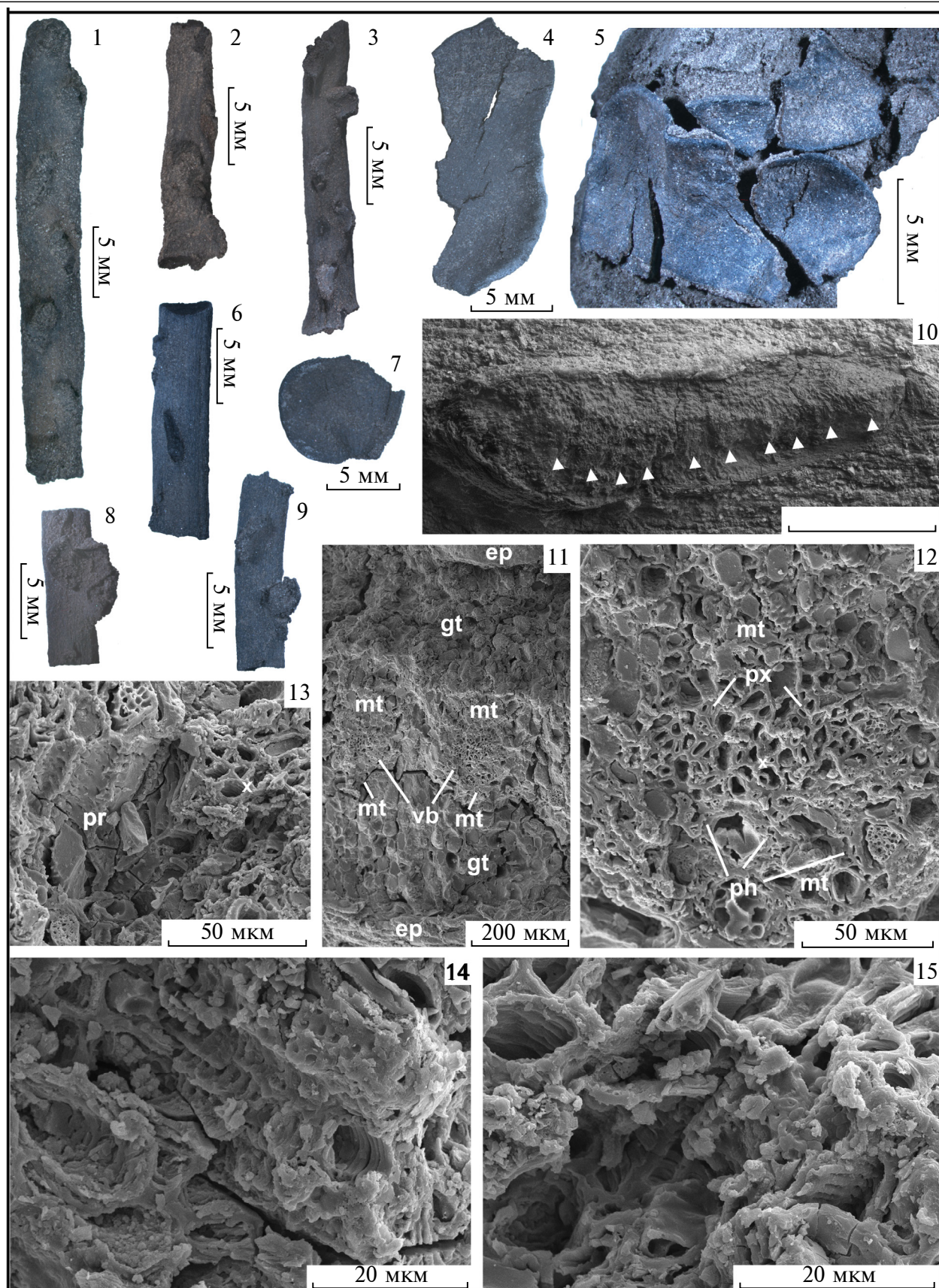
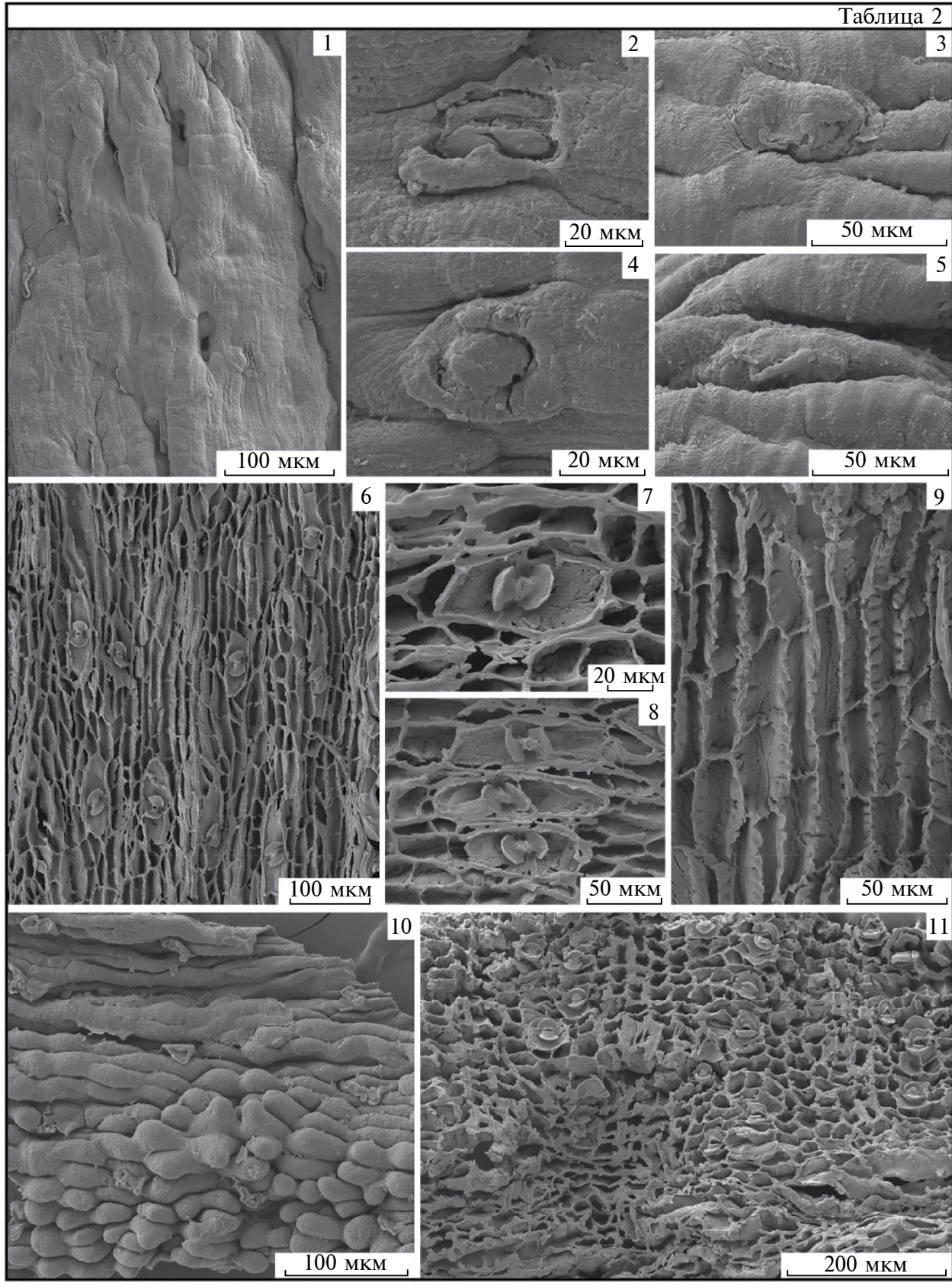


Таблица 2



УДК 563.14

НОВОЕ НАЗВАНИЕ ДЛЯ ПОЗДНЕМЕЛОВОГО РОДА TRIGONOSPHAERA VISHNEVSKAYA, 2023 (RADIOLARIA)

© 2024 г. В. С. Вишневская*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

*e-mail: valentina.vishnaa@mail.ru

Поступила в редакцию 17.04.2024 г.

После доработки 27.04.2024 г.

Принята к публикации 27.04.2024 г.

DOI: 10.31857/S0031031X24060123, EDN: QHXRVG

Название рода *Trigonosphaera Vishnevskaya*, gen. nov., данное автором (Вишневская и др., 2023, с. 176) роду позднемеловых (сантон–кампанских) радиоларий России (Западная Сибирь, Восточно-Европейская платформа), оказалось преокупированным. Ранее с этим названием был описан род *Trigonosphaera*, в т.ч. — два новых вида и еще один, оставленный в открытой номенклатуре, из верхней перми юга Китая (Feng et al., 2004; Noble et al., 2017). Это делает род *Trigonosphaera Vishnevskaya*, 2023 младшим омонимом. Поэтому согласно принципу омонимии МКЗН (Международный ..., 2004, ст. 52.1), автор настоящей работы предлагает для своего рода замещающее новое название *Trigonarcticosphaera Vishnevskaya*, nom. nov., происходящее от старого названия *Trigonosphaera* (от *trigon* греч. — треугольник; *sphaera* лат. — сфера) и *arctic* — от Арктики.

Название типового вида *Trigonosphaera russica Vishnevskaya*, 2023 также изменяется на новое *Trigonarcticosphaera russica (Vishnevskaya, 2023)* (рис. 1).

Автор выражает благодарность М.А. Рогову, который указал на омонимию названия рода и помог в поиске первоисточников.

Работа выполнена в рамках гостемы “Создание календаря разномасштабных био- и геособытий фанерозоя России; новые подходы к региональным и субглобальным корреляциям” Геологического ин-та РАН (г. Москва).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вишневская В.С., Маринов В.А., Агалаков С.Е. и др. Атлас образцов эталонной палеонтологической коллекции ООО “Тюменский нефтяной научный центр”. Верхний мел, Западная Сибирь. Тюмень: Тюменский

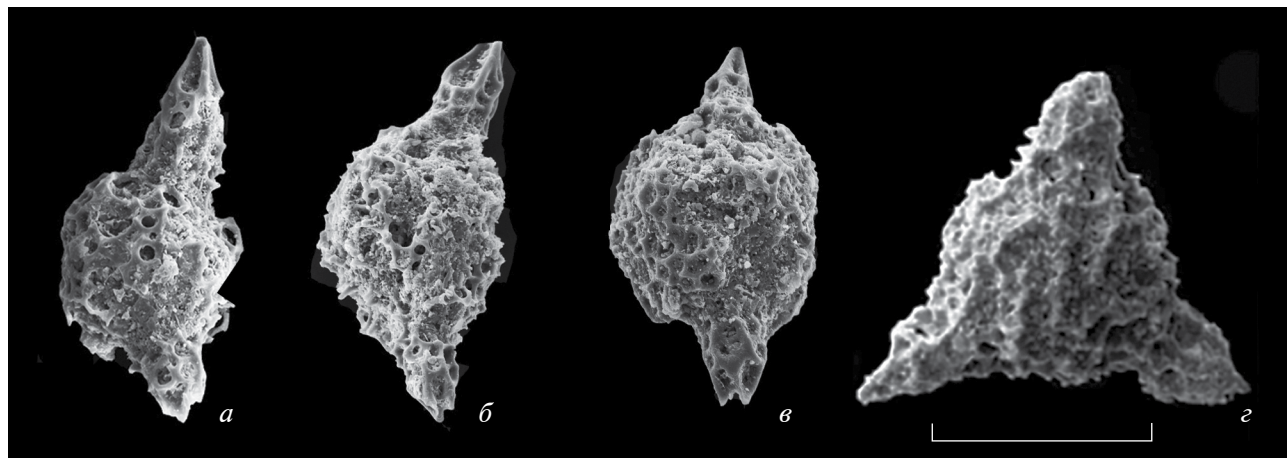


Рис. 1. Типовой вид *Trigonarcticosphaera russica* (Vishnevskaya, 2023) (а–в — Западная Сибирь, Усть-Манья, скв. 22, гл. 110–114 м, кампан; г — Тамбовская обл., Иноковка, скв. 19А, гл. 8.8 м, сантон–нижний кампан); а — голотип ГИН, № К22-57-32, б — экз. ГИН, № К22-57-31, в — экз. ГИН, № К22-57-38, г — паратип ГИН, № 19А-8.8/5-5. Длина масштабной линейки 100 мкм.

нефтяной научный центр; ИПЦ “Экспресс”, 2023. 348 с.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. Второе, исправленное издание русского перевода. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 223 с.

Feng Q., Gu S., Jiang M., Jin Y. Two new radiolarian genera from the uppermost Permian of southern China // *Rev. micropaléontol.* 2004. V. 47. P. 135–143.

Noble P., Aitchison J.C., Danelian T. et al. Taxonomy of Paleozoic radiolarian genera // *Geodiversitas.* 2017. V. 39. № 3. P. 419–502.

A New Name for the Late Cretaceous Genus *Trigonosphaera* Vishnevskaya, 2023 (Radiolaria)

V. S. Vishnevskaya

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