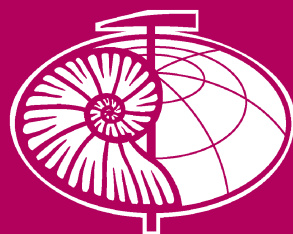


Номер 5

ISSN 0031-031X
Сентябрь–Октябрь 2024



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2024

Kolymorosten gen. nov. — новый представитель пектиноидных двустворок из ранней—средней перми Бореальной надобласти <i>А. С. Бяков</i>	3
Новые виды <i>Acanthonautilus</i> из раннепермского рифа Шахтау (Предуралье) <i>А. Ю. Щедухин</i>	15
Новые находки аммоноидей из пограничных отложений нижнего и среднего карбона разреза Исеть (Средний Урал) <i>С. В. Николаева, А. В. Журавлев, С. А. Дуб, Т. И. Степанова, Г. А. Мизенс</i>	26
Первая находка <i>Cadoceras</i> (Ammonoidea: Cardioceratidae) в среднем келловее Туркменистана <i>В. В. Мутта</i>	40
Брахиоподы <i>Hemithyris psittacea</i> (Gmelin) (отряд Rhynchonellida) — индикаторы условий обитания в современных и четвертичных морях <i>А. В. Пахневич</i>	45
Первая находка криптонеллидной брахиоподы ? <i>Heterelasma</i> sp. в нижнем триасе Южного Приморья, Россия <i>А. М. Попов</i>	53
Twangsteini — новая триба подсемейства Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) из балтийского янтаря <i>А. Р. Манукян</i>	59
Новый род пряморотых акул (Squaliformes, Dalatiidae) из березовской толщи (нижний палеоцен) Нижнего Поволжья <i>Е. В. Попов, В. А. Лопырев, А. А. Ярков</i>	70
Плащеносные акулы (Hexanchiformes, Chlamydoselachidae): новые данные по разнообразию и распространению <i>Т. П. Малышкина, М. В. Назаркин</i>	83
Морфология и гистология бедренных костей саламандр рода <i>Kiyatriton</i> (Caudata) из средней юры и раннего мела Западной Сибири <i>П. П. Скучас, П. Г. Сабуров, А. В. Ульяхин, В. В. Колчанов</i>	95
О таксономическом положении <i>Davletkulia gigantea</i> Ivachnenko <i>В. В. Буланов</i>	105
Древнейшие находки родов <i>Melanitta</i> , <i>Marmaronetta</i> и других уток (Aves: Anatidae) в нижнем плейстоцене Крыма <i>Н. В. Зеленков</i>	114
Большеушистые олени родов <i>Arvernoceros</i> и <i>Megaloceros</i> (Artiodactyla, Cervidae) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида в Крыму <i>И. А. Вислобокова</i>	127
Изменение места хранения голотипов палеозойских мшанок <i>З. А. Толоконникова</i>	140

Contents

No. 5, 2024

Kolymopecten gen. nov. – a New Representative of Pectinoid Bivalves from the Lower–Middle Permian of the Boreal Superrealm <i>A. S. Biakov</i>	3
New Species of the <i>Acanthonautilus</i> (Solenochilidae, Nautilida) from the Early Permian Shakhtau Reef (Cisurals) <i>A. Yu. Shchedukhin</i>	15
New Records of Ammonoids from the Mid-Carboniferous Boundary Beds in the Iset Section (Middle Urals) <i>S. V. Nikolaeva, A. V. Zhuravlev, S. A. Dub, T. I. Stepanova, G. A. Mizens</i>	26
First Record of <i>Cadoceras</i> (Ammonoidea: Cardioceratidae) in the Middle Callovian of Turkmenistan <i>V. V. Mitta</i>	40
Brachiopods <i>Hemithiris psittacea</i> (Gmelin) (Order Rhynchonellida) – Indicators of Habitat Conditions in Recent and Quaternary Seas <i>A. V. Pakhnevich</i>	45
First finding of <i>Cryptonellid</i> brachiopod ? <i>Heterelasma</i> sp. in the Lower Triassic of Southern Primorye, Russia <i>A. M. Popov</i>	53
Twangsteini – a New Tribe of the Subfamily Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) from Baltic Amber <i>A. R. Manukyan</i>	59
New Genus of Kitefin Sharks (Squaliformes, Dalatiidae) from the Berezovaya Strata (Lower Paleocene) of the Lower Volga Region <i>E. V. Popov, V. A. Lopyrev, A. A. Yarkov</i>	70
Frilled Sharks (Hexanchiformes, Chlamydoselachidae): New Data on Diversity and Distribution <i>T. P. Malyshkina, M. V. Nazarkin</i>	83
Morphology and Histology of Salamander Femoral Bones of the Genus <i>Kiyatriton</i> (Caudata) from the Middle Jurassic and Early Cretaceous of Western Siberia <i>P. P. Skutschas, P. G. Saburov, A. V. Uliakhin, V. V. Kolchanov</i>	95
On Taxonomic Affinity of <i>Davletkulia gigantea</i> Ivachnenko <i>V. V. Bulanov</i>	105
The Oldest Finds of the Genera <i>Melanitta</i> , <i>Marmaronetta</i> and Other Ducks (Aves: Anatidae) in the Lower Pleistocene of the Crimea <i>N. V. Zelenkov</i>	114
Giant Deer of the Genera <i>Arvernoceros</i> and <i>Megaloceros</i> (Artiodactyla, Cervidae) from the Lower Pleistocene of Taurida Cave in the Crimea <i>I. A. Vislobokova</i>	127
Changing the Storage Location of the Holotypes of Paleozoic Bryozoans <i>Z. A. Tolokonnikova</i>	140

УДК 564.117(571.56+571.65)

КОЛЫМОРЕСТЕН GEN. NOV. – НОВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ ПЕКТИНОИДНЫХ ДВУСТВОРОК ИЗ РАННЕЙ–СРЕДНЕЙ ПЕРМИ БОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ

© 2024 г. А. С. Бяков*

Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН, Магадан,
685000 Россия

*e-mail: abiakov@mail.ru

Поступила в редакцию 22.01.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 12.04.2024 г.

Из нижне–среднепермских отложений Бореальной надобласти (Северо–Восток России) описан новый род пермских пектиноидных двустворок семейства Heteropectinidae – Kolymopecten gen. nov. с типовым видом *K. kolymaensis* (Maslennikov). В состав рода включены также *K. mutabilis* (Licharew) и *K. graekolymaensis* sp. nov. Все представители нового рода довольно просто устроены: их правая слабовыпуклая створка орнаментирована простыми радиальными бифуркирующими ребрами двух порядков, а левая, значительно более выпуклая – интеркалирующими ребрами до пяти порядков. Кратко рассмотрено историческое развитие колымопектенов. Kolymopecten – один из немногих “древних” родов пермских двустворок, переживший позднекунгурское региональное вымирание фауны, затронувшее все основные группы бентоса. Представители рода – одни из самых распространенных на Северо–Востоке России пектиноидных двустворок, нередко образующие массовые скопления, особенно в артинско–кунгурских отложениях.

Ключевые слова: пектиноидные двустворчатые моллюски, семейство Heteropectinidae, род Kolymopecten gen. nov., верхний карбон – средняя пермь, позднекунгурское вымирание, Бореальная надобласть (Северо–Восток России, Урал, Печорский бассейн, Северная Земля)

DOI: 10.31857/S0031031X24050017, EDN: QV DOTW

ВВЕДЕНИЕ

Как уже ранее отмечалось автором, пектиноидные двустворчатые моллюски играют большую роль в сообществах бентоса пермских морей Северо–Востока России. Особенно велика их роль в мелководных биоценозах ранней – средней перми, где они нередко являются их доминантами. Ряд видов и родов пектиноидных с успехом пережил крупное региональное вымирание в конце ранней перми, затронувшее многих представителей фауны (Бяков, 2012б).

За более чем 40 лет исследований автору удалось собрать довольно большую (сотни экземпляров) коллекцию пектиноидных двустворок, основой которой послужили собственные сборы из разрезов Омолонского массива и его юго–восточного обрамления. Значительную часть составили также сборы других геологов, занимавшихся тематическими работами

(Н.И. Караваева и В.Г. Ганелин) и геологической съемкой (Н.А. Усачев, Л.Д. Школьный, В.А. Ковальчук). Р.В. Кутыгиным были переданы значительные материалы по Верхоянью, преимущественно из разрезов западной его части. Все экземпляры коллекции имеют надежную биостратиграфическую привязку к разрезам, как правило, на зональном уровне. Таким образом, имеющаяся коллекция является уникальной, и ее изучение позволяет сделать новые и интересные выводы.

Среди пермских пектиноидных моллюсков Северо–Востока России наиболее распространенными являются представители семейства Heteropectinidae Beurlin, 1954. До начала нынешнего века почти все они ошибочно рассматривались в рамках рода *Aviculopecten* s. l., но благодаря работам У. Кегеля и М. Косты (Kegel, Costa, 1951), Н. Ньюэла и Д. Бойда (Newell, Boyd, 1995), З.–Ж. Фанга и Н.

Морриса (Fang, Morris, 1999), Б. Уотерхауза (Waterhouse, 2008, 2014), Д. Картера и др. (Carter et al., 2011) была значительно пересмотрена систематика позднепалеозойских пектиноидных, и большая часть северо-восточноазиатских видов была отнесена к роду *Heteropecten* s. l. (Biakov, 2006).

Как показало изучение авторских коллекций представителей подсемейства гетеропектиниин, общим для этих форм является отчетливая неравностворчатость обеих створок (правая створка гораздо менее выпуклая, чем левая) и характер орнаментации створок: на правой створке ребра более высоких порядков появляются преимущественно за счет бифуркации, а на левой — за счет интеркаляции. Между тем, почти все гетеропектиниины отличаются от номинативного рода, что заставляет рассматривать их в качестве других, новых родов, описание которых планируется привести в серии публикаций.

Ниже дано описание нового рода *Kolymopecten* gen. nov., в рамках которого описано три вида, в т.ч. один новый. Колымопектены являются наиболее просто устроенными представителями гетеропектиниин: на правой слабовыпуклой створке они имеют простые радиальные бифуркирующие ребра двух порядков, а на левой, гораздо более выпуклой, — интеркалирующие ребра до пяти порядков. Представители нового рода нередко доминируют в бивальвиевых сообществах конца ранней — начала средней перми Верхоянья и Омолонского массива и часто представлены массовыми скоплениями.

КРАТКОЕ ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ РОДА KOLYMOPECTEN

Геологическая история *Kolymopecten* gen. nov. берет начало в позднем карбоне, когда появляется *K. mutabilis* (Licharew), причем он известен как из акваторий Западнореальной (Урал, Пай-Хой, Печорский басс.), так и Восточнореальной областей (Верхоянье, Охотский массив и Колымо-Омолонский регион). Этот вид просуществовал до первой трети кунгурского века ранней перми включительно (время *Aphanaia lima*). В начале сакмарского века (время *Merismopteria permiana*) в Омолонском бассейне, вероятно, от *K. mutabilis* возник эндемичный вид *K. praekolymaensis* sp. nov., доминировавший в сообществах пектиноидных до середины артинского века (конец времени *Sypricardina borealica*). На рубеже

артинского и кунгурского веков (время *Aphanaia lima*), вероятно, от *K. praekolymaensis* обособился вид *K. kolymaensis* (Maslennikow), быстро расселившийся по всему Северо-Востоку Азии и даже достигший Пай-Хоя (авторские определения из колл. Г.В. Котляр) и Печорского бассейна (Муромцева, Гуськов, 1984), и доминировавший среди пектиниин в сообществах двустворок вплоть до конца роуда. Начиная с ворда, колымопектены неизвестны в ископаемой летописи.

Kolymopecten gen. nov. — один из немногих “древних” родов пермских двустворок (наряду с *Phestia*, *Solemya*, *Parallelodon*, *Aphanaia*, *Streblopteria*, *Permophorus*, *Pyramus*, *Myonia*, *Praeundulomya*), которому удалось пережить позднекунгурское региональное вымирание фауны, затронувшее все основные группы бентоса (мелких фораминифер, брахиопод, двустворчатых моллюсков), а также аммоноидей (Бяков, 2012а). Вероятно, этому способствовало как очень широкое и часто массовое распространение колымопектенов (от Омолонского микроконтинента до Урала), так и определенная толерантность к неблагоприятным условиям существования. В частности, он известен из ряда обедненных бентосных комплексов конца кунгурского века, где другая фауна практически отсутствует.

МАТЕРИАЛ

Изученный материал был собран как лично автором, так и геологами Северо-Восточного геологического объединения В.Г. Ганелиным и Н.А. Усачевым на Омолонском массиве и его юго-восточном обрамлении при проведении тематических работ и при крупномасштабном государственном геологическом картировании, а также Р.В. Кутыгиным и И.В. Будниковым в Западном Верхоянье. Местоположение разрезов, из которых происходит описываемый материал, показано на рис. 1, стратиграфическое положение изученных пектиниин — на рис. 2.

В описаниях приняты сокращения: В — высота раковины, Вп — выпуклость створки, Д — длина раковины, ДЗК — длина замочного края раковины, ДУ — длина ушек (З — заднего, П — переднего), ДЭ — двустворчатый экземпляр, ЛС — левая створка, МУ — макушечный угол, ПС — правая створка, УС — угол скоса раковины.

Все изученные экземпляры хранятся в музее Северо-Восточного комплексного

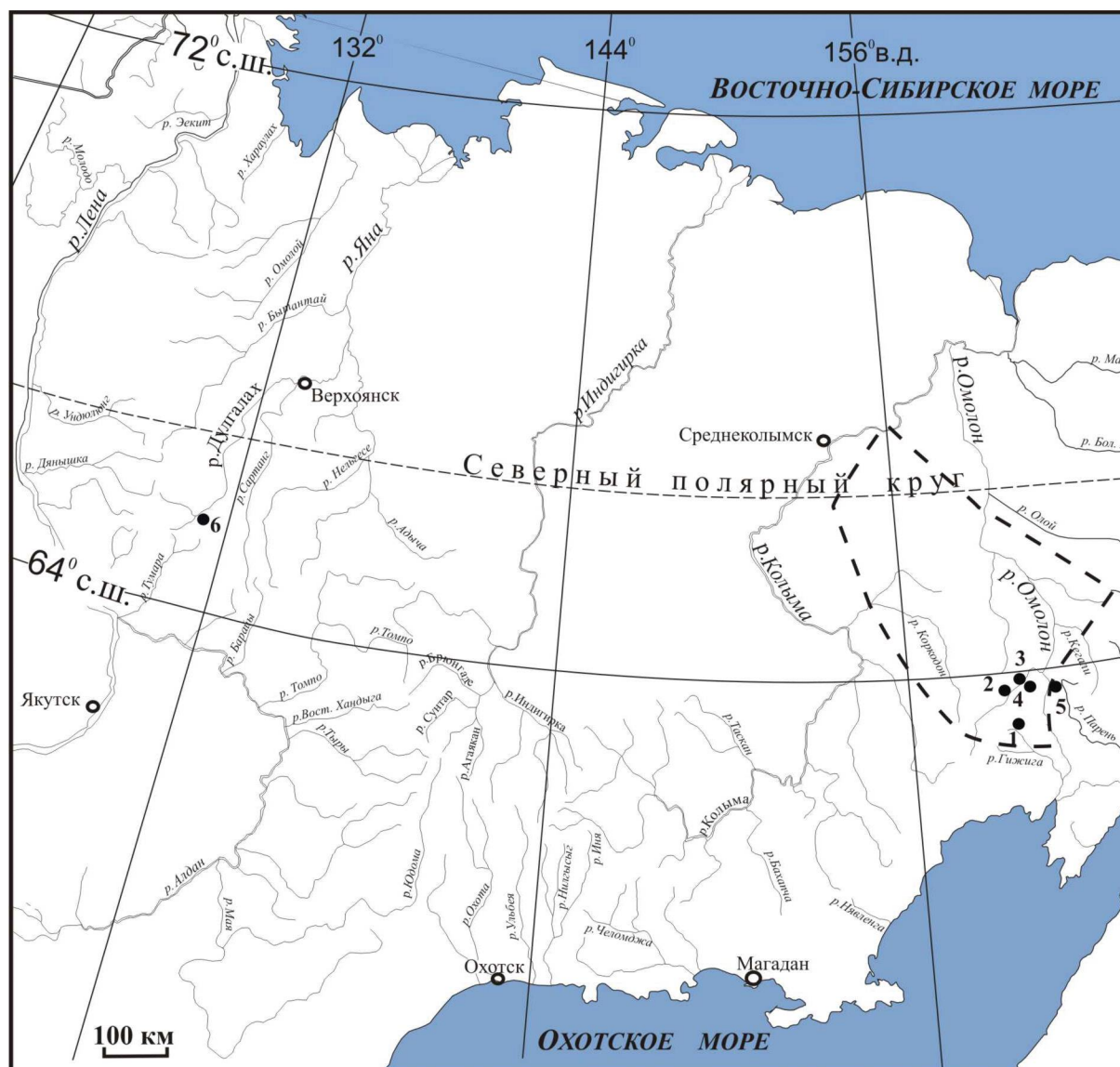


Рис. 1. Местонахождения описываемого материала представителей рода *Kolymopecten* gen. nov. на Северо-Востоке России: 1–5 – Омолонский массив и его юго-восточное обрамление: 1 – руч. Водопадный, 2 – р. Русская-Омолонская, 3 – руч. Рулон и Фольк, левые притоки р. Мунгуджак, приток р. Омолон, 4 – бассейн р. Малая Ауланджа, приток р. Омолон, 5 – руч. Чистый (Федоровский), приток р. Парень; 6 – Западное Верхоянье, р. Орол, приток р. Дулгалах. Пунктиром показан контур Омолонского массива.

научно-исследовательского ин-та ДВО РАН им. Н.А. Шило (СВКНИИ ДВО РАН), г. Магадан, в колл. №№ 02-06.99 и 02-06.100.

Автор выражает признательность хранителям Центрального научно-исследовательского геологоразведочного музея им. акад. Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР музей, С.-Петербург) Т.В. Куражевой и Т.М. Кадлец за помощь в работе с рядом верхнепалеозойских коллекций двустворок и И.Л. Ведерникову за фотосъемку образцов и макетирование фотоизображений пектинид.

ОТРЯД PECTINIDA

НАДСЕМЕЙСТВО HETEROPECTINOIDEA BEURLIN, 1954

СЕМЕЙСТВО HETEROPECTINIDAE BEURLIN, 1954

ПОДСЕМЕЙСТВО HETEROPECTININAE BEURLIN, 1954

Типовой род – *Heteropecten* Kegel et Kosta, 1951.

Диагноз. Раковина неравностворчатая; правая створка слабо выпуклая или почти плоская, левая створка – от умеренно до значительно выпуклой. Передние и задние ушки относительно крупные, макушечные (умбональные) склоны отчетливо выражены. Скульптура

МСШ				РСШ			Зоны по двустворкам (Бяков, 2012, с изменениями)	
Отдел	Ярус			Надгори- зонт	Гори- зонт			
ЛОПИНСКИЙ	Чансин- ский	Вучапин- ский	Кепитенский	КОЛЫМСКИЙ	Лек.	M. errabunda(н.ч.)		
						Intomodesma costatum		
ГВАДЕЛУПСКИЙ	Ворд- ский	Роудский	Бочар- ский		Хивачский	Maitaia belliformis		
						Maitaia bella		
						Kolymia multiformis		
						Kolymia plicata		
ПРИУРАЛЬСКИЙ	Артинский	Кунгурский	Русско- Омолон- ский	Олын- ский	Kolymia inoceramiformis			
					Aphanaia dilatata			
					Халалин- ский	A. korkodonica		
						Aphanaia andrianovi		
МУНУГУДЖАКСКИЙ	Сакмарский	Джигдалинский	Коаргычан- ский	Огонерский	Aphanaia lima			
					Edmondia gigantea			
					Cypricardinia borealica			
					Cypricardinia eopermica			
Орочский	Ассельский	Огонерский	Орочский	Merismoptereria permiana				
				Euchondria mira				
				Prothyris elongatus				

правой створки представлена ветвящимися ребрами, левой створки — преимущественно интеркалирующими ребрами. Линии нарастания в межреберных промежутках направлены вверх к замочному краю. Замок аливинкулярный.

Состав: *Heteropecten* Kegel et Kosta, 1951; *Vanvleetia* Waterhouse, 2001; *Inaequalitaria* Waterhouse, 2008; *Nodulipecten* Waterhouse, 2008; *Hillaepecten* Waterhouse, 2010; *Kolymopecten* gen. nov. К рассматриваемому подсемейству также относятся несколько новых родов, близких к роду *Kolymopecten*, но отличающихся особенностями скульптуры обеих створок; их описание будет дано в следующих статьях.

Сравнение: От близкого подсемейства *Etheripectininae* Waterhouse, 1982 отличается характером скульптуры правых створок: бифуркирующими, а не интеркалирующими ребрами.

Род *Kolymopecten* Biakov, gen. nov.

Название рода — по р. Колыма.

Типовой вид — *Aviculopecten kolymaensis* (Maslennikov in Kaschirzew, 1959), средняя пермь, роудский ярус Омолонского массива, Северо-Восток России.

Диагноз. Правая створка гораздо менее выпуклая, чем левая, почти плоская. Скульптура правой створки представлена простыми бифуркирующими радиальными ребрами, не образующими пучки, бифуркация происходит на разных расстояниях от макушки. Скульптура левой створки состоит из четких простых интеркалирующих ребер до пяти порядков. Ребра первого порядка, число которых не более 10, обычно несколько более утолщенные, чем ребра последующих порядков; иногда на ребрах наблюдаются утолщения в виде бугорков. В поперечном сечении ребра округлые, относительно узкие.

Видовой состав. Помимо типового вида, *K. mutabilis* (Licharew, 1927), верхний карбон — артинский ярус нижней перми Урала, Печорского басс. и Северо-Востока России, и *K. praekolymaensis* sp. nov., сакмарский — артинский ярусы Омолонского массива Северо-Востока России.

Сравнение. От родов *Heteropecten* Kegel et Kosta, 1951 и *Hillaepecten* Waterhouse, 2010, с которыми сходен характером скульптуры обеих створок, отличается отсутствием пучковатости ребер на правой створке (*bundled ribs*). От *Heteropecten* также отличается шириной и формой поперечного сечения ребер (они более узкие и округлые), а также присутствием бугорков на левой створке, от наиболее крупных из которых, вероятно,

отходили небольшие шипы, а от *Hillaepecten* — гораздо меньшим числом бугорков на левой створке (у последнего рода они относительно равномерные, расположенные в виде четок).

Замечания. У всех представителей рода очень редко сохраняются правые створки, поэтому в некоторых случаях диагностика рода только по левым створкам достаточно затруднительна. В целом род хорошо обособляется, благодаря относительно простой скульптуре обеих створок, и его определение не вызывает затруднений.

От *Vorkutopecten* Guskov (Муромцева, Гуськов, 1984) отличается правильной интеркаляцией ребер на левой створке (у *воркутопектенов*, согласно авторскому описанию, появление ребер второго порядка происходит ближе к одному из ребер первого порядка) и отсутствием интеркаляции и пучковатости ребер на правой створке, а также меньшей выпуклостью левых створок. Первый признак не позволяет рассматривать род *Vorkutopecten* в рамках подсемейства *Heteropectininae* и, вероятно, требует выделения нового подсемейства, описание которого будет дано позже вместе с рассмотрением новых северо-восточноазиатских родов гетеропектиноидей. Следует также отметить, что у типового вида *Vorkutopecten* — *V. talis* (Lutkevich et Lobanova), по существу, неизвестно строение левой створки (Лобанова, Люткевич, 1960), и поэтому ее устройство принимается, согласно представлениям автора рода В.А. Гуськова.

Род *Neptunella* Astafieva, 1997 (Астафьева, 1997) из средней перми Монголии, как уже было отмечено Уотерхаузом (Waterhouse, 2008, 2014), недостаточно обоснован из-за неважной сохранности типового материала. По имеющимся характеристикам он, по-видимому, близок к *Vorkutopecten*.

Kolymopecten kolymaensis (Maslennikov in Kaschirzew, 1959)

Aviculopecten (*Deltopecten*) *kolymaensis*: Каширцев, 1959, с. 76, табл. XIII, фиг. 1, 2.

Aviculopecten kolymaensis: Лобанова, Люткевич, 1970, с. 48, табл. 57, фиг. 3, 4; табл. 80, фиг. 3–5; табл. 82, фиг. 1 (non. табл. 97, фиг. 10); Люткевич, Лобанова, 1971, с. 78, табл. II, фиг. 1–5 (non. фиг. 6).

Aviculopecten kolymaensis var. *erecta*: Лобанова, Люткевич, 1970, с. 49, табл. 57, фиг. 5, 6; табл. 81, фиг. 7.

Aviculopecten kolymaensis var. *ampla*: Лобанова, Люткевич, 1970, с. 49, табл. 58, фиг. 1, 2.

Aviculopecten kolymaensis *erecta*: Люткевич, Лобанова, 1971, с. 79, табл. II, фиг. 7–9.

Aviculopecten kolymaensis *ampla*: Люткевич, Лобанова, 1971, с. 79, табл. III, фиг. 1, 2.

Aviculopecten orientalis: Муромцева, Гуськов, 1984, с. 60, табл. 25, фиг. 4.

Vnigripecten phosphaticus: Муромцева, Гуськов, 1984, с. 65, табл. 25, фиг. 9, 18; табл. 26, фиг. 9, 11, 12, 16; табл. 27, фиг. 3; табл. 31, фиг. 1, 2.

Голотип — ЦНИГР музей, № 7/9031, левая створка; Омолонский массив, верховья р. Гижига, руч. Водопадный; средняя пермь, омолонский надгоризонт, омолонская свита, средняя ? часть.

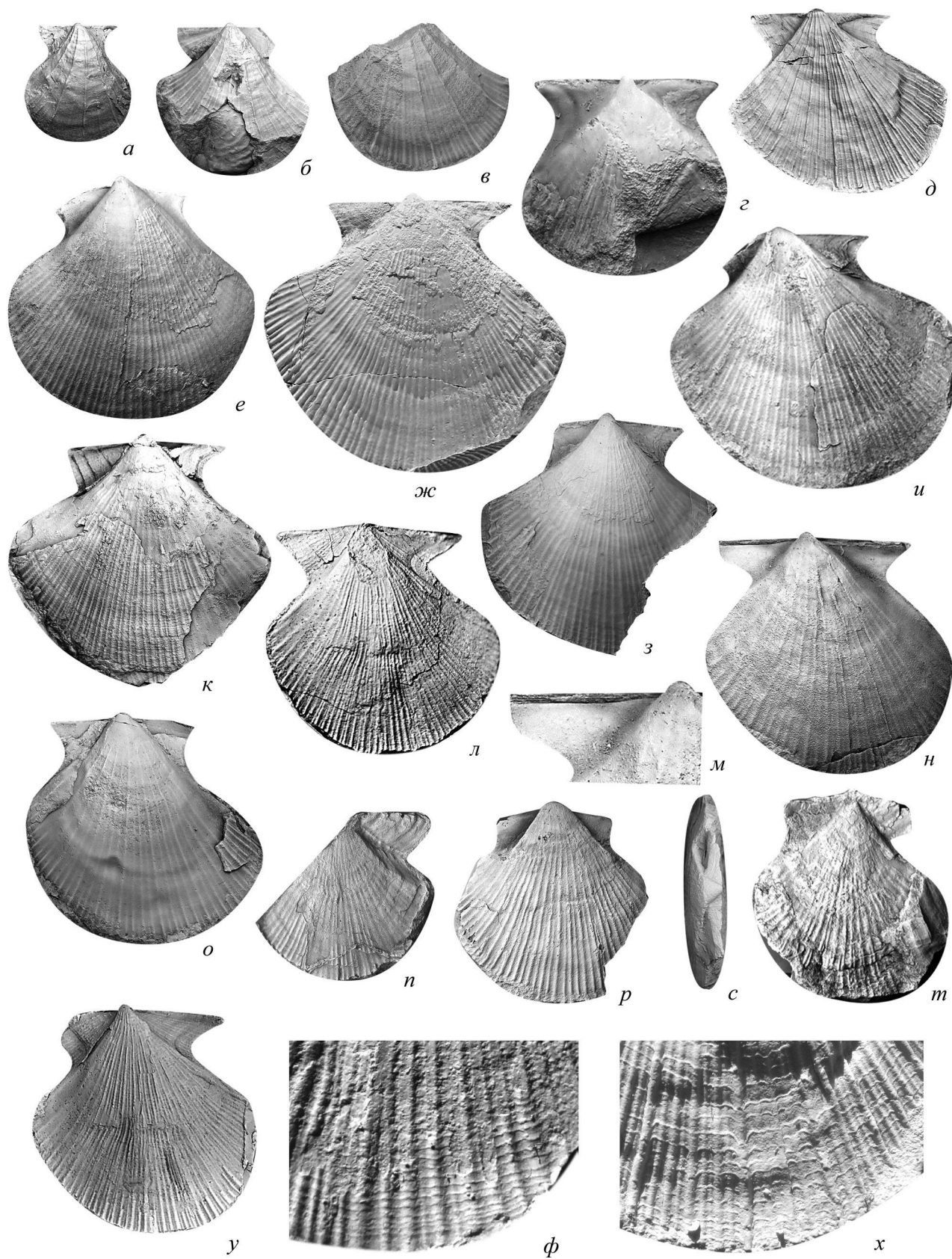
Описание (рис. 3, *κ-φ*). Раковина средних размеров, порядка 35–55 мм в длину, слабо прозеклинная или почти прямая ($УС = 70–90^\circ$), треугольно-округлая ($Д/В = 1.00–1.04$). Замочный край довольно длинный, составляет до 0.76 длины раковины ($ДЗК/Д = 0.53–0.76$). Передний и задний края почти прямые, последний несколько длиннее первого, сочленяются с нижним краем под углом около 140° . Нижний край равномерно выпуклый, очерчен относительно крутой дугой. Правая створка гораздо менее выпуклая, чем левая, почти плоская ($ВпПС/В = 0.06$), левая створка умеренно выпуклая ($ВпЛС/В = 0.14–0.17$). Макушка правой створки маленькая, почти не выступает за замочный край, слабо приостренная. Макушка левой створки довольно крупная, неширокая, слабо притупленная, значительно выступает за замочный край.

Скульптура правой створки представлена простыми бифуркирующими радиальными ребрами двух порядков, округло-уплощенными

в поперечном сечении; бифуркация происходит на разных расстояниях от макушки. У нижнего края створки ребра почти одинаковы по ширине. Ширина межреберных промежутков примерно равна ширине ребер. Скульптура левой створки состоит из четких интеркалирующих радиальных ребер до пяти порядков, округлых в поперечном сечении; ширина межреберных промежутков примерно равна ширине ребер (кроме ребер первого порядка, которые несколько шире). Ребра первого и второго порядков почти равны по толщине вблизи нижнего края раковины. Ребра первого порядка, число которых около восьми–девяти, несколько более утолщенные, чем ребра следующих порядков; иногда на ребрах наблюдаются небольшие утолщения в виде бугорков, особенно хорошо выраженные у голотипа. У последнего на каждом из ребер первого порядка расположено по шесть–восемь бугорков. Иногда аналогичные бугорки видны и на ребрах второго–третьего порядков.

На некоторых экземплярах видны тонкие концентрические, относительно равномерно расположенные следы нарастания, создающие впечатление тонких чешуек (рис. 3, *φ*), на ребрах направленные выпуклостью вверх;

Рис. 3. Двустворчатые моллюски рода *Kolymopesten* gen. nov. из ниже–среднепермских отложений Северо–Востока России (все изображения, кроме специально отмеченных, даны в натуральную величину): *a–в, д, х* — *K. mutabilis* (Licharew); *a* — экз. СВКНИИ, № 37/02–06.99, ядро левой створки; Гижигинская складчатая зона, руч. Чистый (Федоровский); нижняя пермь, ассельский ярус, верхняя половина ороцкого горизонта, зона по двустворкам *Euchondria mira*, средняя часть магивеевской свиты, обн. 18, сл. 26а, сборы автора и В.Г. Ганелина, 1983 г.; *б* — экз. СВКНИИ, № 36/02–06.99, неполное ядро левой створки с частично сохранившейся раковиной; там же; возраст тот же; обн. 17, сл. 4, сборы автора и В.Г. Ганелина, 1983 г.; *в* — экз. СВКНИИ, № 38/02–06.99, неполное ядро левой створки; местонахождение, возраст, год и авторы сборов те же; *д* — латексный слепок отпечатка левой створки экз. СВКНИИ, № 122/02–06.99; Омолонский массив, р. Русская–Омолонская; нижняя пермь, верхи артинского — низы кунгурского яруса, верхняя часть коаргычанского горизонта, зона по двустворкам *Arhapaia lima*, низы джигдалинской свиты, обн. 31, сл. 2, сборы автора, 1983 г.; *х* — фрагмент скульптуры того же экз., $\times 3$; *з, е–и* — *K. praekolymaensis* sp. nov.: *з* — экз. СВКНИИ, № 126/02–06.99, неполное ядро правой створки, $\times 1.5$; Омолонский массив, р. Мунугуджак; нижняя пермь, верняя часть артинского яруса, верхи огонерского горизонта, зона по двустворкам *Surgicardinia borealis*, верняя часть мунугуджакской свиты, обн. 11, сл. 2, сборы В.Г. Ганелина 1977 г.; *е–и* — ядра левых створок, иногда с частично сохранившейся раковиной: *е* — экз. СВКНИИ, № 123/02–06.99; там же; нижняя пермь, нижняя часть артинского яруса, нижняя часть огонерского горизонта, зона по двустворкам *Megismortheria permiana*, средняя часть мунугуджакской свиты, обн. 8; *ж* — голотип СВКНИИ, № 125/02–06.99; местонахождение и возраст те же, что и у фиг. *з*; *з–и* — экз. СВКНИИ, № 127/02–06.99; местонахождение, возраст и автор сборов те же; *и* — экз. СВКНИИ, № 124/02–06.99; р. Мунугуджак, обн. 12; возраст тот же, что и у фиг. *е*; *κ–φ* — *K. kolymaensis* (Maslennikov in Kaschirzew): *κ* — экз. СВКНИИ, № 130/02–06.99, ядро левой створки с участками сохранившейся раковины; Западное Верхоянье, р. Орол, приток р. Дулгалах; нижняя пермь, средняя часть кунгурского яруса, тумаринский горизонт, зона по двустворкам *Arhapaia andrianovi*, нижняя часть орольской свиты, обн. 1и/78 (00), сл. 56, сборы Р.В. Кутыгина и И.В. Будникова, 2000 г.; *л* — экз. СВКНИИ, № 40/02–06.99, сложное ядро левой створки; Омолонский массив, руч. Водопадный, приток р. Хивач, басс. р. Гижига; нижняя пермь, средняя часть кунгурского яруса, верхняя часть коаргычанского горизонта, зона по двустворкам *Arhapaia andrianovi*; нижняя часть джигдалинской свиты, обн. 1, слой 4, сборы автора, 1983 г.; *н* — экз. СВКНИИ, № 133/02–06.99, ядро левой створки; Омолонский массив, р. Мунугуджак; средняя пермь, низы роудского яруса, низы русско–омолонского горизонта, зона по двустворкам *Arhapaia dilatata*, нижняя часть фольской свиты, обн. 10, сборы автора, 1999 г.; *м* ($\times 2$) — строение связочной площадки того же экземпляра; *о* — экз. СВКНИИ, № 130/02–06.99, ядро левой створки; юго–восточное обрамление Омолонского массива, руч. Чистый (Федоровский), приток р. Гижига; возраст тот же, что и у фиг. *д*, т.н. 70а, сборы автора, 2014 г.; *п* — экз. СВКНИИ, № 131/02–06.99, неполное ядро правой створки; местонахождение, возраст и автор сборов те же; *р–т* — экз. СВКНИИ, № 43/02–06.99, ядро двустворчатого экземпляра: *р* — со стороны левой створки, *с* — сверху, *т* — со стороны правой створки; Омолонский массив, басс. р. Малая Ауланжа (приток р. Омолон); возраст тот же, окайликичская свита, сборы Н.А. Усачева, 1983 г., т. н. 79; *у* — экз. СВКНИИ, № 132/02–06.99, латексный слепок с отпечатка левой створки; местонахождение, возраст и автор сборов те же, что и у фиг. *л*; *φ* — фрагмент скульптуры того же экземпляра, $\times 3$.



в межреберных промежутках они также слабо-выпуклы вверх или почти горизонтальны. На некоторых экземплярах присутствуют пять—шесть нешироких, слабо выраженных концентрических складок.

Переднее ушко правой створки относительно крупное, треугольно-овальное, со слабо округленным передним концом и округленным нижним краем, биссусный вырез маленький. Заднее ушко правой створки довольно крупное, почти прямоугольное, серповидно изогнутое сзади. Скульптура на ушках правой створки не сохранилась. Переднее ушко левой створки довольно выпуклое, приближается по форме к прямоугольному треугольнику, серповидно изогнутое, примыкает

к переднему краю под тупым углом. Ушко несет девять—десять тонких четких радиальных ребрышек. Заднее ушко левой створки остроугольное, серповидно изогнутое, несколько менее выпуклое, чем переднее, покрыто восемью—девятью отчетливыми радиальными ребрышками.

На некоторых экземплярах можно наблюдать строение связочной площадки, типичное для представителей надсемейства: связка аливинкулярного типа, расположена на удлинённой площадке, покрытой параллельными замочному краю тонкими бороздками (рис. 3, м); положение связочной ямки ортоклинное.

Размеры в мм и отношения

Экз. №	ДУ			В	Вп	ДЗК	Д/В	Вп/В	ДЗК/Д	МУ	УС
	Д	П	З								
40/02—06.99 Сложное ядро ЛС	41.5	14.5	15.5	40.5	5.5	31.5	1.04	0.14	0.76	80°	85°
43/02—06.99 Ядро раковины	36	10	11	36	2.0(ПС) 5.3(ЛС)	24	1.00	0.06 0.15	0.67	85°	90°
35/02—06.100 Ядро ЛС с частично сохранившейся раковиной	45	12	~13	45	7	27	1.00	0.16	0.60	85°	90°
130/02—06.99 Ядро ЛС с участками сохранившейся раковины	42	11.5	~13	41.5	7	26	1.01	0.17	0.62	80°	70°
131/02—06.99 Неполное ядро ПС	>30	13	—	—	2.0	—	—	—	—	—	85°
132/02—06.99 Отпечаток ЛС	40	>10	14.5	40	5.5	—	1.00	0.14	—	80°	75°
133/02—06.99 Ядро ЛС	45	14	16	43.5	7	34	1.03	0.16	0.76	85°	75°
Голотип ЦНИГР музей, № 7/9031, Ядро ЛС	42	13	15	40	5*	30	1.05	0.13*	0.71	85°	80°

* С деформацией.

Изменчивость. Вид обладает значительной изменчивостью. Наиболее варьируют форма раковины и характер скульптуры левой створки. Форма раковины изменяется от почти аклиной до заметно скошенной в заднем направлении, в результате чего задний край становится значительно длиннее переднего. Интеркаляция ребер на левой створке может варьировать от почти правильной, когда вставные ребра появляются закономерно, до менее упорядоченной. Варьирует также степень выраженности бугорков на ребрах левой створки и радиальных складок.

Сравнение. По характеру скульптуры наиболее близок к *K. praekolymaensis* sp. nov., отличаюсь, как правило, менее прямой и менее округлой формой раковины, гораздо лучшей выраженностью ребер первого порядка на левой створке, а также обычно большей длиной замочного края и ушек обеих створок. От *K. mutabilis* (Licharew) отличается более скошенной раковиной, менее

четкой выраженностью ребер первого порядка на левой створке и, как правило, их большим числом (около девяти против обычно пяти—шести у *K. mutabilis*). Кроме того, у последнего вида, как правило, ребра первого порядка веерообразно расходятся вниз от макушки за счет большей вогнутости переднего и заднего краев створки.

Замечания. В.А. Муромцевой (Муромцева, Гуськов, 1984) этот вид рассматривался как синоним *Vnigripecten volucer* (Lutkevich et Lobanova), отождествленный ею с *V. phosphaticus* (Girty). Как было показано недавно (Biakov, 2024), эти виды, хотя и имеют скульптуру левой створки, несколько сходную с таковой представителей рода *Kolymoresten*, но резко отличаются скульптурой правой створки, величиной и формой ушек и степенью выпуклости правой створки, и относятся к разным родам и семействам.

Распространение. Нижняя пермь, кунгурский ярус (лекворкутская свита) Печорского

басс. и Пай-Хоя; нижняя пермь, кунгурский ярус (тумаринский горизонт, зона по двустворкам *Aphanaia andrianovi*) — средняя пермь, роудский ярус (нижняя часть деленжинской свиты) Западного Верхоянья; нижняя пермь (джигдалинский надгоризонт, зона по двустворкам *Aphanaia andrianovi*) — средняя пермь (омолонский надгоризонт, зона по двустворкам *Kolymia plicata*) Омолонского массива и Приколымья Северо-Востока России; средняя пермь Северной Земли.

Материал. Несколько десятков ядер левых створок и их отпечатков, иногда с частично сохранившейся раковиной, три неполных ядра раковин и один неполный отпечаток правой створки хорошей и удовлетворительной сохранности из десятков местонахождений.

Kolymopecten praekolymaensis Biakov, sp. nov.

Название вида от *prae lat.* — появившийся до вида *K. kolymaensis*.

Голотип — музей СВКНИИ, № 125/02-06.99, ядро левой створки с частично сохранившейся раковиной; Омолонский массив, руч. Рулон, лев. приток р. Мунугуджак; нижняя пермь, нижняя часть артинского яруса, мунугуджакский надгоризонт, зона по двустворкам *Syngicardinia borealica*; обн. 11, сл. 2, верхняя часть мунугуджакской свиты; сборы В.Г. Ганелина, 1977 г.

Описание (рис. 3, г, е—и). Раковина средних размеров, порядка 40–60 мм в длину, как правило, прямая или в редких случаях слабо прозоклонная, округленно-треугольная ($D/V = 1.02–1.06$). Замочный край довольно длинный, составляет до 0.65 длины раковины ($DЗК/D = 0.56–0.65$). Передний и задний края почти прямые, примерно одинаковой длины, под тупым углом около 140° сочленяются с длинным, равномерно выпуклым нижним краем, очерченным относительно крутой дугой. Правая створка очень слабо выпуклая ($VпПС/V = 0.09$), гораздо менее выпуклая,

чем левая, выпуклость которой умеренная ($VпЛС/V = 0.15–0.17$). Точка наибольшей выпуклости левой створки находится в верхней трети створки примерно на ее середине. Макушка правой створки очень маленькая, узкая, не нависающая, слабо приостренная, не выступает за замочный край. Макушка левой створки довольно крупная, относительно узкая, слабо приостренная, значительно выступает за замочный край.

Скульптура правой створки аналогична таковой вида *K. kolymaensis*. Скульптура левой створки состоит из четких интеркалирующих ребер до пяти порядков, округлых в поперечном сечении; ширина межреберных промежутков примерно равна ширине ребер (кроме ребер первого порядка, которые несколько шире). Ребра первого порядка, число которых около 10, у нижнего края раковины почти не отличаются по толщине от ребер второго и третьего порядков, за счет чего в целом створка кажется равномерно орнаментированной. Иногда на ребрах наблюдаются утолщения в виде мелких бугорков, которые, вероятно, образуются за счет пересечения ребер многочисленными тонкими концентрическими линиями нарастания (рис. 3, з). На некоторых экземплярах в нижних двух третях раковины присутствуют три–четыре слабо выраженные концентрические складки.

Ушки правой створки относительно небольшие, треугольные, серповидно изогнутые, почти плоские, биссусный вырез очень маленький. Скульптура на них не сохранилась. Переднее ушко левой створки умеренно крупное, довольно выпуклое, серповидно изогнутое, приближается по форме к прямоугольному треугольнику. Ушко несет несколько (более шести) тонких четких радиальных ребрышек. Заднее ушко левой створки остроугольное, несколько менее выпуклое, чем переднее, покрыто восемью аналогичными ребрышками.

Размеры в мм и отношения

Экз. №	Д	ДУ		В	Вп	ДЗК	Д/В	Вп/В	ДЗК/Д	МУ	УС
		П	З								
123/02–06.99 Ядро ЛС	43.5	10	9	42.5	7	24	1.02	0.16	0.56	90°	90°
124/02–06.99* Ядро ЛС	50	—	12.5	48	—	—	1.04	—	—	90°	70°
Голотип 125/02–06.99 Ядро ЛС с частично сохранившейся раковиной	54	13.5	15	51	9	32.5	1.06	0.17	0.60	85°	90°
126/02–06.99** Ядро ПС	24	9.5	11	23	2	22	1.04	0.09	0.92	90°	85°
127/02–06.99 Неполное ядро ЛС с частично сохранившейся раковиной	~44	—	12	~43	6.5	—	1.02	0.15	—	85	90°
128/02–06.99 Неполное ядро ЛС	~60	17	>14	57.5	10	~39	1.04	0.17	0.65	90°	90°

* С деформацией.

** Неполная створка?

Изменчивость. Несколько варьирует УС раковины — ее форма от практически аклинной до слабо скошенной в заднем направлении. Ребра первого порядка на левой створке иногда почти не отличаются по ширине и высоте от других; интеркаляция ребер может варьировать от почти правильной, когда вставные ребра появляются закономерно, до неупорядоченной.

Сравнение. Отличия от *K. kolymaensis* (Maslennikow) и *K. mutabilis* (Licharew) указаны при описании данных видов.

Распространение. Нижняя пермь, сакмарский (зона по двустворкам *Merismopteria permiana*) — нижняя половина артинского яруса (зона по двустворкам *Cypricardinia borealis*) Омолонского массива Северо-Востока России.

Материал. Около 20 ядер левых створок и их отпечатков и одно неполное ядро правой створки, иногда с частично сохранившейся раковиной, хорошей и удовлетворительной сохранности, из трех местонахождений.

***Kolymopecten mutabilis* (Licharew, 1927)**

Aviculopecten (*Deltopecten*) *mutabilis*: Лихарев, 1927, с. 72, табл. V, фиг. 7–10, 12, 14–17.

Aviculopecten mutabilis: Муромцева, 1974, с. 60, табл. XII, фиг. 17, табл. XVI, фиг. 21–22; Муромцева, Гуськов, 1984, с. 60, табл. 25, фиг. 7, 8, 10, 12, 13 (поп. фиг. 11).

Голотип — не установлен; **лектотип** (выделен: Люткевич, Лобанова, 1960) — ЦНИГР Музей, № 100/355, ядро левой створки; Тиман, р. Б. Светлая, приток р. Инди́га; нижняя пермь.

Описание (рис. 3, *a–в, д, х*). В коллекции имеются только ядра левых створок. Раковина небольших размеров, до 38 мм в длину, округло-треугольная ($D/B = 0.92–1.12$), как правило, прямая. Передний и задний края створки

слабовогнуты. Левая створка умеренно выпуклая ($ВпЛС/В = 0.24$), точка наибольшей выпуклости расположена в центральной части верхней трети створки. Макушка маленькая, слабо выступающая за замочный край, не нависающая, слабо приостренная.

Скульптура левой створки представлена правильно интеркалирующими ребрами до пяти порядков, округлыми в поперечном сечении; как правило, веерообразно расходящимися от макушки за счет большей вогнутости переднего и заднего краев. Ребер первого порядка обычно пять–шесть (иногда до девяти). Они выражены значительно отчетливее, чем другие, и иногда несут хорошо выраженные утолщения в виде бугорков. Редко наблюдаются слабо выраженные более или менее равномерно расположенные концентрические морщины-складки. На одном экземпляре видны хорошо выраженные концентрические тонкие, относительно равномерно расположенные следы нарастания (рис. 3, *х*), которые на одних ребрах направлены выпуклостью вверх, а на других вниз; в межреберных промежутках следы нарастания слабо выпуклы вверх или горизонтальны.

Ушки хорошо обособлены. Переднее ушко левой створки значительно выпуклое, имеет форму вытянутого треугольника с наиболее длинным основанием, расположенным на замочном крае. Угол при вершине переднего основания ушка почти прямой, около 85° . На ушке имеются три четких радиальных ребра. Заднее ушко относительно небольшое, почти плоское, покрыто четырьмя слабыми равномерно расположенными радиальными ребрышками и линиями нарастания.

Размеры в мм и отношения

Экз. №	Д	ДУ		В	Вп	ДЗК	Д/В	Вп/В	ДЗК/Д	МУ	УС
		П	З								
36/02–06.99 Неполное ядро ЛС	27	10	>7	~28	3.5	>16	1.04	0.13	~0.63	75°	90°
37/02–06.99 Ядро ЛС	18	6	—	19	4.6	—	0.94	0.24	—	75°	90°
38/02–06.99 Неполное ядро ЛС	31	—	—	—	6	—	—	—	—	—	~85°
122/02–06.99 Отпечаток ЛС	38	10	11	34	—	24	1.12	—	0.63	80°	80°

Изменчивость проявляется, прежде всего, в количестве ребер первого порядка, число которых может иногда достигать девяти (рис. 3, *д*).

Сравнение. Наиболее близким видом является *K. kolymaensis* (Maslennikow), сравнение с которым дано при описании последнего.

От *K. praekolymaensis* sp. nov. отличается гораздо лучшей выраженностью и большей шириной и высотой ребер первого порядка; вогнутыми передним и задним краями створки, за счет чего создается впечатление, что ребра веерообразно расходятся от макушки.

Замечания. В связи с тем, что для вида до сих пор неизвестны правые створки [принадлежность к описываемому виду правой створки с Центрального Таймыра (Люткевич, Лобанова, 1960, табл. XV, фиг. 1) сомнительна], отнесение его к роду *Kolymopecten* несколько условно, хотя характеристика его левых створок полностью отвечает диагнозу рода. Большая часть наших экземпляров несколько отличается от экземпляров Б.К. Лихарева, описанных им из ассельских отложений Урала и Тимана, обычно меньшим числом ребер первого порядка и более правильной интеркаляцией ребер. Это сближает *K. mutabilis* с некоторыми экземплярами, описанными Лихаревым (1927, табл. V, фиг. 18, 21) как *Aviculopecten* (*Deltopecten* ?) *hiemalis* Salter.

Каменноугольные и ассельские представители вида нередко отличаются от типовых экземпляров веерообразной формой верхней части раковины за счет увеличения выпуклости переднего и заднего краев основного тела раковины (рис. 3, б, в; Муромцева, Гуськов, 1984, табл. 25, фиг. 13 — мегенская свита), что в дальнейшем, возможно, позволит их выделить в самостоятельный вид.

Ни один из экземпляров, описанных К. Наказавой из Формации Капп Старостин Западного Шпицбергена как *Etheripecten* sp. cf. *E. mutabilis* (Nakazava, 1999), не относится к описываемому виду (и роду *Kolymopecten*). Часть из них (*Ibid.*, фиг. 5—4), очевидно, действительно являются этерипектенами или близкими к нему таксонами.

Распространение. Верхний карбон — нижняя пермь севера европейской части России, Урала, Тимана, Верхоянья. В Колымо-Омолонском регионе распространен в верхнем карбоне (пареньский надгоризонт) и нижней перми, ассельский—артинский ярусы (мунугуджакский надгоризонт — зона по двустворкам *Aphanaia lima* джигдалинского надгоризонта) Омолонского массива и его юго-восточного обрамления. Вероятно, присутствует и на Охотском массиве.

Материал. Около 10 ядер и отпечатков левой створки хорошей и удовлетворительной сохранности из четырех местонахождений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 24-27-00180 “Углеродная и стронциевая хемотаграфия перми Северо-Востока Азии и ее связь с геобиосферными событиями”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астафьева М.М. Новые представители *Aviculopectinidae* (*Bivalvia*) // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 24—29.
- Бяков А.С. Пермские биосферные события на Северо-Востоке Азии // Стратигр. Геол. корреляция. 2012а. Т. 20. № 2. С. 88—100.
- Бяков А.С. Новая зональная схема пермских отложений Северо-Востока Азии по двустворчатым моллюскам. Статья 1. Зональное расчленение // Тихоокеан. геол. 2012б. Т. 31. № 5. С. 13—40.
- Каширцев А.С. Полевой атлас фауны пермских отложений Северо-Востока СССР. М., 1959. 85 с.
- Лихарев Б.К. Верхнекаменноугольные пелециподы Урала и Тимана // Тр. Геол. комитета. Нов. Сер. 1927. Вып. 164. 140 с.
- Лобанова О.В., Люткевич Е.М. Описание видов. Класс *Bivalvia* // Полевой атлас пермской фауны и флоры Северо-Востока СССР. Магадан: Магаданское кн. изд-во, 1970. С. 42—63.
- Люткевич Е.М., Лобанова О.В. Пелециподы перми советского сектора Арктики // Тр. ВНИГРИ. 1960. Вып. 149. 294 с.
- Люткевич Е.М., Лобанова О.В. Верхнепермские пластинчатожаберные моллюски бассейна р. Гижиги // Вопросы палеонтологии. Т. 6. Л.: ЛГУ, 1971. С. 73—96.
- Муромцева В.А. Двустворчатые моллюски карбона Казахстана и Сибири. Л.: Недра, 1974. 150 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 336).
- Муромцева В.А., Гуськов В.А. Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.
- Biakov A.S. Permian bivalve mollusks of Northeast Asia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3—4. P. 235—242.
- Biakov A.S. A new family and genus of late Permian pectinids of the Boreal superrealm (Pectinida: Voluceropectinidae: Voluceropecten) // Paleontol. J. 2024. V. 58. № 2. P. 151—159.
- Carter J.G., Altaba C.R., Anderson L.C. et al. A synoptical classification of the *Bivalvia* (Mollusca) // Paleontol. Contrib. 2011. № 4. P. 1—48.
- Fang Z.-J., Morris N.J. On the genera *Aviculopecten* and *Heteropecten* // Acta Palaeontol. Sin. 1999. V. 38. № 2. P. 148—155.
- Kegel W., Costa M.T. Espécies neopaleozoicas do Brasil, da família *Aviculopectinidae*, ornamentadas com costelas fasciculadas // Brasil Depart. Nacional Produção Mineral, Divisão de Geol. e Mineral. 1951. V. 137. P. 1—48.

Nakazawa K. Permian bivalves from West Spitsbergen, Svalbard Islands, Norway // *Paleontol. Res.* 1999. V. 3. № 1. P. 1–17.

Newell N.D., Boyd D.W. Pectinoid bivalves of the Permian-Triassic crisis // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1995. V. 227. 95 p.

Waterhouse J.B. Permian Pectinacea and Limacea (Bivalvia) from New Zealand // *N.Z. Geol. Surv. Paleontol. Bull.* 1982. № 49. 75 p.

Waterhouse J.B. Aspects of the evolutionary record for fossils of the bivalve subclass Pteriomorpha Beurlen // *Earthwise.* 2008. V. 8. 220 p.

Waterhouse J.B. New Late Paleozoic brachiopods and molluscs // *Earthwise.* 2010. V. 9. 134 p.

Waterhouse J.B. Early Permian Conulariida, Brachiopoda and Mollusca from Homevale, Central Queensland // *Earthwise.* 2014. V. 11. 390 p.

***Kolymopecten* gen. nov. – a New Representative of Pectinoid Bivalves from the Lower–Middle Permian of the Boreal Superrealm**

A. S. Biakov

*North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n. a. N.A. Shilo,
Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia*

From the Lower-Middle Permian deposits of the Boreal Superrealm (Northeast Russia), a new genus of Permian pectinoid bivalves of the family Heteropectinidae – *Kolymopecten* gen. nov. with the type species *K. kolymaensis* (Maslennikov) is described. The genus also includes *K. mutabilis* (Licharew) and *K. praekolymaensis* sp. nov. All representatives of the new genus are quite simply constructed: their right weakly convex valve is ornamented with simple radial bifurcating ribs of two orders, and the left, much more convex valve is ornamented with intercalating ribs of up to five orders. The historical development of kolymopectens is briefly reviewed. *Kolymopecten* is one of the few “ancient” genera of Permian bivalves that survived the Late Kungurian regional faunal extinction, which affected all major benthic groups. Representatives of the genus are among the most widespread pectinoid bivalves in the Northeast of Russia, often forming mass accumulations, especially in the Artinskian-Kungurian deposits.

Keywords: pectinoid bivalves, family Heteropectinidae, genus *Kolymopecten* gen. nov., Upper Carboniferous – Middle Permian, Boreal Superrealm (Northeast Russia, Urals, Pechora basin, Severnaya Zemlya)

УДК 564.52:551.736.1(470.5)

НОВЫЕ ВИДЫ ACANTHONAUTILUS ИЗ РАННЕПЕРМСКОГО РИФА ШАХТАУ (ПРЕДУРАЛЬЕ)

© 2024 г. А. Ю. Щедухин*

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

**e-mail: d_alsch2017@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.04.2024 г.

После доработки 22.04.2024 г.

Принята к публикации 24.04.2024 г.

Описано два новых вида *Acanthonautilus* Foord, 1896 (семейство *Solenochilidae* Hyatt, 1893) из ассельско–сакмарских рифовых отложений карьера Шахтау. Кратко рассмотрена история изучения *Solenochilidae*. Проведено сравнение с другими палеозойскими цефалоподами со сходной морфологией. Для более точной характеристики новых видов использованы морфометрические параметры, предложенные Д. Раупом.

Ключевые слова: Nautilida, *Solenochilidae*, нижняя пермь, ассельский ярус, сакмарский ярус, Предуралье, шиханы, Шахтау

DOI: 10.31857/S0031031X24050024, **EDN:** QUYUND

ВВЕДЕНИЕ

В данной работе продолжено изучение сообщества ассельско–сакмарских неаммоидных цефалопод из карьера Шахтау (республика Башкортостан, Россия). Материал, собранный с 2019 по 2023 гг., позволил описать представителей семейства *Solenochilidae* Hyatt, 1893, ранее не известных из этого местонахождения.

Раковины солонохилид в нашей коллекции можно разделить на две группы, различающиеся по размерам. “Среднеразмерная” группа — экземпляры до 15.5 см в диаметре с характерными латеральными устьевыми выростами. Они были обнаружены в моновидовых скоплениях в нескольких частях карьера. Сначала мы предполагали, что это могли быть представители семейства *Permonautilidae* Barskov et Shilovsky, 2014 из надсемейства *Liroceratoidea* Miller et Youngquist, 1949, однако изучение внутреннего строения показало, что сифон у них занимает краевое вентральное положение.

Крупные наутилиды, достигавшие в диаметре 30 см, были обнаружены еще в первых экспедициях Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) в Шахтау. Однако извлечь из породы удалось не все обнаруженные экземпляры. У трех из пяти раковин фрагмокон не сохранился. Было сделано предположение, что они

могли относиться к каким-то крупным представителям лироцератоидей. В связи с плохой сохранностью их изучение долгое время не проводилось. После препарирования у них, так же как и у первой группы, были обнаружены устьевые выросты и сифон, занимающий краевое вентральное положение. Эти признаки характеризуют представителей семейства *Solenochilidae*.

Автор выражает благодарность А.В. Мазаеву (ПИН РАН) за переданные для изучения материалы и организацию полевых работ в карьере Шахтау; Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) — за ценные консультации; а также признателен рецензентам статьи.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Семейство *Solenochilidae* было установлено А. Хайаттом (Hyatt, 1893; цит. по: Mikesch, Glenister, 1966). Солонохилиды характеризуются преимущественно инволютной субсферической раковиной с краевым вентральным сифоном и латеральными устьевыми выростами. Они встречаются в палеозойских отложениях, начиная с нижнего карбона до нижней перми, и представлены двумя родами — *Solenochilus* Meek et Worthen, 1870 и *Acanthonautilus* Foord, 1896.

Род *Solenochilus* известен из миссисипия, пенсильвания и нижней перми Северной Америки (Gordon, 1965), нижнего карбона Западной Европы (Gordon, 1965) и Северной Африки (Korn, Klug, 2023). Соленохилусы обладают инволютной или полуинволютной раковиной с широко открытым устьем. Соединительные кольца сифона значительно расширяются в камерах фрагмокона (рис. 1, *a*). Типовой вид — *Solenochilus springeri* (White et St John, 1868) из пенсильвания, формации Блойд (Bloyd Fm.) США. Всего к этому роду отнесено не менее 27 видов (Gordon, 1965; Niko, Mapes, 2016; Korn, Klug, 2023), однако строение сифона было изучено не у всех из них. В связи с этим необходимо проведение ревизии рода *Solenochilus*. В работе Хайатта (Hyatt, 1893; цит. по: Mikesch, Glenister, 1966), в которой упоминался род *Solenochilus*, его название по какой-то причине было обозначено как *Solenocheilus*. Многие последующие авторы (Foord, 1896, 1897–1903; Круглов, 1928; Шиманский, 1962) использовали такое ошибочное написание. На это указывали А. Миллер и др. (Miller et al., 1933), В. Ферниш и Б. Гленистер (Furnish, Glenister, 1964), а также Д. Микеш и Гленистер (Mikesch, Glenister, 1966) при выделении неотипа *Solenochilus springeri*.

Второй род, *Acanthonautilus*, насчитывает всего три вида из нижнего карбона Евразии (Foord, 1896; Шиманский, 1967) и Северной Америки (Meek, Worthen, 1870). Род *Acanthonautilus* был установлен А. Фурдом (Foord, 1896). Типовой вид — *A. bispinosus* Foord, 1896 из нижнекаменноугольных отложений графства Килдэр в Ирландии. *A. collectus* (Meek et Worthen, 1870) происходит из известняка Сент-Луис (St. Louis Limestone), миссисипий штата Индиана, США. Сначала этот вид был отнесен Ф. Миком и А. Вортемом (Meek, Worthen, 1870) к подроду *Solenochilus* рода *Nautilus*. К сожалению, никаких измерений и изображений в этой работе приведено не было. Ферниш и Гленистер (Furnish, Glenister, 1964) отнесли вид к роду *Acanthonautilus*. Они указали на отличия в строении сифона *Acanthonautilus* и *Solenochilus*. У первого рода соединительные кольца очень слабо расширяются в камерах фрагмокона, а у второго они расширяются практически в два раза по сравнению с диаметром перегородочных трубок (рис. 1, *a*, *b*).

Третий представитель акантонаутилид, *Acanthonautilus* sp., был описан из окских отложений Подмосковья В.Н. Шиманским (1967). Он отметил, что эта форма отличается от фрагментов раковин из нижнекаменноугольных

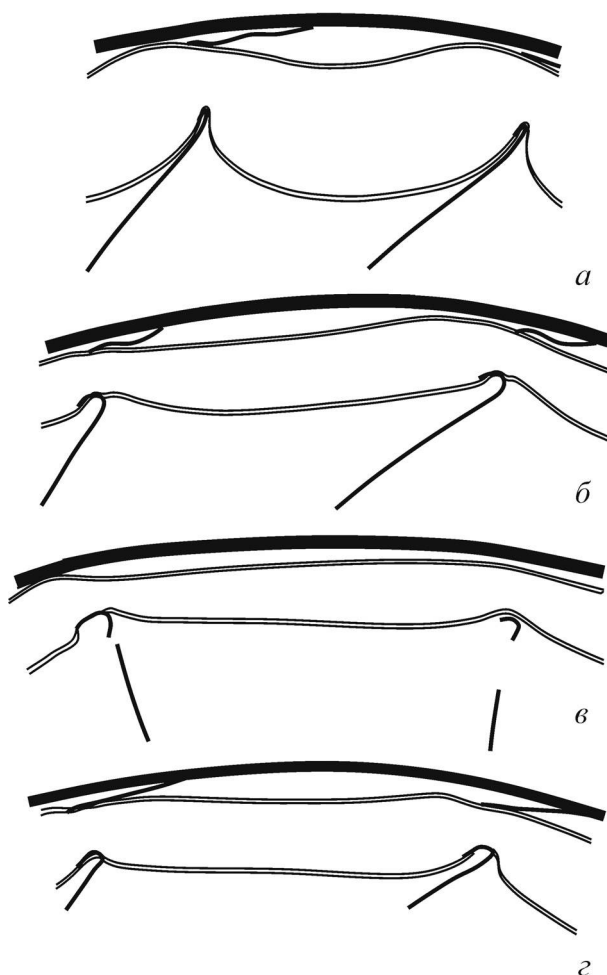


Рис. 1. Строение сифона некоторых представителей Solenochilidae: *a* — *Solenochilus springeri* (White et St. John) (по: Furnish, Glenister, 1964, с изменениями); *b* — *Acanthonautilus collectus* (Meek et Worthen) (по: Furnish, Glenister, 1964, с изменениями); *в* — *A. permicus* sp. nov., экз. ПИН, №5668/230; *г* — *A. grandis* sp. nov., голотип ПИН, №5668/240.

отложений Людиновского р-на Калужской обл. и окских отложений Хомяковского карьера Тульской обл. У первого на вентральной стороне расположено седло, у второго — широкая, мелкая лопасть. Более подробных описаний этих фрагментов и их сравнения с *Acanthonautilus* sp. приведено не было.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Раковины *Acanthonautilus* были собраны А.В. Мазаевым и А.Ю. Щедухиным во время полевых работ в 2019–2023 гг. из рифовых известняков карьера Шахтау (Стерлитамак, Республика Башкортостан). Изученный материал представлен 20 раковинами различной степени сохранности. К виду *A. permicus* sp. nov. отнесено 15 экз., а пять — к виду *A. grandis* sp. nov.

В некоторых случаях сохранился раковинный слой и даже устьевой край (рис. 2, а–в). Большая часть экземпляров *A. permicus* sp. nov. происходит из моновидового скопления (по-видимому, линзы) в первом уступе восточной части карьера (абсолютные отметки 127–140 м). Раковины были расположены в породе хаотично и имели сходные размеры — от 10 до 13 см. Фрагменты у многих экземпляров сдавлены и деформированы, что может указывать на сравнительно небольшую толщину стенок. В связи с тем, что блок породы был уже частично уничтожен, истинные размеры скопления установить не удалось. На квадратный метр поверхности приходилось не менее семи раковин. Обсуждение возможных причин формирования таких скоплений является темой отдельной статьи. Места находок были сопоставлены с геологическими профилями карьера Шахтау (Mazaev, 2019). Это позволило отнести их к ассельско–сакмарскому интервалу.

В систематической части для высших таксонов принята классификация по А.А. Шевыреву (2005, 2006), а для таксонов ниже отрядного ранга — по Шиманскому (1967).

Описания основных параметров раковин производились с применением стандартной методики для наутилид (Руженцев, Шиманский, 1954; Шиманский, 1967). Для характеристики общей формы раковины мы продолжаем придерживаться терминологии В.Е. Руженцева (Руженцев, Богословская, 1971). В качестве дополнительной оценки отличий двух новых видов в их описании были использованы морфометрические

показатели, предложенные Д. Раупом (Raup, 1967). Прорисовка лопастных линий и устья производилась по сериям снимков ядер раковин с последующей отрисовкой в программе CorelDRAW.

Материал хранится в лаб. моллюсков ПИН РАН, колл. № 5668. В таблицах измерений и описаниях приняты следующие сокращения: Д — диаметр раковины, В — высота оборота, Ш — ширина оборота, Ду — диаметр умбилика; W — скорость расширения оборотов [$W = (d/e)^2$, где “d” — большой, а “e” — малый радиус раковины] и D — степень инволютности ($D = c/d$, где c — большой радиус умбилика).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД NAUTILIDA

ПОДОТРЯД RUTOCERINA

НАДСЕМЕЙСТВО AIPOCERATOIDEA MOJSISOVICS, 1902

СЕМЕЙСТВО SOLENOCHILIDAE HYATT, 1893

Род *Acanthonautilus* Foord, 1896

Acanthonautilus permicus Shchedukhin, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–3

Solenocheilus sp.: Круглов, 1928, с. 171, табл. XV, фиг. 4, 5.

Solenocheilus aff. collectus: Круглов, 1928, с. 172, табл. XV, фиг. 6–8.

Название вида — от пермской системы, в которой представитель *Acanthonautilus* обнаружен впервые.

Голотип — ПИН, №5668/230; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско–сакмарские отложения.

Описание (рис. 1, в; 2; 3, а, в). *Форма*. Раковина крупная, субсфероконовая ($Ш/Д = 0.85–0.93$, $W = 3.7$), инволютная ($D = 0.12$), с быстро возрастающими в высоту и чуть быстрее в ширину оборотами ($Ш/В = 1.3–1.6$); состоит, по-видимому, из 2–2.5 оборотов. Жилая камера составляет около половины оборота. Во взрослом состоянии поперечное сечение оборота округло-трапецевидное (рис. 3, а). Каждый последующий оборот почти полностью объемлет предыдущий. Вентральная сторона широкая, слабовыпуклая, уплощенная. Вентролатеральный перегиб широко-округленный. Боковые стороны уплощенные, очень слабовыпуклые. Умбиликальный край узко-округленный, отчетливый. На умбиликальном перегибе расположен устьевой вырост в виде полого шипа, который отходит от раковины практически под прямым

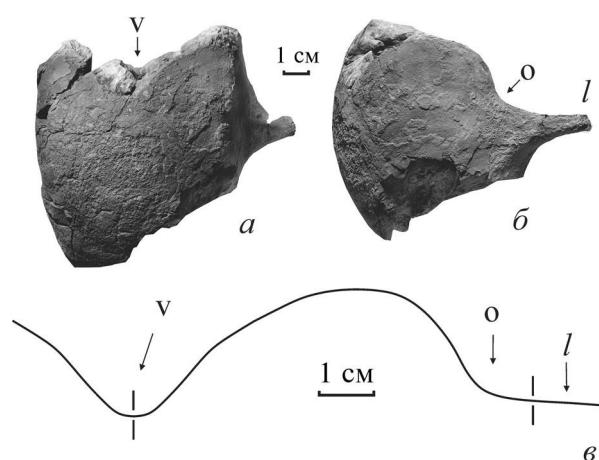


Рис. 2. *Acanthonautilus permicus* sp. nov., экз. ПИН, №5668/236: а, б — раковина с остатками устья; в — прорисовка устья; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско–сакмарские рифовые известняки. Обозначения: v — вентральный (гипономический) синус, o — окулярный синус, l — основание латерального устьевого выроста.

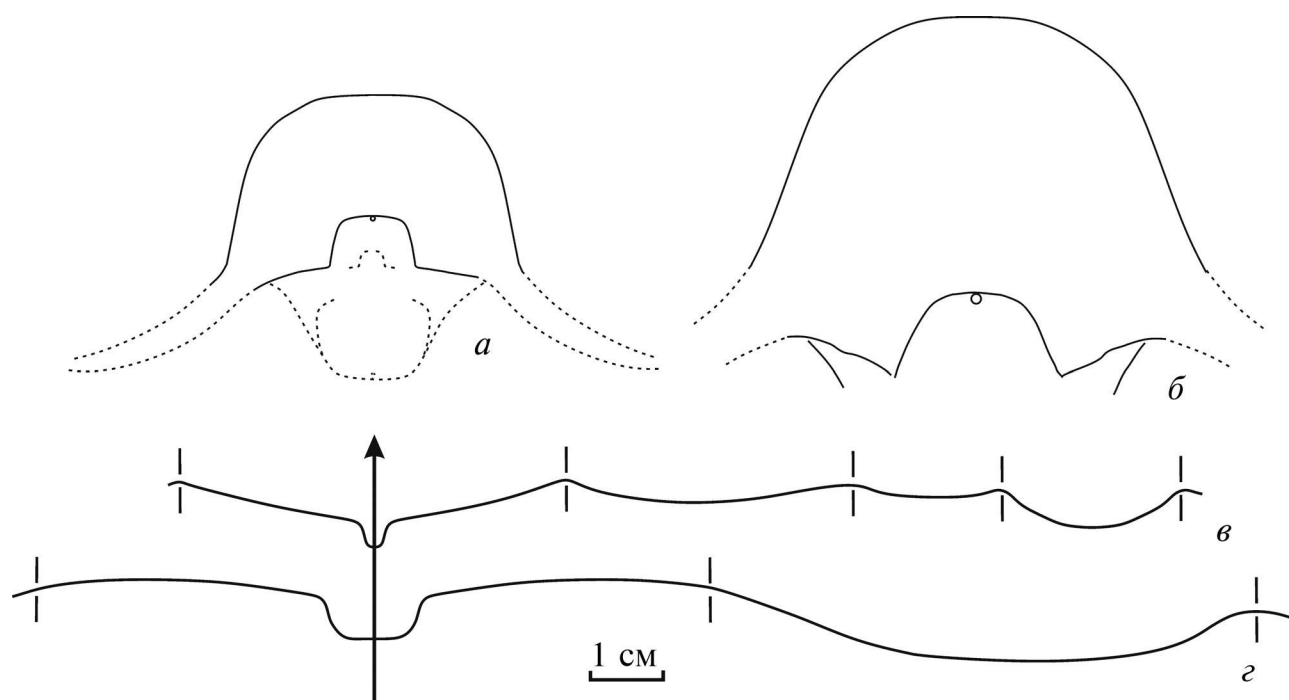


Рис. 3. Поперечное сечение и перегородочная линия *Acanthonautilus*: *a* – поперечное сечение *A. permicus* sp. nov., экз. ПИН, № 5668/227; *б* – поперечное сечение *A. grandis* sp. nov., голотип ПИН, № 5668/240; *в* – перегородочная линия *A. permicus* sp. nov., экз. ПИН, № 5668/227; *г* – перегородочная линия *A. grandis* sp. nov., голотип ПИН, № 5668/240; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско–сакмарские рифовые известняки.

углом и слегка отклоняется назад. С “дорсальной” стороны он не замкнут (табл. I, фиг. 1, 2). Этот вырост, по-видимому, мог достигать длины, равной ширине жилой камеры. Умбиликальная стенка широкая, практически перпендикулярная плоскости симметрии. Дорсальная стенка вогнутая, образует глубокий контактный желобок. Умбилик узкий, воронковидный. Устье широко открытое. Вентральная сторона несет широкий и глубокий U-образный гипономический синус, который на боковых сторонах переходит в практически такой же по ширине, но асимметричный изгиб вперед (рис. 2, *a*, *в*). За ним следует неглубокий окулярный синус (рис. 2, *б*, *г*).

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/230 голотип	135.4	75.2	115.4	19.3	0.6	0.85	0.14	1.53
5668/228	111.9	64.7	104	13.9	0.58	0.93	0.12	1.61
5668/227	78*	49.2	67.7	—	0.63	0.86	—	1.38
5668/231	75.3	45	55	9.4	0.6	0.73	0.12	1.3

Скульптура. Поверхность раковины покрыта тонкими струйками нарастания. Их форма охарактеризована при описании формы устья. Грубая скульптура отсутствует.

Перегордки вогнуты примерно на высоту 1.7 камер. На ширину оборота приходится от четырех до пяти камер.

Перегородочная линия слабоизвилистая (рис. 3, *в*). В онтогенезе ее строение изменяется. На ранних оборотах на вентральной стороне расположено невысокое седло. Более взрослые обороты обладают очень широкой и неглубокой лопастью на вентральной стороне. В месте прилегания сифона к стенке раковины на некоторых экземплярах наблюдается вторичная скругленно-прямоугольная лопасть. На вентролатеральном перегибе лопасть переходит в очень низкое седло. На боковой стороне лопасть асимметричная, широкая и неглубокая. Седло на умбиликальном крае узкое, высокое. Дорсальная лопасть широкая.

Сифон узкий, расположен вентрально, прилегает к стенке раковины. Перегородочные трубки цирцохоанитовые, соединительные кольца адорально слабо расширяются внутри камер (рис. 1, *в*).

Сравнение. От типового вида, *A. bispinosus* Foord, 1896 из нижнего карбона Ирландии, отличается большей инволютностью раковины. От раннекаменноугольного *Acanthonautilus* sp. из Подмосковья (Шиманский, 1967, табл. 7, фиг. 2) отличается более угловатой формой

поперечного сечения. Сравнение с североамериканским *A. collectus* (Meek et Worthen, 1870) невозможно из-за отсутствия его изображений и основных параметров.

З а м е ч а н и я . По-видимому, к этому же виду относится описанный М.В. Кругловым (1928) “*Solenocheilus*” sp. из отложений рифа Тратау и “*S.*” aff. *collectus* с р. Аши. Первый очень близок к нашему виду по соотношениям $V/D = 0.67$ и $Ш/D = 0.79$. Отличия в поперечном сечении могут быть связаны с размерами изученной Кругловым раковины — она достигала всего 26 мм, в то время как наш материал представлен более взрослыми экземплярами. Второй описанный им вид также очень близок к новому виду по форме поперечного сечения и основным соотношениям ($V/D = 0.6$, $Ш/D \sim 0.9$).

Распространение. Нижняя пермь Южного Урала.

М а т е р и а л . 15 экз. из ассельских и сакмарских отложений шихана Шахтау, Башкортостан.

Acanthonautilus grandis Shchedukhin, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1

Название вида *grandis* *лат.* — большой, огромный.

Голотип — ПИН, №5668/240; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско—сакмарские отложения.

Описание (рис. 1, *г*; 3, *б*, *г*; 4). **Форма.** Раковина очень крупная (до ~34 см),

субсфероконовая ($Ш/D = 0.85–0.9$; $W = 5.3$), инволютная ($D = 0.18$), с быстро возрастающими в высоту и немного быстрее в ширину оборотами (рис. 4, *а–в*). Состоит из 2.5–3.5 оборотов. Начальные части сохранились плохо. Во взрослом состоянии поперечное сечение оборота округло-трапециевидное (рис. 3, *б*). Вентральная сторона широко-округленная, слабоуплощенная. Вентролатеральный перегиб скругленный. Латеральные стороны слабовыпуклые, уплощенные. Умбиликальный перегиб отчетливый, узко-округленный. Дорсальная стенка вогнутая. На приумбиликальной части устьевого края развиты шипы. На всех экземплярах в коллекции устьевые выросты у основания обломаны, по этой причине их длину установить невозможно. Умбилик очень узкий, воронковидный.

Размеры в мм и отношения:

Экз. ПИН, №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	Ш/В
5668/242	315	217	265	35*	0.68	0.84	0.11	1.22
5668/241	300	132	233	28*	0.44	0.78	0.09	1.76
5668/240 голотип	234	154.6	206.8	17.6	0.66	0.88	0.07	1.34
5668/239	230	157	210	—	0.68	0.91	—	1.33
5668/243	205	112	174	15*	0.55	0.85	0.07	1.55

Скульптура. Раковина гладкая. На экземплярах с сохранившимися фрагментами раковины видны только поперечные струйки нарастания. Они образуют широкий и глубокий гипонимический синус на вентральной стороне.

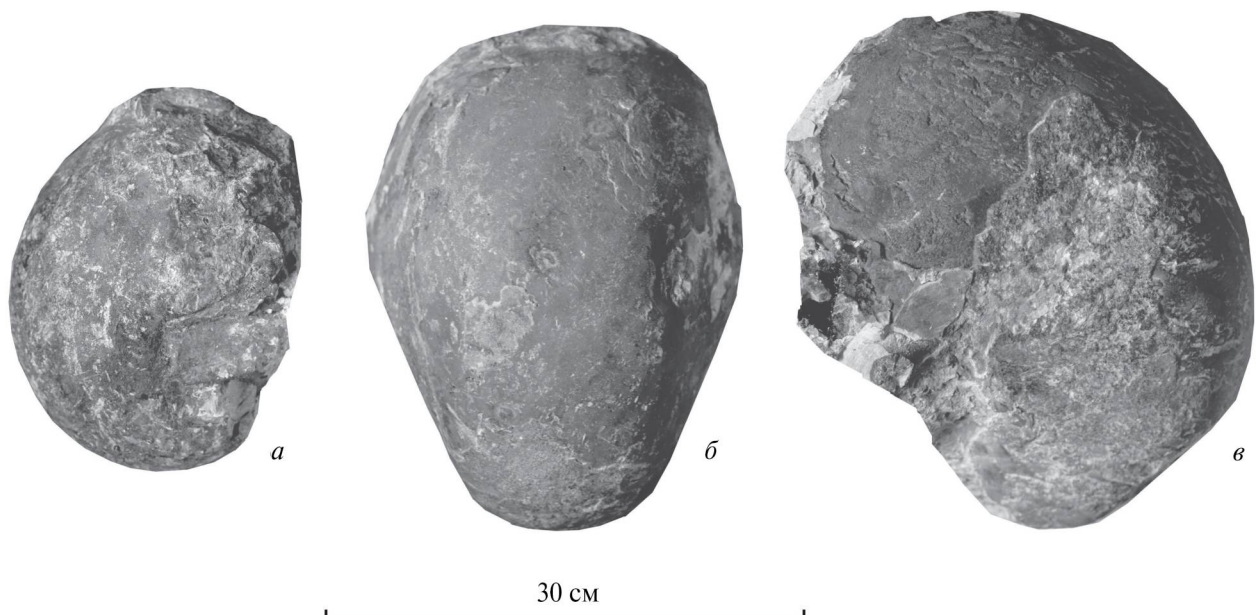


Рис. 4. *Acanthonautilus grandis* sp. nov.: *а* — экз. ПИН, №5668/243; *б* — экз. ПИН, №5668/241; *в* — экз. ПИН, №5668/242; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско—сакмарские рифовые известняки.

Перегородки плохо сохранились. На ширину поперечного оборота приходится около шести камер.

Перегородочная линия слабоизвилистая (рис. 3, *г*). Вентральная сторона на большинстве экземпляров разрушена, но, по-видимому, на ней располагалось широкое седло, в вершине осложненное широкой и неглубокой лопастью. На некоторых экземплярах наблюдается вторичная округленно-прямоугольная некальная лопасть. На боковой стороне вентральное седло переходит в широкую, асимметричную лопасть. Край лопасти, приближенный к вентральной стороне, относительно пологий, а приближенный к умбилику — более крутой. На умбиликальном перегибе располагается узко-округленное, невысокое седло.

Сифон сравнительно широкий, расположен вентрально, прилегает к стенке раковины. Перегородочные трубки циртохоанитовые, соединительные кольца расширяются более-менее равномерно в камерах фрагмокона (рис. 1, *г*).

Сравнение. От других видов отличается большими размерами взрослых раковин. От *A. permicus* sp. nov. и *A. collectus* отличается более плотно свернутой раковиной, почти закрытым умбиликом и строением сифона. Соединительные кольца в камерах фрагмокона у нового вида расширяются равномерно, а не только в адоральной части, как у других видов.

Замечания. Как можно видеть из описаний двух новых видов, они довольно близки по показателям В/Д, Ш/Д и Ш/В. Однако их заметно отличает степень свернутости, слегка разная форма поперечного сечения и отношение Ду/Д. Возможно, близкие показатели основных соотношений указывают на диморфизм внутри одного биологического вида, однако доказать это предположение на ископаемом материале практически невозможно. Для дополнительной характеристики различий мы применили методу Раупа (Raup, 1967). Удалось установить, что эти параметры более точно указывают на различие двух форм — у *A. permicus* sp. nov. $W = 3.7$; $D = 0.12$, а у *A. grandis* sp. nov. $W = 5.3$; $D = 0.18$.

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

Материал. Пять раковин из ассельских и сакмарских отложений шихана Шахтау, Башкортостан.

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваемое семейство Solenochilidae заметно отличается от большинства наутилид наличием устьевых выростов (рис. 5, *д*, *е* — *Acanthonautilus bispinosus*, *Solenochilus springeri*). Однако аналогичные структуры возникали в разных ветвях палеозойских наутилоидей неоднократно. Такие образования известны у шести родов, относящихся к трем семействам. Это представители семейств Permonautilidae Barskov et Shilovsky, 2014, Tainoceratidae Hyatt, 1883 и Hercoceratidae Hyatt, 1883 из девонских, каменноугольных и пермских отложений мира. Несмотря на некоторое внешнее сходство, они значительно отличаются в строении раковин. По способу образования выростов вышеупомянутые семейства можно разделить на две группы: с устьевыми выростами (Permonautilidae и Solenochilidae) и с несколькими или многочисленными шипами на раковине (Tainoceratidae, Hercoceratidae).

Наиболее близким к Solenochilidae по внешней форме раковины является семейство Permonautilidae. Это семейство было впервые установлено и подробно изучено на материале из казанских (рудских) отложений Волго-Уральского региона (Barskov et al., 2014). Позднее представители Permonautilidae были обнаружены в более древних, ассельско-сакмарских отложениях Южного Урала, в карьере Шахтау (Leonova, Shchedukhin, 2020). Виды этого семейства отличаются от соленохилид субцентральной или слегка смещенным к вентральной стороне сифоном (Barskov et al., 2014). Главное сходство — практически идентичные латеральные устьевые выросты на взрослых раковинах. В настоящее время в состав семейства Permonautilidae входит три рода: Permonautilus Kruglov, 1933 (рис. 5, *б*), Nemdoceras Barskov et Shilovsky, 2014 и Thyoceras Leonova et Shchedukhin, 2020 (рис. 5, *г*), которые включают в себя не менее 11 видов (Круглов, 1933; Barskov et al., 2014; Leonova, Shchedukhin, 2020). Пермонаутилиды встречаются в диапазоне от нижне- до верхнепермских отложений России, Китая, а также, возможно, Гренландии, Ирана и Великобритании (Barskov et al., 2014).

Два рода семейства Hercoceratidae характеризуются различными выростами на раковине. Род Ptenoceras Hyatt, 1894 из нижнего девона Сев. Америки и Евразии обладал двумя парами шипов на вентролатеральном крае взрослой раковины (рис. 5, *в*). Обороты у Ptenoceras не соприкасаются, сифон смещен к вентральной стороне, но не прилегает к ней. По современным

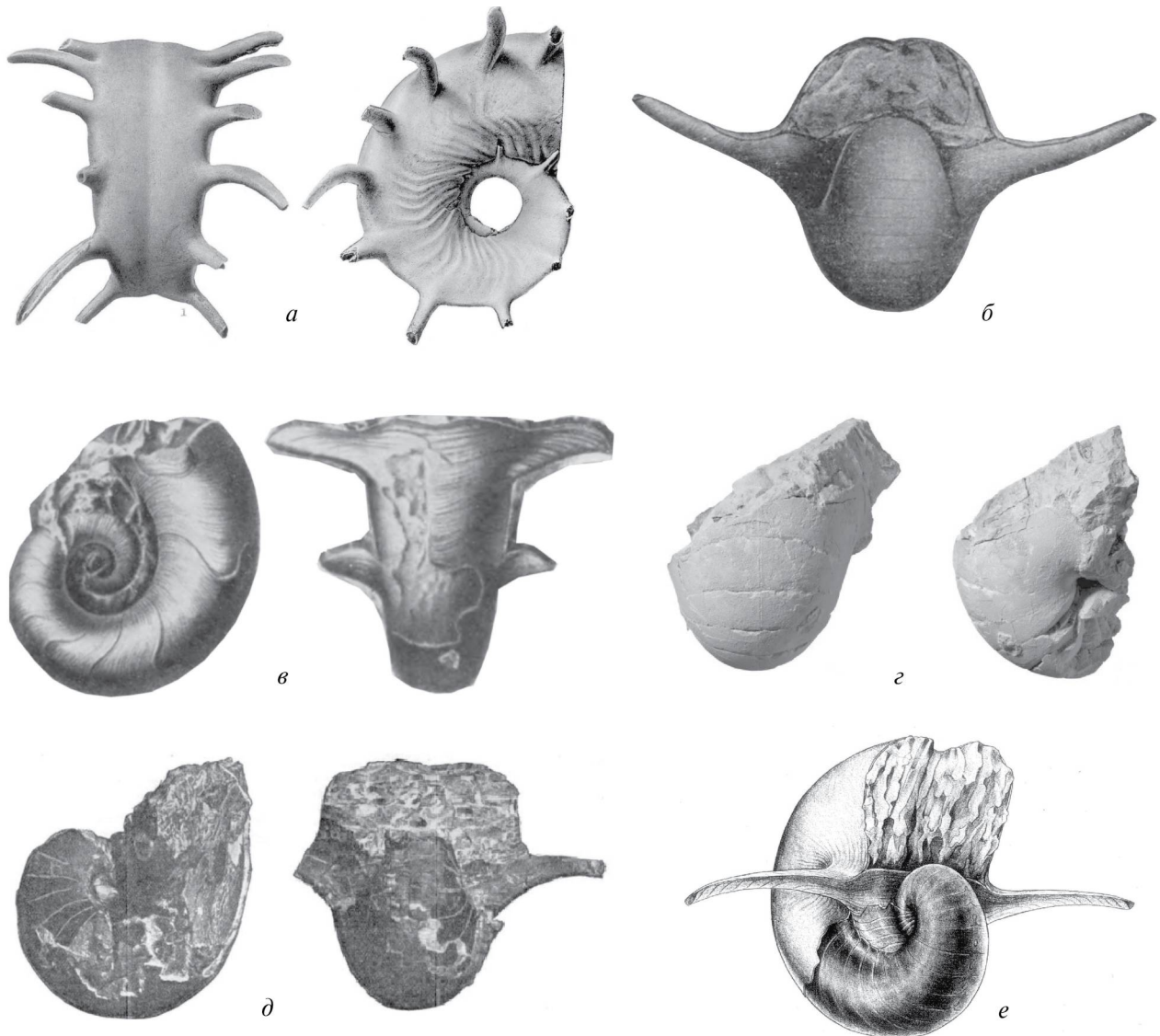


Рис. 5. Раковины палеозойских наутилоидей с выростами: *a* – *Cooperoceras texanum* Miller, 1945 (по: Miller, Youngquist, 1949); *б* – *Permonautilus cornutus* (Golovkinsky, 1868) (по: Шиманский, 1962); *в* – *Ptenoceras alatum* (Barrande, 1865) (по: Шиманский, 1962); *г* – *Thyoceras involutum* Leonova et Shchedukhin, 2020 (по: Leonova, Shchedukhin, 2020); *д* – *Acanthonautilus bispinosus* Foord, 1896 (по: Foord, 1896); *е* – *Solenochilus springeri* (White et St. John, 1868) (по: Furnish, Glenister, 1964).

представлениям, *Hercoceratidae* относятся к отряду *Oncocerida* (Turek, 2007; Manda, Turek, 2007). У второго рода этого семейства, *Hercoceras* Barrande, 1865, многочисленные шипы на вентролатеральном крае формировались на протяжении всего последнего оборота.

Меньше всего на *Acanthonautilus* похож эволютивный *Cooperoceras* Miller, 1945 из семейства *Tainoceratidae* Hyatt, 1883 (рис. 5, *a*). Находки этого рода происходят из нижней–средней перми Северной Америки и Европы (Furnish, Glenister, 1964). Полые шипы на его раковине многочисленны и расположены по вентро-латеральному краю.

Возможные объяснения функционального назначения шипов, подобных таковым у *Acanthonautilus*, высказывались разными авторами. Фурд (Foord, 1897) проводил сравнение типового вида *Acanthonautilus bispinosus* с *Solenochilus leidyi*. Он пришел к выводу, что обломанные основания шипов, наблюдаемые на раковинах *Solenochilus*, образовывали лишь небольшие выросты (spout-like projections). По его мнению, эти выросты могли быть каналами для выхода щупальцеподобных придатков мягкого тела (Foord, 1897, с. 150). Крупные шипы у *Acanthonautilus*, по его мнению, могли нести защитную функцию (Foord, 1897, с. 150). По мнению И.С. Барскова и др. (Barskov et al., 2014), функция этих выростов

была иной — они использовались для стабилизации раковины при движении в бурных течениях.

По нашему мнению, формирование таких структур могло быть обусловлено особыми условиями существования и генетическими предрасположенностями к их возникновению. Не исключено, что эти шипы и выросты могли служить для пассивной защиты — для отпугивания хищников визуальным увеличением размеров раковины.

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Круглов М.В.* Верхнекаменноугольные и артинские наutilusы Урала // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 3. С. 63–206.
- Круглов М.В.* Верхнепермские наutilusы бассейна рек Пинеги и Кулоя // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1933. Т. 3. С. 185–208.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 133. С. 1–382.
- Руженцев В.Е., Шиманский В.Н.* Нижнепермские свернутые и согнутые наutilusоидеи Южного Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1954. Т. 50. С. 1–150.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 33–42.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 2. Классификация наutilusоидных цефалопод // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 43–52.
- Шиманский В.Н.* Отряд Nautilida // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. I / Ред. Руженцев В.Е. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 115–154.
- Шиманский В.Н.* Каменноугольные Nautilida // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1967. Т. 115. С. 1–258.
- Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P.* Middle Permian cephalopods of the Volga-Ural region // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 13. P. 1331–1414.
- Foord A.H.* Ueber eine neue und merkwürdige nautilusähnliche Schale aus dem Kohlenkalk von Irland: Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde. Ludwig-Maximilians Universität München, 1896. P. 42–46.
- Foord A.H.* On a new genus and species of nautilus-like shell (*Acanthonautilus bispinosus*) from the Carboniferous limestone of Ireland // Geol. Mag. Dec. 1897. V. 4. P. 147–150.
- Foord A.H.* Monograph of the Carboniferous Cephalopoda of Ireland. L.: The Palaeontographical Soc., 1897–1903. P. 1–234.
- Furnish W.M., Glenister B.F.* Nautilida // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt K. Mollusca 3. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1964. P. K410–K447.
- Gordon M.* Carboniferous cephalopods of Arkansas // U.S. Geol. Surv. Prof. Paper. 1965. № 460. P. 1–322.
- Korn D., Klug C.* Early Carboniferous coiled nautilusoids from the Anti-Atlas (Morocco) // Eur. J. Taxonomy. 2023. V. 885. P. 156–194.
- Manda Š., Turek V.* Revision of the Pragian Rutoceratoidea Hyatt, 1884 (Nautiloidea, Oncocerida) from the Prague Basin // Bull. Geosci. 2009. V. 84. Iss. 1. P. 127–148.
- Mazaev A.V.* Lower Permian gastropods of Shakhtau (Asselian-Sakmarian boundary beds, Southern Cisuralia) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 12. P. 1237–1345.
- Meek F.B., Worthen A.H.* Descriptions of new species and genera of fossils from the Palaeozoic rocks of the Western States // Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. 1870. V. 22. № 1. P. 22–56.
- Mikesh D.L., Glenister B.F.* *Solenochilus springeri* (White & St. John, 1868) from the Pennsylvanian of Southern Iowa // Proc. Iowa Acad. Sci. 1966. V. 73. № 1. Art. 39. P. 269–278.
- Miller A.K., Dunbar C.O., Condra G.E.* Nautilusoid cephalopods of the Pennsylvanian System in Mid-Continent region // Bull. Nebraska Geol. Surv. 2 Ser. 1933. № 9. P. 1–240.
- Niko S., Mapes R.H.* Late Carboniferous coiled nautilusoids from the Lost Branch Formation of Oklahoma, midcontinent North America // Paleontol. Res. 2016. V. 20. P. 73–79.
- Raup D.M.* Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids // J. Paleontol. 1967. V. 47. № 1. P. 43–65.
- Turek V.* Systematic position and variability of the Devonian nautilusoids *Hercoceras* and *Ptenoceras* from the Prague Basin (Czech Republic) // Bull. Geosci. 2007. V. 82. № 1. P. 1–10.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–3. *Acanthonautilus permicus* sp. nov.: 1 – экз. ПИН, №5668/231 ($\times 0.6$): 1а – со стороны устья, 1б – с боковой стороны; 2 – экз. ПИН, №5668/228 ($\times 0.6$): 2а – со стороны устья, 2б – с боковой стороны; 3 – голотип ПИН, №5668/230 ($\times 0.6$): 3а – с боковой стороны, 3б – с вентральной стороны; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско–сакмарские рифовые известняки.

Объяснение к таблице II

Фиг. 1. *Acanthonautilus grandis* sp. nov., голотип ПИН, №5668/240 ($\times 0.5$): 1а – со стороны устья; 1б – с боковой стороны; Башкортостан, карьер Шахтау; пограничные ассельско–сакмарские рифовые известняки.

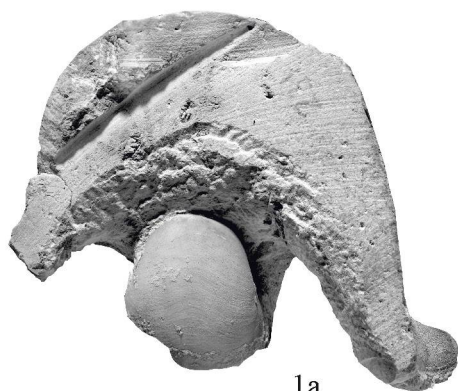
New Species of the *Acanthonautilus* (Solenochilidae, Nautilida) from the Early Permian Shakhtau Reef (Cisurals)

A. Yu. Shchedukhin

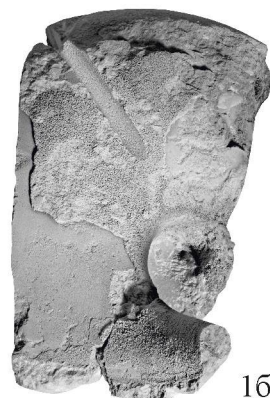
*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences,
Moscow, 117647 Russia*

Two new species of *Acanthonautilus* Foord, 1896 (family Solenochilidae Hyatt, 1893) from Asselian-Sakmarian reef deposits of the Shakhtau quarry are described. The history of the study of Solenochilidae is briefly discussed. Comparison with other Paleozoic cephalopods with similar morphology is presented. Morphometric parameters proposed by D. Raup were used for more precise characterization of the new species.

Keywords: Nautilida, Solenochilidae, Lower Permian, Asselian, Sakmarian, Cisurals, Shikhans, Shakhtau



1a



1b



2a

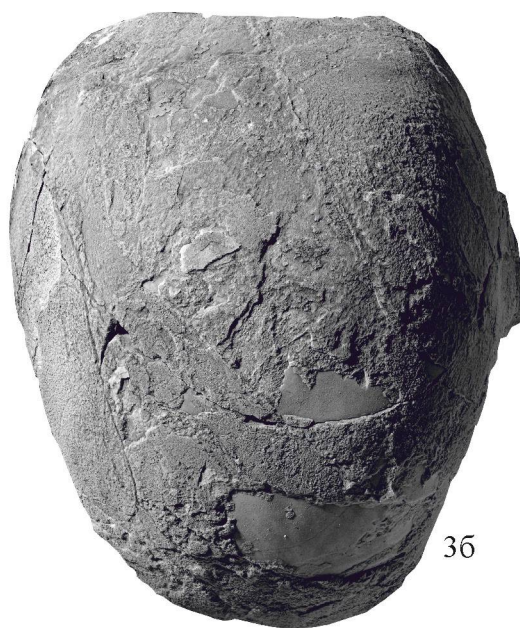
2 cm



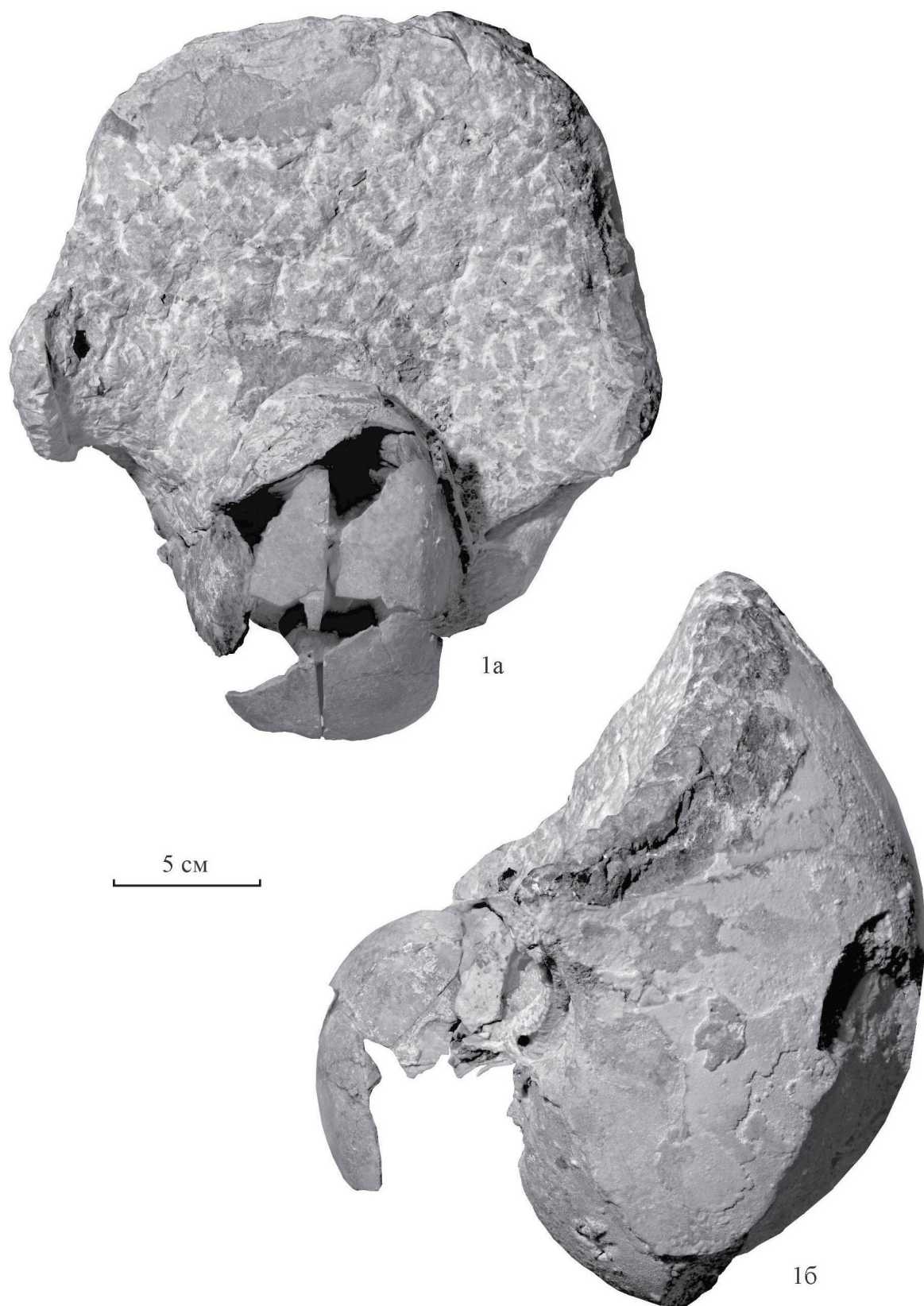
2b



3a



3b



УДК 564.53:551.735.1(470.51/.54)

НОВЫЕ НАХОДКИ АММОНОИДЕЙ ИЗ ПОГРАНИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НИЖНЕГО И СРЕДНЕГО КАРБОНА РАЗРЕЗА ИСЕТЬ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

© 2024 г. С. В. Николаева^{а,*}, А. В. Журавлев^{б,**}, С. А. Дуб^{с,***}, Т. И. Степанова^{с,****},
Г. А. Мизенс^{с,*****}

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

^бИнститут геологии им. акад. Н.П. Юшкина, ФИЦ Коми научный центр УрО РАН, Сыктывкар, 167982 Россия

^сИнститут геологии и геохимии им. акад. А.Н. Заварицкого УрО РАН, Екатеринбург, 620110 Россия

*e-mail: 44svnikol@mail.ru

**e-mail: micropalaeontology@gmail.com

***e-mail: sapurin@igg.uran.ru

****e-mail: stepanova@igg.uran.ru

*****e-mail mizens@igg.uran.ru

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 23.04.2024 г.

Принята к публикации 23.04.2024 г.

В пограничных отложениях нижнего и среднего карбона в разрезе действующего щебеночного карьера на берегу р. Исеть на Среднем Урале обнаружены позднесерпуховские аммоноидеи. Комплекс аммоноидей, включающий в себя *Epicanites* sp., *Stenopronorites uralensis* (Karpinsky), *Delepinoceras bressoni* Ruzhencev, *Proshumardites principalis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Deleshumardites delepinei* (Schindewolf), *Stenoglyphyrites isetensis* sp. nov., *Glyphyrites* sp., *Fayettevillea* sp., *Syngastrioceras* sp. и *Eumorphoceras* aff. *transuralense* Ruzhencev et Bogoslovskaya, характеризует генозону *Deleshumardites–Delepinoceras* (= *Fayettevillea–Delepinoceras*), которая сопоставляется с зоной E₂ Европы и ее аналогами в других районах мира. Дана характеристика комплекса и проведено сравнение с сообществами аммоноидей из других регионов мира. Описан новый вид *Stenoglyphyrites isetensis* Nikolaeva, sp. nov.

Ключевые слова: аммоноидеи, верхнесерпуховский подъярус, Средний Урал, Исеть

DOI: 10.31857/S0031031X24050031, EDN: QUXWVA

ВВЕДЕНИЕ

В настоящей статье описывается фауна аммоноидей из верхнесерпуховских отложений в щебеночном карьере на правом берегу р. Исеть вблизи д. Ключики Каменского р-на Свердловской обл. (восточный склон Среднего Урала); N 56°25'5.78", E 61°48'42.30" (рис. 1). В этом районе аммоноидеи были впервые указаны из разреза старого, ныне затопленного карьера на левом берегу р. Исеть, в 23 м ниже границы слоистых известняков и брекчий (Степанова и др., 2001), где на пластовых поверхностях известняков были определены *Fayettevillea friscoensis* (Miller et Owen, 1944), *Stenopronorites uralensis* (Karpinsky, 1889), *Stenoglyphyrites* sp., *Glyphyrites embolicus* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971,

Epicanites aktubensis (Ruzhencev, 1949), *Platygoniatites* sp., *Proshumardites* sp. и *Stenoglyphyrites beshevensis* (Librovitch in Popov, 1979) (определения А.В. Школина в: Степанова и др., 2001, с. 233), позволяющие отнести вмещающие слои к верхнесерпуховской генозоне *Deleshumardites–Delepinoceras* (*Fayettevillea–Delepinoceras* по: Руженцев, Богословская, 1971). Из этих же отложений были определены конодонты *Gnathodus bilineatus bollandensis* (Higgins et Bouckaert, 1968), также подтверждающие позднесерпуховский возраст.

Позже (в 2017–2018 гг.) в соседнем, действующем карьере, на нескольких уровнях была собрана коллекция аммоноидей, описанная в этой статье. Основные сборы приходятся на уровень обр. 17.1-1-5. Из этих же образцов были изучены

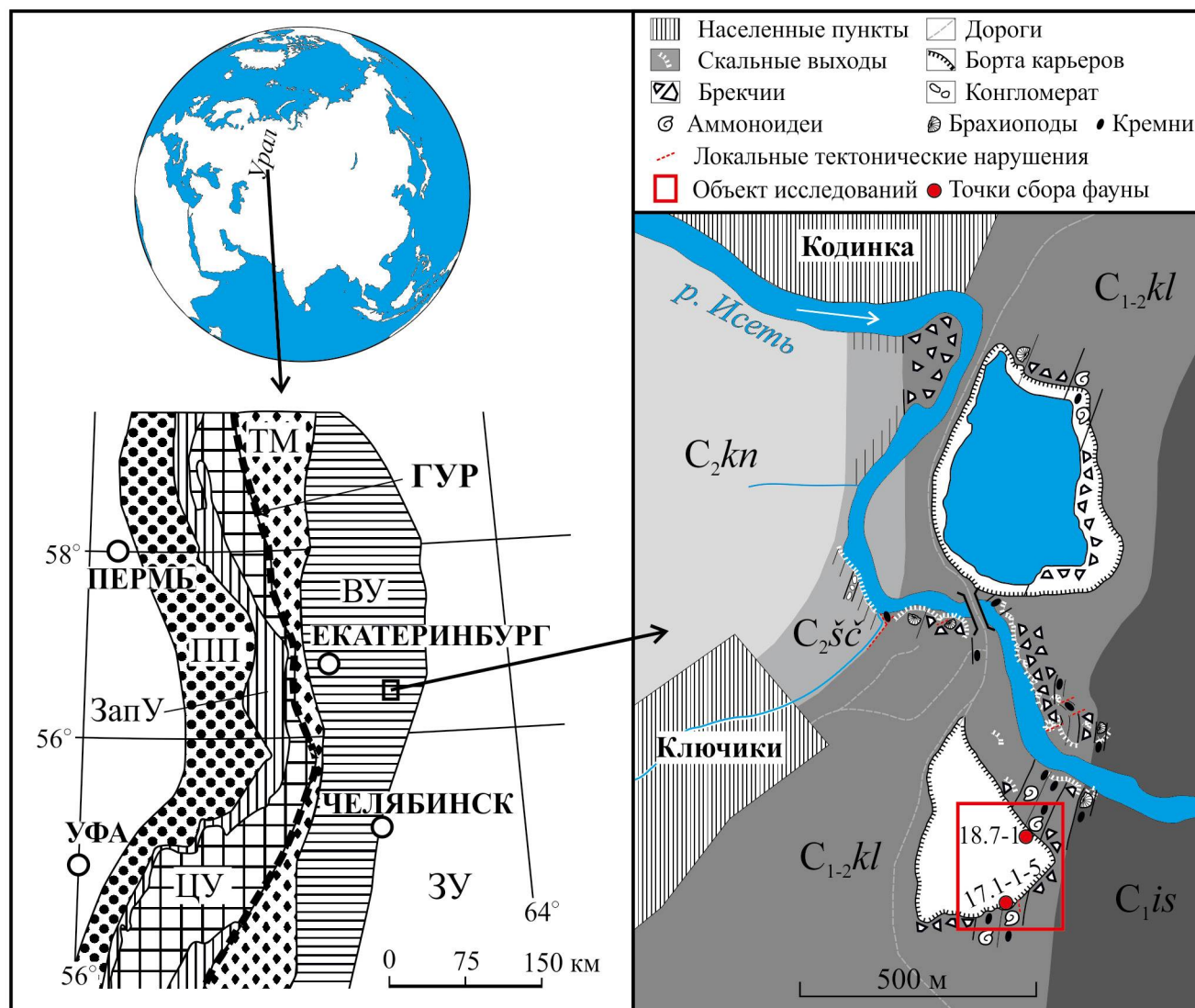


Рис. 1. Карта местонахождения в действующем щебеночном карьере, прав. берег р. Исеть, Каменский р-н, Свердловская обл. Мегазоны (по В.Н. Пучкову, 2010): ЗУ – Зауральская, ВУ – Восточно-Уральская, ЦУ – Центрально-Уральская, ЗапУ – Западно-Уральская, ТМ – Тагило-Магнитогорская, ГУР – Главный Уральский разлом. Показаны точки сбора аммоноидей 17.1-1-5 и 18.7-1. Стратиграфические подразделения: C_{1is} – исетская свита, C_{1-2kl} – ключевская свита, C_{2sc} – шербаковская свита, C_{2kn} – кунарская свита.

конодонты, которые будут обсуждены в отдельной статье.

МАТЕРИАЛ

Изученные аммоноидеи хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН РАН), колл. № 5613.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ АММОНОИДЕЙ В КАРЬЕРЕ ИСЕТЬ

Осадочная последовательность, содержащая аммоноидей, представлена темно-серыми слоистыми известняками и имеет мощность

порядка 42 м. Известняки преимущественно тонко- и мелкозернистые, до криптозернистых (вакстоуны, в меньшей степени мадстоуны, иногда до пакстоунов), достаточно однородные. К ряду пластовых поверхностей приурочены скопления раковин головоногих моллюсков (аммоноидей и ортоцератитов), а также довольно крупных онколитов размером до 5–7 см; при этом вверх по разрезу увеличивается доля поверхностей с онколитами. В составе известняков преобладают тонкораздробленные биокласты известковых водорослей. Биогенные форменные элементы представлены также фораминиферами из группы архедисцид, различными “кальцисферами”, обломками раковин

брахиопод, фрагментами иглокожих и мшанок, фосфатными биокластами; встречаются также интракласты микробиалитов. На отдельных уровнях отмечается биотурбация.

Известняки нередко перекристаллизованные, иногда доломитизированные и окремненные. Встречаются пачки известняков и доломитов с полосчатой или тонкослоистой текстурой и с тонко- и мелкокристаллической структурой мощностью до 9 м. Для разреза характерны рыхлые алевроито-глинистые прослои и линзы (пеплового генезиса) толщиной 5–20 см, с зеленоватым или желтоватым оттенком.

Аммоноидеи собраны в основном на пластовых поверхностях. Комплекс включает в себя *Epicanites* sp., *Stenopronorites uralensis* (Karpinsky, 1889), *Delepinoceras bressoni* Ruzhencev, 1958; *Platygoniatites* cf. *superior* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971, *Proshumardites principalis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971, *Stenoglyphyrites isetensis* sp. nov., *Glaphyrites* sp., *Fayettevillea* sp., *Syngastrioceras* sp. и *Eumorphoceras* aff. *transuralense* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 (Nikolaeva et al., 2018; Дуб и др., 2020; данная работа). Распространение аммоноидей показано на рис. 2, а изображения раковин — на табл. III, IV. В состав комплекса входят роды и виды, характерные для позднего серпухова.

КОМПЛЕКС АММОНОИДЕЙ В РАЗРЕЗЕ НА Р. ИСЕТЬ

В разрезе на Исети по аммоноидеям устанавливается верхняя зона генозоны *Deleshumardites–Delepinoceras* (= зона *Delepinoceras bressoni* = Nm_1c_2) (рис. 3). Основанием для выделения здесь этой зоны является, прежде всего, присутствие основных маркеров — характерных видов родов *Delepinoceras* и *Eumorphoceras*. Кроме них, в комплексе отмечены роды *Stenoglyphyrites*, *Glaphyrites*, *Stenopronorites*, *Epicanites*, которые типичны для зоны и ее аналогов в разрезах Урала, Средней Азии, Китая, Северной Америки и Кантабрийских гор Испании. Ниже рассмотрены основные таксоны, определяющие возраст отложений на Исети.

Delepinoceras. Вид *Delepinoceras bressoni* характеризуется трехраздельными вентральной и боковыми лопастью; узкой, инволютной раковиной. Степень расчленения боковой лопасти у представителей рода с Исети достаточно высокая (рис. 4, б), что характерно для видов рода из верхов серпухова Южного Урала и отличает их от видов *D. asseptum* Nikolaeva, 1994 с Юго-Западного Дарваза (Николаева, 1994)

и *D. eothalassoide* Wagner-Gentis, 1963 из разновозрастных отложений (зона E_2) Кантабрийских гор Испании (Wagner-Gentis, 1963).

Eumorphoceras. Вид *E. aff. transuralense* принадлежит к группе видов с немногочисленными поперечными ребрами, что характерно для верхов генозоны. Близкие виды были найдены в арнсбергии Великобритании (Riley, 1987; Riley et al., 1987) (зона E_2c^3) — *E. beta* Riley; в Северной Америке (Техас, Арканзас, Монтана) — *E. girtyi* Elias, 1956 (зона *E. girtyi*) (Elias, 1956; Titus, 2000). Эти виды морфологически близки и встречаются совместно с *Fayettevillea*. Близкие виды найдены и в Средней Азии. Похожий вид рода (*Eumorphoceras* sp.) с редкими ребрами был найден в Юго-Западном Гиссаре (разрез Аксу-Вахшивардара) совместно с самыми первыми раннебашкирскими видами рода *Isohomoceras* (Николаева, 1994; Nikolaeva, 1995). На Юго-Западном Дарвазе морфологически схожий вид *E. kullmanni* Nikolaeva, 1997 был найден на р. Хырсада совместно с *Zidadarites leveni* Nikolaeva, 1997 и *Fayettevillea* sp. (Nikolaeva, 1997). Недостаточно хорошая сохранность не позволяет провести полноценное сравнение с видом В.Е. Руженцева и М.Ф. Богословской, но стоит отметить, что *E. transuralense* в типовом местонахождении в разрезе у д. Верхняя Кардаиловка на Южном Урале был выделен по единственному экземпляру в зоне *Pericleites uralicus* (= Nm_1c_1). По некоторым признакам (короткие, редкие ребра и узкий умбилик) находки с Исети напоминают раковины из разреза у Верхней Кардаиловки (зона *D. bressoni*), идентифицированные Руженцевым и Богословской (1971, табл. 8, фиг. 2, 3) как *E. paucinodum* Gordon, 1964. Однако определение последнего вида было поставлено под сомнение А. Тайтусом (Titus, 2000), предположившим, что экземпляры “*E. paucinodum*” из разреза у Верхней Кардаиловки принадлежат к новому виду.

Syngastrioceras. Характерно присутствие рода *Syngastrioceras* Librovitch, 1938 (табл. III, фиг. 10, 11). Этот род, который появился в позднем серпухове и существовал до конца жигулевского (гжельского) века, уже в самом начале своего эволюционного развития сильно отличался от других современных ему глафиритид узкой вентральной лопастью, пережатой в верхней части, с узким медиальным седлом (рис. 4, а), а от рода *Eosyngastrioceras* Titus, 2000 — более сильно расходящимися сторонами вентральной лопасти, ветви которой более заметно пережаты.

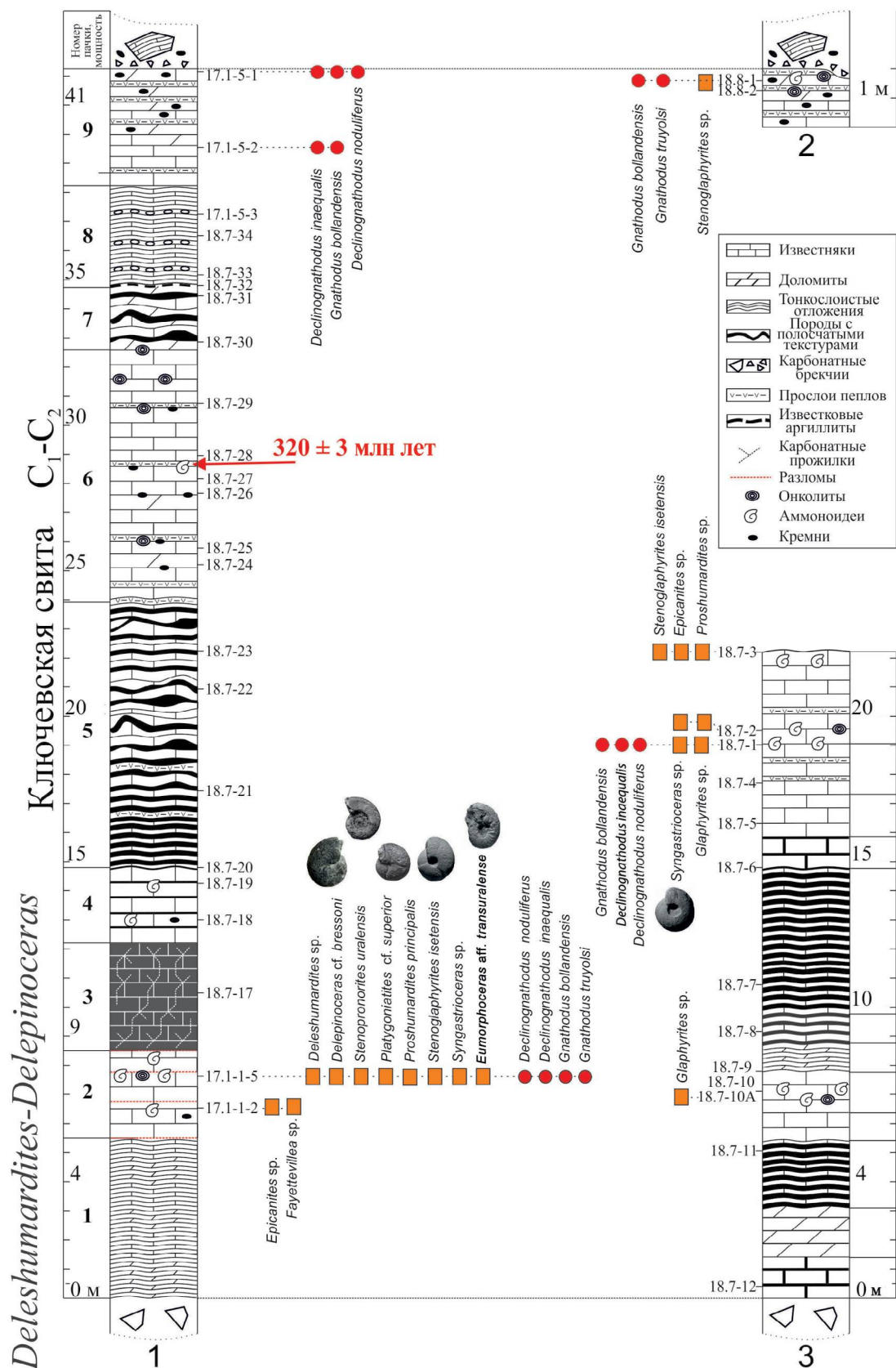


Рис. 2. Разрезы каменноугольных отложений в щебеночном карьере (прав. берег р. Исеть, Каменский р-н, Свердловская обл.) по состоянию на 2018 г. Показаны колонки изученных разрезов и распространение аммоноидей и конодонтов.

Урал, Тянь-Шань			Горизонты Южного Урала	Горизонты ВЕП	Великобритания			Северная Америка		Германия		Зоны по конодонтам в Западной Европе								
(Руженцев, Богословская, 1971; 1978, с изменениями)					(Bisat, 1928; Riley et al., 1987; Brandon et al., 1995; Waters et al., 2011)			(Saunders, 1973; Titus, 1999; 2000)		Рейнский Массив (Korn et al., 2012)		(Higgins, 1975, 1985; Sanz-Lopez et al., 2013)								
Серпуховский ярус	Башк. ярус (част.)	Homoceras (част.)	Nm2a1	Сюранский (ч.) (богдановский)	Вознесенский	Наморский	Шокаерский	H1	I. subglobosum	H1a3	Пенсиляний	I. subglobosum	I. subglobosum	Decl. noduliferus - Decl. lateralis						
	Fayettevillea-Delepinoceras Deleshumard.-Delepinoceras	Nm1c2	Чернышевский (Юлдабаевский)	Запалгобинский	Арисбергский		E2c	N. nuculum		De. thalassoide	Eumorphoceras-Cravenoceratoides	N. nuculum		Rach. minutus						
								N. stellarum												
							E2b	Ct. nititoides				Ct. nititoides	Ct. nititoides							
								C. holmesi/ Ct. nitidus					C. holmesi							
	Nm1c1				E2a		Ct. edalensis		E. girtyi	Ct. edalensis										
							E. yatesae													
							C. gressingham. E. ferrimontanum			E. rotuliforme										
							C. cowlingsense			E. paucinodum										
	Uralopronorites-Cravenoceras	Nm1b2	Худозавовский	Протвинский	Пендлейский		E1c	C. malhamense		E. cf.transuralense		Tumulites-Cravenoceras	T. pseudobilinguis 3		Lochriea cruciformis/ Lochriea zieglerei					
								T. pseudobilinguis					T. pseudobilinguis 2							
							E1b	C. brandoni					T. varians	T. pseudobilinguis 1						
														T. angustus						
	Nm1b1		Сунтурский	Тарусский	E1a		C. leion		Sundernites sp. Ed. jasperense Pa. barnettense	Su. horni										
						Ed. medusa														
						Ed. pseudocoronula														

Рис. 3. Зональные подразделения пограничных отложений нижнего и среднего карбона по аммоноидеям и конодонтам. Сокращения: Башк. – Башкирский, ВЕП – Восточно-Европейская платформа; Стеш. – стешевский, ч., част. – частично, С. – Cravenoceras, Ct. – Cravenoceratoides, De. – Delepinoceras, Decl. – Declinognathodus, Delehumard. – Delehumardites, E. – Eumorphoceras, Ed. – Edmooroceras, G. – Gnathodus, gressingham. – gressinghamense, I. – Isohomoceras, N. – Nuculoce-
ras, Pa. – Paracravenoceras, Rach. – Rachistognathus, Su. – Sundernites, T. – Tumulites.

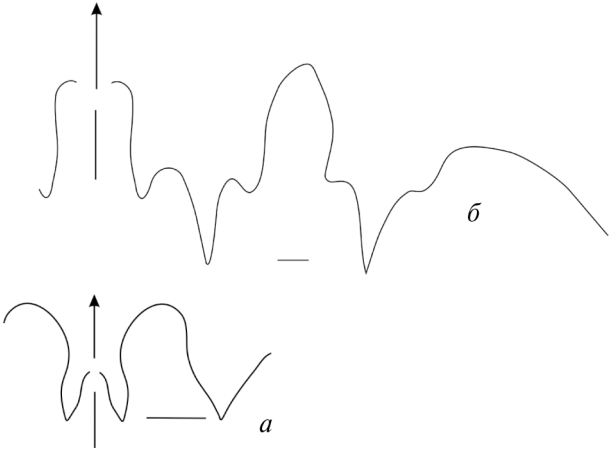


Рис. 4. Лопастные линии аммоноидей: а – Syngastrioceras sp., экз. ПИН, № 5613/52 при В = 4.7 мм, Ш = 8.5 мм; б – Delepinoceras bressoni Ruzhencev, экз. ПИН, № 5613/1 при В = 18.3 мм, Ш = 15.3 мм (а – обр. 18.7-1, б – обр. 17.1-1-5; сборы С.А. Дуб, 2017 г., С.В. Николаевой, 2018 г.). Масштабный отрезок 1 мм.

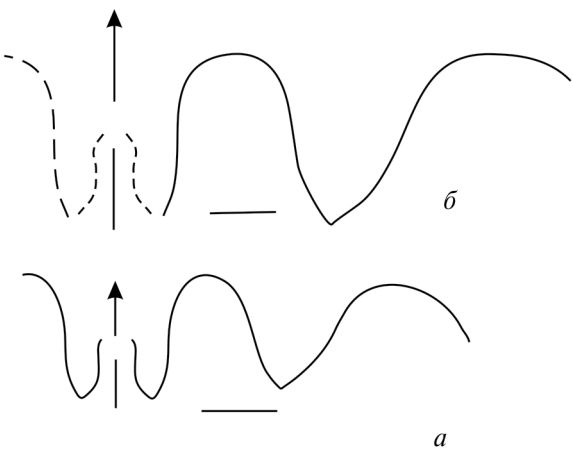


Рис. 5. Лопастные линии Stenoglyphyrites isetensis Nikolaeva, sp. nov.: а – экз. ПИН, № 5613/51 при В = 4.1 мм, Ш = 6.7 мм; б – экз. ПИН, № 5613/43, при В = 7.5 мм, Ш = 9.1 мм; а – обр. 18.7-1; б – обр. 17.1-1-5 (сборы С.В. Николаевой, 2018 г.). Масштабный отрезок 1 мм.

Glaphyrites. В комплексе присутствуют многочисленные представители рода *Glaphyrites* Ruzhencev, 1936 (табл. IV, фиг. 6, 7) с пахионосовой раковиной, угловатым умбиликальным краем и пережимами с крутым передним склоном. Характерно присутствие одной—двух продольных лир на умбиликальном крае. Найденные экземпляры принадлежат к группе видов *Glaphyrites* с пахионосовой раковиной, отмеченной в т.ч. у *G. uralensis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 из серпухова и нижнего башкира Южного Урала и *G. tenuis* Kusina из верхнего серпухова Новой Земли (Кузина, Яцков, 1999), в то время как типовой вид рода *G. modestus* (Böse, 1919) из верхнего карбона Техаса имеет более широкую кадиконовою раковину. Таксономия рода *Glaphyrites* (а именно, наличие в составе рода видов с пахионосовыми и кадиконовыми раковинами) нуждается в ревизии и должна быть предметом отдельной статьи.

Stenoglyphyrites. В комплексе явно доминирует род *Stenoglyphyrites* (табл. III, фиг. 1–9; рис. 5, а, б), новый вид которого описан ниже. Такое преобладание рода и вообще семейства *Stenoglyphyritidae* в сообществах этого возраста было ранее отмечено в разрезах верхнего миссисипия Невады, Юты и Калифорнии (Gordon, 1965; Saunders, Work, 1999; Titus, 2000; Korn et al., 2012). Это заметно отличает комплекс от одно-возрастных сообществ Западной Европы и Северной Африки.

Stenopronorites. Род *Stenopronorites* появился в конце серпухова и существовал до конца московского века. От более древних пролеканитид (*Megapronorites*, *Uralopronorites*) отличается более узким умбиликом, симметричным делением первой умбиликальной лопасти, причем ранние (серпуховские и башкирские) виды (например, *S. uralensis*) отличаются от более поздних более низким разделительным седлом первой умбиликальной лопасти.

ОБЩАЯ КОРРЕЛЯЦИЯ

Южный Урал и Мугоджары. Изученный комплекс аммоноидей сопоставим с таковыми из разрезов Южного Урала — Верхняя Кардаилловка, Башкортостан (Руженцев, Богословская, 1971, выборка 4; обр. 2742), Шолак-Сай (выборка 4) и с правого берега р. Кия в Оренбургской обл. (700 м выше скалы “Гребешок”, выборка 5; Руженцев, Богословская, 1971; Кулагина и др., 1992), с р. Сакмара (Руженцев, Богословская, 1971, с. 67). Выделение генозон по аммоноидеям на Южном Урале основано на присутствии

Delepinoceras и *Deleshumardites*. В разрезах у дер. Верхняя Кардаилловка и на р. Кия фиксируется граница между генозонами *Uralopronorites*—*Cravenoceras* и *Deleshumardites*—*Delepinoceras*. В генозоне *Deleshumardites*—*Delepinoceras* появляются *Stenopronorites*, *Eumorphoceras*, *Glaphyrites*, *Stenoglyphyrites*, *Syngastrioceras*, и исчезают представители *Cravenoceras*. У глафиритид и стеноглафиритид в южно-уральских разрезах вентральная лопасть заметно шире, чем у предковых кравеноцератид, что свидетельствует о направлении эволюции в сторону ее расширения. Одновозрастные комплексы также установлены на рр. Сакмара и Письмянка и в разрезе Мурадымово на р. Большой Ик (Кулагина et al., 2014). В Мугоджарах указывались особенно разнообразные комплексы, содержащие *Eumorphoceras* (*Sulcogirtyoceras*), *Proshumardites*, *Fayettevillea*, *Delepinoceras*, *Glaphyrites*, *Stenoglyphyrites*, *Zephyroceras*, *Nuculoceras* и др. (Руженцев, Богословская, 1971).

Средняя Азия. В Средней Азии аммоноидеи этого возраста найдены, в основном, в Южном Тянь-Шане (Кызылкумы, горы Тубаберген; Южная Фергана, Ошские горы), в меньшей степени — на Южном склоне Гиссарского хр. (Каратаг, Ширкент) и в Срединном Тянь-Шане (горы Каржантау, хр. Пальтау); известны также находки с Юго-Западного Дарваза (рр. Хырсадар, Паткиноу) (Питинова, 1974, 1988; Николаева, 1994; Nikolaeva, 1995, 1997). В среднеазиатских сообществах этого возраста преобладают делепиноцератиды и агатицератиды (*Delepinoceras*, *Pericleites*, *Deleshumardites*). Примечательно, что в комплексах присутствуют сотни раковин этих семейств. В меньшей степени представлены глафиритиды (*Glaphyrites*, *Richardsonites*, *Zephyroceras*, *Fayettevillea*, *Zidadarites*), стеноглафиритиды (*Stenoglyphyrites*). На этом же уровне отмечены *Eumorphoceras*, *Stenopronorites*, *Trizonoceras*. Незначительное, хотя и постоянное, присутствие глафиритид существенно отличает среднеазиатские комплексы от уральских, где глафиритид заметно больше.

Донбасс. В Донбассе генозоне *Deleshumardites*—*Delepinoceras* соответствует нижняя часть свиты D от кровли известняка D₁ до кровли известняка D₅⁷ (Попов, 1979) (но аммоноидеи зоны *D. bressoni* найдены в слое непосредственно выше известняка D₅⁷), где комплекс содержит *Cravenoceras subitum* Astachova, 1983, *Nuculoceras donbassicum* Popov, 1979, *Richardsonites baccans* Popov, 1979, *Euroceras kalmiusense* Popov, 1979, *Cravenoceratoides zapaltjubensis* Astachova, 1983 (Попов, 1979; Астахова, 1983; Nemirovskaya et al., 1990).

Китай. В Южном Китае аммоноидеи этой геозоны указывались из формации Нандун (Nanduan) западного Юньнана (Feng, 1996; Zheng et al., 2019). Комплекс включает в себя позднесерпуховские виды родов *Epicanites*, *Stenopronorites*, *Fayettevillea*, *Syngastrioceras*. Кроме того, в Южном Китае аммоноидеи этого возраста известны из свит Хуанглунг (Huanglong) и Лоченг (Locheng), в окрестностях Кизи (Qixu) (район Нандан), в автономном округе Гуанси (Ruan, 1981). Это *Syngastrioceras dolioforme* Ruan, 1981, *S. firmum* Ruan, 1981, *D. eothalassoide* Wagner-Gentis, 1963 и другие характерные виды. Комплекс видов в Юньнани и Гуанси очень близок к уральскому, западно-казахстанскому и среднеазиатскому.

Великобритания и Ирландия. Изученный комплекс из Исети сопоставим с сообществами аммоноидей зоны E_2 Северной Англии [арнсбергский, ранее нижняя часть сабденция В. Бисата (Bisat, 1928)]. В зоне E_2 встречены различные виды *Eumorphoceras* совместно с *Cravenoceras*, *Glaphyrites*, *Cravenoceratoides* и *Nuculoceras*. В английских разрезах выделяются три главные зоны, E_{2a} , E_{2b} и E_{2c} . Самая нижняя зона E_{2a} подразделяется еще более подробно, начинаясь с подзоны E_{2a1} , которая содержит *Cravenoceras cowlingsense* Bisat, 1932 и *Eumorphoceras grassingtonense* Dunham et Stubblefield, 1944. Учитывая присутствие вида рода *Cravenoceras*, Руженцев и Богословская (1971) коррелировали подзону E_{2a1} с верхами геозоны *Uralopronorites*—*Cravenoceras*, но впоследствии оказалось, что род *Cravenoceras* в Америке встречается заведомо выше аналогов геозоны *Uralopronorites*—*Cravenoceras* (Saunders, Work, 1999), так что подзона E_{2a1} может соответствовать и низам геозоны *Deleshumardites*—*Delepinoceras*. В вышележащих подзонах (E_{2a2} и E_{2a3}) встречаются разнообразные виды рода *Eumorphoceras* и вид *Cravenoceras gressinghamense* Riley in Brandon et al., 1995. Эти подразделения распознаются также в Ирландии (Yates, 1961, 1962). Зона E_{2b} характеризуется присутствием видов *Cravenoceratoides edalensis* (Bisat, 1928), *C. nitidus* (Phillips, 1836) и *C. nititoides* (Bisat, 1932). На Урале присутствие *Cravenoceratoides* также отмечалось на Шолак-Сае (Руженцев, Богословская, 1971). Подзона E_{2c1} выделяется по присутствию *Nuculoceras stellarum* (Bisat, 1932), а самые верхние слои арнсбергского яруса в Великобритании (E_{2c2-4}) содержат *N. nuculum* Bisat, 1924, *Fayettevillea darwenensis* (Moore, 1945), *Eumorphoceras beta* Riley, 1987. Близкие виды этих родов встречаются на Урале и Среднем Тянь-Шане (Руженцев, Богословская, 1971;

Николаева, 1994). Таким образом, зоны E_{2b} — E_{2c} шкалы Великобритании можно коррелировать с зоной *Delepinoceras bressoni* Урала и Средней Азии, хотя *Cravenoceratoides* здесь редок. Для корреляции, в основном, используются виды родов *Delepinoceras*, *Stenoglaphyrites*, *Nuculoceras*.

Северная Америка. В Северной Америке аналогичные геозоны *Deleshumardites*—*Delepinoceras* выделяются в верхнем честере в Арканзасе (формации Фэйеттвилл, Питкин, Имо) и в Оклахоме (формация Рода Крик). Аммоноидеи этого возраста также отмечались в формациях Скотти Уош, Индиан Спрингс, верхняя часть Чейнмэйн и др. в Юте, Неваде и в Калифорнии. Здесь указывались *Richardsonites* ? sp., *Eumorphoceras* sp., *Arcanoceras furnishi* (Saunders, 1964), *Eumorphoceras paucinodum*, *E. bisulcatum* Girty, 1909, *Richardsonites richardsonianus* (Girty, 1909) и др. Принято коррелировать эту часть разреза с английскими подзонами E_{2a1-2} . Над этими слоями выделены горизонты со *Stenoglaphyrites involutus* (Gordon, 1965) и *Eumorphoceras rotuliforme* Rusan, 1981, которые сопоставляют с подзонами E_{2a2-3} английской шкалы. Более молодые слои геозоны содержат *Anthracoceras discus* (Frech, 1899), *Eumorphoceras richardsoni* McCaleb, Quinn et Furnish, 1964, *Fayettevillea friscoensis* (Miller et Owen, 1944), *Delepinoceras* sp. и др. Благодаря присутствию *Fayettevillea* и *E. richardsoni*, можно предполагать соответствие зоне E_{2b} -с английской шкалы, а с уральскими комплексами зоны *Delepinoceras bressoni* эту фауну сближает присутствие *Fayettevillea* и *Delepinoceras*. Уральские комплексы также близки фауне из формации Скотти Уош и Ред Спринг Шейл Невады, где выделялась зона *Eumorphoceras* cf. *transuralense*—*E. girtyi* (Titus, 1999) и серия зон *Eumorphoceras* n. sp. — *E. paucinodum* — *E. rotuliforme* — *E. girtyi* (Titus, 2000), поскольку в этих зонах указываются *E. cf. transuralense*, *Proshumardites* sp., *Richardsonites* aff. *richardsonianus*, *Stenoglaphyrites* sp. Эта фауна более всех других (за исключением других уральских сообществ) похожа на комплекс из разреза Исеть, особенно благодаря присутствию многочисленных стеноглафиритид и находкам *Eumorphoceras* с редкими ребрами.

Таким образом, комплекс аммоноидей из разреза карьера на р. Исеть сопоставим с позднесерпуховскими комплексами различных районов мира из зоны E_2 и ее аналогов. Ниже описывается новый вид стеноглафиритид из изученного разреза.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО STENOGLAPHYRITIDAE RUZHENCEV ET
BOGOSLOVSKAYA, 1971Род *Stenoglyphyrites* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971*Stenoglyphyrites isetensis* Nikolaeva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–9; табл. IV, фиг. 5

Название вида от р. Исеть.

Голотип – ПИН, № 5613/35; Свердловская обл., Каменский р-н, правый берег р. Исеть, действующий щебеночный карьер, обр. 17.1-1-5; нижний карбон, верхнесерпуховский подъярус (табл. III, фиг. 2).

Описание. *Форма раковины*. Раковина пахионовая, с совершенно инволютными, широкими оборотами. Вентральная и боковые стороны образуют единую выпуклую поверхность. Умбиликальный край отчетливый, угловатый. Умбиликальная стенка узкая, крутая, уплощенная. Умбилик умеренно узкий у ювенильных раковин, с возрастом становится узким.

Размеры в мм и отношения:

№ экз.	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5613/43	22.5	11.8	11.9	4.5	0.52	0.53	0.20
5613/22	20.8	9.2	12.5	3.3	0.44	0.60	0.16
5613/25	20.5	10.2	13.5	3.2	0.50	0.66	0.16
5613/7	20.2	9.0	—	3.1	0.45		0.15
5613/29	19.5	9.5	13.50	3.0	0.49	0.69	0.15
5613/26	19.4	11.2	13.2	3.3	0.58	0.68	0.17
5613/21	18.5	9.7	11.9	3.1	0.52	0.64	0.17
5613/38	17.8	7.9	13.0	2.9	0.44	0.73	0.16
5613/42	17.4	9.6	12	2.8	0.55	0.69	0.16
5613/35 голотип	17.3	7.9	11.8	3.2	0.46	0.68	0.18
5613/36	17.1	9.6	12.8	3.0	0.56	0.75	0.18
5613/28	17.0	8.8	11.5	2.7	0.52	0.68	0.16
5613/32	16.0	7.4	10.6	2.9	0.47	0.67	0.18
5613/40a	15.5	7.7	10.7	2.8	0.50	0.69	0.18
5613/24	14.6	6.2	10.4	2.5	0.42	0.71	0.17
5613/51	14.5	7.2	10.5	2.1	0.50	0.72	0.15
5613/40	13.4	6.1	10.1	2.2	0.46	0.75	0.16
5613/3	12.6	4.0	8.7	2.1	0.32	0.69	0.17
5613/16	11.8	6.6	9.5	2.3	0.56	0.81	0.19

Скульптура. Сохранилась фрагментами, особенно отчетливо в приумбиликальной зоне. Представлена струйками роста, которые проходят вблизи умбилика почти прямолинейно, только слегка отклоняясь вперед, а на умбиликальном крае (экз. 5613/22; табл. III, фиг. 7б) собраны в пучки по две и три. На экз. ПИН, № 5613/22 видны две спиральные лиры,

проходящие по умбиликальному краю. На ядре развиты пережимы, два–три на оборот. Пережимы образуют слабый вентральный синус и низкий вентролатеральный выступ. Передний край пережимов довольно заметно приподнят, а задний край пологий.

Лопастная линия (рис. 5). Вентральная лопасть неширокая (шл/вл = 0.79–0.87), со слабо расходящимися сторонами. Медиальное седло высотой примерно в половину глубины лопасти (вс/вл = 0.51). Ветви вентральной лопасти довольно широкие с угловатыми основаниями. Первое наружное седло немного уже вентральной лопасти, симметричное. Боковая лопасть примерно такой же глубины, что и вентральная. Второе наружное седло широкое, высокое. Умбиликальная лопасть не сохранилась.

Сравнение. От вида *S. secretus* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 из верхнесерпуховского подъяруса разреза на р. Кия, с которым наблюдается сходство по параметрам раковины, отличается присутствием пережимов. От *S. incisoides* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 из верхнего серпухова разреза Верхняя Кардаилловка отличается более узкой раковиной (при Д = 17.0 мм у нового вида Ш/Д = 0.68 против 0.89 у *S. incisoides*) и более мелкой и узкой боковой лопастью. От вида *S. intermedius* Titus, 2000 из зоны E₂ Невады (США) отличается гораздо более широким умбиликом (при Д = 19.3 мм у нового вида Ду/Д = 0.17 против 0.04 у *S. intermedius*). От *S. colubrellus* (Miller et Furnish, 1940) также из зоны E₂ Невады (США) (Miller, Furnish, 1940) отличается присутствием двух-трех пережимов вместо одного, более широким умбиликом (при Д = 19.3 мм у нового вида Ду/Д = 0.17 против 0.05 у *S. colubrellus*) и более широкими ветвями вентральной лопасти. От вида из овр. Шолак-Сай (Актюбинская обл.), определенного Руженцевым и Богословской (1971) как *S. involutus* (Gordon, 1965), но позже отнесенного Тайтусом (Titus, 2000) к *S. intermedius* Titus, 2000, отличается в среднем более широким умбиликом, присутствием пережимов и более узкой вентральной лопастью (шл/вл = 0.79–0.87 вместо 0.9–1.0 у вида из Шолак-сая).

Замечания. Род *Stenoglyphyrites*, который появился в серпуховском веке и существовал до конца раннего башкира, несмотря на широкое распространение, остается недостаточно изученным. В серпухове Сев. Америки этот род встречается в аналогах самых верхов генозоны *Uralopronorites*–*Cravenoceras* и генозоны *Deleshumardites*–*Delepinoceras* (= европейские зоны E_{2a} – E_{2c}) (Nikolaeva, 2022).

В уральских и среднеазиатских разрезах находки *Stenoglyphyrites* начинаются с генозоны *Deleshumardites–Delepinoceras* серпуховского яруса и продолжаются в нижнем башкире. В нижнебашкирском подъярусе *Stenoglyphyrites* встречается, помимо перечисленных регионов, в Португалии (Korn, 1997). В западноевропейских и североафриканских разрезах этот род в серпухове практически неизвестен.

Род *Stenoglyphyrites* был установлен Руженцевым и Богословской (1971) с типовым видом *Cravenoceras involutum* Gordon, 1965 из верхов формации Питкин (Gordon, 1965). *S. involutum* характеризуется неширокой раковиной с очень узким умбиликом и с округленным умбиликальным краем. При этом Руженцев и Богословская также включили в состав рода виды с широкой раковиной и с угловатым умбиликальным краем (напр., *Cravenoceras miseri* Gordon, 1965 и несколько уральских и американских видов с такими же признаками). Несколько позже У. Сондерс (Saunders, 1973) выделил род *Rhadinites* с типовым видом *Cravenoceras miseri*, указав, что этот вид сильно отличается довольно узкой раковиной с пережимами и слегка угловатым умбиликальным краем от типового вида рода *Cravenoceras*, и поэтому заслуживает выделения в отдельный род. Продолжая дискуссию о таксономии стеноглафиритид, У. Сондерс и Д. Ворк (Saunders, Work, 1999) отметили, что ни один из 14 видов из серпухова и башкира Европы, Америки и Урала, отнесенных Руженцевым и Богословской (1971, 1978) к роду *Stenoglyphyrites*, не соответствует по ширине оборота и форме умбиликального края типовому виду, и что все они должны быть отнесены к какому-то другому роду, например, к роду *Rhadinites*. Однако в этой же работе один из этих видов, *Cravenoceras gairensis* Currie, 1954 из зоны E₂ Шотландии (Currie, 1954, с. 577) Сондерс и Ворк отнесли к *Richardsonites*, а башкирские представители там вовсе не обсуждались (Saunders, Work, 1999). Эти таксономические предложения не получили дальнейшего развития, хотя было ясно, что морфологическое разнообразие рода *Stenoglyphyrites* велико и нуждается в анализе. Вскоре после этой публикации Тайтус (Titus, 2000) отнес к роду *Eosyngastrioceras* Titus, 2000 еще один вид из списка Руженцева и Богословской – *Cravenoceras hesperium* Miller et Furnish, 1940. Кроме того, Тайтус (Titus, 2000) заметил, что материал по типовому виду рода, который Руженцев и Богословская (1971, табл. XXXIII, фиг. 5–7) диагностировали на Урале, не может быть определен как *Stenoglyphyrites involutus* (Gordon), а должен быть отнесен к какому-то

другому виду, например, к виду *S. intermedius* Titus, 2000 из разрезов арнсбергия США, у которого умбиликальный край слегка угловатый. Действительно, учитывая новые фотографии американских представителей типового вида (Titus, 2000, табл. 14, фиг. 13–24), можно согласиться, что диагноз рода, который предложили Руженцев и Богословская, не вполне соответствует характеристикам типового вида рода, а несколько шире. Род *Stenoglyphyrites* в их понимании включает в себя раковины с разными шириной оборота и диаметром умбилика и разной степенью выраженности умбиликального края, в т.ч. раковины с угловатым умбиликальным краем. Такая трактовка рода в основном принимается исследователями, хотя его объем по-прежнему остается предметом дискуссий. Учитывая это, новый вид с Исети отнесен к роду *Stenoglyphyrites* в понимании Руженцева и Богословской до тех пор, пока не будет решен вопрос о таксономии этого рода.

Материал. 45 раковин из типового местонахождения.

Авторы благодарны Т.Б. Леоновой (ПИН РАН) и Е.И. Кулагиной (ИГ УФИЦ РАН) за ценные советы и А.В. Мазаеву (ПИН РАН) за помощь в фотографировании аммоноидей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук (С.В. Николаева), Института геологии и геохимии Сибирского отделения Российской академии наук (темы 123011800013-6 и 123011800010-5) (С.А. Дуб, Т.И. Степанова, Г.А. Мизенс), госзаданием Института геологии им. акад. Н.П. Юшкина Федерального исследовательского центра “Коми научный центр” Уральского отделения Российской академии наук № 122040600008-5 (А.В. Журавлев). Исследования С.В. Николаевой поддержаны проектом АР14871618 (Казанский национальный исследовательский технический университет им. К.И. Сатпаева, Министерство науки и высшего образования Республики Казахстан) и программой Казанского (Приволжского) федерального университета “Приоритет 2030”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астахова Т.В. Гониятиты // Айзенберг Д.Е., Астахова Т.В., Берченко О.И. и др. Верхнесерпуховский подъярус Донецкого бассейна (палеонтологическая характеристика). Киев: Наук. думка, 1983. 159 с.
- Дуб С.А., Мизенс Г.А., Кулешов В.Н. и др. Граница нижнего и среднего карбона в разрезах восточного склона Южного и Среднего Урала: изотопный состав углерода и кислорода в известняках // Литосфера. 2020. Т. 20. № 3. С. 305–327.
<https://doi.org/10.24930/1681-9004-2020-20-3-305-327>.
- Кузина Л.Ф., Яцков С.В. Нижне- и среднекаменноугольные аммоноидеи Новой Земли // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1999. Т. 275. 144 с.
- Кулагина Е.И., Румянцев З.С., Пазухин, В.Н., Кочетова Н.Н. Граница нижнего–среднего карбона на Южном Урале и Среднем Тянь-Шане. М.: Наука, 1992. 112 с.
- Николаева С.В. Серпуховские и башкирские аммоноидеи Средней Азии // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1994. Т. 259. 143 с.
- Питинова А.С. Стратиграфия и аммоноидеи намюра Центральных Кызылкумов и Южной Ферганы. Ташкент: ФАН, 1974. 68 с.
- Питинова А.С. Намюрские аммоноидеи Среднего Тянь-Шаня // Палеонтол. журн. 1988. № 4. С. 40–47.
- Попов А.В. Каменноугольные аммоноидеи Донбасса и их стратиграфическое значение. Л.: Недра, 1979. 106 с.
- Пучков В.Н. Геология Урала и Приуралья (актуальные вопросы стратиграфии, тектоники, геодинамики и металлогении). Уфа: ДизайнПолиграфСервис, 2010. 280 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 133. 382 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Позднамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т. 167. 336 с.
- Степанова Т.И., Кучева Н.А., Школин А.А. Новые материалы по стратиграфии и аммоноидеям верхнесерпуховских отложений на р. Исеть // Эволюция жизни на Земле. II Междунар. симпоз. Томск: ТГУ, 2001. С. 233–236.
- Bisat W.S. The Carboniferous goniatite zones of England and their continental equivalents // Congrès de Stratigraphie Carbonifère, Heerlen 1927, C.R. Liège, 1928. P. 117–133.
- Brandon A., Riley N.J., Wilson A.A., Ellison R.A. Three new early Namurian (E₁c – E₂a) marine bands in central and northern England, UK, and their bearing on correlations with the Askrigg Block // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 1995. V. 50. Pt. 4. P. 333–355.
- Currie E.D. Scottish Carboniferous goniatites // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1954. V. 62. Pt. 2 (№ 14). P. 527–602.
- Elias M.K. Upper Mississippian and Lower Pennsylvanian formations of South-central Oklahoma // Petroleum Geology of Southern Oklahoma. V. 1. Tulsa: Amer. Assoc. of Petroleum Geologists, 1956. P. 56–134.
- Feng Q.L., Liu B.P., Ye M., Wang W.P. Age and tectonic setting of the Nanduan Formation and the Laba Group in southwestern Yunnan // J. Stratigr. 1996. V. 20. P. 183–189 [in Chinese].
- Gordon M. Jr. Carboniferous cephalopods of Arkansas // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1965. V. 460. 320 p.
- Higgins A.C. Conodont zonation of the late Visean–early Westphalian strata of the south and central Pennines of northern England // Bull. Geol. Surv. Great Britain. 1975. V. 53. P. 1–90.
- Higgins A.C. The Carboniferous system: Part 2 – Conodonts of the Silesian subsystem from Great Britain and Ireland // A Stratigraphical Index of Conodonts / Eds. Higgins A.C., Austin R.L. Chichester: Ellis Horwood, 1985. P. 210–217 (British Micropalaeontological Society Series).
- Korn D. The Palaeozoic ammonoids of the South Portuguese Zone // Mem. Inst. Geol. Mineiro. 1997. V. 33. P. 1–131.
- Korn D., Titus A.L., Ebbighausen V. et al. Early Carboniferous (Mississippian) ammonoid biogeography // Geobios. 2012. V. 45. № 1. P. 67–77.
- Kulagina E.I., Nikolaeva S.V., Pazukhin V.I., Kochetova N.N. Biostratigraphy and lithostratigraphy of the Mid-Carboniferous boundary beds in the Muradymovo section (South Urals, Russia) // Geol. Mag. 2014. V. 151. № 2. P. 269–298.
- Miller A.K., Furnish W.M. Studies of Carboniferous ammonoids. Parts 1–4 // J. Paleontol. 1940. V. 14. № 4. P. 356–377.
- Nemirovskaya T. The Kal'mius section, Donbass, Ukraine, U.S.S.R.: a Soviet proposal for the Mid-Carboniferous boundary stratotype // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1990. V. 130. P. 247–272.
- Nikolaeva S.V. Ammonoids from the late Lower and early Upper Carboniferous of Central Asia // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1995. V. 179. 107 p.
- Nikolaeva S.V. Ammonoids from the Lower Carboniferous of the Southwest Darvaz (Central Asia) and their bearing on the interregional correlations // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 1997. Bd 203. P. 221–237.
- Nikolaeva S.V. Carboniferous ammonoid genozones // Geol. Soc. London. Spec. Publ. 2022. V. 512. P. 633–693.
<https://doi.org/10.1144/SP512-2020-229>
- Nikolaeva S.V., Mizens G.A., Stepanova T.I. et al. Uppermost Mississippian (Serpukhovian) ammonoid occurrences in U-Pb dated deposits of the Middle Urals (Iset River) // 10th Int. Symp. Cephalopods – present and past. Abstracts. Morocco. 2018. P. 86–87.
- Riley N.J. Type ammonoids from the Mid-Carboniferous boundary interval in Britain // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1987. V. 98. P. 25–37.
- Riley N.J., Varker W.J., Owens B. Stonehead Beck, Cowling, Yorkshire, England: A British proposal for the

Mid-Carboniferous boundary stratotype // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenb.* 1987. V. 98. P. 159–177.

Ruan Y. Carboniferous Ammonoid faunas from Qixu in Nandan of Guangxi // *Mem. Nanjing Inst. Geol. Palaeontol., Acad. Sin.* 1981. V. 15. P. 153–232 [in Chinese].

Sanz-Lopez J., Blanco-Ferrera S., Sanchez de Posada L.C. Conodont chronostratigraphical resolution and Declinognathodus evolution close to the Mid-Carboniferous Boundary in the Barcaliente Formation type section, NW Spain // *Lethaia*. 2013. V. 46. № 4. P. 438–453.

Saunders W.B. Upper Mississippian ammonoids from Arkansas and Oklahoma // *Spec. Pap. Geol. Soc. Amer.* 1973. V. 145. P. 1–110.

Saunders W.B., Work D.M. The Cravenoceras–Glaphyrites dilemma: Ammonoid sutures vs. shell shape in the Mid-Carboniferous // *Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении* / Ред. Розанов А.Ю., Шевырев А.А. М.: ПИН РАН, 1999. С. 125–137.

Titus A.L. Ammonoid biostratigraphy of the Barnett Shale (late Mississippian), Texas, USA // *Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении* / Ред. Розанов А.Ю., Шевырев А.А. М.: ПИН РАН, 1999. С. 155–168.

Titus A.L. Late Mississippian (Arnsbergian Stage–E₂ chronozone) ammonoid paleontology and biostratigraphy of the Antler foreland basin, California, Nevada, Utah // *Bull. Utah Geol. Surv.* 2000. V. 131. P. 1–108.

Wagner-Gentis C.H.T. Lower Namurian goniatites from the Griotte Limestone of the Cantabric mountain chain // *Notas y Comunicaciones del Inst. Geol. y Minero de España*. 1963. V. 69. P. 5–41.

Waters C.N., Somerville I.D., Jones N.S. et al. A revised correlation of Carboniferous rocks in the British Isles // *Geol. Soc. London Spec. Rep.* 2011. V. 26. 177 p. <https://doi.org/10.1144/SR26>

Yates P.J. New Namurian goniatites of the genus Eumorphoceras // *Palaeontology*. 1961. V. 4. P. 54–58.

Yates P.J. The palaeontology of the Namurian rocks of Slieve Anierin, Co. Leitrim, Eire // *Palaeontology*. 1962. V. 5. P. 355–443.

Zheng Jianbin, Zong Pu, Huang Hao, Jin Xiao-Chi. Early Carboniferous ammonoids from the Nanduan Formation in the Changning-Menglian Belt, western Yunnan, China // *Palaeoworld*. 2020. V. 29. № 1. P. 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2019.05.014>

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–9. *Stenoglyphyrites isetensis* Nikolaeva, sp. nov.: 1 – экз. ПИН, № 5613/43: 1а – вид с устья, 1б – вид сбоку; 2 – голотип ПИН, № 5613/35: 2а – вид с устья, 2б – вид сбоку; 3 – экз. ПИН, № 5613/40а: 3а – вид сбоку, 3б – вид с устья; 4 – экз. ПИН, № 5613/29: 4а – вид с устья, 4б – вид сбоку, 4в – вид с ventральной стороны; 5 – экз. ПИН, № 5613/26: 5а – вид с ventральной стороны, 5б – вид сбоку, 5в – вид с устья; 6 – экз. ПИН, № 5613/24: 6а – вид сбоку, 6б – вид с устья; 7 – экз. ПИН, № 5613/22: 7а – вид сбоку, 7б – увеличенный фрагмент скульптуры в приумбиликальной зоне; 8 – экз. ПИН, № 5613/36: 8а – вид с устья, 8б – вид сбоку, 8в – вид с ventральной стороны; 9 – экз. ПИН, № 5613/32: 9а – вид сбоку, 9б – вид с устья.

Фиг. 10, 11. *Syngastrioceras* sp.: 10 – экз. ПИН, № 5613/44: 10а – вид с ventральной стороны, 10б – вид сбоку; 11 – экз. ПИН, № 5613/27: 11а – вид сбоку, 11б – вид с ventральной стороны.

Все изображенные экземпляры из разреза действующего щебеночного карьера, Свердловская обл., Каменский р-н, пр. берег р. Исеть, обр. 17.1-1-5 (сборы С. Николаевой, 2018 г.); нижний карбон, серпуховский ярус, генозона *Deleshumardites–Delepinoceras*. Длина масштабной линейки на всех фигурах, кроме 7б, 10 мм; на фиг. 7б – 2.5 мм.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Stenopronorites uralensis* (Karpinsky, 1889), экз. ПИН, № 5613/18: 1а – вид с устья, 1б – вид сбоку.

Фиг. 2, 3. *Proshumardites principalis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971: 2 – экз. ПИН, № 5613/15: 2а – вид с устья, 2б – вид сбоку; 3 – экз. ПИН, № 5613/4: 3а – вид сбоку, 3б – вид с устья.

Фиг. 4. *Eumorphoceras* cf. *transuralense* Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971, экз. ПИН, № 5613/19: 4а – вид сбоку, 4б – вид с ventральной стороны.

Фиг. 5. *Stenoglyphyrites isetensis* Nikolaeva, sp. nov., экз. ПИН, № 5613/51: 5а – вид сбоку, 5б – вид с ventральной стороны, 5в – вид с устья.

Фиг. 6, 7. *Glaphyrites* sp.: 6 – экз. ПИН, № 5613/31: 6а – вид с ventральной стороны, 6б – вид сбоку, 6в – вид с устья; 7 – экз. ПИН, № 5613/41: 7а – фрагмент скульптуры в приумбиликальной зоне, 7б – вид сбоку, 7в – вид с устья.

Фиг. 8–10. *Delepinoceras bressoni* Ruzhencev, 1949: 8 – экз. ПИН, № 5613/1: 8а – вид сбоку, 8б – вид с устья; 9 – экз. ПИН, № 5613/2: 9а – вид сбоку, 9б – вид с устья; 10 – экз. ПИН, № 5613/46: 10а – вид с ventральной стороны, 10б – вид сбоку, 10в – вид с устья.

Фиг. 11. *Fayettevillea* sp., экз. ПИН, № 5613/23: 11а – вид сбоку, 11б – вид с устья.

Все изображенные экземпляры из разреза действующего щебеночного карьера, Свердловская обл., Каменский р-н, пр. берег р. Исеть; нижний карбон, серпуховский ярус, генозона *Deleshumardites–Delepinoceras*; фиг. 5 – обр. 18.1-7, все остальные – обр. 17.1-1-5 (сборы С.А. Дуб, 2017 г.; С.В. Николаевой, 2018 г.). Длина масштабной линейки на всех фигурах, кроме 7а, 10 мм; на фиг. 7а – 3.5 мм.

New Records of Ammonoids from the Mid-Carboniferous Boundary Beds in the Iset Section (Middle Urals)

S. V. Nikolaeva¹, A. V. Zhuravlev², S. A. Dub³, T. I. Stepanova³, G. A. Mizens³

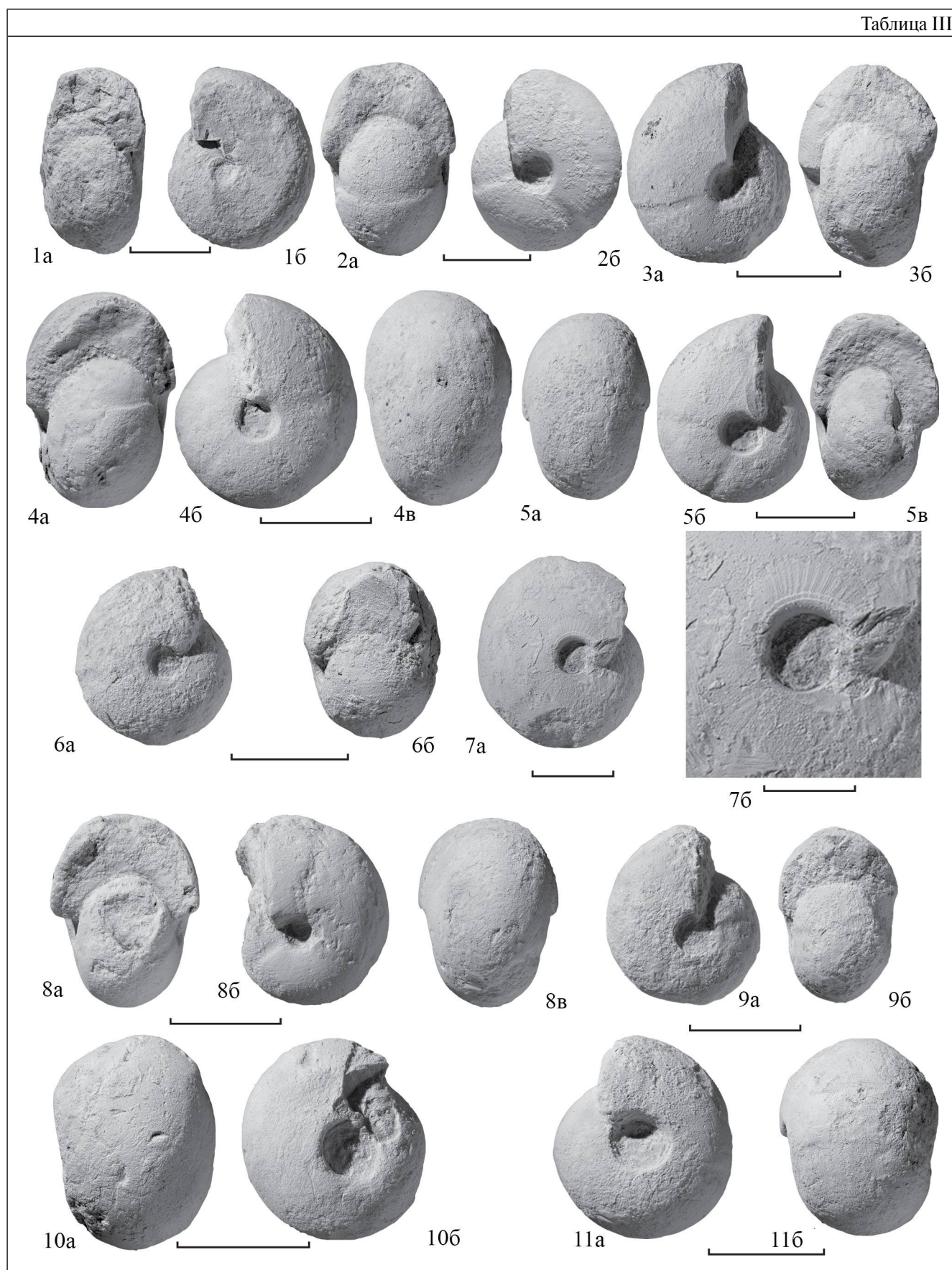
¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

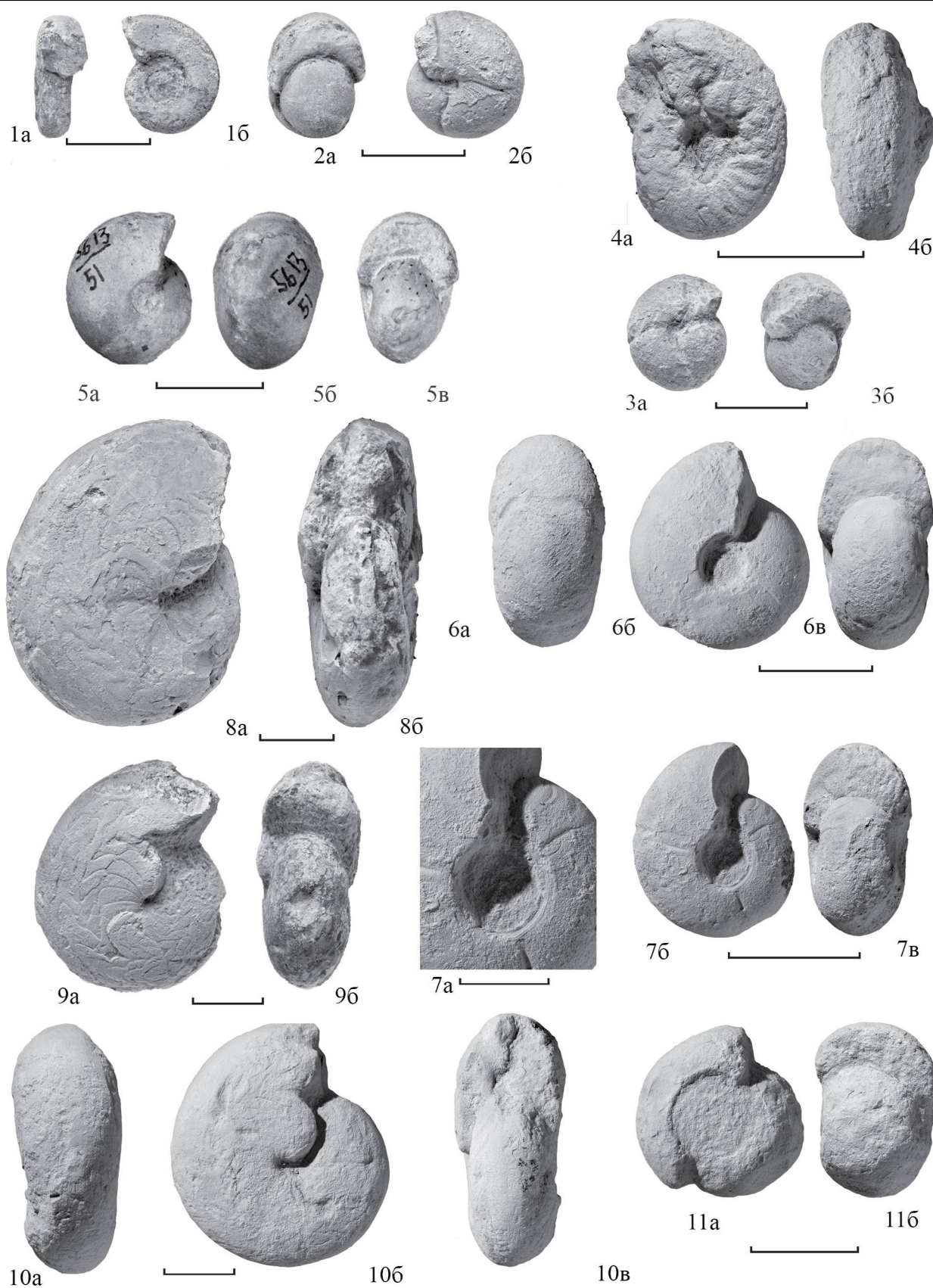
²*N.P. Yushkin Institute of Geology, Komi Science Center, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, 167982 Russia*

³*Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620110 Russia*

A Late Serpukhovian ammonoid assemblage was recovered from the Mid-Carboniferous boundary beds cropping out in an active stone crushing quarry on the right bank of the Iset River (Middle Urals). The ammonoid assemblage includes *Epicanites* sp., *Stenopronorites uralensis* (Karpinsky), *Delepinoceras bressoni* Ruzhencev, *Proshumardites principalis* Ruzhencev et Bogoslovskaya, *Deleshumardites delepinei* (Schindewolf), *Stenoglaphyrites isetensis* sp. nov., *Glaphyrites* sp., *Fayettevillea* sp., *Syngastrioceras* sp., *Eumorphoceras* aff. *transuralense* Ruzhencev et Bogoslovskaya, characterizing the *Deleshumardites–Delepinoceras* (= *Fayettevillea–Delepinoceras*) Genozone, which correlates with the E₂ Zone of Europe and its equivalents in other areas of the world. The assemblage is described and compared with ammonoid associations of this age from other regions of the world. A new species, *Stenoglaphyrites isetensis* Nikolaeva sp. nov., is described.

Keywords: ammonoids, Mid-Carboniferous boundary, Upper Serpukhovian, Middle Urals, Iset





УДК 564.53:551.762.2(575.3)

ПЕРВАЯ НАХОДКА CADOCERAS (AMMONOIDEA: CARDIOCERATIDAE) В СРЕДНЕМ КЕЛЛОВЕЕ ТУРКМЕНИСТАНА

© 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 19.04.2024 г.

После доработки 22.04.2024 г.

Принята к публикации 06.05.2024 г.

Обсуждается впервые найденный в зоне Jason среднего келловей Туаркыра (северо-запад Туркменистана) экземпляр *Cadoceras milaschewici* (Nikitin). Редкие находки аммонитов подсемейства *Cadoceratinae* (*Cadoceras*, *Pseudocadoceras*, *Chamoussetia*) известны из нижнего келловей смежных районов — Северного Кавказа, Мангышлака, хр. Большой Балхан. Единственная опубликованная из прикаспийских регионов находка среднекелловейского *Cadoceras* происходит из зоны Jason Дагестана. Возможно, что условия обитания здесь не подходили для *Cadoceras*, рода с кадиконовыми раковинами, широко представленного в верхнем бате — среднем келловее севернее, на Русской платформе.

Ключевые слова: *Stephanoceratoidea*, *Cadoceratinae*, средняя юра, средний келловей, Туаркыр

DOI: 10.31857/S0031031X24050047, **EDN:** QUXRQN

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Cadoceras* Fischer, 1882, типового для подсемейства *Cadoceratinae* Hyatt, 1900 (семейство *Cardioceratidae* Siemiradzki, 1891 надсемейства *Stephanoceratoidea* Neumayr, 1875), были широко распространены в среднеюрских бат–келловейских морских бассейнах Северного полушария. В основном ареал этого рода приходился на бореальные и суббореальные районы, но на рубеже бата и келловей кадоцерасы проникали далеко на юг, до Кавказа включительно. В среднем келловее географическое распространение видов рода *Cadoceras* (как и всего подсем. *Cadoceratinae*) резко сокращается по южной периферии ареала, и из тетических районов опубликованы лишь единичные экземпляры.

В статье обсуждается находка аммонита рода *Cadoceras* в келловее Туаркыра — местности на северо-западе Туркменистана. Оригинал к статье хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 4508.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

Туаркыр — местность к югу от чинков Устюрта и к востоку от залива Кара-Богаз-Гол,

представленная системой невысоких горных гряд в сочетании с песчаной пустыней и солончаками (рис. 1). Первые сведения о геологическом строении Туаркырской антиклинали получены Н.И. Андрусовым (1889), установившим наличие здесь средней–верхней юры и нижнего мела. Палеонтологические коллекции, собранные Андрусовым, были монографически обработаны В.П. Семеновым (1896); все описанные им аммониты были отнесены к келловейскому ярусу.

Во второй половине XX в. аммонитами и биостратиграфией келловей — низов оксфорда Туаркыра занимался К.Н. Аманниязов. Им был опубликован ряд статей (Аманниязов, 1960а, б, 1962а; и др.) и две монографии (Аманниязов, 1962б, 1971).

Местные (литостратиграфические) подразделения келловей на Туаркыре предложены Н.В. Безносовым и В.В. Кутузовой (1983), ими установлены туэрдагская (нижний келловей — зона *Athleta* верхнего келловей) и туаркырская (верхи зоны *Athleta* — нижний оксфорд) свиты.

В 1988–1989 гг. автору довелось проводить полевые работы на Туаркыре; за два сезона были собраны обширные коллекции аммонитов из келловей и низов оксфорда этого района. Из всего

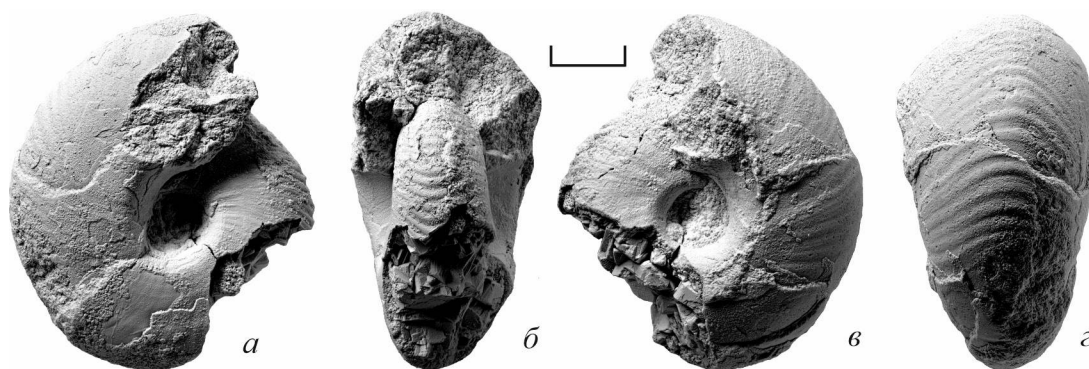


Рис. 2. *Cadoceras milaschewici* (Nikitin), экз. ПИН, № 4508/3; Туркменистан, Балканский велаят (до 1991 г.: Красноводская обл. Туркменской ССР), окрестности колодцев Туар, разрез Туар-2, сл. 2; средний келловей, зона Jason. Сб. автора 1989 г. Длина масштабной линейки 10 мм.

тин, 1881, табл. III, фиг. 25), виду, характерному для зоны Jason. Такое определение подтверждается и стратиграфическим положением находки в геологическом разрезе непосредственно ниже аммонитов зоны Jason. Уточнить положение обсуждаемого экземпляра в биостратиграфической шкале на инфразональном уровне возможно после изучения остальных аммонитов из разрезов келловоя окрестностей колодцев Туар.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как указывалось выше, обсуждаемый экземпляр является первой и единственной к настоящему времени находкой представителя рода *Cadoceras* не только на Туаркыре или в Туркменистане, но и во всей Средней Азии. Из келловоя Туркменистана известна лишь одна находка представителя подсем. *Cadoceratinae* — это *Pseudocadoceras* sp. из основания джебелатинской свиты (зоны Koenigi [= Gowerianus] и Calloviense нижнего келловоя) хребта Большой Балхан (Безносов, Митта, 1996, табл. IV, фиг. 38; 2000, с. 70, табл. 18, фиг. 17).

Из келловоя прилегающей к Туаркыру территории Мангышлака (Казахстан) известны редкие находки представителей подсем. *Cadoceratinae*. Это *Chamoussetia* sp. juv. из зоны Koenigi (Репин, Рашван, 1996а, с. 81, табл. XLIV, фиг. 4, 5), и такие же мелкогазмерные раковины, определенные как *Pseudocadoceras* (*Pseudocadoceras*) *petelini* (Ромпескй) (там же, с. 69, табл. XXXIX, фиг. 2, 4; Репин, Рашван, 1996б, табл. II, фиг. 7), происходящие из пограничного интервала нижнего и среднего келловоя.

Следует заметить, что микроконхи *Pseudocadoceras* и макроконхи ранних *Cadoceratinae* (родов *Cadoceras*, *Cadochamoussetia*,

Chamoussetia) большинством исследователей рассматриваются как диморфные пары.

На Северном Кавказе род *Cadoceras* представлен довольно разнообразными видами в верхах бата и самых низах келловоя (Ломинадзе, 2004; Митта, 2011а, б). Однако из среднего келловоя этого региона известна лишь одна находка небольшого макроконха, определенного как *Cadoceras* (*Streptocadoceras*) *wosnessenskii* (Grewingk) (Сахаров, 1988, с. 320, рис. 3; здесь, рис. 3). Этот аммонит происходит из низов армхинской³ свиты (Ростовцев, 1992, с. 137) Дагестана и датирован А.С. Сахаровым зоной Jason.

Таким образом, представители подсем. *Cadoceratinae* сем. *Cardioceratidae* довольно редки в низах нижнего келловоя Мангышлака, Северного Кавказа и Восточного Прикаспия; из среднего келловоя этих смежных регионов известны лишь две находки кадоцератин (рода *Cadoceras*). Многочисленные кардиоцератиды появляются здесь вновь только в верхнем келловее и представлены уже родом *Quenstedtoceras* Hyatt, 1877 (подсем. *Cardioceratinae* Siemiradzki, 1891).

К северу от прикаспийских регионов, на юго-востоке Русской платформы (Саратовское Поволжье), кадоцератины нижнего келловоя представлены разнообразными таксонами, однако из среднего келловоя (зона Jason) отсюда известны находки лишь одного вида — *Cadoceras milaschewici* (Nikitin), преимущественно небольших экземпляров (Камышева-Елпатьевская и др., 1959, с. 145, табл. XII, фиг. 3–5; и др.). Еще севернее, на Среднем и Верхнем Поволжье, разнообразие среднекелловейских кадоцератин значительно повышается — помимо *C.*

³ Сахаров (1988, с. 320) указывает заибскую свиту, предложенную им ранее (Сахаров и др., 1983, с. 56); однако это название не получило дальнейшего признания.

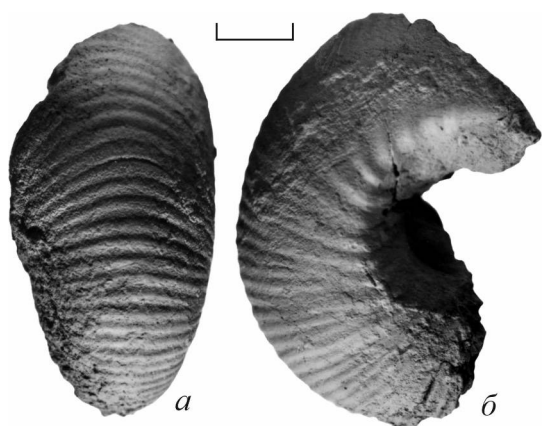


Рис. 3. *Cadoceras wosnessenskii* (Grewingk) (из: Сахаров, 1988, рис. 3); Дагестан, прав. берег р. Аварское Койсу, окрестности с. Голотль; средний келловей, зона Jason. Длина масштабной линейки 10 мм.

milaschewici, здесь нередки его потомки, относящиеся к роду *Longaeviceras* — *L. stenolobum* (Keyserling) и его производные.

По всем имеющимся данным, палеогеографических барьеров между юго-востоком Русской платформы и Туранской плитой в среднекелловейское время не существовало (Палеогеография ..., 1975; и др.). Таксономический состав среднекелловейских аммонитов Туаркыра, Мангышлака и Поволжья в целом очень сходен и представлен преимущественно видами семейств *Kosmoceratidae*, *Perisphinctidae*, *Orpeliidae* и *Pachyceratidae*, нередко общими для всех указанных регионов (Аманиязов, 1962б; Репин, Рашван, 1996б). Остается предположить, что условия обитания в Прикаспийском келловейском морском бассейне не были благоприятны для кадиконических раковин, характерных для макроконхов рода *Cadoceras*.

В полевых работах на разрезах мезозоя Туаркыра принимали участие мои товарищи, сотрудники отдела литолого-стратиграфических исследований Всесоюзного научно-исследовательского геологического нефтяного ин-та (ВНИГНИ). Считаю своим долгом выразить им сердечную признательность за работу в тяжелых климатических условиях на Туаркыре, при сильной жаре и жесткой экономии пресной воды.

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аманиязов К. Стратиграфия верхнеюрских отложений Туаркыра // Изв. АН Туркм. ССР. Сер. физ.-техн., хим. и геол. наук. 1960а. № 1. С. 88–96.
- Аманиязов К. О зональном расчленении верхнеюрских отложений Туаркыра // Докл. АН СССР. 1960б. Т. 135. № 3. С. 675–677.
- Аманиязов К. Эримноцерасы из среднего келловоя Туаркыра // Тр. Ин-та геол. АН Туркм. ССР. 1962а. Т. 4. С. 136–165.
- Аманиязов К. Стратиграфия и аммониты верхнеюрских отложений Туаркыра. Ашхабад: Изд-во АН Туркм. ССР, 1962б. 110 с.
- Аманиязов К. Биостратиграфия, зоогеография и аммониты верхней юры Туркмении. Ашхабад: Изд-во Туркм. гос. ун-та, 1971. 228 с.
- Андрусов Н.И. О геологических исследованиях в Закаспийской области, произведенных в 1887 г. (предварительный отчет) // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. 1889. Вып. 6. С. 115–167 (Приложение к Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей).
- Безносков Н.В., Кутузова В.В. Стратиграфия верхней юры южных районов Центральной Туркмении // Сов. геол. 1983. № 3. С. 56–65.
- Безносков Н.В., Митта В.В. “Карликовые” аммониты зоны *calloviense* Большого Балхана, обстановки захоронения и обитания (келловей, Западный Туркменистан) // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 28–33.
- Безносков Н.В., Митта В.В. Геология и аммониты юрских отложений Большого Балхана (Западный Туркменистан) // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 2000. № 5. 115 с.
- Камышева-Елпатьевская В.Г., Николаева В.П., Троицкая Е.А. Стратиграфия юрских отложений Саратовского правобережья по аммонитам // Тр. ВНИГРИ. 1959. Вып. 137. С. 3–264.
- Ломинадзе Т.А. Келловейские кадоцератины Кавказа // Тр. Геол. ин-та АН Грузии. Нов. сер. 2004. Вып. 119. С. 347–369.
- Митта В.В. О келловейских пахицератидах (Ammonoidea) Средней Азии // Палеонтол. журн. 1992. № 4. С. 72–76.
- Митта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловоя Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 2000. № 3. 144 с.

Mumma B.B. Аммониты пограничных отложений бат–келловей Северного Кавказа // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов. Т. I. Мезозой. Новосибирск: ИНГГ СО РАН, 2011а. С. 184–187.

Mumma B.B. Аммониты рода *Cadoceras* (Cardioceratidae) из верхов бата – низов келловей Северного Кавказа (Ингушетия) // Палеонтол. журн. 2011б. № 6. С. 17–25.

Mumma B.B. О филогении ранних Cardioceratidae (Ammonoidea) и среднеурусских представителях Cadoceratinae на рубеже бата и келловей // Палеонтол. журн. 2016. № 4. С. 42–51.

Никитин С.Н. Юрские образования между Рыбинском, Мологой и Мышкиным // Матер. для геол. России. 1881. Т. 10. 194 с.

Палеогеография СССР. Т. 3. Триасовый, юрский и меловой периоды. М.: Недра, 1975. 200 с.

Репин Ю.С., Рашван Н. Келловейские аммониты Саратовского Поволжья и Мангышлака. СПб.: Мир и семья-95, 1996а. 256 с.

Репин Ю.С., Рашван Н. Хронология и хорология келловейских аммонитов Мангышлака // Стратигр. Геол. корреляция. 1996б. Т. 4. № 5. С. 53–66.

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

Сахаров А.С. Находка аммонита рода *Cadoceras* в среднем келловее Дагестана // Ежегодн. Всес. палеонтол. об-ва. 1988. Т. 31. С. 317–322.

Сахаров А.С., Гофман Е.А., Ростовцев К.О. Юрские отложения Северного Кавказа. Верхняя юра // Юра юга СССР. М.: Наука, 1983. С. 51–69.

Семенов В.П. Фауна юрских образований Мангышлака и Туарь Кыра // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. Отд. геол. и минер. 1896. Т. 24. С. 29–140.

Mitta V., Dietl G., Callomon J.H. et al. The ammonite genus *Cadoceras* (Cardioceratidae) in the Lower Callovian of the Swabian Alb (Southern Germany) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abhandl. 2015. V. 278. № 3. P. 303–321.

First Record of *Cadoceras* (Ammonoidea: Cardioceratidae) in the Middle Callovian of Turkmenistan

V. V. Mitta^{1,2}

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, 162600 Russia*

The first specimen of *Cadoceras milaschewici* (Nikitin) found in the Jason Zone of the Middle Callovian of Tuarkyr (northwestern Turkmenistan) is discussed. Rare finds of ammonites of the subfamily Cadoceratinae (*Cadoceras*, *Pseudocadoceras*, *Chamoussetia*) are known from the Lower Callovian of adjacent areas – the North Caucasus, Mangyshlak, and the Bolshoi Balkhan Ridge. The only published find of a Middle Callovian *Cadoceras* from the Peri-Caspian region comes from the Jason Zone of Dagestan (Northern Caucasus). It is possible that the local environments were not suitable for *Cadoceras*, a genus with a cadiconic shell widely represented in the Upper Bathonian – Middle Callovian the Russian Platform.

Keywords: Stephanoceratoidea, Cadoceratinae, Middle Jurassic, Middle Callovian, Tuarkyr

УДК 564.8

БРАХИОПОДЫ *HEMITHIRIS PSITTACEA* (GMELIN) (ОТРЯД RHYNCHONELLIDA) – ИНДИКАТОРЫ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ В СОВРЕМЕННЫХ И ЧЕТВЕРТИЧНЫХ МОРЯХ

© 2024 г. А. В. Пахневич*

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

*e-mail: alvpb@mail.ru

Поступила в редакцию 26.02.2024 г.

После доработки 20.03.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Рассмотрены размерно-возрастные особенности роста раковин современных и четвертичных брахиопод *Hemithiris psittacea* (Gmelin, 1790). Данный вид предложен как индикатор солёности в четвертичных морях.

Ключевые слова: *Hemithiris psittacea*, размерно-возрастные характеристики, голоцен, плейстоцен

DOI: 10.31857/S0031031X24050058, **EDN:** QUXDEK

ВВЕДЕНИЕ

Современная фауна брахиопод на родовом уровне очень похожа на плейстоценовую. Порядка 59% всех ныне живущих родов уже существовало в четвертичном периоде (данные получены по: Holmer, Popov, 2000; Popov et al., 2000; Savage et al., 2002; Baker, 2006, 2007; Lee et al., 2006, 2007; Mancenido et al., 2007). Однако в отложениях кайнозоя известно 16% видов современных брахиопод (Zezina, 2010). Остальные современные виды и роды неизвестны в ископаемом состоянии.

Таксономическое разнообразие брахиопод также зависит от географической широты их ареала. Так, в настоящее время в Северной Атлантике известно девять видов брахиопод, из которых шесть также встречались в плейстоцене. Но в современных арктических морях видовое разнообразие сокращается до четырех видов: *Hemithiris psittacea* (Gmelin, 1790), *Glaciarcula spitzbergensis* (Davidson, 1952), *Pelagodiscus atlanticus* (King, 1868) и *Cryptopora gnomon* Jeffreys, 1869, из которых два последних встречаются на больших глубинах.

В донных четвертичных отложениях Северной Атлантики, Арктики, Северной Пацифики, вплоть до Японских о-вов и по северному побережью Евразии наиболее часто встречающийся, а иногда и единственный вид

брахиопод – *Hemithiris psittacea*. Это можно объяснить тем, что хемитирисы лучше сохраняются в ископаемом состоянии, поскольку их раковина наиболее толстостенная. При этом от раковин многих других видов брахиопод в донных осадках остаются только обломки или лишь макушечные части створок, как это наблюдалось на примере раковин *Macandrevia cranium* (Müller, 1776) и *Terebratulina retusa* (Linnaeus, 1758) из верхнеплейстоценовых отложений Норвежского моря. Поэтому *Hemithiris psittacea* известен, начиная с олигоцена (Японские о-ва). В современной фауне это североциркумполярный вид, обитающий в морях Северной Атлантики, Арктики и Северной Пацифики на глубинах от 0 до 2078 м (Zezina, 2010). Данный вид является хорошим маркером некоторых условий обитания, например, изменения солёности. Он один из немногих представителей замковых брахиопод, которые выдерживают небольшое опреснение, тогда как для большинства замковых брахиопод пониженная солёность является ограничивающим фактором.

Цель настоящей работы – охарактеризовать экологические особенности обитания брахиопод *H. psittacea* и предложить этот вид в качестве индикатора некоторых условий обитания в морях четвертичного периода. Первичные данные были опубликованы ранее (Пахневич, 2006).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В данной статье приводятся результаты многолетнего изучения современных популяций и отдельных экземпляров брахиопод *H. psittacea* [материал опубликован в монографии (Пахневич, 2012)]. Точки сбора материала приведены в табл. 1. Изучены размерно-возрастные характеристики раковин современных представителей *H. psittacea* из двух местонахождений.

Из кухонной кучи (англ. midden) древнеалеутской стоянки на о-ве Адак в бухте Свипер (Sweeper Cove) (Алеутские о-ва, США) изучены две пустые раковины, три брюшные и восемь спинных створок голоценовых брахиопод. Современный экземпляр *H. psittacea* с о-ва Адак собран в приливно-отливной зоне бухты Шагак. Неполная брюшная створка также найдена на литорали о-ва Шемья (Алеутские о-ва) (табл. V, фиг. 1–6).

Из плейстоценовых отложений с берега Белого моря, на побережье губы Козокоцкая исследованы 30 брюшных и 32 спинных неполных створок *H. psittacea*. Материал происходит из Зоологического музея МГУ, Зоологического ин-та РАН (ЗИН РАН), Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Также на исследование был предоставлен материал из помета калана, любезно переданный Н.П. Зименко, Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО).

Все раковины и створки измеряли с помощью штангенциркуля с точностью 0.05 мм, а брахиоподы менее 1 мм длиной — с помощью размерной линейки микроскопа МПС-1. Основные измеряемые параметры: L_p — длина брюшной (педальной) створки (= длине раковины), L_b — длина спинной (брахиальной) створки. Возраст определяли по годовым кольцам нарастания, принимая, что одно кольцо образуется за год жизни. Подобный метод часто используется для определения возраста двустворчатых моллюсков и считается весьма точным (Алимов, 1981; Золотарев, 1989). При определении возраста использовалась лупа с увеличением $\times 9$ и бинокулярный микроскоп МБС-9.

Был проведен анализ полученных результатов и литературных данных о размерно-возрастных параметрах раковин современных и четвертичных представителей *H. psittacea*, на основе которых были определены экологические условия обитания ископаемых брахиопод четвертичного периода, прежде всего соленость.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастные характеристики раковин H. psittacea в современных условиях обитания

Изменения солености отражаются на скорости роста *H. psittacea* и его предельных размерах. В водах с нормальной океанической соленостью около 35‰ хемитирисы достигают длины не менее 23 мм. На Большой Ньюфаундлендской банке обитают хемитирисы длиной 24.4 мм при возрасте 9 лет (индивидуальный возраст определялся по кольцам роста; см.: Пахневич, 2012). Судя по пробам НИС “Севастополь” 1960 г. в Северной Атлантике, эти брахиоподы вырастают до 23.3–26.9 мм при возрасте 8–11 лет. По нашим и литературным данным (Middendorff, 1849; Зезина, 1990, 1999), у мурманского побережья обитают особи *H. psittacea* с максимальной длиной раковины от 23 до 25.3 мм и возрастом 8–12 лет. На Шпицбергенской банке встречены брахиоподы с максимальным возрастом 10 лет и длиной раковины 23.8 мм. Хемитирисы той же длины, но возрастом 11 лет отмечены у Земли Франца-Иосифа. В юго-восточной части Баренцева моря обитают крупные хемитирисы длиной более 26 мм при максимальном возрасте 10 лет (табл. V). Вдоль западного побережья Новой Земли распространены особи длиной 23.7–24.7 мм и возрастом 9–10 лет. Это подтверждается и по литературным данным. Брахиоподы *H. psittacea* достигают длины до 32 мм, напр., в районе м. Провидения (Plover Bay) (Dall, 1920). Почти такие же крупные экземпляры указывает Т. Дэвидсон (Davidson, 1886–1888) — 31 мм. У берегов Великобритании (Brunton, Curry, 1979), Гренландии и Ирландии особи этого вида достигают длины 25–26 мм при возрасте 11–12 лет. У берегов Норвегии описаны хемитирисы длиной 24–25 см (Sars, 1878; Naegg, 1904).

На границе Баренцева и Карского морей в проливах Карские ворота и Югорский шар десятилетние *H. psittacea* имеют длину раковины 20.5–21.1 мм. Но в губе Логинова встречаются более крупные особи: длина — 25.4 мм, возраст — 10 лет. В юго-западной части Карского моря обнаружены особи с максимальной длиной раковины 26.7 мм при возрасте 9 лет. Менее крупные восьмилетние особи известны с восточного побережья Новой Земли. Их максимальная длина не превышает 21 мм. Еще более мелкие хемитирисы встречены у северо-восточной оконечности архипелага. При длине раковины 20.8 мм продолжительность их жизни не превышает 11 лет. В восточной части Карского моря у архипелага

Таблица 1. Места сбора материала по современным брахиоподам *Hemithiris psittacea*

Место сбора массовой пробы	Глубина, м
Э/с “Персей”, рейс 9, ст. 448, Белое море, у о-ва Большой Жужмуй, 09.06.1926 г.	30 (по: Месяцев, 1929), 42 (по этикетке)
Э/с “Мурман”, ст. 4, Белое море, Онежский залив, северо-западнее м. Летний Орлов, восточнее Соловецких о-вов, 10.08.1910 г.	74.68
Э/с “Лейтенант Скуратов”, ст. 53, Белое море, Онежский залив, юго-восточнее о-ва Малый Жужмуй, 05.08.1908 г., трал	27.74
Э/с “Персей”, рейс. 14, ст. 831, Карское море, губа Логинова, 08.09.1927 г., дночерпатель 0.1 м ²	23
Э/с “Персей”, рейс. 14, ст. 850, Карское море, залив Шуберта, 15.09.1927 г.	100
Э/с “Персей”, рейс. 14, ст. 837, Карское море, между Новой Землей и п-овом Ямал, 71°36'N, 62°23'E, 10.09.1927 г.	120
Э/с “Шторм”, ст. 1/3, Карское море, пролив Карские Ворота, 23.07.1960 г., трал Сигсби	60
Э/с “Малыгин”, ст. 10, Баренцево море, Крестовая губа, 17.08.1921 г., трал Сигсби	156
ЭНПМ, э/с “Андрей Первозванный”, ст. 531 (оттертрал 999), Баренцево море, северо-восточнее банки Гусиная, западнее п-ова Гусиная Земля, 07.07.1901 г., оттертрал	133
ЭНПМ, э/с “Андрей Первозванный”, ст. 93 (оттертрал 193), Баренцево море, юго-западнее банки Гусиная, 03.07.1899 г., оттертрал	125–144
Э/с “Персей”, рейс 7, ст. 331, Шпицбергенская банка, северо-восточнее о-ва Медвежий, 27.07.1925 г., трал Сигсби	87
Э/с “Одиссей”, драга №21, у о-ва Симушир, 06.01.1985 г., малая драга	135–145
Э/с “Персей”, рейс 62, ст. 3978, северо-западнее м. Териберский, 22.08.1936 г., два дночерпателя Петерсена 0.25 м ²	130
Э/с “Персей”, рейс 50, ст. 2938, Кольский залив, 12.10.1934 г., дночерпатель Петерсена 0.25 м ²	303
Э/с “Персей”, рейс 13, ст. 678, в южной части Баренцева моря, 02.07.1927 г.	196
Э/с “Персей”, рейс 62, ст. 4011, побережье Кольского п-ова, юго-восточнее г. Захребетное, 25.08.1936 г., два дночерпателя Петерсена 0.25 м ²	50–80
Э/с “Персей”, рейс 3, ст. 99, юго-западнее Земли Франца-Иосифа, 31.08.1923 г.	75
Э/с “Персей”, рейс 54, ст. 3220, в западной части Баренцева моря, у о-ва Медвежий, лето 1935 г.	90
Э/с “Персей”, рейс 54, ст. 3274, в южной — юго-западной части Баренцева моря, лето 1935 г.	82
Э/с “Персей”, рейс 62, ст. 4005, август 1936 г.	180
Э/с “Персей”, рейс 62, ст. 4014, август 1936 г.	190
Э/с “Персей”, рейс 62, ст. 4016, август 1936 г.	186
Э/с “Персей”, в Кольском заливе, рейс 54, ст. 3132, июнь 1935 г.	119
НИС “Тунец”, рейс 105, ст. 22, Баренцевом море, 07.07.1978 г., трал Сигсби	22–25
Э/с “Одиссей”, у о-ва Скалы, 03.08.1984 г.	140
НИС “Профессор Хромов”, сборы 2004 г. Берингов пролив, драга	?
Сборы у побережья Беломорской биологической станции МГУ в Белом море	?
НИС “Обь”, ст. 14, у восточного побережья Гренландии, 22.08.1956 г.	56
НИС “Обь”, ст. 25, у северо-восточного побережья Гренландии, 26.08.1956 г.	51
НИС “Севастополь”, рейс 9, ст. 1683, в Датском проливе, 24.07.1958 г.	290
Э/с “Пахтусов”, ст. 5, ст. 7в, в Мотовском заливе	17.5
Э/с “А. Ковалевский”, ст. 126, в Кольском заливе, 1926 г.	?
Сборы Мурманской экспедиции, 1880 г.	?
НИС “Седов”, ст. 97, около северо-восточного побережья северного о-ва архипелага Новая Земля, 24.09.1934 г.	114
НИС “Седов”, ст. 98, у побережья северного о-ва архипелага Новая Земля, 25.09.1934 г.	48
Сборы Новоземельской научно-промысловой экспедиции (НЗНПЭ), ст. 23, в заливе Чекина, 1933 г.	36–40
Сборы НЗНПЭ, ст. 13, в Тюленьем заливе, 31.08.1933 г.	122.5
Сборы НЗНПЭ, ст. 8(158), у юго-западного побережья Новосибирских о-вов, 23.08.1937 г.	21
НИС “М. Ломоносов”, ст. 149, на Большой Ньюфаундлендской банке, 29.04.1958 г.	?
НИС “Литке”, ст. 47, западнее северного о-ва архипелага Новая Земля, 21–22.07.1948 г.	131

Таблица 1. Окончание

Место сбора массовой пробы	Глубина, м
НИС “Литке”, ст. 61, северо-западнее северного о-ва архипелага Новая Земля, 06.08.1948 г.	79
НИС “Литке”, ст. 175, в море Лаптевых, на восточном побережье архипелага Северная Земля, 09.09.1948 г.	45
Э/с “Андрей Первозванный”, ст. 1381, в проливе Югорский Шар, 08.09.1894 г.	?
Э/с “Андрей Первозванный”, сборы в Карском море, у архипелага Северная Земля, 26.08.1932 г.	гл. 25
Э/с “Андрей Первозванный”, сборы в Аляскинском заливе, у о-ва Ситка	?
НИС “Посейдон”, рейс 17, ст. 217, в Охотском море около о-ва Большой Шантар, 18.08.1978 г.	15
НИС “Посейдон”, ст. 81, около о-ва Сахалин, 20.07.1978 г.	40
НИС “Посейдон”, ст. 191, близ р. Олгондо, 15.08.1978 г.	15
Сборы в Охотском море близ Шантарских островов, 1927 г.	?
НИС “Ак. Королев”, ст. 52, в Чукотском море, 11.09.1988 г.	50
Э/с “Лейтенант Дыдымов”, ст. 34, в Охотском море у о-ва Большой Шантар, 24.07.1911 г.	?
Сборы у арктического берега Аляски Калифорнийской Академией Наук (California Academy of Sciences)	?
Сборы в Аляскинском заливе около о-ва Кадьяк	?
Сборы в заливе Нортон у западного побережья Аляски	?
НИС “Гидробиолог”, рейс 2, трал 22, в восточной части Олюторского залива, юго-западнее м. Олюторский, 11.08.1988 г.	100
Сборы в Чупинской губе (Белое море), южное побережье о-ва Олений, 08.08.1989 г.	?

Северная Земля собраны 11-летние брахиоподы, вырастающие до 20 мм. Отмечалось, что при пониженной солености в южной части Карского моря, к 12 годам жизни особи *H. psittacea* вырастают лишь до 13 мм (Зезина, 1990).

В Кандалакшском заливе Белого моря хемитирисы вырастают максимум до длины 22 мм при возрасте 11 лет. Воды Белого моря отличаются пониженной соленостью, и *H. psittacea* — единственный вид брахиопод, который обитает там (табл. V). Меньшая предельная длина до 21 мм к 11 годам характерна для *H. psittacea* в Онежском заливе Белого моря при солености 26 ‰ (Зезина, Семенова, 1979).

По нашим данным, в западной части моря Лаптевых длины 17.7 мм достигают девятилетние животные. Близ Новосибирских о-вов встречаются семилетние хемитирисы длиной в 19 мм. Подобное соотношение длины раковины и возраста, видимо, характерно почти для всей акватории арктических морей России. В западной части моря Лаптевых у Северной Земли обнаружены особи, предельная длина которых достигала 19.9 мм (Зезина, 1997).

Но уже в Чукотском море хемитирисы вырастают до 26 мм при возрасте девять лет.

В дальневосточных морях России брахиоподы *H. psittacea* по длине и возрасту сравнимы с североатлантическими. В Олюторском заливе эти плеченогие достигают длины от 25 (ориг.) до 30 мм (Конжукова, 1957) при возрасте 10–11 лет.

Здесь же встречаются особи этого вида с предельной продолжительностью жизни 13 лет. Наиболее крупные хемитирисы из Охотского моря (близ Шантарских о-вов и у северной оконечности Сахалина) вырастают до 23.4–30.6 мм в возрасте 8–10 лет. Аномально маленькие, наиболее тугорослые особи *Hemithiris psittacea* обнаружены у о-ва Симушир (табл. V, фиг. 7) и о-ва Скалы. При максимальном возрасте 5–6 лет, брахиоподы вырастают здесь лишь до 5.7–10.75 мм. В Беринговом проливе также найдены раковины с замедлением роста (табл. V, фиг. 10, 11). При максимальной длине 11.5 мм они достигали возраста семи лет. Наиболее тугорослая особь *H. psittacea* обнаружена в помете калана на о-ве Беринга (Командорские острова). Длины 3.7 мм она достигла лишь к шести годам жизни.

У Алеутских о-вов максимальная длина *H. psittacea* равняется 23.5 мм при возрасте восемь лет. Но также изучаемые брахиоподы встречаются на литорали некоторых из этих островов, что не очень характерно для замковых брахиопод. Значительное влияние на их рост имеет приливно-отливная зона. На западном побережье о-ва Адак в бухте Шагак, в литоральных сборах, обнаружена современная тугорослая особь хемитириса длиной всего 9.3 мм и возрастом шесть лет. При этом раковина ее была асимметрична (табл. V, фиг. 6).

У западного побережья Северной Америки, в заливе Нортон (Аляска) особи этого вида

достигают длины 28.3 мм, а на арктическом побережье Аляски получена особь длиной 21.5 мм и возрастом семь лет, но не исключено, что эти цифры характеризуют средние, но не предельные параметры вида. У о-ва Кадьяк в Аляскинском заливе отмечены хемитирисы с длиной раковины 17 мм и возрастом шесть лет. До 22 мм в длину вырастают особи *H. psittacea* у берегов о-ва Сан Хуан (Thayer, 1975) — на границе своего ареала у тихоокеанского побережья Северной Америки.

Карты распределения предельной длины раковины в разных акваториях в пределах ареала вида *H. psittacea* опубликованы в монографии (Пахневич, 2012).

*Примеры палеоэкологических интерпретаций
по размерно-возрастным характеристикам
раковин брахиопод *H. psittacea**

Имея такую подробную информацию о размерно-возрастных особенностях *H. psittacea*, можно проводить палеоэкологические реконструкции условий обитания этих брахиопод, в частности, солености воды.

Один из примеров — голоценовые брахиоподы *H. psittacea* из кухонной кучи древнеалеутской стоянки на о-ве Адак в бухте Свипер (Sweeper Cove) (Пахневич, 2006). Она формировалась с VIII по XIX вв. н.э. (заключение по радиоуглеродным датировкам по коллагену из костей рыб). Формирование происходило неравномерно. Отложения кухонной кучи подразделяются на несколько слоев: с V по I (Антипушина и др., 2009). Всего в ней найдены две пустые раковины, три брюшные и восемь спинных створок брахиопод одного вида. Они встречены во всех слоях, в т.ч. и в переотложенных, за исключением слоя III (Пахневич, 2006). Брахиоподы не были объектом питания древних алеутов. Их раковины и створки были собраны случайно. Возможно, к ним прикреплялись биссусные нити мидий, которые, наряду с морскими ежами и усоногими раками, были основными объектами ловли древних алеутов.

Максимальная длина раковины *H. psittacea* равняется 24 мм, а возраст — девяти годам (Пахневич, 2006). Т.е. брахиоподы были собраны не на литорали, поскольку, как показано по современным сборам, литоральные *H. psittacea* испытывают угнетение роста. Вероятно, древние алеуты собирали беспозвоночных с помощью орудий лова, в т.ч. из верхней сублиторали. На небольшой глубине и соленость, и температура

соответствовали благоприятным условиям роста для этих брахиопод.

Другой пример анализа условий обитания связан с акваторией Белого моря. Створки *H. psittacea* из плейстоценовых отложений берега Белого моря в большинстве своем обломаны по краям. Обычно сохраняются макушечные части створок. Но по отдельным створкам удалось выявить размерные и возрастные характеристики. В выборке из 30 брюшных и 32 спинных створок *H. psittacea* только одна створка оказалась пригодной для определения этих характеристик. Раковины этих беломорских брахиопод оказались тонкими и ломкими по переднему краю. Размерный параметр, по которому, проводилось измерение — длина створок. Выяснилось, что длина брюшной створки достигает 15.7 мм при возрасте 11 лет, а длина спинной створки — 16.7 мм при возрасте 10 лет. Т.е. ближе к предельным значениям оказалась длина спинной створки. Эта часть раковины лучше сохранилась в ископаемом состоянии. Такой длине спинной створки среди современных беломорских *H. psittacea* соответствуют раковины длиной 17.9–19.5 мм и возрастом 7–11 лет. То есть, плейстоценовые беломорские брахиоподы соответствуют по темпам роста современным *H. psittacea*, живущим в Белом море. Они обитали при близкой к современной солености морской воды.

Таким образом, для современных брахиопод *Hemithiris psittacea* хорошо изучены условия обитания. В частности, известна их экологическая пластичность в отношении солености. Удалось проследить изменения темпов роста раковины в зависимости от различной солености. Данный вид может являться хорошим биоиндикатором условий обитания в плейстоцене и модельным объектом для морских палеореконструкций.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Антипушина Ж.А., Киселева Н.К., Хасанов Б.Ф. и др. Динамика фауны беспозвоночных литорали о. Адак (Алеутские о-ва) в позднем голоцене по археозоологическим данным // Экология. 2009. № 2. С. 140–148.
- Зезина О.Н. Брахиоподы северных окраин Сибири // Исследования фауны морей. Т. 37 (45). Л.: Наука, 1990. С. 139–146.
- Зезина О.Н. Современные брахиоподы в составе естественного донного биофильтра морей России. М.: ПИН РАН, 1997. 85 с.
- Зезина О.Н. К размерной и возрастной характеристике современных брахиопод северных морей России // Адаптации животных и растений к условиям арктических морей (на уровне организма, популяции, экосистем). Апатиты, 1999. С. 68–70.
- Зезина О.Н., Семенова Л.Н. Некоторые данные по экологии и распространению брахиоподы *Hemithiris psittacea* (Gmelin) в Белом море // Экология донного населения шельфовой зоны. М.: ИО АН СССР, 1979. С. 88–92.
- Золотарев В.Н. Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наук. думка, 1989. 112 с.
- Конжукова Е.Д. Плеченогие (Brachiopoda) дальневосточных морей СССР // Исследования дальневосточных морей СССР. 1957. Т. 4. С. 5–84.
- Месяцев И.И. 14-я экспедиция Морского научного института (1927 г.) // Тр. Морского науч. ин-та. 1929. Т. 4. Вып. 1. С. 42–55.
- Пахневич А.В. О фауне брахиопод Алеутских островов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы — 2006. М.: ПИН РАН, 2006. С. 33–42.
- Пахневич А.В. Изменчивость и популяционная экология брахиопод. Изменчивость раковин и размерно-возрастной состав популяций высокоширотных брахиопод Северного полушария. Saarbrücken: Lambert Acad. Publ., 2012. 289 с.
- Baker P.G. Order Thecideida Elliott, 1958 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 5. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2006. P. 1938–1964.
- Baker P.G. Order Thecideida Elliott, 1958 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 6. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2007. P. 2797–2800.
- Brunton C.H.C., Curry G.B. British brachiopods. N.Y., London: Estuarine & Brackish-Water Sciences Assoc.; Acad. Press, 1979. 64 p. (Synopsis of the British Fauna (new series). № 17 / Eds. Kermak D.M., Barnes R.S.K.).
- Dall W.H. Annotated list of the recent Brachiopods in collection of U.S. National Museum, with descriptions of thirty-three new forms // Proc. U.S. Nat. Mus. Wash. 1920. V. 57. № 2314. P. 261–377.
- Davidson T. A Monograph of Recent Brachiopoda // Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2. 1886–1888: 1886. V. 4. Pt. 1. P. 1–73; 1887. Pt. 2. P. 75–182; 1888. Pt. 3. P. 183–248.
- Haegg R. Mollusca und Brachiopoda gesammelt von der schwedischen zoologischen Polarexpedition nach Spitzbergen dem nordostlichen Gronland und Jan Mayen in J. 1900. Part 1. Brachiopoda, Bivalvia // Arkiv Zool. Utg. Av. Sv. Vetén. 1904. V. 2. H. 1–2, Stockholm. P. 1–5.
- Holmer L.E., Popov L.E. Class Lingulata Gorjansky & Popov, 1985 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 2. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000. P. 30–146.
- Lee D.E., MacKinnon D.I., Smirnova T.N. et al. Order Terebratulida Waagen, 1883 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 5. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2006. P. 1965–2250.
- Lee D.E., MacKinnon D.I., Smirnova T.N. Order Terebratulida // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 6. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2007. P. 2801–2816.
- Mancenido M.O., Owen E.F., Sun D.-L. Post-Paleozoic Rhynchonellida // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 6. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2007. P. 2727–2741.
- Middendorff A.T. Beträge zu einer Malacozoologia Rossica. Aufzählung und Beschreibung der zur Meeres Fauna Russland gehoerigen zweischaler // Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. Ser. 6. 1849. T. 6. Pt. 3. № 38. S. 517–519.
- Popov L.E., Bassett M.G., Holmer L.E. Class Craniata Williams & others, 1996 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 2. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2000. P. 158–192.
- Sars G.O. Mollusca regionis arcticae norvegiae. Bidrag til Kundskaben om Norges Arctiske fauna. Christiania: Trykt Hos A.W. Broger, 1878. P. 8–13.
- Savage N.M., Mancenido M.O., Owen E.F. et al. Rhynchonellida // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. Revised. V. 4. Boulder; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 2002. P. 1027–1376.
- Thayer C.W. Size-frequency and population structure of brachiopods // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1975. V. 17. P. 139–148.
- Zezina O.N. Check-list of Holocene brachiopods annotated with geographical ranges of species // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 9. P. 1176–1199.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–13. Четвертичные и современные брахиоподы *Hemithiris psittacea* (Gmelin, 1790): 1–4 – древнеалейская стоянка ADK–009, слой II; голоцен: 1 – экз. ADK–009/1, раковина (× 3); 2 – экз. ADK–009/3, раковина (× 3); 3 – экз. ADK–009/9, брюшная створка (× 3); 4 – экз. ADK–009/2 брахиальная створка (× 3); 5 – экз. SCH–001/1, брюшная створка (× 5); литораль о-ва Шемья; современная; 6 – экз. ADK–R/1, прижизненно собранный экземпляр (× 5); литораль о-ва Адак, залив Шагак; современный; 7 – пустая раковина с признаками замедления роста, вид со стороны спинной (7а) и брюшной (7б) створок, длина 8.6 мм; колл. Зоологического музея МГУ; около о-ва Симушир (Курильские о-ва), гл. 135–145 м; современная; 8, 9 – неполные брюшная (8, экз. ПИН, №3966/62) и спинная (9, экз. ПИН, №3966/63) створки: вид снаружи (а), вид изнутри (б); побережье губы Козокоцкая (Белое море); плейстоцен; 10, 11 – пустые раковины с признаками замедления роста: 10а и 11а – вид со стороны брюшных створок, 10б и 11б – вид со стороны спинных створок; колл. Ин-та океанологии им. П.П. Ширшова; Берингов пролив, современные (длина раковин: фиг. 10 – 10.9 мм, фиг. 11 – 11.5 мм); 12 – экз. ПИН, №3966/64, прижизненно собранный экземпляр: 12а – вид со стороны спинной створки, 12б – вид со стороны брюшной створки; Белое море, около Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова; современный (длина раковины – 19.5 мм); 13 – экз. ПИН, №3966/65, прижизненно собранный экземпляр: 13а – вид со стороны брюшной створки, 13б – вид со стороны спинной створки; Баренцево море, НИС “Тунец”, рейс 105, ст. 22, гл. 22–25 м; современный (длина раковины – 23.3 мм).

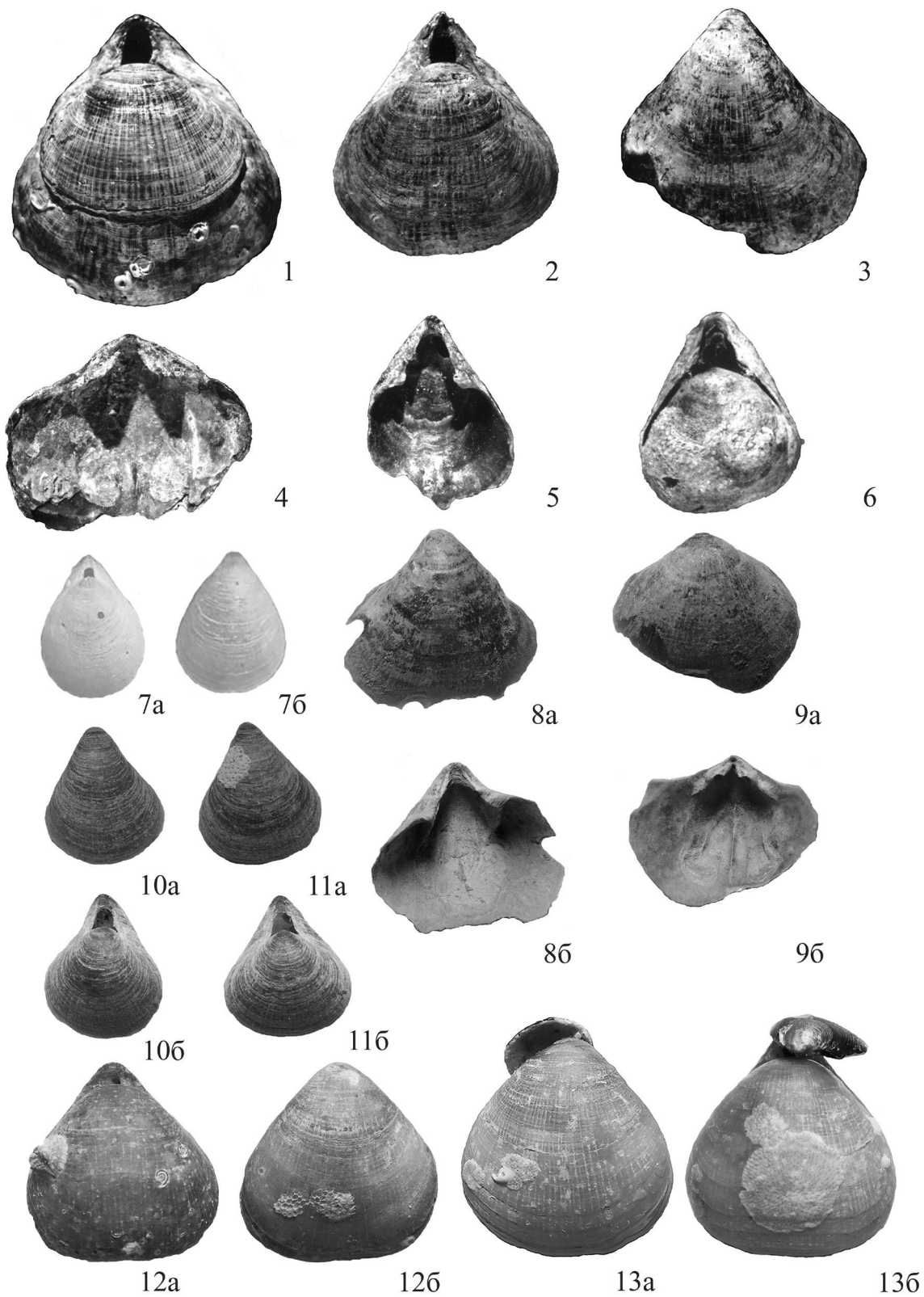
**Brachiopods *Hemithiris psittacea* (Gmelin) (Order Rhynchonellida) –
Indicators of Habitat Conditions in Recent and Quaternary Seas**

A. V. Pakhnevich

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

The size and age characteristics of the growth of shells of Recent and Quaternary brachiopod *Hemithiris psittacea* (Gmelin, 1790) are considered. This species is proposed as an indicator of salinity in Quaternary seas.

Keywords: Hemithiris psittacea, size-age characteristics, Holocene, Pleistocene



УДК 56.016.3:551.761.1(571.63)

ПЕРВАЯ НАХОДКА КРИПТОНЕЛЛИДНОЙ БРАХИОПОДЫ ?HETERELASMA SP. В НИЖНЕМ ТРИАСЕ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ, РОССИЯ

© 2024 г. А. М. Попов*

Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

*e-mail: popov_alexander@list.ru

Поступила в редакцию 11.02.2022 г.

После доработки 22.05.2024 г.

Принята к публикации 22.05.2024 г.

В 2013 г. в Южном Приморье (бассейн р. Каменушка) в отложениях зоны *Neocolumbites insignis* верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса был обнаружен один экземпляр, возможно, криптопеллидной брахиоподы рода *Heterelasma* Girty, 1909. Полевые работы на этом же разрезе, проведенные в 2023 г. для сбора дополнительных материалов по брахиоподам, оказались безуспешными, подтвердив тем самым уникальность ранее сделанной находки. Ранее в составе рода *Heterelasma* было описано 17 видов, распространенных исключительно в пермских отложениях на территории США, Мексики, Южного Китая, Непала и Пакистана. Имеющийся в коллекции единственный экземпляр криптопеллидной брахиоподы морфологически идентичен с ранее описанными видами рода *Heterelasma*, что дает основание предположить, что данный род преодолел крупнейшее в истории планеты глобальное вымирание на рубеже перми и триаса, и имеющийся материал, скорее всего, относится к его новому виду. Принимая во внимание неполную сохранность раковинного материала и невозможность полной характеристики его внутреннего строения, описание редкой для триасовых отложений находки приводится в открытой номенклатуре. Переотложение данного экземпляра исключено, т.к. вмещающие осадочные породы содержат органические остатки в обычной для нижнего триаса последовательности.

Ключевые слова: криптопеллидные брахиоподы, оленекский ярус, нижний триас, Южное Приморье

DOI: 10.31857/S0031031X24050061, **EDN:** QUWRBH

ВВЕДЕНИЕ

При проведении в 2013 г. полевых работ в бассейне р. Каменушка Уссурийского р-на Приморского края в более глубоководных отложениях средней части разреза каменушкинской свиты нижнего триаса был обнаружен единственный экземпляр теребратулидной брахиоподы (раковина с частично обломанным с одной стороны передним краем), который по особенностям внешней морфологии был отнесен к роду *Heterelasma*, выделенному Дж. Гирти (Girty, 1909) при описании гваделупской фауны пермских отложений Большого каньона, Западного Техаса и Невады (США) и Мексики; при этом автор рода отметил уникальность нового рода криптопеллидных брахиопод из-за его морфологических особенностей, а именно: плоско-выпуклые очертания раковины, небольшая глубина брюшной створки и глубокая спинная створка,

что полностью характерно и для рассматриваемого экземпляра. Дальнейшими исследованиями было установлено, что представители данного рода криптопеллидных брахиопод ранее были выявлены исключительно в пермских отложениях Пакистана, Непала и Китая в интервале 279.5–252.2 млн лет и описаны в работах Ф. Рида (Reed, 1944), Г. Купера (Cooper, 1953), Ф. Стэлли (Stehli, 1954), Г. Купера и Р. Гранта (Cooper, Grant, 1976) и С.-М. Хэ (Hu, Xiong, 1990). Для полноты сведений о распространении представителей рода *Heterelasma* следует упомянуть данные о *Heterelasma* “sp. nov. A” по материалам из Невады (Wardlaw, 1977), а также о *Heterelasma* sp. из чансинских отложений Непала (местонахождение Mugu-Popa Trail) (Waterhouse, 1978). В работе З. Шретера (Schreter, 1963) описано и изображено два вида брахиопод из верхнепермских отложений гор Бюкк в Северной Венгрии, которые данный автор отнес к роду *Heterelasma*,

однако морфологически они более соответствуют диагнозу рода *Whitspakia* Stehli, 1964, что косвенно подтверждается отсутствием этих таксонов в списке видов рода *Heterelasma* на интернет-ресурсе Fossilworks. Для полноты сведений по видовому составу рода *Heterelasma* следует привести также работу А. Грэбо (Grabau, 1934) с описанием двух видов *Heterelasma* из пермских отложений Китая (*H. payuensis* Grabau и *H. plicata* Grabau), которые являются нелегитимными из-за отсутствия данных о внутреннем строении (перс. сообщ. Zhen Guo; China University of Geosciences, Wuhan). Обнаружение представителя пермского рода *Heterelasma* в нижнетриасовых отложениях Южного Приморья свидетельствует о возможном преодолении данным родом криптонеллидных брахиопод фазы глобального экологического кризиса на рубеже поздней перми и раннего триаса. Принимая во внимание сохранность имеющегося экземпляра и невозможность полной характеристики внутреннего строения редкой для триаса находки, мы приводим ее описание в открытой номенклатуре.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал исследований представлен единственной раковиной теребратулидной брахиоподы средних размеров из рода *Heterelasma*, с частично обломанным с одной стороны передним краем, типичных для данного рода пентагональных очертаний. Изучение внутреннего строения рассматриваемой раковины проводилось на основании результатов сканирования на рентгеновском микромогرافе SkyScan 1272 (Bruker microCT, Бельгия) лаб. рентгеновских методов Аналитического центра ДВГИ ДВО РАН (Владивосток) (оператор М.А. Ушкова). Параметры съемки: напряжение источника тока 100 кВ, сила тока 100 мкА, фильтр Cu толщиной 0.11 мм, вращение образца на 180° с шагом 0.4°, размер пикселя изображения 16.3 мкм, формат изображения 1632x1092 пикселей. Обработка результатов томографической съемки рассматриваемого экземпляра проводилась с помощью программ CTVOX 3.3.0 r1403 (Bruker microCT, Бельгия) и Vegas Pro version 13.0 (Sony Creative Software Inc.); создан

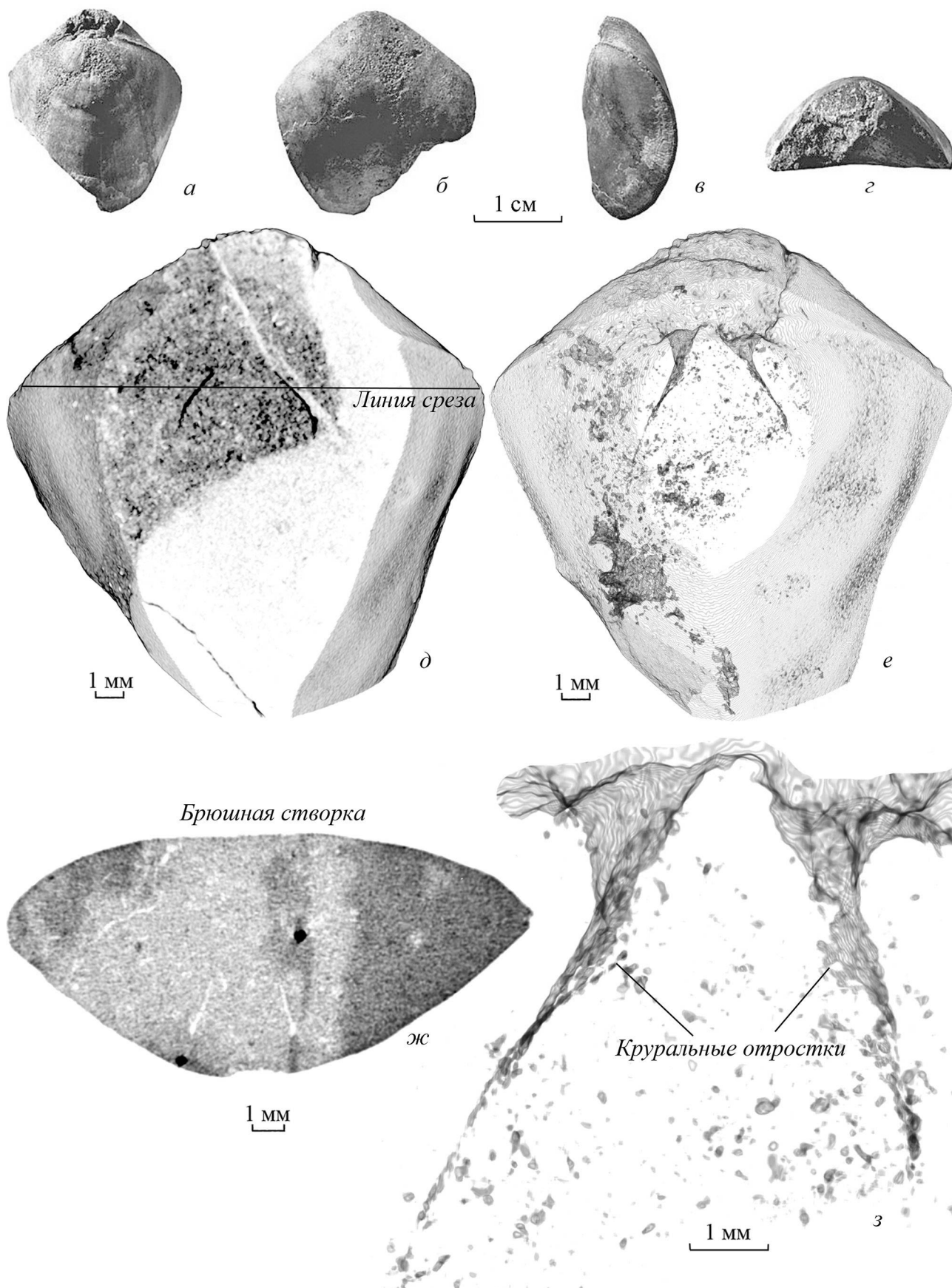
видеоролик, демонстрирующий внутреннее строение раковины. Видео внутреннего строения раковины доступно по ссылке: https://youtu.be/Lcg6_TKxrlw. Поперечные сечения раковины выполнены с интервалом 0.016 мм. Согласно результатам томографического сканирования имеющегося экземпляра, петлеопорный аппарат сохранился не полностью, чтобы дать его характеристику без выполнения шлифовок и утраты уникального раковинного материала (рис. 1, д–з). Изучение внутреннего строения раковины на МРТ показало, что ручной аппарат и кардиналий раковины имеют типичную для длиннопетельных теребратулид дельтовидную форму. Нисходящие ветви петли узкие, в дорсовентральном направлении довольно высокие, расходящиеся к переднему краю (рис. 1, е, з), поперечная пластина сохранилась частично. Петлеопорный аппарат достигает середины спинной створки раковины, и его сохранившаяся часть лучше видна со стороны брюшной створки (рис. 1, е). Ранее аналогичные исследования различных объектов на рентгеновском томографе SkyScan 1172, в т.ч. современных и ископаемых брахиопод, были проведены в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) А.В. Пахневичем (2010, 2017; Pakhnevich, 2010 и др.).

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Состав рода *Heterelasma* Girty, 1909 включает в себя типовой вид *H. schumardianum* Girty, а также *H. angulatum* Cooper et Grant, 1976, *H. concavum* Cooper et Grant, 1976, *H. contortum* Cooper et Grant, 1976, *H. contrerasi* Cooper, 1953, *H. geniculatum* Stehli, 1954, *H. gibbosum* Cooper et Grant, 1976, *H. glansfagea* Cooper et Grant, 1976, *H. lenticularia* Stehli, 1954, *H. magnum* Cooper et Grant, 1976, *H. ngariensis* Hu, 1990, *H. pentagonum* Cooper et Grant, 1976, *H. quadratum* Cooper et Grant, 1976, *H. semitarium* Reed, 1944, *H. solidum* Cooper et Grant, 1976, *H. sulcificatum* Cooper et Grant, 1976 и *H. venustulum* Girty, 1909.

?*Heterelasma* sp., экз. ДВГИ ДВО РАН, № 61/2054 (рис. 1, а–г), происходит из Южного Приморья, бассейн р. Каменушка; нижний

Рис. 1. ?*Heterelasma* sp., экз. ДВГИ, № 61/2054: а–г – раковина: а – вид со стороны спинной створки, б – вид со стороны брюшной створки, в – вид сбоку, г – вид со стороны переднего края; д – виртуальное продольное сечение со стороны спинной створки, на срезе представлены контуры нисходящих ветвей ручного аппарата (темные симметрично расположенные линии) и положение линии поперечного среза; е – полупрозрачное объемное изображение раковины со стороны спинной створки, демонстрирующее ручной аппарат дельтовидной формы; ж – поперечный срез раковины, в нижней части которого видны контуры симметрично расположенных круральных оснований (светлые симметрично расположенные линии); з – увеличенный фрагмент дельтовидного ручного аппарата, демонстрирующий круры с симметрично расположенными круральными отростками треугольной формы; Южное Приморье, бассейн р. Каменушка; нижний триас, оленекский ярус, зона *Neocolumbites insignis*.



триас, оленекский ярус, зона *Neocolumbites insignis*. Координаты местонахождения: современные — 43.6° с.ш., 132.2° в.д., палеокоординаты — 39.5° с.ш., 111.9° в.д.

Раковина средних размеров, двояковыпуклая, неравностворчатая, униплекатная, профиль плосковыпуклый, очертания субпятиугольные; наибольшая ширина приходится на примакушечную часть раковины на удалении около 1/3 длины раковины от макушки. Брюшная створка в боковом сечении слабоизогнутая в примакушечной части, в средней части от макушки до переднего края прослеживается желобок шириной 0.4 мм. Макушечная часть раковины широкая, слабо обособленная, макушка невысокая, умеренно загнутая и несколько приплюснутая; примакушечный угол равен 106°; передний край с высоким широким седлом. Форамен раковины небольшой, субмезотиридный, округлый; его диаметр составляет около 1.5 мм. Спинная створка субпятиугольных очертаний, уплощенная, ее боковые поля довольно крутые. Наибольшая толщина раковины приходится на среднюю часть, несколько ближе к переднему краю. На поверхности обеих створок раковины наблюдаются концентрические линии нарастания, а также сглаженные уступы, возможно, отражающие нарушения или замедления роста раковины. Передняя комиссура сулькатная, боковые комиссуры изогнуты в направлении брюшной створки.

Размеры (мм) экз. ДВГИ ДВО РАН, № 61/2054 и соотношения:

Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
20.4	18.5	8.5	1.1	2.4

Сравнение и замечания. Рассматриваемый экземпляр отличается от ранее описанных видов рода *Heterelasma* прежде всего более крупными размерами раковины, за исключением вида *H. semitarium* Reed, 1944 из перми Пакистана, характеризующегося самыми крупными для рода *Heterelasma* размерами раковины, составляющими 35 × 22 мм, и имеющего удлиненно-овальные очертания, делающие его более сходным с родом *Texarina* Cooper et Grant, 1970. Отличия от других видов *Heterelasma* следующие: от типового вида *H. schumardianum* Girty, 1909 — значительно более крупные размеры раковины и отсутствие срединного изгиба передней комиссуры; от *H. angulatum* Cooper et Grant, 1976 — меньшая глубина продольного углубления спинной створки, меньшие размеры форамена; от *H. concavum* Cooper et Grant, 1976 — меньшая толщина раковины и менее загнутая макушка; от *H. contortium* Cooper et Grant, 1976 — более

уплощенная спинная створка, не имеющая продольного возвышения; от *H. contraresi* Cooper, 1953 — более крупная и уплощенная раковина с менее загнутой макушкой, меньшей высотой складки передней комиссуры; от *H. geniculata* Stehli, 1954 — более крупные размеры раковины, отсутствие синуса передней комиссуры и меньшая толщина раковины; от *H. gibbosum* Cooper et Grant, 1976 — более крупная и уплощенная раковина; от *H. glansfagea* Cooper et Grant, 1976 — менее загнутая макушка раковины и менее глубокий срединный желобок спинной створки; от *H. lenticularia* Stehli, 1954 — более крупные размеры и пентагональные очертания раковины; от *H. magnum* Cooper et Grant, 1976 — менее вздутая раковина пентагональных очертаний; от *H. quadratum* Cooper et Grant, 1976 — более крупная и менее вздутая раковина при отсутствии синуса передней комиссуры; от *H. ngariensis* Hu, 1990 — более крупная раковина с менее загнутой макушкой и меньшей толщиной раковины; от *H. pentagonum* Cooper et Grant, 1976 — значительно более крупные размеры раковины, имеющей менее загнутую макушку; от *H. solidum* Cooper et Grant, 1976 — более крупная раковина с несколько большей макушкой; от *H. sulcificatum* Cooper et Grant, 1976 — более крупные размеры раковины и отсутствие срединного возвышения спинной створки раковины; от *H. venustulum* Girty, 1909 — значительно более крупные размеры раковины с менее загнутой макушкой и более глубоким продольным углублением брюшной створки.

Рассматриваемый экземпляр отличается от всех ранее описанных видов рода *Heterelasma* и относится, скорее всего, к новому виду, но полностью быть уверенным в этом не представляется возможным из-за недостатка раковинного материала и его неполной сохранности. Тем не менее, небольшой скол с одной стороны переднего края раковины не влияет на ее определение и описание, имеющийся экземпляр имеет полное морфологическое сходство с большинством ранее описанных видов рода *Heterelasma*.

Дополнительные полевые работы на разрезе Каменушка-2, проведенные в 2023 г. с целью получения дополнительного материала по роду *Heterelasma*, результата не дали.

Сравнительный анализ распространения известных представителей семейства *Cryptonellidae* Thomson, 1926 в целом позволяет отметить, что входящие в состав типового подсемейства *Cryptonellinae* виды номинативного рода *Cryptonella* с конца раннего девона

и до конца перми обитали на обширной акватории, включающей в себя ныне Северную и Южную Америку, Европу, Азию, (?) Новую Зеландию и Австралию, как и большинство представителей подсемейства *Cryptacanthiinae* Stehli, 1965; и только немногочисленные представители родов *Anadyrella* Dagys, 1974 и *Obnixa* Hoover, 1979 в триасовое время населяли морские бассейны Палеотетиса в пределах северо-восточной части Азии и западных штатов США в Северной Америке, соответственно. Поэтому не исключено, что обнаруженный в нижнетриасовых отложениях Южного Приморья представитель пермского рода *Heterelasma*, возможно, преодолевшего глобальное вымирание на рубеже палеозоя и мезозоя, вполне может рассматриваться в качестве реликтового вида этого рода. Кроме того, не исключено, что обнаруженный в нижнем триасе Южного Приморья экземпляр центронееллидной брахиоподы может относиться к одному из так называемых “лазарусовых” таксонов родового ранга (Jablonski, 1986), существовавшему в течение пермского периода, который после крупнейшего экологического кризиса на рубеже пермского и триасового периодов вновь обнаружился и продолжил существование в триасовое время.

Из-за отличий имеющегося экземпляра от ранее описанных видов данного рода по наружному облику раковины и невозможности получения дополнительных сведений о его внутреннем строении не представляется возможным выделение нового вида и приходится ограничиться его описанием в открытой номенклатуре.

Автор считает своим долгом выразить благодарность рецензентам за благожелательное рассмотрение рукописи, позитивную критику и комментарии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке в рамках государственного задания 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 него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пахневич А.В.* О результативности микротомографических исследований палеонтологических объектов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2010. С. 127–141.
- Пахневич А.В.* Реконструкция лофофора девонских ринхонеллид (*Brachiopoda*) с помощью рентгеновской микротомографии // Палеонтол. журн. 2017. № 2. С. 35–45.
- Cooper G.A.* Sponges, Brachiopoda, Pelecypoda, and Scaphopoda. Permian fauna at El Antimonio, western Sonora, Mexico // *Smithson. Misc. Coll.* 1953. V. 119. № 2. P. 21–80.
- Cooper G.A., Grant R.E.* Permian Brachiopods of West Texas, V // *Smithson. Contrib. to Paleobiol.* 1976. № 24. P. 2609–3159.
- Girty G.H.* The Guadalupian fauna // *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper.* 1909 (1908). № 58. 627 p.
- Grabau A.W.* Early Permian fossils of China, Pt I. Early Permian brachiopods, pelecypods, and gastropods of Kweichow // *Palaeontol. Sin. Ser. B.* 1934. V. 8. № 3. 168 p.
- Hu C.M., Xiong B.* Carboniferous and Permian brachiopods of the Ngari Area // *Paleontology of Ngari, Tibet (Xizang)* / Eds. Yang Z.Y. et al. Wuhan: China Univ. of Geosciences Press, 1990. P. 80–86.
- Jablonski D.* Background and mass extinctions: the alternation of macroevolutionary regimes // *Science.* 1986. V. 231. № 4734. P. 129–133.
- Pakhnevich A.V.* Study of fossil and recent brachiopods, using a Skyscan 1172 X-ray microtomograph // *Paleontol. J.* 2010. V. 44. № 9. P. 1217–1230.
- Reed F.R.C.* Brachiopoda and Mollusca from the Productus limestones of the Salt Range // *Palaeontol. Indica. Mem. Geol. Surv. India. New Series.* 1944. V. 23. № 7. 678 p.
- Schreter Z.* Die Brachiopoden aus dem oberen Perm des Buck Gebirges in Nordhungarien // *Geol. Hung., Ser. Palaeontol.* 1963. Fasc. 28. P. 87–179.
- Stehli F.G.* Lower Leonardian Brachiopoda of the Sierra Diablo // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1954. V. 105. Art. 3. P. 354–356.
- Wardlaw B.R.* The biostratigraphy and paleoecology of the Gerster Limestone (Upper Permian) in Nevada and Utah // *U.S.G.S. Open File Report.* 1977. № 77 (470). P. 1–125.
- Waterhouse B.* Permian Brachiopoda and Mollusca from the north-west Nepal // *Palaeontogr. Abt. A.* 1978. V. 160. № 1–6. P. 1–175.

**First finding of Cryptonellid brachiopod ?*Heterelasma* sp.
in the Lower Triassic of Southern Primorye, Russia**

A. M. Popov

Far East Geological Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

In the deposits of *Neocolumbites insignis* Zone (Upper Olenekian substage of the Kamenushka River basin, Southern Primorye, Russia), one specimen of the cryptonellid brachiopod ?*Heterelasma* sp. was found. The genus *Heterelasma* Girty, 1909 includes 17 species distributed exclusively in the Permian deposits of the USA, Mexico, China, Nepal, and Pakistan. Comparison with previously described species, along with taking into account the stratigraphic position of the discovered specimen, provides a basis for describing of new finding as belonging to the genus *Heterelasma*, which may be survived the global Late Permian mass extinction. The study of the internal structure of the described specimen was carried out by using of X-ray microtomograph SkyScan 1272 (Bruker microCT, Belgium) in the Laboratory of X-Ray Methods of the Analytical Center of the Far East Geological Institute of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences.

Keywords: cryptonellid brachiopods, Lower Triassic, Olenekian stage, South Primorye, Russia

УДК 565.79:551.781.43(470.331)

TWANGSTEINI – НОВАЯ ТРИБА ПОДСЕМЕЙСТВА PIMPLINAE (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) ИЗ БАЛТИЙСКОГО ЯНТАРЯ

© 2024 г. А. Р. Манукян*

Калининградский музей янтаря, Калининград, 236016 Россия

*e-mail: manukyan@list.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.

После доработки 02.05.2024 г.

Принята к публикации 02.05.2024 г.

Из позднеэоценового балтийского янтаря описана новая триба Twangsteini trib. nov. (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae), включающая в себя новый род Twangste gen. nov. с новым видом *T. belokobylskiji* sp. nov. Предполагается, что триба Twangsteini является вымершей, при этом сильно продвинутой базальной филогенетической линией пимплин; об этом свидетельствуют ряд признаков сходства с мезозойским подсем. Labenopimplinae и ряд признаков апоморфии и плезиоморфии. Морфологическая близость с рецентной группой родов “Polysphincta” является основанием для предположения о паразитировании на взрослых пауках (Arachnida, Araneida) или в их яйцевых коконах; предполагается, что для этой группы родов такая особенность биологии является первичной.

Ключевые слова: балтийский янтарь, поздний эоцен, приабон, ископаемые, насекомые, наездники, Pimpliformes, tribus, genus et species nov.

DOI: 10.31857/S0031031X24050078, EDN: QUWNQA

ВВЕДЕНИЕ

Наездники-ихневмониды подсем. Pimplinae в наземных биологических сообществах составляют один из наиболее заметных компонентов фауны сем. Ichneumonidae. В мировой фауне известно около 1665 видов из 78 родов (Khalaim, 2019). Распространены всемирно; наибольшее число видов обитает в экваториальных широтах (Gauld, 1986), при этом наивысшее видовое богатство на единицу площади наблюдается в Неотропиках (Gómez et al., 2017), родовое же богатство – в Палеарктике и Ориентальной области. Предполагается, что первоначальная дивергенция линий пимплин произошла в Северном полушарии (Wahl, Gauld, 1998; Gauld et al., 2002). По разнообразию биологических связей с хозяевами пимплины превосходят любое из подсемейств ихневмонид, здесь наблюдаются едва ли не все известные у ихневмонид типы паразитизма – идиобионтный, койнобионтный, эктопаразитический, эндопаразитический, одиночный и групповой. Паразитирование пимплин группы родов “Polysphincta” (sensu Wahl et Gauld, 1998, или Polysphinctini sensu Towns, 1969) на взрослых пауках (Arachnida, Araneae) и в их яйцевых коконах следует признать уникальным

для ихневмонид биологическим феноменом, неизвестным в других подсемействах. Считается также, что некоторые виды пимплин находятся в промежуточной стадии трансформации от паразитизма к зарождающейся вторичной фитофагии (Gauld et al., 2002). Эти обстоятельства определяют значительный интерес к систематике и эволюционной истории пимплин. Система рецентных пимплин, разработанная Г. Таунсом (Towns, 1969), в настоящее время пересмотрена – в состав подсемейства входят трибы Delomeristini, Ephialtini, Pimplini и Theroniini (Broad et al., 2018), при этом с высокой долей вероятности все еще можно говорить о полифилетическом характере как пимплин в современных границах (Spasojevic et al., 2021), так и группы “Polysphincta” (Gauld, Dubois, 2006).

Есть основания полагать, что палеонтологическая история пимплин начинается с позднего мела. Близкие к пимплинам ископаемые ихневмониды подсемейства Labenopimplinae известны по отпечаткам из местонахождений Обещайский (сеноман, Магаданская обл., Россия: Копылов, 2010), Орапа (турон, Ботсвана: Копылов et al., 2010), а также из таймырского (Копылов, 2012) янтаря. Описанные в составе подсем.

Labenopimplinae Kopylov, 2010 роды *Rugopimpla* Kopylov, 2010 и *Heteropimpla* Li, Shih, Kopylov et Ren, 2019 могут быть истинными пимплинами (Копылов, 2010). В кайнозое пимплины становятся явственным элементом фауны ихневмонид. Ниже приводится список описанных кайнозойских видов пимплин. Возраст местонахождений и лагерштеттов приводится по: Paleobiology Database, 2024 (далее: PBDB).

Ранний эоцен

Грин-Ривер, США, ипр (Green River Formation, USA, Ypresian): (1) *Ichneumon appendicrassum* Spasojevic, Broad, Bennett et Klopstein, 2018, (2) *Pimpla eocenica* Cockerell, 1919, (3) *Scambus? mandibularis* Spasojevic, Broad, Bennett et Klopstein, 2018 и (4) *S. parachuti* Spasojevic, Broad, Bennett et Klopstein, 2018.

Квеснел, Канада, ипр (согласно Archibald et al., 2018) (Quesnel, Canada, Ypresian): (5) *Pimpla decessa* Scudder, 1877, (6) *P. senecta* Scudder, 1877 и (7) *P. saxeae* Scudder, 1877.

Тай, Дания, ипр (Thy, Denmark, Ypresian): (8) *Epitheronia stigmatica* Henriksen, 1922.

Клитгаарден, Дания, ипр (Klitgården, Mors, Denmark, Ypresian): (9) *Theronia furens* Klopstein, 2022.

Фур, Дания, ипр (Fur Formation, Denmark, Ypresian): (10) *Crusopimpla collina* Klopstein, 2022, (11) *C. elongata* Klopstein, 2022, (12) *C. minuta* Klopstein, 2022, (13) *C. rettigi* Klopstein, 2022, (14) *C. violina* Klopstein, 2022, (15) *C. weltii* Viertler, Spasojevic et Klopstein, 2022 и (16) *Theronia nigriscutum* Klopstein, 2022.

Мессель, Германия, ипр (Grube Messel Pit, Germany, Ypresian): (17) *Polyhelictes bipolarus* Spasojevic, Wedmann et Klopstein, 2018 и (18) *Scambus fossilobus* Spasojevic, Wedmann et Klopstein, 2018.

Тадуши, Дальний Восток России, ипр: (19) *Crusopimpla tadushiensis* Kopylov, Spasojevic et Klopstein, 2018 и (20) *Dolichomitus saxeus* Kopylov, Spasojevic et Klopstein, 2018.

Поздний эоцен

Балтийский янтарь, Россия, приабон: (21) *Crusopimpla klopsteinae* Manukyan, 2023, (22) *Twangste belokobylskiji* sp. nov., (23) *Firkantus freddykruegeri* Viertler, Klopstein et Spasojevic, 2023. Статус вида *Pimpla succini* Giebel, 1856 определен как *Ichneumonoidea incertae sedis* (Манукян, 2023).

Бембридж, Англия, приабон (Bembridge Marls, UK, Priabonian): (24) *Scambus fossilis* Khalaim, 2014.

Биамо, Дальний Восток России, приабон: (25) *Pimpla (?) bibosa* Khalaim, 2008, (26) *Zabrachypus tumidus* Khalaim, 2008 и (27) *Xanthopimpla biamosa* Khalaim, 2008.

Дуньин, Китай, приабон (Dongying, China, Priabonian): (28) *Pimpla amplifemura* Lin, 1988 и (29) *P. impuncta* Lin, 1988.

Флориссант, США, граница эоцен—олигоцен (Florissant, USA, Eocene—Oligocene boundary): (30) *Crusopimpla rediviva* (Brues, 1910), (31) *Lithoserix williamsi* Brown, 1986, (32) *Pimpla appendigera* Brues, 1906 и (33) *Polysphincta inundata* Brues, 1910.

Примечание. Род *Lithoserix* Brown, 1986 был описан как рогахвост (Hymenoptera, Siricidae). Последующее исследование типового экземпляра подтвердило валидность рода и показало, что его следует отнести к сем. *Ichneumonidae*, подсем. *Pimplinae*, трибе *Ephialtini* (*Pimplini* sensu Townes, 1969) (Каспарян, Расницын, 1992). Позже в состав рода был перенесен описанный из Aix-en-Provence вид *Lithoserix antiquus* (Saussure, 1852) (Spasojevic et al. 2021), в оригинале приведенный как “*Pimpla*” *antiquus*. Третий вид рода, *L. oublierus* Viertler, 2024, недавно был описан из олигоцена Франции (формация Calcaires de Campagne-Calavon). А. Фертлер (Viertler, 2024) для *Lithoserix* предполагает выделение трибы с базальным положением среди пимплин.

Олигоцен

Известняки Кампань-Калавон, Франция, ранний олигоцен, рюпель (Calcaires de Campagne-Calavon, France, early Oligocene, Rupelian): (34) *Lithoserix oublierus* Viertler, 2024.

Кляйнкембс, Германия, ранний олигоцен, рюпельский ярус (согласно PBDB, 2024) (Kleinkembs, Germany, early Oligocene, Rupelian): (35) *Pimpla seyrigi* Theobald, 1937.

Экс-ан-Прованс, Франция, поздний олигоцен, хаттский ярус (Aix-en-Provence, uppermost Oligocene): (36) *Lithoserix antiquus* (Saussure, 1852), (37) *Pimpla anomalensis* Theobald, 1937, (38) *P. aquensis* Theobald, 1937, (39) *P. renevieri* Meunier, 1903 и (40) *P. saussurei* Heer, 1856.

Примечание. Фертлер (Viertler, 2024) оспаривает отнесение *P. anomalensis* к подсем. *Pimplinae* на основании наличия пятиугольного зеркальца в переднем крыле и отсутствия диагностических признаков подсемейства; также считает,

что трудно отнести *P. aquensis* к пимплинам, поскольку его первый тергит имеет близкую к стебельчатой форму, что не характерно для *Pimplinae*.

Формация Ротт, Германия, поздний олигоцен, хаттский ярус (Rott Formation, Germany, Chattian, late Oligocene): (41) *Pimpla cyclostigmata* Statz, 1936, (42) *P. morleyi* Meunier, 1923 и (43) *Polysphincta statzi* Meunier, 1923.

Плиоцен

Глины Виллерсхаузена, Германия, плиоцен (Willershausen clay pit, Germany, Pliocene): (44) *Pimplites praeparatus* Steinbach, 1967.

В 2023–2024 гг. в фонды Калининградского музея янтаря (далее КМЯ), где формируется Российский национальный фонд палеонтологии балтийского янтаря, поступил камень с включением пимплины, которая рассмотрена в данной работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образец янтаря размерами $7 \times 10 \times 1$ мм был добыт в Приморском карьере, пос. Янтарный, Калининградская обл., предположительное время добычи 2022 г.; возраст янтаря приабонский

(поздний эоцен) (Александрова, Запорожец, 2008а, б; Iakovleva et al., 2022; PBDB, 2024). Янтарь обрабатывался по методике Г. Хоффайна (Hoffeins, 2001). Для фотографирования использовалась камера Canon EOS 6D, соединенная со стереомикроскопами Leica M60; рис. 6, 7 были подготовлены на оборудовании Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Москва (ПИН РАН) на стереомикроскопе Leica M165C, соединенном с камерой Leica DFC450. Стекинг фотографий проводили в программе Helicon Focus. В работе использована терминология Д.Р. Каспаряна (1981) и Г. Брода с соавт. (Broad et al., 2018); обозначение жилок (рис. 1, 2) приводится по Д.С. Копылову (2009). Все размеры приводятся в мм. Типовой материал хранится в колл. КМЯ.

Автор искренне признателен А.П. Расницыну (ПИН РАН) за ценные замечания, а также за подготовку рис. 6, 7. Д.Р. Каспарян из Зоологического ин-та РАН, СПб. (ЗИН РАН) обратил мое внимание на ключевые признаки описываемого экземпляра. Также признателен Д.С. Копылову (Ин-т зоологии Республики Казахстан) за консультации по мезозойским ихневмонидам. Большую организационную помощь оказали А.В. Смирнова (КМЯ), Й. Дамзен

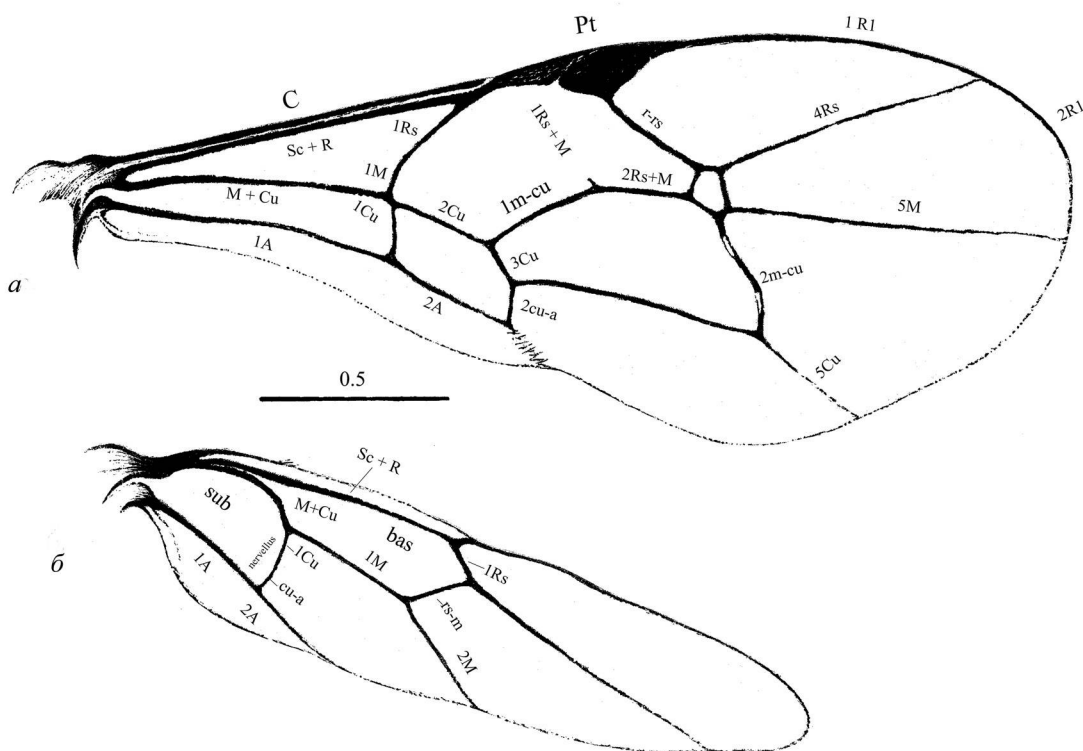


Рис. 1. *Twangste belokobylskij* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, жилкование крыльев: *a* – переднее крыло; *b* – заднее крыло, обозначение ячеек: *bas* – базальная, *sub* – суббазальная. Длина масштабной линейки 0.5 мм.

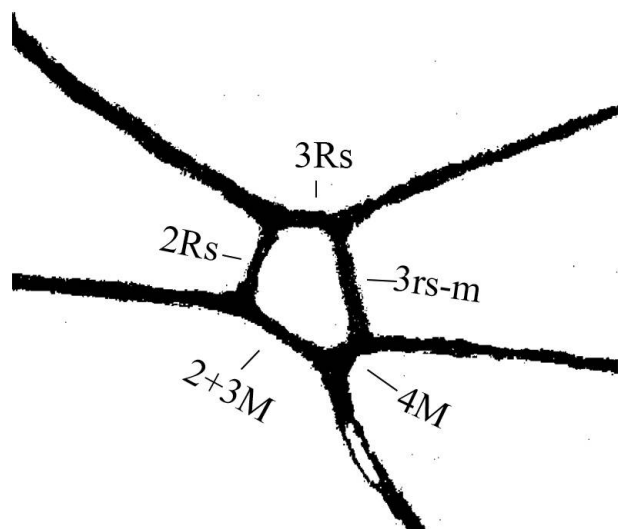


Рис. 2. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, ареола (зеркальце).

(Вильнюс, Литва), В.М. Заика и С.И. Шишов (Калининград). Рис. 1 и 2 выполнены М.В. Подольским (КМЯ).

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО ICHNEUMONIDAE L., 1758

ПОДСЕМЕЙСТВО PIMPLINAE WESMAEL, 1845

Триба *Twangsteini* Manukyan, trib. nov.

Типовой род — *Twangste* gen. nov.

Диагноз. Тело мелкое, жгутики с сокращенным числом флагелломеров (рис. 3). Мандибулы узкие; верхний зубец иглообразно заостренный, нижний зубец рудиментарный, смещен от верхнего зубца на значительное расстояние к основанию мандибул (рис. 6, 7). Максиллярные щупики — четырех-, лабиальные — трехчлениковые. Пронотум короткий. Среднеспинка густо пунктированная по матовой поверхности, без поперечной морщинистости. Эпикнемальный (препектальный) валик отчетливый в нижней 3/4, верхняя треть стерта. Мезоплевральный шов без изгиба в сторону мезоплевральной ямки. Пятый членик лапок ног не расширенный, приблизительно такой же ширины, как первый членик. Коготки лапок не гребенчатые, коготок задней лапки с базальным зубцом (рис. 8). Зеркальце в переднем крыле сидячее, неправильно-пятиугольной формы (рис. 1, а; 2). Нервеллюс в заднем крыле цельный, криво-изогнутой формы (рис. 1, б), второй отрезок *Sc* отсутствует; базальная ячейка в основании сильно сужена, суббазальная ячейка широкая, ее длина в 2.3 раза больше максимальной ширины. Проподеум с полными полями, валики

резкие (рис. 9). Метасома слабо сжата дорсовентрально. Первый сегмент метасомы короткий и плотный, дыхальца находятся перед серединой тергита; стернит отделен от тергита швом; глиммы имеются, дорсальные валики отсутствуют. Латеротергиты широкие.

Состав. Типовой род из балтийского янтаря.

Сравнение. По развитым валикам и полной ареолизации проподеума может быть сближен с группой родов “*Polysphincta*” (триба *Ephialtini*) и трибой *Theroniini*, от которых резко отличается мелкими размерами, сокращенным числом флагелломеров в жгутике, сидячим пятиугольным зеркальцем, криво-изогнутым нервеллюсом и отсутствием второго отрезка жилки *Sc* в заднем крыле.

Замечания. Новая триба отнесена к подсем. *Pimplinae*, поскольку обладает важнейшими диагностическими признаками подсемейства — короткий и широкий первый сегмент метасомы, широкие латеротергиты, латерально сжатый эдеагус, короткий пронотум, а также общее габитуальное сходство.

Род *Twangste* Manukyan, gen. nov.

Название рода — от прусского городища Твангсте, на месте которого в XIII в. основан г. Кенигсберг.

Типовой вид — *Twangste belokobylskiji* sp. nov.

Диагноз. Совпадает с диагнозом трибы. Наличник маленький (рис. 4, 5), выпуклый, четко отделен от лица канавкой; нижний край равномерно закругленный без вырезки посередине, ширина в 1.5 раза больше высоты. Верхняя губа едва выдается из-под наличника. Жгутики усиков 15-члениковые, тилоиды отсутствуют. Затылочный валик отчетливый. Нотаулы отчетливые, доходят до середины среднеспинки. Стернаулы отсутствуют. Постпектальный валик, вероятно, отсутствует. В заднем крыле жилка *M+Sc* сильно изогнутая; жилка *1Rs* короткая (более чем вдвое короче жилки *rs-m*). Тергиты метасомы с отчетливыми поперечными вдавлениями. Вершина передней голени без шипика на наружном крае.

Переднее крыло (рис. 1, а). Жилка *2m-cu* инклинальная, зигзагообразной (близкой к S-образной) формы, с двумя буллами. Длина жилки *4Rs* в 2.9 раза больше длины *r-gs*.

Видовой состав. Типовой вид из балтийского янтаря.



Рис. 3. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, габитус. Длина масштабной линейки 1 мм.

Twangste belokobylskiji Manukyan, sp. nov.

Вид назван в честь выдающего российского исследователя рецентных и ископаемых браконид (Hymenoptera, Braconidae) С.А. Белокобыльского (ЗИН РАН).

Голотип – КМЯ № 1/24-1, самец, насекомое полной сохранности; сининклюзы отсутствуют; балтийский янтарь, верхний эоцен.

Описание (рис. 1–10). Лицо узкое (рис. 4, 5), в равномерно выпуклой поверхности, ширина в 1.2 раза больше высоты; клипеальные ямки крупные. Кратчайшее расстояние от глаза до мандибул в 1.3 раза больше базальной ширины мандибул. Соотношение длина/ширина для скапуса составляет 1.5, для педицеллуса – 1.3. Педицеллус сравнительно длинный, около 0.7 длины скапуса. Жгутик нитевидный, слабо утонченный на верхней половине, апикальный членик конический; ринарии (multiporous plate sensilla) редкие в базальной половине, густые – на вершинной. Темя за глазками резко скошено, затылочный валик значительно отдален от глазков, с разломом посередине. Расстояние от заднего глазка до переднего приблизительно в 1.2 раза больше диаметра глазка, расстояние между задними глазками

приблизительно равно диаметру глазка; расстояние от заднего глазка до затылочного валика в 1.7 раза больше диаметра глазка. Длина первого флагелломера в 4 раза больше максимальной ширины, второго – в 3.8, третьего и четвертого – в 3.5, далее флагелломеры постепенно укорачиваются. Среднеспинка более или менее округлой формы, отделена от щитика резкой канавкой. Щитик окаймлен в передней половине. Мезоплевры слабовыпуклые, мезоплевральная ямка слабо выражена. Метоплевры слабовыпуклые, их длина почти равна высоте; субметоплевральный валик слабо выражен.

Проподеум слабо сжат с боков, поля отчетливые (рис. 9), валики резкие. Плевральные 1–3 поля отчетливо обозначены; дыхальца проподеума находятся на втором плевральном поле. Базальное и апикальное поля узкие, вытянутой формы; костулы отсутствуют; апикальное поле слабо вогнуто.

Задние ноги умеренно утолщенные; длина таза в 1.6 раза больше ширины; длина бедра в 2.8, голени в 5.8 раза больше ширины. Длина первого членика лапки задней ноги в 3.9, второго в 2, третьего в 2.3, четвертого в 2.2, пятого



Рис. 4. *Twangste belokobylskij* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, лицо спереди. Длина масштабной линейки 0.2 мм.

в 2.4 раза больше ширины; аролий выступает за вершину коготка (рис. 8).

Переднее крыло (рис. 1, а). Длина в 2.4 раза больше максимальной ширины. Длина птеростигмы в 3.9 раза больше высоты. Жилка 2R1 (метакарп) почти доходит до вершины крыла. Высота зеркальца в 1.3 раза больше ширины; наиболее длинная жилка 3rs-m, ее длина в 1.5 раза больше длины 2Rs. Жилка 1Rs+M (рамулюс) отчетливая, сравнительно длинная. Жилка r-rs соединяется с птеростигмой за ее серединой. Жилка 1-cu-a (нервулюс) постфуркальная и слабо инклинальная. Длина ячейки 1M+1R1 (маргинальная ячейка) в 2.6 раза больше высоты.

Метасома. Вентролатеральные кили первого тергита хорошо развитые, полные; дорсолатеральные кили слабые, стерты за поперечным вдавлением; поверхность первого тергита в продольно-морщинистой скульптуре. Поверхность 2–4 тергитов в грубо зернистой скульптуре, с косыми поперечными слабо кренулированными вдавлениями. Парамеры треугольной формы (рис. 10), их длина почти равна ширине

в основании; пигостилии маленькие, эдеагус крючковидной формы, латерально сжатый.

Тело в густой, тонкой и равномерной пунктировке; в равномерно густом, тонком, прилегающем опушении; наличник на вершине с пучком волосков. Окраска равномерно темно-коричневого цвета.

Размеры в мм. Длина тела ~ 3.6, переднего крыла ~ 2.5.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Долгие годы отмечалось отсутствие пимплин в балтийском янтаре. Парадоксальность ситуации заключалась в присутствии подсемейства как в более ранних, так и в более поздних отложениях. Однако, благодаря целенаправленному поиску ископаемых ихневмонид, в Калининградском музее янтара были обнаружены и описаны виды *Crusopimpla klopfsteinae* Manukyan, 2023 и *Twangste belokobylskij* sp. nov.; из датского месторождения Фертлер с соавт. (Viertler et al., 2023) описали *Firkantus freddykruegeri* Viertler, Klopstein et Spasojevic, 2023. Возможно, это является следствием особенностей тафономии



Рис. 5. *Twangste belokobylskij* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, голова сбоку. Длина масштабной линейки 0.3 мм.

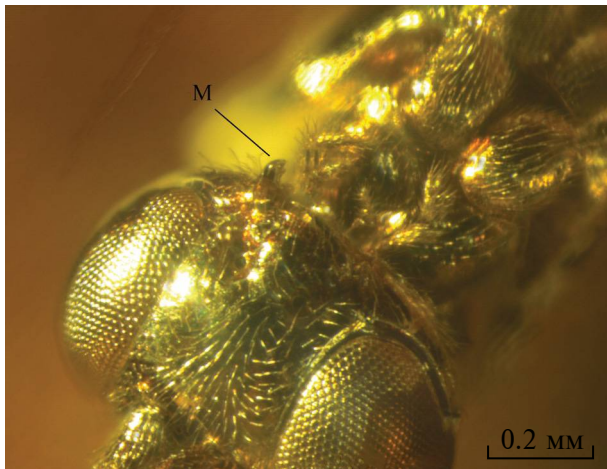


Рис. 6. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, лицо, М – левая мандибула. Длина масштабной линейки 0.2 мм.

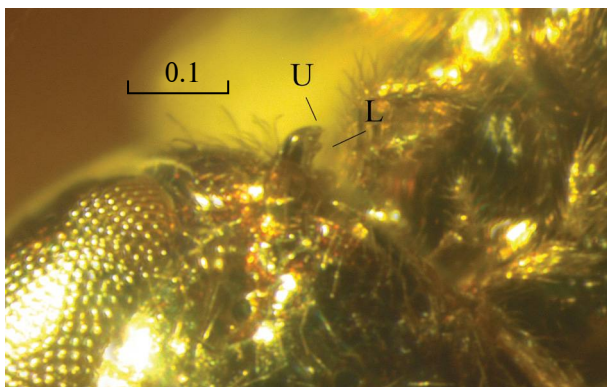


Рис. 7. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, зубы мандибулы: U – верхний зубец, L – рудимент нижнего зубца. Длина масштабной линейки 0.1 мм.

и селективного коллекционирования включений в янтаре.

Описываемая в настоящей работе триба *Twangsteini* занимает изолированное положение в подсемействе, поскольку в трибе имеет место особая комбинация признаков, мало характерных для пимплин и не проявляющихся в совокупном виде. Некоторые диагностические признаки трибы *Twangsteini* требуют рассмотрения.

Группа апоморфий, связанных с общей пумилизацией тела. К этой группе относятся сокращенное число флагелломеров (15), мелкие размеры тела (длина переднего крыла 2.5 мм) и сокращенное число члеников щупиков (3 + 4). Взаимосвязанность этих признаков для *Twangsteini*, по мнению автора, является следствием общей пумилизации (миниатюризации), несмотря на то, что такая связь не является общим для перепончатокрылых правилом (Расницын, 1980, с. 70).

По длине переднего крыла *Twangsteini* находится на нижнем размерном пределе рецентных пимплин (2.5–3.0 мм). Близкие размеры крыла известны лишь для ограниченного числа родов из группы “*Polysphincta*”: *Acrodactyla* (2.7–6.0 мм), *Sinarachna* (2.3–5.0 мм) и *Zatypota* (2.5–5.5 мм). Обзор общих проблем пумилизации ископаемых ихнемонид приводит Копылов (2012). Согласно гипотезе А.П. Расницына (1980), в мелу ниша мелких паразитов была частично занята ихневмонидами. В доказательство Копылов приводит данные по раннемеловым подсемействам *Tanychorinae* и *Palaeoichneumoninae*, которые представлены мелкими формами – переднее крыло от 1.6 до 6.5 мм; из 23 описанных поздне-меловых видов ихневмонид (Копылов, 2009, 2010; Kopylov et al., 2010) более трети имеет длину тела не более 2.8 мм; из семи видов, описанных по янтарным включениям *Labenopimplinae* (поздний мел, сеноман), самый крупный, *Agapteron*

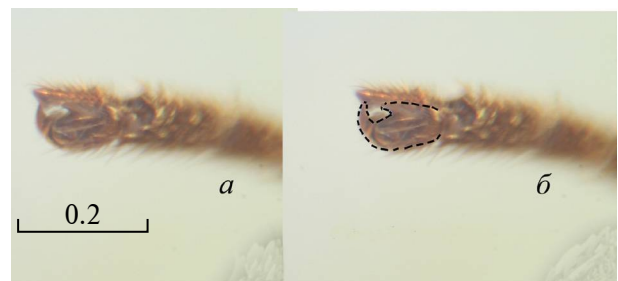


Рис. 8. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, коготок задней лапки: а – общий вид, б – прорисовка. Длина масштабной линейки 0.2 мм.

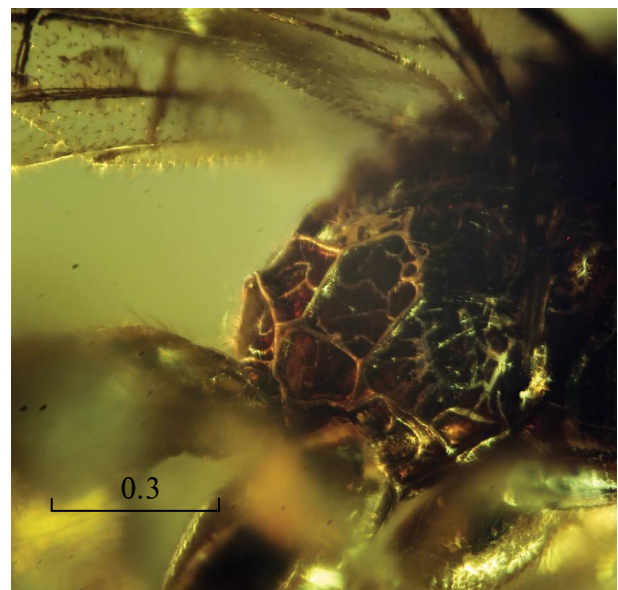


Рис. 9. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, проподеум. Длина масштабной линейки 0.3 мм.



Рис. 10. *Twangste belokobylskiji* sp. nov., балтийский янтарь, голотип КМЯ № 1/24-1, вершина метасомы с разным увеличением. Длина масштабной линейки 0.3 мм.

porovi Kopylov, 2012, имеет длину тела около 2.8 мм, сходные размеры тела у *Micropimpla lucida* Kopylov, 2010. В палеогене мелкие ихневмониды были вытеснены браконидами (Hymenoptera, Braconidae), поэтому в кайнозойских отложениях мелкие формы ихневмонид уже довольно редки, в размерный класс с длиной переднего крыла не более 2.8 мм попадают лишь особи вида *Marjorietta minor* Kasparyan, 1994 (балтийский янтарь; подсем. Townesitinae). Учитывая наши данные, к этой же категории также следует отнести *Vorstadt ambermuseum* Manukyan, 2023 (балтийский янтарь; подсем. Hybrizontinae) и *Twangste belokobylskiji* sp. nov. Возможно, это является следствием особенностей тафономии и селективного коллекционирования включений в янтаре.

Группа апоморфий, связанных с особыми пропорциями заднего крыла. Различные состояния нервеллюса в заднем крыле имеют решающее значение в родовой и надродовой систематике пимплин (Gauld et al., 2002). В трибе Pimplini нервеллюс надломлен выше середины, тогда как у Ephialtini — часто около середины или ниже (у *Dolichomitus* и *Ephialtes* отчетливо выше). Род *Twangste* gen. nov. выделяется среди прочих пимплин по комплексу признаков строения заднего крыла: 1) цельный, криво-изогнутой формы нервеллюс, 2) отсутствие второго отрезка Cu, 3) сильно суженная в основании базальная ячейка и широкая суббазальная (последнее является следствием сужения базальной ячейки). Этот комплекс признаков редко встречается среди немногих рецентных родов пимплин, известен только у *Lissopimpla* Kriechbaumer, 1889, *Millironia* Baltazar, 1964, *Sinarachna* Townes, 1960 и *Zatypota* Foerster, 1868.

Апоморфиями также являются иглообразные мандибулы, с согнутым верхним зубцом и рудиментарным нижним. Похожие (но не идентичные) модификации можно встретить в родах группы “Polysphincta”, например, в роде *Schizopiga*. С этой же группой родов триба *Twangsteini* сближает S-образно изогнутая жилка 2cu.

Сидячее, пятиугольное зеркальце. Признак плезиоморфии, неизвестный среди рецентных пимплин, однако широко представлен в мезозойских *Labenopimplinae* Kopylov, 2010. Среди родов лабенопимплин известны самые разные формы зеркальца (Копылов, 2010). У современных пимплин зеркальце стебельчатое или открытое, реже — сидячее. При этом очевидное сходство с *Twangsteini* наблюдается в ископаемых родах *Heteropimpla* Li, Shih, Kopylov et Ren,

2019, *Labenopimpla* Kopylov, 2010, *Micropimpla* Kopylov, 2010 и *Ramulimonstrum* Kopylov, 2010.

Полная ареолизация проподеума. Отсутствие валиков на проподеуме является одним из характерных признаков рецентных пимплин, как исключение встречается только в родах *Delomerista*, *Theronia* и в группе “Polysphincta”. Мезозойское подсемейство *Labenopimplinae* также характеризуется полной ареолизацией проподеума, что служило барьером между *Labenopimplinae* и истинными пимплинами. Позже был описан род *Crusopimpla* Kopylov, Spasojevic et Klopstein, 2018 из нижнеэоценовой формации Тадуши (Kopylov et al., 2018). Как оказалось впоследствии, род имел широкую представленность на протяжении всего эоцена — были описаны его виды из формации Фур (семь видов; Klopstein, 2022; Viertler et al., 2022), из балтийского янтара (один вид; Манукян, 2023) и Флориссанта [вид *Crusopimpla rediviva* (Brues, 1910)]. Таким образом, можно утверждать, что триба *Twangsteini*, так же как *Crusopimpla*, иллюстрируют ранний этап становления подсем. Pimplinae современного облика. Ранее высказанное Копыловым (Kopylov et al., 2018) мнение о редукции валиков проподеума как о характерной черте прогрессивной эволюции пимплин получило дополнительную аргументацию. Описываемая в настоящей работе триба является еще одним доказательством филогенетической связи между мезозойскими *Labenopimplinae* и современными пимплинами. Также очевидно, что полная редукция валиков — более позднее явление.

Таким образом, триба *Twangsteini* обнаруживает очевидные связи как с мезозойскими *Labenopimplinae*, так и с рецентными пимплинами группы “Polysphincta”. В трибе имеют место как очевидные апоморфии, так и плезиоморфии. Это дает основание для отнесения ее к базальной, но в то же время специализированной и сильно продвинутой линии подсем. Pimplinae. В качестве гипотезы *Twangsteini* можно отнести к биологически угасшей линии мелких паразитов, частично занимающих нишу современных браконид. Учитывая вполне определенную близость *Twangsteini* с пимплинами группы “Polysphincta”, можно в качестве хозяев предположить взрослых пауков (Arachnida, Araneida) или их яйцевые коконы. Следовательно, необходимо говорить не о переходе группы “Polysphincta” к такой форме паразитирования, а скорее о сохранении первичных архаичных особенностей биологии этого таксона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств Государственного бюджетного учреждения культуры “Калининградский областной музей янтаря”. 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

- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008а. Т. 16. № 3. С. 75–96.
- Александрова Г.Н., Запорожец Н.И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 2 // Стратигр. Геол. корреляция. 2008б. Т. 16. № 5. С. 75–86.
- Каспарян Д.Р. Отряд Hymenoptera – перепончатокрылые, семейство Ichneumonidae – ихневмониды, Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Перепончатокрылые. Часть. 3. Л.: Наука, 1981. С. 1–32 (Определители по фауне, издаваемые Зоологическим ин-том АН СССР. Вып. 129).
- Каспарян Д.Р., Расницын А.П. О систематическом положении *Lithoserix williamsi* Brown (Hymenoptera, Ichneumonidae) из олигоцена Колорадо (США) // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 134–135.
- Копылов Д.С. Новое подсемейство настоящих наездников из нижнего мела Забайкалья и Монголии (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 76–85.
DOI: 10.1134/S0367144519040154
- Копылов Д.С. Новое подсемейство настоящих наездников (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) из верхнего мела Дальнего Востока России // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 59–69.
- Копылов Д.С. Новые ихневмониды (Hymenoptera, Ichneumonidae) из верхнемеловых янтарей Таймырского полуострова // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 52–59.
- Манукян А.Р. Новый вид рода *Crusopimpla* Kopylov et al., 2018 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) из верхнеэоценового балтийского янтаря // Палеонтол. журн. 2023. № 3. С. 84–91.
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174).
- Archibald S.B., Rasnitsyn A.P., Brothers D.J. et al. Modernisation of the Hymenoptera: ants, bees, wasps, and sawflies of the early Eocene Okanagan Highlands of western North America // Can. Entomol. 2018. V. 150. № 2. P. 205–257.
<https://doi.org/10.4039/tce.2017.59>
- Broad G.R., Shaw M.R., Fitton M.G. Ichneumonid Wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae): Their Classification and Biology // Handbooks for the Identification of British Insects. L., 2018. V. 7. № 12. P. 1–37.
- Gauld I.D. Latitudinal gradients in ichneumonid species-richness in Australia // Ecological Entomol. 1986. V. 11. P. 155–161.
- Gauld I.D., Dubois J. Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids // Syst. Entomol. 2006. V. 31. P. 529–564.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2006.00334.x>
- Gauld I.D., Wahl D.B., Broad G.R. The suprageneric groups of the Pimplinae (Hymenoptera: Ichneumonidae): a cladistic re-evaluation and evolutionary biological study // Zool. J. Linn. Soc. 2002. V. 136. P. 421–485.
<https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00031.x>
- Gómez I.C., Sääksjärvi I.E., Mayhew P.J. et al. Variation in the species richness of parasitoid wasps (Ichneumonidae: Pimplinae and Rhyssinae) across sites on different continents // Insect Conservation and Diversity. 2017. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1111/icad.12281>
- Hoffeins H.W. On the preparation and conservation of amber inclusions in artificial resin // Pol. J. Entomol. 2001. V. 70. P. 215–219.
- Iakovleva A.I., Galina N.A., Mychko E.V. Late Eocene (Priabonian) dinoflagellate cysts from Primorsky quarry, southeast Baltic coast, Kaliningrad Oblast, Russia // Palynology. 2022. V. 46. № 2. P. 1–40.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2021.1980743>
- Khalaim A.I. Subfamily Pimplinae // Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. V. II. Apocrita: Parasitica / Eds. Belokobylskij S.A., Samartsev K.G., Il'inskaya A.S. Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2019. Suppl. 8. P. 406–417.
- Klopfstein S. High diversity of pimpline parasitoid wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) from the lowermost Eocene Fur Formation (Denmark) // Geodiversitas. 2022. V. 44. № 23. P. 645–664.
- Kopylov D.S., Brothers D.J., Rasnitsyn A.P. Two new labenopimpline ichneumonids (Hymenoptera: Ichneumonidae) from the Upper Cretaceous of southern Africa // Afr. Invertebr. 2010. V. 51. № 2. P. 423–430.
- Kopylov D.S., Spasojevic T., Klopfstein S. New ichneumonids (Hymenoptera, Ichneumonidae) from the Eocene Tadushi Formation, Russian Far East // Zootaxa. 2018. V. 4442. № 2. P. 319–330.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4442.2.8>
- PBDB: Paleobiology Database [URL: <https://paleobiodb.org/#/>] (дата обращения: 4.03.2024).

Spasojevic T., Broad G.R., Sääksjärvi I.E. et al. Mind the outgroup and bare branches in total-evidence dating: a case study of pimpliform Darwin wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Syst. Biol.* 2021. V. 70. № 2. P. 322–339.

<https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa079>

Townes H.T. Genera of Ichneumonidae, Part 1 (Ephialtinae (Pimplinae), Tryphoninae, Labiinae, Adelogathinae, Xoridinae, Agriotypinae) // *Mem. Amer. Entomol. Inst.* 1969. № 11. 300 p.

Viertler A. Another one bites the dust: A new Lithoserix species (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) from the early Oligocene in France, with an evaluation of wing

morphometrics // *Fossil Record.* 2024. V. 27. № 1. P. 135–145.

<https://doi.org/10.3897/fr.27.116373>

Viertler A., Baur H., Spasojevic T. et al. Classifying fossil Darwin wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) with geometric morphometrics of fore wings // *PLoS ONE.* 2024. V. 17. № 11. P. 1–38.

<https://doi.org/10.1371/>

Wahl D.B., Gauld I.D. The cladistics and higher classification of the Pimpliformes (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Syst. Entomol.* 1998. V. 23. P. 265–298.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0275570>

Twangsteini – a New Tribe of the Subfamily Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) from Baltic Amber

A. R. Manukyan

Kaliningrad Regional Amber Museum, Kaliningrad, 236016 Russia

New tribe Twangsteini trib. nov. (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) including a new genus *Twangste* gen. nov. with a new species *T. belokobylskiji* sp. nov. is described from Late Eocene Baltic amber. It is supposed that the tribe Twangsteini is an extinct, basal and at the same time strongly advanced phylogenetic lineage of Pimplinae. This inference is based on a number of characters of similarity with the Mesozoic subfamily Labenopimplinae and a number of features of apomorphy and plesiomorphy. Morphological similarity with the recent group of genera “*Polysphincta*” is the basis for assumption that *Twangste* developed as a parasitoid on adult spiders (Arachnida, Araneida) or in their egg cocoons, and this biology is supposed to be primary for the *Polysphincta* genus group.

Keywords: Baltic Amber, Late Eocene, Priabonian, fossils, insects, Darwin wasps, Pimpliformes, trib., gen. et sp. nov.

УДК 567.31:551.781.31(470.45)

НОВЫЙ РОД ПРЯМОРОТЫХ АКУЛ (SQUALIFORMES, DALATIIDAE) ИЗ БЕРЕЗОВСКОЙ ТОЛЩИ (НИЖНИЙ ПАЛЕОЦЕН) НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2024 г. Е. В. Попов^{a, *}, В. А. Лопырев^a, А. А. Ярков^b

^aСаратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, 410012 Россия

^bВолжский филиал Волгоградского государственного университета, Волжский, Волгоградская обл., 404133 Россия

*e-mail: elasmodus74@mail.ru

Поступила в редакцию 16.06.2023 г.

После доработки 16.05.2024 г.

Принята к публикации 16.05.2024 г.

По отдельным зубам из нижней части березовской толщи (нижний палеоцен, датский ярус) в окрестностях хут. Расстригин (Волгоградская обл.) описываются новый род и вид пряморотых акул (Squaliformes: Dalatiidae) *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov. К новому роду отнесены также зубы *Centroselachus goordi* Mannering et Hiller, 2008 из палеоцена Новой Зеландии, которые классифицированы как *Danodalatias goordi* (Mannering et Hiller, 2008) comb. nov. Ассоциация двух видов с биполярным распространением в род *Danodalatias* gen. nov. позволяет предположить, что пряморотые акулы (Dalatiidae) в самом начале кайнозоя уже были распространены глобально, обитая как в мелководных эпиконтинентальных, так и в сравнительно глубоководных обстановках океанического шельфа.

Ключевые слова: Chondrichthyes, Elasmobranchii, Neoselachii, *Danodalatias* gen. nov., зубы, датский ярус, Волгоградское Правобережье

DOI: 10.31857/S0031031X24050085, EDN: QUWKXG

Современные пряморотые акулы (семейство Dalatiidae Gray, 1851) — небольшая группа катранообразных акул, включающая в себя семь родов и девять видов (Roskov et al., 2022). В их числе — самые мелкие представители группы (напр., карликовая колючая акулка *Squaliolus laticaudus* Smith et Radcliffe, 1912). Многие виды способны к биолюминесценции (Compagno, 1984). В ископаемом состоянии известны представители лишь четырех современных родов (Cappetta, 2012): *Dalatiidae*, *Isistius* (оба — с танета, верхний палеоцен), *Squaliolus* и *Euprotomicroides* vel *Mollisquama* (оба — лютет, средний эоцен). Также в составе семейства рассматривают еще семь исключительно ископаемых родов (Cappetta, 2012; Welton, 2016; Engelbrecht et al., 2017; Cappetta et al., 2021), известных по отдельным зубам, причем четыре из них (*Acrosqualiolus*, *Angoumeius*, *Eosqualiolus* и *Squaliodalatiidae*) были описаны по материалу из относительно глубоководных лютетских отложений Аквитанского бассейна, на юго-западе Франции (Adnet, 2006; Andet et al., 2006). В меловых отложениях семейство представлено тремя

таксонами¹. Всего по двум нижнечелюстным зубам из верхнего сеномана Литвы был описан *Squaliodalatiidae* sp. (Adnet et al., 2008), а на основе довольно многочисленного материала (408 экз.) из глубоководных отложений верхнего кампана Британской Колумбии (Канада) — вид *S. savoiei* Cappetta et al., 2021 (Cappetta et al., 2021). Из тех же отложений в Британской Колумбии по четырём нижнечелюстным зубам был описан еще один таксон — *Hessinodon wardi* Cappetta et al., 2021, условно отнесенный к семейству Dalatiidae (Cappetta et al., 2021). Молекулярная филогения современных катранообразных акул (метод молекулярных часов) показывает, что обособление семейства Dalatiidae могло произойти 116.1 млн л.н. (аптский век, конец раннего мела), а его радиация — 83.57 млн л.н. (поздний мел, рубеж сантон/кампан) (Straube et al., 2015).

¹ Еще один вид далатиид *Paraphorosoides ursulae* (Thies et Müller, 1993) из карбонатных фаций нижнего кампана района Ганновера в Германии (Thies, Müller, 1993; Kriwet et al., 2006) был сведен в синонимику вида *Protoxynotus misburgensis* Herman, 1975, который классифицирован в составе семейства Somniosidae (Feichtinger et al., 2024a).

В мелководных фациях палеогена Северной Африки (танет–нижний ипр) и Западной Европы (танет–верхний эоцен) широко распространены находки далатида *Isistius triturator* (Winkler, 1874) (Arambourg, 1952; Moreau et al., 2013; Carlsen, Cuny, 2014; и др.). Этот вид отмечался также в среднем эоцене Северного Приаралья (Гликман, 1964а) и Узбекистана (Case et al., 1996). С территории бывшего СССР, из танетской чаалджинской свиты Туркменистана Л.С. Гликманом (1964б) был описан вид *Dalatias turkmenicus* Glickman, 1964 (он же, видимо, изображен как *Dalatias* sp. в другой работе автора: Гликман, 1980, табл. XVI, фиг. 13), но его валидность вызывает сомнения (Cappetta, 2012, с. 133). Какие-то *Dalatiidae* указаны также для датских отложений Мангышлака (Гликман, 1980, с. 170) и Крыма (Удовиченко, 1998). Таким образом, ранняя (до позднего палеоцена) история семейства фрагментарна и плохо понятна. В связи с этим интересны новые находки пряморотых акул в отложениях мелководных эпиконтинентальных морей палеоцена юго-востока Русской плиты, на территории современного Нижнего Поволжья (Ярков, Попов, 1998).

В настоящей статье на основе материалов из березовской толщи (датский ярус нижнего палеоцена) Волгоградского Правобережья описываются новый род и вид пряморотых акул: *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov. Это первая достоверная находка пряморотых акул в палеогене европейской части России.

Изображенные зубы хранятся в колл. № 155 музея землеведения Саратовского государственного ун-та (СГУ). Авторы благодарны Ф.А. Триколиди (Всероссийский научно-исследовательский геологический ин-т им. А.П. Карпинского, С.-Петербург) и анонимному рецензенту за критический просмотр рукописи и сделанные замечания. Е.Б. Разумовская (г. Саратов), А.В. Бирюков (СГУ) и Т.П. Малышкина из Ин-та геологии и геохимии им. акад. А. Н. Заварицкого УрО РАН (ИГГ УрО РАН, Екатеринбург) помогали в полевых работах на местонахождениях в разные годы (1997–2022 гг.). С. Аднет и Г. Гуино (Ун-т Монпелье, Франция) в разное время участвовали в обсуждении таксономии ископаемых пряморотых акул. А. Маннеринг и Н. Хиллер (Музей Кентербери, Крайстчерч, Новая Зеландия) любезно предоставили оригиналы фотографий зубов *Centroselachus goordi* Mannering et Hiller, 2008. Микрофотографирование изображенных зубов выполнено на электронном микроскопе Tescan MIRA 2 LMU в лаборатории диагностики

наноматериалов и структур Ин-та физики СГУ (заведующий – А.М. Захаревич).

ГЕОЛОГИЧЕСКАЯ ОБСТАНОВКА

Длительное время присутствие отложений датского возраста в Нижнем Поволжье ставилось под сомнение (Курлаев, Ахлестина, 1988; Мусатов, 1996; Мусатов и др., 2004). Находки зубов эласмобранхий позволяют подтвердить датский возраст “горизонта глауконитовых песков”, локально развитого в Волгоградском Правобережье в основании палеоцена (рис. 1) (Ярков, Попов, 1998). В настоящее время эти отложения рассматриваются как березовская толща (Александрова и др., 2015).

Песчаные отложения березовской толщи (березовские слои, по Г.П. Леонову, 1957; также – мокро-березовская свита, по Л.И. Ермохиной, 1990, березовская свита по В.А. Мусатову и др., 2004) распространены локально на Приволжской моноклинали Воронежской антеклизы, где они подстилают опоки палеоценовой сызранской свиты в бассейне рек Балыклейка, Белая и Камышинка (север Волгоградского Правобережья) (Леонов, 1961). Выходы “глауконитовых песков”, под названием “слоев Белогородни”, были описаны Леоновым (1936) в разрезах по р. Березовая (или р. Мокрая Береза) в окрестностях хут. Расстригин Дубовского р-на Волгоградской обл. (рис. 1, а, б). Стратотип (С 49°31'09.7", В 45°00'28.8") для “березовской свиты” был установлен (Мусатов и др., 2004) в 1 км северо-восточнее хутора, по одному из оврагов правого берега р. Березовая, где она при впадении в залив Горный Балыклей образует собственный залив (на некоторых топографических картах отмечен как “зал. Расстрига”).

В основании березовской толщи повсеместно присутствует умеренно сцементированный базальный фосфоритовый горизонт (рис. 1, в) мощностью до 0.3 м, содержащий переотложенные остатки позднемеловых позвоночных (хрящевых и костных рыб, мозазавров). Залегают рассматриваемые отложения на сходных с ними по литологическому составу кварцево-глауконитовых песках береславской свиты маастрихтского возраста (Олферьев, Алексеев, 2005). На маастрихтский возраст переотложенного комплекса в базальном горизонте указывают находки в нем зубов акул: *Squalicorax pristodontus*, *Pseudocorax affinis*, *Palaeohypotodus bronni* и др. Из горизонта были ранее описаны химеры *Edaphodon eolucifer* (Попов, Ярков, 2001), осетровые рыбы “*Acipenser*” *gigantissimus* (Несов, 1997). Также здесь часты

Нижняя пачка березовской толщи представляет собой, очевидно, конденсированное образование. Здесь собраны многочисленные зубы эласмобранхий (восемь отрядов, 26 родов), в т.ч. виды-индексы датского яруса: *Sphenodus lundgreni*, *Striatolamia cederstroemi*, *Xampylodon brotzeni*, *Palaeohypotodus speyeri* (Александрова и др., 2015). Эти виды известны из классических датских разрезов Южной Швеции (Siverson, 1993, 1995) и Дании (Adolfssen, Ward, 2014, 2015; Adolfssen et al., 2017) и позволяют предполагать соответствие нижней части березовской толщи с интервалом нанопланктонных зон NP2-NP3 нижнего—среднего дания (Александрова и др., 2015). В датском комплексе позвоночных, помимо эласмобранхий, встречены также химеровые рыбы (Попов, 2004) и черепахи (Danilov et al., 2010). Остатки ископаемых беспозвоночных в березовской толще отсутствуют, микрофауна также не найдена (Мусатов и др., 2004; Александрова и др., 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Зубы нового рода и вида пряморотых акул были встречены на двух местонахождениях в окрестностях хут. Расстригин: Расстригин 1 (точка наблюдения ВРА-1; в 0.8 км к с.-з. от хут. Расстригин, левый борт в средней части оврага Крутой) и Расстригин 2 (ВРА-2; 3 км на север от хут. Расстригин, на южном берегу залива Горный Балыклей). Разрез ВРА-1, в основном, задернован, но он сходен с разрезом стратотипа своим стратиграфическим объемом, визуально отличаясь лишь меньшей выраженностью средней (алевритовой) пачки. На местонахождении ВРА-2 сохранилась лишь нижняя часть разреза, в объеме нижней пачки и подстилающих верхнемеловых пород небольшой мощности (рис. 1, в). На обоих разрезах использовалась методика водной отмывки объемных проб (n100 л) на разных интервалах разреза (показаны стрелками на рис. 1, в), с использованием колонки сит, с минимальным размером ячеек в 0.6 мм. Все опробованные уровни дали материал по эласмобранхиям, однако зубы *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov. были собраны лишь на некоторых из них (рис. 1, в). В разрезе ВРА-1 один верхнечелюстной зуб был получен на уровне 3 м выше базального горизонта, а также несколько нижнечелюстных зубов в 4–5 м выше подошвы. Основная часть материала по виду была получена с разреза ВРА-2 (интервал 2–6 м выше подошвы), причем зубы наилучшей сохранности и большего числа были найдены в интервале 3–4 м выше

подошвы. Всего на разрезе ВРА-2 было получено более 50 нижнечелюстных зубов (плюс около 200 отдельных коронок) и 10 верхнечелюстных зубов. Единичность находок верхнечелюстных зубов объясняется, по-видимому, их меньшими размерами и шиловидной формой, позволяющим легче теряться при использовании сита с ячейкой 0.6 мм. Меньшее количество зубов из разреза ВРА-1 пока объяснить сложно.

Измерения зубов делались по фотоснимкам СЭМ в программе ImageJ v1.53t. Система пряморотых акул и терминология зубов даны по А. Каппетте (Cappetta, 2012). Ключ к использованным терминам и измерениям показан на рис. 2.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТ Р Я Д SQUALIFORMES

СЕМЕЙСТВО DALATIIDAE GRAY, 1851

Род *Danodalatias* Popov, Lopyrev et Yarkov, gen. nov.

Название рода — по датскому ярусу палеоцена и от *Dalatias* — рода современных пряморотых акул.

Типовой вид — *Danodalatias ochevi* sp. nov.

Диагноз (по зубной системе). Ископаемый род далатиид с шиловидными верхнечелюстными зубами и широкими лабиолингвально сжатыми режущими нижнечелюстными зубами; имеется серия симметричных симфизных нижнечелюстных зубов. Верхнечелюстные зубы, известные только для типового вида, относительно крупные, до 2.5 мм в высоту. Коронки прямые или изогнуты дистально. Режущий край развит хорошо. Дистальный режущий край занимает верхнюю треть высоты коронки, мезиальный — апикальную половину высоты коронки у зубов переднего положения, и почти всю высоту у зубов более бокового положения. Киль коронки не выражен. Апрон на передних и близких к ним боковых зубах разделен на две ветви, отходящие от средней части зуба медио- и дистобазально, на зубах заднебокового положения он не выражен. Базальная выемка корня относительно глубокая и узкая; в нее открывается центральное отверстие, только на заднебоковых зубах выемка слабо выражена и центральное отверстие расположено лабиально под основанием коронки. Ветви корня близкие к прямоугольным. Лингвальный бугор корня умеренно развит, в его верхней части располагается центральнолингвальное отверстие. Присутствуют лабиальные и лингвальные краевые отверстия, как на мезиальной, так

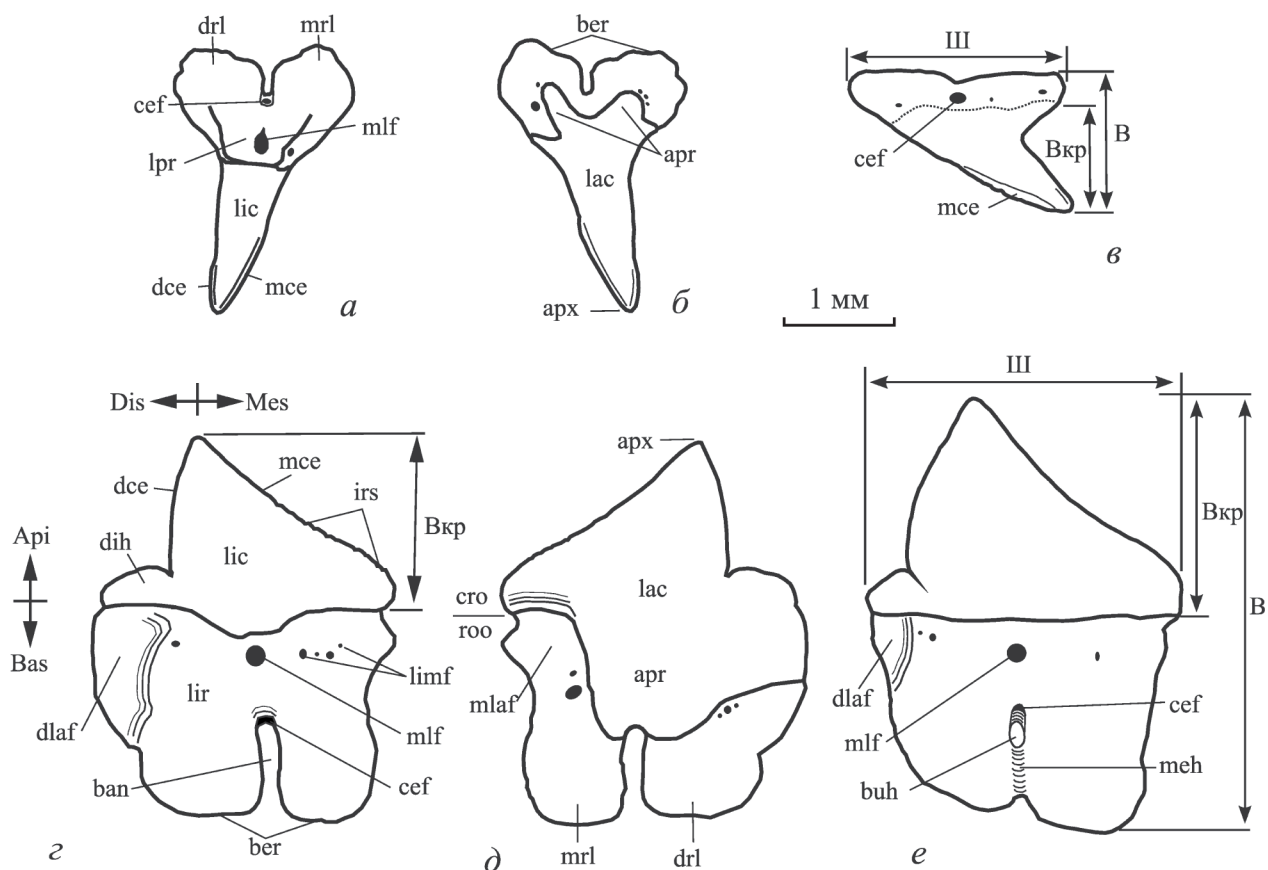


Рис. 2. Терминология и измерения зубов пряморотой акулы *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov., использованные в тексте: а, б – экз. СГУ, № 155/3, левый передний верхнечелюстной зуб: а – лингвально, б – лабиально; в – экз. СГУ, № 155/5, левый верхнечелюстной задний зуб, лабиально; г, д – голотип СГУ, № 155/7, левый нижнечелюстной передне-боковой зуб: г – лингвально, д – лабиально; е – экз. СГУ, № 155/9, правый нижнечелюстной переднебоковой зуб (реверсивно), лингвально. Обозначения: Аpi – апикальное направление, апикально; apr – апроп (фартук); apx – вершина (апекс) коронки; ban – базальная выемка корня; Bas – базальное направление, базально; ber – базальный край корня; buh – петля (корня); cef – центральное отверстие; cro – коронка; dce – дистальный режущий край; dih – дистальный киль (пятка) коронки; Dis – дистальное направление, дистально; dlaf – дисталингуальная соединительная фасетка; drl – дистальная ветвь корня; irs – нерегулярная зазубренность (коронки); lac – лабиальная сторона коронки; lamf – лабиальные краевые отверстия; lar – лабиальная поверхность корня; lic – лингвальная сторона коронки; limf – лингвальные краевые отверстия; lir – лингвальная поверхность корня; lpr – лингвальный выступ (бугор) корня; mce – мезиальный режущий край; meh – центральнолабиальная борозда (условно показана на лингвальной стороне корня, фиг. 2, е); Mes – мезиальное направление, мезиально; mlaф – мезиолабиальная соединительная фасетка; mlf – центральнолингуальное отверстие; mrl – мезиальная ветвь корня; roo – корень; измерения: В – высота зуба; Вкр – высота коронки; Ш – ширина зуба.

и на дистальной ветвях корня, при этом лабиальные обычно развиты лучше.

Нижнечелюстные зубы до 12 мм высотой, с невысокими коронками и с умеренно или сильно перекрывающимися зубами. Коронки прямые или слабо наклоненные дистально, у передних и боковых зубов асимметричные, у симфизных зубов – симметричные, не зазубрены или слабо, неправильно зазубрены по одному или обоим режущим краям. Мезиальный режущий край коронки вогнутый, дистальный – выпуклый; у симфизных зубов оба режущих края выпуклые.

С дистальной стороны зуба расположен киль коронки. Апроп очень широкий и уплощенный, его нижний край развит относительно слабо, слабо охватывает или не охватывает петлю корня. Базальная выемка корня относительно глубокая и узкая, переходящая в петлю, или неглубокая, соединенная с петлей центральнолабиальной бороздой. В петле открывается центральное отверстие. С лингвальной стороны расположено хорошо развитое центральнолингуальное отверстие, а на мезиальной и дистальной ветвях корня отмечаются более или менее развитые лабиальные и лингвальные краевые отверстия.

Базальный край коронки с лингвальной стороны прямой или слабовыгнутый.

Видовой состав. Кроме типового вида, *D. goordi* (Mannering et Hiller, 2008), comb. nov. из глубоководных отложений палеоцена Новой Зеландии.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Dalatias Rafinesque*, 1810 новый род отличается следующими признаками: (1) верхнечелюстные зубы *Danodalatias* gen. nov. имеют режущие кромки, хотя и не достигающие основания коронки, а также апрон на большинстве зубов и субпрямоугольные ветви корня; (2) нижнечелюстные зубы нового рода пропорционально более широкие; также, в отличие от прямых режущих краев коронки *Dalatias* (кроме некоторых передних зубов *Dalatias orientalis* Malyshkina, см.: Malyshkina et al., 2023), у них мезиальный край коронки вогнутый, дистальный — выпуклый, значительно слабее развита зазубренность (у большинства зубов отсутствуя полностью); апрон нового рода слабее развит, лишь у части зубов он доходит до петли корня, которую он слабо охватывает, а базальная выемка корня более глубокая на многих зубах.

Основные различия других родов современных и ископаемых далатиид и *Danodalatias* gen. nov. заключаются в следующем.

Род *Acrosqualiolus* Adnet, 2006 значительно отличается очень высокими и узкими коронками на всех зубах, как верхней, так и нижней челюсти; базальная выемка корня, хорошо развитая у *Danodalatias* gen. nov., у *Acrosqualiolus* отсутствует на верхнечелюстных зубах и слабо выражена на нижнечелюстных зубах, она не доходит до петли, а сама петля не образует сквозного отверстия; также верхнечелюстные зубы *Acrosqualiolus* характеризуются наличием дистального киль коронки, а их корни не разделены на ветви, в отличие от *Danodalatias* gen. nov.

Род *Angoumeius* Adnet, Cappetta et Reynders, 2006 отличается от *Danodalatias* gen. nov., как и других далатиид, верхнечелюстными зубами иного типа — низкими и широкими, треугольными, близкими по своему типу к аналогичным зубам семейства *Centrophoridae*; на нижнечелюстных зубах *Angoumeius* корни более узкие в базальной части, чем у *Danodalatias* gen. nov.; также у них в сравнении с новым родом более крупная и широкая петля, коронка более узкая и сильнее наклоненная дистально, с менее вогнутым или почти прямым мезиальным краем, а апрон сильнее развит и всегда значительно и глубоко разделен петлей.

Род *Eodalatias* Engelbrecht, Mörs, Reguero et Kriwet, 2017 в сравнении с *Danodalatias* gen. nov. имеет иные пропорции нижнечелюстных зубов — более высокую коронку с прямым дистальным краем и слабее вогнутым мезиальным, более развитой, правильной зазубренностью, а также высокий корень со значительно вытянутыми ветвями и длинной базальной выемкой. Верхнечелюстные зубы рода *Eodalatias* неизвестны.

Род *Eosqualiolus* Adnet, 2006 отличается от *Danodalatias* gen. nov. более вытянутыми и тонкими коронками верхнечелюстных зубов, более заостренными, а не прямоугольными ветвями корней; нижнечелюстные зубы *Eosqualiolus* в сравнении *Danodalatias* gen. nov. более узкие, с более высокими коронками; также на зубах *Eosqualiolus* киль коронки не субгоризонтальный, как у нового рода, а наклоненный — его дистальный край выше мезиального края; апрон у зубов *Eosqualiolus* сильнее охватывает петлю, а сама петля не бывает сквозной.

Род *Euprotomicroides* Hulley et Penrith, 1966 имеет верхнечелюстные зубы с более короткими коронками и более округлыми ветвями корней, чем у *Danodalatias* gen. nov.; нижнечелюстные зубы *Euprotomicroides* довольно своеобразны; они не только в целом значительно выше в сравнении с *Danodalatias* gen. nov., но и отличаются вытянутыми и прямыми коронками без вогнутого мезиального края, совершенно не наклоненными дистально; также у этого рода петля и базальная выемка корня слабее выражена, и не встречается глубокая выемка, делящая корень на ветви.

Род *Isistius* Gill, 1864 отличают более узкие “крючковидные” верхнечелюстные зубы, в т.ч. узкие корни, но наиболее характерны нижнечелюстные зубы — в отличие от нового рода, все их нижнечелюстные зубы симметричны, широкой треугольной формы, с прямыми режущими краями; дистальный киль коронки на всех зубах *Isistius* отсутствует, а апрон очень расширен, и его границы очень слабо развиты.

Род *Oligodalatias* Welton, 2016 отличается от *Danodalatias* gen. nov. более заостренными ветвями корней на верхнечелюстных зубах (в целом, зубы верхней челюсти неполно изучены); нижнечелюстные зубы *Oligodalatias* в сравнении с *Danodalatias* gen. nov. характеризуются более низкими коронками с более крупной и правильной зазубренностью, с выпуклой мезиальной и прямой дистальной кромкой, и более узким апроном; корни *Oligodalatias* отличаются

значительной высотой, их ветви длинные, отчетливо и почти всегда разделены очень широкой базальной выемкой.

Род *Squaliodalatias* Adnet, Cappetta et Reyn- ders, 2006 характеризуется на верхнечелюстных зубах более глубокой базальной выемкой корня и более округлыми ветвями корней; нижнечелюстные зубы *Squaliodalatias* имеют значительно более низкие, сильнее дистально наклоненные коронки, чем у *Danodalatias* gen. nov., а также сигмоидальный или выпуклый мезиальный край коронки; апрон у *Squaliodalatias* более отчетливый, сильнее охватывает более широкую петлю и спускается очень низко в базальном направлении на корень.

Род *Squaliolus* Smith et Radcliffe, 1912 в сравнении с *Danodalatias* gen. nov. характеризуется более узкими верхнечелюстными зубами с остроугольными ветвями корней, отсутствием режущих краев коронки; нижнечелюстные зубы, в отличие от нового рода, имеют более высокие корни, но более низкие, сильнее наклоненные дистально коронки, с выпуклым или сигмоидальным мезиальным краем; апрон у зубов *Squaliolus* сильнее охватывает петлю, а базальная выемка корня выражена слабее, чем у *Danodalatias* gen. nov., и не делит корень на ветви, так как не доходит до петли, а сама петля не сквозная.

Род *Hessinodon* Cappetta, Morrison et Adnet, 2021 имеет очень своеобразные нижнечелюстные зубы — низкие, треугольные, симметричные, выпуклые с лабиальной стороны коронки и вогнутые с лингвальной, с высоким прямоугольным корнем без петли, без соединительных фасеток. Особенности зубов рода *Hessinodon* позволяют уверенно отличать его от всех остальных представителей семейства *Dalatiidae*, а само его отнесение к данному семейству условно.

Danodalatias ochevi Popov, Lopyrev et Yarkov, gen. et sp. nov.

Вид назван в честь палеонтолога, проф. Саратовского ун-та В.Г. Очева (1931–2004).

Голотип — СГУ, № 155/7, правый нижнечелюстной переднебоковой зуб; Волгоградская обл., Дубовский р-н, хут. Расстригин, местонахождение ВРА-2; нижний палеоцен, датский ярус, березовская толща, интервал 3–4 м выше базального фосфоритового горизонта.

Описание (рис. 2, 3). Верхнечелюстные зубы (рис. 3, а–е) высотой до 2.5 мм. Коронка прямая, шиловидная; в первых сериях слабо наклоненная дистально, в более задних — сильнее. Режущие края четкие. Дистальный режущий край занимает апикальную 1/3 высоты коронки,

мезиальный — от 1/2 (передние серии) до почти всей ее длины (кроме самого базального участка). Лабиально коронка спускается значительно ниже и образует базально раздвоенный апрон, две ветви которого расходятся мезио- и дистобазально в виде невысоких гребней. В передних сериях дистальная ветвь апраона может быть слабее развитой, а на заднебоковых зубах апрон перестает отчетливо выделяться. Контакт коронок с корнями нечеткий. Корень с хорошо выраженными ветвями, широкий; ветви корня от близких к ромбическим (передние серии) до почти прямоугольных (задние серии). В задних сериях мезиальная ветвь корня часто более узкая, чем дистальная. Лингвальный бугор корня лучше выражен в передних сериях, с обеих сторон от него имеются выемки, у зубов задних серий бугор и выемки слабо развиты. Лингвально в верхней части корня на бугре есть центральнолингвальное отверстие, по одному краевому отверстию располагаются в выемках корня. Краевые отверстия располагаются и на лабиальной поверхности корня, мезиальнее и дистальнее ветвей апраона. Умеренно развитая и узкая базальная выемка на большинстве зубов присутствует, она подчеркивает ветви корня и в нее открывается центральное отверстие. В заднебоковых сериях базальная выемка ослабевает или почти исчезает, и центральное отверстие выходит с лабиальной стороны под основанием коронки.

Нижнечелюстные зубы высотой до 4 мм. Нижнечелюстные симфизные зубы (рис. 3, ж, з) билатерально-симметричные, невысокие. Высота коронки приблизительно равна высоте корня. Режущие края коронки цельные, выпуклые (сильнее в базальной половине, в апикальной половине более прямые). Кили коронки присутствуют с двух ее сторон, резко отделены от центральной вершины; они образуют небольшое нависание над корнем латерально. Контакт коронки и корня лингвально хорошо выражен, почти прямой или слабо дугообразный. Лабиально базальная часть коронки образует широкий апрон, достигающий до петли и слабо охватывающий ее в верхней части. Корень с округлым базальным краем, базальная выемка корня широкая, глубокая и обычно отделенная от петли. Для сочленения с соседними зубами присутствуют соединительные фасетки, по форме почти треугольные, некрупные и не шире кили коронки. В верхней части лингвальной поверхности корня есть укрупненное центрально-лингвальное отверстие, вертикально овальное. С одной или обеих сторон корня присутствуют мелкие лингвальные краевые отверстия. Ниже

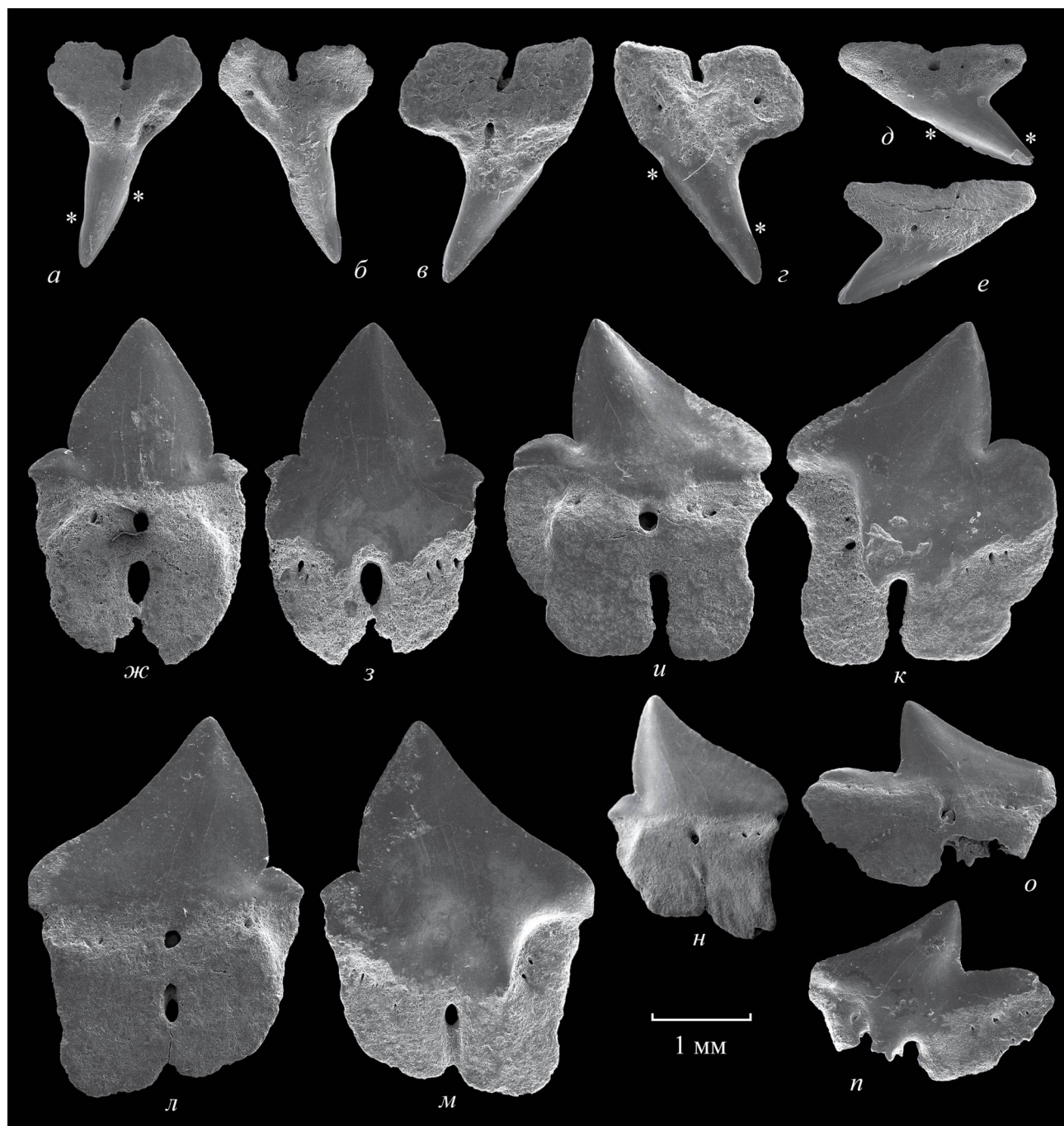


Рис. 3. Зубы пряморотой акулы *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov.: а, б – экз. СГУ, № 155/3, левый передний верхнечелюстной зуб: а – лингвально, б – лабиально; в, г – экз. СГУ, № 155/4, левый верхнечелюстной зуб: в – лингвально, г – лабиально; д, е – экз. СГУ, № 155/5, левый верхнечелюстной задний зуб: д – лабиально, е – лингвально; ж, з – экз. СГУ, № 155/6, нижнечелюстной симфизный зуб: ж – лингвально, з – лабиально; и, к – голотип СГУ, № 155/7, левый нижнечелюстной переднебоковой зуб: и – лингвально, к – лабиально; л, м – экз. СГУ, № 155/8, правый нижнечелюстной переднебоковой зуб: л – лингвально, м – лабиально; н – экз. СГУ, № 155/9, левый нижнечелюстной задний зуб, лингвально; о, п – экз. СГУ, № 155/10, левый нижнечелюстной задне-боковой зуб (зуб комиссуры): о – лингвально, п – лабиально; Волгоградская обл., Дубовский р-н, хут. Расстригин, местонахождение Расстригин-2; нижний палеоцен, датский ярус, березовская толща, интервал 3–4 м выше базального горизонта. Звездочки (*) обозначают начало режущего края на мезиальном и дистальном краях коронок верхнечелюстных зубов.

центральнолингвального отверстия обычно развита крупная петля, проходящая насквозь корня. Лабиально есть по несколько мелких краевых отверстий с разных сторон апрона.

Нижнечелюстные переднебоковые зубы (рис. 3, и–н) с низкими коронками, приблизительно равными по высоте корню. Коронка широкая, с хорошо выраженным коротким и выгнутым дугообразно дистальным килем и широкой лезвиевидной центральной вершиной. Вершина коронки смещена в дистальную половину. Мезиальный режущий край отчетливо вогнутый, дистальный — выпуклый; оба, как правило, не зазубрены. Слабая зазубренность может появляться на мезиальном режущем крае зубов передних серий; у зубов первой (?), после симфизной, серии неравномерная слабая зазубренность может быть и у дистального режущего края. Мезиальная часть коронки образует полукруглое нависание над корнем. Лингвальный контакт коронки и корня четкий, прямой или с базальной выгнутостью в средней части, доходящей до центральнолингвального отверстия. Лабиально базальная часть коронки образует апрон. Апрон в мезиальной части узкий; его дистальная часть более широкая и наклонная, протягивающаяся дистоапикально. Апрон не доходит, или доходит и слабо охватывает петлю, или объединенную с ней базальную выемку корня. Корень слабо вздутый поперечно в средней части с лингвальной стороны. Базальные очертания ветвей корня округлые, ветви могут быть хорошо выражены за счет глубокой базальной выемки. В целом базальный край корня почти горизонтален, у более дистальных зубов сильнее скошен дистоапикально. У зубов более переднего положения мезиолабиальная и дистолингвальная соединительные фасетки корня хорошо развиты, последняя — широкая и высокая. Дистальнее по зубному ряду перекрытие зубов ослабевает. Лингвально около контакта корня с коронкой располагается хорошо развитое центральнолингвальное отверстие, также имеются по одному либо по два меньших краевых отверстий мезиальнее и дистальнее центральнолингвального, почти на одном уровне с ним. По несколько мелких краевых отверстий развиты лабиально, вдоль ветвей апрона. Также на корне располагается вертикально вытянутая петля, проходящая корень насквозь, или объединенная с ней узкая и высокая базальная выемка корня. Если петля отделена от базальной выемки, то последняя слабее развита и переходит в петлю по центрально-лабиальной борозде.

Нижнечелюстные заднебоковые зубы наиболее дистального положения (зубы комиссуры)

(рис. 3, о, п) широкие. Коронка широкая, но мезиально над корнем не нависает, а дистально корень выдвинут сильнее. Мезиальный режущий край длинный, слабовогнутый; дистальный слабовыпуклый, почти вертикальный; дистальный киль коронки длинный, его режущий край и основание почти параллельны. Лингвально контакт коронки и корня дугообразный, слабо выгнутый базально. С лабиальной стороны основание коронки образует апрон. Апрон лучше развит в мезиальной половине корня, дистально он слабее охватывает петлю. Корень с плоской лабиальной поверхностью. Лингвально он слегка выпуклый, на нем есть хорошо развитое центральнолингвальное отверстие, ниже него обычно находится петля. Присутствуют лабиальные и лингвальные краевые отверстия — по крайней мере, одно мезиальное и два–три дистальных. Корень высокий в мезиальной половине, дистальнее он уменьшается. Дистолингвальная соединительная фасетка отсутствует. Базальная выемка хорошо развита, она может быть объединена с петлей.

Размеры в мм и соотношения³:

Экз. №	В	Ш	Т	Вкр	Вкр/В
СГУ 155/3 [В]	2.4	1.5	0.6	1.3	0.54
СГУ 155/4 [В]	2.4	1.8	0.7	1.2	0.5
СГУ 155/5 [В]	1.3	2.1	0.5	0.8	0.62
СГУ 155/6 [Н]	3.5	2.2	0.6	1.7	0.49
СГУ 155/7 (голотип) [Н]	3.5	2.7	0.8	1.8	0.51
СГУ 155/8 [Н]	3.9	2.6	0.6	2.0	0.51
СГУ 155/9 [Н]	2.5	1.8	0.5	1.2	0.48
СГУ 155/10 [Н]	1.8	2.4	0.4	0.9	0.5

Сравнение. От вида *Danodalatias goordi* (Mannering et Hiller, 2008) comb. nov. новый вид отличается в два–три раза меньшими размерами зубов, более низкими и менее прямыми (немного более наклоненными дистально, кроме симфизных зубов) коронками нижнечелюстных зубов, отсутствием выраженной зазубренности на большинстве зубов. Верхнечелюстные зубы для *D. goordi* не известны.

Материал. 10 верхнечелюстных и более 200 нижнечелюстных зубов разной сохранности (большинство — отдельные коронки) из березовской толщи двух местонахождений в окрестностях хут. Расстригин. Сборы авторов 1987–2022 гг.

³ Обозначения измерений и соотношений: Ш — ширина зуба, В — высота зуба, Т — максимальная толщина зуба, Вкр — максимальная лабиальная высота коронки, Вкр/В — отношение высоты коронки к высоте зуба. Обозначение типа зубов в таблице: [В] — верхнечелюстные; [Н] — нижнечелюстные.

ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *Centroselachus goordi* Mannering et Hiller, 2008 был описан по двум десяткам зубов плохой сохранности из датских отложений на р. Ваипара (Waipara) [из датского “аргиллита Лобурн” (Loburn Mudstone) и залегающей выше датско–танетской формации “песчаник Ваипара” (Waipara Greensand)] Южного о-ва Новой Зеландии (Mannering, Hiller, 2008). Были изображены семь зубов неполной сохранности – голотип из “аргиллита Лобурн” (разрез S2), паратип и еще четыре зуба из “песчаника Ваипара” (разрезы S2, S3, S4 и S7; зубы из первых двух местонахождений изображены), а также зуб из разреза S4 (“песчаник Ваипара”), который был ошибочно интерпретирован как единственный верхнечелюстной. Этот зуб имеет мезиально изогнутую апикальную часть коронки (Mannering, Hiller, 2008, рис. 9G–H). Зубы этого вида *Centroselachus* были диагностированы как имеющие “bilobated root, upright triangular cusps with curved cutting edges and variably developed serrations” (Mannering, Hiller, 2008, с. 1350). В статье был изображен единственный из зубов (голотип), происходящий из датского “аргиллита Лобурн”; этот зуб лишен зазубренности коронки. Остальные зубы происходят из более молодых отложений и показывают разную степень выраженности слабой зазубренности, что может говорить о гетерогенном характере типовой серии или об изменчивости этого признака в пределах вида. Еще один неполный зуб из “песчаника Ваипара” (разрез S3) был классифицирован как *Dalatias* sp. (Mannering, Hiller, 2008, рис. 8) – по причине более развитой зазубренности по обоим краям коронки. Возможно, это более передний зуб с лучше развитой зазубренностью, чем другие зубы типовой серии *Centroselachus goordi* (исключая его голотип).

Вместе с тем, сохранившееся строение корня *C. goordi* отличается от такового у вида *C. speridater* (Bocage et Capello, 1864)⁴ и в целом семейства *Somniosidae*. Общей особенностью васкуляризации корней зубов представителей *Somniosidae* является развитие с лабиальной стороны исключительно краевых отверстий, расположенных мезиальнее и дистальнее апрона, при отсутствии петли корня с центральным

отверстием, разделяющей апрон (что наблюдается у *Dalatiidae* и *Centroselachus goordi*). Таким образом, зубы *C. goordi* отнесены к *Somniosidae* ошибочно, в то время как они имеют много общего с зубами далатиид (Herman et al., 1989, табл. 20; 2005, табл. 1–8).

Особенности строения зубов *C. goordi* в принимаемом при первоописании объеме [невysokие, сравнительно широкие и прямые коронки нижнечелюстных зубов; размещение питательных отверстий по типу 6 (sensu Herman et al., 1986); умеренно развитый апрон, слабо раздвоенный базально] позволяют рассматривать этот вид как далатиида и в составе нового рода, что выражается в новой комбинации *Danodalatias goordi* (Mannering et Hiller, 2008) comb. nov.

Этот вид был найден в составе комплекса глубоководных таксонов (*Chlamydoselachus*, *Notidanodon*, *Heptatrachias*, *Pseudoechinorhinus*, *Centrophorus* и другие), и такой комплекс может быть интерпретирован по аналогии с распространением современных представителей группы как глубоководный, типичный для внешней части шельфа и верхней части континентального склона. Однако седиментологические и петрографические данные позволили авторам интерпретировать обстановку, как относящуюся к средней части шельфа (Mannering, Hiller, 2008). Распространение вида *D. goordi* (Mannering et Hiller, 2008) comb. nov. – новозеландский ярус теурий (соответствует датско–танетскому интервалу общей шкалы), или, как предполагают авторы, большинство таксонов комплекса акул относится к датско–зеландскому интервалу (Mannering, Hiller, 2008).

Ассоциация двух видов (*D. ochevi* sp. nov. и *D. goordi*) в род *Danodalatias* gen. nov. с биполярным распространением позволяет предположить, что пряморотые акулы (*Dalatiidae*) в самом начале кайнозоя уже были распространены глобально, обитая как в мелководных эпиконтинентальных, так и в сравнительно глубоководных обстановках океанического шельфа. *D. goordi* при этом представляет собой наиболее древнюю находку семейства далатиид (*Dalatiidae*) в Южном полушарии. Другие виды далатиид в палеоцене Южного полушария неизвестны. В раннем эоцене здесь появляется другой таксон – *Eodalatias australis* Engelbrecht, Mörs, Reguero et Kriwet, 2017, который был описан по трем нижнечелюстным зубам из ипрских отложений (пачки TELM 4 и 5) формации Ла Месета Антарктиды (Engelbrecht et al., 2017).

⁴ Современная длинноносая белоглазая акула *Centroscyllium crepidater* (Bocage et Capello, 1864) некоторыми исследователями (Herman et al., 1989; Compagno et al., 2005; Adnet, 2006; и др.) рассматривается в составе монотипического рода *Centroselachus* Garman, 1913. Вид *Centroselachus goordi* был описан как единственный ископаемый вид этого рода (Mannering, Hiller, 2008).

Из церитового известняка (нижний даний, зона NP1) формации Рёдвиг Дании был описан единственный нижнечелюстной зуб *Squaliodalatias* sp. (Adolfssen, Ward, 2015, рис. 3 F1-F3; Adolfssen et al., 2017), который по общей конструкции и размеру очень похож на переднебоковые нижнечелюстные зубы *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov., отличаясь от них более узкой коронкой, более узкой и высокой центральной вершиной, сильнее наклоненной дистально и более нависающей над дистальным килем, более прямым мезиальным краем коронки. Еще один похожий зуб *Squaliodalatias* sp. был недавно описан из датской (зона NP1) формации Олчинг Австрии (Feichtinger et al., 2024b, рис. 5G-H). Можно считать, что в дании Европы существовало, по крайней мере, два таксона пряморотых акул – *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov. и *Squaliodalatias* sp.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 22-27-00134, <https://rscf.ru/project/22-27-00134/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова Г.Н., Ахметьев М.А., Беньямовский В.Н. и др. Унифицированная стратиграфическая схема палеогеновых отложений Поволжско-Прикаспийского субрегиона. Объяснительная записка / Ред. Ахметьев М.А. М.: ВНИГНИ, 2015. 96 с. + 8 листов.
- Гликман Л.С. Подкласс Elasmobranchii. Акуловые // Основы палеонтологии. Бесчелюстные и рыбы / Ред. Обручев Д.В. М.: Наука, 1964а. Т. 11. С. 196–237.
- Гликман Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1964б. 229 с.
- Гликман Л.С. Эволюция меловых и кайнозойских ламноидных акул. М.: Наука, 1980. 248 с.
- Ермохина Л.И. Стратиграфия и условия формирования палеоценовых и нижнеэоценовых отложений Поволжья и Общего Сырта. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. Киев: ИГН АН УССР, 1990. 24 с.
- Железко В.И., Козлов В.А. Эласмобранхии и биостратиграфия палеогена Зауралья и Средней Азии. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 324 с. (Материалы по стратиграфии и палеонтологии Урала. Вып. 3).
- Курлаев В.И., Ахлестина Е.Ф. Палеоген Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Саратовский ун-т, 1988. 203 с. (Деп. в ВИНТИ. № 8825–В88).
- Леонов Г.П. Палеогеновые отложения Сталинградского Поволжья и их соотношения с соответствующими образованиями бассейнов рек Дона и Днепра // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1936. Т. 14. № 4. С. 287–320.
- Леонов Г.П. Опыт построения межрегиональной стратиграфической схемы палеогеновых отложений Русской плиты // Вестн. Моск. ун-та. Геол. 1957. № 1. С. 169–177.
- Леонов Г.П. Основные вопросы региональной стратиграфии палеогеновых отложений Русской плиты. М.: Изд-во МГУ, 1961. 453 с.
- Мусатов В.А. Биостратиграфия палеогеновых отложений Нижнего Поволжья по известковому нанопланктону. Автореф. дисс. ... канд. геол.-мин. наук. Саратов, 1996. 25 с.
- Мусатов В.А., Музылев Н.Г., Ступин С.И. Палеоценовые отложения Поволжья и Северного Прикаспия: новые данные, событийный подход // Вопросы стратиграфии фанерозоя Поволжья и Прикаспия / Ред. Иванов А.В., Мусатов В.А. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2004. С. 226–258.
- Несов Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1997. 269 с.
- Олферьев А.Г., Алексеев А.С. Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы: объяснительная записка. М.: ПИН РАН, 2005. 204 с.
- Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В. Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во ГосУНЦ “Колледж”, 1999. 230 с.
- Попов Е.В. Меловые и палеоценовые химеровые рыбы (Holoccephali, Chimaeroidei) юга Европейской России (морфология, система, стратиграфическое распространение). Дисс. ... канд. геол.-мин. наук. Саратов: СГУ, 2004. 480 с.
- Попов Е.В., Ярков А.А. Новый гигантский Edaphodon (Holoccephali, Edaphodontidae) из березовских слоев (нижний палеоцен) Волгоградского Поволжья // Палеонтол. журн. 2001. № 2. С. 76–80.
- Ярков А.А. История изучения мозазавров в России и некоторые замечания по их систематике // Вопросы стратиграфии палеозоя, мезозоя и кайнозоя: Межвуз. науч. сб. 1993. Вып. 7. С. 26–40.
- Ярков А.А., Попов Е.В. Новая фауна хрящевых рыб из березовских слоев (нижний палеоцен) Волгоградского Поволжья: предварительные данные // Вопр. палеонтол. и стратигр. Нов. сер. Вып. 1. Саратов: Изд-во ГосУНЦ “Колледж”, 1998. С. 59–65.
- Adnet S. Nouvelles faunes de sélaciens (Elasmobranchii, Neoselachii) de l'Éocène des Landes (Sud-Ouest, France). Implication dans les connaissances des communautés d'eaux profondes // Palaeo Ichthyologica. 2006. V. 10. P. 1–128.

- Adnet S., Cappetta H., Mertiniene R.A.* Re-evaluation of squaloid shark records from the Albion and Cenomanian of Lithuania // *Cret. Res.* 2008. V. 29. № 4. P. 711–722. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.01.014>
- Adnet S., Cappetta H., Reynders J.* Nouveaux genres de Squaliformes (Chondrichthyes) du Paléogène des Landes (Sud-Ouest de la France) // *Paläontol. Z.* 2006. V. 80. № 1. P. 60–67. <https://doi.org/10.1007/BF02988398>
- Adolfsson J., Milàn J., Friedman M.* Review of the Danian vertebrate fauna of southern Scandinavia // *Bull. Geol. Soc. Denmark.* 2017. V. 65. P. 1–23. <https://doi.org/10.37570/bgsd-2017-65-01>
- Adolfsson J., Ward D.J.* Crossing the boundary: an elasmobranch fauna from Stevns Klint, Denmark // *Palaeontology.* 2014. V. 57. Pt. 3. P. 591–629. <https://doi.org/10.1111/pala.12079>
- Adolfsson J., Ward D.J.* Neoselachians from the Danian (Early Paleocene) of Denmark // *Acta Palaeontol. Pol.* 2015. V. 60. № 2. P. 313–338. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0123>
- Arambourg C.* Les vertébrés fossiles des gisements de phosphates (Maroc–Algérie–Tunisie) // *Notes Mém. Serv. Géol. Maroc.* 1952. V. 92. P. 1–372.
- Cappetta H.* Handbook of Paleichthyology – Chondrichthyes – Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. München: Verl. Dr. Friedrich Pfeil, 2012. 512 p.
- Cappetta H., Morrison K., Adnet S.* A shark fauna from the Campanian of Hornby Island, British Columbia, Canada: an insight into the diversity of Cretaceous deep-water assemblages // *Hist. Biol.* 2021. V. 33. № 8. P. 1121–1182.
- Carlsen A.W., Cuny G.* A study of the sharks and rays from the Lillebælt Clay (Early–Middle Eocene) of Denmark, and their palaeoecology // *Bull. Geol. Soc. Denmark.* 2014. V. 62. P. 39–88. <https://doi.org/10.37570/bgsd-2014-62-04>
- Case G.R., Udovichenko N.I., Nessov L.A. et al.* A Middle Eocene selachian fauna from the White Mountain Formation of the Kizylkum Desert, Uzbekistan, C.I.S. // *Palaeontogr. Abt. A.* 1996. V. 242. № 4–6. P. 99–126.
- Compagno L.J.V.* FAO species catalogue. Vol. 4. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 1. Hexanchiformes to Lamniformes // *FAO Fish. Synop.* 1984. V. 125. P. 1–249.
- Compagno L.J.V., Dando D., Fowler S.* Sharks of the World. Princeton field guides. L.: Harper Collins Publ. Ltd., 2005. 368 p.
- Danilov I.G., Averianov A.O., Yarkov A.A.* *Itilochelys rasstrigin* gen. et sp. nov., a new hardshelled sea turtle (Cheloniidae sensu lato) from the Lower Paleocene of Volgograd Province, Russia // *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* 2010. V. 314. № 1. P. 24–41.
- Engelbrecht A., Mörs T., Reguero M.A., Kriwet J.* Eocene squalomorph sharks (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Antarctica // *J. South Amer. Earth Sci.* 2017. V. 78. P. 175–189.
- Feichtinger I., Kindlimann R., Guinot G. et al.* First record of the somniosid shark *Protoxynotus misburgensis* from the Santonian (Late Cretaceous) of the Southern Tethyan Realm // *Hist. Biol.* 2024a. V. 36. № 2. P. 372–377. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2162401>
- Feichtinger I., Pollerspöck J., Harzhauser M. et al.* Earliest Danian outer neritic elasmobranch assemblages reveal an environmentally controlled faunal turnover at the Cretaceous–Palaeogene boundary in the northern Tethyan Realm (Austria) // *Papers in Palaeontology.* 2024b. V. 10. № 1. e1547. <https://doi.org/10.1002/spp2.1547>
- Herman J., Hovestadt-Euler M., Hovestadt D.C.* Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodolulites in living superspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Part A: Selachii. No. 3: Order: Squaliformes – Families: Echinorhinidae, Oxyntidae and Squalidae // *Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique, Biol.* 1989. V. 59. P. 101–158.
- Herman J., Hovestadt-Euler M., Hovestadt D.C.* Contribution to the odontological study of the Chondrichthyes. 3. The genus *Isistius* Gill, 1864 // *Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique, Biol.* 2005. V. 75. P. 21–33.
- Kriwet J., Thies D., Müller A.* *Paraphorosoides* gen. nov., a replacement name for *Palaeomicroides* Thies and Müller, 1993 (Chondrichthyes, Squaliformes), a preoccupied name // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. № 2. P. 487. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26\[487:P-GNARN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[487:P-GNARN]2.0.CO;2)
- Malyshkina T.P., Ward D.J., Nazarkin M.V. et al.* Miocene Elasmobranchii from the Duho Formation, South Korea // *Hist. Biol.* 2023. V. 35. № 9. P. 1726–1741. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2110870>
- Mannering A.I., Hiller N.* An early Cenozoic neoselachian shark fauna from the Southwest Pacific // *Palaeontology.* 2008. V. 51. Pt. 6. P. 1341–1365.
- Moreau F., Dion M., Mathis S.* Présence des genres *Xiphodolamia* et *Isistius* (Chondrichthyes, Elasmobranchii) à l'Eocène du Bassin de Paris // *Cossmanniana.* 2013. V. 15. P. 85–98.
- Roskov Y., Ower G., Orrell T. et al. (eds.).* Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 25th March 2019. Digital resource at www.catalogueoflife.org Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. 2022. ISSN 2405-8858.
- Siverson M.* Late Cretaceous and Danian neoselachians from southern Sweden // *Lund Univ. Publications in Geology.* 1993. V. 110. P. 1–28.
- Siverson M.* Revision of the Danian cow sharks, sand tiger sharks, and goblin sharks (Hexanchidae, Odontaspidae, and Mitsukurinidae) from southern Sweden // *J. Vertebr. Paleontol.* 1995. V. 15. № 1. P. 1–12. <https://doi.org/10.1080/02724634.1995.10011203>
- Schulp A.S., Averianov A.O., Yarkov A.A. et al.* First record of the Late Cretaceous durophagous mosasaur *Carinodens belgicus* (Squamata, Mosasauridae) from Volgogradskaya

oblast' (Russia) and Crimea (Ukraine) // Russ. J. Herpetol. 2006. V. 13. № 3. P. 175–180.

Straube N., Li C., Claes J.M. et al. Molecular phylogeny of Squaliformes and first occurrence of bioluminescence in sharks // BMC Evol. Biol. 2015. V. 15. Art. 162.

<https://doi.org/10.1186/s12862-015-0446-6>

Thies D., Müller A. A neoselachian fauna (Vertebrata, Pisces) from the Late Cretaceous (Campanian) of Höver, near Hannover (NW Germany) // Paläontol. Z. 1993. V. 67. № 1–2. P. 89–107.

<https://doi.org/10.1007/BF02985872>

Welton B.J. A new dalatiid shark (Squaliformes: Dalatiidae) from the early Oligocene of Oregon and California, USA // Fossil Record. 2016. V. 5. № 74. P. 289–302.

A New Genus of Kitefin Sharks (Squaliformes, Dalatiidae) from the Berezovaya Strata (Lower Paleocene) of the Lower Volga Region

E. V. Popov¹, V. A. Lopyrev¹, A. A. Yarkov²

¹*Saratov State University, Saratov, 410012 Russia*

²*Volga Branch, Volgograd State University, Volzhskii, Volgograd Region, 404133 Russia*

A new genus and species of kitefin sharks (Squaliformes: Dalatiidae), *Danodalatias ochevi* gen. et sp. nov., is described based on isolated teeth from the lower part of the Berezovaya Strata (Lower Paleocene, Danian Stage) in the vicinity of the farmstead of Rasstrigin (Volgograd Region). The teeth of *Centroselachus goordi* Mannering et Hiller, 2008 from the Paleocene of New Zealand, are reclassified here as *Danodalatias goordi* (Mannering et Hiller, 2008) comb. nov. The association of these two species with a bipolar distribution into the genus *Danodalatias* gen. nov. suggests that kitefin sharks (Dalatiidae) were globally distributed back in the Early Cenozoic and inhabited both shallow epicontinental and relatively deep ocean shelf environments during that time.

Keywords: Chondrichthyes, Elasmobranchii, Neoselachii, *Danodalatias* gen. nov., teeth, Danian Stage, Volgograd Right-Bank

УДК 567.332:551.781.43(470.54+571.11)

ПЛАЩЕНОСНЫЕ АКУЛЫ (HEXANCHIFORMES, CHLAMYDOSELACHIDAE): НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РАЗНООБРАЗИЮ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ

© 2024 г. Т. П. Малышкина^{а, *}, М. В. Назаркин^{б, **}

^аИнститут геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН, Екатеринбург, 620151 Россия

^бЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: prionace@yandex.ru

**e-mail: mikhail.nazarkin@zin.ru

Поступила в редакцию 15.03.2024 г.

После доработки 02.05.2024 г.

Принята к публикации 02.05.2024 г.

Находки плащеносных акул, как ископаемых, так и современных, весьма редки, что связано в первую очередь с их глубоководным образом жизни. В верхнеэоценовых отложениях свиты горы Перешеек, о. Карагинский (Берингово море у Северо-Восточной Камчатки), найден зуб нового вида плащеносной акулы, *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. Крупные размеры зуба позволяют предположить приближенный к максимальному для рода размер рыбы, более чем в два раза превышающий размеры современных хламидоселяхусов. Данная находка является самой северной для ископаемых плащеносных акул и расположена на 20° севернее современной северной границы распространения рода в Тихом океане, что может свидетельствовать о более теплом, чем современный, климате в районе Восточной Камчатки в позднем эоцене.

Ключевые слова: плащеносная акула, *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov., Тихий океан, Дальний Восток, поздний эоцен, разнообразие, распространение

DOI: 10.31857/S0031031X24050093, EDN: QUTXZP

ВВЕДЕНИЕ

Плащеносные акулы (Hexanchiformes: Chlamydoselachidae) характеризуются узким и сильно удлинённым телом, плавно сужающимся к приостроенному, сильно гетероцеркальному хвостовому плавнику, сравнительно короткой головой с конечным ртом, шестью парами жаберных щелей, обрамленных кожной складкой (“плащом”), единственным спинным плавником, почти нерасчлененной хордой и зубами с тонкой трехвершинной коронкой, загнутой внутрь пасти (Serpinski, 2002). Современные плащеносные акулы — редкие рыбы. Они представлены одним родом с двумя видами, которые известны по немногочисленным находкам из Тихого, Индийского и Атлантического океанов. Типовой вид, *Chlamydoselachus anguineus* Garman, 1884, распространен во всех трех указанных бассейнах, тогда как *C. africana* Ebert et Compagno, 2009 встречается локально у берегов Юго-Западной Африки. Плащеносные акулы — это

батидемерсальные и батипелагические рыбы, питающиеся быстроплавающими глубоководными кальмарами и рыбой, в т.ч. небольшими акулами, причем, благодаря строению челюстей, размер схваченной добычи может достигать половины длины тела самого охотника. Они населяют внешний шельф, континентальный или островной склоны, где встречаются на глубине до 1500 м, но могут подниматься к поверхности (Ebert, Compagno, 2009; Ebert et al., 2021).

В ископаемой летописи плащеносные акулы известны лишь по отдельным зубам. Крайняя редкость ископаемых находок, по-видимому, связана с глубоководным образом жизни, свойственным этой группе, начиная с самых ранних ее представителей, поскольку все находки ископаемых плащеносных акул происходят из глубоководных отложений. Эти отложения, как правило, менее богаты фоссилиями и, кроме того, существенно реже оказываются доступными для изучения, чем более мелководные фации.

Ископаемые хламидоселяхии представлены тремя родами: кроме дожившего до современности *Chlamydoselachus* Garman, 1884, описано два вымерших рода: *Rolfodon* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 и *Dykeius* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 (Cappetta et al., 2021). Последний монотипический род известен только из места единственной находки в верхнемеловых отложениях Британской Колумбии, в то время как первые два имеют более широкое географическое и стратиграфическое распространение. Редкость ископаемых плащеносных акул приводит к тому, что большинство описанных видов известно только из типовых местонахождений, поэтому каждая новая находка представляет большой интерес для выяснения эволюционной истории этой небольшой группы.

Единственный зуб плащеносной акулы, характеризующийся своеобразной морфологией, был обнаружен в 2019 г. в верхнеэоценовых отложениях о-ва Карагинский (Берингово море у северо-восточного берега Камчатки; рис. 1, а). Особенности его строения и отличия от зубов

известных ранее представителей семейства позволяют выделить самостоятельный вид для этой эоценовой формы, описанию которого посвящена данная работа.

Палеогеновые ихтиофауны северо-западной части Тихого океана к настоящему времени остаются крайне малоизученными и происходят в основном из эоценовых и олигоценовых местонахождений Японии (Yabumoto, Uyeno, 1994). На Дальнем Востоке России остатки палеогеновых рыб фрагментарны и единичны. Исключением является о-в Карагинский, где в прошлом веке были обнаружены массовые захоронения скелетов вымершего вида рыб-долгохвостов из семейства *Macrouridae* — *Coryphaenoides karaginensis* (Гречина, 1973), а в 2019 г. — ихтиокомплекс, включающий в себя как костистых рыб, так и эласмобранхий (Назаркин, Малышкина, 2020). В числе последних был найден описываемый в этой работе зуб плащеносной акулы. Эта находка является самой северной регистрацией ископаемых хламидоселяхий. Крупные размеры зуба свидетельствуют о, возможно, близкой

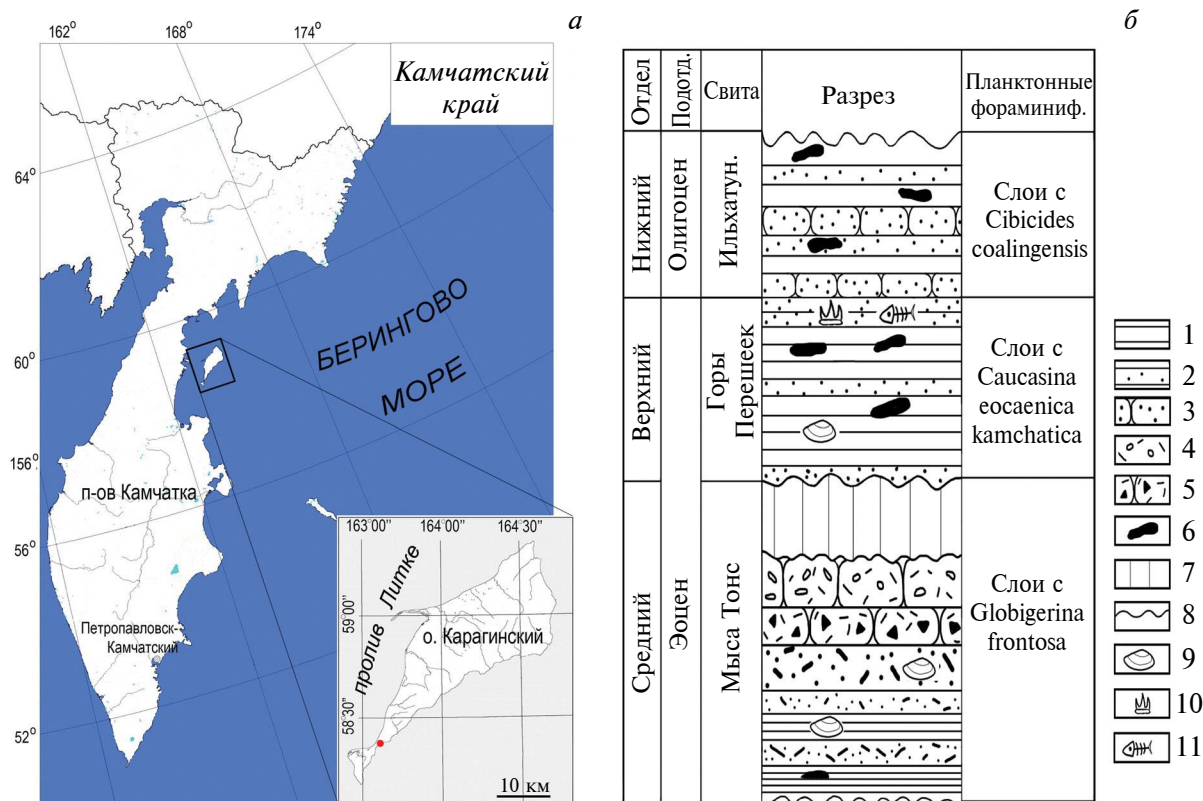


Рис. 1. а — карта п-ова Камчатка и географическое положение находки *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. на о-ве Карагинский (красный кружок), б — схема разреза эоценовых отложений в месте находки (по: Крашенинников и др., 1988; Серова, 2001). Обозначения: 1 — аргиллиты, 2 — алевролиты, 3 — туфопесчаники, 4 — туфоконгломераты, 5 — туфобрекчии, 6 — известковистые стяжения, 7 — перерыв в осадконакоплении, 8 — несогласное залегание, 9 — раковины моллюсков, 10 — остатки хрящевых рыб, 11 — остатки костистых рыб. Колонка дана без масштаба.

к максимальной для семейства длине рыбы. Кроме описания новой находки, в настоящей статье обсуждаются географическое и стратиграфическое распространение всех известных видов плащеносных акул.

Авторы признательны Дж. Каррило-Брицено (Цюрих) за предоставление изображений *C. tobleri*, Д. Ворду (Лондон) за помощь с литературой, а также А.О. Иванову (С.-Петербург) и Е.В. Попову (Саратов) за рецензирование рукописи и ценные замечания, позволившие улучшить нашу работу.

ГЕОЛОГИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ

Эоценовые отложения юго-восточной части о-ва Карагинский (рис. 1, а, б) снизу вверх представлены свитой мыса Тонс, свитой горы Перешеек и Ильхатунской свитой (Серова и др., 1975; Крашенинников, 1988; Серова, 2001). Свита м. Тонс сложена чередованием зеленовато-серых алевролитовых туффитов с многочисленными раковинами, с редкими отпечатками и ядрами моллюсков. В кровле преобладают туфобрекчии андезито-базальтов и туфоконгломератов. Видимая мощность около 250 м. Комплекс двустворчатых моллюсков с *Variamussium pillarense*, *V. amakusensis*, *V. ironei*, *Lima* (*Acesta*) *amakusensis*, *Yoldia* (*Portlandella*) *cerussata* сходен с фаунами формации Сакесегавы о-ва Кюсю (Япония), баклановской свиты Усть-Камчатского р-на Восточной Камчатки и ковачинской серии Западной Камчатки (Серова и др., 1975; Серова, 2001). Комплекс фораминифер состоит в основном из бентосных секретионных форм, среди которых наиболее характерны *Plectofrondicularia packardii packardii*, *P. p. multilineata*, *P. gracilis*, *P. delicata*, *Gyroidina orbicularis planata*, *G. condoni*, *Nauplophragmoides obliquicamerata*. Видовой состав бентосных фораминифер сходен с таковым из слоев *Uvigerina garzaensis nudorobusta* — *Plectofrondicularia packardii* Ильпинского опорного разреза Камчатки, а также с микрофауной из средней части формации Сакатэ (район Санта-Барбара, Калифорния) и зоной *Amphimorphina jenkinsi* наризийского яруса Калифорнийской ярусной шкалы. Это, а также находка *Globigerina praebulloides* в верхней части свиты м. Тонс, появляющейся в кровле среднего эоцена, позволяет датировать отложения свиты м. Тонс и вышележащей свиты горы Перешеек верхами среднего — поздним эоценом (Крашенинников и др., 1988; McDougall, 2008).

Свита горы Перешеек общей мощностью около 80 м представлена светло-серыми

алевролитами и аргиллитами с крупными каравеобразными известковистыми стяжениями, галькой и гравием, обильными раковинами ацилл и иолдий. К верхней части свиты горы Перешеек приурочен горизонт светло-серых тонкослоистых слабоскремнистых аргиллитов с массовыми скоплениями остатков макруросов *Coryphaenoides karaginensis* Grechina, 1973 (Гречина, 1973), костных остатков и отолигов сельдевых рыб *Clupeidae* gen. et sp. indet., мерлузовых *Merlucciidae* gen. et sp. indet., алепизавровых *Alepisauroides* indet., скумбриеобразных *Scombroidei* gen. et sp. indet., морских слизней *Liparidae* gen. et sp. indet., камбаловых *Pleuronectidae* gen. et sp. indet., а в слое сизо-серых крупнослоистых алевролитов мощностью около 10 м были найдены остатки эласмобранхий *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. (описываемый в данной работе), *Deania* sp., *Centrophorus* sp., *Somniosus* sp., *Squaliodalatias* sp., *Keasius* sp. (Назаркин, Малышкина, 2020). Среди фораминифер свиты горы Перешеек наиболее типичны *Alabamina kernensis kernensis*, *A. k. kamchatica*, *Bulimina sculptilis*, *Nodosaria amchitkaensis* (Серова, 2001). Аналогичный комплекс бентосных фораминифер отмечен в слоях с *Saucasina schwageri* Ильпинского разреза Камчатки, в верхней части зоны *Plectofrondicularia packardii* — *Bulimina ezoensis* формации Поронай о-ва Хоккайдо, в зоне *Plectofrondicularia packardii* — *Bulimina schwageri* формации Ецуяма Северного Кюсю (Япония) и формаций верхней части наризийского яруса и рефуджийского яруса Калифорнийской шкалы, что соответствует верхам среднего — верхнему эоцену (бартон—приабон) Международной стратиграфической шкалы (Крашенинников и др., 1988; Серова, 2001; McDougall, 2008).

Ильхатунская свита без видимого несогласия залегает на отложениях свиты горы Перешеек. Свита состоит из трех пачек: песчано-гравелитовой (до 350 м), алевролитовой (до 250 м) и песчано-аргиллитовой (до 300 м). Общая мощность около 900 м. В прослоях алевролитов обычны известковистые стяжения, примесь отполированной гальки и гравия и многочисленные раковины двустворчатых моллюсков с преобладанием иолдий. Комплекс фораминифер содержит *Cibicides coalingensis*, *C. pseudoungerianus* и другие формы, типичные для нижнеолигоценых отложений Японии, Калифорнии и Предкарпатья (Крашенинников и др., 1988).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

Образец был найден одним из авторов (МН) в 2019 г. в отложениях свиты горы Перешеек, обнажающихся в береговом обрыве в юго-восточной части о-ва Карагинский (рис. 1). Координаты местонахождения: 58°34'47"N, 163°35'57"E.

Образец был отпрепарирован в лаборатории ихтиологии Зоологического ин-та РАН (ЗИН РАН). Снимки были получены с помощью сканирующего электронного микроскопа в Центре коллективного пользования Ин-та геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого УрО РАН (ЦКП ИГГ УрО РАН) "Геоаналитик", договор № 075-15-2021-680. Зуб хранится в палеоихтиологической коллекции ЗИН РАН, ЗИН № 599п.

Для морфологического описания применялась терминология Ф. Пфайла (Pfeil, 1983) с модификациями (рис. 2). Использована система группы А. Каппетты (Cappetta, 2012).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

ОТРЯД HEXANCHIFORMES

ПОДОТРЯД CHLAMYDOSELACHOIDEI

СЕМЕЙСТВО CHLAMYDOSELACHIDAE GARMAN, 1884

Род *Chlamydoselachus* Garman, 1884

Типовой вид — *Chlamydoselachus anguineus* Garman, 1884; плиоцен—ныне.

Замечания. До недавнего времени род включал в себя два современных вида — *C. anguineus* и *C. africana*, а также около десяти ископаемых видов. В недавнее время род был разделен на собственно *Chlamydoselachus* и *Rolfodon* (Cappetta et al., 2021). К роду *Chlamydoselachus* были отнесены виды, обладающие зубами с тонкими, изящно изогнутыми коронками, гладким или слегка орнаментированным на лабиальной стороне энамелом, лабиолингвально удлиненным корнем с глубокой медиолингвальной вырезкой и без продольных гребней на лингвальной поверхности

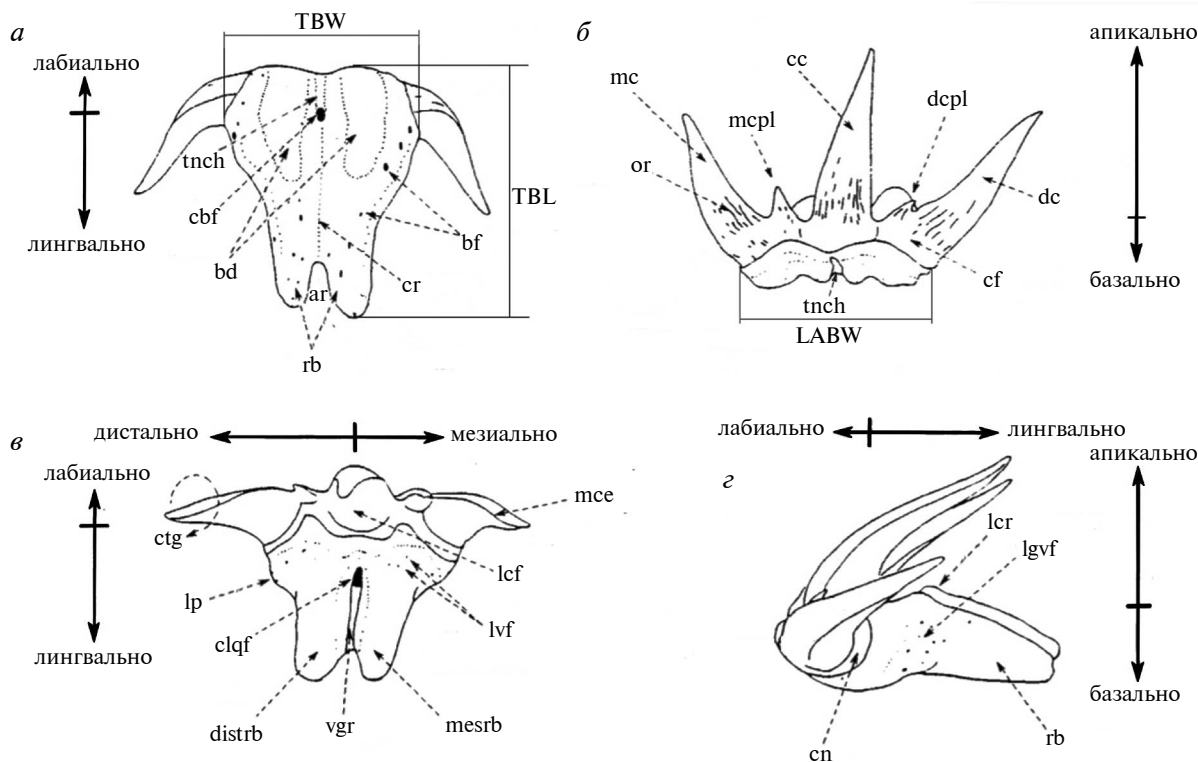


Рис. 2. Терминология морфологии зуба плащеносной акулы (по: Pfeil, 1983, с изменениями и дополнениями): *a* — базальный, *б* — лабиальный, *в* — окклюзионный и *г* — латеральный виды. Обозначения: *ar* — вырезка корня, *bd* — базальная впадина, *bvf* — базальные васкулярные отверстия второго порядка, *cbf* — центральные базальные отверстия, *cc* — центральная вершина, *cf* — основание коронки, *clgf* — центральное лингвальное отверстие, *cn* — шейка коронки, *cr* — центральный гребень, *ctg* — коронарный разворот, *dc* — дистальная вершина, *dce* — дистальный режущий край, *dcpl* — дистальный зубец, *distrb* — дистальная ветвь корня, *lcr* — лингвальные гребни, *lgvf* — лингвальные отверстия васкулярных каналов второго порядка, *lp* — латеральный выступ, *mc* — мезиальная вершина, *mcpl* — мезиальный зубец, *mesrb* — мезиальная ветвь корня, *rb* — ветви корня, *tnch* — поперечный желобок, *vgr* — васкулярная борозда. Промеры: LABW — лингвальная ширина корня; TBL — общая длина корня; TBW — общая ширина корня.

корня. Зубы видов, отнесенных к *Rolfodon*, отличаются прямыми и крепкими вершинами коронки, резко скульптурированным энамелоидом на лингвальной и лабиальной стороне, развитым в ширину сильнее, чем в длину корнем с короткими ветвями и парой хорошо развитых гребней на лингвальной поверхности корня. Последующие исследования показали, что лингвальные гребни, развитые в разной степени, иногда могут присутствовать и у *Chlamydoselachus* (Feichtinger et al., 2023; данная работа), но они не такие четкие, как у *Rolfodon*.

Таким образом, в морфологии описываемого зуба преобладают признаки *Chlamydoselachus*, но имеются и некоторые черты *Rolfodon*. К характеристикам *Chlamydoselachus* относятся характер орнаментации энамелоида, сильный лингвальный изгиб боковых вершин, сравнительно длинные ветви корня, широкие промежутки между вершинами коронки. Корень, сильнее развитый в ширину, чем в длину, и наличие плавных лабио-лингвальных гребней сближает данный зуб с представителями *Rolfodon*.

Chlamydoselachus kamchaticus Malyshekina et Nazarkin, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–8

Вид назван по п-ову Камчатка.

Голотип — экз. ЗИН, № 599п; Северо-Восточная Камчатка, юго-восточное побережье о-ва Карагинский; верхний эоцен, свита горы Перешеек.

Описание. Коронка зуба состоит из трех основных вершин (центральная обломана приблизительно на половине высоты) и двух небольших промежуточных вершинок между центральной и боковыми вершинами. При взгляде с лабиальной стороны (табл. VI, фиг. 1, 5) центральная вершина вертикальная, боковые вершины прямые, сильно отклонены в стороны от центральной и отделены от нее промежутками, равными по ширине около 1/3 ширины основания центральной вершины. В этих промежутках расположены по одному небольшому промежуточному зубцу с отчетливыми режущими кромками. Дистальный промежуточный зубец заметно уже и ниже мезиального. При взгляде сбоку (табл. VI, фиг. 2, 6) сохранившаяся часть центральной вершины почти вертикальная, слегка изогнута лингвально. Мезиальная и дистальная вершины сильно наклонены лингвально, имеют легкий сигмовидный изгиб. Коронарный поворот (рис. 2, в) незначительный. Лабиальная поверхность всех вершин покрыта редкими восходящими анастомозирующими складками

энамелоида, достигающими в основной массе до 1/2–2/3 высоты коронки. Лингвальная поверхность гладкая. Боковые вершины в нижней части слегка вздутые, из-за чего лабиальная поверхность в нижней части выпуклая, в верхней части — более плоская. Режущий край полный. Шейка отчетливая, высокая, вогнутая (табл. VI, фиг. 2, 6).

Корень очень широкий, его ширина без учета ветвей вдвое превышает длину (табл. VI, фиг. 3, 7). Расширяясь медиально и дистально, корень образует крупные угловатые латеральные выступы. Ветви корня длинные, параллельные, сжатые с боков, разделены широкой поперечной вырезкой U-образной формы. Имеются плавные лабиолингвальные гребни. Центральное васкулярное отверстие крупное, расположено в глубине широкой, глубокой и короткой центральной борозды на лингвальной поверхности корня.

Базальная поверхность корня почти плоская, имеет плавный, но отчетливый рельеф (табл. VI, фиг. 4, 8). Дистальная и мезиальная базальные впадины узкие, пересекают весь корень в лабиолингвальном направлении; центральный гребень слабо выражен. Базальные васкулярные отверстия отмечаются по всей базальной поверхности корня и ветвей, особенно на выпуклых частях, образуя слегка выемчатую поверхность.

Размеры в мм (рис. 2, а, б): TBW = 10.2, LABW = 8.5, TBL = 8.3.

Сравнение. От всех известных видов рода *Chlamydoselachus* новый вид отличается более крупными размерами, мезио-дистально расширенным корнем, наличием угловатых латеральных выступов корня, а также широкой и глубокой U-образной вырезкой корня. Помимо этого, можно выделить ряд индивидуальных отличий *C. kamchaticus* sp. nov. от остальных представителей рода.

От *C. anguineus* и *C. africana* новый вид отличается длинными ветвями корня и более массивными вершинами коронки. От *C. balli* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 отличается менее выраженным лирообразным изгибом боковых вершин, разным углом лингвального отклонения центральной и боковых вершин, орнаментированным энамелоидом. От *C. garmani* Welton in Pfeil, 1983 отличается сильнее отогнутыми лингвально боковыми вершинами и более длинными ветвями корня. От *C. gracilis* Antunes et Cappetta, 2002 отличается в большей степени орнаментированной коронкой. От *C. lawleyi* Davis,

1887 новый вид отличается более толстыми вершинами.

Замечания. Несмотря на несомненную принадлежность описываемого здесь вида к роду *Chlamydoselachus*, такой признак, как расширенный корень и наличие лингвальных гребней, сближает его с родом *Rolfodon*. Анализ морфологических признаков зубов, представленных в литературе, показывает, что четкие границы между этими двумя родами не всегда возможно провести. *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. демонстрирует весьма сильное сходство с *Rolfodon bracheri* (Pfeil, 1983), отличаясь от него более загнутыми лингвально боковыми вершинами коронки, сочетанием более острых латеральных выступов и более узких и длинных ветвей, а также значительно более широкой и U-образной вырезкой корня, тогда как у *R. bracheri* вырезка узкая и V-образная, вершины коронки дальше отстоят друг от друга, латеральные выступы корня более сглаженные. От остальных видов рода *Rolfodon* новый вид отличается в значительно большей степени. Так, от *R. fiedleri* (Pfeil, 1983) отличия заключаются в более сильном лингвальном изгибе боковых вершин, присутствии промежуточных вершинок, наличии складок энамелоида только на лабиальной стороне коронки, широкой и глубокой вырезке корня, длинных ветвях корня, более крупных базальных впадинах, а также расположении центрального лингвального отверстия близко к вырезке корня. От *R. goliathi* (Antunes et Cappetta, 2002) новый вид отличается более мелкими размерами зуба, тонкими изогнутыми коронками, расставленными вершинами и орнаментированным энамелоидом. От *R. keyesi* (Mannering et Hiller, 2008) отличается более тонкими и сильнее загнутыми лингвально вершинами коронки с орнаментированным энамелоидом, наличием промежуточных зубцов и более широким корнем. От *R. landinii* (Carrillo-Briceño, Aguilera et Rodriguez, 2014) новый вид отличается широко расставленными вершинами, присутствием промежуточных зубцов, орнаментированной коронкой, отсутствием коронарного разворота. От *R. ludvigseni* Cappetta, Morrison et Adnet, 2019 отличается большей степенью отклонения назад боковых вершин, отсутствием краевых и присутствием промежуточных зубцов, широкой U-образной вырезкой корня и более длинными ветвями, выраженными латеральными выступами корня, более длинными ребрышками на лабиальной стороне коронки, хорошо выраженными базальными депрессиями корня. От *R. tatere* (Consoli, 2008) отличается расставленными,

загнутыми лингвально вершинами с орнаментированной лабиальной поверхностью, наличием интермедиальных вершинок, более широким корнем с менее выраженными гребнями и более длинными ветвями. От *R. thomsoni* (Richter et Ward, 1990) отличается более тонкими, сильнее отогнутыми лингвально и сильнее отстоящими друг от друга вершинами коронки, орнаментированными лишь с лабиальной стороны, корнем с менее выраженными лингвальными гребнями, более глубокой вырезкой и длинными ветвями, наличием латеральных выступов. От *R. tobleri* Leriche, 1929 отличается скульптурированным энамелоидом, большей шириной корня, менее высокими промежуточными зубцами.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Распространение плащеносных акул

Находки ископаемых плащеносных акул редки, как правило, единичны, и приурочены только к глубоководным отложениям. Поэтому известное географическое и стратиграфическое распространение плащеносных акул характеризуется неравномерностью и мозаичностью (рис. 3, 4). Многие виды отмечены лишь в типовом местонахождении, как, например, единственный вид рода *Dykeius*, *D. garthi*, известный только из типового местонахождения в верхнем кампане Британской Колумбии (Cappetta et al., 2021).

Наиболее древние описанные находки рода *Rolfodon* происходят из верхнего турона, а наибольшего разнообразия этот род, существовавший вплоть до позднего миоцена, достиг в конце мелового периода. Из верхнего турона — коньяка и сантона Северной Японии, из сантона Юго-Западной и маастрихта Центральной Японии в открытой номенклатуре по единичным зубам было описано пять форм *Rolfodon* sp. (Goto, 2004). Среди них зуб, описанный М. Гото (Goto, 2004) из маастрихта окрестностей Осаки, вероятно, относится к *R. cf. thomsoni*. Зубы рода *Rolfodon* были найдены в верхнем кампане Британской Колумбии, Канада (*R. ludvigseni*), в верхнем кампане — нижнем маастрихте басс. Конго (*R. goliathi*), в верхнем сантоне — кампане Антарктики (*R. thomsoni*). В пограничных маастрихт — датских отложениях Австрии отмечены зубы *Rolfodon* sp. (Feichtinger et al., 2024). Из датских отложений Новой Зеландии были описаны *R. keyesi* и *R. tatere*, последний также найден на о-ве Сеймур в Антарктике на

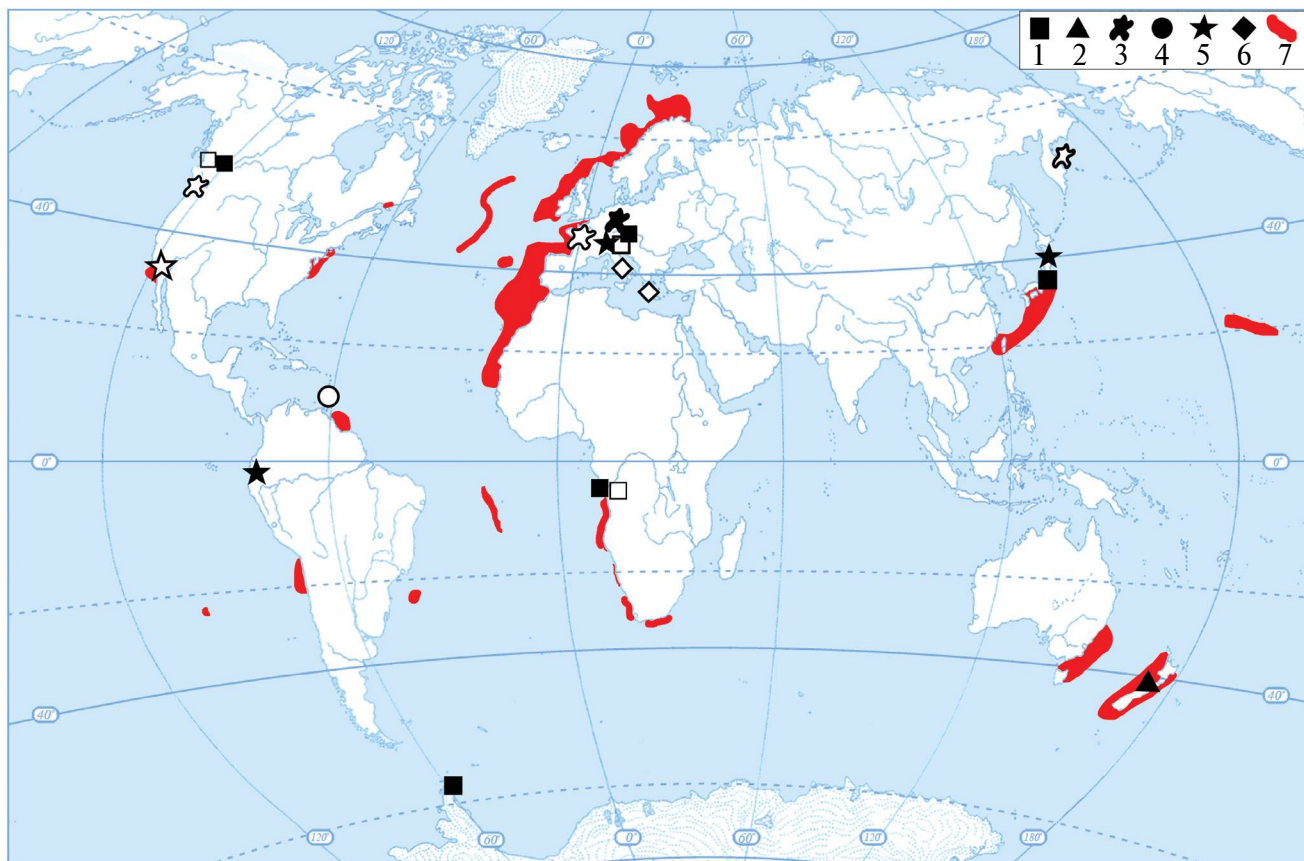


Рис. 3. Географическое и хронологическое распространение находок плащеносных акул. Ископаемые находки *Chlamydoselachus* показаны белыми значками, находки *Rolfodon* — черными значками. Ссылки на ископаемые находки приводятся в тексте. Современное распространение рода *Chlamydoselachus* показано красным цветом, приводится по: Ebert et al., 2021. Обозначения: 1 — мел, 2 — палеоцен, 3 — эоцен, 4 — олигоцен, 5 — миоцен, 6 — плиоцен, 7 — современность.

границе маастрихта и дания (Otero et al., 2014). Эоценовые ролфодоны известны в Европе: из верхнего лютета Австрии (*R. fiedleri*) и из пограничных ипр—лютетских отложений Дании [необычно мелкий зуб *R. cf. fiedleri* (Carlsen, Cuny, 2014)]. Широким распространением отличается раннемиоценовый вид *R. bracheri*, отмеченный в Австрии (Pfeil, 1983), Юго-Западной Германии (Höltke et al., 2023) и Японии (Goto, 2004; Takakuwa, 2006). Из средне—верхнемиоценовых отложений Эквадора описан *R. landinii* (Carrillo-Briceño et al., 2014). В более молодых отложениях этот род уже не встречается.

Наиболее древние находки *Chlamydoselachus* — это *C. gracilis* из верхнего кампана — нижнего маастрихта басс. Конго (Antunes, Cappetta, 2002) и *C. balli* из кампана Британской Колумбии (Cappetta et al., 2021). Очень маленький зуб *Chlamydoselachus* sp. отмечен в верхнемаастрихтских отложениях Австрии (Feichtinger et al., 2023). Палеоценовые представители рода к настоящему моменту не известны. В ипрских

отложениях на побережье штата Вашингтон найден *Chlamydoselachus* sp. (J. Goedert, перс. сообщ., 2023 г.). Зубы двух форм *Chlamydoselachus* sp., также очень маленькие (LABW 0.7–1.9 мм), найдены в среднем лютете — нижнем бартоне Франции (Adnet, 2006). В нижнем миоцене [возможно, в верхнем олигоцене (Cappetta, 2012)] о-ва Тринити (Вест-Индия) был найден *C. tobleri* (Leriche, 1929). Из нижнего миоцена Калифорнии известен *C. garmani* (Pfeil, 1983). В нескольких плиоценовых местонахождениях Италии были найдены изящные зубы *C. lawleyi* (Davis, 1887; Pfeil, 1983; Cigala-Fulgosi et al., 2009). Находка зуба *C. lawleyi* указана также для миоцена Японии (Nishimatsu, Ujihara, 2019), но очевидно, что изображенный в этой работе экземпляр относится к *Rolfodon* sp. Один из двух современных видов плащеносной акулы, *C. anguineus*, известен начиная с плиоцена — его зубы были обнаружены в плиоценовых отложениях басс. Средиземного моря (Marsili, 2008).

Система	Отдел	Ярус	Chlamydoselachus	Rolfodon	Dykeius	
Неоген	Плиоцен	Современ-ность	anguineus/ Атлантика, Пацифика africana/ЮЗ Африка			
		Пьяченце	anguineus/Италия			
		Занклий	lawleyi/Италия, Крит	sp./Япония		
	Миоцен	Мессиний		sp./Япония		
		Тортон		landini/Эквадор		
		Серравал				
		Ланг				
		Бурдигал	tobleri/Индия garmani/Калифорния sp./Япония	bracheri/Австрия, Германия, Япония		
		Аквитан				
	Олиго-цен	Хатт				
		Рюпель				
		Приабон				kamchaticus/Камчатка
		Эоцен	Бартон	sp./Франция		fiedleri/Австрия
			Лютет			
			Ипр	sp./Вашингтон		cf. fiedleri/Дания
	Палиоцен	Танет				
		Зеландий				
		Даний		tatere/Н. Зеландия keyesi/Н. Зеландия		
Мел	Верхний	Маастрихт	sp./Япония	thomsoni/Антарктика cf.thomsoni/Япония sp./Япония	garethi/ Брит. Колумбия	
		Кампан	balli/Брит. Колумбия gracilis/Ангола	goliathi/Ангола ludvigseni/Брит. Колумбия sp./Япония		
		Турон-сантон		sp./Япония		

Рис. 4. Стратиграфическое и географическое распространение находок плащеносных акул. Ссылки на ископаемые находки приводятся в тексте.

Описанный в настоящей статье новый вид является третьим палеогеновым представителем рода и единственным его представителем этого возраста в тихоокеанском регионе. Он представляет собой самую северную находку ископаемых хламидоселяхий. Место находки нового вида расположено примерно на 20° широты севернее современного ареала семейства в Тихом океане, ограниченного на севере о-вом Хоккайдо (Ebert et al., 2021; рис. 3). Это может свидетельствовать о существенно более теплых условиях, существовавших в позднем эоцене в районе Восточной Камчатки. Осадки свиты горы Перешеек накапливались в условиях распространения крупной

трансгрессии, которая фиксируется по структуре отложений на всем северо-западе Тихого океана (Серова, 2001). Вероятно, углубление морских бассейнов также могло способствовать расселению в них плащеносных акул.

Особенности морфологии и предполагаемые размеры

Крупным размером зуба *C. kamchaticus* sp. nov. сходен с позднемиоценовыми *Rolfodon ludvigseni* и *R. goliathi*. Зубы всех известных видов рода *Chlamydoselachus* значительно мельче. Оценить размеры нового вида можно по соотношению

размера зуба и длины тела рыбы на примере современного *C. anguineus*, поскольку по этому виду имеются доступные данные по размерам рыбы и зубов. Представители данного вида в среднем достигают длины 118–150 см, максимальные зафиксированные размеры 156 см для самцов и 196 см для самок; представители *C. africana* мельче, около 1 м в длину (Ebert et al., 2021). Учитывая различную степень сохранности зубов (наиболее тонкие части зуба, такие как коронки и ветви корня, оказываются обломанными), а также ракурсы, в которых чаще всего иллюстрируются ископаемые зубы акул, для сравнительных вычислений удобнее всего использовать параметр LABW (лабиальная ширина основания; рис. 2, б), который отражает одновременно размер и корня, и коронки (ширину ее основания). Параметр TBW (рис. 2, а) для этих целей, на наш взгляд, подходит меньше, т.к. он включает в себя дополнительные латеральные расширения корня, которые развиты далеко не у всех видов, а значит, в меньшей степени отражает размеры зуба. Так, у зубов *C. anguineus* LABW и TBW различаются совсем незначительно. Для сравнения были взяты изображения зубных рядов и отдельных зубов *C. anguineus* с указанием длины рыбы (Herman et al., 1993; Nakagawa, 2024). Наиболее крупные зубы находятся в первых шести сериях. У зуба самки *C. anguineus* длиной 128 см LABW равно 3.4 мм, у зуба самца длиной 136 см максимальный размер LABW составляет 3.5 мм (Nakagawa, 2024). Соответственно, для зуба *C. kamchaticus* sp. nov. с LABW 8.5 мм минимальная длина тела может быть оценена в 320–330 см, если предположить, что данный зуб происходит из переднебоковых зубных серий, содержащих самые крупные зубы. Если же зуб принадлежал боковой серии, где располагаются зубы меньших размеров, то длина тела *C. kamchaticus* sp. nov. может быть больше и достигать 360–396 см. У самки длиной 125 см длина LABW достигает 2.7–2.8 мм у изображенных трех зубов второй передней серии (Herman et al., 1993); соответственно, расчет длины тела по описываемому зубу *C. kamchaticus* sp. nov. дает около 380 см. Такой же результат дает использование в расчетах параметра TBW (3.7 мм у наиболее крупных зубов самца длиной 136 см, 3.3 мм у зубов самки длиной 128 см и 10.2 мм у зуба *C. kamchaticus* sp. nov.). Таким образом, размеры *C. kamchaticus* sp. nov. могли в два–три раза превышать размер современных плащеносных акул. Вычисления через прямую пропорцию не претендуют на абсолютную точность, поскольку не учитывают возможную аллометрию.

Однако в настоящее время это единственный способ оценить размеры ископаемой акулы. Для повышения достоверности расчетов необходимо изучение размерных серий современных плащеносных акул.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Chlamydoselachus kamchaticus sp. nov. является, вероятно, самым крупным представителем не только рода *Chlamydoselachus*, но и одной из самых крупных плащеносных акул в целом. Очевидно, большие размеры позволяли этому виду существенно расширить спектр жертв, в который должны были входить и организмы более крупных размерных классов, чем те, что встречаются в спектре жертв современных плащеносных акул.

Редкость находок современных представителей семейства не позволяет достоверно оценить факторы, препятствующие их проникновению в бореальные широты Тихого океана. Тем не менее, данные об их распространении в Северной Атлантике (рис. 3) дают основание полагать, что главным лимитирующим фактором является придонная температура, а распространение плащеносных акул вплоть до полярных широт здесь связано с мощным переносом тепла от экваториальных вод на север течением Гольфстрим. Находка на о-ве Карагинском позволяет, таким образом, предположить существование гораздо более теплых, чем современные, условий на севере Тихого океана в позднем эоцене. Это могло быть локальным явлением, вызванным наличием крупных меридиональных течений, или результатом более равномерного распределения тепла в масштабах всей планеты.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование финансировалось за счет бюджетов Зоологического института Российской академии наук (исследовательская тема № 122031100285-3) и Института геологии и геохимии им. А.Н. Заварицкого Уральского отделения Российской академии наук (исследовательская тема № 123011800010-5) в равных долях. Дополнительные грантов на проведение или руководство работ данным исследованием получено не было.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гречина Н.И. Новый вид *Corypaenoides* (Teleostei) из олигоцена Камчатки // Палеонтол. журн. 1973. № 1. С. 116–118.
- Крашенинников В.А., Серова М.Я., Басов И.А. Стратиграфия и планктонные фораминиферы палеогена высоких широт Тихого океана М.: Наука, 1988. 120 с.
- Назаркин М.В., Малышкина Т.П. Эоценовая ихтиофауна острова Карагинский (Берингово море) // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 2020. С. 261–263.
- Серова М.Я. Фораминиферы и биостратиграфия верхнего палеогена Северной Пацифики. М.: Наука, 2001. 215 с.
- Серова М.Я., Борзунова Г.П., Шаниро М.Н. Палеоген южной части острова Карагинского (Восточная Камчатка) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1975. № 11. С. 73–83.
- Adnet S. Nouvelles faunes de sélaciens (Elasmobranchii, Neoselachii) de l'Éocène des Landes (Sud-Ouest, France). Implication dans les connaissances des communautés d'eaux profondes // *Palaeo Ichthyologica*. 2006. V. 10. P. 5–128.
- Antunes M.T., Cappetta H. Sélaciens du Crétacé (Albien-Maastrichtien) d'Angola // *Palaeontogr. Abt. A*. 2002. V. 264. № 5–6. P. 85–146.
- Cappetta H. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii: Teeth. München: Verlag Dr. F. Pfeil, 2012. 512 p. (Handbook of Paleoichthyology. V. 3E. Chondrichthyes / Ed. Schulze H.P.).
- Cappetta H., Morrison K., Adnet S. A shark fauna from the Campanian of Hornby Island, British Columbia, Canada: an insight into the diversity of Cretaceous deep-water assemblages // *Hist. Biol.* 2021 (2019). V. 33. № 8. P. 1121–1182.
<https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1681421>
- Carlsen A.W., Cuny G. A study of the sharks and rays from the Lillebælt Clay (Early–Middle Eocene) of Denmark, and their palaeoecology // *Bull. Geol. Soc. Denm.* 2014. V. 62. P. 39–88. DOI: 10.37570/bgsd-2014-62-04
- Carrillo-Briceño J.D., Aguilera O.A., Rodríguez F. Fossil Chondrichthyes from the central eastern Pacific Ocean and their paleoceanographic significance // *J. South Amer. Earth Sci.* 2014. V. 51. P. 76–90.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.01.001>
- Cigala-Fulgosi F., Casati S., Orlandini A. et al. A small fossil fish fauna, rich in *Chlamydoselachus* teeth, from the Late Pliocene of Tuscany (Siena, central Italy) // *Cainoz. Res.* 2009. V. 6. № 1/2. P. 3–23.
- Consoli C.P. A rare Danian (early Paleocene) *Chlamydoselachus* (Chondrichthyes: Elasmobranchii) from the Takatika Grit, Chatham Islands, New Zealand // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. № 2. P. 285–290.
[https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2008\)28\[285:ardep\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[285:ardep]2.0.co;2)
- Davis J.W. Note on a fossil species of *Chlamydoselachus* // *Proc. Zool. Soc. London*. 1887. P. 542–544.
- Ebert D.A., Compagno L.J.V. *Chlamydoselachus africana*, a new species of frilled shark from southern Africa (Chondrichthyes, Hexanchiformes, Chlamydoselachidae) // *Zootaxa*. 2009. V. 2173. P. 1–18.
- Ebert D.A., Dando M., Fowler S. *Sharks of the World: A Complete Guide*. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press, 2021. 607 p.
<https://doi.org/10.1515/9780691210872>
- Feichtinger I., Pollerspöck J., Harzhauser M. et al. Shifts in composition of northern Tethyan elasmobranch assemblages during the last millennia of the Cretaceous // *Cret. Res.* 2023. V. 142. P. 105414.
<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105414>
- Feichtinger I., Pollerspöck J., Harzhauser M. et al. Elasmobranch assemblages from a bathyal environment spanning the Cretaceous–Paleogene boundary in Austria // *Austrian J. Earth Sci.* 2024. V. 117. № 1. P. 1–11.
<https://doi.org/10.17738/ajes.2024.0001>
- Garman S. An extraordinary shark // *Bull. Essex Inst.* 1884. V. 16. P. 47–55.
- Goto M. Tooth remains of *chlamydoselachian* sharks from Japan and their phylogeny and paleoecology // *Earth Sci. (Chikyu Kagaku)*. 2004. V. 58. № 6. P. 361–374.
- Herman J., Hovestadt-Euler M., Hovestadt D.C. Contributions to the study of the comparative morphology of teeth and other relevant ichthyodorulites in living supraspecific taxa of Chondrichthyan fishes. Addendum to Part A, No. 1b: Hexanchiformes – Family: Chlamydoselachidae; No. 5: Order: Heterodontiformes – Family: Heterodontidae; No. 6: Order: Lamniformes – Families: Cetorhinidae, Megachasmidae; Addendum 1 to No. 3: Order: Squaliformes; Addendum 1 to No. 4: Order: Orectolobiformes; General Glossary; Summary Part A // *Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique. Biol.* 1993. V. 63. P. 185–256.
- Höltke O., Salvador R.B., Rasser M.W. Trophic relationships in the Early Miocene Upper Marine Molasse of Baden-Württemberg, Southwest Germany, with special emphasis on the elasmobranch fauna // *Paleontol. Electron.* 2023. V. 26. № 3. Art. a46.
<https://doi.org/10.26879/1233>
- Leriche M. Sur une forme nouvelle du genre *Chlamydoselachus* (*C. tobleri*) rejetée par le volcan de boue de Chagonary (île de la Trinité, Petites-Antilles) // *Bull. Soc. Belge Géol. Paléontol. Hydrol.* 1929. V. 38. № 1. P. 55–58.
- Mannering A.A., Hiller N. An Early Cenozoic neoselachian shark fauna from the southwest Pacific // *Palaeontol.* 2008. V. 51. Pt. 6. P. 1341–1365.
<https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00812.x>
- Marsili S. Systematic, paleoecologic and paleobiogeographic analysis of the Plio-Pleistocene Mediterranean elasmobranch fauna // *Atti Soc. Toscana Sci. Natur. Ser. A*. 2008. V. 113. P. 81–88.

- McDougall K.* California Cenozoic biostratigraphy – Paleogene. Chapter 4 // Petroleum Systems and Geologic Assessment of Oil and Gas in the San Joaquin Basin Province, California (Geol. Surv. Prof. Pap. 2008. № 1713. P. 1–56).
- Nakagawa F.* 2024. Tokyo Bay Sharks *Chlamydoselachus anguineus* Garman, 1884. Ver. 2.0. <http://naka.na.coocan.jp/tokyorabuka2.html> (обращение 25.05.2024)
- Nishimatsu K., Ujihara A.* A new deep-sea shark *Scymnodalatis kazenobon* (Squaliformes, Somniosidae) from the Miocene Yatsuo Group in central Japan // *Paleontol. Res.* 2019. V. 23. № 1. P. 23–29. <https://doi.org/10.2517/2018PR006>
- Otero R.A., Gutstein C.S., Vargas A. et al.* New chondrichthyans from the Upper Cretaceous (Campanian–Maastrichtian) of Seymour and James Ross islands, Antarctica // *J. Paleontol.* 2014. V. 88. № 3. P. 411–420. <https://doi.org/10.1666/13-041>
- Pfeil F.H.* Zahnmorphologische Untersuchungen an rezenten und fossilen Haien der Ordnungen Chlamydoselachiformes und Echinorhiniformes // *Palaeo Ichthyologica.* 1983. V. 1. P. 1–315.
- Richter M., Ward D.J.* Fish remains from the Santa Marta Formation (Late Cretaceous) of James Ross Island, Antarctica // *Antarct. Sci.* 1990. V. 2. № 1. P. 67–76. <https://doi.org/10.1017/S0954102090000074>
- Sepkoski J.J.* A compendium of fossil marine animal genera // *Bull. Amer. Paleontol.* 2002. V. 363. P. 1–560.
- Takakuwa Y.* A deep-sea shark assemblage from the Miocene in southwest of Gunma Prefecture, central Japan and the biogeographical significance // *Fossils. Palaeontol. Soc. Japan.* 2006. V. 81. P. 24–44.
- Yabumoto Y., Uyeno T.* Late Mesozoic and Cenozoic fish faunas of Japan // *Island Arc.* 1994. V. 3. № 4. P. 255–269. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1738.1994.tb00115.x>

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–8. *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov., голотип ЗИН, № 599п (1–4 – СЭМ фотографии, 5–8 – прорисовки): 1, 5 – лабиальный вид; 2, 6 – латеральный вид; 3, 7 – окклюзионный вид; 4, 8 – базальный вид; Камчатка, о-в Карагинский; верхний эоцен. Масштабная линейка 5 мм.

Frilled Sharks (Hexanchiformes, Chlamydoselachidae): New Data on Diversity and Distribution

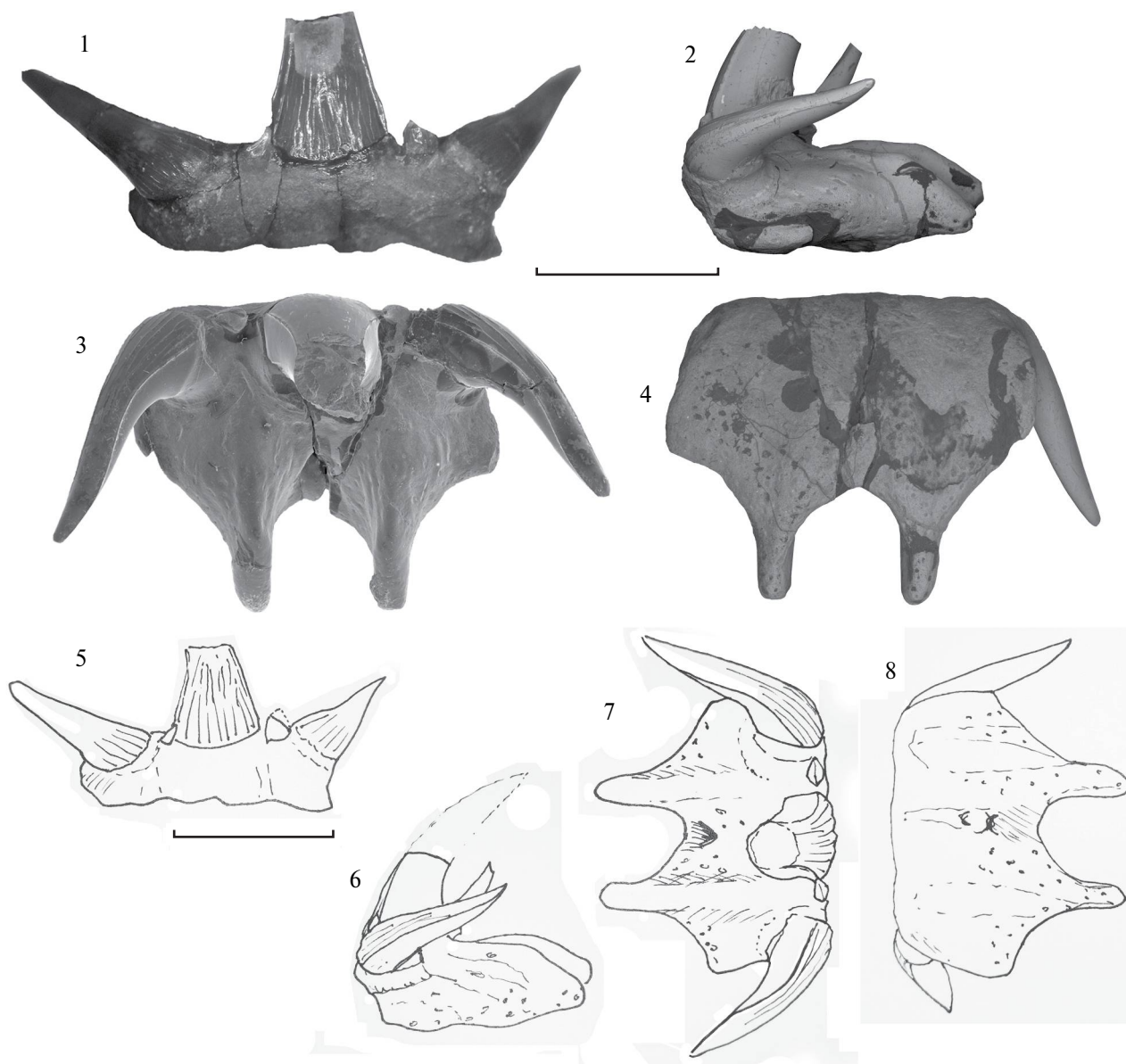
T. P. Malyshkina¹, M. V. Nazarkin²

¹*Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, Urals Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620151 Russia*

²*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia*

Findings of frilled sharks, both fossil and modern, are very rare, which is primarily due to their deep-sea lifestyle. A tooth of frilled shark *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov. was found in the Upper Eocene sediments of the Isthmus Mountain Formation on Karaginsky Island (Bering Sea, off northeastern Kamchatka). The large size of the tooth suggests a fish size close to the maximum for the genus, more than twice the size of modern *Chlamydoselachus*. This find is the northernmost for fossil frilled sharks and is located 20° to North of the modern northern limit of the genus' distribution in the Pacific Ocean. This may indicate a climate warmer than modern in the region of Eastern Kamchatka in the late Eocene.

Keywords: frilled shark, *Chlamydoselachus kamchaticus* sp. nov., Pacific Ocean, late Eocene, Far East, diversity, distribution



УДК 597.9:[551.762.2+551.763.1](571.1)

МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ БЕДРЕННЫХ КОСТЕЙ САЛАМАНДР РОДА KIYATRITON (CAUDATA) ИЗ СРЕДНЕЙ ЮРЫ И РАННЕГО МЕЛА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. П. П. Скучас^{а,*}, П. Г. Сабуров^{а,**}, А. В. Ульяхин^{б,***}, В. В. Колчанов^{а,****}

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

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

*e-mail: p.skutschas@spbu.ru

**e-mail: p.saburov@spbu.ru

***e-mail: avu90@mail.ru

****e-mail: veniamin.kolchanov@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

Описаны морфология и гистологическое строение бедренных костей саламандр рода Kiyatriton: K. krasnolutskii из среднеюрского (бат) местонахождения Березовский карьер в Красноярском крае и K. leshchinskiyi из нижнемелового (апт) местонахождения Шестаково-1 в Кемеровской обл. Бедренные кости Kiyatriton характеризуются наличием крупного шпоровидного трохантера, развитого высокого гребня трохантера, крупной ventральной ямки (fossa trochanterica) и бобовидного в сечении проксимального конца. Гистологическое строение характеризуется наличием толстого, практически аваскулярного кортекса, сформированного как первичной периостелиальной, так и вторичной эндостелиальной костью; утолщенного периостелиального кортекса, состоящего из параллельно-волокнистого костного матрикса и несущего циклические ростовые метки (annuli, LAGs), в т.ч. двойные LAGs; утолщенного эндостелиального кортекса, состоящего из ламеллярного костного матрикса; наличием небольшой медуллярной полости; присутствием линии Кашенко; отсутствием кальцифицированного хряща и следов ремоделинга (полостей эрозии, вторичных остеонов, резорбции стенок медуллярной полости). Сходство в морфологическом и гистологическом строении бедренных костей Kiyatriton и мелкогазмерных современных метаморфизирующих саламандр (крупный шпоровидный трохантер бедренной кости; глубокая ventральная ямка; округлый в сечении проксимальный конец бедренной кости; аваскулярный периостелиальный кортекс с ростовыми метками; толстый слой эндостелиальной кости, формирующий внутреннюю часть кортекса; небольшая медуллярная полость) указывают на то, что представители рода Kiyatriton являлись метаморфизирующими саламандрами с наземной взрослой стадией. Сходство строения бедренных костей разновозрастных среднеюрских и раннемеловых представителей Kiyatriton указывает на то, что биологические особенности (характер роста, наличие метаморфоза) не менялись на протяжении около 40 млн лет.

Ключевые слова: Kiyatriton, саламандры, палеогистология, средняя юра, ранний мел, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X24050104, **EDN:** QURYLS

ВВЕДЕНИЕ

Род саламандр Kiyatriton с типовым видом K. leshchinskiyi был описан из нижнемелового (апт) местонахождения Шестаково-1 в Кемеровской обл. (Averianov, Voronkevich, 2002) и стал первым представителем лиссамфибий, обнаруженным в мезозойских отложениях России (Skutschas, 2014).

Наличие целого ряда признаков [крипто-бранхоидная морфология атласа, отсутствие отверстий для спинномозговых нервов и наличие одноголовчатых поперечных отростков на туловищных позвонках, наличие окостеневших эпифизов костей конечностей, шпорообразный трохантер и развитая ventральная ямка (fossa trochanterica) бедренной кости] позволяет предположить, что K. leshchinskiyi является

кроновой саламандрой, родственной современным криптобранхоидам (углозубовым и исполинским саламандрам) (для альтернативного взгляда на филогенетическое положение *Kiyatriton* см.: Macaluso et al., 2022).

В 2016 г. был описан второй вид рода — *K. krasnolutskii* из более древнего среднеюрского (бат) местонахождения Березовский карьер в Красноярском крае (Skutschas, 2016). Обнаружение второго вида *Kiyatriton* в более древнем местонахождении Березовский карьер: (1) расширило временной диапазон существования рода от бата до апта на 40 млн лет, что сделало *Kiyatriton* самым долгоживущим родом ископаемых саламандр; (2) свидетельствует, что *K. leshchinskiyi* был реликтовой саламандрой, сохранившейся в раннем мелу на территории современной Западной Сибири.

Большинство аспектов биологии саламандр рода *Kiyatriton* ранее не были известны. Например, неясно, была ли характерна для них неотеия, какой образ жизни они вели, отсутствовали данные о характере и скорости роста, индивидуальном возрасте и других биологических особенностях, также не были выявлены эволюционные изменения, произошедшие почти за 40 млн лет существования рода.

Целью данной работы является описание строения бедренных костей представителей рода *Kiyatriton* на общеморфологическом, микроанатомическом и гистологическом уровнях, реконструкция их биологических особенностей и эволюционных изменений.

Авторы благодарны сотрудникам Ресурсного центра “Рентгенодифракционные методы исследования” (Санкт-Петербургский государственный ун-т, далее СПбГУ) за помощь в работе на поляризационном микроскопе Leica 2500P, К.М. Любарову (ООО “ЛИМС”) за подготовку гистологических срезов, Э.М. Смирину (Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, далее ИПЭЭ РАН) за обсуждение гистологии конечностей современных амфибий, а также всем участникам экспедиций, работавших на местонахождениях Шестаково-1 и Березовский карьер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованный в работе материал по *Kiyatriton* представлен проксимальными фрагментами бедренных костей *K. leshchinskiyi* (экз. ZIN PH 4/173, 20-22/173) и *K. krasnolutskii* (экз. ZIN PH 41-42/144), а также дистальным

фрагментом бедренной кости *K. leshchinskiyi* (экз. PM TGU 16-5-55).

Изученный материал хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического ин-та РАН, С.-Петербург, Россия (ЗИН РАН, ZIN PH) и коллекции Палеонтологического музея Томского государственного ун-та (PM TGU), Томск, Россия.

Для выявления деталей внутреннего и внешнего строения наиболее полные изученные бедренные кости были отсканированы на компьютерном томографе Skyscan 1172 (сканирование при 89 кВ и 0.88 μ A, разрешение полученных изображений 2 мкм на пиксель, размер изображений 1344 $\times$ 1344 пикселей) в Ресурсном центре СПбГУ “Рентгенодифракционные методы исследования” и в дальнейшем визуализированы в программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company).

Для изучения гистологического строения были изготовлены стандартные тонкие петрографические (далее — гистологические) срезы диафизов исследованных образцов (экз. ZIN PH 20-22/173, ZIN PH 41-42/144). Все полученные срезы были изучены при помощи оптического микроскопа Leica DM 2500 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) на каф. зоологии позвоночных СПбГУ и оптического поляризационного микроскопа (Leica 4500, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) в Ресурсном центре “Рентгенодифракционные методы исследования” (СПбГУ).

В качестве сравнительных материалов для изучения морфологии бедренных костей *Kiyatriton* использовались скелеты современных представителей родов *Cryptobranchus* (Cryptobranchidae), *Salamandrella* (Hynobiidae), *Ambystoma* (Ambystomatidae) и *Triturus* (Salamandridae), находящиеся в коллекции каф. зоологии позвоночных СПбГУ, а также 3D-модели костей конечностей *Necturus* (Proteidae) и *Hynobius* (Hynobiidae), доступные в репозитории Morphosource (<https://www.morphosource.org>).

В работе используется гистологическая терминология из работы Х. Франсильон-Вьелло и др. (Francillon-Vieillot et al., 1990). Для обозначения мускулатуры конечностей и интерпретации мест крепления отдельных мускулов используются терминология и результаты работ Н.Н. Гуртового и др. (1978), М. Эшли-Росса (Ashley-Ross, 1992), Дж. Мольнара и др. (Molnar et al., 2018, 2020).

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
МАТЕРИАЛА

Бедренная кость представителей *Kiyatriton* (рис. 1, 2) относительно короткая, с утонченным диафизом и расширенными эпифизами. Проксимальный конец кости в поперечном сечении имеет практически прямоугольную (у *K. krasnolutskii*, рис. 2, *д, к*) или бобовидную (у *K. leshchinskiyi*, рис. 1, *з, м, н*) форму. Задне-вентральный край проксимального конца образует выраженный направленный назад треугольный отросток с бугристой задней поверхностью (isf на рис. 1, 2); данная поверхность является местом прикрепления седалищно-бедренного мускула (*m. ischiofemoralis*), участвующего в отведении конечности назад (Ashley-Ross, 1992; Walthall, Ashley-Ross, 2006). На дорсальной поверхности проксимального конца ближе к его заднему краю имеется крупное треугольное уплощение с грубой поверхностью (рис. 1, *ж, л, н*; 2, *в, з*). Данная поверхность, вероятнее всего, была покрыта хрящом и участвовала в образовании сустава — при отведенной в сторону конечности на эту область налегает выступающий край вертлужной впадины подвздошной кости.

Трохантер бедренной кости шпоровидный, округлый в сечении, в проксимальной части кости высоко выступает над ее вентральной поверхностью (рис. 1, *б, г*; 2, *б, г*). Гребень трохантера мощный и высокий и, судя по имеющимся фрагментам бедренных костей, заходил за середину диафиза.

Вентральная ямка крупная, с большим числом отверстий каналов кровеносных сосудов на ее поверхности. Вдоль задней границы вентральной ямки проходит невысокий гребень (ilf на рис. 1, 2), вероятнее всего, являющийся местом крепления подвздошно-бедренного мускула (*m. iliofemoralis*), пронизывающего и отводящего конечность вверх и назад (Гуртовой и др., 1978). На уровне основания трохантера дистальная граница вентральной ямки также образует слабовыраженный гребень, дистальнее которого расположен небольшой уплощенный участок с более грубой поверхностью или несколькими крупными бугорками (cdf на рис. 1, 2). Данный участок, вероятнее всего, является местом крепления хвосто-бедренного мускула (*m. caudofemoralis*) (Francis, 1934; Molnar et al., 2020).

Дистальный конец расширенный, в поперечном сечении имеет бобовидную или близкую к треугольной форму. На его вентральной поверхности, в центральной части, имеется крупное слабовыраженное углубление, в которое

открываются один—два крупных канала кровеносных сосудов (рис. 1, *а*; 3, *ж, к*). Дорсальная поверхность вдоль своего дистального края имеет уплощенные участки с грубой скульптурой в виде бороздок (рис. 1, *в*; 3, *з*); наиболее выраженный из этих участков расположен в передней части дорсальной поверхности и, вероятнее всего, является местом крепления сухожилий мышц-разгибателей (Ashley-Ross, 1992).

МИКРОАНАТОМИЧЕСКОЕ
И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
МАТЕРИАЛА

Внутреннее микроанатомическое строение бедренных костей *K. leshchinskiyi* (экз. РМ ТГУ 16-5-55, ZIN PH 20/173) (рис. 3) характеризуется наличием системы разветвленных васкулярных каналов и полостей, связанных с медуллярной полостью. Медуллярная полость заметно расширяется в проксимальном и дистальном направлениях, постепенно переходя в систему сообщающихся полостей эрозии. С поверхностью кости медуллярная полость связана несколькими короткими каналами, выходящими, главным образом, на вентральную сторону в области гребня трохантера. Несколько крупных, связанных друг с другом каналов проходят в бороздах на поверхности вентральной ямки, заходя в кость на уровне ее дистальной и проксимальной границ. Несколько крупных каналов также выходят в области вентральной и передней поверхностей дистальной части кости. Внутри кости данные каналы сильно ветвятся в области эпифиза и основания трохантера, однако проследить путь для большей части ветвей не представляется возможным из-за большого числа полостей эрозии, в которые они впадают. Вероятнее всего, данные каналы являются ветвями бедренной артерии, питающими растущую кость, а также крепящиеся к ней мышцы, на что указывает расположение наиболее крупных каналов в области крепления этих мышц.

Гистологическое строение бедренной кости *K. leshchinskiyi* (рис. 4, *а—е*) на уровне гребня трохантера (немного проксимальнее середины диафиза) характеризуется наличием утолщенного кортекса, сформированного как первичной периостелиальной, так и вторичной эндостелиальной костью. Граница между периостелиальным первичным и эндостелиальным вторичным кортексом хорошо видна за счет наличия выраженной линии Кашенко (рис. 4, *б, в*). Следы костного ремоделинга (полости эрозии, вторичные остеоны, резорбция стенок медуллярной

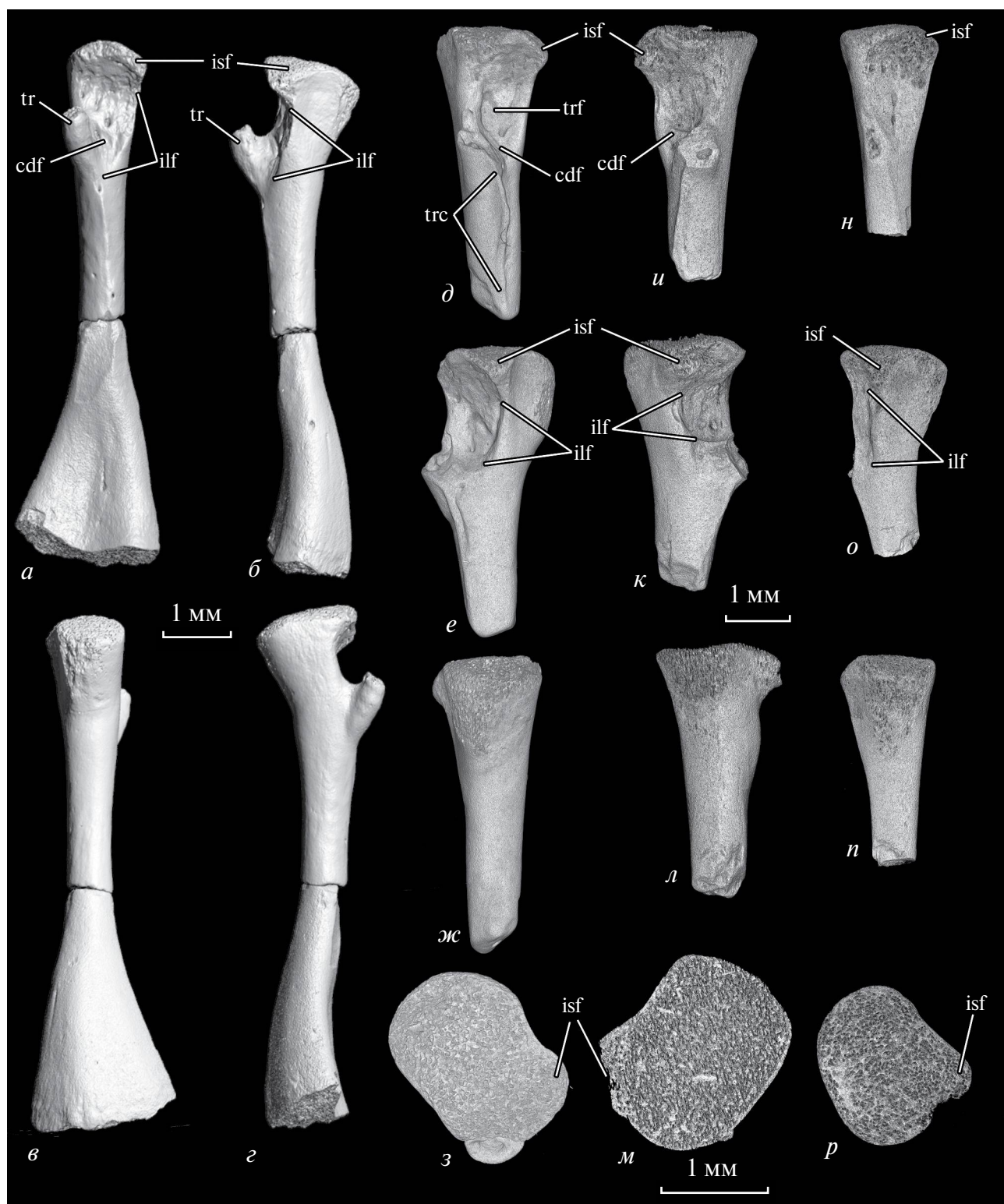


Рис. 1. *Kiyatriton leshchinskiyi* Averianov et Voronkevich, 2002 из нижнего мела Кемеровской обл.: а–г – реконструкция бедренной кости (на основе экз. ZIN PH4/173 и PM TGU 16-5-55), вид с нижней (а), задней (б), верхней (в) и передней (г) сторон; д–п – проксимальные фрагменты бедренных костей: д–з – ZIN PH 20/173, вид с нижней (д), задней (е), верхней (ж) и проксимальной (з) сторон; и–м – ZIN PH 21/173, вид с нижней (и), задней (к), верхней (л) и проксимальной (м) сторон; н–п – ZIN PH 22/173, вид с нижней (н), задней (о), верхней (п) и проксимальной (р) сторон. Обозначения: cdf – место крепления хвосто-бедренного мускула, ilf – место крепления подзвздошно-бедренного мускула, isf – место крепления седалищно-бедренного мускула, tr – трохантер, trc – гребень трохантера, trf – вентральная ямка.

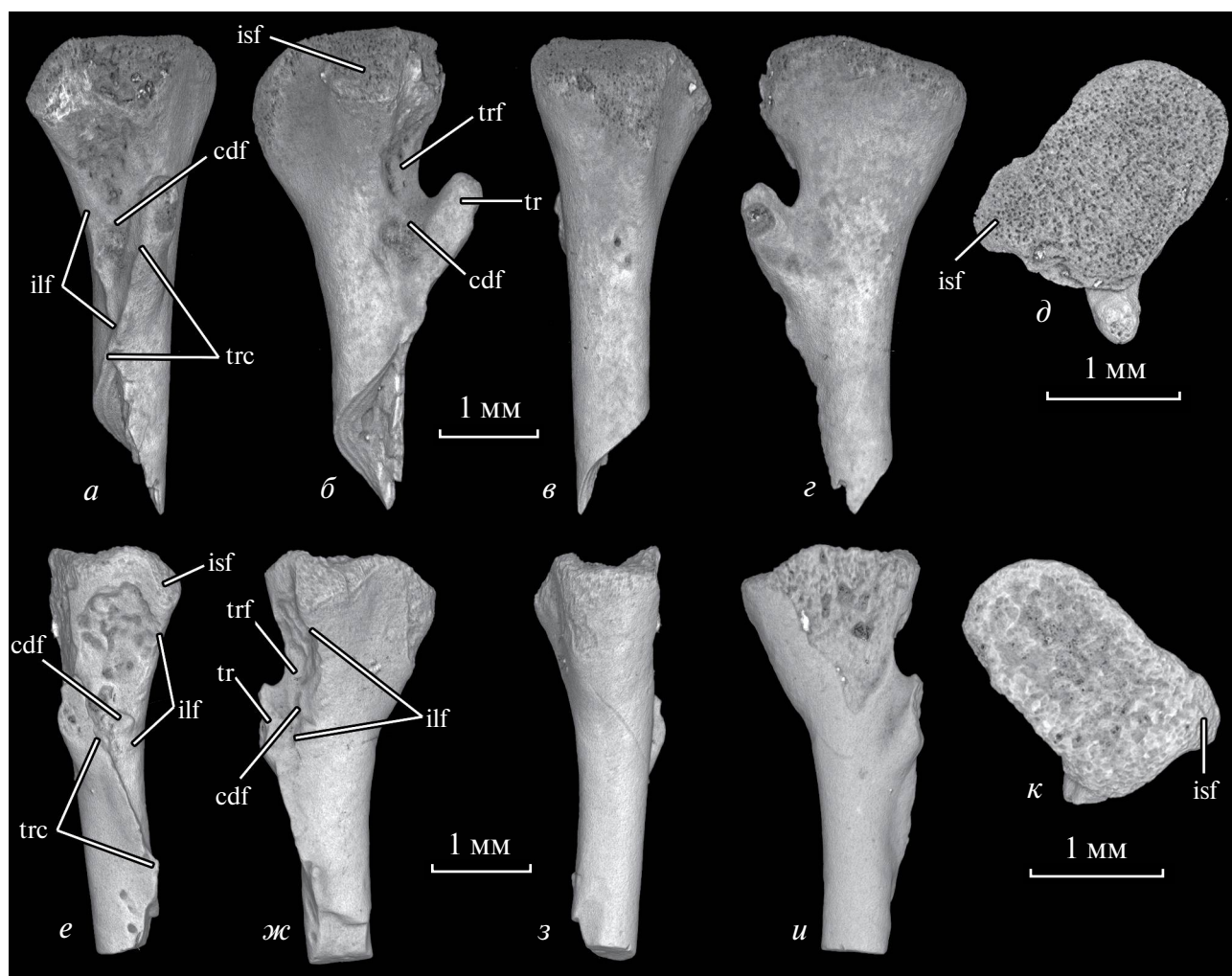


Рис. 2. Проксимальные фрагменты бедренных костей *Kiyatriton krasnolutskii* Skutschas, 2016 из средней юры Красноярского края: *a–д* – экз. ZIN PH41/144, вид с нижней (*a*), задней (*б*), верхней (*в*), передней (*г*) и проксимальной (*д*) сторон; *e–к* – экз. ZIN PH42/144, вид с нижней (*e*), задней (*ж*), верхней (*з*), передней (*и*) и проксимальной (*к*) сторон. Обозначения: cdf – место крепления хвосто-бедренного мускула, ilf – место крепления подзвздошно-бедренного мускула, isf – место крепления седалищно-бедренного мускула, tr – трохантер, trc – гребень трохантера, trf – вентральная ямка.

полости) в кортексе отсутствуют. В медуллярной полости отсутствуют следы кальцифицированного хряща.

Первичный периостелиальный кортекс компактный, практически аваскулярный (присутствуют только единичные первичные васкулярные каналы), сформированный параллельно-волокнистым костным матриксом. Немногочисленные лакуны остецитов в первичном кортексе крупные, с большим количеством отходящих канальцев (каналикулей). Форма лакун остецитов варьирует от округлой во внутренних частях кортекса до более уплощенной, овальной формы во внешних частях кортекса. Во внутренних частях первичного кортекса лакун остецитов заметно больше, чем в периферийных. В первичном кортексе присутствуют

циклические ростовые метки, представленные линиями замедления (annuli) и остановки роста (LAGs). Встречаются двойные LAGs (рис. 4, *в*).

Вторичный эндостелиальный кортекс компактный и аваскулярный, сложен ламеллярным костным матриксом. Эндостелиальный вторичный кортекс утолщенный и составляет от половины до трети общей толщины кортекса. Лакуны остецитов во вторичном кортексе соразмерные лакунам первичного кортекса, овальной и округлой формы.

Гистологическое строение бедренных костей *K. krasnolutskii* (рис. 4, *ж*, *з*) характеризуется наличием утолщенного кортекса с толстым периостелиальным и эндостелиальным компонентами. В первичном кортексе можно выделить ростовые метки (вероятнее всего, LAGs), а также

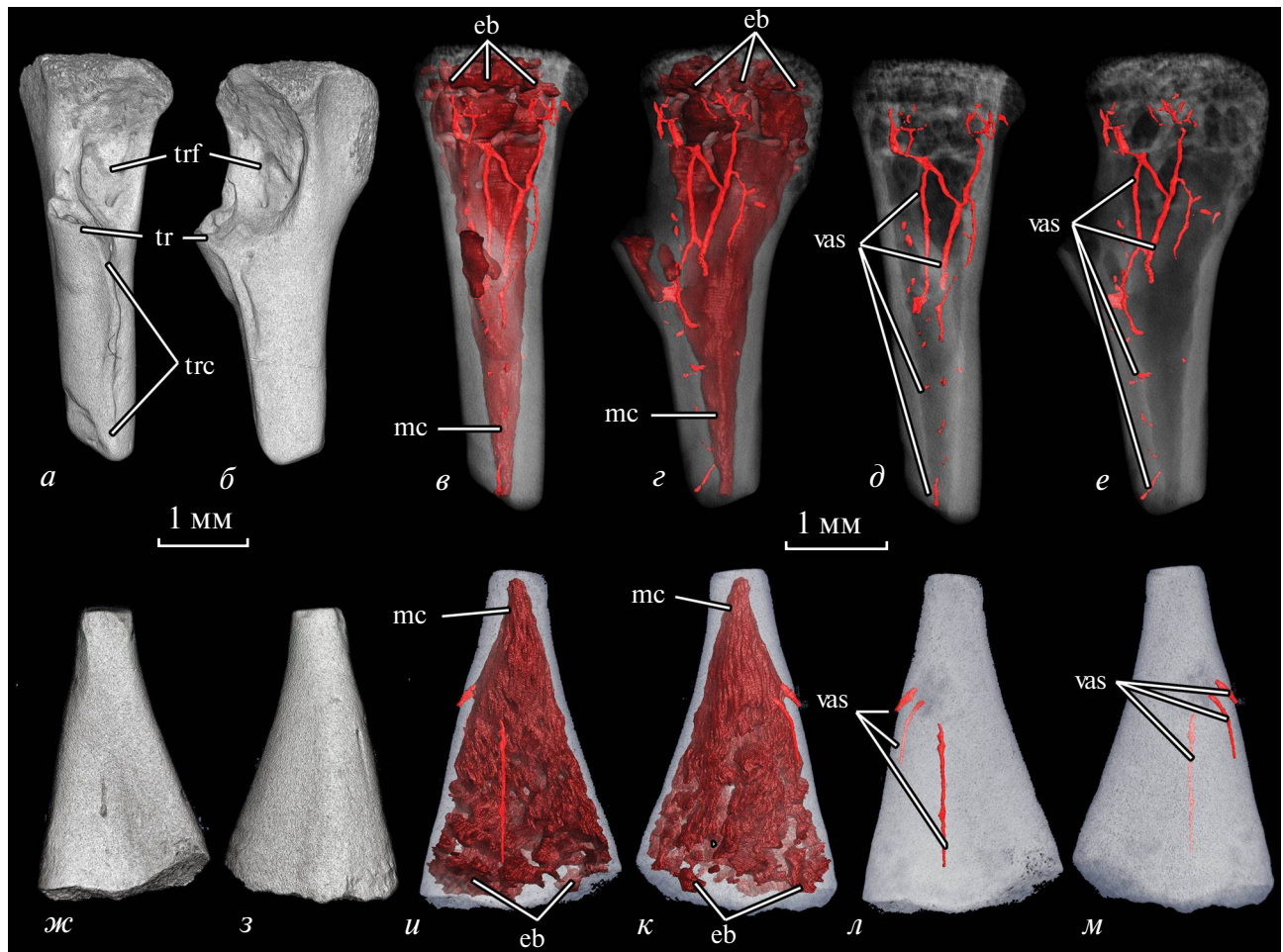


Рис. 3. Реконструкция васкулярной системы бедренной кости *Kiyatriton leshchinskiyi*: а–е – проксимальный фрагмент, экз. ZIN PH 20/173, внешний вид с нижней (а) и задней (б) сторон; реконструкция медуллярной полости, крупных кровеносных сосудов и полостей эрозии, вид с нижней (в) и задней (з) сторон; реконструкция крупных кровеносных сосудов, вид с нижней (д) и задней (е) сторон; ж–м – дистальный фрагмент, экз. PM TGU 16-5-55, внешний вид с нижней (ж) и верхней (з) сторон; реконструкция медуллярной полости, крупных кровеносных сосудов и полостей эрозии, вид с нижней (и) и верхней (к) сторон; реконструкция крупных кровеносных сосудов, вид с нижней (л) и верхней (м) сторон. Обозначения: eb – полости эрозии, mc – медуллярная полость, tr – трохантер, trc – гребень трохантера, trf – вентральная ямка, vas – кровеносные сосуды.

линию Кашенко. Детали гистологического строения бедренных костей *K. krasnolutsii* (тип костного матрикса, формирующего кортекс, особенности строения лакун остеоцитов) невозможно реконструировать из-за плохой сохранности.

СРАВНЕНИЕ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для бедренных костей *Kiyatriton* характерно наличие шпорообразного высокого трохантера и глубокой вентральной ямки, а также окостеневших эпифизов (Averianov, Voronkevich, 2002; Skutschas, 2014, 2016). Данные признаки, характерные для наземных метаморфизирующих саламандр, в частности, для гинобиид родов *Salamandrella* и *Hynobius* (Hara, Nishikawa, 2022; личные наблюдения авторов), не встречаются

у неотенических постоянноводных саламандр, для которых типичны наличие невысокого трохантера, смещенного на переднюю поверхность кости, небольшие размеры вентральной ямки и отсутствие окостенения эпифизов (личные наблюдения авторов).

Отличия в строении практически соразмерных бедренных костей на общем морфологическом уровне у *K. krasnolutsii* и *K. leshchinskiyi* незначительны, но могут указывать на различную степень приспособленности к передвижению в наземной среде. У *K. krasnolutsii* выступающая часть трохантера и его гребень расположены вдоль одной линии, в то время как у *K. leshchinskiyi* дистальная часть гребня трохантера идет практически параллельно продольной оси бедренной кости. Кроме того, у *K. krasnolutsii*

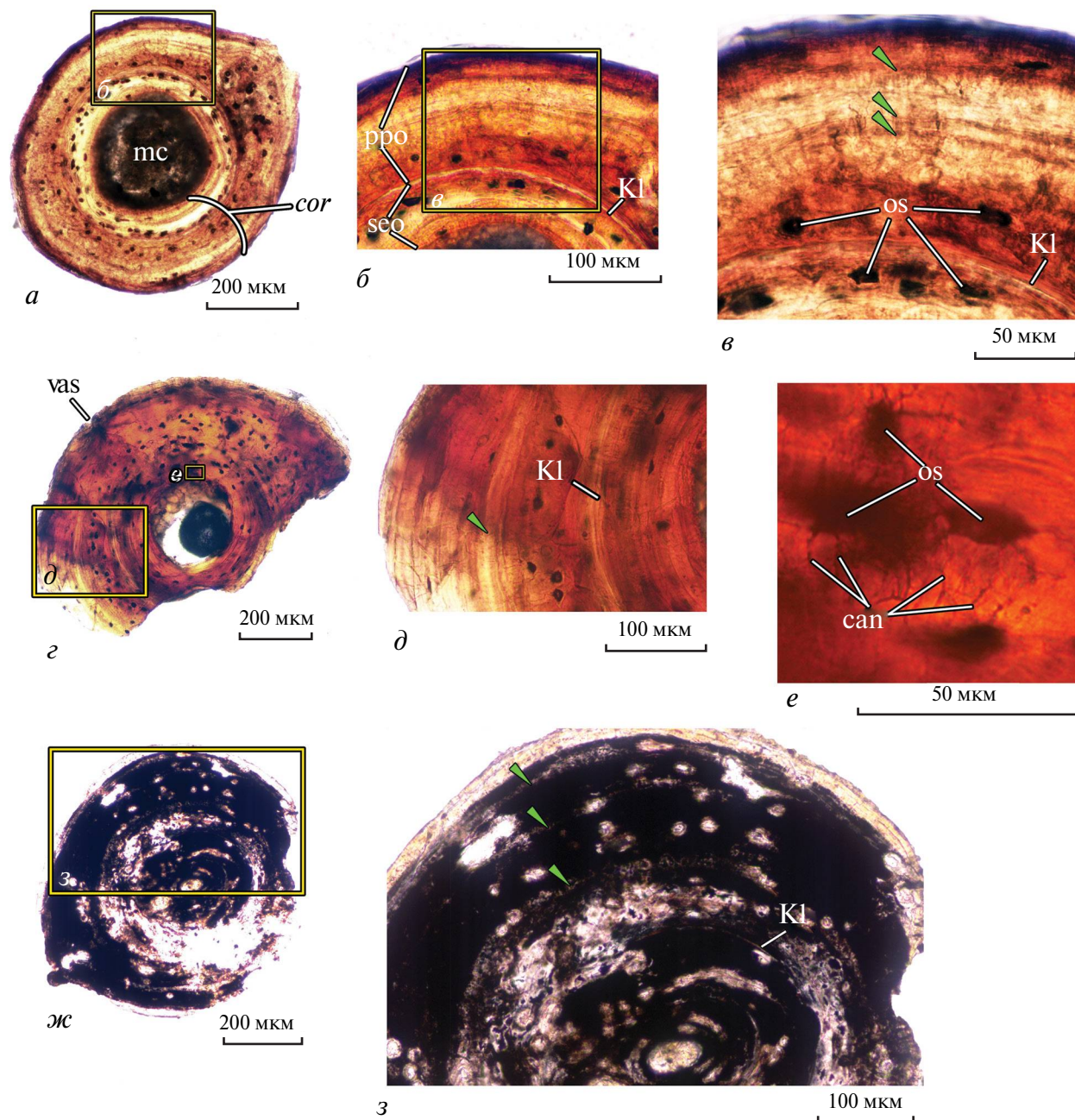


Рис. 4. Поперечные гистологические срезы бедренной кости на уровне середины диафиза: *a–e* – *Kiyatriton leshchinskiyi*: *a–b* – экз. ZIN PH 22/173, общий вид (*a*) и увеличенные участки среза (*б, в*); *г–e* – экз. ZIN PH 20/173, общий вид (*г*) и увеличенные участки среза (*д, e*); *ж, з* – *K. krasnolutsii*, экз. ZIN PH 42/144: общий вид (*ж*) и увеличенный участок среза (*з*). Обозначения: can – каналикулы, cor – кортекс, K1 – линия Кашенко, mc – медуллярная полость, os – лакуны остеоцитов, ppo – первичная периостелиальная кость, seo – вторичная эндостелиальная кость, vas – васкулярный канал. Зелеными стрелками отмечены линии остановки роста (LAGs).

трохантер расположен ближе к передней границе вентральной поверхности кости и в нормальном положении конечности (отведена латерально) выступает над передней поверхностью бедренной кости дальше, чем у *K. leshchinskiyi*. Основными мышцами, которые крепятся в области гребня трохантера, являются внутренний

и наружный лобково-седалищно-бедренные мускулы (*m. puboischiofemoralis internus* и *m. puboischiofemoralis externus*). Внутренний лобково-седалищно-бедренный мускул частью волокон крепится на переднюю поверхность гребня трохантера, и при сокращении поднимает бедро и протрагирует его (Гуртовой и др., 1978).

Наружный лобково-седалищно-бедренный мускул крепится на переднюю и заднюю поверхности гребня трохантера в проксимальной части и при сокращении приводит бедро вентрально, а также участвует в протракции и ретракции конечности, в зависимости от того, какая часть волокон задействуется (Гуртовой и др., 1978). При положении трохантера, наблюдаемом у *K. krasnolutskii*, сокращение волокон наружного лобково-седалищно-бедренного мускула в большей степени ретрагировало бедро, чем приводило его вентрально. Смещение гребня трохантера в более параллельное продольной оси бедренной кости положение у *K. leshchinskiyi* увеличивало эффективность приведения конечности при сокращении наружного лобково-седалищно-бедренного мускула, что положительно влияло на способность поддерживать тело над землей во время передвижения. Сходное с *K. leshchinskiyi* расположение гребня трохантера можно наблюдать и у современных гинобиид, ведущих наземный образ жизни.

Проксимальный конец бедренной кости у *K. krasnolutskii* более уплощенный и практически прямоугольный в сечении, в то время как у *K. leshchinskiyi* он бобовидный в сечении и более округлый. Максимальное уплощение проксимального конца бедренной кости и, следовательно, суставной поверхности, характерно для водных саламандр (например, криптобранхид) и, вероятно, связано с более простыми движениями конечности, ограниченными в дорсовентральном направлении. У наземных саламандр, таких как наземные гинобииды или саламандриды, проксимальный конец бедренной кости более округлый, что позволяет бедру подниматься при отведении конечности значительно выше. Вероятнее всего, это связано с тем, что амплитуда движений бедра в дорсовентральном направлении при передвижении по суше значительно выше, чем при передвижении в воде. Более округлая суставная поверхность способствует равномерным циркулярным движениям конечности во время шага, в то время как уплощенная суставная поверхность у водных саламандр упрощает движения в переднезаднем направлении во время плавания.

Размеры вентральной ямки также могут коррелировать со способностью саламандр передвигаться по суше. У наземных саламандр участки для крепления мышц на бедренной кости значительно менее протяженные, чем у водных, что связано с необходимостью более точных и быстрых движений (Ashley-Ross, 1992). Эти более тонкие мышцы при сокращении

сильно расширяются. Крупные размеры вентральной ямки у наземных форм связаны с необходимостью наличия места для сокращения хвосто-бедренного, наружного лобково-седалищно-бедренного и подвздошно-бедренного мускулов. Менее глубокая вентральная ямка у *K. krasnolutskii* указывает на наличие у него менее специализированных, в отличие от *K. leshchinskiyi*, ретрагирующих конечность мускулов и, следовательно, меньшую приспособленность к передвижению в наземной среде. Меньшие размеры вентральной ямки также характерны для мелкоразмерных бедренных костей *K. leshchinskiyi*, что еще раз указывает на связь данного признака с размерами мышц, крепящихся в этой области.

Гистологическое строение бедренных костей *Kiyatriton* наиболее сходно с таковым у мелкоразмерных современных метаморфизирующих саламандр (аваскулярный периостелиальный кортекс с ростовыми метками, толстый слой эндостелиальной кости, формирующий внутреннюю часть кортекса, небольшая медуллярная полость) и отличается от неотенических саламандр (как ископаемых, так и современных) наличием толстого слоя эндостелиальной кости (у неотенических форм эндостелиальный слой очень тонкий или вовсе отсутствует, а толстая стенка кости сформирована периостелиальной костью) и отсутствием кальцифицированного хряща (Castanet et al., 2003; de Buffrénil, Laurin, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплекс морфологических и гистологических признаков указывает на то, что представители рода *Kiyatriton* являлись метаморфизирующими саламандрами с наземной взрослой стадией. При этом более древний среднеюрский *K. krasnolutskii* был менее приспособленным к передвижению в наземной среде, чем раннемеловой *K. leshchinskiyi*.

Сходство в строении периостелиального кортекса у *Kiyatriton* и современных саламандр (параллельно-волокнистый аваскулярный матрикс, ростовые метки) указывает на сходный характер роста: сравнительно медленный и циклический.

Плохая сохранность бедренных костей среднеюрского *K. krasnolutskii* не позволяет охарактеризовать многие гистологические детали, однако общее гистологическое строение (толстый периостелиальный кортекс с ростовыми метками, толстый слой эндостелиальной кости и небольшая медуллярная полость) сходно с таковым у раннемелового *K. leshchinskiyi*. Данное

сходство, с одной стороны, указывает на то, что для разновозрастных среднеюрских и раннемеловых представителей Kiyatriton был характерен сходный план внутреннего строения бедренных костей. С другой стороны, гистологическое строение бедренных костей саламандр рассматриваемого рода, а значит, и основные биологические особенности (характер роста, наличие метаморфоза), не менялись на протяжении почти около 40 млн лет.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-24-00098; <https://rscf.ru/project/23-24-00098/>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные. Пресмыкающиеся. М.: Высшая школа, 1978. 407 с.
- Ashley-Ross M.A. The Comparative myology of the thigh and crus in the salamanders *Ambystoma tigrinum* and *Dicamptodon tenebrosus* // J. Morphol. 1992. V. 211. № 2. P. 147–163.
- Averianov A.O., Voronkevich A.V. A new crown-group salamander from the Early Cretaceous of Western Siberia // Russ. J. Herpetol. 2002. V. 9. № 3. P. 209–214.
- Castanet J., Francillon-Vieillot H., de Ricqlès A. The skeletal histology of the amphibia // Amphibian biology. Vol. V. Osteology / Eds. Heatwole H., Davies M. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons, 2003. P. 1598–1683.
- De Buffrénil V., Laurin M. Lissamphibia // Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology / Eds. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L. et al. Boca Raton; L.: CRC Press, 2021. 825 p.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrénil V., Castanet J. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. V. 1 / Ed. Carter J.G. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.
- Francis T.B. The Anatomy of the Salamander. Oxford: Clarendon Press, 1934. 381 p.
- Hara S., Nishikawa K. Osteological characteristics of the Setouchi salamander *Hynobius setouchi* (Urodela, Hynobiidae) // Anat. Rec. 2022. V. 305. № 5. P. 1316–1342.
- Macaluso L., Mannion P.D., Evans S.E. et al. Biogeographic history of Palearctic caudates revealed by a critical appraisal of their fossil record quality and spatio-temporal distribution // Roy. Soc. Open Sci. 2022. V. 9. № 11. P. 1–23.
- Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Reconstructing pectoral appendicular muscle anatomy in fossil fish and tetrapods over the fins-to-limbs transition // Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc. 2018. V. 93. P. 1077–1107.
- Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Evolution of hindlimb muscle anatomy across the tetrapod water-to-land transition, including comparisons with forelimb anatomy // Anat. Rec. 2020. V. 303. № 2. P. 218–234.
- Skutschas P.P. Kiyatriton leshchinskiyi Averianov et Voronkevich, 2001, a crown-group salamander from the Lower Cretaceous of Western Siberia, Russia // Cret. Res. 2014. V. 51. P. 88–94.
- Skutschas P.P. A relict stem salamander: evidence from the Early Cretaceous of Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2016. V. 61. № 1. P. 119–123.
- Walthall J.C., Ashley-Ross M.A. Postcranial myology of the California newt, *Taricha torosa* // Anat. Rec. 2006. V. 288. № 1. P. 46–57.

Morphology and Histology of Salamander Femoral Bones of the Genus *Kiyatriton* (Caudata) from the Middle Jurassic and Early Cretaceous of Western Siberia

P. P. Skutschas¹, P. G. Saburov¹, A. V. Uliakhin², V. V. Kolchanov¹

¹*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, 199034 Russia*

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

The paper describes the morphology and histological structure of salamander femora of the genus *Kiyatriton*: *K. krasnolutsii* from the Middle Jurassic (Bathonian) Berezovsk Quarry locality in the Krasnoyarsk krai and *K. leshchinskiyi* from the Lower Cretaceous (Aptian) Shestakovo 1 locality in the Kemerovo oblast. The femur of *Kiyatriton* is characterized by the presence of a large spur-shaped trochanter, a developed high trochanter crest, a large ventral fossa (fossa trochanterica) and a bean-shaped proximal end in cross-section. The histological structure is characterized by the presence of a thick, almost avascular cortex formed by both periosteal primary and secondary endosteal bone; thick periosteal cortex, consisting of a parallel-fibred bone matrix and bearing cyclical growth marks (annuli, LAGs), including double LAGs; a thick endosteal cortex consisting of a lamellar bone matrix; the presence of a small medullary cavity; the presence of the Kashchenko line; absence of calcified cartilage; absence of bone remodeling (erosion bays, secondary osteons, resorption of the walls of the medullary cavity). Similarities in the morphological and histological structure of the femora of *Kiyatriton* and small-sized modern metamorphosing salamanders (large spur-shaped trochanter of the femur, deep ventral fossa, rounded proximal end of the femur, avascular periosteal cortex with growth marks, thick layer of endosteal bone forming the inner part of the cortex, small medullary cavity) indicate that members of the genus *Kiyatriton* were metamorphosing salamanders with a terrestrial adult stage. The similarity in the structure of the femora of different-aged Middle Jurassic and Early Cretaceous representatives of *Kiyatriton* indicates that the biological characteristics (growth pattern, presence of metamorphosis) have not changed for about 40 million years.

Keywords: *Kiyatriton*, salamanders, paleohistology, Middle Jurassic, Early Cretaceous, Western Siberia

УДК 567.6

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *DAVLETKULIA GIGANTEA* IVACHNENKO

© 2024 г. В. В. Буланов*

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

*e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 01.07.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 25.10.2023 г.

Подтверждена принадлежность голотипа *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, исходно описанного по изолированному зубу из среднепермского местонахождения Яман-Юшатырь (Оренбургская обл.) как крупный представитель Bolosauridae (Parareptilia), к растительноядным диноцефалам надсемейства Tapinocephaloidea. На это указывает строение коронки зуба, характер его прижизненного стирания, форма резорбции основания, а также отсутствие репаративных образований пульпы (третичного дентина). Морфология голотипа *D. gigantea* свидетельствует о валидности этого таксона, который является третьим после *Ulemosaurus svjagensis* и *U. gigas* представителем группы, установленным с территории Восточной Европы, а также, исходя из очерского возраста типового местонахождения, наиболее древним тапиноцефалом региональных тетраподных ассоциаций.

Ключевые слова: Bolosauridae, Tapinocephaloidea, средняя пермь, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X24050119, **EDN:** QUOYRY

ВВЕДЕНИЕ

Болозавриды (Bolosauridae) — широко распространенное территориально семейство растительноядных амниот, известное из нижне- и среднепермских отложений различных регионов Лавразии (Cope, 1878; Ивахненко, 1973; Li, Cheng, 1995; Berman et al., 2021). Сравнительно редкая встречаемость болозаврид в ориктоценозах, по всей вероятности, обусловлена причинами тафономического характера, а именно — относительной удаленностью мест их приоритетного обитания от бассейнов седиментации. В пользу этой интерпретации указывают находки представителей группы в местонахождениях карстового генезиса (Reisz et al., 2002), а также выработанный группой широкий спектр адаптаций к питанию именно жесткой, богатой клетчаткой растительностью, среди которых наиболее очевидными являются контактная окклюзия зубов буккальной серии, последовательный характер их замещения, сложное строение рабочей поверхности коронок, увеличенная толщина эмалевого покрытия, а также компенсаторный механизм репарации зубов, заключающийся во внутрипульпарной секреции третичного дентина, существенно продлевавшего

время функционирования зубных генераций (Watson, 1954; Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2002, 2007; Reisz, 2006; Snyder et al., 2020; Bulanov et al., 2022).

Являясь элементом субдоминантного сообщества тетрапод, восточно-европейские болозавриды долгое время рассматривались как фитофаги мелкого размерного класса (длина черепа не более 6 см), однако в 1990 г. из местонахождения Яман-Юшатырь (Оренбургская обл.) по изолированному зубу (экз. ПИН, № 4311/1; рис. 1, а–г) были описаны новый род и вид семейства — *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990. Крупный размер зуба позволил в первоописании (Ивахненко, 1990) оценить длину черепа *D. gigantea* примерно в 30 см, что в несколько раз превышало размер всех известных к тому времени видов семейства. По сути, размер *D. gigantea* позволял позиционировать этот вид как представителя доминантного блока тетрапод, состав которого формируют крупноразмерные фитофаги и трофически связанные с ними хищники (Сенников, 1995, 2006).

При общем сходстве экз. ПИН, № 4311/1 со стертыми зубами других среднепермских болозаврид, таксономическая принадлежность

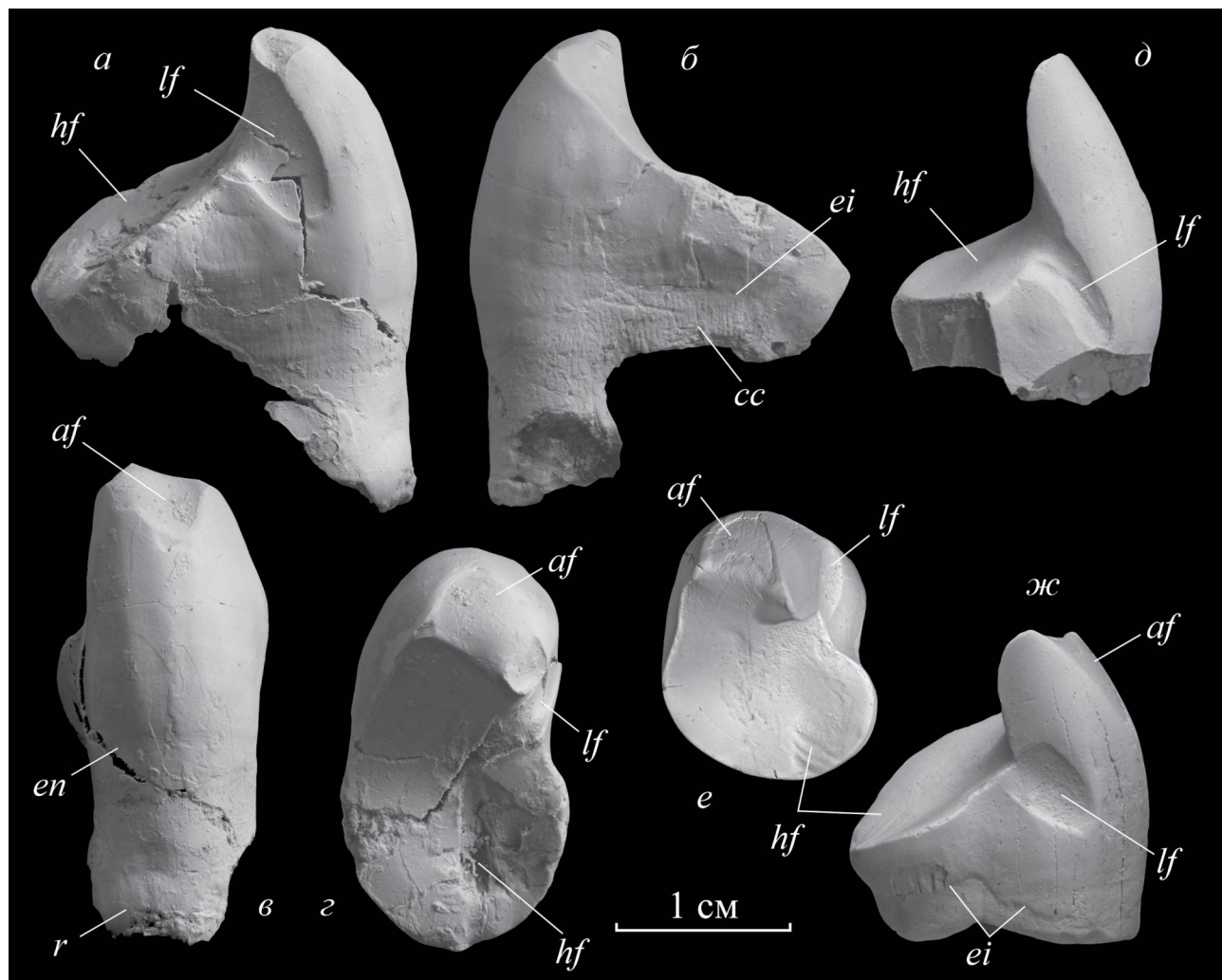


Рис. 1. Изолированные зубы восточно-европейских Tapinocephaloidea: а–г – *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, голо-тип ПИН, № 4311/1 (Оренбургская обл., местонахождение Яман-Юшатырь; верхнеказанский подъярус – нижняя часть уржумского яруса): а, б – с боковых сторон, в – лабиально, г – с ракурса окклюзии; д–ж – челюстные зубы *Ulemosaurus svijagensis* Riabinin, 1938 (Республика Татарстан, местонахождение Ишеево; уржумский ярус): д – экз. ПИН, № 157/235, сбоку; е, ж – экз. ПИН, № 157/234, вид с ракурса окклюзии и сбоку, соответственно. Обозначения: af – апикальная фасетка стирания, cc – клеточный цемент, ei – нижняя граница эмали, en – эмаль, hf – поверхность стирания пятки, lf – боковая фасетка стирания, r – проксимальный отдел лабиальной стенки корня.

находки обосновывалась аналогичным расположением и формой площадок прижизненного износа (рис. 2). Тем не менее, позднее правомерность отнесения *D. gigantea* к Bolosauridae была поставлена под сомнение (Reisz et al., 2002), поскольку типичные для болозаврид структуры рабочей поверхности зубов, а также характерная орнаментация эмали в периферической части коронки на голотипе *Davletkulia* не наблюдаются, а форма самого зуба, как было отмечено, имеет сходство с таковой растительноядных диноцефалов. В связи с этим, рассматриваемый таксон трактовался не более чем *nomen dubium* (Reisz et al., 2002), что определяет актуальность уточнения его таксономического

положения. В настоящей работе приводится сравнение голотипа *D. gigantea* с зубами среднепермских Bolosauridae и растительноядных Tapinocephaloidea, позволяющее обосновать принадлежность вида к последней из указанных групп.

Все материалы, использованные в работе, хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Для выяснения особенностей внутренней структуры голотипа *D. gigantea* была проведена его компьютерная томография. Сканирование выполнено на микротомографе NeoScan80 (ПИН РАН) с разрешением 16 мкм, при угле сканирования 180° (с шагом 0.1°), использовании медного фильтра

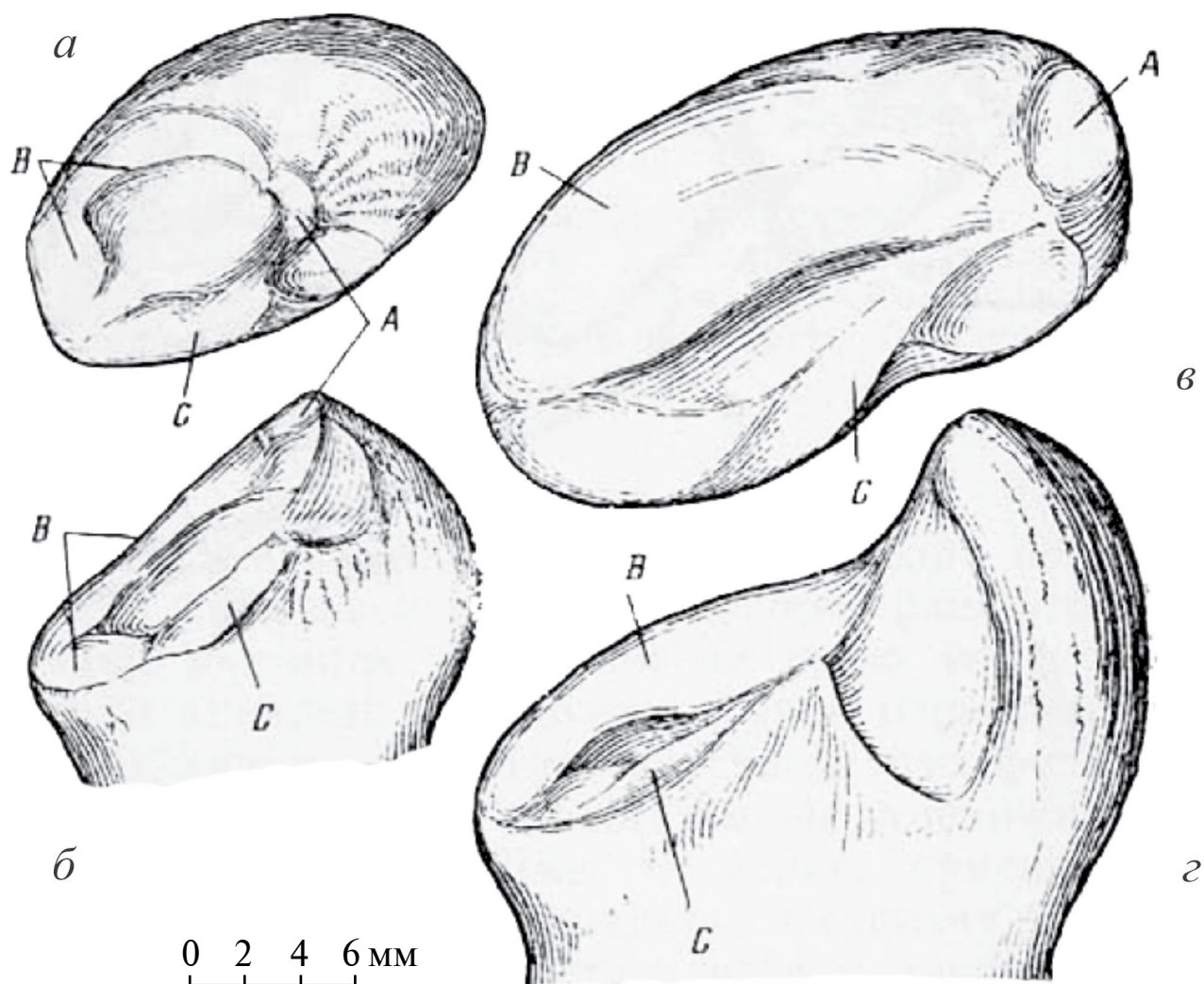


Рис. 2. Схемы расположения фасеток стирания (из: Ивахненко, 1990, рис. 2): *а, б* — у *Belebey vegrandis* Ivachnenko, 1973, экз. СГУ, № 104В/2022, сверху и сбоку, соответственно (Оренбургская обл., местонахождение Крымский; средняя пермь); *в, г* — у *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, голотип ПИН, № 4311/1, сверху и сбоку, соответственно. Обозначения: А, В и С — аналогичные площадки стирания.

толщиной 0.25 мм и значении усреднения яркости пиксела 10. Используемые в работе виртуальные сечения смоделированы в программе CTVox V1.5. Фотографии, приведенные на рис. 1, сделаны после нанесения на поверхность объектов хлористого аммония.

Описание голотипа Davletkulia gigantea Ivachnenko, 1990

Голотип (экз. ПИН, № 4311/1; рис. 1, *а–г*; 3) представляет собой коронку челюстного зуба с прилежащим фрагментом лабиальной стенки корня. При высоте не менее 30 мм (с учетом реконструкции поврежденной вершинки), ширина коронки составляет 22 мм. Ее рабочая

поверхность неправильно-бобовидной формы, с несколько более расширенной округлой пяткой, одна из боковых сторон которой слегка выпуклая, а противоположная — слегка вогнутая в области начала апикального подъема. Вершина высокая и несет небольшой скол на конце. При виде с ракурса окклюзии она расположена посередине расстояния между центром коронки и ее лабиальной стороной и, дополнительно, отклоняется в направлении той боковой стороны, которая имеет вогнутый профиль (рис. 1, *г*). Пятка зуба наклонена под углом около 45° к его лабиальной стороне, которая значительно выше лингвальной и в своей базальной части образована остатком не до конца резорбированного

корня; со стороны пятки высота зуба ограничена зоной распространения эмали (рис. 1, *a*, *b*). В основании боковых сторон поверхность зуба ниже границы эмали покрыта вертикальными валиковидными гребнями (рис. 1, *b*; *cc*). Исходя из их направления и локализации, а также принимая во внимание гомфозный характер фиксации корневой части зубов у тапиноцефалоидов (LeBlanc et al., 2018), указанные гребни могут быть интерпретированы как структуры внешней поверхности покрывавшего корень клеточного цемента, который, судя по их рельефности, имел у зубов *Davletkulia* значительную толщину.

Результаты компьютерной томографии указывают на отсутствие эмали на всей поверхности пятки (рис. 3), что, вероятно, обусловлено прижизненным стиранием, однако наблюдаемые на ней разнонаправленные грубые царапины, с большой вероятностью, связаны с процессом механического препарирования образца.

В апикальной части зуба имеются две хорошо выраженные площадки стирания, появившиеся в результате окклюзивного взаимодействия с одним или двумя зубами-антагонистами. Первая, меньшая по размеру, расположена на лабиальной стороне коронки, примыкает к поврежденной вершине и имеет слегка вогнутую поверхность (рис. 1, *в*, *г*; *af*). Вторая фасетка, прорезающая край коронки сбоку, имеет ту же ширину, что и апикальная, но при этом более

глубокая, и в два раза превышает последнюю по высоте (рис. 1, *a*, *г*; *lf*).

Полость пульпы при продольном сечении зуба вертикальной плоскостью образует выраженный карман в области пятки, а в основании апикальной части коронки сужается до щелевидного канала, протягивающегося в направлении вершины (рис. 3, *б*, *в*). Виртуальные сечения демонстрируют очевидное затемнение дентина вблизи поверхности упомянутых фасеток стирания, а также поверхности пятки, в связи с чем эти зоны, по-видимому, могут трактоваться как область прижизненных склеротических преобразований дентиновых тубулей (Beust, 1935) и/или развития отмерших трактов ("dead tracts") (Fish, 1928). Тем не менее, выраженное, хотя и в меньшей степени, затемнение дентина в циркумпальпарной зоне заставляет предполагать, что локальное изменение его окраски отчасти обусловлено и тафономическими факторами, не получившими развития в тех частях коронки, где дентиновые тубули приурочены к участкам неповрежденного эмалевого покрытия (рис. 3). Не затронутый указанными процессами объем коронарного дентина имеет структуру радиальных кластеров (рис. 3, *a*, *б*), что, вероятно, обусловлено наличием микротрещин соответствующей ориентации. Уместно отметить, что на зубах болозаврид вне зависимости от сохранности аналогичная структура дентина никогда не наблюдается.

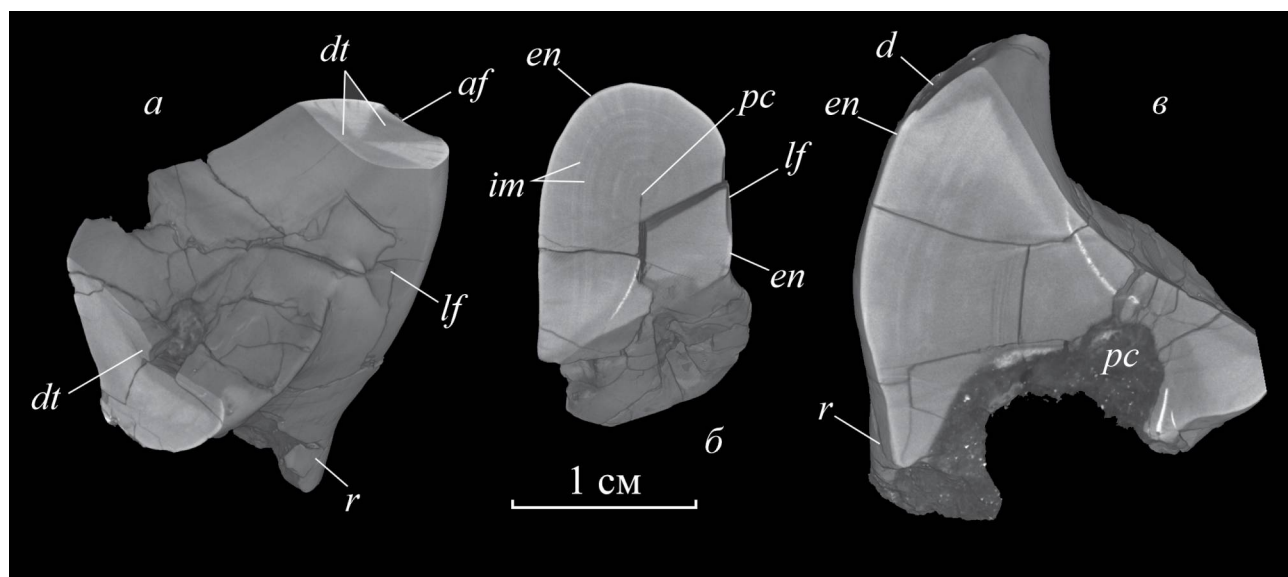


Рис. 3. *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, голотип ПИН, № 4311/1, сечения КТ-реконструкции: *a* — поперечные сечения пятки и апикальной части коронки; *б* — горизонтальное сечение основания апикальной части коронки; *в* — вертикальное сечение вдоль длинной оси коронки. Обозначения: *af* — апикальная фасетка стирания, *d* — дентин, *dt* — поврежденные тракты ("dead tracts"), *en* — эмаль, *im* — ростовые метки, *lf* — боковая фасетка стирания, *pc* — пульпарная полость, *r* — проксимальная часть лабиальной стенки корня.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на определенное сходство с буккальными зубами болозаврид, голотип *D. gigantea* отличается от них краевым (а не субцентральный) положением вершины, заметным расширением пятки по сравнению с центральной частью коронки и ее значительно более выраженным наклоном, а также различной степенью резорбции корневой части зуба с лингвальной и лабиальной сторон. Помимо этого, пятка зуба *Davletkulia* ровная, слегка вогнута и не несет внутри и по периферии режущих гребней,

которые в совокупности образуют сложную по форме окклюзионную поверхность буккальных зубов болозаврид (рис. 4, а, б). Последнее не может рассматриваться как результат стирания, поскольку у болозаврид на стадии полной нивелировки рабочих структур коронки почти полностью стирается и вершина зуба (Bulanov et al., 2022), что не соответствует наблюдаемому у экз. ПИН, № 4311/1.

При отнесении *Davletkulia* к болозавридам М.Ф. Ивахненко (1990) опирался на сходное положение площадок стирания, обозначенных им

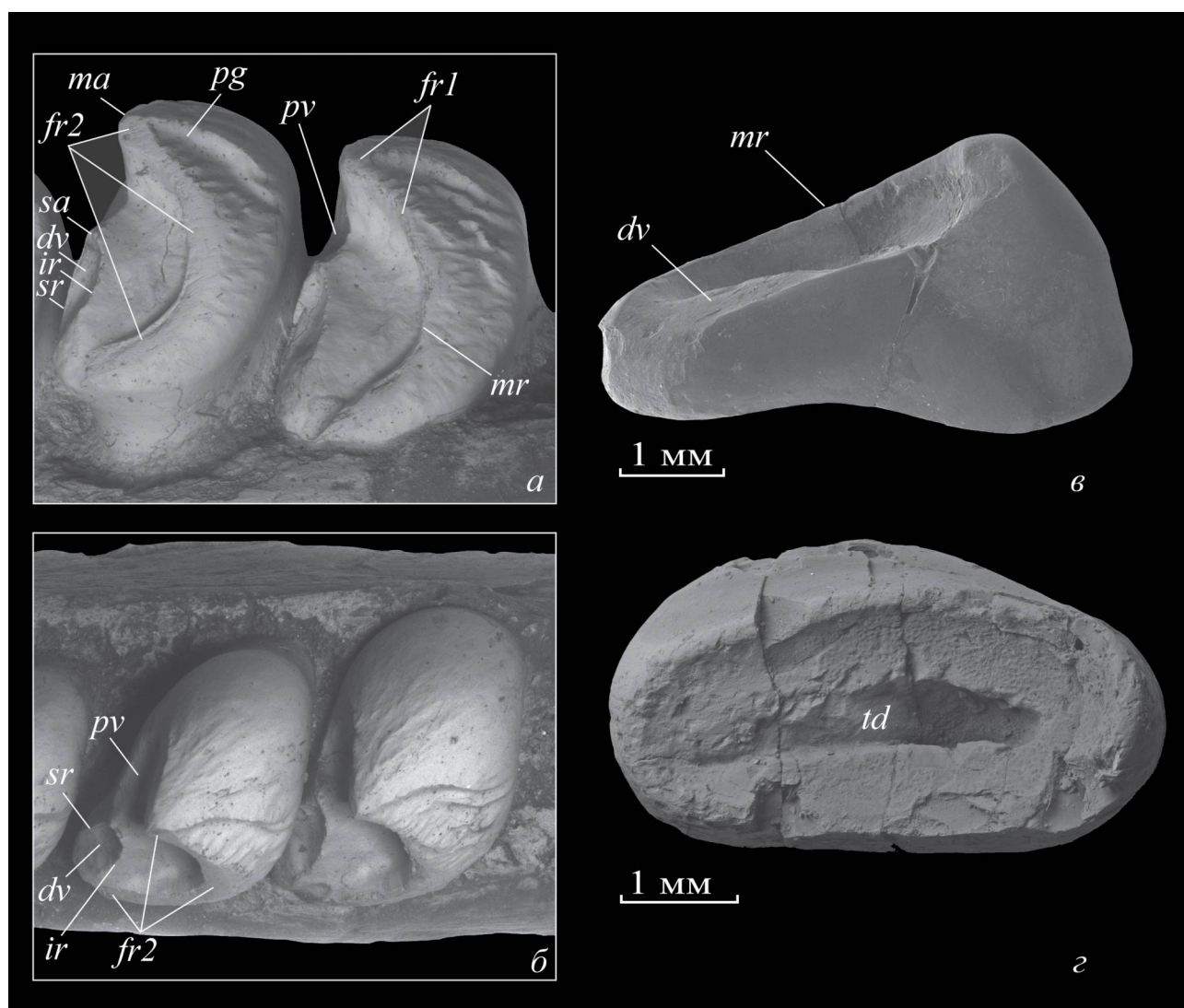


Рис. 4. Морфология буккальных зубов Bolosauridae: а, б – *Belebey vegrandis* Ivachnenko, 1973, экз. СГУ, № 104В/2020 (Оренбургская обл., местонахождение Крымский; средняя пермь), рабочие структуры коронки и положение фасеток стирания зубов левого dentale, вид с лабиальной стороны и ракурса окклюзии, соответственно; в, з – *Belebey* sp. (Самарская обл., местонахождение Аксаково; средняя пермь): в – экз. ПИН, № 5598/37, степень стирания коронки сменившегося буккального зуба, вид сбоку; з – экз. ПИН, № 5598/86, сменившийся буккальный зуб со стороны пульпарной полости. Обозначения: *dv* – дистальная впадина, *fr1* (площадка “А” по: Ивахненко, 1990) и *fr2* – фасетки стирания основного гребня буккальных зубов на разных стадиях износа, *ir* – внутренний гребень, *ma* – основная вершина, *mr* – основной гребень, *pg* – параапикальная борозда, *pв* – параапикальная впадина, *sa* – дополнительная (вторая) вершина, *sr* – добавочный гребень, *td* – третий дентин.

как “А”, “В” и “С” (рис. 2), однако новые данные позволяют скорректировать приведенные схемы размещения фасеток как в отношении болозаврид, так и *D. gigantea*, что обусловлено существенными отличиями, связанными с различным характером взаимодействия зубов при окклюзии.

Так, выделение апикальной площадки стирания “А” у болозаврид (Ивахненко, 1990; рис. 2) не представляется оправданным, поскольку она является терминальным продолжением поверхности стирания основного режущего гребня и как обособленная область деструкции проявляется только на самой ранней стадии функционирования буккальных зубов, быстро объединяясь с другими площадками износа, формирующимися на краю того же гребня (площадка “В” по: Ивахненко, 1990) (рис. 2; 4, а, б). Кроме того, в отличие от апикальной фасетки у *Davletkulia*, она располагается не со стороны лабиального края коронки, а со стороны ее рабочей поверхности и при этом ориентирована не субвертикально, а наклонена в соответствии с наклоном режущего гребня, что свидетельствует о различной природе формирования этой области стирания у указанных таксонов.

Выделение на пятке зуба *D. gigantea* отдельной области стирания, обозначенной как площадка “С” (рис. 2), спровоцировано имеющимися место механическими повреждениями (рис. 1, г; 3). По нашему мнению, вся пятка зуба *D. gigantea* представляет собой единую, униморфно стертую поверхность, обрамленную по периферии оторочкой эмали, покрывающей боковые стороны коронки. У болозаврид же область, соответствующая по положению площадке “С”, исходно является естественным углублением рабочей поверхности, ограниченным добавочным и внутренним режущими гребнями (рис. 4, а, б: *dv*). Как устанавливается на экземплярах *Belebeu vegrandis* из местонахождения Крымский (экз. СГУ, №№ 104В/2020 и 2022), а также на отдельных зубах *Belebeu* sp. из местонахождения Аксаково (рис. 4, в), эта часть коронки начинала подвергаться стиранию уже после нивелировки указанных гребней (если не считать самого края пятки, начало деструкции которой приходится на самую раннюю стадию функционирования коронки).

Еще более очевидным несоответствием является наличие на голотипе *Davletkulia gigantea* боковой фасетки (рис. 1, а, г: *lf*). Данная поверхность стирания образовалась в результате контакта с зубом-антагонистом; при этом контур

самой фасетки совпадает с перевернутым контуром вершины зуба в латеральной проекции, что свидетельствует о крестообразном смыкании зубов при окклюзии (рис. 1, а; 3, а: *lf*). Сходная по положению выемка присутствует и на боковой стороне буккальных зубов болозаврид (рис. 4; а–в: *pv*), однако она не является следствием контакта с вершиной противоположного зуба, поскольку все структуры буккальных зубов-антагонистов у болозаврид, в т.ч. вершина, имеют инвертированное положение, что исключает возможность их крестообразной окклюзии (Ивахненко, Твердохлебова, 1987). Как следствие, в области развития боковой выемки у зубов болозаврид, в отличие от голотипа *D. gigantea*, стирание эмали отсутствует, хотя на поздних стадиях функционирования эта часть коронки частично нивелируется за счет расширения поверхности деструкции ее апикального отдела (рис. 4, в; Bulanov et al., 2022, рис. 2а).

Таким образом, расположение фасеток стирания, наблюдаемых на голотипе *D. gigantea*, не соответствует таковому зубов буккальной серии у болозаврид, но при этом обнаруживает очевидное сходство с зубами растительноядных диноцефалов семейства *Ulemosauridae* (*Tapinocephaloidea*). Из двух представителей этой группы, описанных из уржумского яруса средней перми Восточной Европы — *Ulemosaurus svijagensis* Riabinin, 1938 и *U. gigas* Efremov, 1954 — первый известен по значительно более репрезентативному материалу из реперного местонахождения ишеевского фаунистического комплекса Ишеево (Республика Татарстан). Среди остатков, принадлежащих *U. svijagensis*, в колл. ПИН РАН имеются изолированные зубы, демонстрирующие как сходную морфологию, так и характер прижизненного износа (рис. 1, д–ж). У этих экземпляров, как и у голотипа *Davletkulia gigantea*, вершина зуба при виде с ракурса окклюзии занимает не субцентрально положение, а смещена к его лабиальной стороне. Пятка зуба при этом резко наклонена, расширена по сравнению с основанием апикальной части коронки, слегка вогнута и не бронируется эмалью, которая покрывает боковые стороны коронки; при этом в приапикальном положении с лабиальной стороны фиксируется площадка стирания, аналогичная наблюдаемой у экз. ПИН, № 4311/1 (рис. 1, а, д–ж: *af*).

Кроме того, на некоторых зубах из Ишеево имеется и отмеченная у *Davletkulia* боковая фасетка (рис. 1, д–ж: *lf*), появление которой связано с крестовидным прикусом зубов-антагонистов, реконструируемым, в частности, для

зубной системы тапиноцефалоидов из формации Мадумабиса Мадстоун в Замбии (Whitney, Sidor, 2019). Для последних, как и для голотипа *D. gigantea*, отмечается отсутствие эмалевого покрытия на всей пяточной поверхности зубов, что, помимо стирания, предположительно обусловлено тенденцией к его редукции в этой области у тапиноцефалоидов при одновременном увеличении толщины эмали в апикальном отделе коронки и на лингвальном краю пятки (Whitney, Sidor, 2019).

При рассмотрении процесса замещения зубов у *Tapinocephaloidea* находит объяснение и наблюдаемая у *D. gigantea* более сильная резорбция лингвальной стороны корневой части зуба по сравнению с лабиальной. Данная особенность связана с закладкой и длительным развитием сменного зуба, имеющего относительно высокую вершину, лингвально от сменяемого (Sidor et al., 2014). Таким образом, голотип *D. gigantea* является зубом, утеранным в результате естественного процесса замещения.

У болозаврид, напротив, контур основания коронок сменявшихся зубов ровный (рис. 4, в, г), поскольку в одонтогенезе закладка нового зуба погружается через отверстие резорбции внутрь альвеолы сменяемого на ранней стадии ее минерализации, и окончательное формирование сменного зуба протекает внутриальвеоларно (Snyder et al., 2020). В процессе замещения анкилозно зафиксированная корневая часть рабочего зуба полностью резорбируется по линии альвеолярного края, что определяет ровный (горизонтальный) контур базального края сброшенной коронки. Кроме того, следует отметить, что на стадии, предшествующей замещению, пульпарная полость буккальных зубов болозаврид всегда содержит новообразованный репаративный (третичный) дентин, формирующийся под всеми участками рабочей поверхности коронок, на которых в результате стирания элиминировано эмалевое покрытие (Bulanov et al., 2022). Третичный дентиногенез болозаврид является одной из наиболее очевидных адаптаций группы к питанию жесткой растительностью, существенно продлевавшей время функционирования челюстного озубления и протекавшей в полном соответствии с аналогичными процессами у современных амниот (Throckmorton, 1979; Smith et al., 1995; Bulanov et al., 2022). Благодаря более высокой плотности третичный дентин хорошо различим при визуализации внутренней структуры зуба с помощью компьютерной томографии, однако голотип *D. gigantea*, несмотря на наличие локализованных фасеток стирания

и резорбированное состояние, не несет репаративных внутрипульпарных образований (рис. 3).

Таким образом, все особенности морфологии экз. ПИН, № 4311/1, а также характер стирания и резорбции зуба позволяют уверенно относить *D. gigantea* к диноцефалам надсемейства *Tapinocephaloidea* и рассматривать эту форму как третьего представителя группы, формально описанного с территории Восточно-Европейской платформы. По причине почти полного отсутствия данных по форме и изменчивости челюстных зубов у тапиноцефалоидов, формально описанных из местонахождений, расположенных за пределами Восточной Европы, сравнение голотипа *D. gigantea* может быть корректно проведено только с региональными видами надсемейства.

От зубов известных видов рода *Ulemosaurus* экз. ПИН, № 4311/1 отличается значительно более удлиненной пяткой, что определяет иные пропорции коронки в целом и окклюзионной поверхности в частности (рис. 1). Примечательно также, что ни один из имеющихся в коллекции изолированных зубов *U. svijagensis*, как резорбированных, так и сохранивших корень, не демонстрирует наблюдаемого у *Davletkulia* отчетливо ребристого характера поверхности клеточного цемента, что может указывать на различия в его структуре и толщине у указанных видов. На основании этих отличий *D. gigantea* рассматривается нами как валидный таксон *Tapinocephaloidea*.

В настоящее время типовое местонахождение *D. gigantea* Яман-Юшатырь включается в список местонахождений очерского субкомплекса очерского фаунистического комплекса тетрапод Восточной Европы (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000). Основанием для этого является обнаружение совместно с *Davletkulia* заклыкового зуба, отнесенного к роду *Estemmenosuchus* (*Estemmenosuchus* sp.: экз. ПИН, № 4311/2; Ивахненко и др., 1997), распространение которого ограничивается указанным субкомплексом (Ивахненко и др., 1997). До появления данных, противоречащих этому определению (и датировке), *D. gigantea* рассматривается как древнейший тапиноцефалоид Восточно-Европейской платформы; присутствие этой формы в очерской фауне соответствующим образом корректирует представления о составе ее доминантного блока.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках международного проекта Российского фонда фундаментальных

исследований (РФФИ) и Немецкого научно-исследовательского общества (DFG), проект № 20-54-12013.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубев В.К. Пермские и триасовые храниозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).
- Ивахненко М.Ф. Новые котилозавры Приуралья // Палеонтол. журн. 1973. № 2. С. 131–134.
- Ивахненко М.Ф. Раннепермские элементы фаунистических комплексов тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 102–111.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И. Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1987. № 2. С. 98–106.
- Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- Сенников А.Г. Некоторые проблемы типологии сообществ наземных тетрапод // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 359–372.
- Berman D.S., Sumida S.S., Henrici A.C. et al. The early Permian bolosaurid *Eudibamus cursoris*: earliest reptile to combine parasagittal stride and digitigrade posture during quadrupedal and bipedal locomotion // Front. Ecol. Evol. 2021. 18 p. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.674173>
- Beust T.B. Development of dentin sclerosis // J. Amer. Dent. Assoc. 1935. V. 22. № 7. P. 1186–1189.
- Bulanov V.V., Kovalenko E.S., MacDougall M.J. et al. Tooth replacement and reparative dentine formation in the middle Permian bolosaurids of European Russia // Hist. Biol. 2022. V. 35. № 5. P. 748–761. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2067752>
- Cope E.D. Descriptions of the extinct Batrachia and Reptilia from the Permian formation of Texas // Proc. Amer. Phil. Soc. 1878. V. 17. № 101. P. 505–530.
- Fish E.W. Dead tracts in dentine // Proc. R. Soc. Med. 1928. V. 22. № 2. P. 227–235.
- LeBlanc A.R.H., Brink K.S., Whitney M.R. et al. Dental ontogeny in extinct synapsids reveals a complex evolutionary history of the mammalian tooth attachment system // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 2018. V. 285: 20181792. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.1792>
- Li J.L., Cheng Z.W. The first discovery of bolosaurs from Upper Permian of China // Vert. Palasiat. 1995. V. 33. P. 17–23.
- Reisz R.R. Origin of dental occlusion in tetrapods: signal for terrestrial vertebrate evolution? // J. Exp. Zool. Ser. B. 2006. V. 306. P. 26–277.
- Reisz R.R., Barkas V., Scott D. A new Early Permian bolosaurid reptile from the Richards Spur Dolese Brothers Quarry, near Fort Sill, Oklahoma // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22. № 1. P. 23–28.
- Reisz R.R., Müller J., Tsuji L. et al. The cranial osteology of *Belebey vegrandis* (Parareptilia: Bolosauridae), from the Middle Permian of Russia, and its bearing on reptilian evolution // Zool. J. Linn. Soc. 2007. V. 151. P. 191–214.
- Sidor C.A., Angielczyk K.D., Smith R.H. et al. Tapinocephalids (Therapsida, Dinocephalia) from the Permian Madumabisa Mudstone Formation (Lower Karoo, Mid-Zambezi Basin) of Southern Zambia // J. Vertebr. Paleontol. 2014. V. 34. № 4. P. 980–986.
- Smith A.J., Cassidy N., Perry H. et al. Reactionary dentinogenesis // Int. J. Devel. Biol. 1995. V. 39. P. 273–280.
- Snyder A.J., LeBlanc A.R.H., Jun C. et al. Thecodont tooth attachment and replacement in bolosaurid parareptiles // PeerJ. 2020. <https://doi.org/10.7717/peerj.9168>
- Throckmorton G.S. The effect of wear on the cheek teeth and associated dental tissues of the lizard *Uromastix aegyptius* (Agamidae) // J. Morphol. 1979. V. 160. P. 195–208.
- Watson D.M.S. On Bolosaurus, and the origin and classification of reptiles // Bull. Mus. Comp. Zool. 1954. V. 111. № 9. P. 297–449.
- Whitney M.R., Sidor C.A. Histological and developmental insights into the herbivorous dentition of tapinocephalid therapsids // PlosOne. 2019. 21 p. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223860>

On Taxonomic Affinity of *Davletkulia gigantea* Ivachnenko

V. V. Bulanov

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

The holotype (an isolated tooth) of the largest-known member of the family Bolosauridae, *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, of middle Permian Yaman-Yushaty' locality, Orenburg Region, Russia, is reassigned to the herbivorous dinocephalians of the superfamily Tapinocephaloidea. This attribution is supported by the shape of tooth crown, patterns of wear and resorption, as well as the absence of reparative (tertiary) dentine inside the pulp cavity at the late stage of tooth functioning. The morphology of the holotype reveals the validity of *D. gigantea* which thus is the third representative of the group after *Ulemosaurus svijagensis* and *U. gigas* which was described from Eastern Europe, and, judging by the Otcher age of type locality, the oldest-known tapinocephaloid of the regional tetrapod assemblages.

Keywords: Bolosauridae, Tapinocephaloidea, middle Permian, Eastern Europe

УДК 568.412:551.792(477.75)

ДРЕВНЕЙШИЕ НАХОДКИ РОДОВ MELANITTA, MARMARONETTA И ДРУГИХ УТОК (AVES: ANATIDAE) В НИЖНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ КРЫМА

© 2024 г. Н. В. Зеленков*

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 13.05.2024 г.

Принята к публикации 13.05.2024 г.

Материалы по утиным из нижнего плейстоцена (около 1.8 млн л. н.) пещеры Таврида в Крыму представлены новыми для местонахождения формами: *Melanitta kirbori* sp. nov., *Marmaronetta angustirostris* (Ménétriés, 1832), *Spatula querquedula* (L., 1758), *Anas* aff. *A. acuta* и *Anas* aff. *A. platyrhynchos*. Кроме того, описаны новые материалы по ранее известным таксонам *Spatula praeclypeata* Zelenkov, 2022 и *Tadorna petrina* Kurochkin, 1985. Ассоциация уток из Тавриды – древнейшая репрезентативная фауна Anatidae для раннего плейстоцена Европы. Находки родов *Melanitta* и *Marmaronetta* – древнейшие в палеонтологической летописи мира. Находки уток из групп крякв (*Anas* aff. *A. platyrhynchos*) и шилохвостей (*Anas* aff. *A. acuta*) – самые древние для этих филогенетических линий, маркирующие расселение предков современных палеарктических видов из Африки в Евразию. Обсуждается эволюционная история найденных таксонов утиных.

Ключевые слова: Anatidae, эволюция, расселение, ранний плейстоцен, Крым

DOI: 10.31857/S0031031X24050124, **EDN:** QUOTIK

Разнообразие и географическое распространение утиных (семейство Anatidae отряда Anseriformes; Aves) Евразии в раннем плейстоцене (2.58–0.7 млн л. н.) известны очень фрагментарно. Представительные (пять и более таксонов) ассоциации Anatidae этого возраста описаны из местонахождений Убайдия в Израиле (Tchernov, 1980), Уэскар-1 в Испании (Sanchez Marco, 1989), Пирро Норд в Италии (Bedetti, Pavia, 2013), Бетфия-2 в Румынии (Tyrberg, 1998, 2008) и Дурсунлу в Турции (Louchart et al., 1998), датированных второй половиной калабрия (т.е. моложе 1.3 млн л.), а также из более древнего (гелазийского) местонахождения Малые Голы в Прибайкалье (Zelenkov et al., 2023). В остальных фаунах раннего плейстоцена утиные отсутствуют или же представлены одним-двумя видами. Местонахождение пещера Таврида в Центральном Крыму, относимое к первой половине калабрия (около 1.8 млн л.; Лопатин и др., 2019), включает в себя как разнообразную фауну наземных птиц (Zelenkov et al., 2019; Зеленков, 2023; 2024а, б, в), так и весьма примечательную ассоциацию

утиных. Ранее из нижнего плейстоцена пещеры Таврида были описаны древнейшая утка-широконоска *Spatula praeclypeata* и ископаемый огарь *Tadorna petrina* (Зеленков, 2022). В этой работе описаны новые материалы по утиным, не только обогащающие фауну местонахождения (которая теперь включает в себя семь видов Anatidae), но и расширяющие известное таксономическое разнообразие этой группы околотовных птиц в раннем плейстоцене Евразии в целом.

Таксономия в данной работе приведена в соответствии со сводкой “Birds of the World” (Winkler et al., 2020). Анатомическая номенклатура следует “Nomina Anatomica Avium” (Baumel et al., 1993). Подробные данные о местонахождении пещера Таврида см. в работе А.В. Лопатина и др. (2019). Описанный материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и был собран в 2018–2023 гг. Д.Б. Старцевым (Крымский федеральный ун-т), Д.О. Гимрановым (Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН) и А.В. Лавровым (ПИН РАН).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД ANSERIFORMES

СЕМЕЙСТВО ANATIDAE LEACH, 1820

Род *Melanitta* Boie, 1822*Melanitta kirbori* Zelenkov, sp. nov.

Название вида — в честь Кирилла Борисовича Герасимова (1971–2023), зоолога каф. зоологии позвоночных Московского государственного ун-та имени М.В. Ломоносова (МГУ) и одного из академических учителей автора.

Голотип — ПИН, № 5644/1635, практически полный правый коракоид; республика Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен, калабрий (сборы Д.О. Гимранова, 2023 г.).

Описание (рис. 1, а, д, е). Коракоид укорочен; плоскость акрокоракоидного отростка развернута по отношению к *extremitas sternalis*; при виде с вентральной стороны *impressio bicipitalis* выдвинуто относительно стержня; в дорсальной части *sulcus m. supracoracoidei* имеется небольшая ямка, располагающаяся вблизи границы *facies articularis humeralis* и *crista acrocoracoidei*; *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое и формирует отчетливую ступеньку со стержнем при виде с медиальной стороны; прокоракоидный отросток с краниально вздернутой вершиной; *angulus medialis* явно заостренный; вентральная губа *impressio sternalis* узкая. По размерам соответствует современным *M. nigra*, *M. americana* и *M. perspicillata*.

Размеры в мм. Медиальная длина коракоида 46.0; длина от краниальной вершины до каудального края *cotyla scapularis* 16.1; минимальная ширина стержня 5.4.

Сравнение. От сходных по размеру синьг *M. nigra* (L., 1758) и *M. americana* (Swainson, 1832) отличается краниокаудально узким *facies articularis clavicularis*, формирующим отчетливую ступеньку со стержнем при виде с медиальной стороны, а также медиально выдвинутым относительно стержня кости *impressio bicipitalis* (при виде с вентральной стороны). По этим признакам *M. kirbori* sp. nov. сходен с турпанами *M. fusca* (L., 1758), *M. stejnegeri* (Ridgway, 1887), *M. perspicillata* (L., 1758) и *M. deglandi* (Bonaparte, 1850). При этом новый вид выраженно мельче, чем *M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi*. С *M. perspicillata* новый вид сходен краниально вздернутой вершиной прокоракоидного отростка, но отличается сильно заостренным *angulus medialis*. Данное сравнение составляет дифференциальный диагноз нового вида.

Замечания. Практически полный правый коракоид из пещеры Таврида с отломаным *angulus lateralis* может быть уверенно отнесен к морским уткам (*Mergini*), поскольку имеет выраженно заостренный *angulus medialis* и плоскость акрокоракоидного отростка, развернутую по отношению к *extremitas sternalis* (в результате чего при виде с краниальной стороны вершина *processus acrocoracoideus* ориентирована вентрально). Развернутая плоскость *processus acrocoracoideus* — примитивное состояние для семейства *Anatidae* и также встречается у *Tadorna*, имеющих в целом сходные пропорции коракоида. В то же время для *Tadorna* характерен тупой *angulus medialis* и широкая (но короткая) вентральная губа *impressio sternalis*, а также обширное углубление в дорсальной части *sulcus m. supracoracoidei*. У голотипа нового вида это углубление имеет форму небольшой ямки, располагающейся вблизи границы *facies articularis humeralis* и *crista acrocoracoidei* — как у многих *Mergini*. Среди *Mergini* описываемый экземпляр может быть отнесен к роду *Melanitta* на основании общих пропорций; все остальные роды этой группы имеют выраженно более вытянутый коракоид, в то время как у *Melanitta* он укорочен.

Современный род *Melanitta* включает в себя две группы видов — синьг *M. nigra* и *M. americana* (подрод *Oidemina* Fleming, 1822), и турпанов *M. fusca*, *M. stejnegeri*, *M. perspicillata* и *M. deglandi* (подрод *Melanitta*; Collinson et al., 2006; Lavretsky et al., 2021), дивергенция которых оценивается, по молекулярным данным, миоценом (Fulton et al., 2012; Sun et al., 2017). Длительная независимая эволюция синьг и турпанов подтверждается наличием явных морфологических различий между двумя группами видов (Woolfenden, 1961; Livezey, 1995). В коракоиде для синьг характерно краниокаудально широкое (практически округлое по: Woolfenden, 1961) *facies articularis clavicularis*, не формирующее ступеньку со стержнем при виде с медиальной стороны. У турпанов, напротив, *facies articularis clavicularis* краниокаудально узкое и формирует отчетливую ступеньку (“shelf”; рис. 1, s) со стержнем. При виде с вентральной стороны *impressio bicipitalis* у турпанов выдвинуто относительно стержня медиально (рис. 1, ib). По указанным признакам форма из Тавриды, несомненно, сближается с турпанами и не может быть отнесена к синьгам. Выраженно заостренный *angulus medialis*, отчасти как у голотипа нового вида (хотя и в меньшей степени), присутствует в качестве индивидуальной вариации у *M. fusca*. По размеру *M. kirbori*

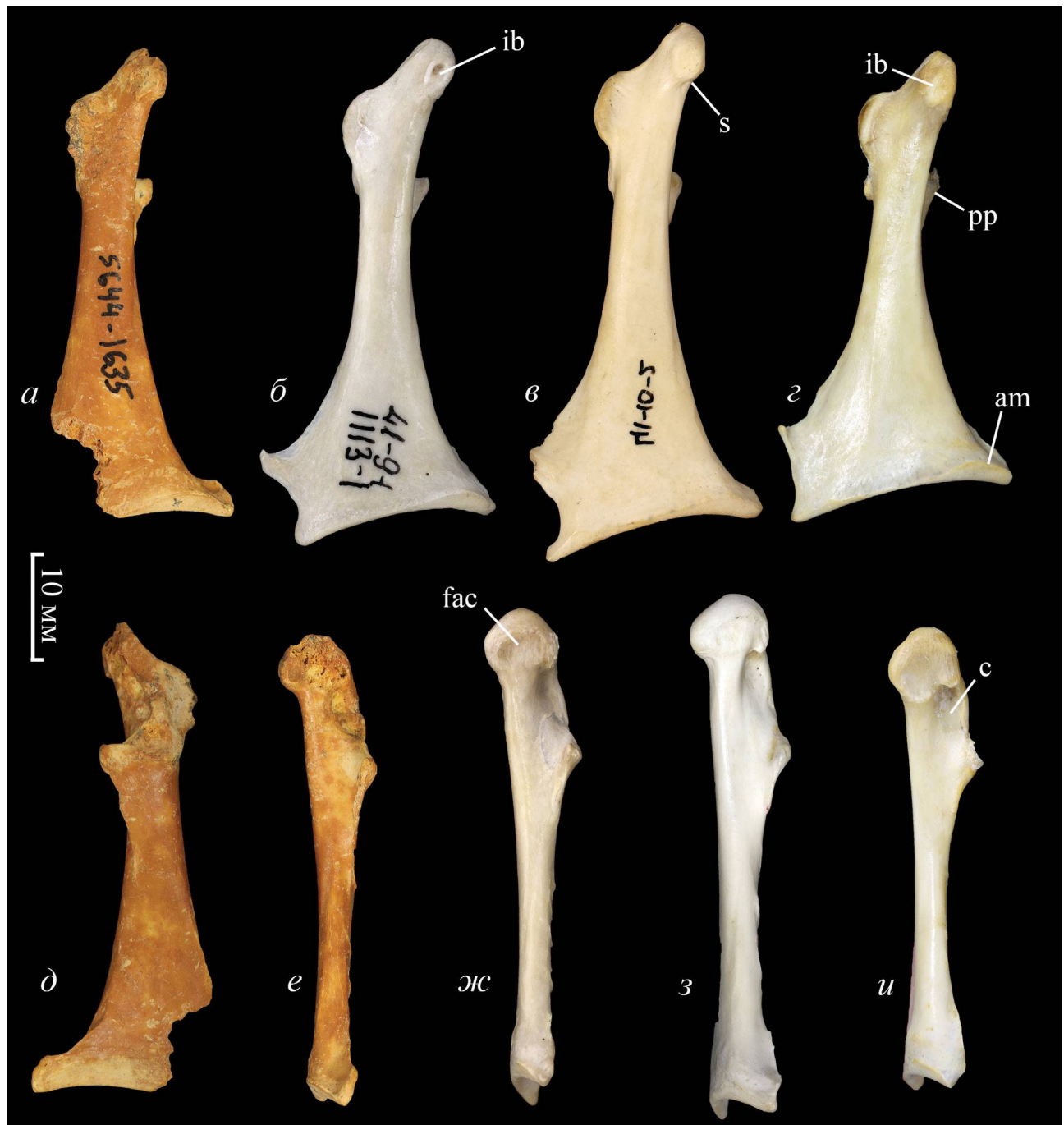


Рис. 1. Коракоиды представителей рода *Melanitta*: а, д, е – *M. kirbori* sp. nov., голотип ПИН, № 5644/1635; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; б, ж – *M. perspicillata* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 41-9-1; современный; в, з – *M. fusca* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 41-10-2; современный; г, и – *M. nigra* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 41-8; современный: а–г – с вентральной стороны; д – с дорсальной стороны; е–и – с медиальной стороны. Обозначения: am – angulus medialis; c – ямка в дорсальной части sulcus m. supracoracoidei; fac – facies articularis clavicularis; pp – processus procoracoideus; ib – impressio bicipitalis; s – ступенька (“shelf”) при переходе processus acrocoracoideus на стержень.

сходен с современными синьгами и выражен мельче, чем турпаны *M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi*. В то же время, сходные размеры имеет и североамериканский пестроносый турпан *M. perspicillata*. С *M. perspicillata* находку

также сближает краниально вздернутая вершина processus procoracoideus. У изученных экземпляров *M. fusca* и *M. nigra/americana* она ориентирована более каудально (лишь в одном случае – горизонтально).

Вопрос таксономической принадлежности крымского турпана зависит от оценки возраста современных видов рода. Время дивергенции современных видов в обоих кладах неизвестно, но выраженная морфологическая и экологическая близость, а также аллопатрические ареалы синьг *M. nigra* и *M. americana*, с одной стороны, и турпанов *M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi* — с другой, указывают на относительно недавнюю (по-видимому, позднеплейстоценовую) дивергенцию современных видов в условиях ледниковой изоляции предковых популяций (Collinson et al., 2006). Пестроносый турпан *M. perspicillata*, напротив, обитает совместно с *M. americana* и *M. deglandi*, что указывает на экологическую специфичность и, как следствие, относительную древность этой формы (оба вида синьг также обитают симпатрично с турпанами: *M. nigra* — с *M. fusca*, а *M. americana* — с *M. stejnegeri* и *M. deglandi*). Мелкие размеры *M. perspicillata*, по-видимому, являются плезиоморфным состоянием для рода; увеличение размеров произошло при формировании более специализированных *M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi*.

Морфология коракоида и размеры позволяют относить *M. kirbori* sp. nov. к предковой линии *M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi*. Этому эволюционному уровню в современной фауне соответствует североамериканский *M. perspicillata* — вероятный потомок общего ствола мелких раннеплейстоценовых турпанов. Отсутствие мелких турпанов в современной фауне Евразии и их сохранение в Америке свидетельствует в пользу происхождения линии крупных турпанов (*M. fusca*, *M. stejnegeri* и *M. deglandi*) в Старом Свете. Исчезновение предковой формы можно объяснить направленной эволюцией евроазиатской популяции в сторону увеличения размеров (предположительно, в среднем плейстоцене). Напротив, североамериканские популяции мелких турпанов, существовавшие в относительной изоляции, смогли сохраниться до настоящего времени, поскольку к моменту контакта с крупными продвинутыми формами в Северной Америке между ними уже накопились достаточные экологические различия. Потенциальное включение ископаемой крымской формы в *M. perspicillata* сделало бы этот современный вид парафилетичным. По этой причине крымская форма здесь выделена в самостоятельный вид.

Материал. Голотип.

Marmaronetta angustirostris (Ménétriés, 1832).

К этому виду с уверенностью отнесена полная левая плечевая кость (экз. ПИН, № 5644/1819), характеризующаяся умеренно удлинённым *tuberculum dorsale* и выраженно пневматизированной *fossa pneumotricipitalis* (рис. 2, а, в). Последний признак отличает описываемый экземпляр от *Aythya* Boie, 1822 и *Mergini* (за исключением более крупных *Mergus* L., 1758) и указывает на принадлежность к речным уткам или неспециализированным ныркам. По размерам экз. ПИН, № 5644/1819 соответствует современным *M. angustirostris* и *Sibirionetta formosa* (Georgi, 1775), при этом он выраженно крупнее *Spatula querquedula* (L., 1758), но мельче *S. clypeata* (L., 1758). Размеры экз. ПИН, № 5644/1819, в мм: общая длина — 69.3; максимальная проксимальная ширина — 15.7; минимальная ширина стержня — 4.9; поперечная дистальная ширина — 10.2.

От *S. formosa* экз. ПИН, № 5644/1819 отличается заметно более грацильным стержнем и, в целом, укороченными пропорциями. По изгибу и пропорциям стержня и эпифизов, а также по форме *caput humeri* экз. ПИН, № 5644/1819 идентичен современным *M. angustirostris*. От представителей современных родов *Anas* L., 1758, *Mareca* Stephens, 1824 и *Spatula* Boie, 1822 отличается укороченным *tuberculum dorsale*. Относительно короткий *tuberculum dorsale* представляет собой плезиоморфное состояние для утиных (Woolfenden, 1961; Зеленков, 2012) и соответствует древней (предположительно, позднемиоценовой) дивергенции современного вида *M. angustirostris* по молекулярным данным (Sun et al., 2017). В указанной работе базовая палеоценовая оценка дивергенции Anatidae выглядит явно удревненной, однако даже с учетом более реалистичной среднеэоценовой дивергенции Anatidae (напр., Kuhl et al., 2021) время формирования *Marmaronetta* Reichenbach, 1853 все равно приходится на середину позднего миоцена. При этом современный *M. angustirostris* может представлять собой реликт позднемиоценовой радиации рода.

Spatula querquedula (L., 1758). Полная правая плечевая кость (экз. ПИН, № 5644/1800; рис. 2, г, д) со следами зубов млекопитающих принадлежит более мелкой утке, чем *M. angustirostris* и отнесена к речным уткам на основании удлинённого и сильно прижатого к стержню *tuberculum dorsale* (апоморфная черта). По пропорциям и общей длине (63.5 мм) экз. ПИН, № 5644/1800 соответствует современному чирку-трескунку



Рис. 2. Anatinae из нижнего плейстоцена Крыма в сравнении с избранными современными представителями: *а, в* – *Marmaronetta angustirostris* (Ménétriés, 1832), экз. ПИН, № 5644/1819, левая плечевая кость; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *б* – *M. angustirostris*, экз. остеологической коллекции ПИН, № 40-54-2; современный; *г, д* – *Spatula querquedula* (L., 1758), экз. ПИН, № 5644/1800, правая плечевая кость; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *е, л* – *S. clypeata* (L., 1758), экз. остеологической коллекции ПИН, № 40-52-1; современный; *ж, к, ч* – *S. praesclypeata* Zelenkov, 2022: *ж* – экз. ПИН, № 5644/1637, правая локтевая кость; *к* – экз. ПИН, 5644/1557, левый карпометакарпус; *ч* – голотип ПИН, № 5644/220, коракоид (отражен); все – Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *з, н, о, т, ф, ц* – *Anas aff. A. acuta* L., 1758: *з* – экз. ПИН, № 5644/1532, левая локтевая кость; *н, о* – экз. ПИН, № 5644/1742, дистальная половина левой бедренной кости; *т, ф, ц* – экз. ПИН, № 5644/1552, краниальный фрагмент левого коракоида; все – Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен; *и, м* – *A. georgica* J.F. Gmelin, 1787, экз. остеологической коллекции ПИН, № 40-41-1; современный; *п, р, ш* – *Anas aff. A. platyrhynchos* L., 1758: *п, р* – экз. ПИН, № 5644/1741, дистальный фрагмент левой бедренной кости; *ш* – экз. ПИН, № 5644/1723, локтевая кость запястья; все – Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен: *а, б, г, м, о, н, с* – с каудальной стороны; *в, д* – с краниальной стороны; *е–л, т* – с вентральной стороны; *н, р* – с латеральной стороны; *ф* – с дорсальной стороны; *ц, ч* – с медиальной стороны; *ш* – с проксимальной стороны. Обозначения: *cs* – cotyla scapularis; *fah* – facies articularis humeralis; *fpt* – fossa pneumotricipitalis; *ib* – impressio bicipitalis; *ifi* – отпечатки *M. iliofibularis*; *lg* – labrum glenoidale; *pa* – processus acrocoracoideus; *pp* – processus procoracoideus; *sd* – дистальный симфиз карпометакарпуса; *sms* – sulcus m. supracoracoidei; *tc* – trochlea carpalis; *td* – tuberculum dorsale; стрелкой обозначен дистальный край impressio bicipitalis.

S. querquedula. Плечевая кость *A. crecca* L., 1758 короче и по результатам анализа представительной выборки не превышает 61 мм в длину (Poland, 2018; наши данные). Другие размеры экз. ПИН, № 5644/1800, в мм: максимальная проксимальная ширина — 14.3; минимальная ширина стержня — 4.9; поперечная дистальная ширина — 9.7.

***Spatula praeclypeata* Zelenkov, 2022.** Практически полная правая локтевая кость (экз. ПИН, № 5644/1637; рис. 2, ж), несмотря на общую слабую диагностичность этого элемента скелета у речных уток, может быть уверенно отнесена к этому виду на основании пропорций. По общей длине экз. ПИН, № 5644/1637 сопоставим (лишь незначительно крупнее) с локтевой костью *M. angustirostris*, однако имеет заметно более массивный стержень, что соответствует общей укороченности локтевой кости у *Anatini* по сравнению с таковым *Aythya* и примитивных *Anatinae*. Экз. ПИН, № 5644/1637 также не может быть отнесен к группе шилохвостей, для которых характерны иные пропорции этого элемента скелета. Так, у *Anas acuta* L., 1758 локтевая кость значительно крупнее и длиннее, чем у описываемого экземпляра — при сходной толщине стержня самые мелкие экземпляры *A. acuta* имеют более длинную локтевую кость и более крупный дистальный эпифиз. Локтевая кость *A. bahamensis* L., 1758 и *A. georgica* J.F. Gmelin, 1789 также заметно длиннее экз. ПИН, № 5644/1637 при сходной толщине стержня (рис. 2, и). Размеры экз. ПИН, № 5644/1637 в мм: полная сохранившаяся длина — 59.9; минимальная ширина стержня — 4.5; максимальная (диагональная) ширина дистального эпифиза — 8.5.

По общим пропорциям экз. ПИН, № 5644/1637 близок к *S. clypeata*, от которой отличается лишь незначительной укороченностью (около 5–7% при сходной толщине стержня, который у экз. ПИН, № 5644/1637 соответствует самым толстым современным экземплярам этого вида). Эта укороченность свидетельствует о несколько более коротком крыле *S. praeclypeata* по сравнению с *S. clypeata*, что можно связывать с менее развитой перелетностью этого раннеплейстоценового вида, обитавшего в более теплых условиях.

Левый карпометакарпус (экз. ПИН, № 5644/1557; рис. 2, к), имеющий ограниченную диагностическую ценность у речных уток, отнесен к этому виду на основании размерного сходства. Размеры экз. ПИН, № 5644/1557 в мм: общая длина — 49.1; проксимальная краниокаудальная ширина — 11.2; проксимальная дорсовентральная

высота — 5.4; высота стержня в центральной части — 4.1; длина дистального симфиза — 6.5.

По общим пропорциям (отношение размера проксимального эпифиза к длине кости) экз. ПИН, № 5644/1557 соответствует современным *S. clypeata*, от которых он отличается укороченным дистальным симфизом со скошенным дистокаудальным краем. Подобной скошенности у современных *S. clypeata* обнаружено не было, поэтому эта черта может быть специфичной для *S. praeclypeata*, однако в целом форма дистального симфиза изменчива у *Anatini*. Скошенный каудальный край дистального симфиза характерен для *Aythya*. В то же время, надежным признаком *Aythya* является редуцированная дистальная часть дорсального края *trochlea carpalis* при виде с дорсальной стороны, в результате чего формируется выраженная вогнутость — у *Anatini* она заметно короче. Кроме того, вентральный контур *trochlea carpalis* у *Aythya* более выпуклый в своей дистальной части и часто формирует небольшую угловатость, отсутствующую у экз. ПИН, № 5644/1557. Представители шилохвостей (включая неперелетных *Anas bahamensis*) имеют более удлиненный карпометакарпус.

***Anas aff. A. acuta* L., 1758.** К этому таксону отнесены краниальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 5644/1552; рис. 2, м, ф, и), практически полная левая локтевая кость с разрушенным проксимальным эпифизом (экз. ПИН, № 5644/1532; рис. 2, з) и дистальная половина левой бедренной кости (экз. ПИН, № 5644/1742; рис. 2, н, о).

Коракоид (экз. ПИН, № 5644/1552) по размерам практически идентичен голотипу *Spatula praeclypeata* и имеет такую же общую длину суставной гленоидной части (*cotyla scapularis* + *facies articularis humeralis*; ~9.0 мм), однако отличается рядом структурных особенностей и пропорциями. *Facies articularis humeralis* более высокая дорсовентрально при виде с латеральной стороны, а ее вентрокраниальный край более выпуклый, чем у *S. praeclypeata*. При виде с медиальной стороны дорсальный край плечевой части кости (краниальнее *cotyla scapularis*) отклоняется вентрально у экз. ПИН, № 5644/1552 (ориентирован субпараллельно длинной оси кости у *S. praeclypeata*), *labrum glenoidale* явно выступает вентрально (практически не выступает у *S. praeclypeata*), прокоракоидный отросток формирует отчетливую выпуклость дорсально (почти не выражена у *S. praeclypeata*; рис. 2, и, ч). Стержень на уровне *labrum glenoidale* шире у экз. ПИН, № 5644/1552 по сравнению с *S. praeclypeata*

(максимальная ширина: 7.4 против 7.1 мм). *Cotyla scapularis* шире, чем у *S. praeclypeata*. Также важно, что при сходной длине суставной части и большей ширине плечевой суставной фасетки и стержня у экз. ПИН, № 5644/1552 несколько короче *processus acrocoracoideus* (краниальная длина — 14.4 против 14.9 у *S. praeclypeata*). Ямка внутри *sulcus m. supracoracoidei* заметно менее глубокая и очерченная, чем у *S. praeclypeata* (этот признак подвержен некоторой индивидуальной изменчивости у утиных), *impressio lig. acrocoracohumeralis* слабоизогнутый (сильно изогнут у *S. praeclypeata*). Отмеченный комплекс различий указывает на принадлежность экз. ПИН, № 5644/1552 к другому таксону утиных, при этом общее сходство с *S. praeclypeata* объясняется структурным однообразием устройства коракоида у *Anatini*. По всем отмеченным признакам (за исключением длины *processus acrocoracoideus*) экз. ПИН, № 5644/1552 сходен с современными шилохвостями (*Anas acuta*) и по абсолютным размерам соответствует наиболее мелким экземплярам этого вида (см. Poland, 2018).

Локтевая кость (экз. ПИН, № 5644/1532) по размерам дистального эпифиза (максимальная диагональная ширина — 8.5 мм) практически идентична описанному выше экз. *S. praeclypeata*, однако характеризуется более удлиненными пропорциями и выпрямленным и грацильным стрежнем — при сходной ширине дистального эпифиза дистальный край *impressio brachialis* (рис. 2, стрелка) располагается на заметно большем удалении от дистального эпифиза, чем у *S. praeclypeata*. По абсолютным размерам дистального эпифиза экз. ПИН, № 5644/1532 соответствует самым мелким представителям современных *A. acuta*, но незначительно короче и явственнее грацильнее. По пропорциям экз. ПИН, № 5644/1532 сходен с современными *A. georgica* и *A. bahamensis*, также имеющими грацильные очертания. От *Aythya*, у которых локтевая кость также удлинена, отличается удлиненным дорсальным мышцелком (укорочен у *Aythya*).

Бедренная кость (экз. ПИН, № 5644/1742) отнесена к речным уткам (*Anatini*), поскольку имеет характерное строение отпечатков сухожилий *m. iliofibularis* на латеральной поверхности кости. У *Anatini* эти отпечатки формируют косо ориентированный “шрам”, проксимально переходящий в менее выраженный отпечаток, направленный каудально. У нырковых уток (*Aythya*, *Mergini*), напротив, указанные отпечатки заметно вытянуты проксимодистально и лишь незначительно загибаются каудально в своей проксимальной части. Кроме того,

у *Aythya* и *Mergini* латеральный край бедренной кости вогнут при виде с каудальной стороны. *Marmaronetta angustirostris* по структуре отпечатков сухожилий *m. iliofibularis* сходны с *Aythya*, но в целом отпечатки у *M. angustirostris* укорочены и слабо загнуты каудально.

По размерам бедренная кость (экз. ПИН, № 5644/1742) сходна с таковой мелких экземпляров *A. acuta* (как и описанный выше коракоид) и на этом основании отнесена к этому же таксону. Стоит отметить, что для *S. clypeata* характерна выражено более мелкая бедренная кость (при сопоставимом размере коракоидов). *Marmaronetta angustirostris* и *S. querquedula*, также известные из пещеры Таврида, имеют еще более мелкие бедренные кости. Размеры экз. ПИН, № 5644/1742 в мм: минимальная ширина стержня — 4.0; максимальная дистальная ширина — 9.9; дистальная высота через медиальный мышцелок — 6.7; дистальная ширина через латеральный мышцелок — 7.8.

Anas aff. *A. platyrhynchos* L., 1758. Дистальный фрагмент левой бедренной кости (экз. ПИН, № 5644/1741; рис. 2, *n, p*) принадлежит достаточно крупной утке, по размерам сопоставимой с мелкими особями *A. platyrhynchos* и близких видов из группы крякв. Реконструированная длина этой бедренной кости (по аналогии со сходными экземплярами *A. undulata* C.F. Dubois, 1839 и *A. platyrhynchos*) — около 47 мм. Эта величина находится на верхней границе размерной изменчивости бедренных костей *A. acuta* (Poland, 2018), однако для последнего вида характерна в целом более стройная бедренная кость с удлиненной проксимальной частью. Кряквы, напротив, имеют более массивную (укороченную) бедренную кость (Poland, 2018; наши данные), что соответствует описываемому экземпляру. Кроме того, экз. ПИН, № 5644/1741 отличается от экз. ПИН, № 5644/1542, относимого к *A. acuta*, вертикально ориентированной проксимальной частью отпечатков *m. iliofibularis*. Также сосудистое отверстие на каудальной поверхности кости у экз. ПИН, № 5644/1741 необычным образом сдвинуто дистально и латерально. И хотя его положение варьирует у современных уток, подобная морфология не была обнаружена на использованном сравнительном материале. Размеры экз. ПИН, № 5644/1741 в мм: минимальная ширина стержня — 4.4; максимальная дистальная ширина — 10.8; дистальная высота через медиальный мышцелок — 7.7; дистальная ширина через латеральный мышцелок — 8.8.

Фрагмент проксимального эпифиза правого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 5644/1710) отнесен к этому же таксону на основании размеров. Строение каудального края *trochlea carpalis* на дорсальной стороне кости соответствует речным уткам, как указано выше при описании экз. ПИН, № 5644/1557. Локтевая кость запястья (экз. ПИН, № 5644/1723; рис. 2, *ш*) также предварительно отнесена к этому виду на основании крупных размеров. Максимальная косая длина экз. ПИН, № 5644/1723 — 10.0 мм; максимальная высота — 9.0 мм.

Tadorna petrina Kurochkin, 1985. Новый материал по ископаемому каменному огарю из пещеры Таврида включает в себя проксимальный фрагмент левого тибитарсуса (экз. ПИН, № 5644/1671), по абсолютному размеру и типу сохранности сходный с ранее описанным (Зеленков, 2022) фрагментарным скелетом и, по-видимому, принадлежавший тому же экземпляру.

ОБСУЖДЕНИЕ

Новые материалы по утиным из нижнего плейстоцена пещеры Таврида значительно обогащают известную авифауну местонахождения, которая теперь включает в себя семь видов гусеобразных: ископаемого турпана *Melanitta kirbori* sp. nov., древнего огаря *Tadorna petrina*, мраморного чирка *Marmaronetta angustirostris*, а также четыре вида речных уток (*Anatini*) — древнюю широконоску *Spatula praeclypeata*, чирка-трескунка *Spatula querquedula*, древнюю шилохвость *Anas* aff. *acuta* и древнюю крякву *Anas* aff. *platyrhynchos*. Такое разнообразие сопоставимо с другими представительными фаунами утиных раннего плейстоцена — семь видов известно из местонахождения Убейдия в Израиле (Tchernov, 1980) и Пирро Норд в Италии (Bedetti, Pavia, 2013), не менее восьми — из местонахождения Уэскар-1 в Испании (Sanchez Marco, 1989). При этом реальное таксономическое разнообразие утиных раннего плейстоцена Центрального Крыма было, несомненно, заметно выше. В современной фауне Крыма присутствует более 25 видов утиных (Фесенко, Бокотей, 2002). Обращает внимание отсутствие в ассоциации из пещеры Таврида перанки (*Tadorna tadorna*), нырков (*Aythya* spp.; *Netta* sp.), савковых (*Oxyurinae*), а также гусей и лебедей (*Anserinae*), которые, несомненно, должны были встречаться в регионе в раннеплейстоценовое время. В связи с этим показательно местонахождение Дурсунлу в Турции, откуда известно не менее 20 таксонов утиных (Louchart et al., 1998), шесть из которых также присутствуют в фауне пещеры Таврида (в

Дурсунлу отсутствует только *Melanitta*, хотя есть другие *Mergini*).

Малочисленность остатков утиных (как и других околотовных птиц) в отложениях пещеры Таврида указывает на то, что они играли второстепенную роль в питании хищных птиц, являвшихся основным агентом накопления костных остатков птиц на местонахождении (на многих костях утиных имеются следы от когтей и клюва пернатых хищников). В связи с этим таксономический состав утиных может не в полной мере отражать тип водоема, который они населяли. При этом ассоциация кормящихся на поверхности речных уток (в т.ч., специализированного фильтратора широконоски) свидетельствует в пользу наличия мелководий с развитой надводной или прибрежной растительностью. Наиболее стенобионтная из уток изучаемой фауны, мраморный чирок, населяет мелкие (менее 1 м глубиной), преимущественно заболоченные водоемы аридной или семиаридной зон (Salvador et al., 2023). В то же время, присутствие животной нырковой утки турпана весьма показательно и однозначно свидетельствует в пользу наличия также и более глубоководных участков.

Таксономический состав фауны утиных раннего плейстоцена пещеры Таврида наиболее примечателен сочетанием родов *Marmaronetta* и *Melanitta*. Для обоих родов это древнейшие находки в палеонтологической летописи. Современный вид *Marmaronetta angustirostris* известен из нескольких плейстоценовых местонахождений Средиземноморского региона (Мальта, Сицилия, Израиль, Сирия; Turgberg, 1998, 2008); следующая по древности находка происходит из верхов нижнего плейстоцена (0.9—1.0 млн л. н.) местонахождения Дурсунлу в провинции Хатай на самом юге Турции (Louchart et al., 1998). Таким образом, находка в пещере Таврида — также и самая северная в плейстоценовой летописи таксона. Несмотря на отсутствие более древних находок, мраморные чирки могли населять регион задолго до раннего плейстоцена. Предполагаемая дивергенция таксона (Sun et al., 2017) и явная приуроченность к водоемам в аридном климатическом поясе указывают на то, что становление рода *Marmaronetta* пришлось на эпоху аридизации климата в позднем миоцене. Однако отсутствие *Marmaronetta* в богатых миоцен—плиоценовых авифаунах Евразии (и, в частности, Монголии; Зеленков, 2019) может свидетельствовать о поздней миграции этих птиц из Африки. Мраморный чирок из пещеры Таврида, по-видимому, относится к одной из первых волн расселения этого вида в Юго-Восточной Европе, связанной с эпизодом

аридификации климата региона в калабрийское время (Naidina, Richards, 2016).

В отличие от мраморных чирков, утки из рода *Melanitta* — представители бореальных и тундровых фаун, встречающиеся на морях и крупных водоемах юга Европы преимущественно на миграциях и зимовках (хотя очаги гнездования на высокогорных озерах имеются и в Закавказье; Carboneras et al., 2020). Поскольку нет данных о наличии крупного водоема (или морского побережья) поблизости от пещеры Таврида в раннеплейстоценовое время, нельзя исключить, что находка турпана в Тавриде может относиться и к гнездовой популяции. В настоящее время гнездовой ареал турпанов *M. fusca* доходит до степной зоны в Казахстане (Рябицев, 2002; Carboneras et al., 2020). Недавняя находка гагары в нижнем плейстоцене субтропического Тайваня (Wu et al., 2023) являет собой пример более южного распространения северных видов птиц в четвертичное время, наиболее ярко проявившегося в среднем и позднем плейстоцене (Mourer-Chauviré, 1993; Tyrberg, 1998; Sanchez Marco, 2004; Finlayson, 2019).

Ранее известные древнейшие находки рода *Melanitta* приурочены ко второй половине раннего плейстоцена Испании (местонахождение Уэскар-1), где присутствует синьга *M. nigra* (Sanchez Marco, 1989). Турпаны же достаточно обычны в палеонтологической летописи Европы (в т.ч., южной) в позднем плейстоцене, но более древние находки происходят только из верхов нижнего плейстоцена (около 0.8 млн л.) Испании (местонахождение Атапуэрка) и среднего плейстоцена Франции (Mourer-Chauviré, 1975; Tyrberg, 1998; Sanchez Marco, 2004). Стоит отметить определения североамериканского *M. perspicillata* в позднем плейстоцене Англии (Tyrberg, 1998). Вполне вероятно, что эти находки могут, в действительности, относиться к *M. kirbori*.

По своей эволюционной истории кряква (*Anas aff. A. platyrhynchos*), также найденная в пещере Таврида, может отчасти сопоставляться с мраморным чирком. Молекулярные данные датируют дивергенцию филогенетической линии крякв поздним миоценом. Самый базальный современный представитель группы (африканский вид *A. sparsa* Rüppell, 1845) дивергировал, согласно этим оценкам, в раннем плейстоцене (2.1–2.3 млн л. н. или несколько позднее; Mitchell et al., 2014; Sun et al., 2019; см. выше). Точные филогенетические взаимоотношения остальных видов из группы крякв очень разнятся по данным разных авторов (Lavretsky

et al., 2014a, b; Mitchell et al., 2014; Burleigh et al., 2015; Sun et al., 2017), но, во всяком случае, последующая дивергенция оценивается калабрием: 0.9 млн л. н. для африканского *A. undulata* (Sun et al., 2017) или 1.2 млн л. н. для австралоазиатских *A. luzonica* Fraser, 1839 и *A. superciliosa* J.F. Gmelin, 1789 (Mitchell et al., 2014; в этой работе *A. undulata* не был включен в анализ). Таким образом, в первой половине калабрия юг Европы должны были населять примитивные представители линии крякв, близкие к современным африканским видам *A. sparsa* и *A. undulata* — к этой линии должна относиться кряква из Тавриды. С учетом большой изменчивости бедренной кости и ее фрагментарности у экз. ПИН, № 5644/1741, видовое определение кряквы из Тавриды на данный момент затруднено.

Находка в пещере Таврида — древнейшая для филогенетической линии крякв. Ранее для раннего плейстоцена кряква указывалась из местонахождения Уэскар-1 в Испании (Sanchez Marco, 1989), но позже была исключена из списков авифауны (Sanchez Marco, 2004). Надежные указания имеются для конца раннего плейстоцена Турции (0.9–1.0 млн л.; местонахождение Дурсунлу; Louchart et al., 1998) и несколько более древнего (более 1 млн л.) местонахождения Каиры в Северном Причерноморье (Городец, 2018). Судя по молекулярным оценкам дивергенции (см. выше), в раннем плейстоцене кряквы начали расселение из Африки в Евразию, результатом которого стала дифференциация австралазийских и, позднее (в среднем — позднем плейстоцене), азиатских и американских видов. С учетом возраста и географии, находка кряквы из Тавриды, несомненно, относится к первой волне расселения этих птиц в Евразии. Утки, относящиеся к группе *A. sparsa* — *A. platyrhynchos*, в более древних фаунах Евразии неизвестны (Зеленков, 2019). *A. kurochkini* Zelenkov et Panteleyev, 2015 из верхнего миоцена Восточной Европы может представлять линию рода *Anas* до дивергенции крякв и шилохвостей, поскольку сочетает сходства как с *A. platyrhynchos*, так и с *A. acuta* (Zelenkov, Panteleyev, 2015).

Эволюционная история шилохвостей отчасти сходна с таковой крякв. Группа, несомненно, имеет африканское происхождение, поскольку на этом континенте обитает и самый базальный из современных видов (красноклювая шилохвость; *A. erythrorhynchos* J.F. Gmelin, 1789), и наиболее близкий внешний таксон — капский чирок (*A. capensis* J.F. Gmelin, 1789). По молекулярным данным, дивергенция всей линии шилохвостей оценивается ранним плиоценом

(4.4 млн л. н.; Sun et al., 2017), а дивергенции более продвинутой северной субклады, включающей в себя голарктический *A. acuta* и американские виды *A. georgica* и *A. bahamensis*, — ранним плейстоценом (2.0–1.4 млн л. н.; Sun et al., 2017). С учетом нереалистично древней дивергенции Anatidae в этой работе (см. выше), реальная датировка происхождения северных (не африканских) шилохвостей может быть несколько моложе (1.6–1.1 млн л. н.). Согласно этой оценке, в раннем калабрии Евразии должны были существовать выходцы из Африки — стволые представители линии современных обыкновенных (*A. acuta*) и багамских (*A. bahamensis*) шилохвостей. Именно к этой линии должна принадлежать шилохвость (*Anas* aff. *A. acuta*) из Тавриды; ее отнесение к современному *A. acuta* представляется неправомерным, поскольку противоречит филогенетической концепции вида. В то же время, фрагментарность имеющихся материалов (отсутствие диагностических признаков) пока также не позволяет описать шилохвость из Тавриды в качестве отдельного вида. Ранее в палеонтологической летописи древнейшие находки шилохвостей отмечались из вышеупомянутых местонахождений Убейдия, Бетфия-2 и Дурсунлу, а также из местонахождения Хрустальная пещера Беременд в Венгрии (около 1.5–1.2 млн л. н.; Jánossy, 1992; Pázonyi et al., 2019). Таким образом, находка в пещере Таврида — также самая древняя для шилохвостей.

Относительно укороченный акрокоракоидный отросток, как у шилохвостей из Тавриды, обнаружен у *A. georgica* и *A. bahamensis* и, таким образом, может представлять плезиоморфное состояние по сравнению с таковым у современных *A. acuta*, у которых этот отросток длинный. Длина отростка в значительной степени соответствует длине отпечатка *impressio lig. astrosoracohumeralis* — основному фиксатору крыла относительно туловища у птиц (Baier et al., 2007). Удлинение отростка (и отпечатка) может соответствовать усилению летных способностей у перелетного вида *A. acuta* по сравнению с оседлыми *A. georgica* и *A. bahamensis*. Укороченный акрокоракоидный отросток, по-видимому, отражает отсутствие дальних перелетов у раннекалорийских восточноевропейских шилохвостей, существовавших в условиях относительно теплого климата. Дивергенция современных *A. acuta*, оцениваемая в 1.4 млн л. (Sun et al., 2017) или 1.1 млн л. н. (наша оценка), может быть приуроченной к похолоданию во второй половине калабрии.

Находки кряквы, шилохвосты и мраморного чирка в нижнем плейстоцене Крыма регистрируют древнейшее появление (по палеонтологическим данным) представителей этих африканских по происхождению групп утиных (см. выше) в Евразии. Дисперсия этих линий, вероятно, приурочена к раннеплейстоценовому фаунистическому обмену между Африкой и Евразией (Turner, O'Regan, 2007). При этом примечательна различная эволюционная судьба обсуждаемых таксонов уток. После дисперсии из Африки кряквы и шилохвосты претерпели диверсификацию, в результате которой эти африканские по своему происхождению птицы смогли освоить самые разнообразные местообитания, вплоть до Арктики. Интенсивность этой диверсификации и приспособляемость (выраженная в таксономическом разнообразии) находит зависимость от времени дивергенции соответствующей линии. В качестве оценки можно взять примерное время дивергенции последнего африканского представителя в каждой из обсуждаемых групп. У крякв этот показатель наименьший — африканская *A. undulata* дивергировала (по молекулярным оценкам; см. выше) около 0.9 млн л. н., что соответствует самой интенсивной диверсификации группы (10 современных видов за пределами Африки). Шилохвосты — несколько более древний таксон; древнейший африканский представитель (*A. erythrorhyncha*) дивергировал 2.2 млн л. н., что соответствует менее интенсивной диверсификации (четыре современных вида за пределами Африки). Совершенно иная судьба у мраморного чирка, сохранившего в Евразии связь с исконными аридными биотопами и впоследствии не диверсифицировавшего. Дивергенция линии, включающей в себя мраморного чирка, относительно более базальных африканских таксонов *Cyanochen cyanoptera* (Rüppell, 1845) и *Pteronetta hartlaubi* (Cassin, 1860) оценивается отметкой в 10.5 млн л. (в реальности может быть около 8.5 млн л. н.; см. выше). Отмеченные различия в эволюционной судьбе таксонов, по всей видимости, указывают на их различный адаптационный потенциал, угадывающий с возрастом группы.

Чирок-трескунок (*S. querquedula*) представляет древнюю филогенетическую линию с не до конца ясной эволюционной историей. По молекулярным оценкам чирок-трескунок дивергировал относительно сестринских американских видов в плиоцене (Sun et al., 2017), что позволяет формально относить находку из Тавриды к современному виду. Базальный по отношению к чирку-свистунку вид *S. hottentota* (Eyton, 1838) имеет африканское распространение, что

теоретически может указывать на африканское происхождение трескунков, хотя и более древнее, чем для крякв и шилохвостей. Однако сходство в окраске между *S. hottentota* и американскими чирками *S. puna* (von Tschudi, 1844) и *S. versicolor* (Vieillot, 1816) не исключает и американского происхождения всей этой группы видов, на что также указывает американское распространение большинства других представителей *Spatula* (широконоски, распространенные в настоящее время на всех материках, имеют, несомненно, американское происхождение). Находка трескунка в пещере Таврида также представляет, по-видимому, древнейшую несомненную регистрацию вида в палеонтологической летописи. Ранее *S. querquedula* был отмечен в более молодых местонахождениях Бетфия-2, Дурсунлу и Пирро Норд (см. выше). На основании размеров с чирками-трескунками сближали ряд миоценовых утиных Евразии (Mlíkovský, 2002; Зеленков, 2012б, 2019; Зеленков, Курочкин, 2015), однако точное филогенетическое положение неогеновых форм требует подтверждения. Вероятно, они относятся к стволовым представителям *Spatula* или стволовым представителям линии *S. hottentota* — *S. querquedula*.

Широконоска из Тавриды (*S. praeclypeata*) ранее считалась самым древним представителем группы в палеонтологической летописи (Зеленков, 2022). Сходная с широконоской утка недавно была описана из более древних отложений гелазия в Прибайкалье (Zelenkov et al., 2023) — она может представлять собой древнейшую находку группы в Евразии, подтверждающую продвижение широконосок на запад через Берингию в раннем плейстоцене. В то же время, указанная байкальская находка крайне фрагментарна для однозначного определения (Zelenkov et al., 2023), и крымская форма по-прежнему является ключевым представителем для понимания ранней эволюции этой группы специализированных речных уток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна утиных из нижнего плейстоцена местонахождения пещера Таврида включает в себя семь таксонов; для пяти из них (род *Melanitta*, мраморный чирок *Marmaronetta angustirostris*, линия шилохвостей *Anas acuta*, линия крякв *A. platyrhynchos*, чирок-трескун *Spatula querquedula*) это древнейшие находки в палеонтологической летописи. Эволюционная история утиных, составляющих фауну местонахождения, различна. Древняя шилохвость (предок современных *A. acuta*, *A. bahamensis* и *A. georgica*),

древняя кряква и мраморный чирок представляют собой выходцев из Африки, начавших расселение в Евразии по мере иссушения климата в раннем плейстоцене. Находки этих групп в пещере Таврида документируют самый древний известный на сегодняшний день эпизод миграции соответствующих эволюционных линий в Евразию. Чирок-трескун, для которого находка в пещере Таврида — также самая древняя в палеонтологической летописи, может представлять палеарктический таксон с древней (плиоценовой) эволюционной историей. Древняя широконоска *S. praeclypeata* — представитель американской филогенетической линии, расселившейся в восточном полушарии в раннем плейстоцене. Каменный огарь *Tadorna petrina* — представитель неогеновой фауны Центральной Азии, расселившийся в Европу по ариднему поясу открытых ландшафтов в калабрийское время. Ископаемый турпан *Melanitta kirbori* — представитель бореальных фаун; его находка может представлять как зимующих птиц, так и отражать широкий гнездовой ареал этих птиц (затрагивающий зону степей и саванн) в раннечетвертичное время.

Автор крайне признателен акад. А.В. Лопатину, А.В. Лаврову (оба — ПИН РАН), Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных Уральского отделения РАН) и Д.Б. Старцеву (Крымский федеральный ун-т им. В.И. Вернадского) за организацию, сбор и передачу на изучение ископаемых остатков птиц из пещеры Таврида. Я благодарен А.Б. Савинецкому (Ин-т проблем экологии и эволюции РАН) за доступ к сравнительно-osteологической коллекции, а также Е.А. Коблицу (Зоологический музей МГУ) и Н.В. Мартыновичу (Музей Мирового океана) за рецензии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зеленков Н.В. Новая утка из среднего миоцена Монголии и замечания по эволюции уток в Миоцене // Палеонтол. журн. 2012а. № 5. С. 74–85.

- Зеленков Н.В. Неогеновые гуси и утки (Aves: Anatidae) из местонахождений Котловины Больших Озер (Западная Монголия) // Палеонтол. журн. 20126. № 6. С. 59–71.
- Зеленков Н.В. Эволюция утиных (Aves: Anatidae s.l.) Евразии в кайнозое // Журн. общ. биол. 2019. Т. 80. С. 323–333.
- Зеленков Н.В. Ископаемый каменный огарь (*Tadorna petrina*) и широконосок (*Spatula praeclypeata* sp. nov.) — древнейшие раннеплейстоценовые утиные (Aves: Anatidae) Крыма // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 92–104.
- Зеленков Н.В. Новый вид рябков (Aves: Pteroclididae) из раннего плейстоцена Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2023. Т. 511. С. 371–374.
- Зеленков Н.В. Тетеревиные птицы (Phasianidae: Tetraonini) раннего плейстоцена Крыма и статус “*Lagopus*” atavus // Палеонтол. журн. 2024a. № 1. С. 127–141.
- Зеленков Н.В. Серые куропатки (Phasianidae: роды *Perdix* и *Enkura* gen. nov.) раннего плейстоцена Крыма и замечания по эволюции рода *Perdix* // Палеонтол. журн. 2024b. № 3. С. 94–114.
- Зеленков Н.В. Неожиданная находка трехперстки (Aves: Charadriiformes: Turnicidae) в нижнем плейстоцене Крыма // Докл. РАН. Науки о жизни. 2024в. Т. 514. С. 81–84.
- Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н. Класс Aves // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 86–290.
- Горобец Л. Птахи як індикатори палеоєкологічних змін екосистем півдня східної Європи (на прикладі еоцен-голоценових авіфаун. Дисс... д.б.н. Киев: Київ. нац. унів. ім. Т. Шевченка, 2018. 406 с.
- Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В. и др. Пещера Таврида — новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Докл. Акад. Наук. 2019. Т. 485. С. 381–385.
- Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2022. 608 с.
- Фесенко Г.В., Бокотей А.А. Птахи фауни України: польовий визначник. Киев, 2002. 416 с.
- Baier D.B., Gatesy S.M., Jenkins F.A. Jr. A critical ligamentous mechanism in the evolution of avian flight // Nature. 2007. V. 445. P. 307–310.
- Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al. Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithological Club, 1993. 779 p.
- Bedetti C., Pavia M. Early Pleistocene birds from Pirro Nord (Puglia, southern Italy) // Palaeontogr. Abt. A. 2013. V. 298. P. 31–53.
- Burleigh J.G., Kimball R.T., Braun E.L. Building the avian tree of life using a large-scale, sparse supermatrix // Mol. Phylog. Evol. 2015. V. 84. P. 53–63.
- Carboneras C., Kirwan G.M., Sharpe C.J. Velvet Scoter (*Melanitta fusca*), version 1.0. <https://doi.org/10.2173/bow.whwsc03.01>. 2020.
- Collinson J.M., Parkin D.T., Knox A. et al. Species limits within the genus *Melanitta*, the scoters // British Birds. 2006. V. 99. № 4. P. 183–201.
- Finlayson C. The Smart Neanderthal: Cave Art, Bird Catching, and the Cognitive Revolution. Oxford: Univ. Press, 2019. 240 p.
- Fulton T.L., Letts B., Shapiro B. Multiple losses of flight and recent speciation in steamer ducks // Proc. Roy. Soc. B. 2012. V. 279. № 1737. P. 2339–2346.
- Jánossy D. Lower Pleistocene bird remains from Beremend (S-Hungary, loc. 15 and 16) // Aquila. 1992. V. 99. P. 9–25.
- Kuhl H., Frankl-Vilches C., Bakker A. et al. An unbiased molecular approach using 3'-UTRs resolves the avian family-level tree of life // Mol. Biol. Evol. 2021. V. 38. P. 108–127.
- Lavretsky P., Hernández-Baños B.E., Peters J.L. Rapid radiation and hybridization contribute to weak differentiation and hinder phylogenetic inferences in the New World mallard complex (*Anas* spp.) // Auk. 2014. V. 131. № 4. P. 524–538.
- Lavretsky P., McCracken K.G., Peters J.L. Phylogenetics of a recent radiation in the mallards and allies (Aves: *Anas*): Inferences from a genomic transect and the multispecies coalescent // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 70. P. 402–411.
- Lavretsky P., Wilson R.E., Talbot S.L., Sonsthagen S.A. Phylogenomics reveals ancient and contemporary gene flow contributing to the evolutionary history of sea ducks (Tribe Mergini) // Mol. Phylog. Evol. 2021: 107164.
- Livezey B.C. Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (Anatidae: Mergini) // Condor. 1995. V. 97. P. 233–255.
- Louchart A., Mourer-Chauviré C., Guleç E. et al. The avifauna of Dursunlu, Turkey, Lower Pleistocene: climate, environment and biogeography // C.R. Acad. Sci. Ser. Earth Planet. Sci. 1998. V. 327. № 5. P. 341–346.
- Mitchell K.J., Wood J.R., Scofield R.P. et al. Ancient mitochondrial genome reveals unsuspected taxonomic affinity of the extinct Chatham duck (*Pachyanas chathamica*) and resolves divergence times for New Zealand and sub-Antarctic brown teals // Mol. Phylog. Evol. 2014. V. 70. P. 420–428.
- Mlíkovský J. Cenozoic Birds of the World. Part 1: Europe. Praha: Ninox press, 2002. 406 p.
- Mourer-Chauviré C. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France // Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. 1975. V. 64. P. 1–624.
- Mourer-Chauviré C. The Pleistocene avifaunas of Europe // Archaeofauna. 1993. V. 2. P. 53–66.
- Naidina O.D., Richards K. Pollen evidence for Late Pliocene — Early Pleistocene vegetation and climate change in the North Caucasus, North-Western Caspian Region // Quatern. Intern. 2016. V. 409. P. 50–60.

- Pazonyi P., Trembeczki M., Meszaros L., Szentesi Z. Preliminary report on the Early Pleistocene vertebrate sites of Beremend Crystal Cave (Beremend 16, South Hungary) and on their palaeoecological importance // *Fragm. Palaeontol. Hung.* 2019. V. 36. P. 115–140.
- Poland J.G. A methodological approach to the identification of duck and goose remains from archaeological sites with an application to Roman Britain. Unpubl. Ph.D. diss. Sheffield: Univ. of Sheffield, 2018. 323 p.
- Salvador A., Amat J.A., Green A.J. Marbled Duck (*Marmaronetta angustirostris*), version 2.0. <https://doi.org/10.2173/bow.marteal1.02>. 2023
- Sánchez Marco A. Huéscar-1 (Granada, España): Avance de la lista de aves y consiguientes conjeturas sobre paleoambiente y paleogeografía // *Geología y paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza. Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*. 1989. V. 11. P. 175–182.
- Sánchez Marco A. Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean Region and Paleoclimatic interpretation // *Ardeola*. 2004. V. 51. P. 91–132.
- Sun Z., Pan T., Hu C. et al. Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses // *PLoS One*. 2017. V. 12: e0184529.
- Tchernov E. The Pleistocene Birds of 'Ubeidiya, Jordan Valley. Jerusalem: The Israel Acad. of Science and Humanities, 1980. 89 p.
- Turner A., O'Regan H.J. Afro-Eurasian mammalian fauna and early hominin dispersals // *The Evolution and History of Human Populations in South Asia: Inter-disciplinary Studies in Archaeology, Biological Anthropology, Linguistics and Genetics* / Eds. Petraglia M.D., Allchin B. Dordrecht: Springer Netherlands, 2007. P. 23–39.
- Tyrberg T. Pleistocene Birds of the Palearctic: a Catalogue. Cambridge, Mass.: Nuttall Ornithol. Club, 1998. 720 p.
- Tyrberg T. Supplement to Pleistocene Birds of the Palearctic. <http://web.telia.com/~u11502098/pleistocene.pdf>. 2008.
- Winkler D.W., Billerman S.M., Lovette I.J. Ducks, geese, and waterfowl (Anatidae), version 1.0. // *Birds of the World* / Eds. Billerman S.M., Keeney B.K., Rodewald P.G., Schulenberg T.S. Ithaca, USA: Cornell Lab of Ornithology, 2020. <https://doi.org/10.2173/bow.anatid1.01>
- Woolfenden G.E. Postcranial osteology of the Waterfowl // *Bull. Florida St. Mus. Biol. Sci.* 1961. V. 6. P. 1–129.
- Wu S.-M., Worthy T.H., Chuang C.-K., Lin C.-H. New Pleistocene bird fossils in Taiwan reveal unexpected seabirds in East Asia // *Acta Palaeontol. Pol.* 2023. V. 68. P. 613–624.
- Zelenkov N.V., Lavrov A.V., Startsev D.B. et al. A giant early Pleistocene bird from Eastern Europe: unexpected component of terrestrial faunas at the time of early Homo arrival // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1605521.
- Zelenkov N., Palastrova E., Martynovich N. et al. A tiny duck (*Sibirionetta formozovi* sp. nov.), a giant grey partridge (*Titanoperdix felix* gen. et sp. nov.), a new rail (*Porzana payevskyi* sp. nov.), and other birds from the Early Pleistocene of Baikalian Siberia // *Biol. Comm.* 2023. V. 68. P. 261–272.
- Zelenkov N.V., Panteleyev A.V. Three bird taxa (Aves: Anatidae, Phasianidae, Scolopacidae) from the Late Miocene of the Sea of Azov (Southwestern Russia) // *Paläontol. Z.* 2015. V. 89. P. 515–527.

The Oldest Finds of the Genera *Melanitta*, *Marmaronetta* and Other Ducks (Aves: Anatidae) in the Lower Pleistocene of the Crimea

N. V. Zelenkov

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

Materials on ducks from the Lower Pleistocene (about 1.8 million years ago) Taurida cave in the Crimea are represented by forms new to the site: *Melanitta kirbori* sp. nov., *Marmaronetta angustirostris*, *Spatula querquedula*, *Anas* aff. *A. acuta* and *Anas* aff. *A. platyrhynchos*. In addition, new materials on the previously known taxa *Spatula praeclypeata* and *Tadorna petrina* are described. The assemblage of ducks from Taurida cave is the oldest representative fauna of Anatidae for the Early Pleistocene of Europe. Findings of the genera *Melanitta* and *Marmaronetta* are the oldest in the fossil record globally. Finds of ducks from the groups of mallards (*Anas* aff. *A. platyrhynchos*) and pintails (*Anas* aff. *A. acuta*) are the oldest for these lineages, marking the dispersal of the ancestors of modern Palearctic species from Africa to Eurasia. The evolutionary history of anatid taxa found in the cave is discussed.

Keywords: Anatidae, evolution, dispersal, early Pleistocene, Crimea

УДК 569.735.5:551.793(477.75)

БОЛЬШЕРОГИЕ ОЛЕНИ РОДОВ ARVERNOCEROS И MEGALOCEROS (ARTIODACTYLA, CERVIDAE) ИЗ НИЖНЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА ПЕЩЕРЫ ТАВРИДА В КРЫМУ

© 2024 г. И. А. Вислобокова*

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

*e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 13.03.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

Установлено присутствие двух форм большерогих оленей, *Arvernoceros verestchagini* David, 1992 и *Megaloceros* cf. *stavropolensis* Titov et Shvyreva, 2016, в раннеплейстоценовой фауне пещеры Таврида в Крыму, возраст которой, по данным биохронологии, 1.8–1.5 млн лет. Дано описание неполных роговых стержней и зубов. Эти автохтонные олени раннеплейстоценовой фауны Северного Причерноморья характерны для псекупского фаунистического комплекса юга Восточной Европы.

Ключевые слова: *Arvernoceros verestchagini*, *Megaloceros* cf. *stavropolensis*, ранний плейстоцен, Крым, пещера Таврида

DOI: 10.31857/S0031031X24050132, EDN: QULFWI

ВВЕДЕНИЕ

Среди материалов раскопок 2019–2023 гг. в пещере Таврида у пос. Зуя к востоку от Симферополя (Крым) присутствуют остатки большерогих оленей (триба *Megacerini*) двух родов: *Arvernoceros* Heintz, 1970 и *Megaloceros* Brookes, 1828. Они найдены в основном слое с фауной псекупского фаунистического комплекса, возраст которой, по биостратиграфическим данным, — 1.8–1.5 млн лет.

Род *Arvernoceros* был распространен в Европе и на Кавказе в позднем плиоцене и раннем плейстоцене, в интервале примерно от 3 до 1.5 млн лет (Вислобокова и др., 2019). К этому роду относятся четыре вида: *A. ardei* (Croizet et Jobert, 1828) (типовой вид) из раннего виллафранка Этуэра (MN16b) во Франции (Heintz, 1970), *A. verestchagini* David, 1992 из Салции (~2.2–1.6 млн л. н.) в Молдавии (Давид, 1992), *A. insolitus* Vekua, Bendukidze et Kiladze, 2010 из Дманиси (MNQ18, 1.88–1.77 млн л. н.) в Грузии (Vekua et al., 2010) и *A. radulescui* (Croitor, 2018) (= *Rucervus radulescui*) из Гранчану (MNQ18, 2.2–1.8 млн л. н.) в Румынии (Croitor, 2018b).

Олени рода *Megaloceros* (s. str.) обитали в Евразии со второй половины раннего плейстоцена и почти до середины голоцена. Самый древний

представитель рода *M. stavropolensis* Titov et Shvyreva, 2016 найден в Георгиевском песчаном карьере (с. Подгорное, Ставропольский край), в отложениях, возраст которых древнее 1.5 млн лет (Титов, Швырева, 2016). Этот вид входил в состав фауны начала позднего виллафранка (низы псекупского комплекса). Последний представитель этого рода, гигантский большерогий олень, *M. giganteus* (Blumenbach, 1799) — одна из эмблем средне- и позднеплейстоценовой мегафауны Евразии. Последние популяции этого вида, по данным радиоуглеродного анализа, существовали на территории Европейской России и на юге Западной Сибири. Ископаемые остатки из Малоархангельска и Камышлова имеют калиброванные датировки около 7.7–7.6 тыс. л. н. (Stuart et al., 2004; Lister, Stuart, 2019).

Диагностика родов и видов основана, главным образом, на строении рогов, особенностях зубной системы, а также общих размерах.

Изучение материалов из Тавриды вызывает особый интерес в связи с новыми данными о морфологии и распространении *Arvernoceros verestchagini* и ранних *Megaloceros*, а также в связи с новыми сведениями о линии *Arvernoceros* — *Megaloceros*, существование которой впервые предположил Э. Эйнц (Heintz, 1970).

Автор выражает благодарность А.В. Лаврову, И.А. Ермольчику (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, далее ПИН РАН), В.В. Титову (Южный научный центр РАН, Ростов-на-Дону) Д.О. Гимранову (Ин-т экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург), Д.Б. Старцеву (Крымский федеральный ун-т им. В.И. Вернадского, КФУ, Симферополь) и всем участникам раскопок за сбор материалов, Я. Ван дер Маду (Национальный музей естественной истории, Мадрид) за присланные работы, а также С.В. Багирову (ПИН РАН) за фотографии образцов.

ОПИСАНИЕ И СРАВНЕНИЕ МАТЕРИАЛА

СЕМЕЙСТВО CERVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО CERVINAE GRAY, 1821

Т р и б а Megacerini Viret, 1961

Подтриба Megacerina Viret, 1961

Под Arvernoceros Heintz, 1970

Arvernoceros verestchagini David, 1992

Arvernoceros verestchagini: Давид., 1992, с. 67; Вислобокова, 2012, с. 57, рис. 17; Vislobokova, 2012, с. 732; 2013, с. 910; Baygusheva, Titov., 2015, с. 118, 121; Croitor, 2018a, с. 69; Вислобокова и др., 2019, с. 596, рис 1.

Rucervus verestchagini: Croitor, 2018b, с. 4.

Голотип — Ин-т зоологии Академии наук Молдовы (ИЗМ), Кишинев, № 52/200, неполный рог; Молдавия, Салчия; нижний плейстоцен, псекупский фаунистический комплекс; изображен в работе Р. Кройтора и Д. Костопоулоса (Croitor, Kostopoulos, 2004, рис. 9Е).

Описание (рис. 1). Проксимальные части двух сброшенных рогов с частью первого отростка, экз. ПИН, № 5644/59 и экз. КФУ, № 10-845, обломаны выше первого разветвления (рис. 1, а—г). Розетка, частично сохранившаяся у экз. ПИН, № 5644/59, была крупной, субокруглой. Плоскость розетки немного скошена относительно ствола. Ствол на уровне первого разветвления сравнительно слабо отклонен назад. Угол отклонения ствола относительно вертикальной (продольной) оси основания рога (угол отклонения ствола назад) равен 60° у экз. ПИН, № 5644/59 и 70° у экз. КФУ, № 10-845, а задний угол у экз. ПИН, № 5644/59 равен 165°. Высота первого разветвления более чем вдвое превосходит переднезадний диаметр основания рога над розеткой. Угол первого разветвления 125° у экз. ПИН, № 5644/59 и 130° у экз. КФУ, № 10-845. Первый отросток на обоих образцах уплощенный, мощный, разветвлявшийся на конце, расположен на переднем крае ствола. Основание

отростка уплощено, и его наибольшая ось (переднезадний диаметр) очень слабо отклонена от продольной оси ствола; наклон основания отростка медиальный (верхняя точка отклоняется наружу). Четкая концентрическая структура губчатой ткани на поперечном сечении первого отростка подразделяется на три части (верхнюю, среднюю и нижнюю), что соответствует особенностям строения первого отростка голотипа, разветвляющегося на три отростка. Поверхность рогов почти гладкая и очень слабо бороздчатая.

Зубы (рис. 1, д—м). Коронки зубов средней высоты. Верхние моляры M^1 и M^2 экз. ПИН, № 5644/3365 сильно стерты, со следами шпор в марках и складках протокона и с частично стертым двураздельным в основании энтостилидом. В основании лингвальной стороны этих зубов, а также менее стертого моляра M^3 экз. ПИН, № 5644/3364 присутствует цингулум. Энтостилид на M^3 низкий, столбикообразный, двураздельный в основании.

Нижние моляры M_1 — M_3 экз. ПИН, № 5644/3365 также с цингулумом в основании коронок. Эктостилид столбикообразный, с двураздельным основанием. Его высота увеличивается от M_1 к M_3 , и на M_3 она немного меньше половины высоты коронки. Лингвальная стенка третьей доли на M_3 параллельна переднезадней оси зуба.

Размеры в мм, индексы в %. Экз. ПИН, № 5644/59, рог: поперечный диаметр основания ствола (DTb) — 58, переднезадний диаметр основания ствола (DAPb) — 59, высота первого разветвления снаружи (Hext) — 157, DT основания первого отростка — 41.5, DAP основания первого отростка — 72.7; индекс высоты первого разветвления ($100Hext/DAPb$) — 268, индекс уплощения основания первого отростка ($100DT/DAP$) — 57.

Экз. КФУ, № 10-845, рог: DTb — 43.5, DAPb — 50+, Hext — 117, DT основания первого отростка — 38, DAP основания первого отростка — 72; индекс $100Hext/DAPb$ — (234), индекс $100DT/DAP$ — 53.

Экз. ПИН, № 5644/3365, левые M^1 и M^2 (L × W): M^1 24.55 × 25.30, M^2 27.13 × 29.96.

Экз. ПИН, № 5644/3364, левый верхний моляр M^3 (L × W): 29.94 × 31.52.

Экз. ПИН, № 5644/3366, фрагмент левой ветви нижнечелюстной кости с M_1 — M_3 : длина M_1 — M_3 — 91.25; зубы (L × W): M_1 — 26.07 × 14.42, M_2 — 27.77 × 17.66, M_3 — 37.42 × 17.61.



Рис. 1. *Arvernoceros verestchagini* David, 1992: *a, б* – экз. ПИН, № 5644/59, основание правого рога; *в, з* – экз. КФУ, № 10-845, основание правого рога без розетки; *a, в* – спереди, *б, з* – с медиальной стороны; *д–ж* – экз. ПИН, № 5644/3365, фрагмент верхней челюсти с M^1 и M^2 ; *з–к* – экз. ПИН, № 5644/3364, левый верхний моляр M^3 ; *л, м* – экз. ПИН, № 5644/3366, фрагмент левой ветви нижнечелюстной кости с M_1 – M_3 ; *д, з, м* – с буккальной, *е, и, л* – окклюзионной и *ж, к* – лингвальной сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

Сравнение. По морфологии и размерам рога экз. ПИН, № 5644/59 и экз. КФУ, № 10-845 соответствуют голотипу *A. verestchagini*. По размерам они приближаются к наиболее крупным экземплярам *A. cf. verestchagini* из Ливенцовского карьера в Северо-Восточном Приазовье, но отличаются от них более высоким положением первого разветвления (максимальная высота первого разветвления у формы из Ливенцовки – 112 мм) (см. Титов, 2008; Baygusheva, Titov, 2013).

Олень из Тавриды отличается от *A. ardei* из верхнего плиоцена (нижнего виллафранка, MN16b) Этуэра (Франция) более крупными размерами рогов, большей уплощенностью и более сильным ветвлением первого отростка, а также более крупными молярами с более высокими коронками и менее развитым цингулумом. От *A. insolitus* из Дманиси (MNQ18) (Грузия) отличается более высоким положением первого разветвления, а от *A. radulescui* из Гранчану (MNQ18) (Румыния) – более крупными размерами рогов.

Отличается от представителей рода *Eucladoceros*, в т.ч. *E. orientalis* (Radulesco et Samson, 1967) из Псекупса и из пещеры Таврида, по строению рогов и особенностям зубной системы. Так, в отличие от *Eucladoceros*, плоскость розетки не перпендикулярна стволу, цингулум на верхних молярах развит сильнее, лингвальная стенка третьей доли на M_3 не скошена относительно передне-задней оси зуба, а высота эктостилидов на нижних молярах увеличивается не от M_3 к M_1 , а в обратном направлении.

Замечания. Род *Arvernoceros* хорошо обоснован морфологически Эйнцем, первым обсуждившим и его родственные связи (Heintz, 1970). Самостоятельность этого рода и его принадлежность к *Megacerini* не вызывают сомнений. Сведение Кройтором рода *Arvernoceros* в синонимику рода *Rucervus* и понижение его таксономического статуса до подродового основано на кажущемся сходстве рогов неотипа типового вида рода *A. ardei* с рогами современного *R. duvaucelii* (Cuvier, 1823), эндемика Индостана, и весьма произвольной трактовке их диагнозов (см. Croitor, 2018b, рис. 15). К этому подроду Кройтор относит виды *A. ardei*, *A. vereschagini*, *A. radulescui* и *Eucladoceros giulii* Kahlke, 1997. Следует заметить, что, в отличие от оленей рода *Arvernoceros*, у *Rucervus duvaucelii* дистальные отростки расположены вдоль задней стороны ствола. Утверждение Кройтора, что дистальные отростки у представителей рода *Arvernoceros* и у *E. giulii* также отвечают от задней стороны ствола, ничем не обосновано и спекулятивно. У неотипа *A. ardei* рог оканчивается небольшой лопатой с тремя отростками, расположенными на ее переднем крае (Heintz, 1970, табл. 18, фиг. 1). Голотипы *A. insolitus* и *A. radulescui* имели более развитые дистальные лопаты, а у голотипа *A. vereschagini* дистальная часть разделяется на две ветви (Давид, 1992; Vekua et al., 2010; Croitor, 2018b). У всех этих видов дистальные отростки направлены вверх и вперед. Такие признаки, как ветвление базального отростка или присутствие дополнительных отростков на нем, развиваются параллельно в разных линиях *Cervinae*. Эти признаки прослеживаются у разных родов и также не могут служить основанием для сведения *Arvernoceros* в синонимику рода *Rucervus*. Строение *basioccipitale*, приведенное в уточненном Кройтором диагнозе рода *Rucervus* как колоколообразное, расширенное в глоточных буграх, характерно для разных родов и видов оленей с крупными рогами, в т.ч. для *A. ardei* и *M. giganteus*. Присутствие ископаемых

представителей рода *Rucervus* в плейстоцене на территории Европы нельзя считать доказанным.

Материал. Из раннего плейстоцена Тавриды: проксимальные части правых рогов, экз. ПИН, № 5644/59 и КФУ, № 10-845; фрагмент верхней челюсти с M^1 и M^2 , экз. ПИН, № 5644/3365; левый верхний моляр M^3 , экз. ПИН, № 5644/3364; фрагмент левой ветви нижнечелюстной кости с M_1 – M_3 , экз. ПИН, № 5644/3366.

Род *Megaloceros* Brookes, 1828

Megaloceros cf. *stavropolensis* Titov et Shvyreva, 2016

Описание. Фрагмент правого рога с частью пенька, экз. ПИН, № 5644/3367; фрагмент правого рога с частью пенька и фрагмент лопаты, экз. ПИН, № 5644/3369; левая ветвь ювенильной нижней челюсти, экз. ПИН, № 5644/3368 из раннего плейстоцена Тавриды определены как *Megaloceros* cf. *stavropolensis* Titov et Shvyreva, 2016 (рис. 2–4).

Основание правого рога экз. ПИН, № 5644/3367 с частью пенька и с обломанными выше первого разветвления стволом и первым отростком (рис. 2, а–д). Образец частично поврежден погрызами, особенно сильно по переднему краю основания рога и отростка. Рог сравнительно небольшой. Хорошо развитая розетка, местами состоящая из отдельных жемчужин, говорит о его принадлежности взрослой особи, но довольно молодой. Плоскость розетки расположена косо по отношению к стволу. Пенек и розетка почти округлые в сечении, переднезадний диаметр лишь немного превосходил поперечный диаметр. Ствол отклоняется назад почти от розетки. Угол отклонения ствола назад от вертикальной оси основания рога — около 50° . Задний угол — 148° . Ствол выше первого разветвления, с тремя сглаженными килями, с широкой, слабовыпуклой медиальной поверхностью, немного более узкой, слабовогнутой латеральной поверхностью и очень узкой, уплощенной задней (нижней, вентральной) поверхностью; на уровне первого разветвления их ширина соответственно составляет примерно 42 мм, 33 мм и 24 мм. Срединный киль на передней (дорсальной) поверхности ствола совпадает с передним краем ствола и начинается у верхнего края основания первого отростка. Медиальный и латеральный кили идут от основания ствола по краям задней поверхности рога. Сечение ствола округло-треугольное. Высота первого разветвления почти в 1.5 раза больше передне-заднего диаметра основания ствола. Угол первого разветвления — около 125° . Первый отросток уплощенный, расположен не очень высоко от розетки, направлен вперед, вверх и немного

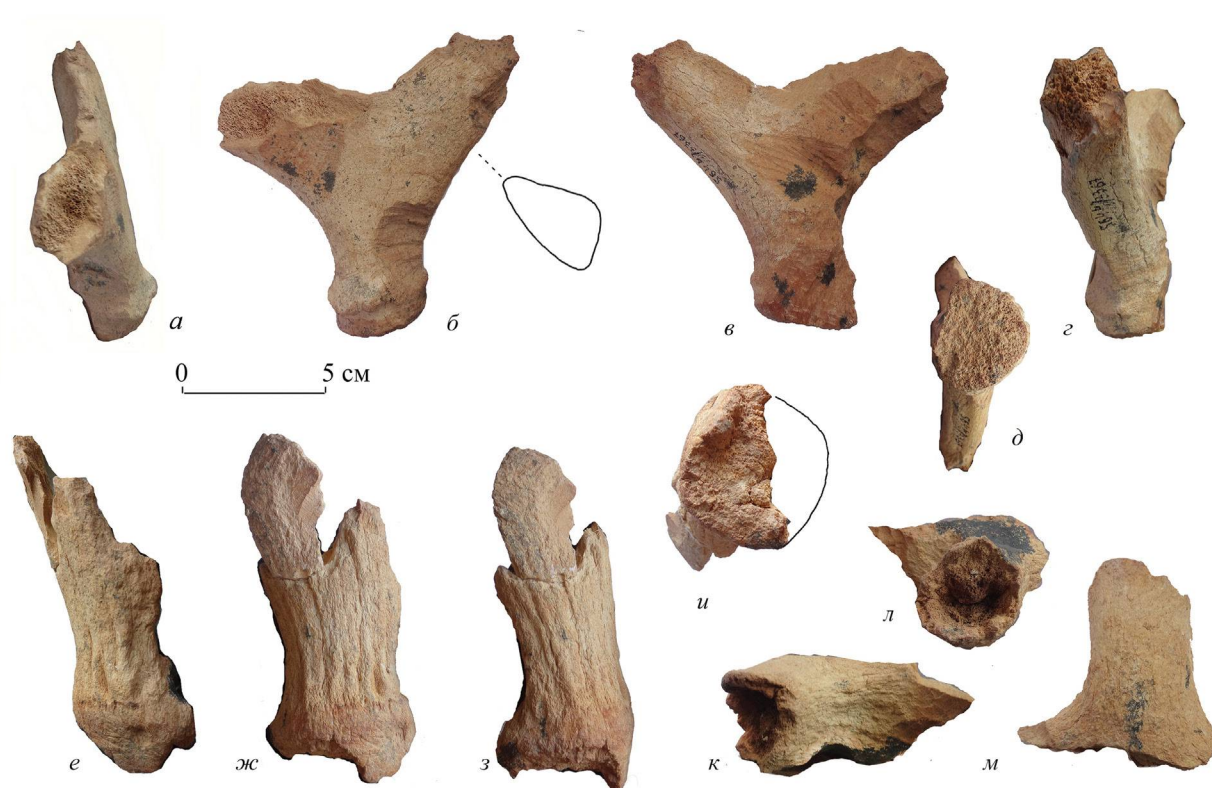


Рис. 2. *Megaloceros* cf. *stavropolensis* Titov et Shvyreva, 2016: а–д – экз. ПИН, № 5644/3367, фрагмент правого рога с частью пенька; е–м – экз. ПИН, № 5644/3369, фрагмент правого рога с частью пенька и фрагмент лопаты; а, е – спереди, б – с медиальной стороны, в, ж, м – с латеральной стороны, г, з – сзади, д, и – снизу, к, л – сверху; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

отклонен относительно продольной оси ствола; нижняя точка его основания отклоняется наружу, примерно на 10° . Первый отросток, по-видимому, был длинный (переднезадний диаметр его основания и ствола почти равны). Основание первого отростка сжато с боков (переднезадний диаметр почти вдвое больше поперечного диаметра), его сечение уплощенно-овальное, сужающееся кверху. Поверхность рога гладкая.

Фрагмент основания правого рога с частью пенька и фрагмент лопаты с небольшим, загнутым отростком, экз. ПИН, № 5644/3369 (рис. 2, е–м), принадлежат более взрослой особи. Розетка была хорошо развита. Ствол отклоняется назад чуть выше розетки. Латеральная поверхность ствола слегка вогнутая, а основание его задней поверхности уплощенное. Переднезадний диаметр пенька около 52 мм. Первый отросток располагался низко. Толщина лопаты около 42 мм (чуть меньше, чем в аборальной части у *M. stavropolensis*). Отросток лопаты толстый,

загибается вверх, округлый в сечении; переднезадний и латеромедиальный диаметры его основания 41 и 36 мм (рис. 3). Поверхность основания рога бороздчатая.

Нижняя челюсть, экз. ПИН, № 5644/3368, с D_2 – D_4 и начавшим прорезаться M_1 , принадлежала, по-видимому, недавно рожденному олененку. Симфиз и венечный отросток частично разрушены, суставной и угловой отростки обломаны. Тело нижней челюсти очень низкое, слабо вздутое на уровне M_1 , диастема короткая (рис. 4).

Коронки молочных зубов низкие; D_2 и D_4 без признаков стирания, а на D_3 энтоконид и гипоконид, по-видимому, слегка стерты. Коронки D_2 и D_3 сравнительно слабо сужаются к мезиальному краю. Буккальная (лабиальная) поверхность протокониды выпуклая, как и буккальная поверхность тригониды в целом.

На D_2 параконид слабый, скошен вперед; метаконид и энтоконид небольшие, скошены назад; гипоконид слабо выступает буккально

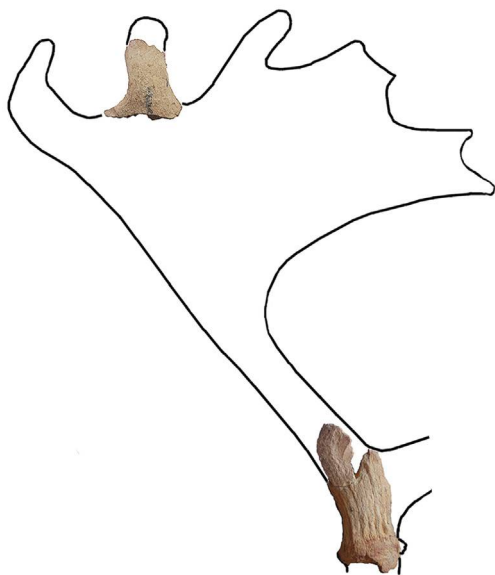


Рис. 3. Реконструкция рога *Megaloceros* cf. *stavoropolensis* Titov et Shvyreva, 2016 из пещеры Таврида и положение фрагментов экз. ПИН, № 5644/3369 (контур из: Титов, Швырева, 2016, с изменениями).

и отделен от протокониды очень слабой вертикальной бороздкой, заднее крыло гипокониды (гипоэндокристид: Van der Made, 2015) чуть длиннее энтокониды.

На D_3 параконид и парастилид крупные, скошены вперед; метаконид небольшой, смещен кзади; энтоконид и гипоконид скошены назад. На окклюзиальной поверхности метаконид очень слабо расширен в переднезаднем направлении, не сливается с протоконидом и энтоконидом. На лингвальной стороне борозда между метаконидом и энтоконидом исчезает лишь в нижней трети коронки. Столбик метаконида не расширяется к основанию коронки, с прямым, вертикально ориентированным передним краем, отделен от параконида широкой, в основании U-образной долинкой.

На D_4 парастилид, мезостилид и метастилид хорошо развиты; последний наиболее сильно выступает лингвально. На окклюзиальной поверхности D_4 полулуние метаконида сильно скошено относительно переднезадней оси коронки. На лингвальной стороне коронки столбик метаконида очень слабо расширяется к основанию коронки, его передний край прямой; выемка между столбиком метаконида и мезостилидом глубокая и широкая, U-образная. На буккальной стороне коронки эктостилиды между полулуниями короткие, столбикообразные.

Размеры в мм, индексы в %. Экз. ПИН, № 5644/3367, рог: DAP пенька — 38.12, DAP розетки — 40.3+, DAP б основания ствола — са. 43, DT ствола на уровне первого разветвления — 23.13, DAP ствола на уровне первого разветвления — 41.5, DT основания первого отростка — 22.97, DAP основания первого отростка — са. 48, высота первого разветвления снаружи (Hext) — 65. Индекс высоты первого разветвления ($100Hext/DAPb$) — са. 151. Индекс уплощения основания первого отростка — са. 48.

Экз. ПИН, № 5644/3368, левая ветвь ювенильной нижней челюсти: длина D_2-D_4 — 55.87, зубы ($L \times W$): D_2 12.91 $\times$ 6.67; D_3 17.32 $\times$ 8.93; D_4 28.89 $\times$ 9.96.

Сравнение и замечания. Морфология проксимальной части рогов, фрагмента лопаты, ювенильной нижней челюсти и зубов говорит о принадлежности оленя из пещеры Таврида к *Megaloceros*. Этот олень отличается от *Arvernoceros* и *Praedama* субтреугольной формой сечения ствола, а от *Praedama*, кроме того, отсутствием характерного для этого рода расширения первого отростка.

Рога оленя из пещеры Таврида по ряду признаков похожи на *M. stavoropolensis* из нижнего плейстоцена (верхнего виллафранка, MNQ18) Георгиевского карьера в Ставрополье, но по размерам они меньше и отличаются от него более высоким положением первого отростка и латеромедиальной уплощенностью основания первого отростка (примитивные признаки). Вид *M. stavoropolensis* представлен лишь голотипом СМЗ № 31306/06, неполным правым рогом с полностью обломанным первым отростком, хранящимся в Ставропольском музее-заповеднике (Титов, Швырева, 2016, рис. 1). Его параметры — DAPb 76 мм, DTb 60.7 мм, Hext 78 мм, индекс $100Hext/DAPb$ 103%, расстояние от розетки до основания первого отростка 32.6 мм. Субтреугольное очертание сечения ствола на уровне первого разветвления, овальная форма сечения основания первого отростка, угол первого разветвления и углы отклонения ствола назад (относительно вертикальной оси ствола и задний угол) у него и у экз. ПИН, № 5644/3367 сходны. Но, судя по вертикальному (передне-заднему) уплощению основания первого отростка, его разворот, в отличие от рога из Тавриды, был довольно сильным (прогрессивный признак). Это отличие может быть связано и с более ранней онтогенетической стадией рога из Тавриды. Материалы пока не позволяют дать точное видовое определение оленя из Тавриды. Сходство

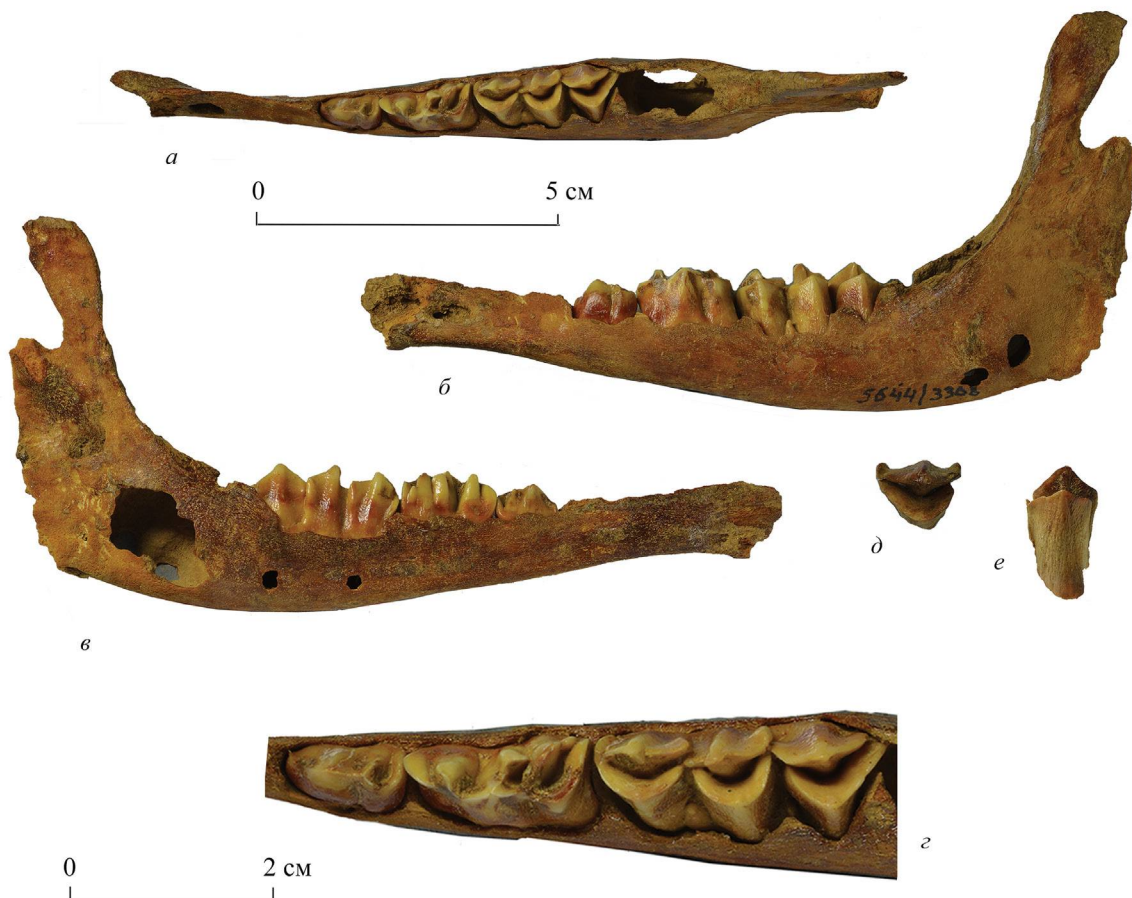


Рис. 4. *Megaloceros* cf. *stavropolensis* Titov et Shvyreva, 2016, экз. ПИН, № 5644/3368, левая ветвь ювенильной нижней челюсти с D_2 – D_4 и часть M_1 : а, д, з – с окклюзиальной, б, е – буккальной и в – лингвальной сторон; Крым, пещера Таврида; нижний плейстоцен.

с этим видом, а также географическое и геохронологическое положение могут свидетельствовать о возможной принадлежности к нему.

Олень из Тавриды отличается от *M. novocarthaginiensis* Made, 2015 из Куэва Виктории (MIS 21, >0.78 млн л. н.) в Испании меньшими размерами и особенностями морфологии рога (более слабым отклонением ствола назад, более высоким положением первого отростка, типом и степенью разворота его основания), а также более примитивным строением нижних молочных зубов. Голотип этого вида, CV-B1-250 и CV-B1-251, правый рог, хранится в Музее археологии Картахены (Van der Made, 2015, рис. 3-1). Первый отросток у него расположен довольно близко к розетке, его основание сильно наклонено относительно медианной плоскости, и нижняя точка отростка смещена внутрь. Параметры голотипа *M. novocarthaginiensis*: ДТ первого отростка 25.9 мм, его DAP более 87 мм; индекс его уплощенности 30%, индекс 100Hext/DAPb менее 175%;

длина D_2 15.2–16.6 мм, длина D_3 20.3–21.9 мм, длина D_4 31.5–33.4 мм (Van der Made, 2015). На D_2 метаконид развит немного сильнее, чем на образце из Тавриды; на D_3 долина между метаконидом и параконидом оканчивается выше, а метаконид соединен с энтоконидом; на D_4 полулуние метаконида не скошено относительно продольной оси зуба, выемка на лингвальной стороне между столбиком метаконида и мезостилидом оканчивается выше; столбики между полулуниями на буккальной стороне высокие (см. Van der Made, 2015, рис. 3, 8, 9).

Экз. ПИН, № 5644/3367 по латеромедиальной уплощенности основания первого отростка, его очень слабому развороту и по индексу высоты первого разветвления похож на рог оленя из Либакоса (MNQ19) в Греции, которого относят к *Megaloceros* sp. (Van der Made, Tong, 2008; Van der Made, 2015) или к *Praedama* sp. (P. aff. *savini*) (см. Athanassiou, 2022). Индекс 100Hext/DAPb у этого оленя примерно в пределах 115–225%

(Van der Made, 2015, рис. 3). Но рог из Тавриды отличается своими менее крупными размерами и типом разворота основания первого отростка. Олень из Либакоса первоначально был описан как *Cervidae* gen et sp. indet.; параметры наиболее полного рога: DAP розетки 70 мм, Next 110 мм, расстояние от розетки до нижнего края первого отростка 39 мм (Steensma, 1988, рис. 63, 64, табл. 7-4). Олень из Либакоса по типу разворота основания первого отростка сходен с *M. novocarthaginiensis*: нижняя точка основания слегка смещается внутрь, а не наружу, как у оленя из Тавриды и наиболее ранних *M. giganteus*, *M. giganteus antecessor* (Berckhemer, 1941) из среднего плейстоцена Штейнгейма (Германия).

По своим размерам, высоте первого разветвления и довольно слабому отклонению ствола назад рог экз. ПИН, № 5644/3367 из Тавриды похож на неотип *Arvernoceros ardei* из нижнего валлафранка (MNQ16) Этуэра во Франции (см. Heintz, 1970, табл. 18, фиг. 1), хранящегося в Национальном музее естественной истории в Париже. По данным Эйнца, у *A. ardei* с возрастом увеличиваются размеры рогов, длина первого и второго сегментов, угол первого разветвления примерно постоянен (около 100°), угол заднего края ствола на уровне первого отростка с возрастом уменьшается (отгиб увеличивается) (Heintz, 1970).

DAP пенька и розетки рога из Тавриды попадают в пределы изменчивости у *A. ardei* (26.5–50 мм и 44–76 мм), но высота первого разветвления немного меньше, чем у *A. ardei* (77–150+ мм), а угол первого разветвления больше, чем у него (90°–100°) (прогрессивные признаки). У неотипа *A. ardei* высота первого разветвления 95 мм, угол первого разветвления 90°, а задний угол 135° (см. Heintz, 1970). Длина ряда D_2 – D_4 у оленя из Тавриды близка к верхнему значению у '*C. perrieri* и *A. ardei*' (52.5–57 мм, $m = 54.70$ мм, $n = 8$), а длина D_4 немного больше (22.5–27 мм, $m = 25.70$ мм, $n = 17$) (см. Heintz, 1970, табл. 2, табл. 114). Сокращение относительной длины ряда премоляров за счет первых премоляров относится к прогрессивным признакам. Скорее всего, так же могут трактоваться аналогичные изменения в ряду D_2 – D_4 .

От *A. verestchagini* из Салции и Тавриды (MNQ18) этот олень отличается гораздо меньшими размерами. Переднезадний диаметр основания рога экз. ПИН, № 5644/3367 соответствует группе полувзрослых *A. cf. verestchagini* из Ливенцовки (DAPb 34.0–49.2 мм, $m = 41.6$, $n = 8$), но угол первого разветвления у них меньше

(около 90°), а индекс высоты первого разветвления больше (171–315%, $m = 233\%$, $n = 8$). От взрослых *A. cf. verestchagini* из Ливенцовки рог оленя из Тавриды отличается меньшими размерами, большим индексом высоты первого разветвления (Next) и сильнее уплощенным первым отростком. Индекс уплощения первого отростка у формы из Ливенцовки – 60–83%.

От *A. radulescui* (= *Rucervus radulescui*) из Гранчану (MNQ18) в Румынии олень из Тавриды отличается меньшей высотой первого разветвления и более слабым отклонением ствола назад. Голотип вида – левый сброшенный рог, ISER, GR-965, с. 17, v. 690, хранится в Институт спелеологии Э. Раковитца в Будапеште (Croitor, 2018b, рис. 1). Индекс Next у голотипа *A. radulescui* – 244%, а задний угол, судя по рисунку, около 120°. Его параметры – DAPb 43.6 мм, DTb 36.6 мм, Next 106.2 мм.

Этот олень из Тавриды отличается от *Eucladoceros* по морфологии проксимальной части рогов, очень низкому телу нижнечелюстной кости с выраженным пахиостозом и по особенностям морфологии молочных зубов.

Размеры молочных зубов оленя из Тавриды близки к таковым у *E. senecensis* из Сенеза (MNQ18) во Франции, но по ряду морфологических признаков они различаются. Так, на D_3 у *E. senecensis*, в отличие от оленя из Тавриды, параконид более вертикален (его крыло на окклюзионной поверхности и его столбик на лингвальной стороне коронки почти перпендикулярны передне-задней оси зуба), крыло гипоконида и энтоконид не наклонены назад, а перпендикулярны переднезадней оси зуба (Heintz, 1970, табл. 30, фиг. 4).

Молочные зубы на челюсти из Тавриды меньше и примитивнее, чем у *E. giulii* Kahlke, 1997 из Унтермассфельда в Германии. У *E. giulii* D_2 очень короткий, на D_3 параконид и метаконид слиты в основании (вторая долька V-образная), на D_4 эктостилиды высокие. Длина D_2 – D_4 у *E. giulii* – 62.4–69.3 мм, длина D_2 13.2–19.5 мм ($m = 15.26$ мм, $n = 20$), длина D_3 18.3–22.2 мм ($m = 19.73$ мм, $n = 26$), длина D_4 28.0–33.4 мм ($m = 30.49$ мм, $n = 34$) (Kahlke, 1997).

Длина D_2 – D_4 у оленя из Тавриды близка к минимальным значениям у *E. boulei* из бассейна Нихэвань в Китае (LD_2 – D_4 : 51.6–64.5 мм), но коронки D_2 и D_3 у *E. boulei* уже, сильнее сужаются к мезиальному концу, с более плоской буккальной стороной. Кроме того, у *E. boulei* на D_3 передняя долька между парастилидом и параконидом замкнута, а задние дольки ('entoflexid')

и ‘talonid basin’; Tong, Zhang, 2019) закрываются на более ранней стадии стирания, чем у оленя из Тавриды. На лингвальной стороне D_3 и D_4 у оленя из Китая столбики метакона сильнее расширяются к основаниям коронок (на D_3 вторая долинка V-образная), а эктостилиды на буккальной стороне D_4 более развиты (высотой до середины высоты коронок и выше).

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ARVERNOCEROS И РАННИХ MEGALOCEROS И ЛИНИИ ARVERNOCEROS – MEGALOCEROS

Большеорогие олени родов *Arvernoceros* и *Megaloceros* были обитателями Палеарктики. Ареал рода *Arvernoceros*, по-видимому, ограничивался югом Европы и Кавказом, а ареал *Megaloceros* простирался от Западной Европы до Забайкалья.

Первым на родство *Arvernoceros* и *Megaloceros* обратил внимание Эйнтц, выделивший род *Arvernoceros* (Heintz, 1970). Он предположил, что они могут принадлежать к одной филетической

линии *Arvernoceros* – *Megaloceros*. Сравнительная морфология и эволюционная история этих оленей подтверждают эту гипотезу (Вислобокова, 1990, 2012; Байгушева, 1994; Титов, 2008; Vislobokova, 2012, 2013; Baygusheva, Titov, 2013; Титов, Швырева, 2016). Новые материалы из Тавриды дополняют сведения о распространении поздних *Arvernoceros* и ранних *Megaloceros*, а также о некоторых аспектах трансформации *Arvernoceros* в *Megaloceros*.

Древнейшие *Arvernoceros* известны из позднего плиоцена (пьяченция) Западной Европы и Кавказа (вторая половина раннего виллафранка, MNQ16b, 3–2.6 млн л. н.): *A. ardei* из Этюэра и Виалетт (Франция) и Вилларои (Испания) (Heintz, 1970), *Arvernoceros* sp. из Квабеби (Грузия) (Векуа, 1972; Bukhsianidze, Koiava, 2018) и Кушкуны (Азербайджан) (Baygusheva, Titov, 2013) (рис. 5). В начале раннего плейстоцена (начало гелазия, средний виллафранк, зона MNQ17) арверноцеросы, по-видимому, были многочисленны в Северо-Восточном Приазовье (Ливенцовка, Морская-1) (Байгушева, 1994; Baygusheva, Titov, 2013). В начале позднего

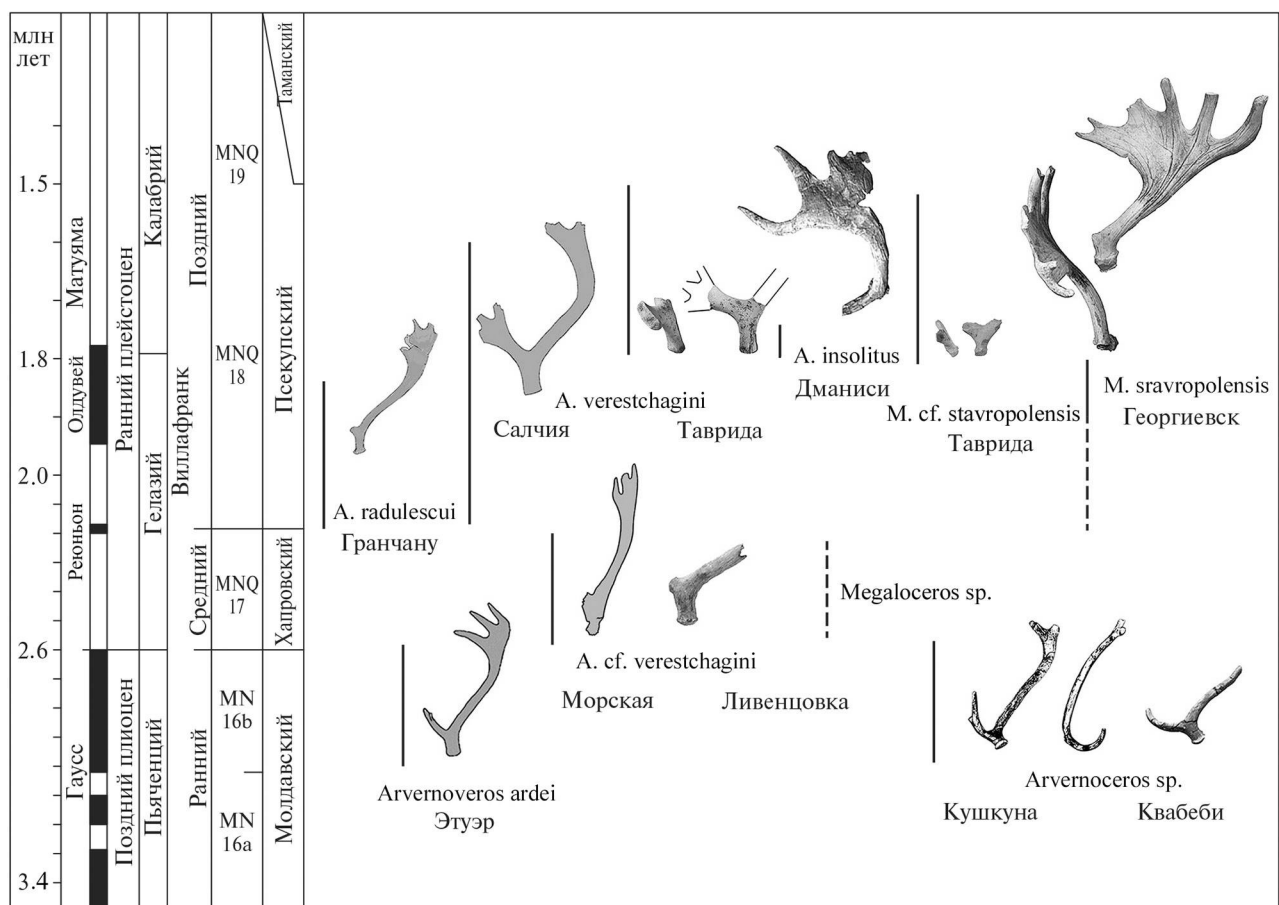


Рис. 5. Схема хронологического положения представителей родов *Arvernoceros* и *Megaloceros* (по: Вислобокова и др., 2019, с добавлениями).

виллафранка (зона MNQ18) они обитали на юге Восточной Европы и Кавказе: *A. verestchagini* из Салчии (2.2–1.6 млн л. н.) в Молдавии (Давид, 1992) и из пещеры Таврида (1.8–1.5 млн л. н.) в Крыму (Вислобокова и др., 2019), *A. insolitus* из Дманиси (1.85–1.77 млн л. н.) в Грузии (Vekua et al., 2010; Krijgsman et al., 2019; Bartolini-Lucenti et al., 2022) и *A. radulescui* (= *Rucervus radulescui*) из Гранчану (MNQ18, 2.2–1.8 млн л. н.) в Румынии (Croitor, 2018b). Кройтор предположил, что к виду *R. radulescui* также относятся небольшие рога из Салчии (вероятно, полувзрослых *A. verestchagini*), *Arvernoceros* sp. из Морской в Ростовской обл. (= *Cervus philisi*; Алексеева, 1977, рис. 25), полувзрослых *A. cf. verestchagini* из Ливенцовки и рога из местонахождения Геракароу в Греции (Croitor, 2018b). Все эти формы, судя по их морфологии, являются представителями рода *Arvernoceros* (Baygusheva, Titov, 2013; Вислобокова и др., 2019).

Принадлежность крупного оленя из Аполлонии-1 (са. 1 млн л. н.) в Греции остается спорной. Сначала он был определен как *Megaloceros* sp. (Kostopoulos, 1997), позже как *Eucladoceros giulii* Kahlke, 1997 (Van der Made, 1998) и как *Arvernoceros cf. verestchagini* (Croitor, Kostopoulos, 2004), а затем был выделен в новый вид *Rucervus gigans* (Croitor, 2018b). Вид *E. giulii*, описанный Г.-Д. Кальке по материалам из Унтермассфельда (са. 1 млн л. н.) в Германии, Кройтор сначала относил к *Arvernoceros* (Croitor, Kostopoulos, 2004), а потом включил в *Rucervus* (Croitor, 2018b). Особенности морфологии этих оленей из Аполлонии-1 и Унтермассфельда больше соответствуют роду *Eucladoceros*, и эту точку зрения разделяет большинство исследователей (Kahlke, 1997, 2001; Van der Made, Dimitrijević, 2015; Van der Made et al. 2017; Breda et al., 2020; и др.).

Находки ранних *Megaloceros*, имеющих возраст древнее 1.5 млн лет, чрезвычайно редки. До находки в Крыму в фауне из пещеры Таврида, это были *M. stavorolensis* из фауны пскупского комплекса Георгиевского карьера (MNQ18, 2.2–1.5 млн л. н.) в Ставропольском крае и, возможно, *Megaloceros* sp. из более древней фауны хапровского комплекса из Ливенцовки (MNQ17, 2.6–2.2 млн л. н.) в Северо-Восточном Приазовье (Титов, Швырева, 2016). К этому роду может относиться и часть материалов из местонахождений таманского фаунистического комплекса Предкавказья (Верещагин, 1959).

До этих находок древнейшим представителем рода *Megaloceros* (s.l.) в Европе считался большепрогий олень из Либакоса (MNQ19, са. 1.3 млн л. н.)

в Греции (Van der Made, Tong, 2008; Van der Made, 2015, 2019). По мнению Я. ван дер Мада, олень из Либакоса мог стоять в основании дивергенции двух линий: одна вела к *M. savini* (= *Praedama savini*), а другая — к *M. giganteus* (Van der Made, 2015, рис. 2). Вид *M. novocarthaginiensis* из местонахождения Куэва Виктория (> 0.78 млн л.н.) в Испании этот исследователь относит к линии *M. giganteus*. Вслед за Кальке (1971), я считаю *Praedama Portis*, 1920 (= *Dolichodoryceros Kahlke*, 1951) самостоятельным родом. *Megaloceros* и *Praedama* — две ветви подтрибы *Megacerina*, которые, по-видимому, произошли от общего предка, связанного родством с *A. ardei* (Вислобокова, 2012; Vislobokova, 2012). Данные позволяли предполагать, что эти ветви развивались в раннем плейстоцене параллельно с другой ветвью рода *Arvernoceros*, в которую входил вид *A. verestchagini*. Находка *A. verestchagini* и ранних *Megaloceros* в пещере Таврида это подтвердила.

Совместное присутствие представителей родов *Arvernoceros* и *Megaloceros* в раннеплейстоценовой фауне установлено впервые. Ранее оно лишь предполагалось для фауны Ливенцовки (Титов, Швырева, 2016).

Данные о распространении поздних *Arvernoceros* и ранних *Megaloceros* позволяли предполагать, что первое появление ранних представителей рода *Megaloceros*, предков *M. giganteus*, связано с Северным Причерноморьем и Кавказом (Вислобокова и др., 2019). Этот регион на стыке Восточноевропейской и Средиземноморской зоогеографических провинций Западной Палеарктики в раннем плейстоцене, вероятно, играл важную роль в истории линии *Arvernoceros* — *Megaloceros*. Там прослеживается интенсивное формообразование мегацерин и, по-видимому, там происходили основные преобразования линии *Arvernoceros* — *Megaloceros*, которые привели к появлению ранних *Megaloceros*.

В раннем плейстоцене в Причерноморье ландшафтно-климатические изменения в горных системах альпийского пояса и прилежащих к ним регионах могли способствовать начальным адаптациям к умеренному климату таких автохтонных форм, как представители рода *Arvernoceros*, и становлению ранних *Megaloceros* (Вислобокова и др., 2019).

Увеличение разнообразия *Arvernoceros* с изменением основных эволюционных линий фиксируется в середине гелазия на уровне палеомагнитного субхрона Реюньон (2.19–2.14 млн л. н.) и в конце гелазия — начале калабрия примерно на уровне субхрона Олдувей (1.95–1.77 млн

л.н.), до и вскоре после него. Появление видов *A. verestchagini*, *A. radulescui* и ранних *Megaloceros*, по-видимому, связано с первым рубежом, а появление *A. insolitus* относится ко второму рубежу.

На фоне глобального понижения температур и изменений палеообстановок усиливалась дифференциация видов и их адаптация к обитанию в более разреженных лесах и, возможно, в экотонах на границах лесов. Увеличение размеров рогов в связи с увеличением общих размеров сопровождалось усилением отклонения ствола назад, а также увеличением угла первого разветвления и уменьшением относительной высоты первого разветвления. Адаптации к обитанию в более открытых пространствах отражались в усилении развала и размаха рогов, увеличении и расширении терминальной лопасти и ее развороте наружу, расширении, разветвлении и развороте первого отростка. Эти изменения у поздних *Arvernoceros* и ранних *Megaloceros*, скорее всего, происходили параллельно.

Имеющиеся сегодня материалы по роду *Arvernoceros* и ранним *Megaloceros* расширили представления об эволюции линии *Arvernoceros* — *Megaloceros*. По морфологии рогов *M. stavoropolensis* соответствует переходной стадии от поздних *Arvernoceros* к ранним *M. giganteus* (Вислобокова, 2012; Титов, Швырева, 2016; Вислобокова и др., 2019). К этой же стадии относится и *Megaloceros* из Тавриды, хотя, возможно, популяция из Тавриды была немного примитивнее ставропольской. Рог *M. cf. stavoropolensis* меньше по размерам и с немного более высоким положением первого отростка. Такие признаки, как не очень сильное отклонение ствола назад на уровне первого разветвления и сравнительно небольшой угол первого разветвления, сближают этих ранних *Megaloceros* с *A. ardei* из раннего виллафранка (MNQ16b) Западной Европы. Но субтреугольное сечение ствола на уровне первого разветвления, сочетающееся с сильной уплощенностью основания низко сидящего первого отростка, относится к апоморфиям *Megaloceros*. Морфологическая преемственность *A. ardei* и ранних *Megaloceros* и их хронологическое распространение позволяют предполагать, что первые *Megaloceros* могли появиться в до-олдвейское время, ранее двух млн л.н.

M. stavoropolensis из Георгиевского карьера Ставрополя и *M. cf. stavoropolensis* из пещеры Таврида в Крыму — пока древнейшие описанные представители рода *Megaloceros* в Европе. Эти олени присутствуют в фаунах псекупского комплекса и представляют собой переходные формы от ранних *Arvernoceros* к среднеплейстоценовым

Megaloceros. При этом в строении рогов у оленя из Тавриды сохраняется больше примитивных черт, сближающих его с *A. ardei*. Принадлежал ли этот олень к самостоятельному виду или к более примитивной популяции *M. stavoropolensis*, покажут новые находки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что в состав раннеплейстоценовой фауны местонахождения пещера Таврида (1.8–1.5 млн л. н.) в Крыму входило два вида большерогих оленей: *Arvernoceros verestchagini* David, 1992 и *Megaloceros cf. stavoropolensis* Titov et Shvyreva, 2016. Это автохтонные восточноевропейские виды, характерные для псекупского фаунистического комплекса. Совместное присутствие представителей поздних *Arvernoceros* и ранних *Megaloceros* в раннеплейстоценовой фауне отмечено впервые. Изучение материалов из Тавриды позволило получить новые сведения о морфологии и распространении *Arvernoceros* и ранних *Megaloceros*, а также об особенностях эволюции линии *Arvernoceros*—*Megaloceros*. Полученные данные показывают, что *Megaloceros* могли возникнуть от ранних *Arvernoceros* около двух млн л. н.

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

- Алексеева Л.И. Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 216 с.
- Байгушева В.С. К строению черепа крупных оленей ханжурского комплекса // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 236–252.
- Вережагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Векуа А.К. Квабевская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 352 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.
- Вислобокова И.А., Титов В.В., Лавров А.В. и др. О находке большерогого оленя рода *Arvernoceros* в пещере

- Таврида в Крыму // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 487. № 5. С. 596–599.
- Давид А.И. Новый вид оленя (Cervidae, Mammalia) из позднеплейстоценовых отложений Молдовы // Изв. АН Молд. ССР. Сер биол. и хим. наук. 1992. № 1. С. 67–68.
- Кальке Г.-Д. Семейство Cervidae Gray, 1821 // Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 137–156.
- Титов В.В. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 262 с.
- Титов В.В., Швырева А.К. Олень рода Megaloceros (Mammalia, Cervidae) из нижнего плейстоцена Предкавказья // Палеонтол. журн. 2016. № 1. С. 82–90.
- Athanassiou A. The fossil record of continental fossil deer (Mammalia: Artiodactyla: Cervidae) in Greece // Fossil vertebrates of Greece. Vol. 2 / Ed. Vlachos E. Springer, 2022. P. 205–247.
- 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.
- <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2021.103125>
- Baygusheva V.S., Titov V.V. Large deer from the Villafranchian of Eastern Europe (Sea of Azov Region): Evolution and paleoecology // Quatern. Intern. 2013. V. 284. P. 110–122.
- 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. Mainz, 2020. P. 1197–1249 (Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. Bd 40. H. 4).
- Bukhsianidze M., Koiava K. Synopsis of the terrestrial vertebrate faunas from the Middle Kura Basin (Eastern Georgia and Western Azerbaijan, South Caucasus) // Acta Palaeontol. Pol. 2018. V. 63. № 3. P. 441–461.
- Croitor R. Plio-Pleistocene deer of Western Palearctic: taxonomy, systematics, phylogeny. Chişinău: Inst. Zool. Acad. Sci. Moldova, 2018a. 140 p.
- Croitor R. A description of two new species of the genus Rucervus (Cervidae, Mammalia) from the Early Pleistocene of Southeast Europe, with comments on hominin and South Asian ruminants dispersals // Quaternary. 2018b. V. 1. № 17. P. 1–32.
- Croitor R., Kostopoulos D.S. On the systematic position of the large-sized deer from Apollonia, Early Pleistocene, Greece // Paläontol. Z. 2004. Bd 78. № 1. P. 137–159.
- 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. Mainz, 1997. S. 181–275 (Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. Bd 40. H. 1).
- 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. Mainz, 2001. S. 461–482 (Monogr. Röm.-German. Zentralmuseums. Bd 40. H. 2).
- Kostopoulos D.S. The Plio-Pleistocene artiodactyls (Vertebrata, Mammalia) of Macedonia. 1. The fossiliferous site “Apollonia 1”, Mygdonia basin of Greece // Geodiversitas. 1997. V. 19. P. 845–875.
- Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T. et al. Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: Interbasinal connectivity and faunal evolution // Earth-Sci. Rev. 2019. V. 188. P. 1–40.
- Lister A.M., Stuart A.J. The extinction of the giant deer Megaloceros giganteus (Blumenbach): New radiocarbon evidence // Quatern. Intern. 2019. V. 500. P. 185–203.
- Steensma K.J. Plio-Pleistozäne Großsäugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastoria/Grevena, südlich von Neopolis-NW Griechenland. PhD thesis. Clausthal-Zellerfeld: Technische Univ. Clausthal, 1988. 315 p.
- Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G., Lister A.M. Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth // Nature. 2004. V. 431. P. 684–689.
- Tong H.-W., Zhang B. New fossils of Eucladoceros boulei (Artiodactyla, Mammalia) from Early Pleistocene Nihewan Beds, China // Palaeoworld. 2019. V. 28. № 3. P. 403–424.
- Van der Made J. Ungulates from Gran Dolina (Atapuerca, Burgos, Spain) // Quaternaire. 1998. V. 9. P. 267–281.
- 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., Dimitrijević V. Eucladoceros montenegrensis n. sp. and other Cervidae from the Lower Pleistocene of Trlica (Montenegro) // Quatern. Intern. 2015. V. 389. P. 90–118.
- Van der Made J., Rosell J., Blasco R. Faunas from Atapuerca at the Early–Middle Pleistocene limit: the ungulates from level TD8 in the context of climatic change // Quatern. Intern. 2017. V. 433A. P. 296–346.
- Van der Made J., Tong H.W. Phylogeny of the giant deer with palmate brow tines Megaloceros from West and Sinomegaceros from East Eurasia // Quatern. Intern. 2008. V. 179. P. 135–162.
- Vekua A., Bendukidze O., Kiladze S. Gigantic deer in Plio-Pleistocene // Proc. Georgian Nat. Museum. 2010. V. 2. P. 38–53.
- Vislobokova I.A. Giant deer: origin, evolution, role in the biosphere // Paleontol. J. 2012. V. 46. № 7. P. 643–775.
- Vislobokova I.A. Morphology, taxonomy, and phylogeny of megacerines (Megacerini, Cervidae, Artiodactyla) // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 8. P. 833–950.

Giant Deer of the Genera *Arvernoceros* and *Megaloceros* (Artiodactyla, Cervidae) from the Lower Pleistocene of Taurida Cave in the Crimea

I. A. Vislobokova

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

The presence of giant deers *Arvernoceros verestchagini* David, 1992 and *Megaloceros* cf. *stavropolensis* Titov et Shvyreva, 2016 has been discovered in the Early Pleistocene fauna (1.8–1.5 Ma) of the Tavrida Cave in the Crimea. A description of incomplete antlers and teeth is given. These autochthonous deers of the Early Pleistocene fauna of the Northern Black Sea region are characteristic of the Psekupsian faunal complex of southern Eastern Europe.

Keywords: *Arvernoceros verestchagini*, *Megaloceros* cf. *stavropolensis*, Cervinae, early Pleistocene, Crimea, Tavrida Cave

УДК 564.7:551.7

ИЗМЕНЕНИЕ МЕСТА ХРАНЕНИЯ ГОЛОТИПОВ ПАЛЕОЗОЙСКИХ МШАНОК

© 2024 г. З. А. Толоконникова*

Кубанский государственный университет, Краснодар, 350040 Россия

*e-mail: zzalatoi@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.03.2024 г.
После доработки 05.04.2024 г.
Принята к публикации 05.04.2024 г.

Представлена информация по новому месту хранения голотипов палеозойских мшанок из разных местонахождений России и Казахстана.

Ключевые слова: мшанки, девон, карбон, пермь

DOI: 10.31857/S0031031X24050147, EDN: QUNFPJ

На протяжении 20 лет накапливался фактический материал по мшанкам из позднедевонских, раннекаменноугольных и пермских местонахождений юга Западной Сибири, Урала, Русской платформы (Россия) и Южного Казахстана. Коллекции, включающие в себя новые виды, хранились в музеях Сибирского государственного индустриального ун-та (СибГИУ) под № 12 и Кузбасской государственной педагогической академии (КузГПА, в настоящее время Кузбасского гуманитарного педагогического

ин-та Кемеровского государственного ун-та) под № 4 (г. Новокузнецк). В связи с реорганизацией КузГПА и для доступности имеющегося материала последующим исследователям в 2024 г. коллекции мшанок были переданы в ЦНИГР музей им. Ф.Н. Чернышева при Всероссийском научно-исследовательском геологическом ин-те им. А.П. Карпинского (С.-Петербург).

Соответствие номеров коллекций отражено в таблицах 1 и 2.

Таблица 1. Перечень новых видов из коллекций КузГПА, переданных в ЦНИГР музей

Новый вид	№ коллекции КузГПА	№ коллекции ЦНИГР музея	Публикация
Leptotrypella minima Tolokonnikova, 2005	4/1	13422	Толоконникова З.А. Новый вид мшанок (Bryozoa) из отложений вассинского горизонта Яя-Петропавловского разреза (Кузбасс) // Эволюция жизни на Земле: Матер. III Международного симпозиума. Томск: ТГУ, 2005. С. 162–164.
Petalotrypa laminarus (Tolokonnikova, 2006)	4/2	13423	Толоконникова З.А. Новые фаменские мшанки Яя-Петропавловского разреза (Кузбасс) // Природа и экономика Кузбасса. Вып. 10. Т. 1. Новокузнецк: КузГПА, 2006. С. 47–51.
Microcampylus daedaleus Tolokonnikova, 2006	4/3		
Crustopora devonica Tolokonnikova, 2006	4/4		
Anomalotoechus proprius Tolokonnikova, 2006	4/5	13424	Толоконникова З.А. Мшанки позднего фамена (поздний девон) западной части Алтае-Саянской складчатой области // Природные ресурсы Горного Алтая. Геология, геофизика, гидрология, геоэкология, минеральные и водные ресурсы. № 1. Горно-Алтайск, 2006. С. 61–65.
Eridocampylus striatum Tolokonnikova, 2006	4/6		
Eridocampylus rotandatum Tolokonnikova, 2006	4/7		

Таблица 1. Окончание

Новый вид	№ коллекции КузГПА	№ коллекции ЦНИГР музея	Публикация
Minussina incrustata Tolokonnikova, 2007	4/9	13425	<i>Толоконникова З.А.</i> Новые мшанки (Bryozoa) из верхнего девона (нижний фамен) Кузбасса // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 64–67.
Orthopora tomiensis Tolokonnikova, 2007	4/10		
Eridotrypella stellata Tolokonnikova, 2007	4/11	13426	<i>Толоконникова З.А.</i> Мшанки абышевского горизонта Кузбасса // Вестн. ТГУ. 2007. № 297. С. 171–174.
Schulgina distincta Tolokonnikova, 2007	4/12		
Crustopora aliena Tolokonnikova, 2010	4/13	13427	<i>Толоконникова З.А.</i> Новые мшанки из девона Горного Алтая (Россия) // Палеонтол. журн. 2010. № 2. С. 149–152.
Cyphotrypa olgae Tolokonnikova, 2010	4/14		
Saffordotaxis altaicus Tolokonnikova, 2010	4/15		
Pseudorhabdomeson permian Tolokonnikova et Ponomarenko, 2010	4/17	13428	<i>Толоконникова З.А., Пономаренко Е.С.</i> Раннепермские мшанки р. Илыч (север Урала) // Вестн. ТГУ. 2010. № 334. С. 180–185.
Eofistulotrypa famennensis, Tolokonnikova, 2010	4/18	13429	<i>Tolokonnikova Z.A.</i> Bryozoans from the Jurginskaya Formation (Famennian, Upper Devonian) of the Tom-Kolyvansk area (Western Siberia, Russia) // Geologos. 2010. V. 16. № 3. P. 139–152.
Atactotoechus cellatus Tolokonnikova, 2010	4/19		
Nikiforopora jurgensis Tolokonnikova, 2010	4/21		
Eridotrypella tyzhnovi Tolokonnikova, 2010	4/22		
Klaucena gracilis Tolokonnikova, 2010	4/24		
Mediapora elegans Tolokonnikova, 2010	4/26		
Pseudonematopora sibirica Tolokonnikova, 2012	4/27	13430	<i>Tolokonnikova Z.</i> Early Carboniferous bryozoans from Western Siberia, Russia // Bryozoan Studies 2010, Lecture Notes in Earth System Sciences / Eds. Ernst A. et al. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2012. P. 385–399.
Leioclema kumense Tolokonnikova, 2012	4/28	13431	<i>Толоконникова З.А.</i> Мшанки митихинской свиты (нижний фамен, верхний девон) Кузнецкого бассейна // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 27–31.
Megacanthopora glubokaensis Tolokonnikova, 2012	4/29		
Cheilotrypa kurganica Tolokonnikova, 2012	4/39	13432	<i>Толоконникова З.А.</i> Позднедевонские мшанки Боровской зоны (юго-запад Западной Сибири) // Литосфера. 2012. № 3. С. 22–30.
Streblascopora devonica Tolokonnikova, 2012	4/40		
Primorella kodinkensis Tolokonnikova, 2013	4/48	13433	<i>Толоконникова З.А.</i> Раннекаменноугольные мшанки Кодинского разреза, Средний Урал (Россия) // Палеонтол. журн. 2013. № 2. С. 21–27.
Heloclema uralicum Tolokonnikova, 2013	4/47		

Таблица 2. Перечень новых видов из коллекций СибГИУ, переданных в ЦНИГР музей

Новый вид	№ коллекции СибГИУ	№ коллекции ЦНИГР музея	Публикация
<i>Triznotrypa uvatica</i> Tolokonnikova, 2014	12/1	13434	<i>Толоконникова З.А.</i> Трепостомные мшанки из отложений нижнего карбона юго-западной части Западно-Сибирской равнины // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. 2014. № 3 (19). С. 18–24.
<i>Crustopora elegans</i> Tolokonnikova, 2014	12/7		
<i>Eostenopora carbonica</i> Tolokonnikova, 2014	12/8		
<i>Nikiforovella tobolensis</i> Tolokonnikova, 2015	12/11	13435	<i>Толоконникова З.А.</i> Новые турнейские мшанки (миссисипий, нижний карбон) Курганской области, Россия // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 43–47.
<i>Primorella variata</i> Tolokonnikova, 2015	12/12		
<i>Sulcoretepora regularis</i> Tolokonnikova, 2015	12/13		
<i>Leptotrypa lipovkiensis</i> Tolokonnikova et Pakhnevich, 2019	12/14	13436	<i>Толоконникова З.А., Пахневич А.В.</i> Мшанки и брахиоподы из фаменских отложений (верхний девон) центральной части Русской платформы // Палеонтол. журн. 2019. № 1. С. 46–52.
<i>Primorella zhankurganica</i> Tolokonnikova et Fedorov, 2022	12/28	13437	<i>Tolokonnikova Z.A., Fedorov P.V.</i> Late Devonian–early Carboniferous bryozoans from Zhankurgan (Greater Karatau, Kazakhstan) – taxonomy and palaeobiogeographical implications // Zootaxa. 2022. V. 5196. № 2. P. 252–264.

Changing the Storage Location of the Holotypes of Paleozoic Bryozoans

Z. A. Tolokonnikova

Kuban State University, Krasnodar, 350040 Russia

There are presented of information about new storage location of the holotypes of Paleozoic bryozoans from different localities of Russia and Kazakhstan.

Keywords: bryozoans, Devonian, Carboniferous, Permian