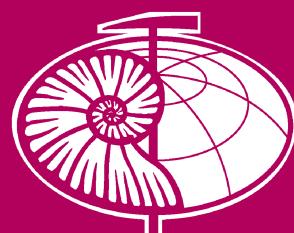


Номер 1

ISSN 0031-031X

Январь–Февраль 2025

# ПАЛЕОНОТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



НАУКА

— 1727 —

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

## Номер 1, 2025

---

Новый вид радиолярий *Nordvikella plana* sp. nov. из киммериджских отложений разреза Дьяково (Коломенское, Москва)

*H. Ю. Брагин*

3

Новый вид радиолярий *Pseudodictyomitra coronata* sp. nov. из конька и сантона формации Перапеди (Кипр)

*Л. Г. Брагина*

12

Howellella gonensis – новый вид спириферида (Brachiopoda) из нижнедевонских отложений Северо-Востока Азии

*B. В. Баранов, А. И. Николаев*

22

Новые виды остракод рода *Aparachitellina* из разреза ыбской свиты (живет?–фран) Южного Тимана (Джежимпарма)

*Д. Б. Соболев*

29

Новые данные к эволюции среднеюрских остракод рода *Lophocythere* Silvester-Bradley в келловейском веке Русской плиты

*Я. А. Шурупова*

37

Новые *Neurocythere* и *Terquemula* (Ostracoda, Crustacea) из келловея Русской плиты

*E. М. Тесакова*

50

Новый вид ручейников *Cladochorista uralica* sp. nov. (Insecta, Trichoptera: Cladochoristidae) из верхнепермского местонахождения Вязовка (Оренбургская область, Россия)

*И. Д. Сукачева, Н. Д. Синиченкова*

65

Новый вид позднедевонских конодонтов юга Западной Сибири

*Н. Г. Изох*

71

К ревизии среднепермских болозаврид (Tetrapoda, Bolosaurida) Восточной Европы

*В. В. Буланов*

78

Хвостовой позвонок гигантской морской черепахи (Testudines: Chelonioidea) из верхнемеловых отложений местонахождения Малый Пролом (Рязанская область, Россия)

*И. Г. Данилов, А. П. Евсюткин, Д. В. Григорьев, Е. А. Звонок*

92

К вопросу о трофических адаптациях орнитозухид (Archosauria)

*А. Г. Сенников*

100

Первые данные о позднеплейстоценовой фауне млекопитающих местонахождения реки Олдъо (Верхоянский улус, Республика Саха, Якутия)

*Е. Н. Мащенко, В. И. Лебедев, Е. В. Воскресенская*

115

---

---

# Contents

---

---

## No. 1, 2025

---

New Radiolarian Species *Nordvikella plana* sp. nov. from the Kimmeridgian Deposits of Dyakovo Section (Kolomenskoye, Moscow)

*N. Y. Bragin* 3

New Radiolarian Species *Pseudodictyomitra coronata* sp. nov.  
from the Coniacian–Santonian Deposits of Perapedhi Formation, Cyprus

*L. G. Bragina* 12

*Howellella gonensis* – a New Species of Spiriferids (Brachiopoda)  
from the Lower Devonian Beds of North-East Asia

*V. V. Baranov, A. I. Nikolaev* 22

New Species of Ostracods of the Genus *Aparchitellina* from the Yba Formation  
(Givetian?–Frasnian) of Southern Timan (Djejimparma)

*D. B. Sobolev* 29

New Data About Evolution of the Middle Jurassic Ostracod Genus *Lophocythere*  
Silvester-Bradley of the Russian Plate

*Ya. A. Shurupova* 37

New *Neurocythere* and *Terquemula* (Ostracoda, Crustacea) from the Callovian  
of the Russian Plate

*E. M. Tesakova* 50

A New Caddisfly Species *Cladochorista uralica* sp. nov. (Insecta, Trichoptera:  
Cladochoristidae) from the Upper Permian of Vyazovka, Orenburg Region, Russia

*I. D. Sukatsheva, N. D. Sinitshenkova* 65

New Late Devonian Species of Conodonts from South of West Siberia

*N. G. Izokh* 71

To the Revision of the Middle Permian Bolosaurids (Tetrapoda, Bolosaurida)  
of Eastern Europe

*V. V. Bulanov* 78

A Tail Vertebra of a Giant Sea Turtle (Testudines: Chelonioidea)  
from the Upper Cretaceous Deposits of the Malyy Prolom Locality  
(Ryazan Province, Russia)

*I. G. Danilov, A. P. Evsyutkin, D. V. Grigoriev, 3, E. A. Zvonok* 92

To the Question About Trophic Adaptations of Ornithosuchids (Archosauria)

*A. G. Sennikov* 100

First Data on the Neopleistocene Mammal Fauna from Oldzho River Locality  
(Upper Yana Region, Sakha Republic, Russia)

*E. N. Maschenko, V. I. Lebedev, E. V. Voskresenskaya* 115

---

---

УДК 563.143:551.762.33(470.311)

## НОВЫЙ ВИД РАДИОЛЯРИЙ NORDVIKELLA PLANA SP. NOV. ИЗ КИМЕРИДЖСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ РАЗРЕЗА ДЬЯКОВО (КОЛОМЕНСКОЕ, МОСКВА)

© 2025 г. Н. Ю. Брагин\*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: bragin.n@mail.ru

Поступила в редакцию 23.08.2024 г.

После доработки 06.09.2024 г.

Принята к публикации 06.09.2024 г.

Новый вид радиолярий *Nordvikella plana* sp. nov. (сем. *Echinocampidae*) описан из переотложенных фосфоритовых конкреций кимериджского возраста, залегающих в основании волжского яруса в разрезе Дьяково (Коломенское, г. Москва). Присутствие представителей *Echinocampidae* прослеживается в верхней юре и нижнем мелу (от оксфорда до рязанского яруса) в пределах Панбorealной палеобиогеографической надобласти.

**Ключевые слова:** насекомые, верхняя юра, цефалическая спикула, Московская синеклиза, Пан boreальная надобласть

DOI: 10.31857/S0031031X25010015, EDN: COTBLD

### ВВЕДЕНИЕ

В верхнеюрских и нижнемеловых отложениях центральных районов Восточно-Европейской платформы радиолярии отмечались еще в середине XX в. (Герасимов, 1957, 1969), однако детальное изучение этих микрофоссилий началось относительно недавно. К настоящему времени в пределах южной части Московской синеклизы (Московская, Калужская, Ярославская обл.) известно несколько местонахождений радиолярий оксфорда и кимериджа (Bragin, 1997; Олферьев, 2012; Брагин, Киселев, 2013; Устинова и др., 2014; Вишневская, Митта, 2018; Палечек, Устинова, 2020; Bragin et al., 2024). Изученность комплексов радиолярий из этих местонахождений неравномерна: ряд таксонов нуждается в детальном исследовании и описании.

Данная статья посвящена дополнительному исследованию комплекса кимериджских радиолярий, изученного в Коломенском (бывшее с. Дьяково) на юго-западе Москвы (Bragin, 1997). За годы, прошедшие со времени первого описания данного комплекса, появился ряд новых данных. В т.ч. было описано новое семейство радиолярий *Echinocampidae* Bragin, 2009, распространенное в верхней юре и низах нижнего мела Панбorealной палеобиогеографической

надобласти (Брагин, 2009, 2011; Вишневская и др., 2014, 2020; Vishnevskaya et al., 2019; Амон и др., 2021; Bragin et al., 2024). Представители этого семейства встречаются в Москве (в разрезе Дьяково) и нуждаются в описании. Кроме этого, в последние годы была существенно уточнена стратиграфия данного разреза. С учетом этого в настоящей статье дается, помимо описания нового вида, стратиграфическая колонка разреза Дьяково согласно новейшим данным.

Местонахождение находится в восточной части заповедника “Коломенское” вблизи бывшего с. Дьяково в точке с координатами 55.65406 N, 37.66956 E (рис. 1). Здесь был вскрыт разрез верхнеюрских отложений в интервале от оксфорда до средневолжского подъяруса (в настоящее время недоступен). Ранее в этом разрезе были детально изучены аммониты, что позволило выделить здесь прежде неизвестные отложения нижневолжского подъяруса и установить аммонитовые зоны (рис. 2) (Рогов и др., 2013; Школин и др., 2013).

Радиолярии в этом местонахождении встречаются в базальном горизонте нижневолжского яруса (зона *Plowaiska pseudoscytica*), представленном глинистыми песками с многочисленными окатанными фосфоритами, переотложенными

из отложений кимериджа, испытавших в данном районе полный размыв (рис. 1). В фосфоритах встречаются остатки позднекимериджских аммонитов *Physodoceras longispinum* (Sowerby, 1825), *P. acanthicum* (Oppel, 1863), *P. deaki* (Herbich, 1878), *Aulacostephanus undorae* (Pavlow, 1886), *A. pseudomutabilis* (de Loriol, 1875) (Геология СССР, 1971), а также радиолярии (Bragin, 1997).

Содержащийся в переотложенных кимериджских фосфоритах комплекс радиолярий характеризуется небогатым таксономическим составом, количественным доминированием представителей рода *Praeparvicingula* Pessagno, Blome et Hull, 1993, характерного для Панбореальной палеобиогеографической надобласти (Pessagno et al., 1987, 1993; Bragin, 1997; Bragin, Bragina, 2018; Bragin et al., 2024), а также присутствием рода *Pantanellium* Pessagno, а именно группы видов *P. meraceibaense* Pessagno et MacLeod, способной проникать в южнобореальные регионы (Pessagno et al., 1987; Bragin, 1997; Брагин, Киселев, 2013; Bragin, Bragina, 2018). Кроме них, был обнаружен ряд сравнительно редких морфотипов, один из которых был определен как *Pseudodictyomitrella* (?) aff. *spinosa* Grill et Kozur, 1986 (Bragin, 1997). Это населяя с некоторыми иглами в апикальной части раковины, определение было сделано

в открытой номенклатуре из-за ряда отличий от собственно *Pseudodictyomitrella spinosa*.

Впоследствии на материале уникальной сохранности из верхов волжского и низов рязанского яруса Арктической области Сибири (п-ов Нордвик) было описано семейство *Echinocampidae* Bragin, 2009, характеризующееся развитием в апикальной части раковины нескольких внешних или частично включенных в оболочку игл, развитых на основе элементов цефалической спикулы радиолярий (Брагин, 2009, 2011). Экземпляры из Коломенского, ранее определенные как *Pseudodictyomitrella* (?) aff. *spinosa*, имеют очевидное сходство с представителями сем. *Echinocampidae*, однако их сохранность неполная, иглы апикальной части раковины повреждены (Bragin, 1997, с. 292, табл. 2, фиг. 7, 10).

В ходе дополнительного выделения радиолярий из фосфоритов удалось получить хорошо сохранившиеся экземпляры с отлично выраженным иглами апикальной части раковины, благодаря чему стало возможно провести сравнение этих морфотипов с известными видами *Echinocampidae*, установить их принадлежность к роду *Nordvikella* Bragin, 2009 и описать как новый вид *N. plana* sp. nov.

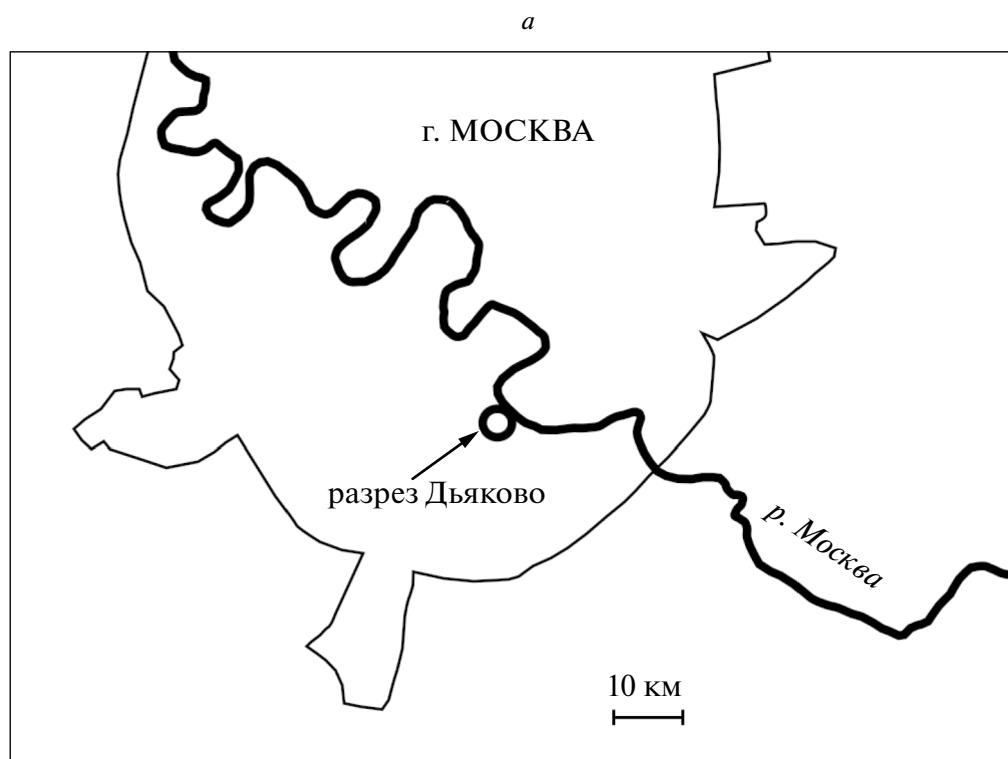
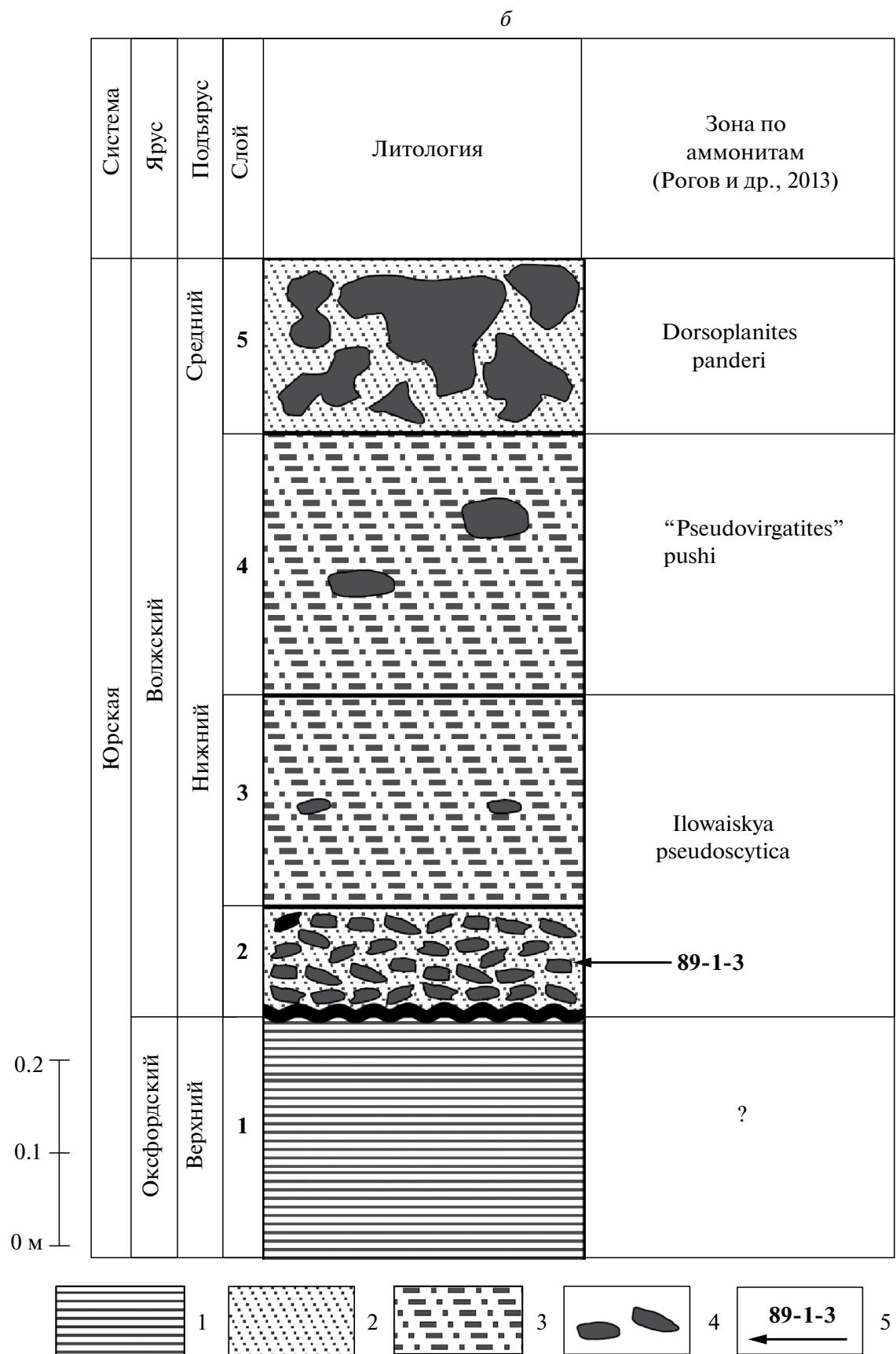
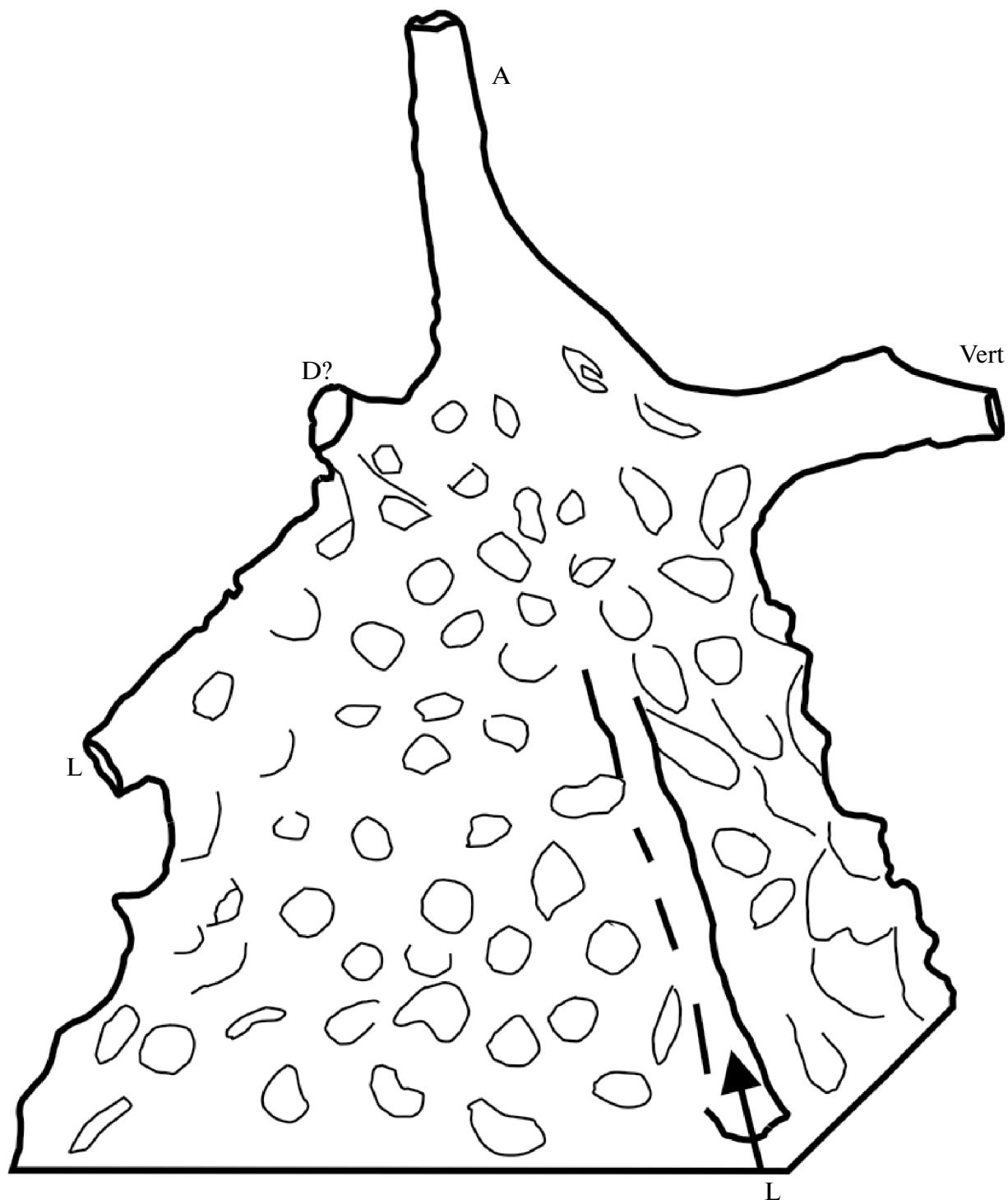


Рис. 1. Местоположение изученных радиолярий в России (г. Москва, разрез Дьяково): *a* – схема расположения разреза; *b* – стратиграфическая колонка разреза Дьяково (Коломенское, г. Москва). Обозначения: 1 – глины; 2 – пески; 3 – алевриты; 4 – конкреции фосфоритов; 5 – место взятия образца 89-1-3 с радиоляриями.





**Рис. 2.** Схематический рисунок апикальной части раковины *Nordvikella plana* sp. nov. (голотип): A – апикальный рог; Vert – игла на основе элемента Vert цефалической спикулы; D? – игла на основе предположительного элемента D; L – иглы на основе латеральных элементов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Новое исследование радиолярий включало в себя изучение семи экз. представителей рода *Nordvikella* из разреза Дьяково. При описании морфологии раковин радиолярий отряда

*Nassellaria* (в т.ч. и элементов цефалической спикулы) применяется стандартная терминология (Петрушевская, 1981). В статье используется общепринятая классификация радиолярий (De Wever et al., 2001; O'Dogherty et al., 2009)

с дополнениями по семейству Echinocampidae (Брагин, 2009).

Фотографирование радиолярий проводилось в растровом электронном микроскопе TESCAN 2300 на базе Геологического ин-та РАН (ГИН РАН).

Коллекция юрских радиолярий Московской синеклизы (№ 4850) хранится в ГИН РАН.

## ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

ТИП SARCODINA  
КЛАСС RADIOLARIA  
ОТРЯД NASSELLARIA

СЕМЕЙСТВО ECHINOCAMPIDAE BRAGIN, 2009

Под *Nordvikella Bragin, 2009, emend. nov.*

*Nordvikella*: Брагин, 2009, с. 13.

Типовой вид – *Nordvikella elegans* Bragin, 2009; Арктическая область Сибири, п-ов Нордвик, м. Урдюк-Хая; верхняя юра, волжский ярус, верхний подъярус, зона *Chetaites chetae*, рязанский ярус, зона *sibiricus*.

**Диагноз.** Апикальная часть раковины с тонкими и гладкими, не имеющими гребней иглами на основе элементов A и Vert (рис. 2). Игла на основе элемента D может отсутствовать. Иглы на основе элементов I развиты слабо или отсутствуют, на основе элементов L – полностью или частично включены в стенку раковины (рис. 2). Могут быть развиты поперечные пережимы раковины и поперечные ряды пор. Раковина имеет от пяти до восьми постабдоминальных сегментов.

**Видовой состав.** Кроме типового вида, *N. improcera* Bragin, 2009, верхний подъярус волжского яруса и низы рязанского яруса Арктической зоны Сибири (Брагин, 2009, 2011); *N. gutta* Bragin, 2024, верхний подъярус оксфордского яруса Московской обл. (Bragin et al., 2024); *N. scabiosa* Bragin, 2024, верхний подъярус оксфордского яруса Московской обл. (Bragin et al., 2024); *Nordvikella* sp. A, верхний подъярус оксфордского яруса Московской обл. (Bragin et al., 2024); *N. plana* sp. nov., кимериджский ярус Московской обл. (данная работа); *Nordvikella* sp. B, кимериджский ярус Московской обл. (данная работа).

**Сравнение.** Отличается от рода *Echinocampe* Bragin, 2009 гладкими, не имеющими гребней иглами на основе элементов цефалической спикулы (A и Vert).

**Замечания.** В первоначальном диагнозе указывалось, что раковина имеет поперечные

пережимы. Диагноз расширен, в состав рода теперь включаются и морфотипы без выраженных поперечных пережимов, но с гладкими иглами апикальной части. Кроме этого, расширен видовой состав рода *Nordvikella* в результате описания нового вида *N. plana* sp. nov.

*Nordvikella plana* Bragin, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–3, 5, 6

*Pseudodictyomitrella* (?) sp. aff. *P. spinosa* Grill et Kozur: Bragin, 1997, с. 292, табл. 2, фиг. 7, 10.

**Название вида** от *planus* лат. – гладкий, ровный.

**Голотип** – ГИН, № 4850/8925; Россия, Московская синеклиза, г. Москва, Коломенское, разрез Дьяково; верхняя юра, базальные слои волжского яруса, переотложенные кимериджские конкреции, обр. 89-1-3.

**Описание** (рис. 2). Цефалис маленький, полусферический, с немногочисленными округлыми порами. Апикальный рог слегка отклоненный от вертикальной оси раковины, гладкий, без ребер и желобков. Торакс усеченно-конической формы, без пережима на соединении с цефалисом, с округлыми порами, различающимися по размеру и расположенным беспорядочно. Игла на основе элемента Vert отходит от сочленения цефалиса и торакса почти перпендикулярно вертикальной оси раковины. Проксимальная часть этой иглы отчетливо уплощена, на ее верхнем ребре имеется небольшой конический отросток (табл. I, фиг. 1а, 3а; рис. 2). Дистальная часть иглы гладкая, без ребер и желобков. От того же сочленения цефалиса и торакса отходит гладкая игла, отклоненная на 60° от вертикальной оси раковины, вероятно, развитая на основе элемента D (рис. 2). Иглы на основе латеральных элементов (L и I) выходят за пределы раковины от сочленения цефалиса и торакса и протягиваются вдоль раковины, будучи частично или полностью включены в стенку торакса, абдомена и первых постабдоминальных сегментов (рис. 2). Раковина имеет пять-шесть постабдоминальных сегментов. Абдомен и постабдоминальные сегменты усечено-конические; последний сегмент субцилиндрический, приустьевая часть его несколько суженная. Общая форма раковины субконическая; поперечные и продольные ребра не выражены; поры округлые, различающиеся по размерам, в пределах постабдоминальной части раковины образуют неровные, невыдержаные поперечные ряды. У некоторых экземпляров намечаются слабо выраженные поперечные пережимы. Устье широкое, открытое.

## Размеры в мкм:

Экземпляр	H	W	A	V	L	Dр
№ 4850/8925 (голотип)	165	97	>25	>25	80	10
№ 4850/8926 (паратип)	170	100	>30	>20	50	10
№ 4850/8933	145	95	—	—	50	12
№ 4850/8935	178	125	>16	>14	50	10
№ 4850/8936	180	95	>16	>12	45	12

Обозначения: H – высота раковины, W – максимальная ширина раковины, A – длина апикального рога, V – длина иглы, образованной на основе элемента Vert, L – длина иглы, образованной на основе элемента L, Dр – максимальный диаметр пор.

**Сравнение.** Новый вид отличается от *N. elegans* Bragin, 2009 более массивным и толстым апикальным рогом, а также игрой на основе элемента Vert (рис. 2), имеющей уплощенную форму и намечающийся отросток на верхнем ребре игры. Кроме того, отличается от *N. elegans* более гладкой раковиной со слабо выраженным поперечными пережимами.

Отличается от *N. improcera* Bragin, 2009 более длинными и толстыми иглами апикальной части раковины, а также более короткой и гладкой раковиной со слабо выраженным поперечными пережимами.

От *N. gutta* Bragin, 2024 отличается хорошо выраженной игрой на основе элемента Vert, а также более длинной и менее широкой раковиной.

Отличается от *N. scabiosa* Bragin, 2024 более тонким и отчетливо отклоненным от вертикальной оси раковины апикальным рогом, а также хорошо выраженной игрой на основе элемента Vert.

**Замечания.** Первые экземпляры нового вида, обнаруженные в местонахождении Дьяково, были сначала определены как *Pseudodictyomitrella* (?) aff. *spinosa* Grill et Kozur, 1986 (см. Bragin, 1997, табл. 2, фиг. 7, 10). У вышеупомянутых экземпляров не полностью сохранились иглы апикальной части. Тем не менее, у одного из экземпляров (Bragin, 1997, табл. 2, фиг. 10) отчетливо различаются апикальный рог (A), а также игры на основе элементов Vert (наклонена вправо почти под прямым углом к апикальному рогу) и D (направлена почти в сторону наблюдателя). Следует отметить, что вид *P. spinosa*, известный из средней юры (байос), существенно отличается от всех представителей рода *Nordvikella* простым строением апикальной части раковины: у *P. spinosa* развит только

апикальный рог, имеющий отчетливые продольные гребни (см. Grill, Kozur, 1986, с. 253, табл. 7, фиг. 1–3), другие иглы отсутствуют.

Совместно с голотипом и паратипом *Nordvikella plana* sp. nov. встречено несколько очень близких по морфологии экземпляров. Так, на табл. I, фиг. 2 можно видеть форму, у которой хуже сохранились иглы апикальной части раковины. Экземпляры, изображенные на табл. I, фиг. 5, 6, обладают такими же, как у *N. plana* sp. nov., округлыми порами различных размеров, которые расположены преимущественно беспорядочно и лишь иногда группируются в прерывистые невыдержаные поперечные ряды (как на фиг. 5). Указанные экземпляры отличаются незначительными особенностями: отсутствием поперечных пережимов и наличием небольшого приустьевого сужения последнего сегмента. На основании сказанного эти экземпляры могут быть идентифицированы как *N. plana* sp. nov.

Особняком стоит экземпляр, изображенный на табл. I, фиг. 4 (*Nordvikella* sp. B). Он характеризуется короткими иглами апикальной части (апикальный рог, игла на основе элемента Vert и, возможно, один из латеральных элементов, не включенный в стенку раковины). Раковина не имеет выраженных поперечных пережимов, поры округлые и округленно-треугольные, заключенные в массивные поровые каркасы с шипиками на сочленениях, отчего вся раковина выглядит не гладкой, а шиповатой. Скорее всего, это новый вид, который может быть описан в случае обнаружения дополнительного материала.

**Материал.** Семь экз. хорошей сохранности из типового местонахождения.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность М.С. Афанасьевой, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и В.С. Вишневской (ГИН РАН) за критические замечания и советы; Н.В. Горьковой (ГИН РАН) за помощь в электронно-микроскопических работах.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет бюджета Геологического института Российской академии наук в рамках государственного задания FMMG-2021-0003. 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

*Амон Э.О., Вишневская В.С., Гатовский Ю.А., Жегалло Е.А.* К вопросу о разнообразии микрофоссилий баженовского горизонта Западной Сибири (поздняя юра–ранний мел) // Георесурсы. 2021. Т. 23. № 3. С. 118–131.

<https://doi.org/10.18599/grs.2021.3.15>

*Брагин Н.Ю.* Echinocampidae – новое семейство позднеюрско-раннемеловых радиолярий Арктической Сибири // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 6–17.

*Брагин Н.Ю.* Радиолярии волжского и берриасского ярусов севера Средней Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 2. С. 55–69.

*Брагин Н.Ю., Киселев Д.Н.* Радиолярии из верхнеюрских (среднеоксфордских и верхнекимериджских) отложений Ярославской области // Стратигр. Геол. корреляция. 2013. Т. 21. № 6. С. 62–71.

<https://doi.org/10.7868/s0869592x13060033>

*Вишневская В.С., Амон Э.О., Гатовский Ю.А.* Радиоляриевая биостратиграфия баженовского горизонта (верхняя юра – нижний мел) Западной Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 6. С. 105–124.

<https://doi.org/10.31857/s0869592x20060101>

*Вишневская В.С., Амон Э.О., Маринов В.А., Шурыгин Б.Н.* Новая находка радиолярий раннего мела на Арктическом побережье восточной Сибири (район дельты р. Лена) // Докл. Акад. наук. 2014. Т. 458. № 2. С. 177–181.

<https://doi.org/10.7868/s0869565214260260>

*Вишневская В.С., Митта В.В.* Совместные находки келловей-оксфордских и кимериджских радиолярий и аммонитов на Восточно-Европейской платформе // Междунар. научно-практич. конф. Стратегия развития геологического исследования недр: настоящее и будущее (к 100-летию МГРИ–РГГРУ). Т. 1. М., 2018. С. 16–17.

Геология СССР. Том IV. Центр европейской части СССР. Геологическое описание / Ред. А.В. Сидоренко. М.: Недра, 1971. 744 с.

*Герасимов П.А.* Кимериджские отложения Подмосковного края // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1957. Т. 32. Вып. 6. С. 109–113.

*Герасимов П.А.* Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М.: Наука, 1969. 144 с.

*Олферьев А.Г.* Стратиграфические подразделения юрских отложений Подмосковья // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2012. Т. 87. Вып. 4. С. 32–55.

*Палечек Т.Н., Устинова М.А.* Юрские радиолярии и фораминиферы Воробьевых Гор, Москва // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 2. С. 82–101. <https://doi.org/10.31857/s0869592x20030096>

*Петрушевская М.Г.* Радиолярии отряда Nassellaria Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 405 с.

*Рогов М.А., Школин А.А., Малёнкина С.Ю.* Новые данные по стратиграфии волжского яруса верхней юры в разрезах г. Москвы и Подмосковья // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. В Всеросс. совещ.: научные материалы / Ред. В.А. Захаров, М.А. Рогов, Б.Н. Шурыгин. Екатеринбург: ООО “Издательский дом “ИздатНаукаСервис”, 2013. С. 191–196.

*Устинова М.А., Малёнкина С.Ю., Вишневская В.С.* Микропалеонтологическая характеристика верхнеоксфордских и средневолжских отложений (верхняя юра) разреза Крылатское в Москве // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2014. Т. 89. Вып. 3. С. 19–32.

*Школин А.А., Рогов М.А., Малёнкина С.Ю.* О нижневолжских (верхняя юра) отложениях в Москве и Подмосковье // Палерострат-2013. Годичное собрание (науч. конф.) Секции палеонтологии МОИП и Моск. отделения Палеонтол. об-ва. Москва, 28–30 января 2013 г. Тез. докл. / Ред. А.С. Алексеев. М., 2013. С. 74–75.

*Bragin N.Yu.* Radiolaria from the phosphorite basal horizons of the Volgian stage in the Moscow region (Russia) // Rev. Micropaléontol. 1997. V. 45. № 4. P. 285–296.

[https://doi.org/10.1016/s0035-1598\(97\)90644-9](https://doi.org/10.1016/s0035-1598(97)90644-9)

*Bragin N.Yu., Bragina L.G.* Paleobiogeography of Mesozoic high-latitude radiolarians: Progress and problems // Rev. Micropaléontol. 2018. V. 61. P. 191–205.

<https://doi.org/10.1016/j.revmic.2018.05.002>

*Bragin N., Bragina L., Mironenko A.* Upper Oxfordian (Upper Jurassic) radiolarians from Rybaki Section, Moscow Region, Central Russia // Palaeoworld. 2024. V. 33. P. 389–410.

<https://doi.org/10.1016/j.palwor.2023.03.001>

*De Wever P., Dumitrica P., Caulet J.P. et al.* Radiolarians in the Sedimentary Record. Amsterdam: Gordon and Breach Sci. Publ., 2001. 533 p.

*Grill J., Kozur H.* The first evidence of the Unuma echinatus radiolarian zone in the Rudabánya Mts (Northern Hungary) // Geol. Paläontol. Mitt. Innsbruck. 1986. Bd 13. P. 239–275.

*O'Dogherty L., Carter E.S., Dumitrica P. et al.* Catalogue of Mesozoic Radiolarian Genera. Part 2: Jurassic-Cretaceous // Geodiversitas. 2009. V. 31. № 2. P. 271–356.

*Pessagno Jr. E.A., Longoria J.F., MacLeod N., Six W.M.* Studies of North American Jurassic Radiolaria. Part I. Upper Jurassic (Kimmeridgian–Upper Tithonian) Pantanelliidae from the Taman Formation, East-Central Mexico: Tectonostratigraphic, Chronostratigraphic and Phylogenetic Implications // Spec. Publ. Cushman Found. Foraminiferal Res. 1987. V. 20. P. 1–55.

Pessagno Jr. E.A., Blome C.D., Hull D., Six W.M. Jurassic Radiolaria from the Josephine ophiolite and overlying strata, Smith River Subterrane (Klamath Mountains), southwestern California and southwestern Oregon // Micropaleontol. 1993. V. 39. P. 93–166.  
<https://doi.org/10.2307/1485837>

Vishnevskaya V.S., Gatovsky Y.A., Kozlova V.A. The Parvingula khabakovi–Williriedellum salymicum Radiolarian Biohorizon in the West Siberian Bazhenov Formation (Berriasian–Valanginian) // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 8. P. 808–811.

### Объяснение к таблице I

Фиг. 1–3, 5, 6. *Nordvikella plana* sp. nov.: 1 – паратип ГИН, № 4850/8926: 1а – строение апикальной части раковины, 1б – общий вид; 2 – паратип ГИН, № 4850/8933; 3 – голотип ГИН, № 4850/8925: 3а – строение апикальной части раковины, 3б – общий вид; 5 – паратип ГИН, № 4850/8935; 6 – паратип ГИН, № 4850/8936.

Фиг. 4. *Nordvikella* sp. B, экз. ГИН, № 4850/8932.

Все: г. Москва, Коломенское, разрез Дьяково, обр. 89-1-3, переотложенные киммериджские фосфоритовые конкреции, залегающие в базальном горизонте волжского яруса. Длина масштабной линейки: а – 20 мкм (фиг. 1а, 3а); б – 40 мкм (фиг. 2, 3б, 5, 6); в – 100 мкм (фиг. 1б, 4).

## New Radiolarian Species *Nordvikella plana* sp. nov. from the Kimmeridgian Deposits of Dyakovo Section (Kolomenskoye, Moscow)

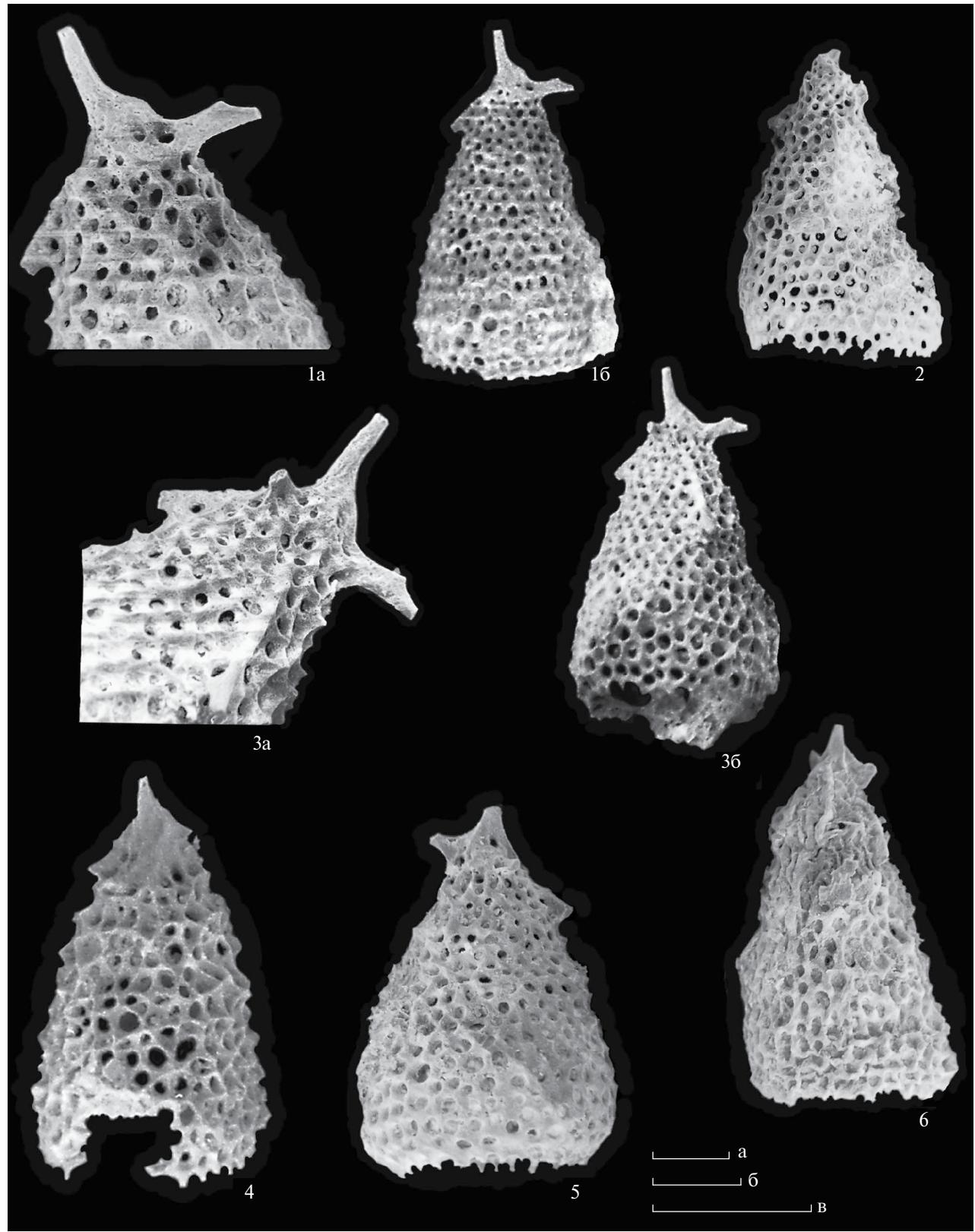
N. Y. Bragin

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

New radiolarian species *Nordvikella plana* sp. nov. (Family Echinocampidae) is described from reworked Kimmeridgian phosphatic concretions from the basal horizon of Volgian Stage in Dyakovo Section (Kolomenskoye, Moscow). The presence of Echinocampidae is traced in the Upper Jurassic and Lower Cretaceous (from Oxfordian to Ryazanian) in Pan-Boreal paleobiogeographic realm.

**Keywords:** radiolarians, nassellarians, Upper Jurassic, Kimmeridgian, cephalic spicula, Pan-Boreal paleobiogeographic realm

Таблица I



УДК 563.143:551.763.33(564.3)

## НОВЫЙ ВИД РАДИОЛЯРИЙ PSEUDODICTYOMITRA CORONATA SP. NOV. ИЗ КОНЬЯКА И САНТОНА ФОРМАЦИИ ПЕРАПЕДИ (КИПР)

© 2025 г. Л. Г. Брагина\*

Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: l.g.bragina@mail.ru

Поступила в редакцию 01.07.2024 г.

После доработки 18.07.2024 г.

Принята к публикации 18.07.2024 г.

В результате изучения верхнемеловых отложений Кипра выявлены многочисленные представители рода *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977. Уточнено описание вида *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903), emend. nov. и описан новый вид *P. coronata* sp. nov. Уточнены стратиграфическое распространение и филогенетические связи рода *Pseudodictyomitra*.

**Ключевые слова:** Radiolaria, Pseudodictyomitridae, новый вид, стратиграфия, верхний мел, Кипр

**DOI:** 10.31857/S0031031X25010023, **EDN:** COVTTU

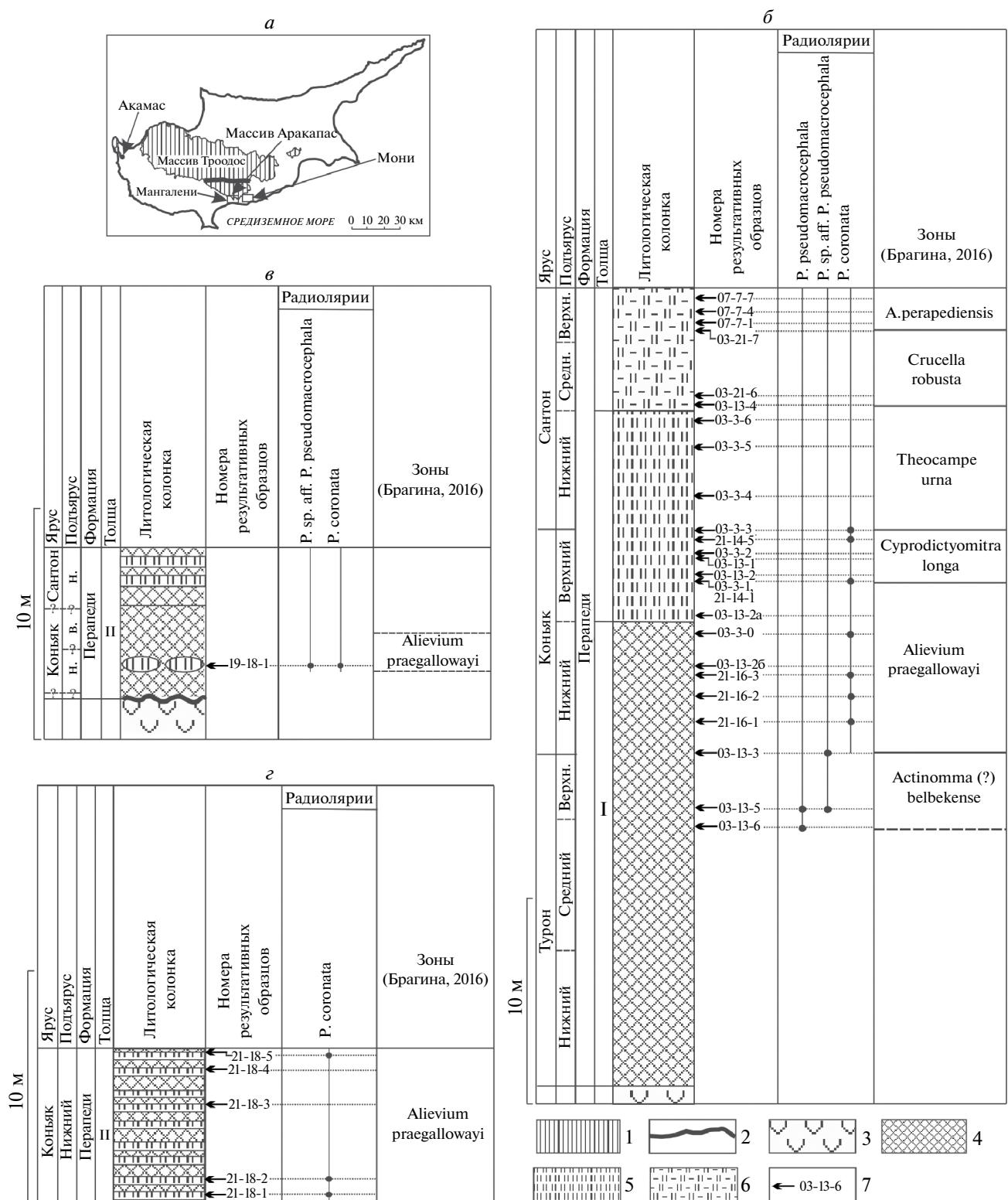
### ВВЕДЕНИЕ

В результате исследований комплексов радиолярий из нескольких разрезов формации Перапеди (Кипр) были выявлены многочисленные представители рода *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977 (рис. 1; табл. II, фиг. 1, 4–19). Анализ имеющихся литературных данных позволил уточнить диагноз рода *Pseudodictyomitra* (Bragina, 2024). Некоторые виды рода являются весьма важными для верхнемеловой стратиграфии. Так, *P. crassa* Bragina, 2013 (стратиграфические границы: самые низы коньяка – середина сантона) избран одним из характерных видов зоны *Alievium praeallowayi* (нижний коньак; Брагина, 2016а). Вид *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903) также имеет важное стратиграфическое значение, т.к. заканчивает существование вблизи границы турона и коньяка (Брагина и др., 2014; Брагина, Брагин, 2015; Копаевич и др., 2015). Фотоизображения *P. pseudomacrocephala* фигурируют в многочисленных публикациях, но этот вид не всегда правильно диагностируется. Исследование морфологических особенностей *P. pseudomacrocephala* из отложений турона Кипра (настоящая статья), а также анализ литературных данных позволили уточнить описание этого важного для верхнемеловой стратиграфии вида (Marcucci et al., 1991; O'Dogherty, 1994; Gorka, 1996; Erbacher, Thurow, 1998;

Babazadeh, De Wever, 2004; Bragina, 2004, 2012; Брагина, Брагин, 2006; Musavu-Moussavou et al., 2007; Moix, Gorican, 2013; Shridashtzadeh et al., 2015 и др.).

В отложениях верхнего мела Кипра постоянно встречается неизвестный ранее по литературным данным таксон, относящийся к роду *Pseudodictyomitra* (*P. coronata* sp. nov.; табл. II, фиг. 6–13, 15–19), описание которого и приводится в этой публикации. Таким образом, настоящая работа продолжает серию статей, посвященных описанию новых видов радиолярий из верхнего мела Кипра (Брагина, Брагин, 1995, 1996; Брагина, Вишневская, 2007; Брагина, 2008, 2010, 2013, 2014, 2023; Bragina, Bragin, 2016, 2018; Bragina, 2024). В результате изучения установлено, что переходные формы филогенетической линии *P. pseudomacrocephala*–*P. coronata* sp. nov. распространены в разрезах Крыма с верхнего турона (Брагина и др., 2014), в разрезах Кипра – вплоть до нижнего коньяка (табл. II, фиг. 4), а вид *P. coronata* sp. nov. присутствует в разрезах Кипра с коньяка (табл. II, фиг. 6, 8–11, 15–19) до нижнего сантона включительно (Bragina, 2012, табл. II, фиг. 1; здесь: табл. II, фиг. 7, 12, 13).

Всего один вид из рода *Pseudodictyomitra* был известен в пределах коньяка и сантона вплоть до начала XXI в.: *P. nakasekoi* Taketani, 1982. За последние два десятилетия



**Рис. 1.** Местонахождение изученных радиолярий на Кипре: *a* – схема расположения разрезов; *b*, *c* – литологические колонки; *d* – композитный разрез Мангалени, *e* – разрез Акамас, *g* – разрез Мангалени-8. Обозначения: 1 – офиолитовый массив Троодос, 2 – разлом Аракапас, 3 – верхние пиллоу-лавы, 4 – умбриты с прослойками радиоляриевых кремней и массивных абиогенных кремней, 5 – кремни с прослойками кремнистых аргиллитов, 6 – кремни опоковидные, марганцовистые, 7 – находки радиолярий рода *Pseudodictyomitra*.

род *Pseudodictyomitra* пополнился четырьмя новыми видами: *P. quasilodogaensis* Bragina, 2004, *P. crassa* Bragina, 2013, *P. venusta* Bragina, 2024 и *P. coronata* sp. nov. (Bragina, 2004, 2024; Bragina, 2013; настоящая публикация). В настоящее время в пределах конъяка и сантона известно четыре вида, относящихся к роду *Pseudodictyomitra* (*P. crassa*, *P. nakasekoi*, *P. venusta* и *P. coronata* sp. nov.). Последнее свидетельствует о продолжении видообразования этого рода в указанном интервале. Вид *Dictyomitria sagitafera* Aliev, 1965 включен в состав рода *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977 (Брагина, Брагин, 2015). Новые данные позволяют уточнить филогенетические связи и стратиграфическое распространение позднемеловых видов рода *Pseudodictyomitra*, которые ранее были проанализированы Л. О’Догерти (O’Dogherty, 1994) и автором (Брагина, 2016б). На основе новых данных автором статьи предложены (рис. 2):

1) новая филогенетическая линия, в которой виды *P. venusta* и *P. crassa* произошли от *P. recta* Vishnevskaya, 1991;

2) уточнена и дополнена филогенетическая линия, предком которой рассматривается вид *P. pentaculaensis* Pessagno, 1977.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Новое исследование радиолярий включило в себя изучение 49 экз. представителей рода *Pseudodictyomitra* из следующих разрезов: Акамас, Мангалени-8 и композитного разреза Мангалени (отложения среднего–верхнего турона и конъяка, Кипр), и анализ коллекционного материала автора, полученного из многочисленных разрезов Крыма и Большого Кавказа.

Фотографирование радиолярий проводилось в растревом электронном микроскопе TESCAN 2300 на базе Геологического ин-та РАН (ГИН РАН).

Палеонтологическое описание проводилось с использованием общепринятых терминов. В работе использована классификация О’Догерти с соавт. (O’Dogherty et al., 2009) с некоторыми изменениями. В работе применяется зональная схема, предложенная для тетических районов Евразии (Брагина, 2016а).

Коллекции меловых радиолярий Кипра (№ 4878) и Крыма (№ 4870) хранятся в ГИН РАН.

## ОПИСАНИЕ ТАКСОНОВ

### ТИП SARCODINA

### КЛАСС RADIOLARIA

### ОТРЯД SPUMELLARIA

### СЕМЕЙСТВО PSEUDODICTYOMITRIDAE PESSAGNO, 1977

### Под *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977, emend. Bragina, 2024

*Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903), emend. Bragina nov.

Табл. II, фиг. 1, 2

*Dictyomitria pseudomacrocephala*: Squinabol, 1903, c. 139, табл. 10, фиг. 2.

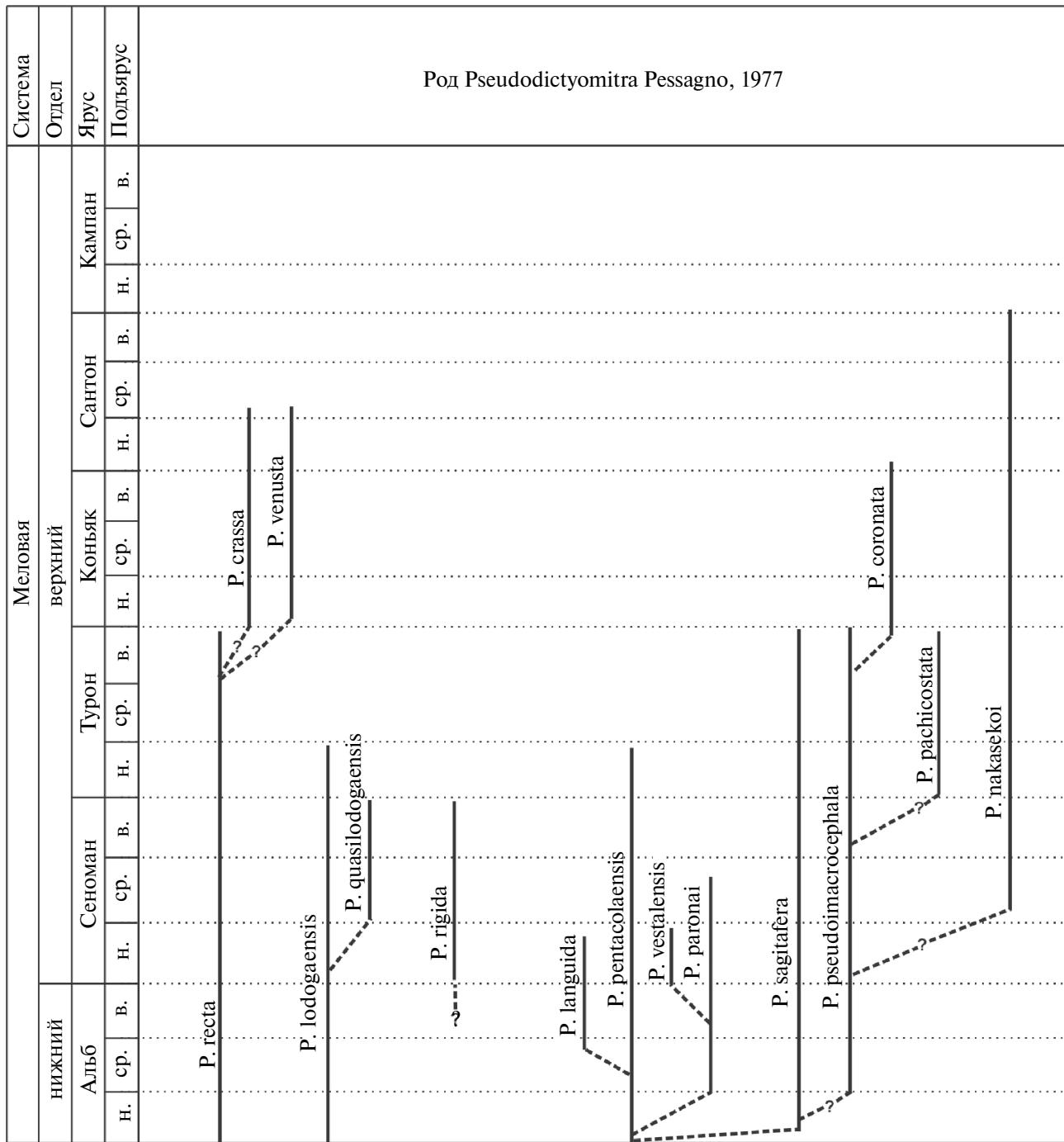
*Pseudodictyomitra pseudomacrocephala*: Pessagno, 1976, табл. 3, фиг. 2, 3; 1977, с. 51, табл. 8, фиг. 10, 11; Okamura, 1980, табл. 21, фиг. 6; De Wever, Thiebaut, 1981, с. 592, табл. 1, фиг. 5; Nakaseko, Nishimura, 1981, с. 159, табл. 9, фиг. 1, табл. 9, фиг. 2, 3; Schaaf, 1981, табл. 24, фиг. 1a, 1b; Taketani, 1982, с. 61, табл. 12, фиг. 7, 8; Schaaf, 1984, с. 130–131, рис. H (=holotype refigured), 1, 6a–c; Thurow, Kuhnt, 1986, рис. 9.11; Thurow, 1988, с. 405, табл. 1, фиг. 13, табл. 3, фиг. 16; Kato, Iwata, 1989, табл. 8, фиг. 6; O’Dogherty, 1994, с. 108, табл. 8, фиг. 6, 8; Gorka, 1996, табл. 3, фиг. 1–10; Erbacher, Thurow, 1998, рис. 6.10; Salvini, Marcucci Passerini, 1998, рис. 8.h; Вишневская, 2001, с. 183–184, табл. 129, фиг. 5, 9, 10; Bragina, 2004, с. 367, табл. 7, фиг. 4, табл. 32, фиг. 9, 14–16; Вишневская и др., 2006, табл. IV, фиг. 11; Musavu-Moussavou et al., 2007, табл. 2, фиг. 9, 10; Bak, 2011, рис. 50.I; Smreckova, 2011, табл. I, фиг. 19; Danelian et al., 2014, рис. 8.2; Брагина и др., 2014, рис. 4.5; Брагина, Брагин, 2015, табл. II, фиг. 1, табл. III, фиг. 14; Shridashtzadeh et al., 2015, рис. 3.10; Колаевич и др., 2015, табл. V, фиг. 1, 2, 20; Bragina, Bragin, 2016, табл. 5, фиг. 5, табл. 6, фиг. 8, 9, табл. 7, фиг. 2, 3.

?*Pseudodictyomitra pseudomacrocephala*: O’Dogherty, 1994, с. 108, табл. 8, фиг. 5; Moix, Gorican, 2013, табл. 1, фиг. р.

Non *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala*: O’Dogherty, 1994, с. 108, табл. 8, фиг. 7; Babazadeh, De Wever, 2004, рис. 7D.

Голотип – Северная Италия, южная часть Венецианских Альп; верхи нижнего меланизы верхнего мела, верхний альб–нижний турон, формация Скалья Бьянка, серия Теоло (Squinabol, 1903, табл. 10, фиг. 2).

Описание. Раковина имеет продолговатую форму с проксимальной частью в виде луковицы и высококонической дорсальной частью. Раковина состоит из 12–16 камер. Цефалис слаженный и обычно лишенный апикального рога. Цефалис, торакс, абдомен, первая и (часто) вторая постабдоминальные камеры объединены в луковицевидную форму, в пределах которой отсутствуют наружные межкамерные пережимы. Проксимальная (луковицевидная) часть раковины имеет утолщенную стенку, снаружи слаженную, иногда со слабо развитыми ребрами в нижней части. Основание луковицевидной части раковины обычно имеет единственный ряд главных пор. Двойной ряд округлых главных пор развит на межкамерных соединениях за пределами луковицевидной части



**Рис. 2.** Стратиграфическое распространение и филогенетические связи рода *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977 в пределах среднего альба–кампана (из: Брагина, 2016б, с изменениями и дополнениями).

раковины. Ребра (обычно семь–девять) продолговатые и массивные, видны в латеральном плане на каждой постабдоминальной камере, развитой за пределами луковицевидной части раковины. Единственная реликтовая пора развита между соседними ребрами. Ширина и высота постабдоминальных камер незначительно возрастают к устью. Финальная постабдоминальная камера имеет широкую септу с узкой апертурой.

### Размеры в мкм:

Экземпляр	H	Hcl	Wcl	W	d
№ 4878/130	376	75	80	262	6–12
№ 4870/404	300	85	82	150	6–14

Обозначения:  $H$  – высота раковины,  $H_{cl}$  – высота луковицевидной части раковины,  $W_{cl}$  – ширина луковицевидной части раковины,  $W$  – максимальная ширина раковины,  $d$  – диаметр пор.

**Сравнение.** *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903) отличается от всех видов рода *Pseudodictyomittra* наличием луковицевидного образования, охватывающего цефалис, торакс, abdomen и первые постабдоминальные камеры. От вида *P. paronai* (Aliev, 1965) отличается развитием единственной реликтовой поры между двумя соседними ребрами. От видов *P. crassa* Bragina, 2013, *P. lilyae* (Tan, 1927), *P. nodocosta* Dumitrica, 1997, *P. suyarri* Dumitrica, 1997 и *P. thurowi* Dumitrica, 1997 отличается наличием ребер на последних постабдоминальных камерах.

**Замечания.** В монографии О’Догерти (O’Dogherty, 1994) было предпринято масштабное переизучение коллекционного материала С. Сквиабола, включающее в себя и расширенное описание вида *P. pseudomacrocephala*. Поскольку новый таксон *P. coronata* sp. nov. близок по морфологии к *P. pseudomacrocephala*, описание последнего уточнено в настоящей публикации.

Изменения следующие:

1. Фраза О’Догерти (O’Dogherty, 1994, с. 109): “Раковина продолговатая коническая, цилиндрическая дистально” изменена на: “Раковина имеет продолговатую форму с проксимальной частью в виде луковицы и высококонической дорсальной частью”.

2. Фраза О’Догерти (O’Dogherty, 1994, с. 109): “Цефалис сглаженный со слабо развитым апикальным рогом” изменена на: “Цефалис сглаженный и обычно лишенный апикального рога”. Изменение подчеркивает, что у большинства экземпляров вида, особенно в пределах сеномана и турона, апикальный рог отсутствует. Наиболее древние экземпляры вида могут иметьrudimentарный апикальный рог (Thurow, 1988, табл. 3, фиг. 16).

3. Фраза О’Догерти (O’Dogherty, 1994, с. 109): “Начальные четыре или пять сегментов включены в сильно утолщенную стенку, снаружи маскирующую соединения между ними (эта особенность заметна только в проходящем свете); проксимальная часть имеет сходство со стрелой по главной оси раковины” изменена на: “Цефалис, торакс, abdomen, первая и (часто) вторая постабдоминальные камеры объединены в луковицевидную форму, в пределах которой отсутствуют наружные межкамерные пережимы”. О’Догерти называет форму раковины стреловидной. Однако проксимальная часть раковины *P. pseudomacrocephala* имеет вздутую форму в виде луковицы.

4. Фраза О’Догерти (O’Dogherty, 1994, с. 109): “Начальная часть сглаженная, но слаборебристая

в нижней части, обычно с двойным рядом главных пор” изменена на: “Проксимальная (луковицевидная) часть раковины имеет утолщенную стенку, снаружи сглаженную, иногда со слабо развитыми ребрами в нижней части”.

5. Фраза О’Догерти (O’Dogherty, 1994, с. 109): “Двойной ряд округлых главных пор присутствует на соединениях постабдоминальных камер” изменена на: “Двойной ряд округлых главных пор развит на межкамерных соединениях за пределами луковицевидной части раковины”. Это уточнение необходимо, поскольку поры отсутствуют между первой и второй постабдоминальными камерами. Обычно луковицевидная проксимальная часть раковины объединяет пять камер (Squinabol, 1903, с. 139; Schaaf, 1984, рис. 5), в отдельных случаях могут быть объединены только четыре камеры: цефалис, торакс, abdomen и первая постабдоминальная камера (Schaaf, 1984, рис. 6).

Наличие единственной реликтовой поры между соседними ребрами является характерной особенностью вида *P. pseudomacrocephala* (Pessagno, 1977, с. 51; O’Dogherty, 1994, с. 109). Из последнего следует, что морфотипы с двойным рядом реликтовых пор между соседними ребрами (O’Dogherty, 1994, табл. 8, фиг. 7; Babazadeh, De Wever, 2004, рис. 7D) не относятся к виду *P. pseudomacrocephala*.

Отдельные экземпляры вида в сеномане (Gorka, 1996, табл. 3, фиг. 4, 9: Польские Карпаты), в туроне (Bragina, 2004, табл. 32, фиг. 14: Крым; Salvini, Marcucci Passerini, 1998, рис. 8.h: Италия) и, особенно, в позднем туроне (Брагина, Брагин, 2015, табл. III, фиг. 14; Копаевич и др., 2015, табл. V, фиг. 2: Северо-Восточный Азербайджан) характеризуются слабо вздутой проксимальной (луковицевидной) частью раковины, длина которой в два раза превышает ее ширину.

Экземпляр *Pseudodictyomittra* sp. A (табл. II, фиг. 3) отличается от типичной *P. pseudomacrocephala* стреловидной формой проксимальной части раковины, что не характерно для этого вида.

**Распространение.** Верхний альб – верхний турон, всесветно; средний альб – верхний турон Кипра; верхний сеноман – верхний турон Горного Крыма.

**Материал.** 15 экз. из композитного разреза Мангали (верхи среднего турона и верхний турон).

*Pseudodictyomitra coronata Bragina, sp. nov.*

Табл. II, фиг. 6–13, 15–19

?Pseudodictyomitra sp.: Okamura, 1980, табл. 22, фиг. 1.

Pseudodictyomitra pseudomacrocephala subsp. A (Squinabol, 1903): Nakaseko, Nishimura, 1981, с. 159, табл. 16, фиг. 6.

Pseudodictyomitra sp. A: Брагина, Брагин, 2006, табл. II, фиг. 9.

Pseudodictyomitra pseudomacrocephala (Squinabol, 1903): Bragina, 2012, табл. I, фиг. 1.

**Название вида от coronatus лат.** – увенчанный короной, коронованный.

**Голотип** – ГИН, № 4878/318; Кипр, разрез Акамас; нижний конъяк, формация Перапеди, толща I (верхняя часть), обр. 21-16-1, зона Alievium praegallowayi.

**Описание.** Раковина высококонической формы. Цефалис конический и лишенный апикального рога. Цефалис и торакс образуют конус, отделены друг от друга единственным рядом пор. Абдомен имеет форму бочки. Ширина абдомена приблизительно в 1.2–1.3 раза превышает таковую торакса. Торакс и абдомен отделены друг от друга единственным рядом пор. Ширина первой постабдоминальной камеры составляет 0.75–0.8 от ширины абдомена, что сообщает раковине в целом стреловидную форму по главной ее оси. Вторая и последующие постабдоминальные камеры незначительно увеличиваются в ширину и высоту по направлению к устью. Абдомен и последующие постабдоминальные камеры имеют хорошо сформированные ребра. Ребра имеют форму от тонкого полумесяца до суб-прямоугольной (табл. II, фиг. 10, 11, 15). Абдомен имеет семь–восемь ребер (иногда до девяти) на половине диаметра. Число ребер может незначительно возрастать к финальной постабдоминальной камере. Единственная реликтовая пора развита между соседними ребрами. Диаметр реликтовых пор больше или равен диаметру главных пор на межкамерных пережимах. Финальная постабдоминальная камера завершается широкой септой с узкой апертурой (табл. II, фиг. 10).

**Размеры в мкм:**

Экземпляр	H	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W1p	W	d
№ 4878/318 (голотип)	297	7	49	25	75	27	105	85	140	2–8
№ 4878/307	288	25	55	25	79	26	99	85	130	2–8
№ 4878/308	275	26	55	25	74	25	91	80	124	3–9
№ 4878/309	320	27	67	27	89	27	103	99	150	3–8
№ 4878/310	300	24	54	25	82	26	106	100	145	3–7
№ 4878/311	277	26	50	24	81	26	106	100	154	2–11

Экземпляр	H	Hc	Wc	Ht	Wt	Ha	Wa	W1p	W	d
№ 4878/312 (паратип)	250	25	49	24	76	26	99	96	126	2–8
№ 4878/313	285	27	60	26	80	28	103	99	150	2–7
№ 4878/314	298	24	55	24	75	28	102	97	142	2–8
№ 4878/316 (паратип)	292	24	56	25	78	26	103	99	152	2–7
№ 4878/317	305	27	58	23	77	26	106	102	148	2–6
№ 4878/319	307	28	53	25	83	26	105	95	145	2–9
№ 4878/320	318	27	60	25	85	28	105	92	152	2–9

Обозначения: H – высота раковины, Hс – высота цефалиса, Wс – ширина цефалиса, Hт – высота торакса, Wт – ширина торакса, Ha – высота абдомена, Wa – ширина абдомена, W1р – ширина первой постабдоминальной камеры; W – максимальная ширина раковины, d – диаметр пор.

**Сравнение.** Новый вид отличается от *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903) наличием отчетливых рядов пор, отделяющих цефалис от торакса и торакс от абдомена, хорошо сформированными ребрами абдомена, а также стреловидной формой проксимальной части раковины. Отличается от *P. nakasekoi* Taketani, 1982 расширенной, стреловидной формой проксимальной части раковины.

**Замечания.** Поскольку новый вид не изучался в оптическом микроскопе, возможно, что на проксимальной части раковины ребра развиты не с абдоминальной камеры, а с первой постабдоминальной. Две реликтовые поры, ориентированные в горизонтальный ряд, иногда могут быть развиты между соседними ребрами на отдельных постабдоминальных камерах (табл. II, фиг. 11, 15, 17). Двойной ряд главных пор между абдоменом и первой постабдоминальной камерой не всегда ясно виден, т.к. ряд, ближний к первой постабдоминальной камере, обычно состоит из непрободенных пор (табл. II, фиг. 11).

Экз. *Pseudodictyomitra* sp. B (табл. II, фиг. 4) отличается от типичных представителей *P. coronata* sp. nov. слабо развитыми ребрами на вздутой проксимальной части раковины. Экземпляры *Pseudodictyomitra* sp. C (табл. II, фиг. 5, 14) отличаются от типичных представителей *P. coronata* sp. nov. отсутствием ряда пор между цефалисом и абдоменом. Экз. *Pseudodictyomitra* sp. (Okamura, 1980, табл. 22, фиг. 1), к сожалению, имеет посредственную сохранность, что не позволяет однозначно отнести его к *P. coronata* sp. nov.

**Материал.** 18 экз.: три экз. из типового местонахождения, 12 экз. из композитного разреза Мангалени (нижний конъяк–нижний сантон), и три экз. из разреза Мангалени-8 (нижний конъяк).

\* \* \*

Автор выражает благодарность М.С. Афанасьевой (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН) и В.С. Вишневской (ГИН РАН) за критические замечания и советы; Н.В. Горьковой (ГИН РАН) за помощь в электронно-микроскопических работах.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет бюджета Геологического института Российской академии наук в рамках государственного задания FMMG-2021-0003. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Брагина Л.Г.* Радиолярии семейства *Neosciadiocapsidae* турона—сантона формации Перапеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 27–37.

*Брагина Л.Г.* Новые виды меловых радиолярий рода *Afens Riedel et Sanfilippo* // Палеонтол. журн. 2010. № 1. С. 13–16.

*Брагина Л.Г.* Новые радиолярии семейства *Pseudodictyomitridae* из коньяка—сантона формации Перапеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2013. № 5. С. 3–6.

*Брагина Л.Г.* Новые виды радиолярий отряда *Nassellaria* из коньяка—сантона формации Перапеди (Южный Кипр) // Палеонтол. журн. 2014. № 2. С. 3–10.

*Брагина Л.Г.* Зональная схема меловых (альб—сантонаских) отложений тетических районов Евразии по радиоляриям // Стратигр. Геол. корреляция. 2016а. Т. 24. № 2. С. 41–66.

*Брагина Л.Г.* Развитие радиолярий в позднем альбе—кампане // Стратигр. Геол. корреляция. 2016б. Т. 24. № 5. С. 91–112.

*Брагина Л.Г.* Новые виды радиолярий рода *Patellula Kozlova* из отложений турона—маастрихта Кипра и Крыма // Палеонтол. журн. 2023. № 4. С. 14–20.

*Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю.* Радиолярии и стратиграфия кампан—маастрихтских отложений Юго-Западного Кипра // Стратигр. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 2. С. 53–61.

*Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю.* Стратиграфия и радиолярии стратотипического разреза формации Перапеди верхнего мела Кипра // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 3. С. 38–45.

*Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю.* Стратиграфия и радиолярии верхнемеловых отложений осадочного чехла оphiолитового комплекса Аракапас (Кипр) // Стратигр. Геол. корреляция. 2006. Т. 14. № 5. С. 50–66.

*Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю.* Новые данные по радиоляриям альба—коньяка разреза Келевудаг (Северо-Восточный Азербайджан) // Стратигр. Геол. корреляция. 2015. Т. 23. № 1. С. 48–59.

*Брагина Л.Г., Брагин Н.Ю., Копаевич Л.Ф.* Радиолярии, планктонные фораминиферы и стратиграфия турона—нижнего коньяка разреза Биюк-Карасу (Крым) // Вестн. МГУ. Сер. 4. Геология. 2014. № 3. С. 3–14.

*Брагина Л.Г., Вишневская В.С.* Новые виды меловых радиолярий рода *Multastrum Vishnevskaya* и их палеобиогеографическое распространение // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 3–8.

*Вишневская В.С.* Радиоляриевая биостратиграфия юры и мела России. М.: ГЕОС, 2001. 376 с.

*Вишневская В.С., Горбачик Т.Н., Копаевич Л.Ф., Брагина Л.Г.* Развитие фораминифер и радиолярий на критических рубежах альба—сенона и сенона—турона (Северный Перитетис) // Стратигр. Геол. корреляция. 2006. Т. 14. № 5. С. 42–63.

*Копаевич Л.Ф., Беняминовский В.Н., Брагина Л.Г.* Фораминиферы и радиолярии из верхнего альба—турона разреза Келевудаг, Северо-Восточный Азербайджан // Стратигр. Геол. корреляция. 2015. Т. 23. № 6. С. 28–47.

*Babazadeh S.A., De Wever P.* Early Cretaceous radiolarian assemblages from radiolarites in the Sistan suture (eastern Iran) // Geodiversitas. 2004. V. 26. № 2. P. 185–206.

*Bak M.* Tethyan radiolarians at the Cenomanian-Turonian Anoxic Event from the Apennines (Umbria-Marche) and the Outer Carpathians: palaeoecological and palaeoenvironmental implicatios // Studia Geol. Pol. 2011. V. 134. P. 5–279.

*Bragina L.G.* Cenomanian–Turonian radiolarians of Northern Turkey and the Crimean Mountains // Paleontol. J. 2004. V. 38. № 4. P. 325–456.

*Bragina L.G.* Radiolarian biostratigraphy of the Perapedhi Formation (Cyprus): implications for the geological evolution of the Troodos Ophiolite // Bull. Soc. Géol. France. 2012. V. 183. № 4. P. 347–353.

*Bragina L.G.* A new radiolarian species *Pseudodictyomitra venusta* sp. nov. from the Coniacian–Santonian deposits of Perapedhi Formation, Cyprus // Paleontol. J. 2024. V. 58. № 1. P. 20–27.

*Bragina L., Bragin N.* Cretaceous (Albian to Turonian) radiolarians from chert blocks of the Moni Mélange (Southern Cyprus) // Rev. Micropaléontol. 2016. V. 59. № 4. P. 311–338.

*Bragina L., Bragin N.* Family *Pseudoaulophacidae* (Radiolaria) from the Upper Cretaceous (Coniacian–Maastrichtian) of Cyprus // Rev. Micropaléontol. 2018. V. 61. P. 55–79.

- Bragina L., Bragin N., Tsolakis E. et al.* Late Cretaceous (Coniacian) age of the Perapedhi Formation in the Akamas Peninsula, Cyprus // *Cret. Res.* 2021. V. 127. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104912>
- Danelian T., Zambetakis-Lekkas A., Galoyan G. et al.* Reconstructing Upper Cretaceous (Cenomanian) paleoenvironments in Armenia based on Radiolaria and benthic Foraminifera; implications for the geodynamic evolution of the Tethyan realm in the Lesser Caucasus // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 413. P. 123–132.
- De Wever P., Thiebaut F.* Les radiolaires d’âge Jurassique supérieur à Crétacé supérieur dans les radiolarites du Pinde-Olonos (Presqu’île de Koroni; Péloponnèse Méridional, Grèce) // *Géobios*. 1981. № 14. Fasc. 5. P. 577–609.
- Erbacher J., Thurow J.* Mid-Cretaceous radiolarian zonation for the North Atlantic: an example of oceanographically controlled evolutionary processes in the marine biosphere? // *Spec. Publ. Geol. Soc. London.* 1998. V. 131. P. 71–82.
- Gorka H.* Cenomanian Radiolaria from Sptawa, Polish Carpathians // *Geol. Quarterly.* 1996. V. 40. № 4. P. 555–574.
- Kato Y., Iwata K.* Radiolarian biostratigraphic study of the Pre-Tertiary system around the Kamikawa basin, Central Hokkaido, Japan // *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. IV.* 1989. V. 22. № 3. P. 425–452.
- Marcucci M., Bettini P., Dainelli J., Sirugo A.* The “Bonarelli Horizon” in the central Apennines (Italy): radiolarian biostratigraphy // *Cret. Res.* 1991. V. 12. P. 321–331.
- Moix P., Goričan Š.* Jurassic and Cretaceous radiolarian assemblages from the Bornova mélange in northern Karaburun Peninsula (western Turkey) and its connection to the İzmir–Ankara mélanges // *Geodinamica Acta.* 2013. V. 26. № 1–2. P. 56–67.
- Musavu-Moussavou B., Danelian T., Baudin F. et al.* The Radiolarian biotic response during OAE2. A high-resolution study across the Bonarelli level at Bottaccione (Gubbio, Italy) // *Rev. Micropaléontol.* 2007. V. 50. P. 253–287.
- Nakaseko K., Nishimura A.* Upper Jurassic and Cretaceous Radiolaria from the Shimanto Group in Southwest Japan // *Sci. Rep., College of General Education Osaka Univ.* 1981. V. 30. № 2. P. 133–203.
- O'Dogherty L.* Biochronology and paleontology of mid-Cretaceous radiolarians from northern Apennines (Italy) and Betic Cordillera (Spain) // *Mém. Géol. Lausanne.* 1994. V. 21. P. 1–413.
- O'Dogherty L., Carter E.S., Dumitrica P. et al.* Catalogue of Mesozoic radiolarian genera. Pt 2. Jurassic-Cretaceous // *Geodiversitas.* 2009. V. 31. P. 271–356.
- Okamura M.* Radiolarian fossils from the northern Shimanto Belt (Cretaceous) in Kochi Prefecture, Shikoku // *Geology and Paleontology of the Shimanto Belt.* 1980. P. 153–178.
- Pessagno E.A., Jr.* Radiolarian zonation and stratigraphy of the Upper Cretaceous portion of the Great Valley sequence, California coast ranges // *Micropaleontology.* 1976. Spec. Publ. 2. P. 1–95.
- Pessagno E.A., Jr.* Lower Cretaceous radiolarian biostratigraphy of the Great Valley sequence and Franciscan coast ranges // *Cushman Found. Foraminiferal Res. Publ.* 1977. V. 15. P. 1–87.
- Salvini G., Marcucci Passerini M.* The radiolarian assemblages of the Bonarelli Horizon in the Umbria-Marche Apennines and southern Alps, Italy // *Cret. Res.* 1998. V. 19. P. 777–804.
- Schaaf A.* Late early Cretaceous Radiolaria from Deep Sea Drilling Project Leg 62 // *Init. Reports Deep Sea Drilling Project.* 1981. V. 62. P. 419–470.
- Schaaf A.* Les Radiolaires du Crétacé Inférieur et Moyen: Biologie et Systematique. Strasbourg Cedex: Univ. Louis Pasteur, 1984. 189 p.
- Squinabol S.* Le Radiolarie dei noduli seliosi nella Scaglia degli Euganei. Contribuzione I // *Riv. Ital. Paleontol.* 1903. V. 9. P. 105–151.
- Shridashtzadeh N., Kachovich S., Aitchison J.C., Samadi R.* Mid-Cretaceous radiolarian faunas from the Ashin Ophiolite (western Central-East Iranian Microcontinent) // *Cret. Res.* 2015. V. 56. P. 110–118.
- Smreckova M.* Lower Turonian radiolarians from the Červená skala section (Pieniny Klippen Belt, Western Carpathians) // *Mineralia Slovaca.* 2011. V. 43. P. 31–38.
- Taketani Y.* Cretaceous radiolarian biostratigraphy of the Urakawa and Obira areas, Hokkaido // *Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2: Geol.* 1982. V. 52. № 1–2. P. 1–75.
- Thurow J.* Cretaceous radiolarians of the North Atlantic Ocean: ODP Leg 103 (sites 638, 640, and 641) and DSDP Legs 93 (site 603) and 47B (site 398) // *Proc. Ocean Drilling Program, Sci. Results.* 1988. V. 103. P. 379–418.
- Thurow J., Kuhnt W.* Mid-Cretaceous of the Gibraltar Arch Area // *Spec. Publ. Geol. Soc. London.* 1986. V. 21. P. 423–445.

## Объяснение к таблице II

Фиг. 1, 2. *Pseudodictyomitra pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903): 1 – экз. ГИН, № 4878/130 (из: Bragina, Bragin, 2016, табл. 5, фиг. 5), 2 – экз. ГИН, № 4870/404 (из: Брагина и др., 2014, рис. 4.4).

Фиг. 3. *Pseudodictyomitra* sp. A, экз. ГИН, № 4870/405 (из: Брагина и др., 2014, рис. 4.5).

Фиг. 4. *Pseudodictyomitra* sp. B, экз. ГИН, № 4878/265 (из: Bragina et al., 2021, рис. 5J).

Фиг. 5, 14. *Pseudodictyomitra* sp. C: 5 – экз. ГИН, № 4878/306, 14 – экз. ГИН, № 4878/315.

Фиг. 6–13, 15–19. *Pseudodictyomitra coronata* sp. nov.: 6 – экз. ГИН, № 4878/307, 7 – экз. ГИН, № 4878/308, 8 – экз. ГИН, № 4878/309, 9 – экз. ГИН, № 4878/310, 10 – экз. ГИН, № 4878/311, 11 – параптип ГИН, № 4878/312, 12 – экз. ГИН, № 4878/313, 13 – экз. ГИН, № 4878/314, 15 – параптип ГИН, № 4878/316, 16 – экз. ГИН, № 4878/317, 17 – голотип ГИН, № 4878/318, 18 – экз. ГИН, № 4878/319, 19 – экз. ГИН, № 4878/320.

Кипр: формация Мони, обр. 03-2-4, зона *Alievium superbum*, нижний турон (фиг. 1); формация Перапеди, разрез Акамас, зона *Alievium praegallowayi*, нижний коньак, обр. 19-18-1 (фиг. 4, 6); разрез Мангалини-8, зона *Alievium praegallowayi*, нижний коньак (фиг. 5, 9, 14, 18): 5, 18 – обр. 21-18-5, 9 – обр. 21-18-1, 14 – обр. 21-18-2; композитный разрез Мангалини (фиг. 7, 8, 10–13, 15–17, 19): 7, 12, 13 – зона *Theoscampe urna*, нижний сантон, обр. 03-3-3; 8, 10, 11, 16 – зона *Cyprodictyomitra longa*, верхний коньак: 8 – обр. 21-14-5, 10, 16 – обр. 21-14-1, 11 – обр. 21-14-2; 15, 17, 19 – зона *Alievium praegallowayi*, нижний коньак: 15 – обр. 21-16-2, 17, 19 – обр. 21-16-1.

Крым, разрез по р. Быюк-Карасу, зона *Actinomma* (?) *belbekense*, верхний турон (фиг. 2, 3): 2 – обр. 09-13-17, 3 – обр. 09-13-29. Длина масштабной линейки 100 мкм.

## New Radiolarian Species *Pseudodictyomitra coronata* sp. nov. from the Coniacian–Santonian Deposits of Perapedhi Formation, Cyprus

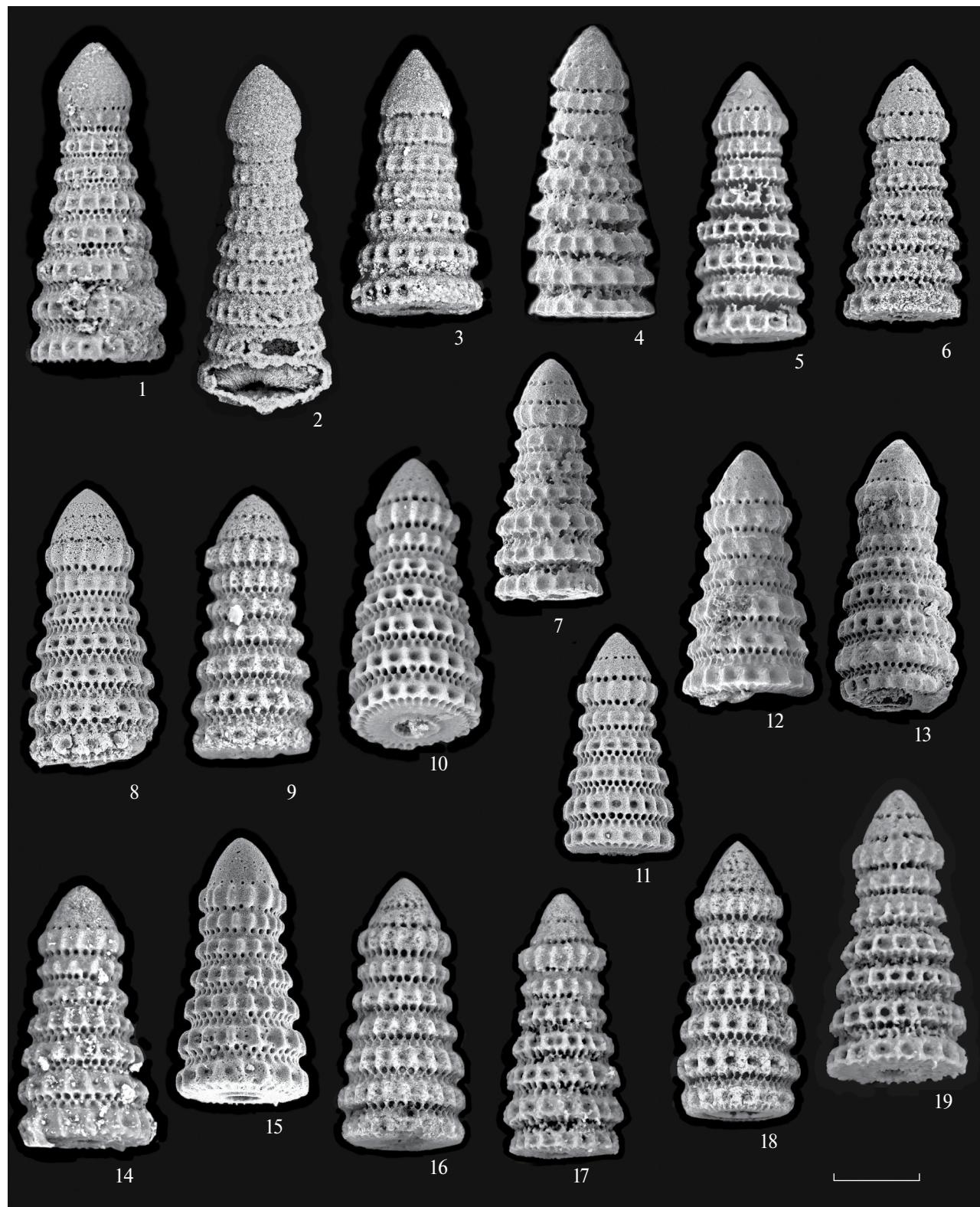
L. G. Bragina

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

Numerous representatives of the *Pseudodictyomitra* Pessagno, 1977 were studied from the Upper Cretaceous deposits of Cyprus. Description of *P. pseudomacrocephala* (Squinabol, 1903), emend. nov. is emended. New species *P. coronata* sp. nov. is described. Stratigraphic ranges and phylogenetic relationships in the family Pseudodictyomitidae are detailed.

**Keywords:** Radiolaria, Pseudodictyomitidae, new species, стратиграфия, Upper Cretaceous, Cyprus

Таблица II



УДК 564.8(571.56)

## HOWELLELLA GONENSIS – НОВЫЙ ВИД СПИРИФЕРИД (BRACHIOPODA) ИЗ НИЖНедЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

© 2025 г. В. В. Баранов<sup>a</sup>, \*, А. И. Николаев<sup>a</sup>, \*\*

<sup>a</sup>Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск, 677980 Россия

\*e-mail: baranowvalera@yandex.ru

\*\*e-mail: exlde19@gmail.com

Поступила в редакцию 24.06.2024 г.

После доработки 11.07.2024 г.

Принята к публикации 11.07.2024 г.

Из нижнепражских отложений Селенгийского кряжа (Северо-Восток Азии) описан новый вид *Howellella gonensis* sp. nov. (отряд Spiriferida) и рассмотрен его онтогенез.

**Ключевые слова:** нижний девон, *Howellella gonensis*, спирифериды, Brachiopoda, Северо-Восток Азии

**DOI:** 10.31857/S0031031X25010038, **EDN:** COWZPO

### ВВЕДЕНИЕ

Раннедевонские спирифериды встречаются по всему разрезу нижнего девона Северо-Востока Азии (Алексеева, 1967; Авдеева, Баранов, 1995; Алексеева и др., 1996; Баранов, Альховик, 2004, 2007; Баранов, 2009а, 2009б, 2014; Баранов, Блоджетт, 2015; Баранов, Николаев, 2024). Первые представители рода *Howellella* Kozłowski, 1946 – *H. labilis* T. Modzalevskaya, 1994 и *H. propria* T. Modzalevskaya, 1994 на территории Северо-Востока Азии установлены в основании ложковского яруса хребтов Сетте-Дабан и Тас-Хаяхтах. Здесь они найдены в ассоциации с конодонтами зоны *Ozarkodina remscheidensis* (Альховик, Баранов, 2001). Наибольшее их разнообразие наблюдается в низах пражского яруса хребта Тас-Хаяхтах, где род *Howellella* представлен следующими видами: *H. prima* Alekseeva, 1967, *H. yacutica* Alekseeva, 1967, *H. minora* Rzonsnickaja, 1967, *H. laeviplicata* Kozłowski, 1929, *H. pauciplicata* Waite, 1929 (Алексеева, 1967). Вид *H. gonensis* sp. nov. найден в короткинском горизонте (нижний прагиен) Селенгийского кряжа в отложениях брахиоподовой зоны *Sulcicostula tichiensis*, *Howellella prima* (Альховик, Баранов, 2001).

### МАТЕРИАЛ

Коллекция спириферид хранится в геологическом музее Ин-та геологии алмаза и благородных металлов СО РАН (ГМ ИГАБМ СО РАН), г. Якутск, № 254.

### СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

#### ОТРЯД SPIRIFERIDA

#### ПОДОТРЯД DELTHYRIDINA

#### НАДСЕМЕЙСТВО DELTHYRIDOIDEA PHILLIPS, 1841

##### СЕМЕЙСТВО DELTHYRIDIDAE PHILLIPS, 1841

ПОДСЕМЕЙСТВО HOWELLELLINAE JOHNSON ET HOU, 1994

##### Род *Howellella* Kozłowski, 1946

Подрод *Howellella* (*Howellella*) Kozłowski, 1946

*Howellella gonensis* Baranov et Nikolaev, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1–6; табл. IV, фиг. 1–7

Название вида – от руч. Гон, правого притока р. Талынджа, на правом борту которого он был найден.

Голотип – ГМ ИГАБМ СО РАН, г. Якутск, № 2/254; Северо-Восток Азии, Селенгийский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Гон; нижний девон, нижняя половина пражского яруса, короткинский региоярус.

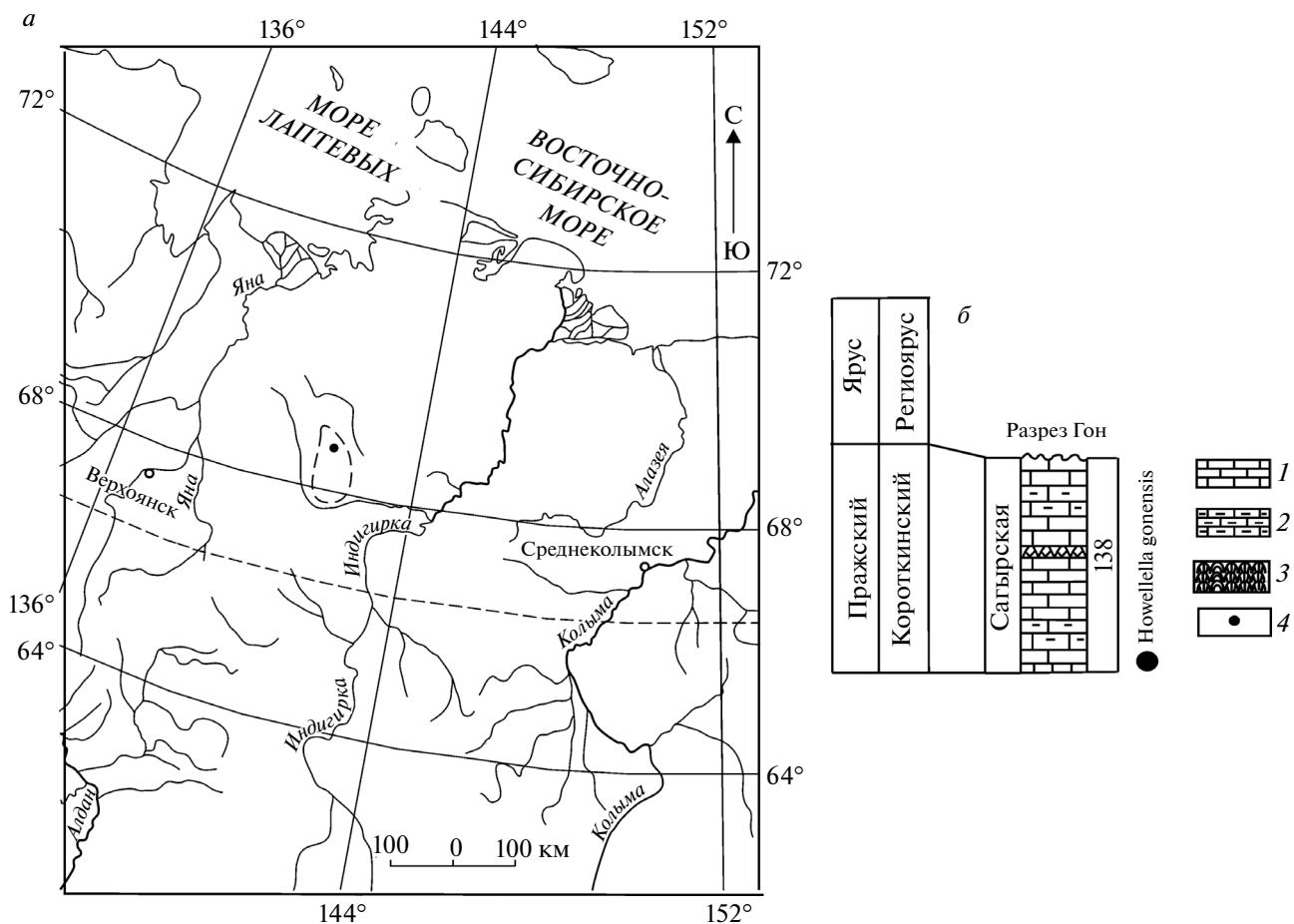


Рис. 1. Местоположение находок *Howellella gonensis* sp. nov. (а) и разрез (б), в котором они были найдены. Обозначения: 1 – известняки, 2 – известняки глинистые, 3 – биостром, 4 – точка отбора.

**Описание** (рис. 2, 3). Раковина маленькая, овальная, сильно вздутая, слабо поперечно-вытянутая с наибольшей шириной и толщиной около середины или немного смещеными ближе к заднему краю. Передняя комиссуря сулькатная. Брюшная створка сильно выпуклая с наибольшей толщиной в задней половине. Макушка высокая, загнутая. Арея высокая, треугольная, вогнутая, апсаклиинная. Узкий синус начинается от макушки и плавно сливается с боковыми склонами. Иногда спереди он ограничен низкими боковыми складками. Язычок круглый, низкий. Спинная створка менее выпуклая, чем брюшная. Ее наибольшая толщина находится посередине или ближе к заднему краю. Низкое седло плавно сливается с боковыми склонами. Поверхность створок гладкая или с двумя слабо развитыми складками с каждой стороны от синуса и седла. Микроскульптура представлена широкими концентрическими пластинами нарастания с иглами на их поверхности (табл. III, фиг. 1–6; табл. IV, фиг. 1–6).

#### Размеры в мм и отношения:

№ экз.	Д	Ш	Т	Д/Ш	Д/Т
1/254	7.7	8.0	5.4	0.96	1.43
<b>Голотип</b>					
2/254	6.6	6.2	4.4	1.06	1.5
3/254	6.5	7.3	4.2	0.89	1.55
4/254	5.5	5.8	3.4	0.95	1.62
5/254	4.6	4.9	3.7	0.94	1.24
6/252	4.3	4.8	4.0	0.90	1.08
7/254	3.5	4.3	3.0	0.81	1.2
8/254	3.3	3.6	2.5	0.92	1.32
9/254	3.3	3.3	2.2	1.0	1.5
10/254	2.6	3.0	1.9	0.87	1.37

**Внутреннее строение** (рис. 2, 3). Зубные пластины тонкие. Зубы язычковидные. Внутренние приямочные пластины низкие. Апикальное утолщение отсутствует. Замочный отросток пластинчатый. Круральные пластины наклонены к плоскости симметрии. Число оборотов спиралей брахиодиума достигает четырех.

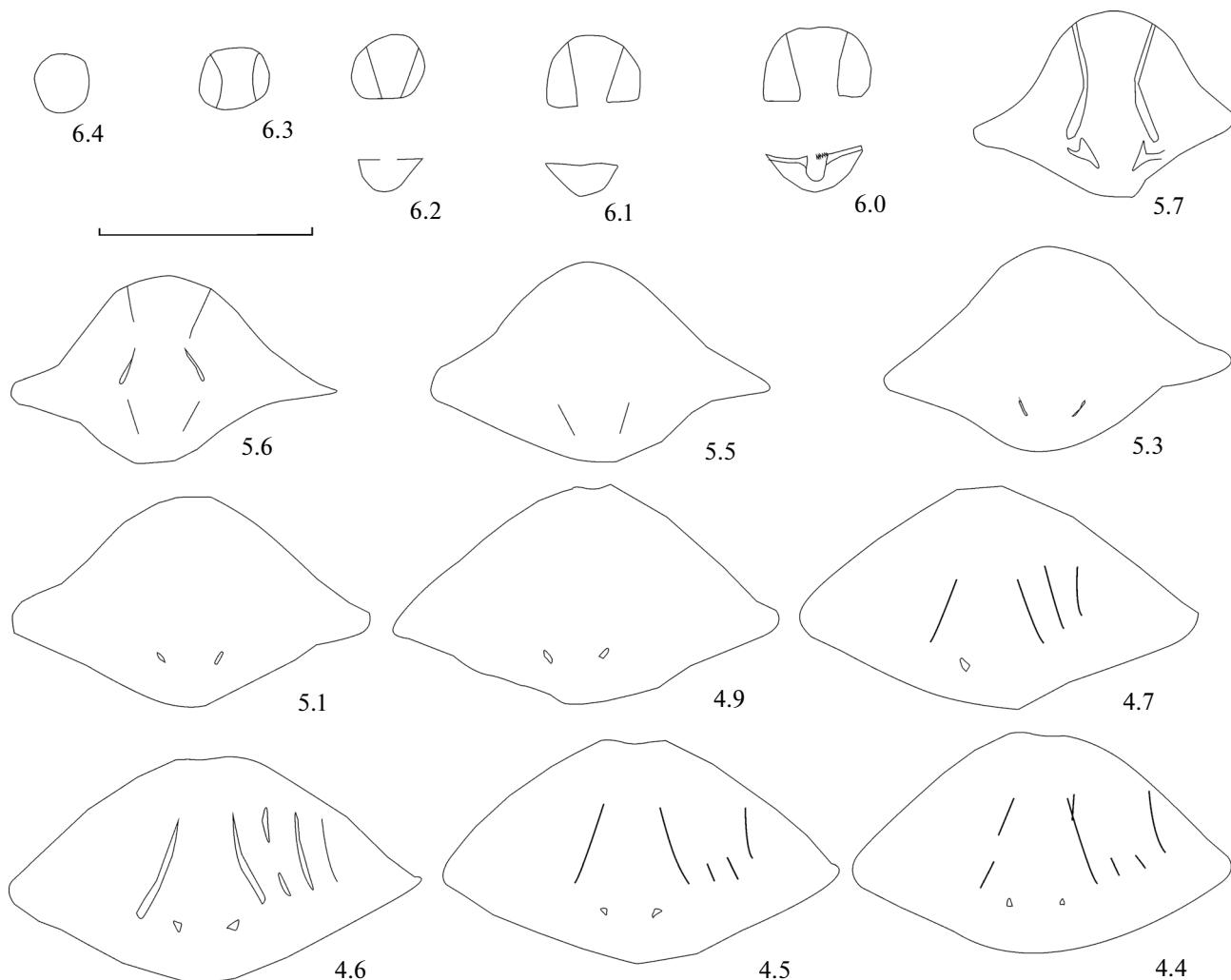
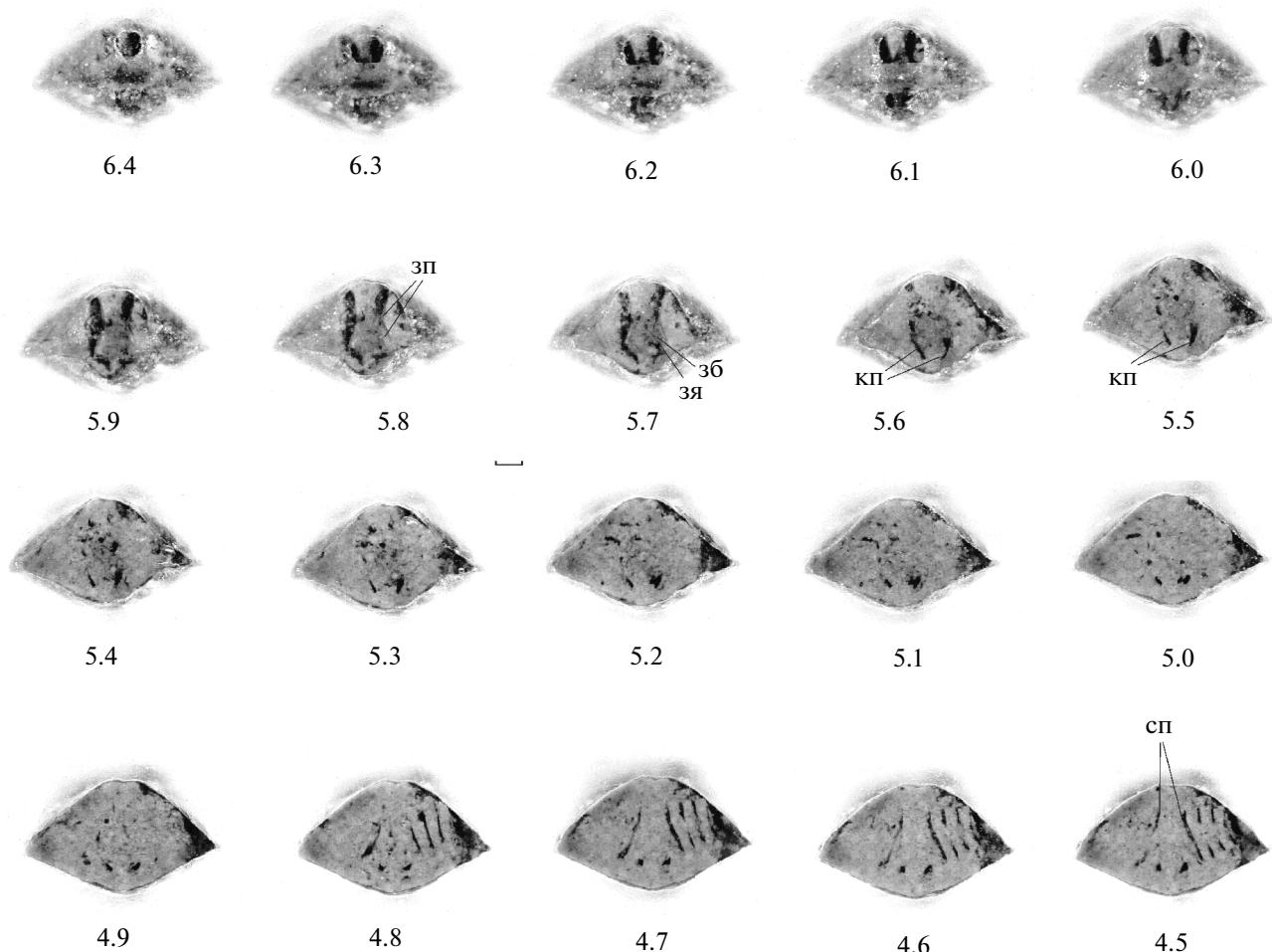


Рис. 2. *Howellella gonensis* sp. nov., последовательные поперечные сечения раковины, паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 3/254; Северо-Восток Азии, Селенгияхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Гон, обр. С-13; нижний девон, базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус. Линейка равна 2.5 мм.

**Онтогенез.** Размеры раковин варьируют в широком диапазоне: длина – 2.6–7.7 мм, ширина – 3.0–8.0 мм и толщина – 1.9–5.4 мм. Форма ювенильных раковин, длиной 2.6–3.3 мм, изменяется от слабо поперечно-вытянутых (табл. IV, фиг. 6) до изометрических (табл. IV, фиг. 5). Поверхность створок у них гладкая с тонкими пластинами нарастания. Синус и седло отсутствуют. С ростом раковин, длина которых составляет 3.3–3.5 мм (табл. IV, фиг. 3, 4), очертания раковин сохраняются, появляются мелкий синус и дорсальный изгиб переднего края брюшной створки. При длине раковины, равной 4.3–4.6 мм (табл. IV, фиг. 1, 2), возрастает выпуклость створок, синус становится более глубоким. В передней половине створок появляются слабо выраженные складки. У взрослых раковин, длиной 5.5–7.7 мм (табл. III, фиг. 1–4), выпуклость створок достигает максимальной

величины, значительно возрастают высота макушек и ширина ареи брюшной створки.

**Сравнение.** Типовой вид *Howellella* – *H. elegans* (Muir-Wood, 1925) описан из отложений венлокской серии о-ва Готланд (Швеция) и характеризуется очень маленькими раковинами с двумя-тремя ребрами на каждом боку и микроорнаментом, представленным одиночными рядами шипов на краях пластин нарастания. В силуре Северо-Востока Азии представители этого рода неизвестны. Первые представители рода *Howellella* появились здесь на волне раннедевонской трансгрессии в основании лохковского яруса и представлены двумя видами, *H. labilis* T. Modzalevskaya, 1994 и *H. propria* T. Modzalevskaya, 1994. *H. gonensis* sp. nov. отличается от них слабо развитыми складками на переднем крае и широкими пластинами нарастания, от *H. prima* Alekseeva, 1967



**Рис. 3.** *Howellella gonensis* sp. nov., сканированные изображения последовательных поперечных сечений раковины, патерит ГМ ИГАБМ СО РАН, № 3/254; Северо-Восток Азии, Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Гон, обр. С-13; нижний девон, базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус. Линейка равна 1 мм. Обозначения: зб – зубы, зп – зубные пластины, зя – зубные ямки, кп – круральные пластины, сп – спирали.

и *H. pauciciliata* Waite, 1956 (Алексеева, 1967) – маленькими размерами раковины, отсутствием апикального утолщения, длинными зубными пластинами и меньшим числом оборотов спиралей, от второго вида – еще и круральными пластинами, не опирающимися на дно створки.

**Материал.** 46 целых раковин хорошей сохранности найдено в Селенняхском кряже, на правобережье р. Талынджа, по правому борту руч. Гон, в основании короткинского горизонта, обр. С-13 (сборы В.В. Баранова и Т.С. Альховик, 1971–1972 гг.).

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования выполнены по государственному заказу Института геологии алмаза и благородных металлов Сибирского отделения Российской академии наук, проект FUFG-2024-0005.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева В.И., Баранов В.В. Девонские циртиноиды (Brachiopoda) Северо-Востока России // Геология и полезные ископаемые Якутии. Якутск: Изд-во ЯГУ, 1995. С. 34–42.

Алексеева Р.Е. Брахиоподы и стратиграфия нижнего девона Северо-Востока СССР. М.: Наука, 1967. 144 с.

Алексеева Р.Е., Сидяченко А.И., Баранов В.В. и др. Атлас девонских брахиопод Северо-Востока России. М.: Наука, 1996. 227 с.

Альховик Т.С., Баранов В.В. Стратиграфия нижнего девона Северо-Востока России (северо-восток Якутии). Якутск: Якутский филиал изд-ва СО РАН, 2001. 147 с.

*Баранов В.В.* Брахиоподы семейства Ambocoeliidae George (отряд Spiriferida) из эмсского яруса нижнего девона северо-востока России // Палеонтол. журн. 2009а. № 1. С. 54–62.

*Баранов В.В.* Новые брахиоподы семейства Reticulariidae Waagen (отряд Spiriferida) из нижнего девона северо-востока России // Палеонтол. журн. 2009б. № 4. С. 18–22.

*Баранов В.В.* Новые таксоны спириферид (Brachiopoda) из нижнего и среднего девона северо-востока России // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 49–56.

*Баранов В.В., Альховик Т.С.* Девонские циртиноиды (Brachiopoda) Северо-Востока России // Тихоокеанск. геол. 2004. Т. 23. № 1. С. 69–75.

*Баранов В.В., Альховик Т.С.* Брахиоподы подотряда Delthyridina Ivanova (отряд Spiriferida) из нижнего и среднего девона северо-востока России // Палеонтол. журн. 2007. № 1. Р. 37–45.

*Баранов В.В., Блоджетт Р.Б.* Раннедевонские спирифериды (Brachiopoda) северо-востока Евразии и Северной Америки // Отечеств. геол. 2015. № 5. С. 75–82.

*Баранов В.В., Николаев А.И.* Новые таксоны спириферид (Brachiopoda) из нижнедевонских отложений Северо-Востока Азии // Палеонтол. журн. 2024. № 1. С. 49–56.

### Объяснение к таблице III

Для фиг. 1–4: а – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, г – вид спереди, д – вид сзади.  
 Фиг. 1–6. *Howellella gonensis* sp. nov.: 1 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 1/254; 2 – голотип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 2/254; 3 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 3/254; 4 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 4/254; 5, 6 – микроскульптура: 5 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 1/254, 6 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 2/254; Северо-Восток Азии, Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Гон, обр. С–13; нижний девон, базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус. Линейка на фиг. 1–4 равна 5 мм.

### Объяснение к таблице IV

Для фиг. 1–6: а – брюшная створка, б – спинная створка, в – вид сбоку, г – вид спереди, д – вид сзади.  
 Фиг. 1–7. *Howellella gonensis* sp. nov.: 1 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 5/254; 2 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 6/254; 3 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 7/254; 4 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 8/254; 5 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 9/254; 6 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 10/254; 7 – паратип ГМ ИГАБМ СО РАН, № 6/254, микроскульптура; Северо-Восток Азии, Селенняхский кряж, правобережье р. Талынджа, руч. Гон, обр. С–13; нижний девон, базальные слои пражского яруса, короткинский региоярус. Линейка на фиг. 1–6 равна 5 мм.

## *Howellella gonensis* – a New Species of Spiriferids (Brachiopoda) from the Lower Devonian Beds of North-East Asia

V. V. Baranov<sup>1</sup>, A. I. Nikolaev<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Diamond and Precious Metals Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy Sciences,  
Yakutsk, 677980 Russia

A new species, *Howellella gonensis* sp. nov. (order Spiriferida) has been described from the Lower Prague beds of the Selennyakh Ridge (North-East Asia), and its ontogeny is considered.

**Keywords:** Lower Devonian, *Howellella gonensis*, spiriferids, Brachiopoda, North-East Asia

Таблица III

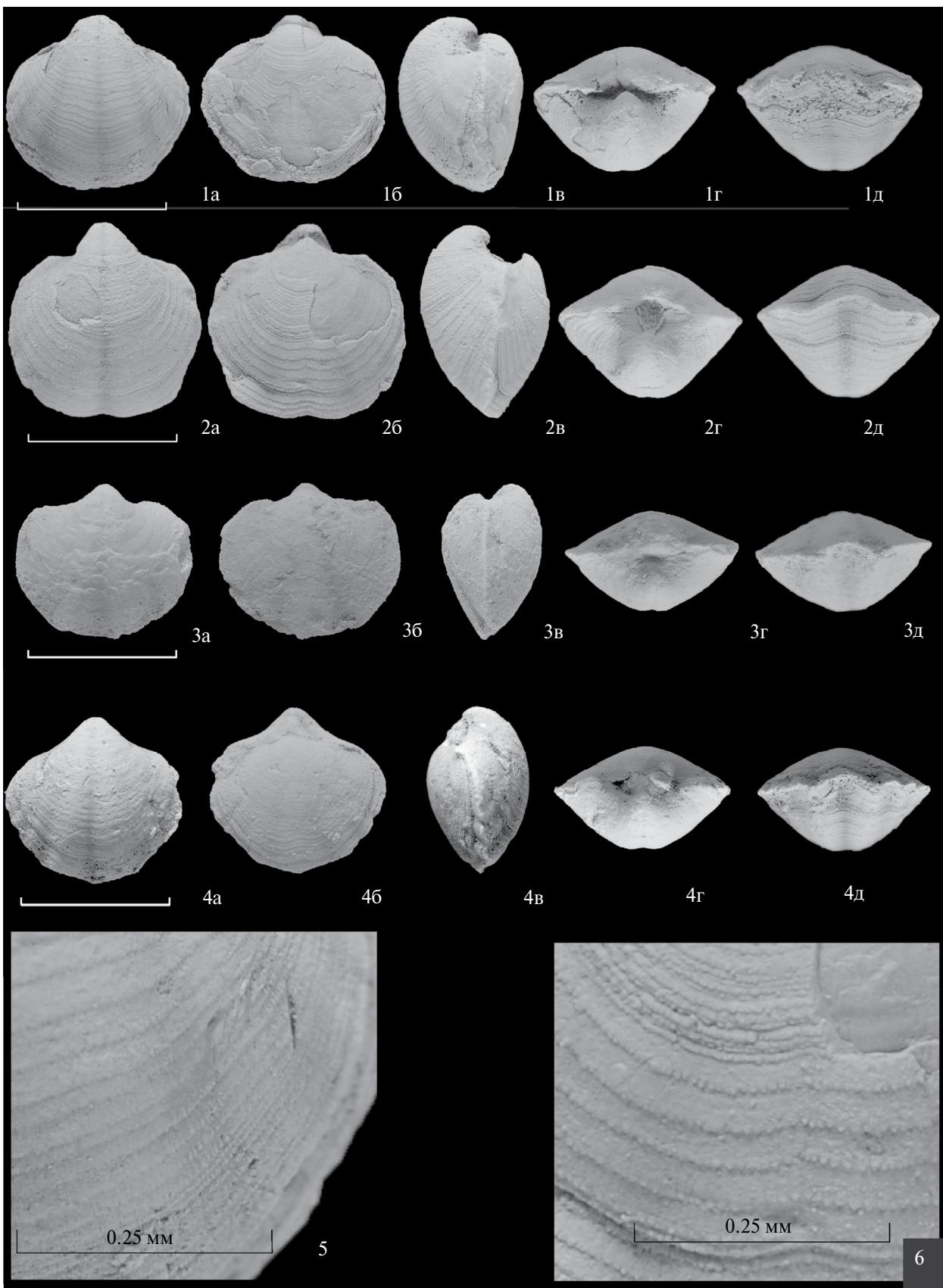
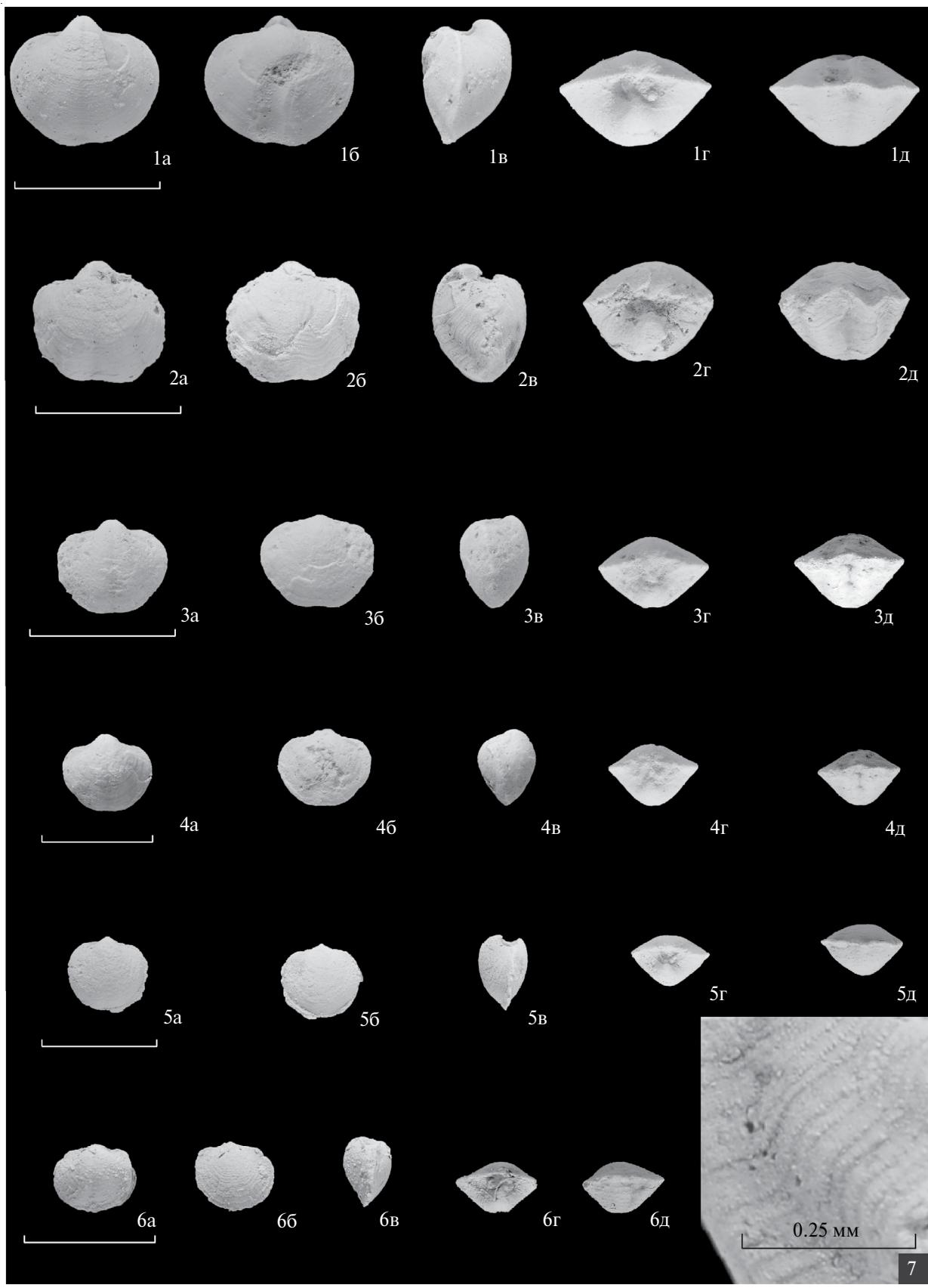


Таблица IV



УДК 565.33:551.734.3/734.5(234.83)

## НОВЫЕ ВИДЫ ОСТРАКОД РОДА APARCHITELLINA ИЗ РАЗРЕЗА ЫБСКОЙ СВИТЫ (ЖИВЕТ?–ФРАН) ЮЖНОГО ТИМАНА (ДЖЕЖИМПАРМА)

© 2025 г. Д. Б. Соболев\*

Институт геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, 167982 Россия

\*e-mail: dbsobolev@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.03.2024 г.

После доработки 29.05.2024 г.

Принята к публикации 29.05.2024 г.

Описано два новых вида остракод рода *Aparchitellina* – *A. lenis* sp. nov. и *A. reticulata* sp. nov. из карбонатных мелководно-шельфовых отложений ёбской свиты (живет?–фран) Южного Тимана. Вид *A. lenis* sp. nov. приурочен к ее нижней части, а *A. reticulata* sp. nov. появляется стратиграфически выше и распространен практически по всему разрезу. Описанные виды дополняют биостратиграфическую характеристику пограничного живетско-франского интервала в карбонатных фациях.

*Ключевые слова:* остракоды, новые виды, *Aparchitellina*, живет–фран, ёбская свита, Южный Тиман

DOI: 10.31857/S0031031X25010049, EDN: COXJIJ

### ВВЕДЕНИЕ

Впервые ёбская свита была выделена С.И. Кириллиным (1991) при проведении групповой геологической съемки масштаба 1 : 50000 Джежимпарминской структуры на Южном Тимане. По скважинному материалу этих исследований на основании заключений А.Б. Юдиной (Ин-т геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар) о возрасте фауны конодонтов свита была сопоставлена с саргаевским горизонтом франского яруса верхнего девона. К сожалению, скважинный материал по этой площади не сохранился. Впоследствии разрез ёбской свиты был изучен более детально в естественных выходах по руч. Шера (рис. 1). Результаты исследований позволили расширить его стратиграфический диапазон (Соболева, Соболев, 2017; Соболева и др., 2018, 2019; Soboleva, Sobolev, 2019). Авторами отмечается обилие в разрезе различных групп фауны (конодонты, остракоды, строматопороиды) и флоры (споры высших растений, фрагменты водорослей), характерных для пограничного интервала живетского и франского ярусов и саргаевского горизонта нижнего франа (Соболева и др., 2019). Отличительной особенностью изученных отложений является преобладание карбонатного типа осадконакопления,

что крайне редко встречается в Тиманском регионе на этом интервале. Ёбская свита сложена обломочными, органогенно-обломочными (биокластовыми, онколитовыми и др.) известняками (пакстоуны) с маломощными прослоями глинистых известняков (вакстоуны) и аргиллитов. Их формирование происходило на периферии Очпарминского палеоподнятия, расположенного к юго-западу от Ухта-Ижемского палеограбена. Существенного влияния терригенного сноса с континента в изученных отложениях не наблюдается. Их литолого-стратиграфическая характеристика частично опубликована (Соболева, Соболев, 2017; Soboleva, Sobolev, 2019).

Изучение разреза ёбской свиты по руч. Шера показало чрезвычайное разнообразие остракод с преобладанием представителей родов *Indivisia*, *Knoxiella*, *Cytherellina*, *Bairdia*, *Acratia*, *Acratina*, *Schneideria*, *Gravia*, *Aparchitellina* и *Nodella* (более 40 таксонов). Среди представителей рода *Aparchitellina* установлены новые виды, которые описаны в настоящей работе. Они четко стратифицированы по разрезу. Вид *A. lenis* sp. nov. приурочен к нижней части ёбской свиты (рис. 2). Совместно с ним определены остракоды широкого стратиграфического распространения:

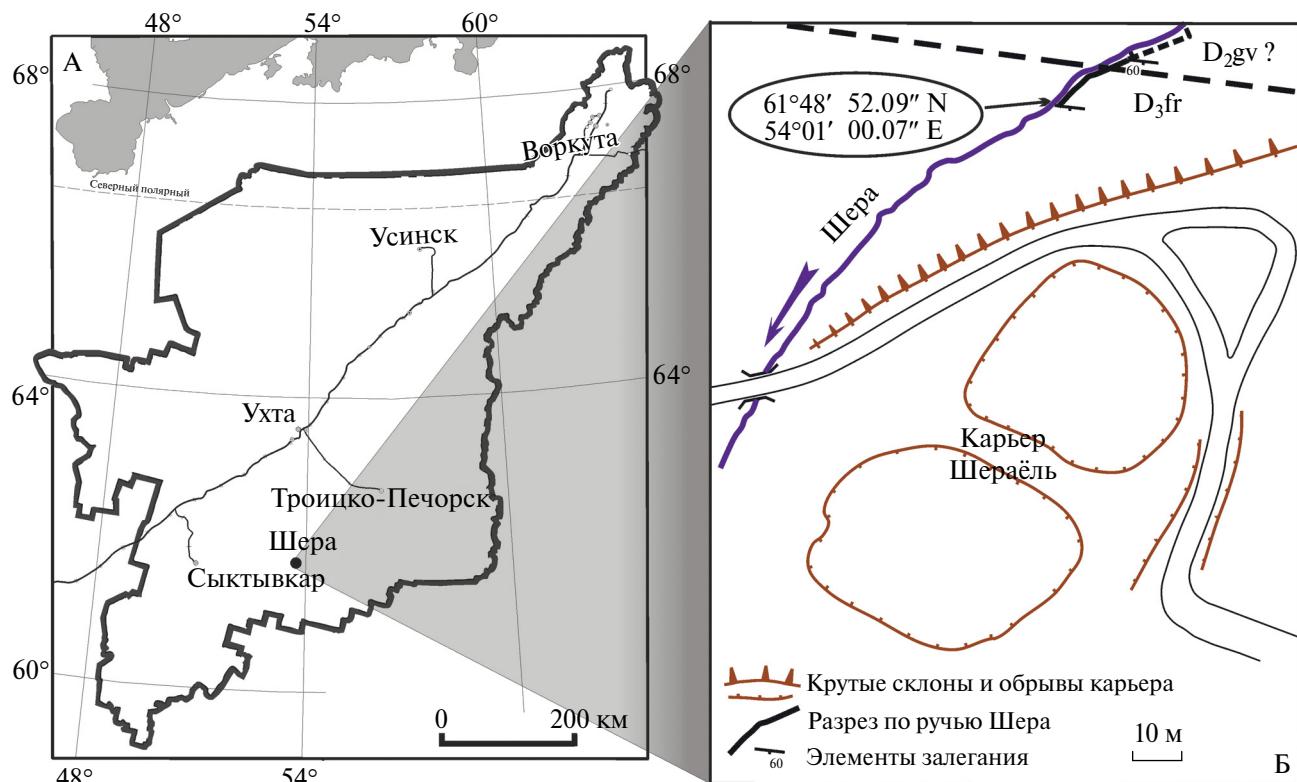


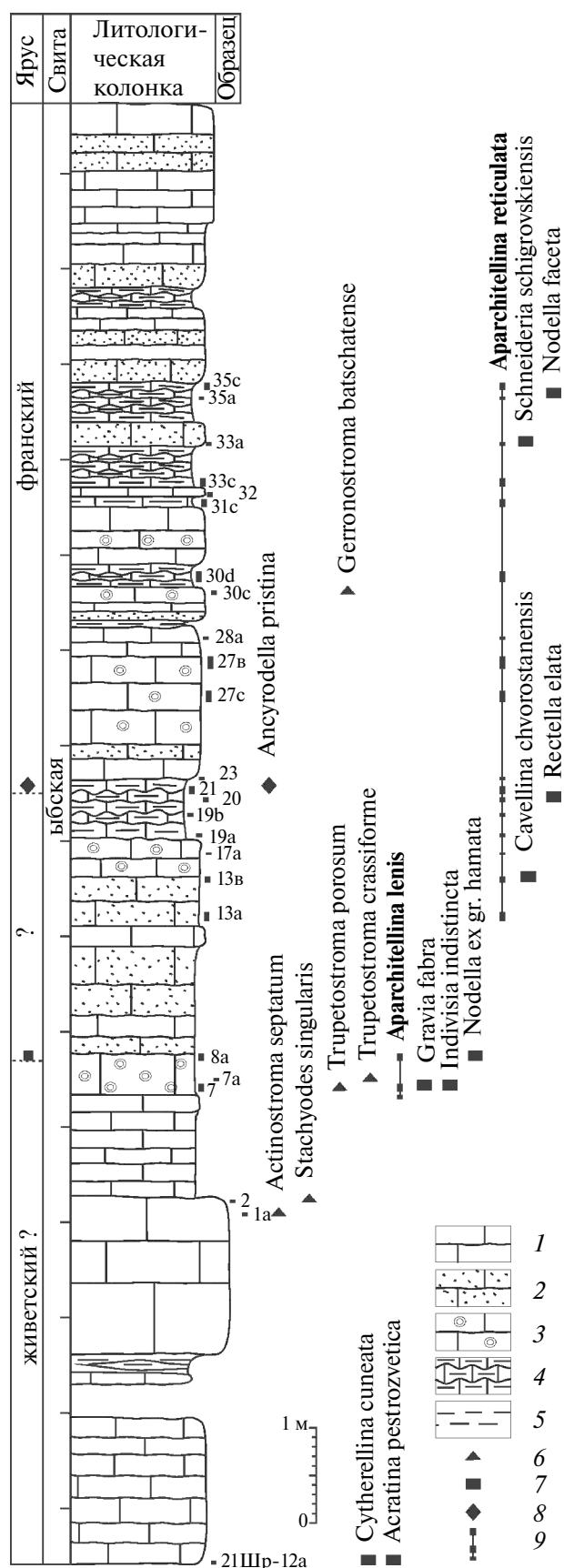
Рис. 1. Местоположение разреза по руч. Шера: А – на обзорной карте Республики Коми; Б – на схеме карьера Шераель: D<sub>2</sub>gv – животский ярус среднего девона, D<sub>3</sub>fr – франский ярус верхнего девона.

*Indivisia indistincta* Glebovskaya et Zaspelova, 1959, *Cytherellina cuneata* (Rozhdestvenskaya, 1972), *Acratina pestrovetica* Egorov, 1952, *Gravia fabra* Zaspelova, 1959 и др. В образце 8а совместно с *Aparchitellina lenis* sp. nov. установлено первое появление *Nodella ex gr. hamata* Becker, 1968, что свидетельствует о раннефранском возрасте изученных отложений (Соболев и др., 2023). Там же содержатся конодонты *Mehlina gradata* Youngquist, 1945, *Polygnathus decorosus* Stauffer, 1938, *P. foliatus* Bryant, 1921, *P. ljaschenkoi* Kuzmin, 1995, *P. pennatus* Hinde, 1879, *P. webbi* (Stauffer, 1938), *P. xylus* Stauffer, 1940 и др., широко распространенные как в верхнеживетских, так и франских отложениях (Soboleva, Sobolev, 2019). Е.В. Антроповой с этого уровня определены строматопороиды, характерные для животского яруса среднего девона: *Actinostroma septatum* Lecompte, 1951, *Trupetostroma porosum* (Lecompte, 1952), *T. crassiforme* Bogoyavlenskaya, 1972 и *Stachyodes singularis* Yavorsky, 1961 (Соболева и др., 2019).

Вид *Aparchitellina reticulata* sp. nov. появляется в разрезе стратиграфически выше *A. lenis* sp. nov., но предположительно еще в пределах дискуссионного животско-франского интервала (рис. 2). Ранее этот вид был отнесен нами

к формально не описанному виду *A. incognita* T. Soz., ms (Soboleva, Sobolev, 2019). Однако, при пересмотре нашего материала и его сравнении с материалами М.Н. Москаленко (ООО “ТП НИЦ”, г. Ухта) из стратотипа нижнетиманского подгоризонта (Опорные ..., 1997: скважина 1-Б, глубина 281–285 м), были установлены отличия, позволяющие выделить его как новый вид. Франский возраст для верхней части разреза подтвержден конодонтами *Ancyrodella rotundiloba* Bryant, 1921, *A. rugosa* Branson et Mehl, 1934, *A. pristina* Khalymbadzha et Tchernysheva, 1970, *Mesotaxis asymmetrica* (Bischoff et Ziegler, 1957), *M. falsiovalis* Sandberg, Ziegler et Bultynck, 1989 и строматопороидами *Gerronostroma batschatense* (Yavorsky, 1931). Остракоды здесь представлены разнообразным проходящим животско-франским комплексом: *Nodella faceta* Rozhdestvenskaya, 1972, *Rectella elata* Zaspelova, 1959, *Schneideria schigrovskiensis* (Polenova, 1955) и др., а также зональными таксонами предположительно низов франского яруса *Cavellina chvorostanensis* Polenova, 1953 и *Nodella ex gr. hamata* Becker (Соболев и др., 2023).

Таким образом, новые виды рода *Aparchitellina* дополняют биостратиграфическую



характеристику пограничного живетско-франского интервала в карбонатных фациях.

## МАТЕРИАЛ

Изученный разрез расположен в Усть-Куломском р-не Республики Коми в левом борту руч. Шера, выше по течению от карьера Шераель ( $N61^{\circ}48'52.09''$ ;  $E54^{\circ}01'00.07''$ ) (рис. 1). Карьер находится в 1 км от трассы Сыктывкар–Троицко-Печорск (развилка на пос. Асыввож). Разрез сложен карбонатными мелководно-морскими отложениями неполной мощностью 15 м.

Материалом для данного исследования послужили остракоды рода *Aparchitellina*, выделенные из 20 образцов (рис. 2), вес которых варьирует от двух до 10 кг. Образцы отобраны в 2015–2023 гг. совместно с М.А. Соболевой, Е.В. Антроповой и А.Н. Сандулой (Ин-т геологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар). Остракоды из плотных известняков выделены путем растворения породы в ледяной уксусной кислоте по методике (Lethiers, Crasquin-Soleau, 1988). Часть проб глинистого состава размачивалась в воде и промывалась от глины через сито 0.05–0.1 мм.

Коллекция остракод хранится в Геологическом музее им. А.А. Чернова в Ин-те геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (г. Сыктывкар) под № 333. Изображения получены на сканирующем электронном микроскопе Tescan Vega 3 LMH (ЦКП “Геонаука” ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, оператор В.А. Радаев).

Систематика надродовых таксонов и терминология морфологических элементов раковин принята по: “Практическое руководство...” (1990). Принятые в статье сокращения: экз. – экземпляр, обр. – образец, L – длина, H – высота, ♂ – текноморфа, ♀ – гетероморфа.

**Рис. 2.** Сводная литологическая колонка разреза юбской свиты по руч. Шера с распространением видов *Aparchitellina lenis* sp. nov. и *A. reticulata* sp. nov. Обозначения: 1 – известняки, 2 – известняковые песчаники, 3 – онколитовые известняки, 4 – глинистые известняки с прослойками глин, 5 – глины; появление фауны в разрезе: 6 – строматопороидей, 7 – остракод, 8 – конодонтов; 9 – распространение новых видов в разрезе.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ  
ОТРЯД BEYRICHICOPIDA

НАДСЕМЕЙСТВО TREPOSELLACEA  
HENNINGSMOEN, 1954

СЕМЕЙСТВО APARCHITELLINIDAE ABUSHIK, 1990

Род *Aparchitellina* Polenova, 1955

*Aparchitellina lenis* Sobolev, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1–7

Название вида *lenis* лат. – гладкий.

Голотип – ИГ ФИЦ Коми НЦ РАН, № 333/71-15, целая раковина текноморфы; Республика Коми, южная часть Тиманской гряды, Джежимпарма, руч. Шера; животский?–франский? ярус, нижняя часть ыбской свиты, обр. Ш-8А.

Описание (рис. 3). Раковина усечено-ovalной формы с преплетным очертанием. Спинной край длинный, прямой, слабо выступающий над замочным краем. Брюшной край полого выгнутый. Передний конец широко и плавно закруглен на уровне срединной линии. Задний конец равномерно закруглен и расположен ближе к спинному краю. У взрослых раковин задний конец плавно скошен к брюшному краю, а у ювенильных – более резко. Кардинальные углы тупые, округленные. Передний конец выходит за линию замочного края на

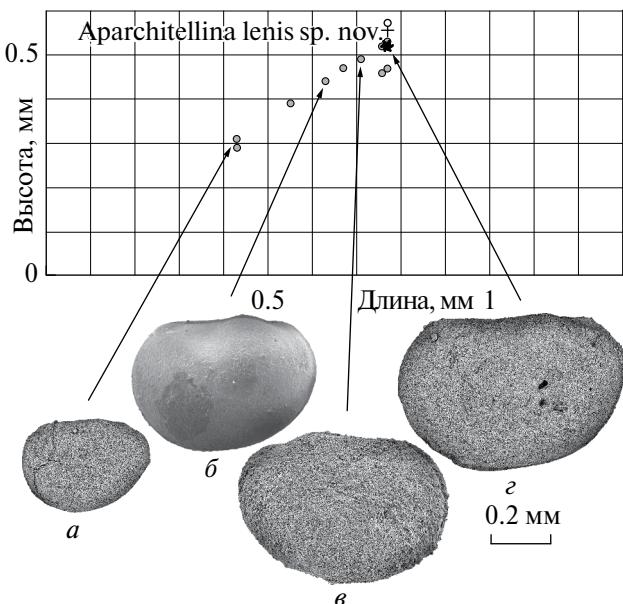


Рис. 3. Диаграмма соотношения длины и высоты раковины *Aparchitellina lenis* sp. nov. и очертания различных возрастных стадий. Изображения: *a* – экз. № 333/71-16, *б* – экз. № 333/48-3, *в* – экз. № 333/71-13, *г* – голотип № 333/71-15.

четверть длины замка. Задний конец у личинок выходит за линию замочного края на треть, а у взрослых – менее чем на четверть длины замка. Максимальная высота расположена ближе к переднему краю. Левая створка немного больше правой и незначительно охватывает ее вдоль свободного края. В области замочного края охват створок отсутствует. Велярное ребро пологое, слаженное. Оно проходит вдоль всего свободного края и исчезает у кардинальных углов. Заднеспинной бугор на всех онтогенетических стадиях пологий, слаженный и незначительно возвышается над замочным краем. Перед заднеспинным бугром расположена слабо выраженная пологая и короткая поперечная борозда (S2), которая исчезает в центральноспинной области. Аддуктор на внешней стороне раковины не проявлен. Половой диморфизм проявлен только на взрослой стадии. У гетероморф крумина пологая, затрагивает заднебрюшную, центральнобрюшную и среднебрюшную области, незначительно нависает над велярным ребром (табл. V, фиг. 2). Текноморфы по очертаниям не отличаются от ювенильных (за исключением самых ранних стадий). Поверхность створок гладкая.

Размеры в мм:

Экз. №	L	H
Голотип № 333/71-15 ♂	0.77	0.52
333/76-5 ♀	0.77	0.53
№ 333/70-35 ♂	0.76	0.52
№ 333/71-13	0.71	0.49
№ 333/76-6	0.67	0.47
№ 333/48-3	0.63	0.44
№ 333/76-4	0.55	0.39
№ 333/71-16	0.43	0.31
№ 333/76-3	0.43	0.29

Изменчивость. Проявлена только в онтогенезе, где задний конец у взрослых раковин более округленный, чем у личинок (рис. 3).

Сравнение. Этот вид отличается от *A. domratchevi* Polenova, 1955 из вязовских слоев среднего девона Южного Урала (Поленова, 1955) большим удлинением раковины, менее выраженным спинным бугром и сильно слаженным велярным ребром. От нового вида *A. reticulata* sp. nov. отличается более широким и пологим заднеспинным бугром, отсутствием ячеистости и не проявленным на внешней стороне створок аддуктором.

Материал. 14 целых раковин и четыре створки хорошей сохранности из типового местонахождения.

*Aparchitellina reticulata* Sobolev, sp. nov.

Табл. V, фиг. 8–19

Название вида от *reticulatus* лат. — сетчатый.

Голотип — ИГ ФИЦ Коми НЦ РАН, № 333/72-25, целая раковина текноморфы; Республика Коми, южная часть Тиманской гряды, Джекимпарма, руч. Шера; живетский?—франский ярус, ыбская свита, обр. Ш-17А.

Описание (рис. 4). Раковина усечено-овальной формы с преплетным очертанием. Спинной край длинный, прямой, слабо возывающийся над прямым замочным краем. Брюшной край полого выгнутый. Передний конец широко и плавно закруглен на уровне срединной линии. Задний конец равномерно закруглен, расположен ближе к спинному краю и полого скошен к брюшному краю. Кардинальные углы тупые, округленные. Передний конец выходит за линию замочного края на  $1/3$  от длины замка у личинок и на  $1/4$  — у взрослых. Задний конец на всех возрастных стадиях выходит за линию замочного края менее чем на  $1/5$  длины замка. Максимальная высота расположена ближе к переднему краю. Левая створка немнога больше правой и незначительно охватывает ее вдоль свободного края. В области замочного края охват створок отсутствует (табл. V, фиг. 15). Вдоль свободного края расположено отчетливое

велярное ребро, исчезающее у кардинальных углов. Перед заднеспинным бугром расположена слабо выраженная пологая и короткая по-перечная борозда (S2), которая исчезает в центральноспинной области. Аддукторное пятно отчетливое, расположено в центральной области створки и хорошо проявлено из-за отсутствия на нем ячеистости. Спинной бугор широкий, полого сглаженный, незначительно возвышается над прямым замочным краем. Половой диморфизм проявлен только на взрослых стадиях A и A-1. У гетероморф крумина пологая, охватывает заднебрюшную, центральнобрюшную и среднебрюшную области (табл. V, фиг. 11, 12), незначительно нависая над велярным ребром (табл. V, фиг. 10). Велярное ребро у гетероморф более широкое по сравнению с текноморфами. Текноморфы по сравнению с гетероморфами более низкие, с большим удлинением (рис. 4).

Поверхность створок ячеистая. Размер ячеек составляет от 0.013 мм у личинок и достигает 0.018 мм у взрослых раковин.

Размеры в мм:

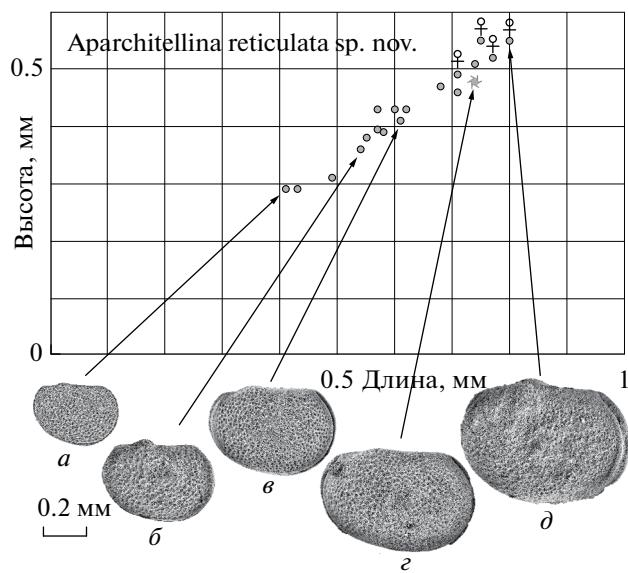


Рис. 4. Диаграмма соотношения длины и высоты раковины *Aparchitellina reticulata* sp. nov. и очертания различных возрастных стадий. Изображения: а — экз. № 333/75-40, б — экз. № 333/75-34, в — экз. № 333/72-24, г — голотип № 333/72-25, д — экз. № 333/75-22.

Экз. №	L	H
Голотип № 333/72-25 ♂	0.74	0.48
№ 333/75-22 ♀	0.8	0.55
№ 333/75-39 ♀	0.77	0.52
№ 333/75-5 ♀	0.75	0.55
№ 333/75-6 ♂	0.74	0.51
№ 333/75-4 ♀	0.71	0.49
№ 333/75-38 ♂	0.71	0.46
№ 333/75-9	0.68	0.47
№ 333/75-10	0.62	0.43
№ 333/72-24	0.61	0.41
№ 333/75-37	0.6	0.43
№ 333/75-28	0.58	0.39
№ 333/74-39	0.57	0.43
№ 333/76-1	0.57	0.39
№ 333/72-22	0.55	0.38
№ 333/74-45	0.54	0.36
№ 333/75-34	0.54	0.36
№ 333/75-12	0.49	0.31
№ 333/48-32	0.43	0.29
№ 333/72-21	0.43	0.29
№ 333/75-40	0.41	0.29

Изменчивость проявлена в размерах и сглаженности спинного бугра (рис. 4). Некоторые личинки могут иметь слабо заостренную вершину спинного бугра (табл. V, фиг. 13).

Сравнение. Вид отличается от *A. decorata* Polenova, 1955 из вязовских слоев среднего девона Южного Урала (Поленова, 1955) большим

удлинением раковины и слаженным пологим спинным бугром. От *A. incognita* T. Soz. nom. nud. из нижнетиманского подгоризонта (колл. М.Н. Москаленко) отличается короткой бороздой S2, тупым задним кардинальным углом, меньшим удлинением раковины и отчетливо проявленным велярным ребром.

**Материал.** 131 целая раковина и 17 створок хорошей сохранности из типового местонахождения.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам ИГ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар: М.А. Соболевой – за совместную обработку материалов и конструктивную помощь в работе, Е.В. Антроповой и А.Н. Сандуле – за помощь в совместном изучении разреза, В.А. Радаеву – за качественную съемку остракод на электронном микроскопе.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках темы государственного задания № 122040600008-5 “Эволюция биоты и среды ее обитания как основа расчленения и геологической корреляции осадочного чехла Печорской плиты и ее складчатого обрамления” Института геологии Федерального исследовательского центра “Коми научный центр Уральского 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

*Кириллин С.И.* Девон возвышенности Джеджимпарма (Южный Тиман) // Геология девона Северо-Востока европейской части СССР. Тез. докл. совещания / Ред.

В.С. Цыганко, В.А. Чермных, Л.З. Аминов. Сыктывкар: Коми НЦ УрО АН СССР, 1991. С. 26–28.

Опорные разрезы франского яруса Южного Тимана: Путеводитель полевой экспедиции Международной подкомиссии по стратиграфии девона (15–22 июля 1994 г., Ухта) / Сост. Ю.А. Юдина, М.Н. Москаленко; Ред. М.А. Ржонсицкая. Ухта; СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1997. 79 с.

*Поленова Е.Н.* Фораминиферы, радиолярии и остракоды девона Волго-Уральской области. Л.: Гостоптехиздат, 1955. С. 191–317.

Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 4. Остракоды палеозоя / Ред. А.Ф. Абушик. Л.: Недра, 1990. 356 с.

*Соболев Д.Б., Соболева М.А., Евдокимова И.О.* Остракодовая зональность живетско-франского пограничного интервала в Тимано-Североуральском регионе // Литосфера. 2023. Т. 23. № 3. С. 348–366.

<https://doi.org/10.24930/1681-9004-2023-23-3-348-366>

*Соболева М.А., Соболев Д.Б.* Первые данные по кононодонтам ъбской свиты по руч. Шера (Возвышенность Джеджимпарма) // Структура, вещества, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента. Матер. 26-й науч. конф. Сыктывкар: Геопринт, 2017. С. 289–293.

*Соболева М.А., Соболев Д.Б., Антропова Е.В., Тельнова О.П.* Биота на рубеже среднего и верхнего девона в разрезе Южного Тимана (возвышенность Джеджимпарма) // Геология и минеральные ресурсы европейского северо-востока России. Т. 2. Сыктывкар: Геопринт, 2019. С. 176–178 (Матер. XVII Геол. съезда Республики Коми).

*Соболева М.А., Соболев Д.Б., Сандула А.Н., Антропова Е.В.* Пограничные живетско-франские отложения на Южном Тимане (возвышенность Джеджимпарма) // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва при РАН СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2018. С. 115–116.

*Lethiers F., Crasquin-Soleau S.* Commeat extraire les microfossiles à tests calcitiques des roches calcaires dures // Rev. Micropaléontol. 1988. V. 31. № 1. P. 56–61.

*Soboleva M.A., Sobolev D.B.* Conodonts and ostracodes from the Givetian–Frasnian shallow-water deposits of the Southern Timan // Vestnik IG Komi SC UB RAS. 2019. № 10. P. 28–38.

<https://doi.org/10.19110/2221-1381-2019-10-28-38>

## Объяснение к таблице V

Фиг. 1–7. *Aparchitellina lenis* sp. nov., целые раковины; живетский?–франский? ярус: 1 – голотип № 333/71-15, текноморфа, со стороны левой створки; обр. Ш-8А; 2 – экз. № 333/76-5, гетероморфа: 2а – со стороны правой створки, 2б – под наклоном со стороны брюшного края; обр. Ш-8А; 3 – экз. № 333/71-13, гетероморфа со стороны правой створки; обр. Ш-8А; 4 – экз. № 333/48-3, со стороны левой створки; обр. Ш-7; 5 – экз. № 333/71-14, со стороны спинного края; обр. Ш-8А; 6 – экз. № 333/76-6, со стороны брюшного края; обр. Ш-8А; 7 – экз. № 333/71-16, со стороны правой створки; обр. Ш-8А.

Фиг. 8–19. *Aparchitellina reticulata* sp. nov.; живетский?–франский ярус: 8 – голотип № 333/72-25, текноморфа, целая раковина со стороны правой створки; обр. Ш-17А; 9 – экз. № 333/75-9, текноморфа, целая раковина со стороны левой створки; обр. Ш-23; 10 – экз. № 333/75-35, гетероморфа, левая створка со стороны заднего конца; обр. Ш-33с; 11 – экз. № 333/75-22, гетероморфа, целая раковина со стороны правой створки; обр. Ш-20; 12 – экз. № 333/75-4, гетероморфа, целая раковина со стороны левой створки; обр. Ш-28А; 13 – экз. № 333/75-10, целая раковина со стороны правой створки; обр. Ш-23; 14 – экз. № 333/72-24, целая раковина со стороны правой створки; обр. Ш-17А; 15 – экз. № 333/72-23, целая раковина со стороны спинного края; обр. Ш-17А; 16 – экз. № 333/72-22, целая раковина со стороны правой створки; обр. Ш-17А; 17 – экз. № 333/75-8, целая раковина со стороны брюшного края; обр. Ш-23; 18 – экз. № 333/75-34, правая створка с внешней стороны; обр. Ш-35А; 19 – экз. № 333/75-40, целая раковина со стороны правой створки; обр. Ш-19А.

Все экземпляры происходят из разреза руч. Шера (Южный Тиман, Республика Коми, ыбская свита). Длина масштабной линейки 0.2 мм.

## New Species of Ostracods of the Genus *Aparchitellina* from the Yba Formation (Givetian?–Frasnian) of Southern Timan (Djejimparma)

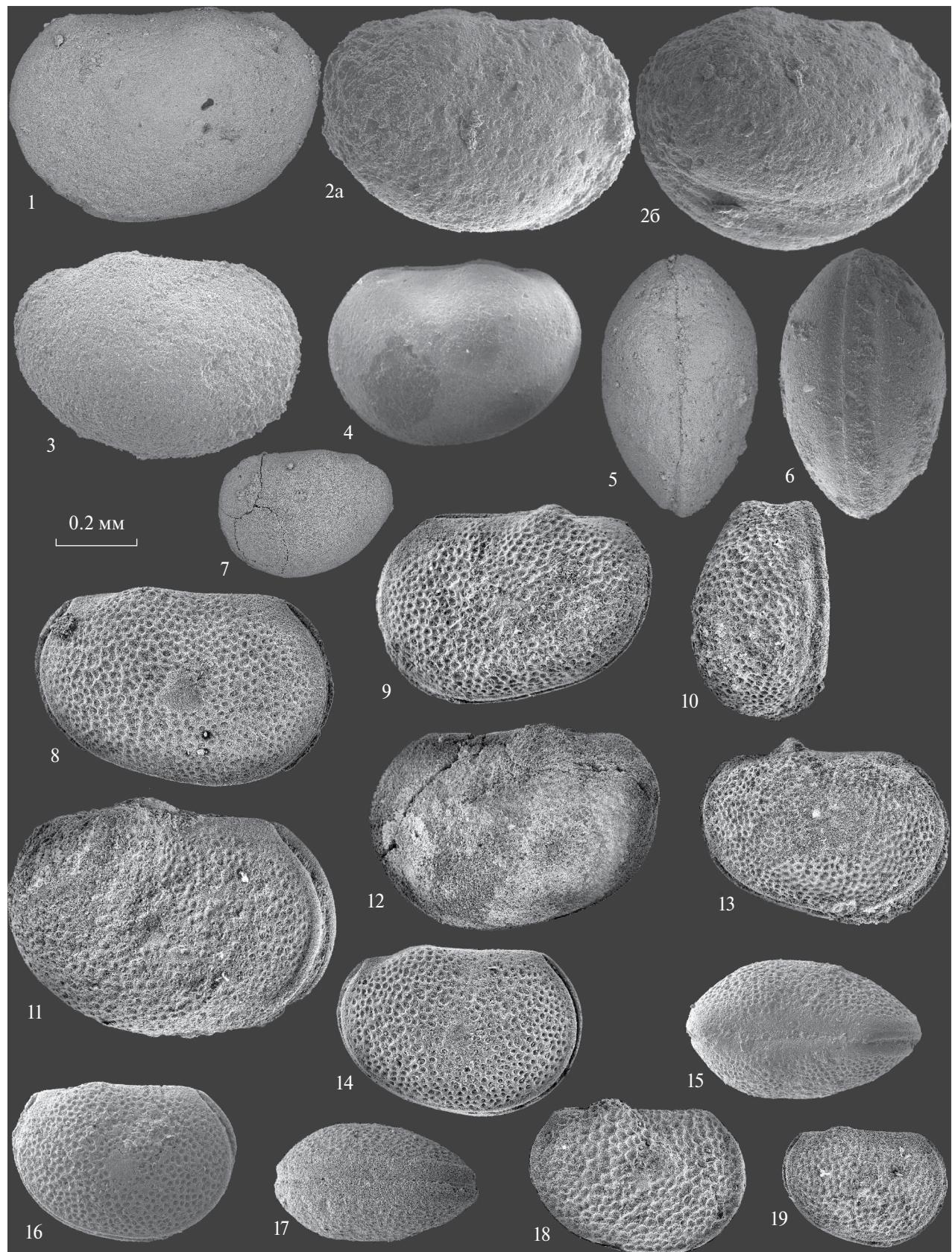
D. B. Sobolev

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

Two new species of ostracods of the genus *Aparchitellina* – *A. lenis* sp. nov. and *A. reticulata* sp. nov. from the carbonate shallow-shelf deposits of the Yba Formation (Givetian?–Frasnian) of the Southern Timan are described. The species *A. lenis* sp. nov. is restricted to its lower part of the section, while *A. reticulata* sp. nov. appears stratigraphically higher and is distributed almost throughout the section. The described species complete the biostratigraphic characterisation of the Givetian–Frasnian boundary interval in carbonate facies.

*Keywords:* ostracods, new species, *Aparchitellina*, Givetian/Frasnian, Yba Formation, Southern Timan

Таблица V



УДК 565.33:575.86

## НОВЫЕ ДАННЫЕ К ЭВОЛЮЦИИ СРЕДНЕЮОРСКИХ ОСТРАКОД РОДА *LOPHOCYTHERE SILVESTER-BRADLEY* В КЕЛЛОВЕЙСКОМ ВЕКЕ РУССКОЙ ПЛИТЫ

© 2025 г. Я. А. Шурупова<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

<sup>b</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

\*e-mail: shurupova.ya@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.08.2024 г.

После доработки 17.09.2024 г.

Принята к публикации 17.09.2024 г.

Приводится дополненный обзор эволюции стратиграфически значимых остракод рода *Lophocythere* *Silvester-Bradley*, 1948 из среднеюрских отложений Среднерусского моря (разрезы Михайловский рудник, скважины № 4 и № 7, Курская обл. и Михайловцемент, Рязанская обл.). Реконструированы три эволюционные ветви: *L. batei* Malz, 1975, от которого произошли *L. mosaica* sp. nov., *L. tuberculata* sp. nov. и *L. karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955); *L. propinqua* Malz, 1975 → *L. scabra* Triebel, 1951 → *L. bucki* Lutze, 1960; *L. carinata* Blaszyk, 1967 → *L. interrupta* Triebel, 1955 → ? → *L. acrolophos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001. Эволюцию первой ветви можно охарактеризовать как кладогенез (происхождение трех дочерних видов от предкового). Развитие двух других ветвей можно определить как филетическую эволюцию или анагенез (виды последовательно сменяют друг друга во времени). Описаны новые виды *Lophocythere tuberculata* sp. nov. и *L. mosaica* sp. nov. из семейства Progonocytheridae.

**Ключевые слова:** остракоды, микроэволюция, средняя юра, келловей, Русская плита, кладогенез, анагенез

**DOI:** 10.31857/S0031031X25010059, **EDN:** CPCXVH

### ВВЕДЕНИЕ

Остракоды рода *Lophocythere* *Silvester-Bradley*, 1948 появились в байосском веке в морях Западной Европы, где просуществовали до начала позднеюрской эпохи (Whatley, Ballent, 2004). В Среднерусское море на Русской плате представители этого рода проникли в начале келловейского века благодаря морской трансгрессии, охватившей Европу (Сазонова, Сазонов, 1967; Лев, Кравец, 1982). Здесь лофоцитеры размножались на протяжении всего келловейского века и исчезли в начале оксфордского (Whatley, 1970; Пяткова, Пермякова, 1978; Whatley et al., 2001; Tesakova, 2003, 2008, 2013; Franz et al., 2009; Wilkinson, Whatley, 2009; Тесакова и др., 2017; Shurupova, Tesakova, 2019). Представители этого рода используются в биостратиграфии в построении зональных остракодовых шкал Европы и Русской плиты, некоторые из которых

являются маркерами трансгрессивных событий (Gründel, 1973; Malz, 1975; Tesakova, 2003; Никитенко, 2009; Тесакова и др., 2017; Tesakova, Shurupova, 2018).

Первые реконструкции родственных связей средне–позднекелловейских представителей лофоцитер из Среднерусского моря были описаны ранее (Shurupova, Tesakova, 2019). Целью настоящей работы являются: ревизия эволюционных связей лофоцитер Среднерусского моря после более детального изучения онтогенеза скульптуры раковины и обработки большей выборки материала, охватывающего весь келловейский век, а также оценка возможности использования представителей этого рода из Среднерусского моря для эволюционных исследований и описание двух новых видов. Полученные данные в перспективе можно использовать для выделения филозон, детализации и корреляции зональных шкал и палеоэкологических реконструкций.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изученные остракоды рода *Lophocythere* происходят из нескольких местонахождений: Рязанская обл. – разрез Михайловцемент, где изучались средне- и позднекелловейские представители; Курская обл. – разрез Михайловский рудник, скважины № 4 и № 7, откуда происходят раннекелловейские формы. Весь материал – пробы глин и алевролитов (Михайловцемент), отмытые порошки (Михайловский рудник) и отобранные коллекции остракод (Михайловский рудник, скважины № 4 и № 7) – был любезно предоставлен Е.М. Тесаковой, Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова (МГУ), Геологический ин-т РАН (ГИН РАН).

Изученные разрезы представляют собой чередование тонко-параллельно слоистых глин и алевролитов. Разрез Михайловцемент – один из опорных для келловейских–нижнеоксфордских морских отложений Московской синеклизы. Представляет собой стенку действующего карьера завода ОАО “Михайловцемент” близ г. Михайлов в Рязанской обл. (координаты N54.215588, E38.936135), содержит богатые комплексы аммонитов и микрофауны. Отбор проб, определение относительного возраста слоев по аммонитам и описание разреза выполнены М.А. Роговым (ГИН РАН) (Тесакова и др., 2017).

Разрез Михайловский рудник находится на территории карьера Михайловского ГОКа (горно-обогатительного комбината) в г. Железногорск (координаты N52.330921, E35.404383). Описание разреза представлено Тесаковой и др. (2009). Скважина № 4 расположена в Поныровском р-не, между селами Ольховатка и Становое (координаты N52.230369, E36.113189). Скважина № 7 – в Фатежском р-не между хуторами Кочеток и Малинов (координаты N52.033136, E36.052926). Пробы отобраны Д.Б. Гуляевым (Ярославль), А.В. Гужовым, Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и А.В. Черешинским, Воронежский государственный ун-т (ВГУ).

Коллекции лофоцитер из разреза Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7, хранятся на каф. региональной геологии и истории Земли геологического ф-та МГУ (г. Москва) под №№ МГУ КМА, МГУ КО, МГУ Kursk. Из разреза Михайловцемент – на каф. биологической эволюции биологического ф-та МГУ под №№ МГУ МС, МГУ МС2; МГУ МС2017, МГУ МС2017-2.

Образцы пород были отмыты стандартным методом (кипячение с содой). Остракоды из отмытых порошков отбирались под бинокулярами МБС-1 или Микромед MC2 Zoom 1 CR при увеличении 10–40×. Отобранные створки и целые раковины распределялись по возрастным стадиям и полу (у взрослых особей). Подсчитывалось число разрозненных створок, целых раковин (в подсчетах принимались за две створки каждая) и обломков.

Съемка материала была проведена автором на СЭМ в каб. приборной аналитики в ПИН РАН (Cambridge CamScan-4 и TESCAN VEGA-II XMU) и в межкафедральной лаб. электронной микроскопии биологического ф-та МГУ (JSM-6380LA и Cambridge CamScan S-2). Каждая створка была сфотографирована снаружи и изнутри, целые раковины сняты с обеих боковых сторон, некоторые – дополнительно сентральной и дорсальной сторон. Обработка изображений и морфометрические измерения производились в графическом редакторе GIMP (V2.10.18). В морфометрический анализ для определения возрастных стадий были включены только целые экземпляры. Рисунки сделаны в CorelDRAW, GIMP, Excel.

Для описания замка раковины используется понятие “зубная формула”, которая записывается как AT[G]PT, где AT – передний зуб замка (anterior tooth), [G] – желобок (groove), PT – задний зуб (posterior tooth) (Shurupova, Tesakova, 2019). Для замка энтомодонтного типа (для правых створок) вместо буквенных обозначений указывается: первая цифра – число зубчиков в переднем зубе; в квадратных скобках – число ямок срединного желобка; последняя – число элементов в заднем зубе.

В публикации принятые следующие сокращения: RV – правая створка раковины; LV – левая створка раковины; Ad. – створка взрослой особи; A-1–A-8 – возрастные стадии, где A-8 – самая юная (в соответствии с работой Horne et al., 2002).

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематика надродовых таксонов принята по “Практическому руководству ...” (1999) с поправкой в соответствии с “Международным кодексом зоологической номенклатуры” (2004).

## ОТРЯД PODOCOPIDA

## ПОДОТРЯД CYTHEROCOPINA

## НАДСЕМЕЙСТВО

## PROGONOCYTHEROIDEA SYLVESTER-BRADLEY, 1948

## СЕМЕЙСТВО NEUROCYTHERIDAE GRUENDEL, 1975

Под *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948*Lophocythere tuberculata* Shurupova, sp. nov.

*Lophocythere scabra*: Пяткова, Пермякова, 1978, с. 145, табл. 61, фиг. 1, 2; Tesakova, 2013, с. 1227, табл. 6, фиг. 9.

*Lophocythere* sp. B: Tesakova, Shurupova, 2018, с. 1572, табл. 10, фиг. 15; Shurupova, Tesakova, 2019, с. 937, рис. 4/и.

Название вида от *tuberculum* лат. — бугорок.

Голотип — МГУ КО2-213, правая створка самки; Курская обл., Поныровский р-н, скв. № 4, глуб. 107 м (обр. № 4/123); нижний келловей, остракодовая зона *Palaeocytheridea* (*Malzevia*) *parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*) (рис. 1, *a*).

Описание (рис. 1—4). Раковина среднего размера, умеренно выпуклая с латеральной стороны, линзовидной формы с дорсальной стороны. Передний и задний концы уплощенные. Левая створка охватывает правую по переднеспинному и заднеспинному углам. Наибольшая длина раковины находится на середине высоты створки, наибольшая высота — в передней трети на уровне переднего замочного ушка. Наибольшая толщина — в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, с наклоном к концам раковины: с передним концом сопрягается плавно, с задним — через уступ. На левой створке спинной край осложнен замочными ушками с короткими фестончатыми гребнями. Брюшной край слабо выпуклый, конвергирует к заднему

и переднему концам, при виде изнутри вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло-дугобразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен сверху. На переднем конце развита узкая кайма, на которой располагаются редкие шипы.

К макроскульптуре относятся два сплошных ребра. Первое — L-образное, берущее начало от глазного бугорка, тонкое вдоль переднего края и толстое фестончатое вдоль брюшного края. Ниже второе — брюшно-боковое ребро, тонкое гребневидное, идет параллельно брюшному краю. Эти ребра протягиваются через всю боковую поверхность, не достигая концов раковины. За L-образным ребром расположены три крупных шипа, эллипсовидные в основании, с фестончатыми вершинами. Первый — под глазным бугорком в переднесрединной части; второй ниже первого, ближе к центру раковины; третий, самый крупный, наиболее округлый, располагается в центре раковины, ближе к спинному краю.

Мезоскульптура представлена крупными округлыми бугорками-конулами с порами. На брюшной стороне они выстраиваются в ряд между L-образным и брюшно-боковым ребрами. На переднем конце — параллельно переднему краю, на заднем конце имеют тенденцию к выстраиванию в вертикальные цепочки. На раковинах ювенильных представителей между бугорками мезоскульптуры имеется крупноячеистая сетка с тонкими гранями. На бугорках мезоскульптуры и шипах макроскульптуры располагаются простые (нормальные) и ситовидные поры, как у других цитерокопин (Практическое руководство ..., 1989).

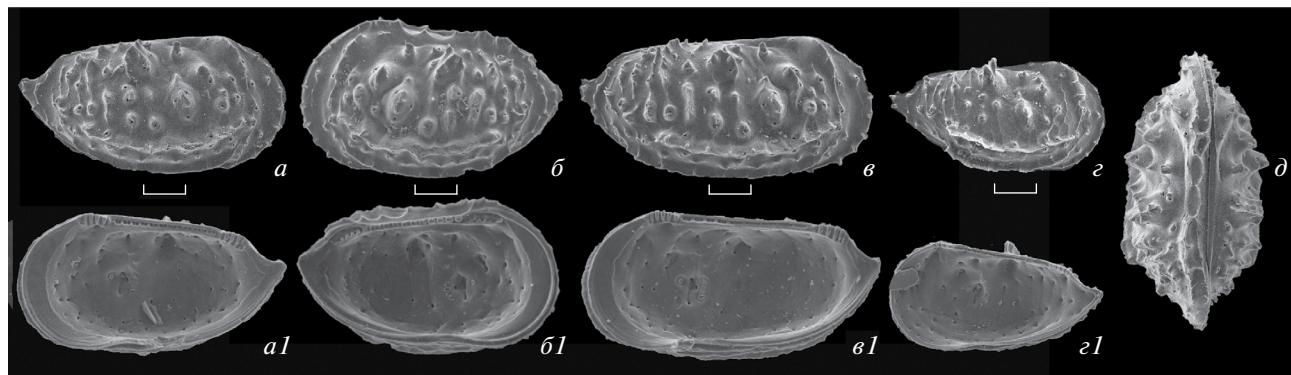


Рис. 1. *Lophocythere tuberculata* sp. nov., СЭМ, *a*—*d* — вид снаружи, *a1*—*d1* — изнутри: *a* — голотип КО2-213, Ad., RV, самка, обр. № 4/123; *b* — экз. КО2-176, Ad., LV, самка, обр. № 4/121; *в* — экз. КО2-171, Ad., RV, самец, обр. № 4/121; *г* — экз. КО1-91, А-3, RV, обр. № 4/124; *д* — экз. КО2-31, Ad., самка, вид со спинной стороны, обр. № 4/125; Курская обл., скв. № 4; нижний келловей, аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*. Масштабная линейка 100 мкм.

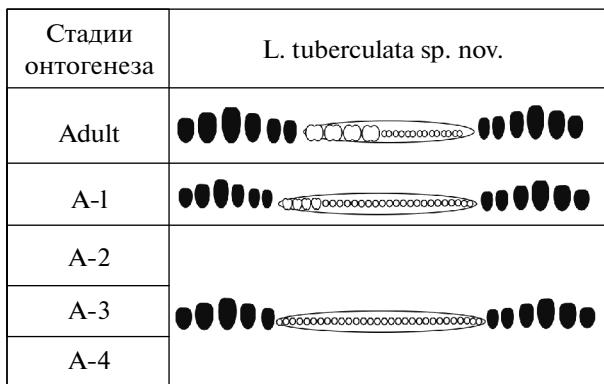


Рис. 2. Схема развития замка *Lophocythere tuberculata* sp. nov. в онтогенезе для RV. Черным обозначены краевые элементы замка, белым – срединного желобка.

Глазной бугорок линзовидной формы, уплощенный с боков, находится в переднеспинной части створки.

Замочная линия прямая. Замок трехчленный, энтомодонтного типа. На правых створках представлен краевыми зубами и срединным желобком (рис. 1, *a1–г1*). Зубная формула 6[4+11~14]6. Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся кверху двувершинных зубчиков. Желобок расширен в передней части, с четырьмя округлыми крупными ямками из пары слившихся ямок. В задней части желобок осложнен 11–14 мелкими отдельными ямками.

Центральное мускульное поле с четырьмя овальными аддукторными отпечатками и двумя округлыми мандибулярными. Порово-канальная зона широкая, хорошо развита на переднем и заднем концах створки (рис. 1, *а1–в1*).

Половой диморфизм контурный, выражается в различиях формы и размеров раковин – у самцов раковина крупнее, более вытянутой формы (за счет чего элементы макроскульптуры более массивные) (рис. 1, *в*).

Размеры голотипа в мм: длина – 0.63; высота – 0.32.

Онтогенез. Замок раковины. На правых створках на стадиях А-4–А-2 передний зуб состоит из пяти, задний из шести зубчиков. Срединный желобок мелко равномерно насечен, состоит из примерно 20 округлых ямок. На стадии А-1 передний и задний зубы из шести зубчиков, в передней половине желобка отчетливо видны четыре крупных ямки из слившихся пар ямок помельче. У взрослых представителей строение не меняется, элементы желобка увеличиваются в размерах (рис. 1, *а1–г1*; 2).

**Скульптура раковины.** Макроскульптура хорошо различима на раковинах всех возрастов. На ранних стадиях представлена тонкими L-образным и брюшнобоковым ребрами с фестончатыми вершинами; шипы округлой формы. С возрастом элементы макроскульптуры увеличиваются в размерах, ребра становятся более толстыми, шипы более гребневидными. Мезоскульптура у ювенильных особей представлена конулами, между ними крупноячеистая сетка с тонкими гранями. С возрастом грани сетки сглаживаются. У взрослых представителей конулы увеличиваются в размерах и выстраиваются в ряды.

Глазной бугорок на ранних стадиях онтогенеза выражен слабо, скрыт под крупным спускающимся вниз L-образным ребром. С возрастом соотношение размеров глазного бугорка и ребра изменяются: бугорок становится крупнее, ребро на нем – мельче.

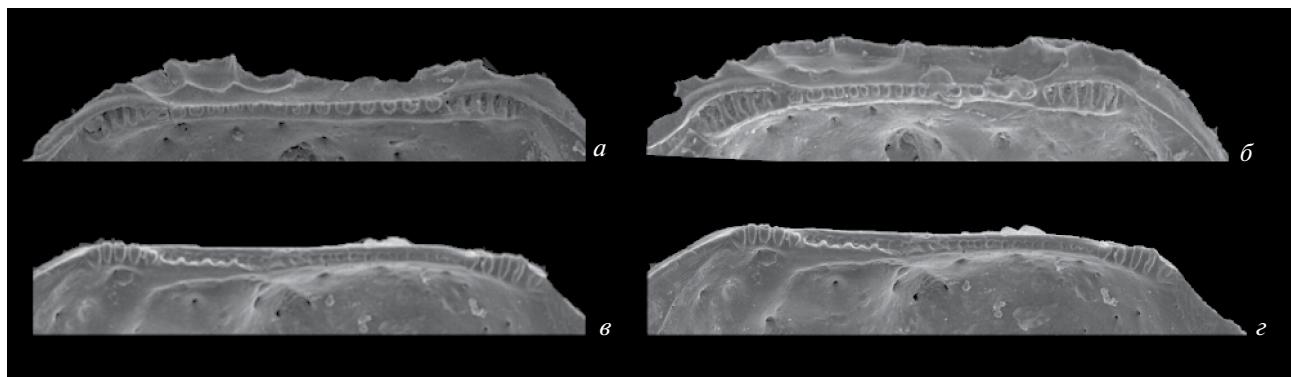
**Изменчивость.** Незначительно выражается в вариациях толщины L-образного и брюшно-бокового ребер, размеров шипов и конул, в степени слияния цепочек конул в ряды на заднем конце раковины. В отложениях нижнего келловея встречено четыре экз. с наиболее крупными и сливающимися в вертикальные ребра конулами мезоскульптуры (рис. 3). У раннекелловейских взрослых представителей в замке раковины встречаются различные зубные формулы (некоторые примеры см.: рис. 4). У самок: 6[3:20]6; 6[4:14]6; 6[4:15]6; 6[4:20]6; 6[6:11]6; 6[6:10:2]6; 6[8:4]6; 6[11:0]6; 6[4:14]6. У самцов: 6[4:>20]6; 6[5:14]6; 6[6:10:2]6; 6[9:4]6; 6[13:0]6; 6[11:0]6 (с продолговатыми ямками в желобке, вместо округлых парных). Встречена аберрантная форма с зубной формулой 5[4:14]5 (рис. 4, *г*).

Возрастные изменения проявляются в размерах (рис. 5) и форме раковины: чем младше возрастная стадия, тем более очертания раковины приближаются к треугольным. Скульптура ювенильных особей более грацильная.

**Сравнение.** *L. tuberculata* sp. nov. отличается от *L. mosaica* sp. nov., *L. scabra* Triebel, 1951, *L. karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955) и *L. bucki* Lutze, 1960 по скульптуре раковины, которая характеризуется сплошным на брюшной стороне L-образным ребром. У *L. scabra* оно также сплошное, но более тонкое; распадается на отдельные шипы у *L. mosaica* sp. nov. и *L. bucki* в задней части, у *L. karpinskyi* целиком. У *L. tuberculata* sp. nov. шипы макроскульптуры крупные, с округлыми



**Рис. 3.** Изменчивость скульптуры раковины раннекелловейских *Lophocythere tuberculata* sp. nov., СЭМ, вид снаружи: *а* – экз. KMA-124, Ad., LV, самка, обр. № KMA-8; *б* – экз. KMA(1-14)-5, Ad., LV, самка, обр. № KMA-12; *в* – экз. KMA2-86, Ad., RV, самец, обр. № KMA-8; *г* – экз. KMA2-87, RV, самец, обр. № KMA-8; Курская обл., разрез Михайловский рудник. Масштабная линейка 100 мкм.

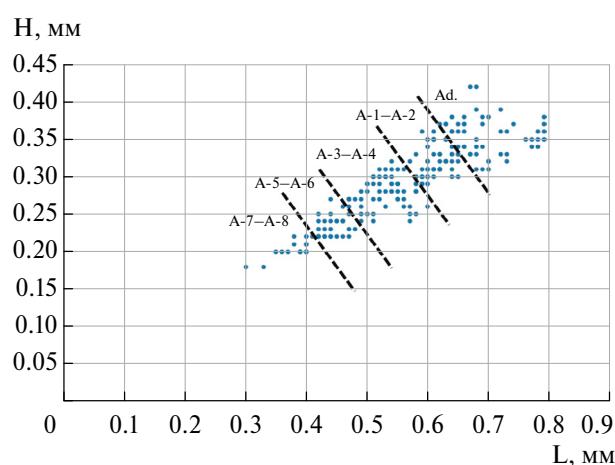


**Рис. 4.** Изменчивость строения замка раковины раннекелловейских *Lophocythere tuberculata* sp. nov., СЭМ, Ad., спинной край с различными зубными формулами: *а* – 6[6:10:2]6, экз. Kursk-22, LV, самка, обр. № 14.8<sup>†</sup>BW1; *б* – 6[4:14]6, экз. KMA-G5-140, LV, самка, обр. № 14.2<sup>†</sup>BW1; *в* – 5[4:14]5, экз. KMA-G5-114, RV, самец, обр. № 14.2<sup>†</sup>BW1; *г* – 6[11:0]6, экз. KMA-G5-114, RV, самец, обр. № 14.2<sup>†</sup>BW1; Курская обл., разрез Михайловский рудник.

вершинами; у *L. mosaica* sp. nov. шипы мельче, менее округлые. У *L. scabra* и *L. bucki* они также мельче, сливаются в тонкие вертикальные ребра. У *L. karpinskij* конулы в передней части раковины схожие по размеру, но более округлые в основании, в задней – более мелкие. У *L. tuberculata* sp. nov. сетка мезоскульптуры развивается из крупноячеистой, как у *L. mosaica* sp. nov. и *L. karpinskij*; отличается от мелкоячеистой сетки *L. scabra* и *L. bucki*. У нового вида (у типичного представителя) зубная формула замка раковины 6[4+11~14]6 отличается по строению желобка: у *L. karpinskij* 6[5+11]6; у *L. bucki* 6[6+14]6; у *L. scabra* 6[4+12~14]6; у *L. mosaica* sp. nov. 6[4+14].

**Распространение.** Келловейский ярус; Курская и Рязанская обл. [остракодовая зона *Palaeocytheridea (Malzevia) parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*), аммонитовые зоны *Subpatruus* и *Koenigi* до границы зон *Lamberti* – *Athleta*, подзона *Spinosum*], Днепropетровско-Донецкая впадина, Сумская обл. Украины.

**Материал.** Более 200 экз. (отдельные створки, целые раковины взрослых и ювенильных



**Рис. 5.** Соотношение длины (L) и высоты (H) раковины в мм у изученных экземпляров *Lophocythere tuberculata* sp. nov. из раннекелловейского века, разрез Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7 (Курская обл.).

особей) хорошей и удовлетворительной сохранности из нижнекелловейских отложений разреза Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7 (Курская обл.) и один экз. хорошей сохранности из верхнекелловейских отложений разреза Михайловский рудник (Рязанская обл.).

*Lophocythere mosaica Shurupova, sp. nov.*

**Название вида *mosaica* лат.** – мозаичная.

**Голотип** – МГУ КО2-161, правая створка самки; Курская обл., Поныровский р-н, скв. № 4, глуб. 101.1 м (обр. № 4/116); нижний келловей, остракодовая зона *Palaeocytheridea* (*Malzevia*) *parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*) (рис. 6, *a*).

**Описание** (рис. 6). Раковина среднего размера, умеренно выпуклая с латеральной стороны, линзовидной формы с дорсальной стороны. Передний и задний концы уплощенные. Наибольшая длина раковины приходится на середину высоты створки, наибольшая высота – в передней трети на уровне переднего замочного ушка, наибольшая толщина – в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой, с наклоном к концам раковины, с передним концом сопрягается плавно, с задним – через уступ. На левой створке спинной край осложнен замочными ушками с крупными фестончатыми гребнями. Брюшной край слабовыпуклый, конвергирует к заднему и переднему концам, при виде изнутри вогнут в передней трети. Передний конец высокий, округло-дугобразный, слабо скошен в верхней части. Задний конец треугольной формы, практически симметричный, чуть более скошен сверху. На переднем конце развита узкая кайма, на которой располагаются редкие бугорки.

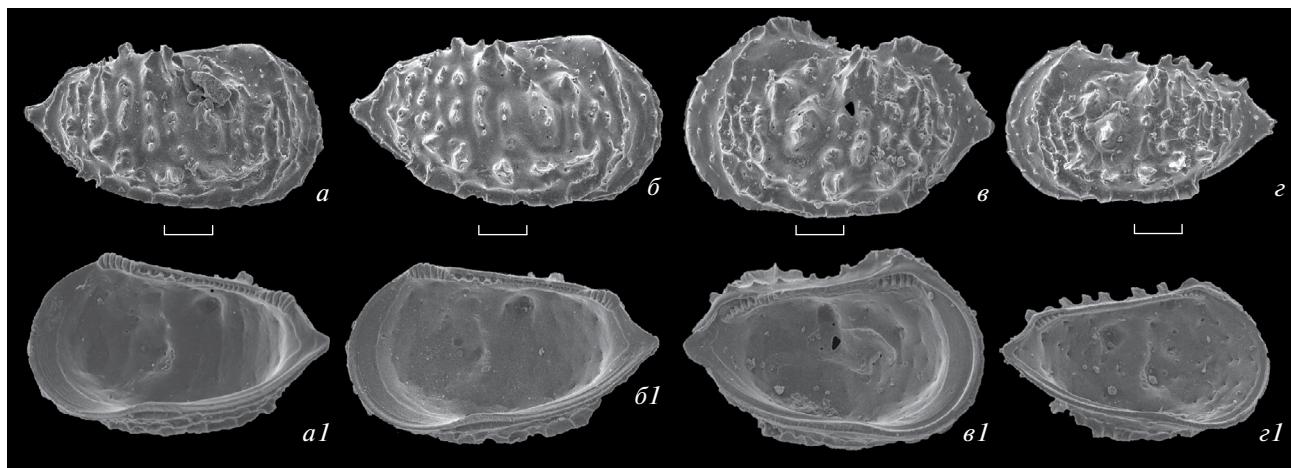
К макроскульптуре относятся два ребра. Первое – прерывистое L-образное, берущее начало от глазного бугорка. Оно протягивается вдоль переднего конца и брюшного края, сплошное

в передней половине раковины, в средней и задней распадается на отдельные крупные шипы. Ниже второе – брюшно-боковое ребро, тонкое, гребневидное; протягивается через всю боковую поверхность, не достигая концов раковины. За L-образным ребром вдоль переднего конца раковины идут два коротких прерывистых ребра, эллипсовидные в основании, с уплощенными фестончатыми вершинами. Первое под глазным бугорком в переднесрединной части; второе ниже, ближе к центральной части раковины. В центре раковины у спинного края – самый крупный шип, уплощенный по бокам, с фестончатой вершиной.

Макроскульптура представлена тонким прерывистым ребром на брюшной стороне между элементами макроскульптуры и мелкими бугорками-конулами, выстраивающимися в вертикальные цепочки на концах раковины. Между цепочками слабовыраженная крупноячеистая сетка с тонкими гранями. В центре раковины поверхность створки гладкая. На бугорках макроскульптуры, шипах и ребрах макроскульптуры располагаются простые (нормальные) и ситовидные поры.

Глазной бугорок линзовидной формы, уплощенный с боков, находится в переднеспинной части створки.

Замочная линия прямая. Замок трехчленный, энтомодонтного типа. На правых створках представлен краевыми зубами и срединным желобком (рис. 6, *a1–g1*). Передний и задний зубы состоят из шести продолговатых, расширяющихся кверху зубчиков с округлой вершиной. Зубная



**Рис. 6.** *Lophocythere mosaica* sp. nov., СЭМ, *a–g* – вид снаружи, *a1–g1* – изнутри: *a* – голотип КО2-161, Ad., RV, самка, обр. № 4/116; *b* – экз. КО2-62, Ad., RV, самка, обр. № 4/118; *c* – экз. КО2-101, Ad., LV, самка, обр. № 4/118; *d* – экз. КО2-96, А-2, обр. № 7/136. Курская обл.: *a–c* – скв. № 4; *e* – скв. № 7; нижний келловей, аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*. Масштабная линейка 100 мкм.

формула 6[4+14]6. Желобок расширен в передней части, с четырьмя крупными округлыми ямками, из пары слившихся ямок. В задней части желобок осложнен 14 мелкими отдельными округлыми ямками.

Центральное мускульное поле с четырьмя овальными аддукторными отпечатками и двумя округлыми мандибулярными. Порово-канальная зона широкая, хорошо развита на переднем и заднем концах створки (рис. 6, *a1–в1*).

Размеры голотипа в мм: длина – 0.62; высота – 0.33.

**Онтогенез.** Материал не позволяет подробно описать онтогенез, встречены не все возрастные стадии – помимо взрослых представителей, известны лишь ювенильные стадии А-2–А-1.

**Замок раковины.** На стадии А-2 передний зуб состоит из пяти, задний из шести зубчиков, срединный желобок мелко насечен, из округлых ямок. Для стадии А-1 строение замка неизвестно.

**Скульптура раковины.** На стадиях А-2–А-1 макроскульптура представлена тонкими ребрами: L-образным, которое вдоль брюшного края распадается на отдельные шипы, и брюшно-боковым. За L-образным ребром находятся три крупных шипа на эллипсовидном основании, с фестончатой вершиной. Мезоскульптура на этих стадиях представлена крупноячеистой сеткой с толстыми гранями, с крупными редкими конулами в узлах. У взрослых представителей слабовыраженная сетка остается на переднем и заднем концах, шипы макроскульптуры сливаются в короткие вертикальные ребра, их основание становится более вытянутым. L-образное ребро в переднебрюшной части становится более монолитным.

Глазной бугорок на стадиях А-2 и А-1 выражен слабо, скрыт под крупным спускающимся вниз L-образным ребром. С возрастом соотношение размеров глазного бугорка и ребра изменяются: бугорок становится крупнее, ребро на нем – мельче.

**Изменчивость.** Изменчивость выражается в незначительных вариациях размеров и степени слияния шипов макроскульптуры, степени слияния бугорков мезоскульптуры в цепочки, высоте выступов над замочными ушками на левых створках.

Возрастная изменчивость выражается в размерах и форме раковины: чем младше возрастная

стадия, тем более очертания раковины приближаются к треугольным. Скульптура у ювенильных особей более грацильная.

**Сравнение.** *L. mosaica* sp. nov. отличается от видов *L. tuberculata* sp. nov., *L. scabra*, *L. karpinskyi* и *L. bucki* по макроскульптуре – шипы более крупные, на эллипсовидном основании, и сливаются в короткие вертикальные ребра. Прерывистое вдоль брюшного края L-образное ребро у нового вида более толстое, чем у *L. bucki*. Оно отличается от сплошного L-образного ребра *L. scabra* и полностью распадающегося на отдельные шипы ребра *L. karpinskyi*. У *L. mosaica* sp. nov. конулы и ребра мезоскульптуры крупнее, чем у *L. bucki*. Крупноячеистая сетка мезоскульптуры в онтогенезе у *L. mosaica* sp. nov. ярче выражена, с более высокими стенками, чем у *L. karpinskyi*. У видов *L. scabra* и *L. bucki* мезоскульптура формируется из более мелкоячеистой сетки. У *L. mosaica* sp. nov. в замке раковины отличается строение срединного желобка: зубная формула 6[4+14]6, в то время как у *L. karpinskyi* 6[5+11]6, а у *L. scabra* 6[4+12~14]6. В замочных зубах зубчики *L. mosaica* sp. nov. с округлой вершиной, в отличие от двувершинных у *L. karpinskyi*, *L. scabra* и *L. bucki*. Сравнение с видом *L. tuberculata* sp. nov. представлено при описании этого вида.

**Распространение.** Нижнекелловейский подъярус [остракодовая зона *Palaeocytheridea* (*Malzevia*) *parabakirovi* (аммонитовые зоны *Gowerianus* и *Calloviense*)], Курская обл.

**Материал.** 22 экз. (отдельные створки взрослых и ювенильных особей) разной степени сохранности из нижнекелловейских отложений разреза Михайловский рудник, скв. № 4 и № 7 (Курская обл.).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Лофоцитеры попали в Среднерусское море в раннекелловейское время с трансгрессией из Западной Европы. Здесь *L. mosaica* sp. nov., *L. scabra* и *L. interrupta* известны из нижнекелловейских отложений. *L. karpinskyi* встречается с начала келловейского до начала оксфордского века. История *L. tuberculata* sp. nov. охватывает весь келловейский век.

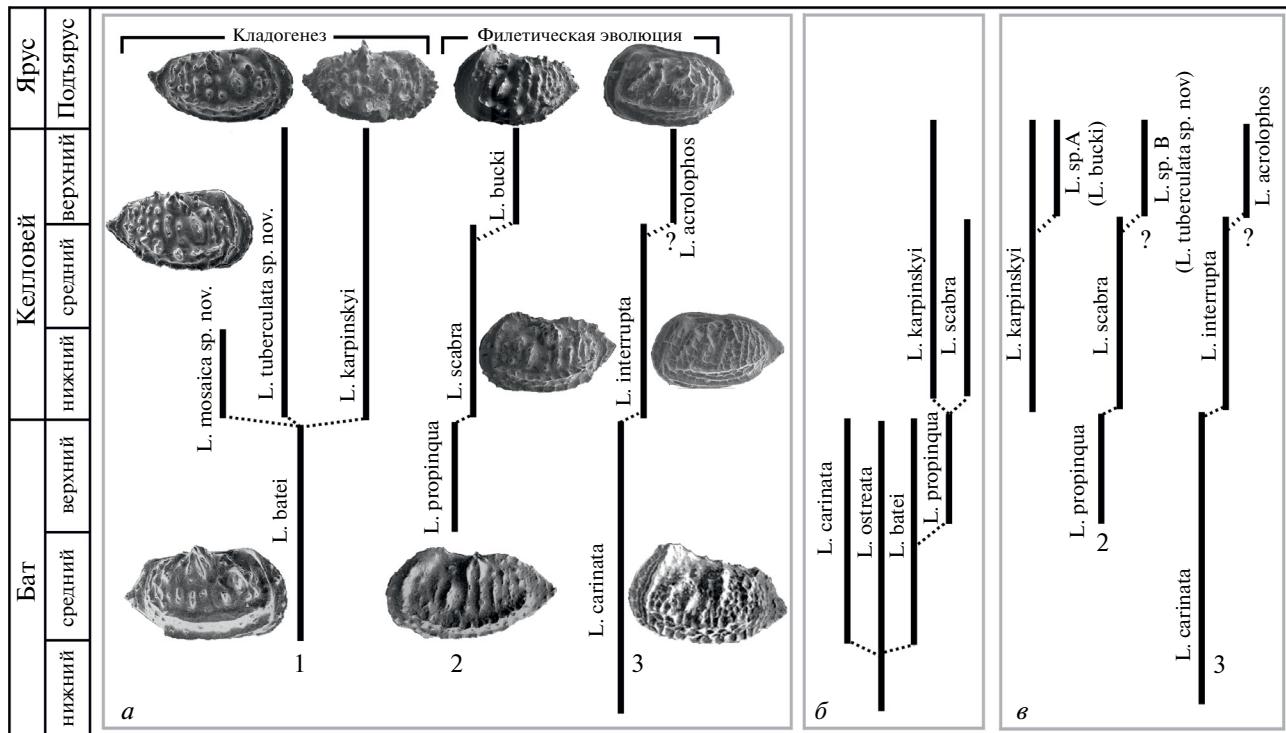
Появление в позднекелловейском веке *L. bucki* и *L. acrolophos*, по всей видимости, связано с еще одним трансгрессивным событием из Западной Европы в фазе *Athleta*, также эти виды являются маркерами трансгрессивных

событий (Тесакова и др. 2017; Tesakova, Shurupova, 2018).

Изученных лофоцитер можно разделить на три эволюционные ветви (рис. 7, *a*). Первая (рис. 7, *a1*) произошла от предкового вида *L. batei* Malz, 1975, известного из отложений среднего и верхнего бата Англии (Malz, 1975; Whatley, Ballent, 2004). К этой ветви принадлежат *L. tuberculata* sp. nov. (рис. 1), *L. mosaica* sp. nov. (рис. 6) и *L. karpinskyi* (табл. VI, фиг. 7–9). У *L. batei* макроскульптура состоит из сплошных L-образного и брюшного ребер и крупных шипов в центральной части створки. Остальные конулы на поверхности раковины выстраиваются в вертикальные цепочки. L-образное ребро на брюшной стороне у вида *L. mosaica* sp. nov. прерывистое в задней части; у *L. tuberculata* sp. nov. сплошное; у *L. karpinskyi* из крупных шипов. В их онтогенезах мезоскульптура развивается из крупноячеистой сетки с редкими конулами в пересечениях граней. Этот признак проявляется на раковинах ювенильных особей у предков *L. batei* (Malz, 1975) и сохраняется у потомков. У всех взрослых представителей *L. tuberculata* sp. nov. и *L. karpinskyi* мезоскульптура между шипами и конулами разглаживается, у *L. mosaica* sp.

нов. остается слабо выраженной на переднем и заднем концах.

Вторая эволюционная ветвь (рис. 7, а2) берет начало от вида *L. propinqua* Malz, 1975, известного из отложений верхнего бата Англии и Франции (Malz, 1975; Whatley, Ballent, 2004). От него в раннекелловейском веке произошел вид *L. scabra* (табл. VI, фиг. 10–12), от которого в позднекелловейское время произошел *L. bucki* (табл. VI, фиг. 13–15). Скульптура представителей этой ветви состоит из тонких гребневидных ребер: L-образного, брюшно-бокового и прерывистых вертикальных. В эволюции келловейских видов ребра в скульптуре раковины распадались на отдельные шипы. У *L. scabra* сохраняются сплошные L-образное и брюшно-боковое ребра, прерывистые вертикальные. У более позднего *L. bucki* остаются брюшно-боковое и вертикальные ребра, L-образное в задней части распадается на шипы. Мезоскульптура остракод этой эволюционной ветви развивается из мелкочаечистой сетки (онтогенез *L. propinqua* неизвестен). У *L. scabra* на ранних ювенильных стадиях сетка мезоскульптуры с редкими мелкими конулами (табл. VI, фиг. 12). У *L. bucki* сетка



**Рис. 7.** Эволюция представителей рода *Lophocythere* из келловейских отложений Англии, Франции и европейской части России, представители которых встречаются в Среднерусском море: *a* — предлагаемая автором последняя реконструкция родственных связей на основании изученного материала (в батском веке по литературным данным — Malz, 1975: *L. batei*, с. 127, табл. 1, фиг. 6, RV, самка; *L. propinqua*, с. 129, табл. 4, фиг. 29, LV, самка; *L. carinata*, с. 132, табл. 3, фиг. 17, LV, самка); *b*, *c* — взгляды разных авторов: *b* — Sheppard, 1981; *c* — Shurupova, Tesakova, 2019.

мезоскульптуры с конулами и с очень мелкими бугорками (табл. VI, фиг. 14, 15).

У *L. batei* отдельные шипы более крупные, с округлым основанием, за счет чего облик представителей этой группы более “шипастый”. У *L. propinqua* скульптура состоит из тонких прерывистых ребер, облик представителей этой эволюционной ветви более “ребристый”.

Третья эволюционная ветвь лофоцитер (рис. 7, а3), вероятнее всего, берет начало от вида *L. carinata* Blaszyk, 1967, известного из отложений бата Польши и Германии (Blaszyk, 1967; Malz, 1975; Whatley, Ballent, 2004). В раннекелловейском веке от него произошел вид *L. interrupta* (табл. VI, фиг. 1–3), от которого в позднем келловее произошел *L. acrolophos* (табл. VI, фиг. 4–6) (Shurupova, Tesakova, 2019; Шурупова, 2023). Макроскульптура у представителей этой группы сильно отличается от таковой у рассмотренных выше эволюционных ветвей. Она представлена сплошными ребрами: L-образным, брюшно-боковым и тремя вертикальными – изогнутыми, короткими, не доходящими до брюшной части L-образного ребра. Конулы и шипы, как у других изученных лофоцитер, отсутствуют.

У предкового вида *L. carinata* на всей поверхности створки между ребрами макроскульптуры ярко выражена крупноячеистая сетка мезоскульптуры. Этот признак прослеживается у потомка *L. interrupta*, начиная с самых ранних ювенильных стадий. У более позднего *L. acrolophos* сетка на всех возрастных стадиях выражена очень слабо. Т.к. мезоскульптура этих видов отличается с самых ранних стадий, возможно, между ними в среднекелловейском веке существовала неизвестная пока переходная форма (Shurupova, Tesakova, 2019; Шурупова, 2023), это отмечено на рис. 7, а3 знаком вопроса.

В публикации Р. Уэтли (Whatley, 1970) предлагаются реконструкции родственных связей для некоторых изученных лофоцитер. Вид *L. scabra* указан как предковый для *L. interrupta*. Оба вида известны с раннекелловейского века, но их скульптура сильно различается. У *L. interrupta* монолитные ребра макроскульптуры, ярко выраженная на всех возрастных стадиях крупноячеистая сетка мезоскульптуры без конул (табл. VI, фиг. 1–3), в то время как у *L. scabra* вертикальные ребра более тонкие и прерывистые, а грани сетки мезоскульптуры слабо выражены и с конулами (табл. VI, фиг. 10–12).

В диссертации Л. Шеппарт (Sheppard, 1981) реконструированы другие эволюционные связи

(рис. 7, б): вид *L. ostreata* (Jones et Sherborn, 1888), известный из батских отложений Англии (Malz, 1975) и Франции (Oertli, 1963), считается предковым для *L. carinata* и *L. batei*. От последнего происходит *L. propinqua*, который является предком *L. scabra* и *L. karpinskyi*. Отмечено, что эволюция скульптуры раковины у них шла по пути редукции сетки мезоскульптуры и развития крупных элементов макроскульптуры.

Однако скульптура раковины у *L. ostreata* сильно отличается от таковой у *L. batei* и остальных изученных лофоцитер. Макроскульптура *L. ostreata* более грацильная, из тонких ребер, а мезоскульптура представлена крупноячеистой сеткой, без вертикальных ребер и конул. Помимо прочего, форма раковины *L. ostreata* более прямоугольная.

В статье Я.А. Шуруповой и Е.М. Тесаковой (Shurupova, Tesakova, 2019) для некоторых из изученных лофоцитер реконструируются другие эволюционные ветви (рис. 7, в). Первая – *L. karpinskyi* → *L. bucki* (в цитируемой работе *L. sp. A*), которая выделяется на основании сходства замка раковины и L-образного ребра в брюшной части (рис. 7, в1). Но при изучении большей выборки остракод этого рода выявлено, что у *L. karpinskyi* шипы макроскульптуры более массивные и округлые в основании, его скульптура имеет больше сходств с *L. batei*. А у вида *L. bucki* мезоскульптура в онтогенезе представлена мелкоячеистой сеткой (в отличие от крупноячеистой у *L. karpinskyi*), ребра макроскульптуры тонкие (как у *L. scabra*). Вторая предложенная эволюционная ветвь (Shurupova, Tesakova, 2019): *L. propinqua* → *L. scabra* → ? → *L. tuberculata* sp. nov. (в цитируемой работе *L. sp. B*) (рис. 7, в2). Знак вопроса (здесь и на рис. 7) означает, что, возможно, между этими видами была неизвестная пока переходная форма. Отмечены элементы сходства: нерасчлененное в брюшной части L-образное ребро и вертикальные ребра из цепочек конул. Скульптура у *L. propinqua* и *L. scabra* имеет схожий облик – тонкие ребра из шипов и конул. Но скульптура *L. tuberculata* sp. nov. отличается от таковой этих видов более массивными ребрами и шипами. Реконструкция третьей эволюционной ветви (описанной также в: Шурупова, 2023) – *L. interrupta* → ? → *L. acrolophos* – в настоящей работе не претерпевает изменений (рис. 7, в3). А в качестве наиболее подходящего предкового вида предложен *L. carinata* на основании сходства скульптуры раковины: сплошных ребер макроскульптуры и крупноячеистой сетки мезоскульптуры.

По последним изученным данным, эволюцию ветви лофоцитер, берущей начало от *L. batei* (рис. 7, *a1*), можно охарактеризовать как кладогенез: от одного предкового вида произошло три дочерних. Эволюцию лофоцитер, произошедших от *L. propinqua* (рис. 7, *a2*) и от *L. carinata* (рис. 7, *a3*) можно описать как филетическую эволюцию, или анагенез: виды последовательно сменяли друг друга во времени, без возникновения сестринских групп. Согласно данным Шеппарт (Sheppard, 1981), эволюцию некоторых келловейских лофоцитер можно описать как кладогенез (рис. 7, *b*). А по данным Шуруповой и Тесаковой (Shurupova, Tesakova, 2019), можно выделить одну из разновидностей кладогенеза – “латеральный кладогенез” (“budding cladogenesis” в: Foote, 1996): когда предковый вид не исчезает после того, как от него отделилась боковая эволюционная ветвь потомков (рис. 7, *b1*). Для двух остальных ветвей (рис. 7, *b2*, *b3*) можно отметить анагенез.

Эволюционная терминология принята согласно работам: Симпсон, 1948; Грант, 1991; Foote, 1996; Futuyma, Kirkpatrick, 2017.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения нового материала и детального анализа онтогенеза скульптуры раковины предложены уточненные реконструкции родственных связей для среднеюрских остракод *Lophocythere*. Их можно разделить на три эволюционные ветви (рис. 7, *a*): *L. batei* → *L. mosaica* sp. nov., *L. tuberculata* sp. nov., *L. karpinskii* (скульптура характеризуется крупными шипами); *L. propinqua* → *L. scabra* → *L. bucki* (в скульптуре ярко выражены прерывистые ребра); *L. carinata* → *L. interrupta* → ? → *L. acrolophos* (скульптура представлена сплошными ребрами и крупной сеткой).

Показано, что лофоцитеры из Среднерусского моря благодаря длительной истории в этом палеобассейне, разнообразию видов внутри рода и ярко выраженной скульптуре раковины являются удобным и перспективным модельным объектом для эволюционных исследований и изучения длительных эволюционных процессов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубочайшую благодарность рецензенту Л.М. Мельниковой (ПИН РАН) за ценные советы по улучшению статьи и обсуждение текста. А также выражает признательность А.Ю. Журавлеву (МГУ, ПИН РАН),

Е.М. Тесаковой (МГУ, ГИН РАН) и С.Н. Лысенкову (МГУ) за всестороннюю помощь и поддержку.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет гранта Российского научного фонда (проект № 22-14-00258). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грант В.* Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.  
*Лев О.М., Кравец В.С.* Юрские остракоды Тимано-Печорского региона и их стратиграфическое значение // Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазоносных бассейнов СССР. Л., 1982. С. 65–78.  
 Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2004. 223 с.  
*Никитенко Б.Л.* Стратиграфия, палеобиогеография и биофации юры Сибири по микрофауне (фораминиферы и остракоды). Новосибирск: Паралль, 2009. 680 с.  
 Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 3. Остракоды кайнозоя / Ред. Б.С. Соколов. Л.: Недра, 1989. 233 с.  
 Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. Б.С. Соколов. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. 244 с.  
*Пяткова Д.М., Пермякова М.Н.* Фораминиферы и остракоды юры Украины. К.: Наук. думка, 1978. 289 с.  
*Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т.* Палеогеография Русской платформы в юрское и меловое время. Л.: Недра, 1967. 260 с. (Тр. н.-и. геол.-развед. нефтяного ин-та. Вып. 62).  
*Симпсон Дж.Г.* Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1948. 360 с.  
*Тесакова Е.М., Стреж А.С., Гуляев Д.Б.* Новые остракоды из нижнего келловея Курской области // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 25–36.  
*Тесакова Е.М., Шурупова Я.А., Устинова М.А.* Стратиграфия келловея и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и наннопланктону // Тр. Геол. ин-та РАН. 2017. Т. 615. С. 264–300.  
*Шурупова Я.А.* Гетерохронии и половой диморфизм среднеюрских *Lophocythere* Sylvester-Bradley, 1948 (Ostracoda, Crustacea) Русской плиты // Юрская система России: проблемы стратиграфии

- и палеогеографии. Матер. IX Всеросс. совещ.: Сыктывкар, 9–16 сентября 2023 г. / Ред. М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов, Е.М. Тесакова. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2023. С. 172–174.
- Blaszyk J.* Middle Jurassic ostracods of the Czestochowa region (Poland) // Acta Palaeontol. Pol. 1967. V. 12. № 1. P. 1–75.
- Foote M.* On the probability of ancestors in the fossil record // Paleobiology. 1996. V. 22. № 2. P. 141–151.
- Franz M., Tesakova E.M., Behr E.* Documentation and revision of the index ostracods from the Lower and Middle Jurassic in SW Germany according to Buck (1954) // Palaeodiversity. 2009. V. 2. P. 119–167.
- Futuyma J.D., Kirkpatrick M.* Evolution (4th Ed.). Sinauer, Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2017. 599 p.
- Gründel J.* Zur Fassung der Gattung *Lophocythere* (Ostracoda, Crustacea) // Z. Geol. Wiss. Berlin. 1973. Bd 1. № 5. S. 581–585.
- Horne D.J., Cohen A., Martens K.* Taxonomy, morphology and biology of Quaternary and living Ostracoda // The Ostracoda: Applications in Quaternary Research. 2002. P. 5–36 (Geophys. Monogr. Ser. V. 131).
- Malz H.* Ostracoden-Studien im Dogger, 8: Die Arten der Gattung *Lophocythere*, ihre stratigraphische und regionale Verbreitung // Senckenb. Lethaea. 1975. V. 56. № 2/3. S. 123–145.
- Oertli H.J.* Ostracoden als Salzgehalts-Indikatoren im oberen Bathonien des Boulonnais // Eclog. Geol. Helv. 1975. V. 50. № 2. P. 279–283.
- Sheppard L.M.* Middle Jurassic Ostracoda from Southern England and Northern France. Thesis Ph.D. Univ. of London, 1981. 214 p.
- Shurupova Ya.A., Tesakova E.M.* Species interrelatedness in the genus *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 (Ostracoda) in the Late Callovian of the Russian Plate // Paleontol. J. 2019. V. 53. № 9. P. 933–938.
- Tesakova E.M.* Callovian and Oxfordian ostracodes from the Central region of the Russian Plate // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. № 2. P. 107–227.
- Tesakova E.* Late Callovian and Early Oxfordian ostracods from the Dubki section (Saratov area, Russia): implications for stratigraphy, paleoecology, eustatic cycles and palaeobiogeography // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2008. V. 249. № 1. P. 25–45.
- Tesakova E.M.* Ostracode-based reconstruction of paleodepths in the Early Callovian of the Kursk region, Central Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 10. P. 1214–1229.
- Tesakova E.M., Shurupova Ya.A.* Ostracod analysis of the Callovian and Lower Oxfordian deposits of the Mikhailovcement section (Ryazan region): methods and results // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 13. P. 1561–1582.
- Whatley R.C.* Scottish Callovian and Oxfordian Ostracoda // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1970. V. 19. № 6. P. 299–358.
- Whatley R.C., Ballent S.* A review of the Mesozoic ostracod genus *Lophocythere* and its close allies // Palaeontology. 2004. V. 47. Pt 1. P. 81–108.
- Whatley R.C., Ballent S., Armitage J.* Callovian Ostracoda from the Oxford Clay of southern England // Rev. Españ. Micropaleontol. 2001. V. 33. № 2. P. 135–162.
- Wilkinson I.P., Whatley R.C.* Upper Jurassic (Callovian–Portlandian) // Ostracods in British Stratigraphy / Eds. J.E. Whittaker, M.B. Hart. Geol. Soc. London, 2009. P. 241–287 (TMS Spec. Publ. № 3).

#### Объяснение к таблице VI

Левые створки раковин *Lophocythere*, вид снаружи, СЭМ, масштабная линейка 100 мкм.

Фиг. 1–3. *Lophocythere interrupta* Triebel, 1955: 1 – экз. КМА2-107, Ad., самка; 2 – экз. Kursk-8, A-4; 3 – экз.

КМА3-14, A-6; нижний келловей, разрез Михайловский рудник (Курская обл.), все экз. из образца № КМА-8.

Фиг. 4–6. *Lophocythere acrolophos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001: 4 – экз. MC2-115, Ad., самка; 5 – экз.

MC2-408, A-2; 6 – экз. MC2-403, A-4; верхний келловей, разрез Михайловцемент (Рязанская обл.), все экз.

из образца № 13, аммонитовая зона Athleta.

Фиг. 7–9. *Lophocythere karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955): 7 – экз. MC2-16, самка; 8 – экз. MC2-20,

A-3; 9 – экз. MC2-24, A-4; верхний келловей, разрез Михайловцемент (Рязанская обл.), все экз. из образца № 8, аммонитовая зона Coronatum.

Фиг. 10–12. *Lophocythere scabra* Triebel, 1951: 10 – экз. КМА2-6, Ad., самка, обр. № КМА-7; 11 – экз. КМА-41, обр. № КМА-7, A-2; 12 – экз. КМА-36, A-5, обр. № КМА-6; нижний келловей, разрез Михайловский рудник (Курская обл.)

Фиг. 13–15. *Lophocythere bucki* Lutze, 1960: 13 – экз. MC2-313, Ad., самка, обр. № 15; 14 – экз. MC-342, A-3, обр. № 13; 15 – экз. MC2-351, A-4, обр. № 14; верхний келловей, разрез Михайловцемент (Рязанская обл.), аммонитовая зона Athleta.

## New Data About Evolution of the Middle Jurassic Ostracod Genus *Lophocythere* Silvester-Bradley of the Russian Plate

Ya. A. Shurupova<sup>1,2</sup>

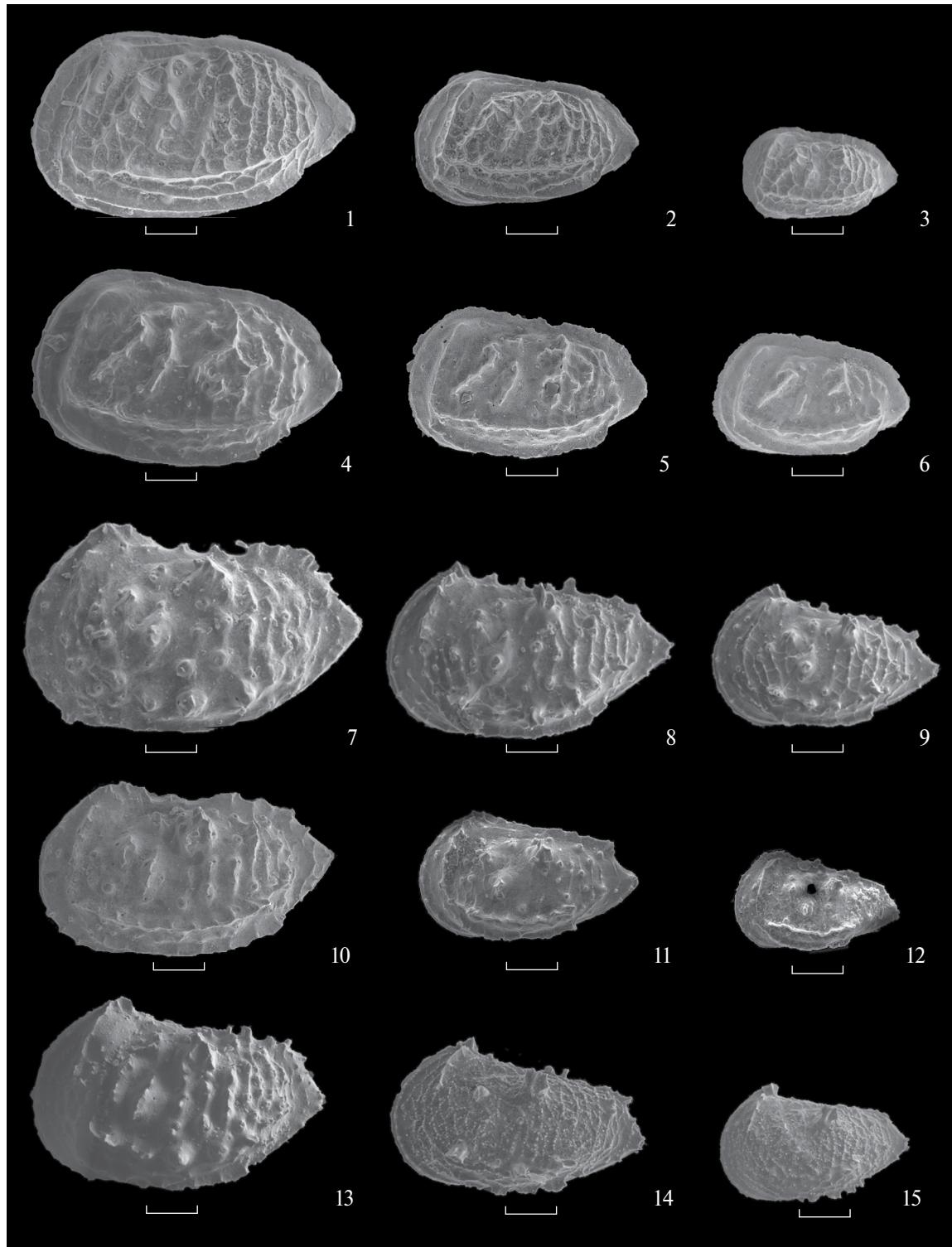
<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

Important for stratigraphy ostracods of the genus *Lophocythere* (family Progonocytheridae) from the Middle Jurassic strata of the Central European Russia (sections Mikhailovsky rudnik, boreholes № 4, № 7, Kursk region and Mikhailovcement, Ryazan region) were studied. This article provides an updated review of the evolution of this taxa, three evolutionary lineages reconstructed: *L. batei* Malz, 1975 → *L. mosaica* sp. nov., *L. tuberculata* sp. nov., *L. karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955); *L. propinqua* Malz, 1975 → *L. scabra* Triebel, 1951 → *L. bucki* Lutze, 1960; *L. carinata* Blaszyk, 1967 → *L. interrupta* Triebel, 1955 → ? → *L. acrolophos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001. The evolution of the first lineage can be characterized as cladogenesis (the origin of three species from the common ancestor). The evolution of the other two lineage can be described as anagenesis (or phyletic evolution) (species successively replace each other over time). A new species *Lophocythere tuberculata* sp. nov. is described from the lower Callovian (Subpatruus and Koenigi ammonite zones) and upper Callovian (Athleta ammonite zone, Spinosum subzone) of the Kursk and Ryazan regions and *L. mosaica* sp. nov. is described from the lower Callovian (Gowerianus and Calloviense ammonite zones) of the Kursk region.

**Keywords:** Ostracoda, microevolution, Middle Jurassic, Callovian, Russian Plate, cladogenesis, anagenesis

Таблица VI



УДК 565.33:551.762.23(47)

## НОВЫЕ NEUROCYTHERE И TERQUEMULA (OSTRACODA, CRUSTACEA) ИЗ КЕЛЛОВЕЯ РУССКОЙ ПЛИТЫ

© 2025 г. Е. М. Тесакова<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

<sup>b</sup>Геологический институт РАН, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: ostracon@rambler.ru

Поступила в редакцию 06.09.2024 г.

После доработки 30.09.2024 г.

Принята к публикации 30.09.2024 г.

Из келловея Русской плиты описаны новые виды *Neurocythere margaritae*, *N. parva* и *Terquemula pseudoflexicosta*. Первые два образуют стратиграфическую последовательность с распространением *N. margaritae* в нижнем–среднем келловее, зоны *Subpatruus–Jason*, и *N. parva* в среднем–верхнем келловее, зоны *Coronatum–Lamberti*. Их морфология идентична, а размеры разные, что позволяет различить эти таксоны и доказать их генетическое родство. Дочерний *N. parva* произошел от *N. margaritae* путем геронтоморфоза с минификацией. Принадлежность новых видов к единой родословной позволяет установить новые одноименные филозоны для нижнего–среднего и среднего–верхнего келловея Русской плиты. Вид *T. pseudoflexicosta* известен из нижнего келловея, зона *Koenigi*.

**Ключевые слова:** новые виды, эволюция, геронтоморфоз, минификация, новые филозоны, средняя юра

DOI: 10.31857/S0031031X25010064, EDN: CPEVFY

### ВВЕДЕНИЕ

Настоящая статья является продолжением систематического изучения юрских остракод Русской плиты, начатого автором более 20 лет назад. Значимым и стратиграфически важным компонентом фауны является род *Neurocythere* Whatley, 1970, появившийся в Западной Европе в конце байоса (Whatley, 1970; Gruendel, 1975), но на Русскую плиту попавший лишь в келловее, начиная с фазы *Subpatruus* (Колпенская, 1999, 2002; Tesakova, 2003, 2013; Тесакова и др., 2009). Русские келловейские *Neurocythere* представлены видовой группой *N. cruciata* ssp. [= *N. catephracta* (Mandelstam in Lyub., 1955)] с подвидами *N. cruciata cruciata* (Triebel, 1951) и *N. c. franconica* (Triebel, 1951); *N. alata* (Whatley, 1970), *N. dulcis* (Lyubimova, 1955), *N. zmeinkensis* (Tesakova, 2003), *N. flexicosta flexicosta* (Triebel, 1951), *N. f. lutzei* Whatley, 1970 [сначала ошибочно определенный Е.М. Тесаковой (Тесакова и др., 2017) как *N. flexicosta labyrinthos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001], *N. flexicosta* ssp. A и *N. flexicosta “ovata”*. В оксфорде известен *N. oxfordiana* (Lutze, 1960), а в кимеридже *N. jakovlevae* Kolpenskaya

in Tesakova et al., 2012 (Любимова, 1955; Колпенская, 1999, 2002; Тесакова, 2003, 2008, 2013; Тесакова и др., 2009, 2017; Тесакова et al., 2012 и др.). Здесь уместно пояснить, что ошибочное отнесение верхнекелловейских (зона *Lamberti*) экземпляров *N. flexicosta lutzei* из разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) к *N. flexicosta labyrinthos* связано с совершенно одинаковой морфологией этих подвидов. Различить их можно только по размерам: если длина раковины *N. flexicosta lutzei* варьирует в пределах 0.71–0.89, то у *N. f. labyrinthos* – 0.60–0.69 мм (Whatley et al., 2001, с. 156), что и затруднило определение.

Аналогичная ситуация сложилась с изученными в настоящей статье “флексикостами” из келловея Русской плиты (Тесакова, 2003, 2008, 2013; Тесакова и др., 2009, 2017) – *Neurocythere margaritae* sp. nov. из нижнего – нижней части среднего келловея морфологически не отличим от *N. parva* sp. nov. из верхней части среднего – верхнего келловея, но имеет большие размеры, что позволило установить два новых хронотаксона. Таким образом, целью статьи является ревизия русских остракод, ранее отнесенных

к группе “flexicosta”, в т.ч. и в открытой номенклатуре, а также систематическое описание новых видов *N. margaritae* sp. nov., *N. parva* sp. nov. и *Terquemula pseudoflexicosta* sp. nov., выявление их предков и реконструкция для двух первых видов филолинии, на основе которой предлагаются новые филозоны для детализации остракодовой шкалы Русской плиты.

Для научных учреждений, упомянутых в статье, принятые следующие аббревиатуры: ВГУ (Воронежский государственный ун-т), ГИН РАН (Геологический ин-т Российской академии наук, Москва), МГУ (Московский государственный ун-т имени М.В. Ломоносова), ПИН РАН (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва), ЯГПУ (Ярославский государственный педагогический ун-т им. К.Д. Ушинского).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для написания статьи являются остракоды рода *Neurocythere* из нижнего келловея Курской обл. из карьера Михайловского горно-обогатительного комбината (ГОК) и скв. 7, пробуренной к северу от Курска в 70–80 км восточнее Железногорска (рис. 1). В разрезе открытого карьера в зоне *Subpatruis*, биогоризонт *Ch. saratovensis* (= *Ch. croyloides*) обнаружено два экз. самок и один самец *N. margaritae* sp. nov. (Тесакова и др., 2009, табл. 3, фиг. 18, 19), в зоне *Koenigi* – восемь экз. самок и самцов того же вида (Тесакова, 2003, табл. 13, фиг. 17). В нижнем келловее скв. 7, остракодовая зона *Praeschuleridea wartae*–*Pleurocythere kurskensis* [отвечает верхней части зоны *Subpatruis*, биогоризонту *Saratovensis* – среднему келловею, зона *Jason* (Тесакова, Сельцер, 2022)], было найдено 312 экз. самок, самцов и ювенилей *N. margaritae* sp. nov. (Тесакова, 2013, рис. 6, табл. 6, фиг. 7).

Экземпляры *N. parva* sp. nov. были изучены из среднего и верхнего келловея разрезов Змеинка и Михайловцемент (Рязанская обл.) (рис. 1). В разрезе Михайловцемент в зоне *Coronatum* найдено 20 экз. (Тесакова, 2003, рис. 3, табл. 13, фиг. 13, 15) и позже еще 25 экз. (Тесакова и др., 2017, рис. 3, табл. 3, фиг. 14, 15), в зоне *Athleta* – 7 экз. (Тесакова и др., 2017, рис. 3). В разрезе Змеинка в отложениях зоны *Lamberti* встречено два экз. (Тесакова, 2003, рис. 4, табл. 13, фиг. 14, 16). Описания всех упомянутых разрезов опубликованы в процитированной литературе.

Весь материал отличается хорошей и прекрасной сохранностью. Образцы породы (глины

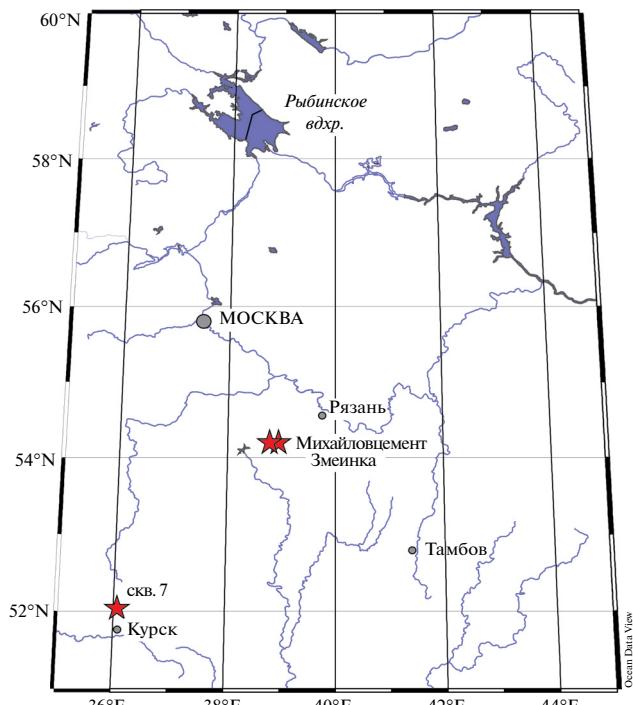


Рис. 1. Схема расположения изученных разрезов (отмечены звездочками).

и алевролиты массой по 0.3–0.5 кг) были отобраны из карьера Михайловского ГОКа в разное время Л. Гуськовой (МГУ) и Д.Б. Гуляевым (Комиссия по юрской системе России), из скв. 7 – А.В. Черешинским (ВГУ), из разрезов Змеинка и Михайловцемент – автором статьи. Все образцы отмыты автором стандартным методом кипячения с содой и последующей промывкой под струей воды на сите с ячеей 0.1 мм. Отбор и изучение остракод проводились под бинокуляром МБС-9 и под сканирующими микроскопами CamScan и Tescan Vega-2 в кабинете приборной аналитики ПИН РАН.

Измерения створок и раковин производились в программе ImageJ. При измерении длины не учитывалась кайма, в силу того, что она сохранялась не у всех экземпляров и, как правило, не в полном объеме.

Коллекции остракод хранятся на каф. региональной геологии и истории Земли МГУ им. М.В. Ломоносова (г. Москва) под №№ 300-Ки и 300-Kusk (Михайловский ГОК и скв. 7, Курская обл.), МС-2 (Михайловцемент, Рязанская обл.) и в ПИН РАН, № 4843.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Систематика надродовых таксонов принята по “Практическому руководству ...” (1999)

и приведена в соответствие с “International Code” (1999), терминология различных элементов раковин остракод взята по “Практическому руководству...” (1989). При измерении параметров раковин или отдельных створок приняты следующие сокращения: Д – длина, ВПК – высота переднего конца, ВЗК – высота заднего конца, Т – толщина, Д/В – отношение длины к максимальной высоте (здесь – к ВПК), juv. – ювенильная особь. Возрастные стадии ювенилий обозначают от A1 (последняя перед половой зрелостью) до A9 (первая после выхода из яйца). Размеры раковин остракод: маленькие – до 0.50 мм, средние – от 0.50 до 0.70 мм, крупные – свыше 0.70 мм.

## ОТРЯД PODOCOPIDA

### ПОДОТРЯД CYTHEROCOPINA

#### НАДСЕМЕЙСТВО PROGONOCYTHERAICEA SYLVESTER- BRADLEY, 1948

СЕМЕЙСТВО NEUROCYTHERIDAE GRUENDEL, 1975

Под *Neurocythere* Whatley, 1970

*Neurocythere margaritae* Tesakova, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1–15

*Lophocythere flexicosta flexicosta*: Пермякова, 1975, с. 108, табл. 1, фиг. 5, а, б (part.).

*Crucicythere flexicosta*: Пяткова, Пермякова, 1978, с. 146, табл. 62, фиг. 1, а–г (part.).

*Neurocythere flexicosta flexicosta*: Тесакова и др., 2009, табл. 3, фиг. 18, 19.

*Neurocythere flexicosta* ssp. A: Tesakova, 2013, табл. 6, фиг. 7.

Название вида – в честь микропалеонтолога М.Н. Пермяковой.

Голотип – МГУ, № 300-Ки-1-97, левая створка самки; Курская обл., скв. 7, гл. 135 м; нижний келловей, остракодовая зона *Wartae-Kurskensis* (табл. VII, фиг. 1).

**Описание.** Раковина средних и крупных размеров, умеренно выпуклая, трапециевидная при виде со спинной стороны, при виде сбоку изометрическая и овальная (самки; табл. VII, фиг. 1, 2, 4, 5, 7, 8) или удлиненная и округло-прямоугольная (самцы; табл. VII, фиг. 10, 11, 13, 14). Левая створка больше правой, охватывает ее по передне- и заднеспинному углам, незначительно по спинному краю. Наибольшая длина находится чуть ниже середины высоты, наибольшая высота – в передней трети, наибольшая толщина в заднебрюшной части раковины. Спинной край прямой при виде изнутри, а при виде снаружи слабовогнутый в центральной части за счет развитых кардинальных углов (особенно на левой створке).

На левой створке в передний и задний края переходит через округлые кардинальные углы (задний угол более тупой, чем передний), на правой – через отчетливые уступы. Брюшной край при виде снаружи прямой (у самцов) или слабовыпуклый (у самок) за счет широкого брюшного ребра, нависающего над ним; и вогнут посередине при виде изнутри. С передним и задним краями спрягается плавно; непараллелен спинному краю и конвергирует к заднему концу. Передний конец высокий, равномерно дугообразно закруглен, слабо скосен сверху на левых створках, на правых – сильнее; широко уплощен. Задний конец ниже переднего, округло-треугольный на левых створках и более заостренный на правых, сильнее скосен сверху; широко уплощен.

На поверхности створки развиты четыре крупных гребневидных продольных ребра и одно тонкое субвертикальное в верхней половине переднего конца. Длинное спинное ребро, слабовыпуклое в задней и средней части, резко отклоняется книзу и пересекает передний конец под углом примерно 45°; на переднем конце оно сливается с верхним из брюшных ребер. От места их слияния берет начало короткое косое ребро, которое пересекает передний конец и достигает его края ниже середины высоты. В месте слияния спинного и брюшного ребер образуется треугольная фигура из трех крупных ячеек. Брюшное ребро слабовыпуклое, длиннее спинного и, в отличие от него, пересекает задний конец и достигает заднего края. Нижнее из брюшных ребер такое же длинное и слабовыпуклое, нависает над брюшным краем, перекрывает его при виде сбоку и может достигать переднего и заднего краев. Между ним и брюшным краем, на брюшной поверхности, развито несколько тонких продольных ребрышек. Срединное ребро (самое короткое из продольных) протягивается почти горизонтально; в задней части плавно соединяется со спинным, образуя круглую петлю, а в передней части отклоняется книзу и обрывается ниже середины высоты. Субвертикальное короткое ребро, развитое на переднем конце и параллельное его краю, начинается в районе переднеспинного угла, может прослеживаться на спинной стороне (в передней половине), нижним концом упирается в косое ребро, пересекающее передний конец, где может сопрягаться с нижним из брюшных ребер. Вся межреберная поверхность покрыта крупными четырех-пятигранными ячейками с невысокими тонкими мурелями. На уплощенных и гладких частях переднего и заднего концов ячейки наиболее крупные и наименее заметные, в силу нитевидной толщины мурелей. Вся поверхность створки: плоские передний и задний

концы, днища ячеек, поверхность тонких мурий и крупных ребер, стенки конулей – покрыта множеством мелких гранул, за исключением глазного пятна. Крупное округлое слабовыпуклое глазное пятно расположено под переднеспинным кардинальным углом.

Во многих ячейках различаются небольшие эксцентричные ситовидные поры, часто приподнятые на конулях.

Замок правой створки самки представлен крупными краевыми зубами, рассеченными на семь (передний) и восемь (задний) узких зубчиков и узким срединным желобком, расширяющимся в передней части и осложненным ямками и ямкогруппами; зубная формула  $7[1+4:2+5-7]8^1$ . Поровоканальная зона широкая, без вестибуля. Аддуктор выражен субвертикальным рядом из четырех округлых слабоудлиненных рубцов с двумя крупными мандибулярным (округлым) и антеннальным (сердцевидным) отпечатками перед ними.

*Половой диморфизм* выражается в более крупных и длинных раковинах самцов. Брюшной край при виде снаружи у самцов прямой, а у самок слабовыпуклый (за счет нависающего брюшного ребра). Кроме того, у самцов не развито косое нитевидное ребрышко в заднеспинной части раковины, которое есть у самок.

#### Размеры в мм:

	Д	ВПК	ВЗК	Т
голотип МГУ, № 300-Ku-1-97 (самка)	0.60	0.36	0.26	1.67
МГУ, № 300-Kusk-149 (самка)	0.58	0.31	0.21	1.87
МГУ, № 300-Kusk-150 (juv. A1-A2)	0.55	0.33	0.20	1.67
МГУ, № 300-Ku-2-27 (самка)	0.60	0.37	0.26	1.62
МГУ, № 300-Ku-1-100 (самка)	0.59	0.31	0.21	1.90
МГУ, № 300-Kusk-147 (juv. A1-A2)	0.57	0.30	0.21	1.90
МГУ, № 300-Ku-1-96 (самка)	0.57	0.35	0.23	1.63
МГУ, № 300-Ku-2-30 (самка)	0.59	0.36	0.23	1.64
МГУ, № 300-Ku-1-108 (juv. A3-A4)	0.51	0.28	0.17	1.82
МГУ, № 300-Ku-1-103 (самец)	0.65	0.33	0.24	1.97
МГУ, № 300-Ku-1-104 (самец)	0.65	0.30	0.23	2.17
МГУ, № 300-Ku-2-28 (juv. A3-A4)	0.50	0.28	0.15	1.79
МГУ, № 300-Ku-2-29 (самец)	0.64	0.35	0.20	1.83
МГУ, № 300-Ku-2-31 (самец)	0.71	0.34	0.23	2.09
МГУ, № 300-Ku-2-18 (juv. A5-A6)	0.42	0.23	0.13	1.83

1 При описании замка используется зубная формула, где первая цифра отвечает числу секвенций переднего зуба [в квадратных скобках характеризуется строение желобка: подчеркнутые цифры означают число ямкогрупп (первое число) и число сгруппированных ямок (число после двоеточия), не подчеркнутые числа – одиночные ямки, расположенные перед и после ямкогрупп], последняя цифра означает число секвенций заднего зуба.

**Изменчивость.** Длина самок варьирует в пределах 0.57–0.64 мм, у самцов 0.65–0.71 мм; отношение Д/В у самок 1.62–1.94, у самцов 1.67–2.17. Срединное ребро, как правило, прямое (например, табл. VII, фиг. 1, 6, 8), но может слабо (табл. VII, фиг. 5, 13) или сильно (табл. VII, фиг. 7) undулировать или даже прерываться (табл. VII, фиг. 4). В его передней части, в месте перегиба книзу или перед ним, может развиваться короткое слабое ребрышко, направленное вверх перпендикулярно к нисходящей ветви спинного ребра (табл. VII, фиг. 2, 6, 11), и иногда соединяться с ним (табл. VII, фиг. 10). Спинное ребро (его горизонтальная часть) может иметь седловину посередине (табл. VII, фиг. 7), как это наблюдается на ювенильных стадиях A5-A6 и A3-A4 (табл. VII, фиг. 9, 12, 15). В задней трети раковины, между спинным и срединным ребрами, мурии иногда образуют нитевидное ребрышко – короткое прямое (табл. VII, фиг. 1, 3) или длинное косое, достигающее заднего конца срединного ребра (табл. VII, фиг. 4, 7). Лучше всего это нитевидное ребрышко заметно на ювенильных экз. (табл. VII, фиг. 9, 12, 15); у самок становится слабо различимым, а у самцов не выражено совсем.

*Возрастные изменения* проявляются в форме раковин ювенилий: чем экз. моложе, тем задний конец ниже, а очертания все более приближаются к треугольным (табл. VII, фиг. 3, 6, 9, 12, 15). Скульптура в онтогенезе почти не изменяется, за исключением спинного ребра: с седловиной посередине у особей не старше A5–A6 (табл. VII, фиг. 15), “горбатого” в задней половине у особей не старше A3–A4 (табл. VII, фиг. 9, 12, 15) и выпрямляющегося на стадиях A1–A2 (табл. VII, фиг. 3, 6).

**Сравнение.** От морфологически неотличимого дочернего таксона *N. parva* отличается большей длиной раковины при одинаковой высоте: если у самок *N. margaritae* Д = 0.57–0.64 мм, то у самок *N. parva* Д = 0.54–0.56 мм (ВПК у *N. margaritae* 0.30–0.37, у *N. parva* 0.30–0.35), и большим соотношением Д/В: у *N. margaritae* 1.62–1.94, а у *N. parva* 1.60–1.80.

От наиболее похожего по форме раковины и расположению ребер *N. caesa caesa* (Triebel, 1951) (табл. VIII, фиг. 14), известного из бата и келловея Германии, Англии, Парижского бассейна, Польши и Канады (Triebel, 1951, с. 96, табл. 48, фиг. 42–45; Lutze, 1960, с. 431, табл. 35, фиг. 7; Malz, 1962, табл. 24, фиг. 6e; Dépêche, 1969, с. 271, табл. 3, фиг. 1, 2.; Ascoli, 1976, табл. 8, фиг. 1; Herngreen et al., 1983, табл. 3,

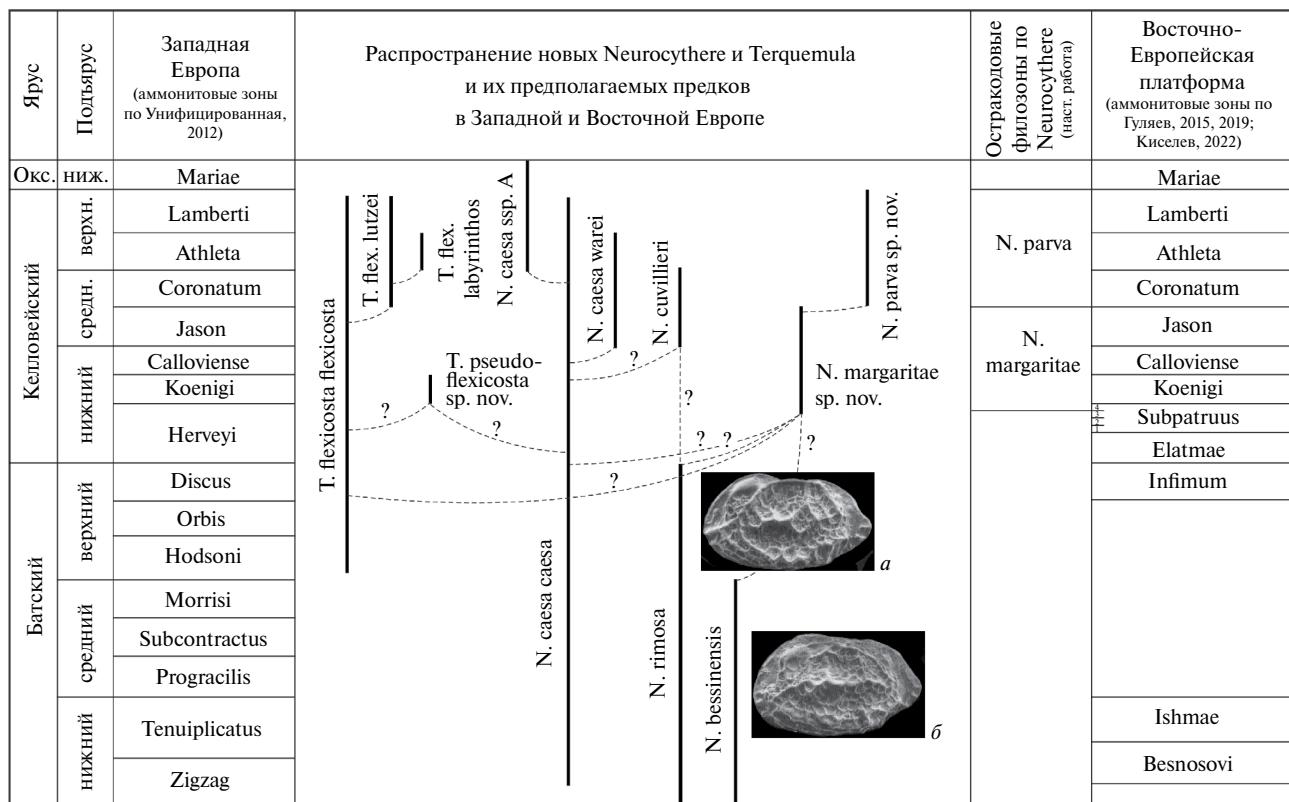
фиг. 6, 7; Bielecka et al., 1988, с. 170, табл. 66, фиг. 5; Whatley, Ballent, 2004, с. 100; Franz et al., 2009, с. 145, табл. 5, фиг. 4; Wilkinson, Whatley, 2009, табл. 7, фиг. 13, 14), отличается более изометричной (менее удлиненной) раковиной, меньшими размерами (у *N. caesa*  $D = 0.78\text{--}0.90$  мм; Triebel, 1951, с. 98), нитевидным косым ребрышком из высоких мурий, расположенным между спинным и срединным ребрами в задней трети вместо хорошо развитого ребра у сравниваемого вида, а также соединением спинного ребра со срединным на заднем конце и брюшным на переднем конце.

От сходного по скульптуре *N. caesa warei* Whatley, Ballent et Armitage, 2001 (табл. VIII, фиг. 15) из среднего келловея, зона Jason, Северной Германии (Lutze, 1960, с. 431, табл. 36, фиг. 1) и верхнего келловея, зона Athleta, Оксфордских глин из кирпичного завода Калверта (Букингемшир, Англия) (Whatley et al., 2001, с. 152, табл. 4, фиг. 16–18, табл. 5, фиг. 1–3) отличается меньшими размерами (у самок *N. caesa warei*  $D = 0.67$ –073 мм) и изометричной,

овальной при виде сбоку раковиной (вместо удлиненно-прямоугольной у *N. caesa warei*), а также хорошо развитым на всем протяжении спинным ребром (сопряженным со срединным и брюшным ребрами) и отсутствием короткого субгоризонтального ребра в задней трети раковины между срединным ребром и спинным краем (как у *N. caesa warei*).

От похожего по форме раковины, скульптуре и размерам *N. cuvillieri* (Dépêche) (табл. VIII, фиг. 13) из среднего келловея Лотарингии (Парижский бассейн) (Dépêche, 1969, с. 273, табл. 1, фиг. 8, 9) отличается хорошо развитым срединным ребром, а также округлым и симметричным (менее скошенными в верхней части) передним концом и задним концом без резко выраженного уступа (более округлым).

От сходного по количеству и взаиморасположению ребер *N. rimosa* (Dépêche, 1973) (рис. 2, *a*) из терминального байоса и бата Парижского бассейна, Южной Англии и Германии (Dépêche, 1973, с. 218, табл. 1, фиг. 9–14; 1985, табл. 30, фиг. 2; Sheppard, 1981, с. 83, табл. 13, фиг. 2–5;



**Рис. 2.** Распространение новых *Neurocythere* и *Tegquemula* и их предполагаемых предков в Западной и Восточной Европе и их стратиграфическое значение. Обозначения: а – *N. rimosa* (Dérèche, 1973), экз. OS 9064, ЛС самки ( $D = 0.54$  мм) из нижнего бата, нижней фуллеровой земли Бата (Сомерсет, Англия) (Wilkinson, Whatley, 2009, табл. 2, фиг. 7); б – *N. bessinensis* (Dérèche, 1973) экз. OS 9061, ЛС самки ( $D = 0.60$  мм), местонахождение и возраст те же (Wilkinson, Whatley, 2009, табл. 2, фиг. 10). Подразделения зоны *Subpatruus*, биогоризонты (по: Гуляев, 2015): 1 – *C. surensis*, 2 – *C. subpatruus*, 3 – *C. uzhovkensis*, 4 – *Ch. saratovensis*.

Bate, 2009, табл. 2, фиг. 7–9; Wilkinson, Whatley, 2009, табл. 2, фиг. 7; Franz et al., 2014, рис. 13, p), а также нижнего келловея, зона Calloviense Дагестана (Тесакова, Глинских, 2020, рис. 2; Глинских, Тесакова, 2021, табл. 7, фиг. 9) отличается четко обособленными гребневидными брюшными ребрами (у *N. rimosa* в брюшной части развиты крупные ячейки в два ряда, а ребра лишь спереди и сзади ячеек), отсутствием ромбовидной фигуры на срединном ребре, симметричным и округлым передним концом (у *N. rimosa* он сильнее вытянут вперед и склонен сверху) и более коротким задним концом.

От похожего по скульптуре *N. bessinensis* (Dépêche, 1973) (рис. 2, б) из нижнего и среднего бата (зоны Zigzag–Morrisi) Англии и Нормандии (Парижский бассейн) (Dépêche, 1973, с. 217, табл. 1, фиг. 3–8; 1985, табл. 30, фиг. 3; Wilkinson, Whatley, 2009, табл. 2, фиг. 10) отличается хорошо развитыми брюшными ребрами (у *N. bessinensis* на брюшной стороне крупные ячейки), спинным ребром, соединяющимся со срединным (сзади), и брюшным (спереди), наличием треугольной фигуры в месте соединения спинного и брюшного ребер, более коротким срединным ребром, а также симметричным и округлым передним концом (у *N. bessinensis* он вытянут вперед сильнее и склонен сверху) и более коротким задним концом.

**Замечания.** (1) Из синонимики видно, что *N. margaritae* регулярно сближали с видовой группой *flexicosta* из-за числа и взаиморасположения ребер на створке, но не учитывали форму ребер и раковины. Первоначально вид *N. flexicosta* с валиковидными ребрами и удлиненной округло-прямоугольной раковиной (табл. VIII, фиг. 17, 18) был отнесен Е. Трибелем к роду *Lophocythere* Sylvester-Bradley, 1948 (Triebel, 1951), что поддерживалось многими авторами (Lutze, 1960; Brand, Fahrion, 1962; Malz, 1962; Oertli, 1963; Wienholz, 1967; Пермякова, 1975; Bielecka et al., 1988; Kaever et al., 1994). Позже из-за несоответствия гребневидным ребрам, характерным для *Lophocythere*, вид был перенесен Р. Вотли в состав нового подрода *Neurocythere* (Whatley, 1970), а потом и номинативного рода (Whatley et al., 2001). Кроме того, *N. flexicosta* определялся в составе *Crucicythere* Malz, 1975 (Пяткова, Пермякова, 1978; Герасимов и др., 1996) и *Nophrecythere* Gruendel, 1975 (Tesakova, 2003) – родов, сведенных в синонимику к *Neurocythere* (Whatley, Ballent, 2004). В настоящий момент вид *flexicosta* считается принадлежащим роду *Terquemula* Błaszyk et

Malz, 1965 (Dépêche, 1985; Whatley, Ballent, 2004; Franz et al., 2009; настоящая работа).

Главными отличительными признаками родов *Neurocythere* и *Terquemula* являются форма раковины и ребер (гребневидных у первого и валиковидных у второго) (Whatley, Ballent, 2004, с. 84), поэтому вид *margaritae* отнесен нами к первому из них. Но его скульптура до такой степени схожа со скульптурой *T. flexicosta*, что, возможно, *N. margaritae* был генетически ближе к *T. flexicosta*, чем ко всем *Neurocythere*, с которыми сделано его сравнение. Поэтому целесообразно сделать сравнение нового вида и с флексикостами тоже и обсудить возможность происхождения от них.

(2) От похожего по скульптуре (особенно по числу и расположению ребер) *Terquemula flexicosta flexicosta* (Triebel, 1951) (табл. VIII, фиг. 17, 18) из верхнего бата – среднего келловея Германии (Triebel, 1951, с. 97, табл. 48, фиг. 46–48; Lutze, 1960, с. 428, табл. 35, фиг. 8, a–c; Malz, 1962, табл. 24, фиг. 6, d; Brand, Fahrion, 1962, с. 149, табл. 21, фиг. 34; Kaever et al., 1976, с. 63, табл. 9, фиг. 7; Whatley, Ballent, 2004, с. 83; Franz et al., 2009, с. 149, табл. 5, фиг. 5), нижнего–верхнего келловея Франции (Dépêche, 1985, табл. 6) и Польши (Bielecka et al., 1988, с. 171, табл. 67, фиг. 3) *N. margaritae* отличается изометричной и овальной, а не удлиненной округло-прямоугольной раковиной самок, а также гребневидными, а не валиковидными ребрами, отсутствием на левой створке коротких косых ребер в верхней задней части створки и меньшими размерами (у *T. flexicosta flexicosta*  $D = 0.78$ – $0.90$  мм; Triebel, 1951, с. 98).

От *T. flexicosta labyrinthos* (Whatley, Ballent et Armitage, 2001) (табл. VIII, фиг. 16) из верхнего келловея, зона Athleta кирпичного карьера в Калверте (Букингемшир, Англия) (Whatley et al., 2001, с. 154, табл. 5, фиг. 10–17), очень похожего по числу и расположению ребер, новый вид отличается меньшими размерами (у самок *T. flexicosta labyrinthos*  $D = 0.64$ – $0.69$  мм), формой раковины (более короткой и овальной, с более высоким ЗК), а также выпуклыми, а не горизонтальными спинным и брюшными ребрами, которые сходятся на переднем конце под углом с образованием треугольной фигуры из трех ячеек. Точно такими же особенностями формы раковины и скульптуры отличается от *T. flexicosta lutzei* (Whatley, 1970) из среднего келловея, зона Coronatum Шотландии, верхнего келловея, зоны Athleta и Lamberti Англии (Whatley, 1970, с. 341, табл. 12, фиг. 1–12), верхнего келловея, зона

*Athleta* Северной Германии (Brand, Fahrion, 1962, с. 149, табл. 21, фиг. 41; Wienholz, 1967, табл. 5, фиг. 57) и нижнего келловея Франции (Oertli, 1963, табл. 34, фиг. 1, 2, табл. 35, фиг. 1; Dérèche, 1985, табл. 32, фиг. 19), а также еще более мелкими размерами: у самок *T. flexicosta lutzei*  $D = 0.71\text{--}0.89$  мм (Whatley et al., 2001, с. 156).

(3) Остракоды из Днепровско-Донецкой впадины, отнесенные М.Н. Пермяковой к виду *flexicosta*, указывались ею из отложений как нижнего, так и среднего келловея. Это может означать только одно – раннекелловейские экземпляры следует определять как *N. margaritae* (сюда попадает экземпляр из: Пермякова, 1975, табл. 1, фиг. 5, *a*, *b*), а среднекелловейские – в отсутствие зонального членения – как *N. margaritae-parva* (или *N. margaritae s.l.*). К сожалению, стратиграфическая привязка экземпляра, изображенного в: Пяткова, Пермякова (1978, табл. 62, фиг. 1, *a*–*г*) слишком расплывчатая – “келловей”, к тому же его размер не указан, поэтому не ясно, к какому из новых видов его следует отнести.

**Распространение.** Нижний и нижняя часть среднего келловея, аммонитовые зоны *Subpatruis* (биогоризонт *Ch. saratovensis*) – Jason, остракодовая зона *Praeschuleridea wartae* – *Pleurocythere kurskensis*, Курская обл.; нижний–средний келловей Днепровско-Донецкой впадины.

**Материал.** 322 экз. (отдельные створки и целые раковины самок, самцов и ювенилей) хорошей и прекрасной сохранности из отложений нижнего келловея (зона *Subpatruis*, биогоризонт *Ch. saratovensis*) Михайловского ГОКа и нижнего–среднего келловея (остракодовая зона *P. wartae*–*Pl. kurskensis*) из скв. 7 Курской обл.

#### *Neurocythere parva* Tesakova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–11

*Lophocythere flexicosta flexicosta*: Пермякова, 1975, с. 108, табл. 1, фиг. 5, *a*, *b* (part.).

*Crucicythere flexicosta*: Пяткова, Пермякова, 1978, с. 146, табл. 62, фиг. 1, *a*–*г* (part.).

*Nophrecythere flexicosta*: Tesakova, 2003, с. 197, табл. 13, фиг. 13–16.

*Neurocythere flexicosta* ssp. A: Тесакова и др., 2017, табл. 3, фиг. 14, 15; Тесакова, Шурупова, 2018, табл. 10, фиг. 7.

**Название вида** *parva* лат. – маленькая, небольшая.

**Голотип** – МГУ, № МС-2-7, левая створка самки; Рязанская обл., разрез Михайловцемент; средний келловей, зона Coronatum, подзона и биогоризонт Grossouvrei (табл. VIII, фиг. 1).

**Описание.** Морфологически этот вид не отличается от *N. margaritae* sp. nov., поэтому см. описание последнего. Но следует уточнить, что экземпляры *N. parva* sp. nov. относятся к категории среднего размера.

Внутренние признаки, такие как замок, мускульные отпечатки и поровоканальная зона, такие же, как у *N. margaritae* sp. nov. (табл. VIII, фиг. 11).

**Половой диморфизм** на изученном материале не выявлен.

**Размеры в мм:**

	Д	ВПК	ВЗК	Д/В
голотип МГУ, № МС-2-7 (самка)	0.56	0.35	0.21	1.60
экз. МГУ, № МС-2-3 (самка)	0.54	0.30	0.21	1.80
экз. МГУ, № МС-2-62 (самка)	0.55	0.35	0.18	1.57
экз. МГУ, № МС-2-4 (juv. A3–A4)	0.44	0.26	0.16	1.71
экз. МГУ, № МС-2-5 (juv. A5–A6)	0.40	0.24	0.12	1.67
экз. МГУ, № МС-2-60 (juv. A5–A6)	0.37	0.22	0.12	1.68
экз. МГУ, № МС-2-64 (juv. A3–A4)	0.44	0.24	0.13	1.83
экз. МГУ, № МС-2-6 (juv. A5–A6)	0.37	0.20	0.12	1.70
экз. МГУ, № МС-2-58 (juv. A5–A6)	0.35	0.20	0.11	1.80
экз. МГУ, № МС-2-63 (самка)	0.56	0.32	0.21	1.75

**Изменчивость.** Длина самок нового вида варьирует в пределах 0.54–0.56 мм, отношение Д/В = 1.60–1.80. Изменчивость скульптуры у взрослых самок такая же, как у *N. margaritae* sp. nov. В онтогенезе спинное ребро характеризуется центральной седловиной на стадиях A5–A6 (табл. VIII, фиг. 5, 6, 8, 9), “горбами” спереди и сзади от нее на стадиях A3–A4 (табл. VIII, фиг. 4, 7) и прямой средней частью начиная со стадий A1–A2.

**Сравнение.** Сравнение с наиболее сходным *N. margaritae* см. в его описании выше.

**Распространение.** Средний и верхний келловей, зоны Coronatum–Lamberti, Рязанская обл.; средний келловей Днепровско-Донецкой впадины.

**Материал.** 54 экз. хорошей и прекрасной сохранности самок и ювенилей из среднего и верхнего келловея Рязанской обл.: 45 экз. из зоны Coronatum, семь экз. из зоны Athleta разреза Михайловцемент; два экз. из зоны Lamberti разреза Змеинка.

#### *Terquemula Błaszyk et Malz, 1965*

##### *Terquemula pseudoflexicosta* Tesakova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 12

*Nophrecythere flexicosta*: Tesakova, 2003, с. 197, табл. 13, фиг. 17.

Название вида от ψευδός греч. — ложный и наиболее похожего вида *T. flexicosta*.

Голотип — ПИН, № 4843/301, левая створка самца(?); Курская обл., разрез Михайловского ГОКа, обр. 95-5; нижний келлловей, зона Koenigi (табл. VIII, фиг. 12).

**Описание.** Раковина крупного размера, округло-прямоугольная с боковой стороны, трапециевидная со спинной стороны, умеренно выпуклая. Наибольшая длина посередине высоты, наибольшая высота в начале переднего конца, наибольшая толщина в заднебрюшной части створки. Спинной край прямой, в передний край переходит через небольшое замочное ушко, в задний край — через слабозаметный уступ. Брюшной край прямой, параллелен спинному, вогнут в передней трети, плавно сопрягается с передним и задним краями. Передний конец высокий, плавно закруглен, скошен сверху, слабо уплощен. Задний конец ниже переднего, округло-треугольный, симметричный, равномерно скошен сверху и снизу, вдоль края широко уплощен. На боковой поверхности створки развиты четыре длинных валиковидных продольных ребра и короткое тонкое субвертикальное, параллельное переднему краю. Спинное ребро — самое длинное — протягивается вдоль спинного края (в этой своей части оно ундулирует, с небольшой седловиной), спереди отклоняется книзу и по диагонали пересекает передний конец, достигая его края в точке ниже середины высоты. Срединное ребро — самое короткое — развито в двух задних третях створки и слабо ундулирует, достигает уплощенную часть заднего конца, но не пересекает его. Верхнее из двух брюшных ребер развито параллельно брюшному краю; на переднем конце соединяется со спинным ребром под острым углом, а в месте их соединения обособляется крупная округлая ячейка; на противоположном конце пересекает его плоскую часть и достигает заднего края ниже середины высоты. Ниже располагается второе брюшное ребро, в задней половине несколько нависает над брюшным краем и маскирует его; пересекает оба конца и достигает переднего и заднего краев. На брюшной поверхности есть несколько тонких продольных ребрышек, не заметных при виде сбоку. В верхней половине переднего конца развито тонкое попечное ребро, берущее начало от крупного невысокого глазного пятна и утыкающееся в место соединения спинного и брюшного ребер. Вся межреберная поверхность, за исключением уплощенных частей обоих концов и вдоль спинного края, покрыта

крупными нерегулярными ячейками с тонкими низкими муриями, округлыми в сечении.

Во многих ячейках, в т.ч. на плоских частях обоих концов и вдоль спинного края, развиты конулы с некрупными ситовидными (?) порами на вершине.

Наблюдать замок, мускульные отпечатки и поровоканальную зону не удалось.

Размеры, в мм:

	Д	В	Т
голотип ПИН, № 4843/301	0.74	0.41	0.35

**Сравнение.** От наиболее сходного по числу, форме и расположению ребер *T. flexicosta flexicosta* (табл. VIII, фиг. 17, 18) отличается меньшими размерами (у *T. flexicosta flexicosta*  $D = 0.78\text{--}0.90$  мм), сильнее скошенным сверху передним концом и более длинным задним концом, низким и слабо развитым передним замочным ушком, не соединенными в задней части спинным и срединным ребром и отсутствием на левой створке косых ребрышек между спинным и срединным ребром в задней части.

От *T. flexicosta lutzei* и *T. flexicosta labyrinthos* отличается параллельными спинным и брюшным краями, не конвергирующими к заднему концу, более вытянутыми передним и задним концами, отсутствием соединения спинного и срединного ребер на заднем конце, соединением на переднем конце спинного и брюшного ребер под острым углом (в отличие от плавного сопряжения у сравниваемых подвидов) и отсутствием вертикальных нитевидных ребрышек между спинным и срединным, а также срединным и брюшным ребрами; кроме того, дополнительно отличается от *T. flexicosta labyrinthos* ( $D = 0.60\text{--}0.69$  мм) более крупными размерами.

**Замечания.** От наиболее похожего по удлиненной раковине и размерам, свойственным самцам *Neurocythere margaritae* sp. nov. (табл. VII, фиг. 10, 13), и расположению у этого вида ребер отличается более длинным и симметричным задним концом, равномерно скошенным как сверху, так и снизу; несимметричным передним концом, скошенным сверху; несопряженными на заднем конце спинным и срединным ребрами (отсутствует округлая открытая петля в задней трети створки); валиковидными, а не гребневидными ребрами и низкими муриями (слабо выраженными ячейками).

По характерным особенностям скульптуры этот экземпляр нельзя отнести ни к одному известному виду, но недостаток материала

не позволяет достоверно определить пол описанного экз. По крупным размерам экземпляра, сходным с таковыми самцов *N. margaritae*, автор предполагает, что створка, скорее всего, самца, но полной уверенности в этом нет.

Материал. Голотип.

## РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ И ЭВОЛЮЦИЯ ОБСУЖДАЕМЫХ ТАКСОНОВ

Эволюционные связи новых видов *Neurocythere margaritae*, *N. parva* и *Terquemula pseudoflexicosta* с наиболее похожими из Западной Европы не вполне ясны (рис. 2). Признаки, по которым происходило их сравнение и которые доступны для эволюционного анализа по фотографиям из литературы – это размеры и форма раковины, а также число и взаимное расположение ребер на створке и микроскульптура. Другие особенности, такие как строение замка (особенно срединного элемента), форма мускульных отпечатков (особенно мандибулярного и антеннального) и поровоканальная зона с радиальными каналами не сравнивались в силу недостаточной их характеристики в литературе (Triebel, 1951, с. 97; Dépêche, 1969, с. 272; 1973, с. 217, 218). Следует подчеркнуть, что форма раковины и ребер у видов *margaritae* и *parva* как у *Neurocythere*, в то время как число и соотношение ребер – как у *Terquemula flexicosta*. К тому же, в литературе нет сведений об онтогенезах видов (и соответствующих подвидов) *T. flexicosta*, *N. caesa*, *N. cuvillieri*, *N. rimosa* и *N. bessinensis*, которые могли бы быть сравнены с таковыми *N. margaritae* и *N. parva*.

Реконструкция филогенетической линии *T. flexicosta flexicosta* ( $D = 0.78\text{--}0.90$  мм) → *T. flexicosta lutzei* ( $D = 0.71\text{--}0.89$  мм) → *T. flexicosta labyrinthos* ( $0.60\text{--}0.69$  мм) основана на морфологическом сходстве подвидов и стратиграфическом положении и не вызывает сомнений, как и короткие родословные *N. caesa caesa* ( $D = 0.78\text{--}0.90$  мм) → *N. caesa warei* ( $D = 0.67\text{--}0.73$  мм) и *N. caesa caesa* → *N. caesa subsp. A* Wilkinson et Whatley, 2009 (рис. 2). Здесь еще раз надо упомянуть, что различия между *T. flexicosta lutzei* и *T. flexicosta labyrinthos*, обладающими совершенно идентичными по форме, пропорциям и орнаментации раковинами, состоят только в их размерах (Whatley et al., 2001, с. 156). Уменьшение размерности экземпляров вида-потомка при сохранении морфологии вида-предка характерно для эволюции таксона путем геронтоморфоза с минификацией (по: Киселев, 2023).

Аналогичная картина наблюдается в развитии английских *Neurocythere*. Среди экземпляров *N. caesa* из верхнего келловея и нижнего оксфорда Англии было выявлено различие в размерах и небольшие вариации в микроскульптуре. Так, остракоды из зон *Athleta* и *Lamberti* характеризовались большими размерами и были отнесены к подвиду *N. caesa caesa* (Triebel) (Wilkinson, Whatley, 2009, табл. 7, фиг. 13, 14). Более мелкие остракоды из зон *Athleta–Cordatum*, частично сосуществовавшие с номинативным подвидом, были выделены в новый подвид *N. caesa subsp. A* (Wilkinson, Whatley, 2009, табл. 7, фиг. 15, 16) и дополнительно отличались от предкового таксона менее параллельными сторонами, конвергирующими к заднему концу, и более тонкими мурелями межреберных ячеек (что характерно для ювенилей предпоследних стадий). Это тоже эволюция, шедшая по пути геронтоморфоза с минификацией.

Происхождение *N. cuvillieri* не столь очевидно. Распространение в среднем келловее Лотарингии (Парижский бассейн) географически объединяет его с похожими видами *N. rimosa* (рис. 2, *a*) (терминальный байос и бат) и *N. bessinensis* (рис. 2, *b*) (нижний–средний бат). Ареалы последних шире – Нормандия, Южная Англия, а для *N. rimosa* еще и Дагестан, где встречен в нижнем келловее (зона Callovienne). Это сокращает стратиграфический разрыв между ним и *N. cuvillieri*, но в Парижском бассейне *N. rimosa* не встречался выше верхнего бата. Однако морфологически *N. cuvillieri* больше похож на *N. bessinensis*, временной разрыв с которым очень значительный (верхний бат и нижний келловей). Все это создает трудности для выведения *N. cuvillieri* напрямую, как от наиболее похожего *N. bessinensis*, так и наиболее близкого по времени *N. rimosa*, и заставляет предположить между ними некое промежуточное звено. Но с тем же успехом *N. cuvillieri* мог произойти и от *N. caesa caesa* – нет стратиграфического противоречия и налицо морфологическое сходство. Таким образом, сделать твердый выбор между предковыми для него видами (пока не будут изучены их онтогенезы) нельзя.

Аналогично возникла проблема с предками для *N. margaritae* sp. nov. и *N. parva* sp. nov. Во-первых, следует прояснить таксономический вес таких признаков, как форма раковины и ребер, а также число и взаиморасположение ребер. В зависимости от того, какой из них и как именно развивался в онтогенезе предполагаемых предтеч (*T. flexicosta flexicosta*, *N. caesa*

caesa, *N. rimosa* или *N. bessinensis*), возможно, удалось бы определиться с предковой группой. Во-вторых, очень помогло бы знание эволюционных трендов и гетерохроний в обсуждаемых родословных. Но для этого требуется изучить онтогенезы всех перечисленных видов и подвидов, которые, к сожалению, отсутствуют в материале автора (т.к. они не прошли в Восточную Европу, в т.ч. в акватории Среднерусского моря и Днепровско-Донецкой впадины).

Точно так же нет полной ясности с предками *T. pseudoflexicosta* sp. nov. Морфологически этот вид наиболее и равно близок как к *T. flexicosta flexicosta*, так и к *N. caesa caesa* (табл. VIII, фиг. 14, 17). Отсутствие достаточного количества собственного материала, в т.ч. ювенилий нового вида, и невозможность проследить онтогенезы у двух последних препятствуют решению этого вопроса.

В настоящей статье можно сказать только следующее. В трех коротких филолиниях: *N. margaritae* → *N. parva*, *T. flexicosta lutzei* → *T. flexicosta labyrinthos* и *N. caesa caesa* → *N. caesa* subsp. А эволюции подверглись в основном размеры (дочерние таксоны мельче). Этот путь можно отнести к геронтоморфозу с минификацией (по: Киселев, 2023).

Обоснование филолинии *N. margaritae* → → *N. parva*, в принципе, позволяет выделить новые одноименные филозоны: первую в нижнем–среднем келловее, зоны *Subpatruus–Jason*, вторую в среднем–верхнем келловее, зоны *Coronatum–Lamberti*; обе распространены в Центральной России и Днепровско-Донецкой впадине. Типовым разрезом для филозоны *N. margaritae* предлагается разрез Михайловского ГОКа в Курской обл., а для филозоны *N. parva* – Михайловцемент в Рязанской обл.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из келловея Восточной Европы ревизованы виды, которые фигурировали в литературе как *Neurocythere flexicosta*, *N. flexicosta flexicosta*, *N. flexicosta "ovata"* и *N. flexicosta* ssp. A. Они распались на три новых вида: *N. margaritae* sp. nov., *N. parva* sp. nov. и *Terquemula pseudoflexicosta* sp. nov., которые обоснованы и описаны в настоящей статье.

Виды *Neurocythere margaritae* и *N. parva* составляют единую филолинию, развивавшуюся по пути геронтоморфоза с минификацией. Те же эволюционные тенденции прослежены в линиях *Neurocythere caesa caesa* → *N. caesa* subsp.

A и *Terquemula flexicosta lutzei* → *T. flexicosta labyrinthos*.

Выявить предков для новых таксонов не удалось. Предположительно ими могли быть виды *N. caesa caesa*, *N. rimosa*, *N. bessinensis* или *T. flexicosta flexicosta* (рис. 2).

Виды *N. margaritae* и *N. parva* предложены индексами новых одноименных филозон. Первая для нижнего–среднего келловея (зоны *Subpatruus–Jason*), вторая для среднего–верхнего келловея (зоны *Coronatum–Lamberti*); обе в пределах Восточной Европы (Центральная Россия и Днепровско-Донецкая впадина). Вид *T. pseudoflexicosta* sp. nov. распространен в нижнем келловее (зона *Koenigi*) Курской обл.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность Л. Гуськовой (МГУ), Д.Б. Гуляеву (Комиссия по юрской системе России), М.А. Рогову (ГИН РАН), В.В. Митта (ПИН РАН), А.Г. Олферьеву (ПИН РАН) и А.В. Черешинскому (ВГУ) за помощь в сборе и датировании по аммонитам материала из открытых разрезов и предоставление образцов из скважин. Отдельная благодарность М.А. Рогову за помощь в оформлении рисунков и Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в работе на сканирующем микроскопе. Автор глубоко благодарен рецензентам Л.М. Мельниковой (ПИН РАН) и Д.Н. Киселеву (ЯГПУ) за всестороннее обсуждение рукописи и ценные советы по ее улучшению.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках тем государственного задания №№ 0135-2019-0062 (Геологический институт Российской академии наук) и AAAA-A16-116033010096-8 (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д., Тесакова Е.М.* Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М.: ВНИГНИ, 1996. 126 с.  
*Глинских Л.А., Тесакова Е.М.* Первые данные об остроках келловея Центрального Дагестана // Палеонтол. журн. 2021. № 1. С. 70–76.

- Гуляев Д.Б.* Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Шестое Всеросс. совещ., 15–20 сентября 2015 г., Махачкала. Научные материалы. Махачкала: АЛЕФ, 2015. С. 94–101.
- Гуляев Д.Б.* Аммониты и инфразональная стратиграфия зоны Besnosovi нижнего бата Русской плиты // Стратигр. Геол. корреляция. 2019. Т. 27. № 1. С. 103–125.
- Киселев Д.Н.* Аммониты и инфразональная стратиграфия boreального и суббoreального бата и келловея. М.: Геос, 2022. 667 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 628).
- Киселев Д.Н.* Номенклатура и классификация гетерохроний. Ярославль: РИО ЯГПУ, 2023. 260 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 629).
- Колленская Н.Н.* Юрская // Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. Б.С. Соколов. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. С. 125–129.
- Колленская Н.Н.* Комплексы остракод средней–верхней юры Белгородской области (юго-западный склон Воронежской антеклизы) // Тр. НИИГеологии СГУ. Нов. сер. 2002. Т. 11. С. 116–122.
- Любимова П.С.* Остракоды мезозойских отложений Среднего Поволжья и Общего Сырта // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1955. Вып. 84. С. 3–190.
- Пермякова М.Н.* Остракоди роду *Lophocythere* з юрських відкладів Дніпровсько-Донецької западини // Викопні фауна і флора України. Київ: Наук. думка, 1975. С. 104–110.
- Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 3. Остракоды кайнозоя / Ред. Б.С. Соколов. Л.: Недра, 1989. 233 с.
- Практическое руководство по микрофауне. Т. 7. Остракоды мезозоя / Ред. Б.С. Соколов. СПб.: ВСЕГЕИ, 1999. 244 с.
- Пяткова Д.М., Пермякова М.Н.* Фораминиферы и остракоды юры Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 288 с.
- Тесакова Е.М., Глинских Л.А.* Келловейские остракоды Центрального Дагестана: биостратиграфия, палеоэкология и палеогеография // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 4. С. 96–110.
- Тесакова Е.М., Сельцер В.Б.* Некоторые новые остракоды из келловея – нижнего оксфорда Русской плиты (роды *Camptocythere* Triebel и *Procytherura* Whatley) и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 2022. № 5. С. 58–78.
- Тесакова Е.М., Стрежж А.С., Гуляев Д.Б.* Новые остракоды из нижнего келловея Курской обл. // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 25–36.
- Тесакова Е.М., Шурупова Я.А., Устинова М.А.* Стратиграфия келловея и нижнего оксфорда разреза Михайловцемент (Рязанская обл.) по микрофауне и нанонпланктону // Тр. Геол. ин-та РАН. 2017. Вып. 615. С. 264–300.
- Унифицированная региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснительная записка. М.: ПИН РАН – ФГУП “ВНИГНИ”, 2012. 64 с.
- Ascoli P.* Foraminiferal and ostracode biostratigraphy of the Mesozoic – Cenozoic, Scotian shelf, Atlantic Canada // 1st. Intern. Symp. on Benthonic Foraminifera of Continental Margins. Pt B: Paleoecology and Biostratigraphy. – Maritime Sediments, spec. publ. 1976. V. 1. P. 653–771.
- Bate R.H.* Middle Jurassic (Aalenian–Bathonian) // Ostracods in British Stratigraphy / Eds. Whittaker J.E., Hart M.B. Micropaleontol. Soc. Spec. Publ. London: Geol. Soc., 2009. P. 199–223.
- Bielecka W., Styk O., Błaszyk J., Kopik J.* Middle Jurassic. Ostracoda Latreille, 1806 // Geology of Poland. Atlas of guide and characteristic fossils. Part 2b. Mesozoic Jurassic / Ed. L. Malinowska. Warsaw, 1988. P. 165–179.
- Brand E., Fahrion H.* Dogger NW-Deutschlands // Arbeitskreis Deutscher Mikropaläontologen: Leitfossilien der Mikropaläontologie. Berlin: Borntraeger, 1962. S. 123–158.
- Dépêche F.* Les ostracodes du callovien inférieur et moyen du sondage Chonville 1 (Meurthe-et-Moselle, France) // Bull. Centre Rech. Pau-SNPA. 1969. V. 3. № 2. P. 259–285.
- Dépêche F.* Etude des Ostracodes du Dogger du Bassin Parisien. I. Ostracodes du Bathonien inférieur et de la base du Bathonien moyen de Port-en-Bessin // Rev. Micropaléontol. 1973. V. 4. P. 213–226.
- Dépêche F.* Lias supérieur, Dogger, Malm // Atlas des ostracodes de France. Bull. Centr. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine. 1985. Mém. 9. P. 119–145.
- Franz M., Beher E., Dietl G.* The Bathonian and Early Callovian Ostracoda of Baden-Württemberg, southern Germany // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2014. V. 274. № 2/3. P. 149–185.
- Franz M., Tesakova E.M., Beher E.* Documentation and revision of the index ostracods from the Lower and Middle Jurassic in SW Germany according to Buck (1954) // Palaeodiversity. 2009. V. 2. P. 119–167.
- Gruendel J.* Zur Entwicklung der Trachyleberididae (Ostracoda) im Jura // Z. geol. Wiss. 1975. Bd 3. S. 363–374.
- Herngreen G.F.W., Lissenberg Th., de Boer K.F. et al.* Middle Callovian beds in the Achterhoek, Eastern Netherlands // Med. riks geol. dienst. 1983. V. 37. № 3. P. 1–29.
- International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. L.: International Trust for Zoological Nomenclature, 1999.
- Kaever M., Oekentorp K., Siegfried R.* Fossilien Westfalens, Invertebraten des Jura // Münstersche Forsch. zur Geol. und Paläontol. 1976. Bd 40/41. S. 1–360.
- Lutze G.F.* Zur Stratigraphie und Paläontologie des Callovien und Oxfordien in Nordwest-Deutschland // Geol. Jb. 1960. Bd 77. S. 391–532.

- Malz H.* Palaeocytheridea im oberen Dogger NW-Deutschlands (Ostracoda) // Senckenb. leth. 1962. Bd 43. № 3. S. 235–241.
- Oertli H.J.* Faunes d’Ostracodes du Mésozoïque de France. Leiden, 1963. 57 p.
- Sheppard L.M.* Middle Jurassic Ostracoda from Southern England and Northern France. Thesis Ph.D. University College London. 1981. 214 p.
- Tesakova E.M.* Callovian and Oxfordian ostracodes from the Central Region of the Russian Plate // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 2. P. 107–227.
- Tesakova E.* Late Callovian and Early Oxfordian ostracods from the Dubki section (Saratov area, Russia): implications for stratigraphy, paleoecology, eustatic cycles and palaeobiogeography // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2008. Bd 249. № 1. P. 25–45.
- Tesakova E.M.* Ostracode-based reconstruction of paleodepths in the Early Callovian of the Kursk Region, Central Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 10. P. 1214–1229.
- Tesakova E.M., Demidov S.M., Guzhov A.V. et al.* Middle Oxfordian – Lower Kimmeridgian beds with ostracods from Mikhalevino section (Kostroma region) and their comparison with synchronous strata of the Eastern and Western Europe // Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2012. Bd 266. № 3. P. 239–249.
- Tesakova E.M., Shurupova Ya.A.* Ostracod analysis of Callovian and Lower Oxfordian deposits of the Mikhailovtsement section (Ryazan Region): methods and results // Paleontol. J. 2018. V. 52. № 13. P. 1547–1568.
- Triebel E.* Ostracoden aus dem höheren Dogger Deutschlands // Abh. Senckenb. Naturf. Ges. 1951. Bd 485. S. 87–101.
- Whatley R.C.* Scottish Callovian and Oxfordian Ostracoda // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1970. V. 19. № 6. P. 299–358.
- Whatley R.C., Ballent S.* A review of the Mesozoic ostracod genus *Lophocythere* and its close allies // Palaeontology. 2004. V. 47. Pt 1. P. 81–108.
- Whatley R.C., Ballent S., Armitage J.* Callovian Ostracoda from the Oxford Clay of southern England // Rev. Esp. Micropaleontol. 2001. V. 33. P. 135–162.
- Wienholz E.* Neue Ostracoden aus dem norddeutschen Callov // Freiberger Forsch. Paläontol. Reihe C. 1967. Bd 213. S. 23–51.
- Wilkinson I.P., Whatley R.C.* Upper Jurassic (Callovian–Portlandian) // Ostracods in British Stratigraphy / Eds. Whittaker J.E., Hart M.B. Micropaleontol. Soc. Spec. Publ. London: Geol. Soc., 2009. P. 241–287.

### Объяснение к таблице VII

Все изображенные экземпляры происходят из скв. 7, Курская обл. (Tesakova, 2013, рис. 6): экз. на фиг. 1, 5, 7, 9–11 – с гл. 135 м; 2, 3 – с гл. 128 м; 4, 8, 12–15 – с гл. 136 м; 6 – с гл. 127 м; нижний келловей, остракодовая зона *Wartae*–*Kurskensis*. Принятые сокращения для табл. VII и VIII: ЦР – целая раковина, ПС – правая створка, ЛС – левая створка, juv. – ювенильная особь.

Фиг. 1–15. *Neurocythere margaritae* sp. nov.: 1 – голотип МГУ, № 300-Ku-1-97, ЛС самки; 2 – экз. МГУ, № 300-Kusk-149, ПС самки; 3 – экз. МГУ, № 300-Kusk-150, ЛС juv. A1-A2 (из: Tesakova, 2013, табл. 6, фиг. 7, где определена как самка *N. flexicosta* ssp. A); 4 – экз. МГУ, № 300-Ku-2-27, ЛС самки; 5 – экз. МГУ, № 300-Ku-1-100, ПС самки; 6 – экз. МГУ, № 300-Kusk-147, ПС juv. A1-A2; 7 – экз. МГУ, № 300-Ku-1-96, ЛС самки; 8 – экз. МГУ, № 300-Ku-2-30, ЛС самки; 9 – экз. МГУ, № 300-Ku-1-108, ЛС juv.; 10 – экз. МГУ, № 300-Ku-1-103, ЛС самца; 11 – экз. МГУ, № 300-Ku-1-104, ПС самца; 12 – экз. МГУ, № 300-Ku-2-28, ЛС juv. A3-A4; 13 – экз. МГУ, № 300-Ku-2-29, ЛС самца; 14 – экз. МГУ, № 300-Ku-2-31, ПС самца; 15 – экз. МГУ, № 300-Ku-2-18, ПС juv. A5-A6. Длина масштабной линейки 100 мкм.

### Объяснение к таблице VIII

Экземпляры на фиг. 1–10 происходят из разреза Михайловцемент, Рязанская обл. (Тесакова и др., 2017, рис. 3): экз. на фиг. 1, 2, 4, 5, 8 из обр. 8; экз. на фиг. 3, 6, 7, 9, 10 из обр. 9; все экз. из верхнего келловея, зона Athleta, подзона Phaeinum. Экз. фиг. 1 и 2 из: Тесакова и др. (2017, табл. 3, фиг. 14, 15), где они определены как *Neurocythere flexicosta* (Triebel) ssp. A.

Фиг. 1–11. *Neurocythere parva* sp. nov.: 1 – голотип МГУ, № МС-2-7, ЛС самки; 2 – экз. МГУ, № МС-2-3, ПС самки; 3 – экз. МГУ, № МС-2-62, ЛС самки; 4 – экз. МГУ, № МС-2-4, ЛС juv. A3-A4; 5 – экз. МГУ, № МС-2-5, ЛС juv. A5-A6; 6 – экз. МГУ, № МС-2-60, ЛС juv. A5-A6; 7 – экз. МГУ, № МС-2-64, ПС juv. A3-A4; 8 – экз. МГУ, № МС-2-6, ПС juv. A5-A6; 9 – экз. МГУ, № МС-2-58, ПС juv. A5-A6; 10 – экз. МГУ, № МС-2-63, ПС самки; 11 – экз. ПИН, № 4843/265, ЛС самки изнутри ( $D=0.65$  мм,  $B=0.34$  мм,  $T=0.30$  мм); разрез Михайловцемент, обр. 94-22; средний келловей, зона Coronatum (из: Tesakova, 2003, табл. 13, фиг. 13, где определен как *Nophrecythere flexicosta*).

Фиг. 12. *Terquemula pseudoflexicosta* sp. nov., голотип ПИН, № 4843/301, ЛС ( $D=0.74$  мм,  $B=0.41$  мм,  $T=0.35$  мм); разрез Михайловского ГОК, обр. 95-5; нижний келловей, зона Koenigi (из: Tesakova, 2003, табл. 13, фиг. 17, где он определен как *Nophrecythere flexicosta*).

Фиг. 13. *Neurocythere cuvillieri* (Dépêche, 1969), экз. FDO-14, ЛС самки из Лотарингии (Парижский бассейн), скв. Чонвиль – 1, гл. 314 м; средний келловей (из: Dépêche, 1969, табл. 1, фиг. 8, где он определен как *Lophocythere cuvillieri*).

Фиг. 14. *Neurocythere caesa caesa* (Triebel, 1951), голотип Xe 1799, ЛС самки из скв. Фурберг 148 (Северная Германия), гл. 363–367 м; нижний келловей (из: Triebel, 1951, табл. 48, фиг. 42–43, где он определен как *Lophocythere caesa*).

Фиг. 15. *Neurocythere caesa warei* Whatley, Ballent et Armitage, 2001, голотип OS 15837, ЛС самки ( $D=0.70$ ,  $B=0.39$ ) из Оксфордских глин кирпичного карьера Калверта (Букингемшир, Англия); верхний келловей, зона Athleta (из: Whatley et al., 2001, табл. 4, фиг. 16).

Фиг. 16. *Terquemula flexicosta labyrinthos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001, голотип OS 15844, ЛС самки ( $D=0.64$ ,  $B=0.37$ ); местонахождение и возраст те же (из: Whatley et al., 2001, табл. 5, фиг. 10).

Фиг. 17, 18. *Terquemula flexicosta flexicosta* (Triebel, 1951) из нижнего келловея Северной Германии (из: Triebel, 1951, табл. 48, фиг. 46, 47, где они определены как *Lophocythere flexicosta*): 17 – паратип Xe 1807, ЛС самки, разрез Догероде близ Эхте (Dögerode bei Echte); 18 – голотип Xe 1806, ЦР самки справа, скв. Фурберг 148, гл. 380–384 м.

Изображения на фиг. 1–10 приведены к одному масштабу, длина масштабной линейки 100 мкм. Размеры экз. на фиг. 11, 12, 15, 16 набраны в скобках. Размеры экз. на фиг. 13, 14, 17, 18 см. на таблицах в процитированных публикациях.

## New *Neurocythere* and *Terquemula* (Ostracoda, Crustacea) from the Callovian of the Russian Plate

E. M. Tesakova<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

<sup>2</sup>*Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

The new species *Neurocythere margaritae*, *N. parva*, and *Terquemula pseudoflexicosta* from Callovian of the Russian Plate are described. The first two form a stratigraphic sequence with *N. margaritae* occurring in the lower and middle Callovian in the Subpatruus – Jason zones and *N. parva* in the middle and upper Callovian, Coronatum – Lamberti zones. The morphology of both species is identical, but their sizes are different, which allows us to distinguish these taxa and prove their genetic relationship. The daughter *N. parva* originated from *N. margaritae* by gerontomorphosis with minification. The fact that the new species belong to a single lineage allows to establish new homonymous lineage zones for the lower-middle and middle-upper Callovian of the Russian Plate. The species *T. pseudoflexicosta* is known from the lower Callovian, Koenigi Zone.

**Keywords:** new species, evolution, gerontomorphosis, minification, new lineage zones, Middle Jurassic

Таблица VII

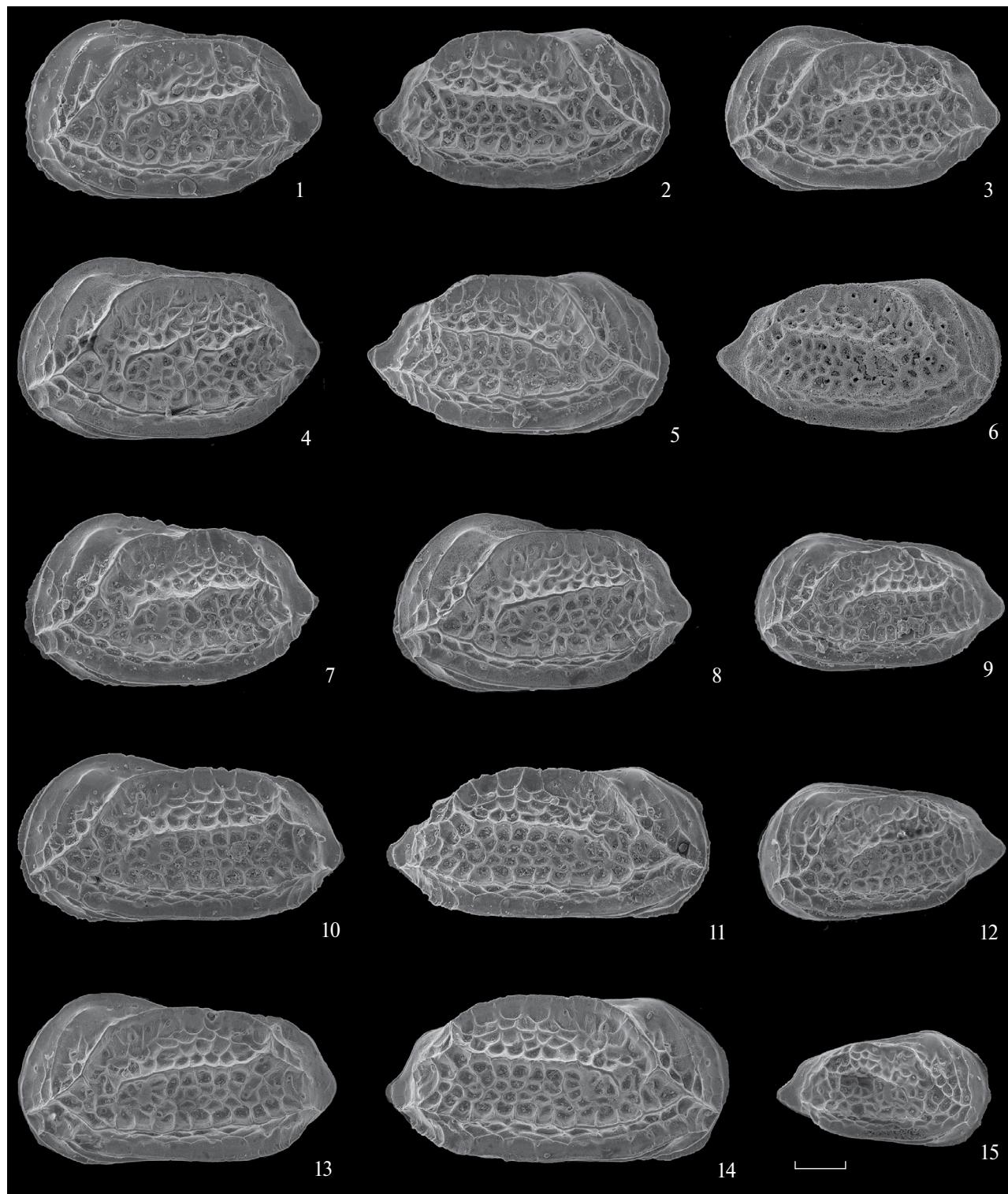
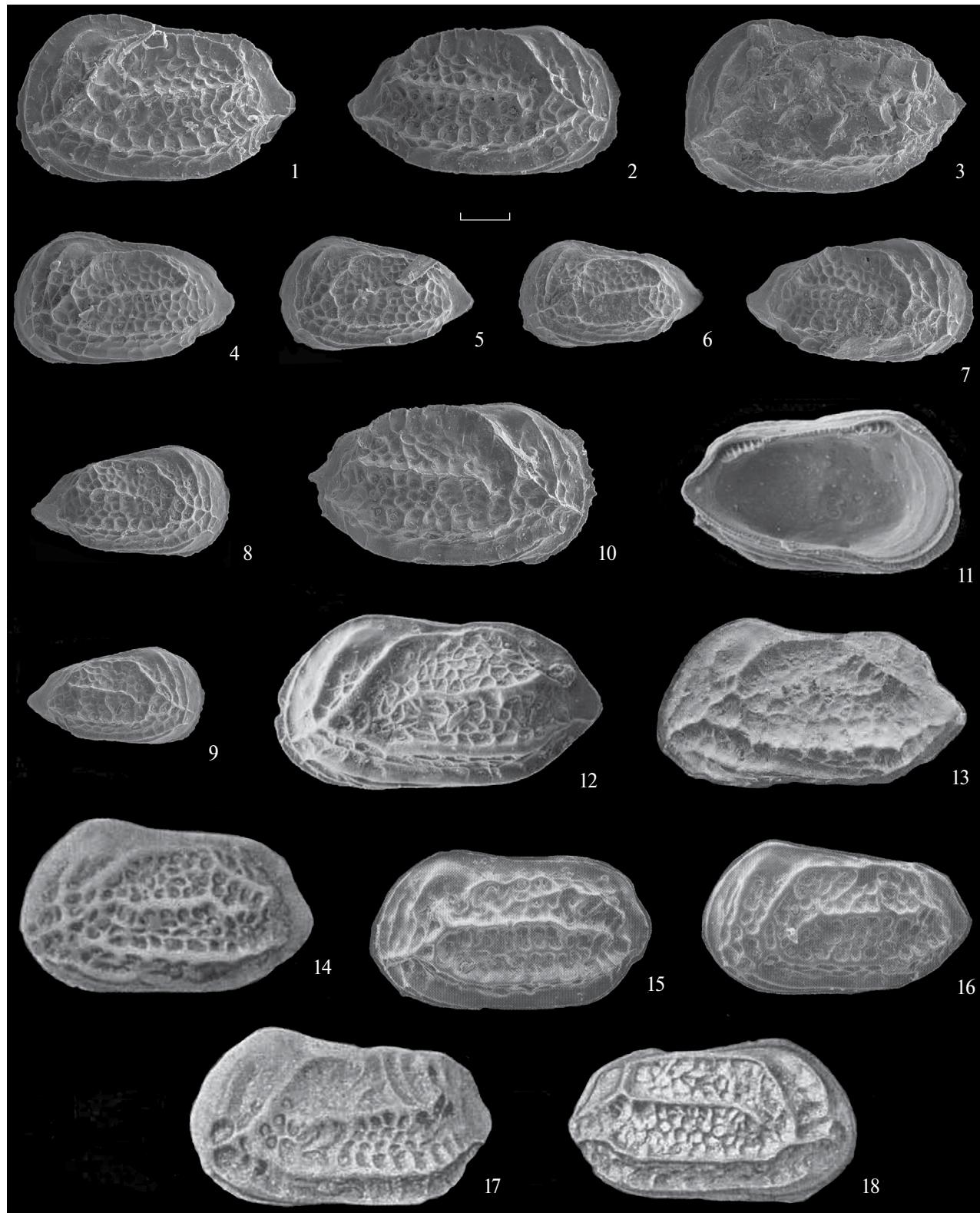


Таблица VIII



УДК 565.745:551.736.3(571.47)

## НОВЫЙ ВИД РУЧЕЙНИКОВ *CLADOCHORISTA URALICA* SP. NOV. (INSECTA, TRICHOPTERA: CLADOCHORISTIDAE) ИЗ ВЕРХНЕПЕРМСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ВЯЗОВКА (ОРЕНБУРГСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

© 2025 г. И. Д. Сукачева<sup>a,\*</sup>, Н. Д. Синиченкова<sup>a, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

\*e-mail: lab@palaeoentomolog.ru

\*\*e-mail: nina\_sin@mail.ru

Поступила в редакцию 15.04.2024 г.

После доработки 10.06.2924 г.

Принята к публикации 10.06.2024 г.

Из верхнепермского (северодвинский ярус) местонахождения Вязовка (Оренбургская обл., Россия) по переднему крылу описан новый вид ручейника: *Cladochorista uralica* sp. nov. из семейства Cladochoristidae. Обсуждаются стратиграфическое распространение семейства Cladochoristidae и состав насекомых в ориктоценозах точек 3 и 25 местонахождения Вязовка.

**Ключевые слова:** Insecta, Trichoptera, верхняя пермь, Оренбургская область, новый таксон

DOI: 10.31857/S0031031X25010074, EDN: CQEZFA

Небольшое вымершее семейство Cladochoristidae Riek, 1953 в палеонтологической летописи упоминается впервые в поздней перми Австралии в Новом Южном Уэльсе как род *Cladochorista* Tillyard, 1926 в составе отряда Mecoptera (Tillyard, 1926). В отряд Trichoptera они были перенесены только в 1953 г. Э. Риком (Riek, 1953), после того, как в жилковании передних крыльев была обнаружена анальная петля – типичный для ручейников признак. Предковой группой кладохористид, по мнению В.Г. Новокшонова (1992, 1997), скорее всего, могли быть представители древнего семейства ручейников Protomeropidae Tillyard, 1926 из подотряда Protomeropina. Всего к настоящему времени из перми известно четыре валидных вида кладохористид, в т.ч. новый вид, описываемый в данной работе. Из среднего и верхнего триаса известно также четыре вида этого семейства (табл. 1).

Находки кладохористид в перми и триасе редки, большинство видов представлено единичными отпечатками передних крыльев (Сукачева, Синиченкова, 2023); лишь в некоторых случаях они относительно многочисленны, как, например, в австралийском верхнетриасовом местонахождении Маунт Кросби (угленосный бассейн Ипсвич, Квинсленд), где типовая

серия *Cladochoristella bryani* Riek, 1955 составляет 38 экз. (Riek, 1955). Отсутствие преимагинальных стадий пермских и триасовых ручейников при обилии находок имаго в некоторых местонахождениях, скорее всего, указывает на их развитие на суще, или, возможно, во влажных околоводных субстратах, как это предполагается, например, для ранних двукрылых (Lukashevich, 2023), что затрудняло их попадание в захоронения. Сходная картина отсутствия личинок при наличии разнообразных имаго наблюдается и среди пермских стрекоз (Притыкина, 1989). Появившись в перми, кладохористиды преодолели пермо-триасовую границу и дожили до конца триаса (Sukatsheva, Aristov, 2013); лишь недавно из нижнего мела было описано два вида ручейников, которые, возможно, являются последними реликтовыми представителями этого семейства (Melnitsky et al., 2020).

Настоящая статья посвящена описанию крыла нового вида, *Cladochorista uralica* sp. nov., из верхнепермского местонахождения Вязовка (Оренбургская обл., 50 км восточнее г. Оренбург). Разрез Вязовского оврага – один из ключевых разрезов пермо-триасовых континентальных отложений в Южном Приуралье, содержащий последовательность богатых,

**Таблица 1.** Геологическое и географическое распространение ручейников семейства Cladochoristidae Riek, 1953

Род	Вид	Возраст	Местонахождение
Cladochorista Tillyard, 1926	<i>C. belmontensis</i> Tillyard, 1926	Верхняя пермь, чансинский ярус*	Бельмонт, Новый Южный Уэльс, Австралия
	<i>C. sp.</i> : Riek, 1953		
	<i>C. issadica</i> Sukatsheva et Aristov, 2013	Верхняя пермь, северодвинский ярус	Исады, Вологодская обл., Россия
	<i>C. uralica</i> sp. nov.		Вязовка-3, Оренбургская обл., Россия
	<i>C. sp.</i> : Van Dijk, Geertsema, 1999	Верхняя пермь	P. Муи, пров. Квазулу-Натал, ЮАР
	<i>C. multivenosa</i> Sukatsheva, 1973	Средний–верхний триас, ладин–карний, мадыгенская свита	
	<i>C. curta</i> Sukatsheva et Sinitshenkova, 2023		Джайляучо, Ошская обл., Киргизия
Cladochoristella Riek, 1955	<i>C. bryani</i> Riek, 1955	Верхний триас, норий	Ипсвич, Маунт Кросби, Квинсленд, Австралия
	<i>C. ryzhkovae</i> Sukatsheva et Aristov, 2013	Верхняя пермь, вятский ярус	Балымотиха, Владимирская обл., Россия
	<i>C. sola</i> Sukatsheva et Sinitshenkova, 2023	Средний–верхний триас, ладин–карний, мадыгенская свита	Джайляучо, Ошская обл., Киргизия
Meloclada Melnitsky et Ivanov, 2020	<i>M. diuturna</i> Melnitsky et Ivanov, 2020	Низы нижнего мела	
	<i>M. frequentatoria</i> Melnitsky et Ivanov, 2020		Хасурты, Бурятия, Россия

\* Соответствует нижневятскому подъярусу Общей стратиграфической шкалы (Arefiev et al., 2015).

но еще практически не изученных позднепермских энтомокомплексов в интервале от середины северодвинского яруса до нижней границы триаса. Остатки насекомых приурочены к небольшим линзам озерного генезиса, неравномерно распределенным в разрезе. Подробное описание разреза с привязкой слоев с насекомыми выполнено в 2021 г. А.В. Гоманьковым и А.С. Фелькер и готовится к публикации. Ручейники найдены только в двух точках, получивших номера 3 и 25 (табл. 2). Точка 3 представляет собой выходы сероцветных и красноцветных пород вязовской свиты (северодвинский ярус) в правом борту оврага, примерно в 2.6 км к с.-в. от Вязовского родника (2.8 км по азимуту с.-в. от трассы “М-5”). Насекомые найдены в верхней части слоя голубовато-серых алевролитов (слои 3 и 4). Всего в этой точке собрано около 100 экз. ископаемых насекомых, принадлежащих девяти отрядам, в т.ч. один экземпляр *C. uralica* sp. nov. Еще один экземпляр Trichoptera (ПИН, № 5516/114) найден в точке 25. Точка 25 представляет собой высокое обнажение красноцветных пород, относящихся к кульчумовской свите (вятский ярус), в правом борту Вязовского оврага в 330 м к север-северо-востоку от Вязовского родника (570 м по азимуту с.-с.-в. от трассы “М-5”) (соответствует местонахождению позвоночных Вязовка-1: Tverdokhlebov et al., 2015). Остатки насекомых найдены

в сероцветной линзе, сложенной песчаниками, алевролитами и аргиллитами. Всего в этой точке собрано 186 экз. ископаемых насекомых, принадлежащих 14 отрядам (табл. 2). На отпечатке из точки 25 (табл. IX, фиг. 3) сохранилась неполная система M, жилки CuA, CuP и частично A<sub>1</sub>. Плохая сохранность фрагмента крыла не дает возможности определить его точнее, чем принадлежность к семейству Cladochoristidae. Кроме того, из точки 25 имеется еще один фрагмент крыла очень плохой сохранности, возможно, принадлежавшего ручейнику.

Из отложений Вязовского оврага ранее были описаны по изолированным крыльям стрекоза семейства Kennedyidae (Felker, 2020) (Вязовка-1) и два вида скорпионниц семейства Permotanyderidae Riek, 1953 (Вязовка-1 и -25) (Bashkuev, 2022). Полноценное описание и сравнительная характеристика комплексов насекомых Вязовки будут опубликованы позднее.

Описываемый в этой работе материал представлен типичными для конца палеозоя – начала мезозоя формами семейства Cladochoristidae, отличаясь лишь на видовом уровне. Среди кладохористид известны виды, на передних крыльях которых имеется SC, как с относительно большим числом ветвей (шесть–семь), так и со сравнительно малым (четыре–пять). Возможно, эволюция именно таких форм с сокращенным числом

**Таблица 2.** Состав и количество ископаемых насекомых в местонахождениях Вязовка-3 и Вязовка-25.

Отряд	Вязовка-3	Вязовка-25
Ephemeroptera		6
Blattodea	5	15
Caloneurodea		5
Orthoptera	2	8
Phasmatoptera		1
Grylloidea inc. sed.		6
Plecoptera	4	7
Homoptera	1	31
Lophioneuridae (?)		1
Psocoptera (?)	1	2
Coleoptera	1	2
Neuroptera	66	20
Mecoptera	3	33
Trichoptera	1	2
inc. sed.	19	47
Всего	103	186

ветвей SC могла привести уже в конце палеозоя и в начале мезозоя к появлению новых семейств ручейников, т.к. остальные систематические признаки на передних крыльях кладохористид (число и характер развилков, форма анальной петли) практически неотличимы от таковых у примитивных современных семейств ручейников (Сукачева, 1982). Очень интересно, что в нижнемеловом местонахождении Хасурты найден новый род *Meloclada* Melnitsky et Ivanov, 2020 (*Cladochoristidae*) с двумя видами: *M. diuturna* Melnitsky et Ivanov, 2020 и *M. frequentatoria* Melnitsky et Ivanov, 2020. На отпечатке второго вида хорошо сохранился половой аппарат самки, очень сходный с таковым современных *Rhyacophilidae*, *Hydrobiosidae*, *Glossosomatidae* и *Philopotamidae*, что может говорить о близости кладохористид с этими семействами (Melnitsky et al., 2020).

Находки кладохористид из местонахождения Вязовка-3 (северодвинский ярус верхней перми) – одни из самых древних, наряду с кладохористидами из верхнепермского местонахождения Исады (Sukatsheva, Aristov, 2013).

Материал, описанный в данной статье, собран экспедициями Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) в 2013–2021 гг. и хранится в коллекции лаб. артропод ПИН РАН. Микрофотографии отпечатков сделаны на сканирующем электронном микроскопе Tescan Vega-III XMU в ПИН РАН.

Авторы искренне благодарны В.Д. Иванову (СПбГУ, С.-Петербург), А.С. Башкуеву и

А.П. Расницыну за ценные замечания и консультации, а также А.С. Фелькер за сведения о геологии местонахождения Вязовка (ПИН РАН).

## ОТРЯД TRICHOPTERA

### ПОДОТРЯД PROTOMEROPINA

#### СЕМЕЙСТВО CLADOCHORISTIDAE RIEK, 1953

##### Под *Cladochorista* Tillyard, 1926

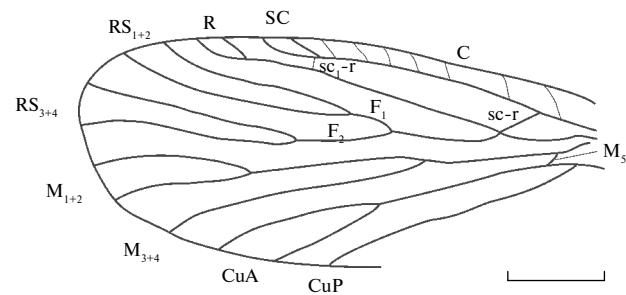
*Cladochorista uralica* Sukatsheva et Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1, 2

**Название вида – от Урала.**

Голотип – ПИН, № 5516/201, прямой и обратный отпечатки почти целого переднего крыла; Оренбургская обл., окрестности д. Вязовка, местонахождение Вязовка-3; верхняя пермь, северодвинский ярус, вязовская свита.

Описание (рис. 1). Крыло довольно широкое, длина превышает ширину в 2.6 раза, наибольшая ширина крыла на уровне впадения CuA<sub>2</sub> в задний край крыла. Передний край крыла слегка выпуклый, вершинная часть закругленная. SC короткая, с восемью косыми ветвями и небольшим концевым слабо загнутым развиликом; оканчивается в конце третьей четверти длины крыла. Костальное и субкостальное поля в основании почти одинаковой ширины, в разной степени сужаются к вершине крыла. R довольно длинный, с коротким концевым развиликом, впадает в край крыла в самом начале четвертой четверти длины крыла. Имеется короткая прямая попечная жилка sc<sub>1</sub>–r на уровне начала развилика SC. RS четырехветвистый, его ствол в 2.1 раза длиннее ствола RS<sub>1+2</sub> и немного длиннее ствола RS<sub>3+4</sub>. Ствол развилика F<sub>1</sub> в 1.2 раза короче ствола развилика F<sub>2</sub>. M трехветвистая: M<sub>1+2</sub> с коротким развиликом, M<sub>3+4</sub> простая. Ячей DC, MC и TC открыты. Развилок на CuA довольно длинный,



**Рис. 1.** *Cladochorista uralica* sp. nov., голотип ПИН, № 5516/201, переднее крыло; Оренбургская обл., местонахождение Вязовка-3; верхняя пермь, северодвинский ярус. Длина масштабной линейки 1 мм.

начинается несколько дистальнее середины длины крыла. CuP простая, Y-образная жилка ( $M_5$ ) с неравными плечами. Аналльная область сохранилась плохо, окраска крыла отсутствует.

Размеры в мм: длина переднего крыла 5,5, ширина 2,2.

**Сравнение.** Новый вид отличается от типового вида *C. belmontensis* Tillyard, 1926 и всех других известных видов рода *Cladochorista* трехветвистой M, задняя ветвь которой соответствует  $M_{3+4}$ . У других видов M с четырьмя ветвями.

**Материал.** Голотип.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана грантом Российского научного фонда, проект № 21-14-00284, и выполнена на базе Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Новокшонов В.Г. Ранняя эволюция ручейников (Trichoptera) // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 12. С. 58–67.

Новокшонов В.Г. Ранняя эволюция скорпионниц. М.: Наука, 1997. 138 с.

Притыкина Л.Н. Палеонтология и эволюция стрекоз// Fauna и экология стрекоз. Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1989. С. 33–66.

Сукачева И.Д. Историческое развитие отряда ручейников. М.: Наука, 1982. 112 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 197).

Сукачева И.Д., Синиченкова Н.Д. Обзор триасовых ручейников (Insecta: Trichoptera) с описанием новых

видов из триаса Киргизии (местонахождение Джай-ляучо) // Палеонтол. журн. 2023. № 1. С. 42–48.

Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Y.P. et al. Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events // XVIII Intern. Congr. on the Carboniferous and Permian. Sukhona and Severnaya Dvina Rivers Field Trip. Moscow: PIN RAS, 2015. 104 p.

Bashkuev A.S. Diverse new taxa of the enigmatic family Permotanyderidae (Insecta: Mecoptera), with notes on the phylogeny of Aneuretopsychina (long-proboscid scorpionflies) // Zootaxa. 2022. V. 5222. № 6. P. 545–577.

Felker A.S. New damselflies of the family Kennedyidae (Odonata) from the Permian of European Russia // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 734–742.

Lukashevich E.D. Where the immatures of Triassic Diptera developed // Diversity. 2023. V. 15. № 4. Art. 582.

Melnitsky S.I., Ivanov V.D., Sukatsheva I.D. Trichoptera. Caddisflies // Kopylov D.S., Rasnitsyn A.P., Aristov D.S. et al. The Khasutry Fossil Insect Lagerstätte. N.Y., 2020. P. 1322–1343 (Paleontol. J. V. 54. № 11).

Riek E.F. Fossil mecopteroid insects from the Upper Permian of New South Wales // Rec. Austral. Mus. 1953. V. 23. № 2. P. 55–87.

Riek E.F. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland // Austral. J. Zool. 1955. V. 3. № 4. P. 654–691.

Sukatsheva I.D., Aristov D.S. New caddisflies of the suborder Protomeropina (Insecta: Trichoptera) from the Permian of Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 741–751.

Tillyard R.J. Upper Permian insects of New South Wales, Part II. The orders Mecoptera, Paramecoptera and Neuroptera // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1926. V. 51. № 3. P. 265–282.

Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Minikh A.V. et al. Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia // Earth-Sci. Rev. 2005. V. 69. № 1–2. P. 27–77.

### Объяснение к таблице IX

Фиг. 1, 2. *Cladochorista uralica* sp. nov., голотип ПИН, № 5516/201, прямой и обратный отпечатки переднего крыла; Оренбургская обл., местонахождение Вязовка-3; верхняя пермь, северодвинский ярус.

Фиг. 3. *Cladochoristidae* gen. et sp. indet., фрагмент переднего крыла, экз. ПИН, № 5516/114; Оренбургская обл., местонахождение Вязовка-25; верхняя пермь, вятский ярус.

Длина масштабной линейки 1 мм.

**A New Caddisfly Species *Cladochorista uralica* sp. nov.  
(Insecta, Trichoptera: Cladochoristidae) from the Upper Permian of Vyazovka,  
Orenburg Region, Russia**

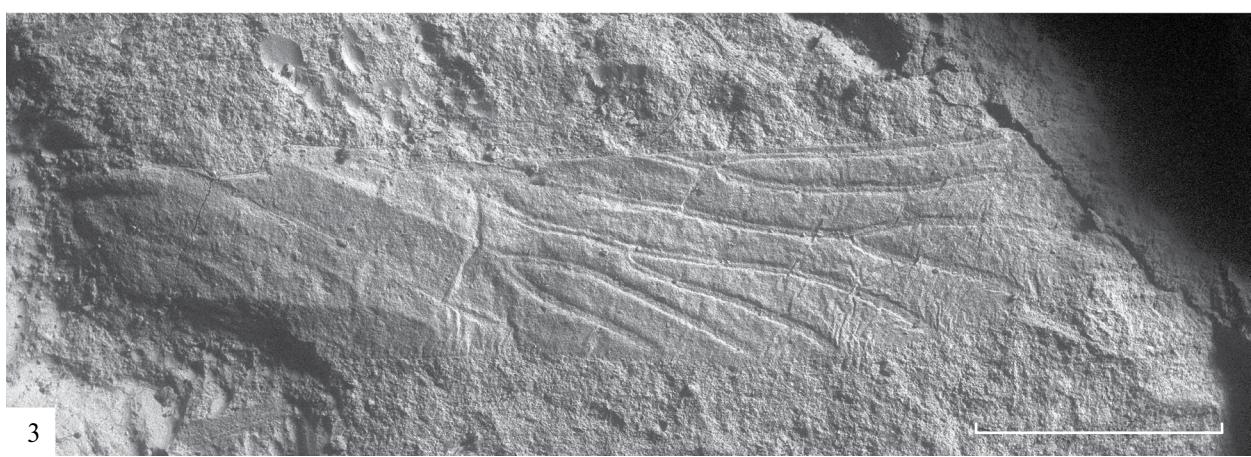
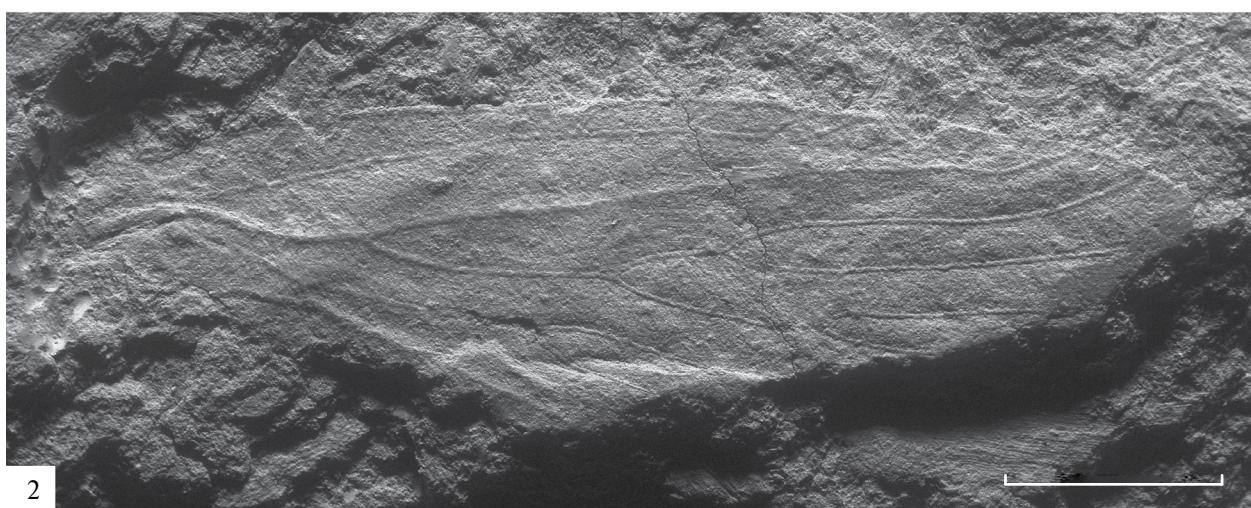
I. D. Sukatsheva<sup>1</sup>, N. D. Sinitshenkova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

A new species of caddisfly, *Cladochorista uralica* sp. nov. (Cladochoristidae), is described based on the forewing from the Upper Permian locality Vyazovka-3 (Orenburg region, Russia). The stratigraphic and geographical distribution of the family Cladochoristidae is updated, and a brief overview of the insect composition at fossil localities 3 and 25 of the Vyazovka Ravine section is provided.

*Keywords:* Insecta, caddisflies, Trichoptera, Upper Permian, Orenburg Region, new taxa

Таблица IX



УДК 56.016.3:551.734.5(571.17)

## НОВЫЙ ВИД ПОЗДНЕДЕВОНСКИХ КОНОДОНТОВ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2025 г. Н. Г. Изох\*

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

\*e-mail: izokhng@ipgg.sbras.ru

Поступила в редакцию 29.07.2024 г.

После доработки 23.09.2024 г.

Принята к публикации 23.09.2024 г.

Описан новый вид конодонтов *Polygnathus ovaliformis* sp. nov. из верхнедевонских отложений северо-восточных окраин Кузнецкого бассейна. Этот вид наиболее близок к позднефранским видам *Po. brevis* Miller et Youngquist и *Po. costulatus* Aristov.

*Ключевые слова:* конодонты, поздний девон, юг Западной Сибири

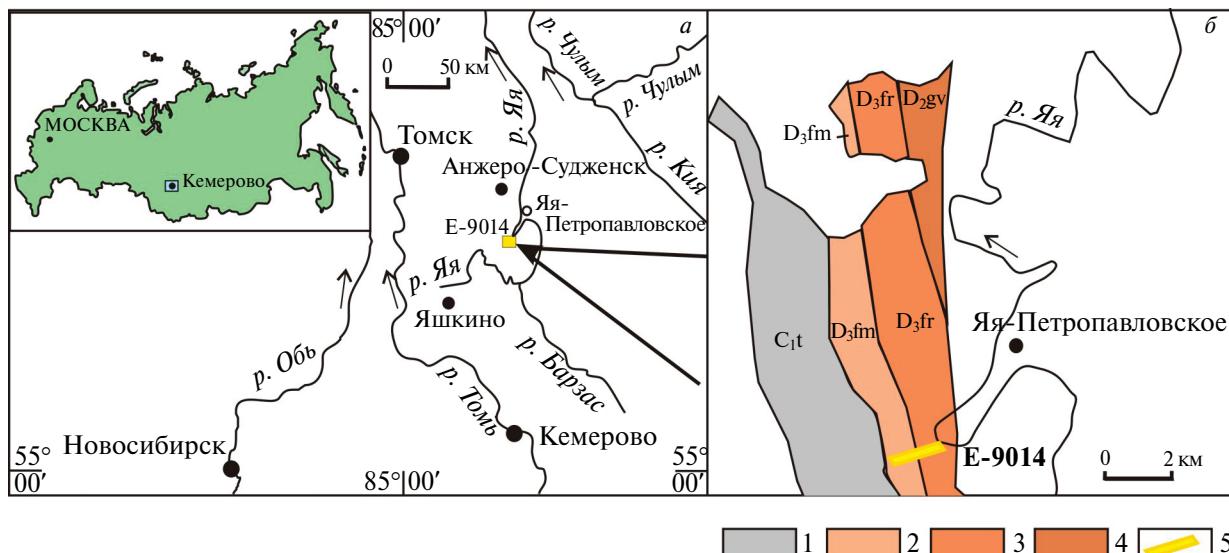
DOI: 10.31857/S0031031X25010088, EDN: CQHUVN

### ВВЕДЕНИЕ

Верхний девон северных окраин Кузнецкого бассейна представлен карбонатными и терригенно-карбонатными отложениями, которые вскрыты в карьерах и естественных обнажениях по берегам рек Томь и Яя и их притоков (Тыжнов, 1931; Ротай, Тыжнов, 1940; Карцева, Цирлина, 1956; Ржонсицкая, 1968, 1973; Типовые разрезы ..., 1992; Yolkin et al., 1997, 2000; Легенда ..., 1999; Ключевые разрезы ..., 2004; Middle-Upperg..., 2011; Yazikov et al., 2011; и др.). Эти отложения содержат многочисленные остатки бентосной и пелагической фауны, характеризующие франский и фаменский интервалы. Результаты их изучения были положены в основу разработки унифицированных стратиграфических схем девона западной части Алтас-Саянской складчатой области (АССО) (Решения ..., 1959, 1982). Основной группой для характеристики, а также внутри- и межрегиональной корреляции местных подразделений долгое время являлись брахиоподы. На основе изучения их ассоциаций была разработана зональная шкала, которая является актуальной до сих пор (Тыжнов, 1931; Халфин, 1933; Ржонсицкая, 1952, 1968, 1973; и др.). В последние десятилетия проводятся работы по уточнению стратиграфической последовательности девонских отложений Западной Сибири и разработки нового варианта. В данном случае конодонты играют существенную роль

при проведении корреляции региональных подразделений со стандартной стратиграфической шкалой. Это объясняется тем, что детальная конодонтовая зональная шкала является основой для характеристики ярусов девонской системы, а ее зональные виды-индексы выбраны для обоснования нижних границ ярусов (Ziegler, 1962; Ziegler, Sandberg, 1990; Becker et al., 2012, 2020; Spalletta et al., 2017; и др.).

Для биостратиграфического расчленения верхнедевонских отложений северных окраин Кузнецкого бассейна и их корреляции с международной шкалой были изучены конодонты. Наиболее непрерывные франско-фаменские разрезы с богатыми комплексами фауны, включающими в себя находки разнообразных видов конодонтов, известны по правому берегу р. Томь, разрез Косой Утес, и по левому берегу р. Яя, район бывших сел Яя-Петропавловское и Невский (Ратанов, Аксенова, 1991; Типовые разрезы..., 1992; Yolkin et al., 1997; Гутак и др., 2001; Ключевые разрезы..., 2004; Izokh, Yolkin, 2006; Middle-Upperg..., 2011; Rodygin, 2011; Изох, Андреева, 2013; Изох и др., 2022, 2024; и др.). При изучении конодонтов из верхнедевонских отложений Кузнецко-Алатауской структурно-фаунистической зоны (СФЗ) в левобережье р. Яя (рис. 1), наряду с известными космополитными таксонами, установлен и новый вид, описание которого приведено в настоящей статье.



**Рис. 1.** Местоположение изученного разреза верхнего девона на левом берегу р. Яя (а) и фрагмент геологической карты О-45-XXXIII (Государственная ..., 1962) (б). Обозначения: 1 – турнейский ярус нижнего карбона, 2 – фаменский ярус верхнего девона, 3 – франский ярус верхнего девона, 4 – живетский ярус среднего девона, 5 – линия разреза Е-9014.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изученный материал по конодонтам получен из верхнедевонских отложений Яя-Барзасской структурно-фаунистической подзоны (СФПЗ) Кузнецко-Алатауской СФЗ, вскрытых в каньонообразной промоине на левом берегу р. Яя (см. рис. 1). Описание разреза и литологическая колонка с детальной привязкой образцов к слоям приведены ранее (Yolkin et al., 1997; Middle-Upper ..., 2011; и др.). Отбор образцов карбонатных и терригенно-карбонатных разностей пород проводился в течение нескольких полевых сезонов 1990, 2006, 2009 и 2011 гг. Вес одного образца составлял от одного до двух кг. Дезинтеграция породы в слабых растворах (5–7%) уксусной и муравьиной кислот проводилась по традиционной методике. Всего было обработано 93 образца из разреза Е-9014, мощность которого составляет около 95 м. После просмотра нерастворимого осадка была получена коллекция конодонтов, которая представлена таксонами родов *Icriodus*, *Mehlina*, *Belodella*, *Polygnathus*, *Siphonodella* (*Eosiphonodella*). Конодонтовые элементы коричневого цвета имеют хорошую и удовлетворительную сохранность. Фотографирование экземпляров было выполнено на сканирующих электронных микроскопах TESCAN MIRA 3 в Аналитическом центре коллектиного пользования (ЦКП) Ин-та геологии и минералогии им. В.С. Соболева СО РАН (ИГМ СО РАН), а также на ZeissEvo-10 в ЦКП “ГЕОХРОН” Ин-та нефтегазовой геологии и геофизики им. А. А. Трофимука СО РАН (ИНГГ

СО РАН). Коллекция конодонтов хранится в лаб. палеонтологии и стратиграфии палеозоя ИНГГ СО РАН, а также в ЦКП “ГЕОХРОН” ИНГГ СО РАН под номерами Е-9014.

При описании нового вида дана характеристика только Ра-элемента в связи с небольшим количеством рамиформных элементов в изученной коллекции. Терминология и систематика конодонтов использована, согласно И.С. Барскому и др. (1975) и “Treatise ...” (1981).

## БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

В изученном разрезе (Е-9014) вскрыты кельбесская, пещеркинская и подонинская свиты (рис. 2; Yolkin et al., 1997; Middle-Upper ..., 2011; Yazikov et al., 2011), в которых выявлены разновозрастные комплексы конодонтов, характеризующие зоны *rhenana*–*linguiformis*, *triangularis* и *Lower praesulcata* (Изох, Андреева, 2013; Изох, 2023). В кельбесской свите основу комплекса составляют виды рода *Polygnathus*, в котором совместно с новым видом *Po. ovaliformis* sp. nov. определены *Po. brevilaminus* Branson et Mehl, 1934, *Po. aff. Po. gracilis* Klapper et Lane, 1985, *Po. seraphimae* Ovnatanova et Kononova, 1996, *Polygnathus* sp. и *Mehlina gradata* Youngquist, 1945, характеризующие зоны *rhenana*–*linguiformis* верхнего франа (Ziegler, Sandberg, 1990; Ji, Ziegler, 1993; и др.). Выше по разрезу в низах пещеркинской свиты (обр. Е-9014-15/1 и Е-9014-15/2) установлены конодонты зоны *triangularis* – *Polygnathus izmensis* Kuzmin, 1998, *Icriodus*

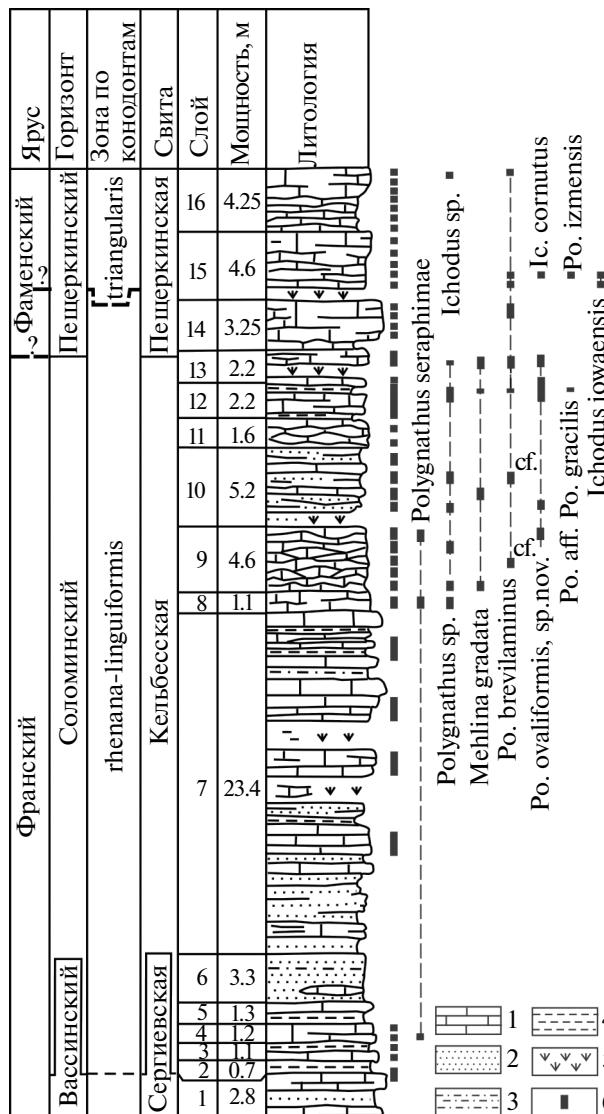


Рис. 2. Фрагмент литологической колонки (по: Yolkin et al., 1997) и распространение конодонтов в разрезе Е-9014 по левому берегу р. Яя. Обозначения: 1 – известняки, 2 – песчаники, 3 – алевролиты, 4 – аргиллиты, 5 – задернованный интервал, 6 – место отбора образцов.

*iowaensis* Youngquist et Peterson, 1947 и *I. cornutus* Sannemann, 1955. Следует отметить, что этот раннефаменский комплекс зафиксирован в разрезе выше положения нижней границы фаменского яруса, которая обоснована в верхней части слоя 13 (обр. Е-9014-13/5) по появлению фаменского зонального комплекса брахиопод *Cyrtospirifer tschernyschewi* Khalfin, 1933, *Athyris globularis* (Phillips, 1835) и др. (Yolkin et al., 1997; Middle-Upper ..., 2011; Yazikov et al., 2011). Аналогичная ситуация распространения раннефаменских брахиопод и конодонтов была выявлена также в разрезе Косой Утес по правому берегу р. Томь на северо-западной окраине Кузнецкого басс. В этом разрезе появление такого же раннефаменского

комплекса конодонтов, как и в разрезе на р. Яя, установлено в средней части косоутесовских слоев пещеркинского горизонта (Middle-Upper ..., 2011; Изох и др., 2024). Для уточнения положения нижней границы фаменского яруса в изученном разрезе требуется дополнительное обсуждение и ревизия имеющихся материалов по конодонтам и брахиоподам.

## ОПИСАНИЕ КОНОДОНТОВ

### КЛАСС CONODONTA

#### СЕМЕЙСТВО POLYGNATHIDAE BASSLER, 1925

##### Род *Polygnathus* Hinde, 1879

*Polygnathus ovaliformis* Izokh, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1–5

Название вида от *ovalis* лат. – овальный.

Голотип – ИНГГ СО РАН, ЦКП ГЕОХРОН № Е9014/2; северо-восточная окраина Кузнецкого басс., левый берег петлеобразного изгиба р. Яя, выше бывшего с. Яя-Петропавловское, разрез Е-9014, слой 12, обр. Е-9014-12/7; верхний фран, соломинский горизонт, кельбесская свита, конодонтовые зоны *rhenana*–*linguiformis* (табл. X, фиг. 2).

Описание. Ра-элемент характеризуется овальной платформой, наиболее широкой в средней ее части и суживающейся к переднему и заднему концам. Задний ее конец имеет языкообразное очертание. Платформа уплощенная, но в передней части боковые ее края приподняты. Прикарinalные желобки умеренно глубокие в передней части платформы, а в заднем направлении они суживаются и выполаживаются. Платформа орнаментирована грубыми удлиненными ребрами или рядами бугорков, которые не доходят до карины. Карина высокая, дугообразно изогнутая, состоит из слившихся бугорков, которые разделяются на отдельные бугорки в задней ее трети.

Свободный лист составляет 1/3–1/4 длины элемента и состоит из трех–пяти высоких массивных зубчиков.

На нижней стороне элемента присутствует маленькая базальная полость с утолщенными флангами, расположенная в передней трети платформы. От нее к заднему концу протягивается высокий киль. От базальной ямки в переднебоковом направлении протягивается короткий утолщенный киль.

Размеры в мкм. Голотип (табл. X, фиг. 2): длина элемента 1700, ширина 800. Паратипы: длина от 1300 до 1400, ширина от 500 до 600.

**Изменчивость.** Изменчивость *Po. ovaliformis* sp. nov. проявляется в орнаментации платформы, которая представлена либо грубыми удлиненными ребрами (табл. X, фиг. 1), либо рядами бугорков (табл. X, фиг. 2–4). Ювелирные экземпляры имеют общее строение элемента, сходное с голотипом вида, но характеризуются тем, что задняя часть платформы сильно заужена.

**Сравнение.** По общему очертанию и морфологии платформы новый вид наиболее близок к позднефранским *Po. brevis* Miller et Youngquist, 1947 и *Po. costulatus* Aristov, 1985 (Miller, Youngquist, 1947; Aristov, 1988; Барсов и др., 1991), от которых отличается наличием короткого утолщенного переднебокового киля на нижней стороне платформы. *Po. ovaliformis* sp. nov. отличается от *Po. brevis* также овальной формой платформы, развитием прерывистых ребер, не доходящих до карины, на задней трети платформы и большим числом зубчиков на свободном листе. От *Po. costulatus* новый вид отличается дугообразно изогнутой кариной, достигающей заднего конца платформы, и округлой маленькой базальной полостью с утолщенными флангами.

**Замечания.** На нижней стороне элемента формируется переднебоковой киль с правой стороны, как у правых, так и у левых Ра-элементов.

**Распространение.** Северо-восточная окраина Кузнецкого басс., Яя–Барзасская СФПЗ Кузнецко–Алатауской СФЗ; верхний фран, зоны *rhenana–linguiformis*, кельбесская свита, соломинский горизонт и, возможно, нижний фамен, низы зоны *triangularis*, низы пещеркинского горизонта (обр. E-9014-13/9).

**Материал.** Шесть экз. хорошей и удовлетворительной сохранности: Кемеровская обл., г. Анжеро–Судженск, левый берег р. Яя, разрез E-9014; обр. E-9014-9/5, обр. E-9014-12/6, обр. E-9014-12/7, обр. E-9014-12/11, обр. E-9014-13/3, обр. E-9014-13/9.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работы выполнены при финансировании за счет средств проекта № FWZZ-2022-0003 Государственной программы Института нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука Сибирского отделения Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов В.А. Девонские конодонты Центрального девонского поля (Русская платформа). М.: Наука, 1988. 120 с.

Барсов И.С., Воронцова Т.Н., Кононова Л.И., Кузьмин А.В. Определитель конодонтов девона и нижнего карбона. М.: Изд-во МГУ, 1991. 184 с.

Барсов И.С., Халымбаджа В.Г., Косенко З.А. и др. Терминология и план описания платформенных конодонтов // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 121–126.

Государственная геологическая карта СССР масштаба 1 : 200000. Лист О-45-XXXIII. М.: Госгеотехиздат, 1962.

Гутак Я.М., Родыгин С.А., Родина О.А. Палеонтологическая характеристика подонинского горизонта (фаменский ярус, девон) Алтай–Саянской складчатой области // Эволюция жизни на Земле. Матер. II Междунар. симп. “Эволюция жизни на Земле”, 12–15 ноября 2001 г., Томск / Ред. В.М. Подобина. Томск: Изд-во НТЛ, 2001. С. 170–171.

Изох Н.Г. Конодонты верхнего девона Западной Сибири // Труды XVIII Всероссийского микропалеонтологического совещания (г. Санкт-Петербург, 30 октября – 3 ноября 2023 г.). СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2023. С. 265–269.

Изох Н.Г., Анастасиева С.А., Андреева Е.С. Микрофауна подонинского горизонта верхнего фамена северо-восточной окраины Кузнецкого бассейна // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. 2022. № 11с. С. 13–20.

Изох Н.Г., Андреева Е.С. Конодонты зоны *Siphonodella praesulcata* в разрезах верхнего девона северо-восточной окраины Кузнецкого бассейна // Интерэкс-по ГЕО-Сибирь-2013. IX Междунар. науч. конгр., 15–26 апреля 2013 г. Новосибирск: Междунар. науч. конф. “Недропользование. Горное дело. Новые направления и технологии поиска, разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Геоэкология”. Сб. матер. Новосибирск: СГГА, 2013. Т. 1. С. 120–122.

Изох О.П., Изох Н.Г., Попов Б.М., Сараев С.В. Био-, литостратиграфические и геохимические маркеры глобальных событий верхнедевона юга Западной Сибири и их потенциал для межрегиональных корреляций // Геол. и геофизика. 2024. Т. 65. № 8. <https://doi.org/10.15372/GiG2023207>

Карцева Г.Н., Цирлина В.Б. Стратиграфия девонских отложений Кузнецкого бассейна // Тр. ВНИГРИ. Нов. сер. 1956. Вып. 95. Геол. сб. № 2. С. 147–164.

Ключевые разрезы девона Рудного Алтая, Салаира и Кузбасса / Ред. Е.А. Елкин. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. 104 с.

- Легенда Кузбасской серии листов Государственной геологической карты Российской Федерации масштаба 1 : 200 000 (изд. второе) / Исп. Г.А. Бабин, С.П. Шокальский, В.Н. Токарев и др. Новокузнецк: ФГУГП “Запсибгеолсъемка”, 1999. 194 с., 11 табл.
- Ратанов Л.С., Аксенова Л.М.* Сафоновский, алчедатский и пещеркинский горизонты среднего и верхнего девона западной части Алтая-Саянской области // Стратиграфия и главнейшие события в геологической истории Сибири. Сб. науч. трудов. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1991. С. 60–67.
- Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем докембрия, палеозоя и четвертичной системы Средней Сибири. Новосибирск, 1979 г. Ч. II. Средний и верхний палеозой. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1982. 130 с.
- Решения Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1959. 91 с.
- Ржонсницкая М.А.* Спирифериды девонских отложений окраин Кузнецкого бассейна. М.: Госгеолиздат, 1952. 232 с.
- Ржонсницкая М.А.* Биостратиграфия девона окраин Кузнецкого бассейна. Том 1. Стратиграфия. Л.: Недра, 1968. 287 с.
- Ржонсницкая М.А.* Кузнецкий прогиб и сопредельные районы Западной Сибири // Стратиграфия СССР. Девонская система. Кн. 2 / Ред. В.Д. Наливкин, М.А. Ржонсницкая, Б.П. Марковский. М.: Недра, 1973. С. 15–55.
- Ротай А.П., Тыжнов А.В.* Верхний девон окраин Кузнецкого бассейна // Геология СССР. Кузнецкий бассейн / Ред. В.И. Яворский. М.–Л.: Гос. Изд-во геол. лит-ры, 1940. Т. 16. С. 99–119.
- Типовые разрезы пограничных отложений среднего и верхнего девона, франского и фаменского ярусов окраин Кузнецкого бассейна (Матер. V выездной сессии комиссии МСК по девонской системе, Кузбасс, 16–29 июля 1991 г.). Новосибирск: СНИИГГиМС, 1992. 136 с.
- Тыжнов А.В.* Материалы по стратиграфии и тектонике девонских отложений северо-западной окраины Кузнецкого каменноугольного бассейна // Изв. Зап.-Сиб. геол. упр. 1931. Т. 11. Вып. 1. С. 1–32.
- Халфин Л.Л.* Верхний девон села Жарковского на реке Яе // Материалы к стратиграфии северной окраины Кузбасса. Новосибирск: ГНТГИ, 1933. 72 с.
- Becker R.T., Gradstein F.M., Hammer O.* The Devonian Period // The Geologic Time Scale 2012 / Ed. F.M. Gradstein. Elsevier Sci. Ltd., 2012. P. 559–601.
- Becker R.T., Marshall J.E.A., Da Silva A.-C. et al.* The Devonian Period // The Geological Time Scale 2020 / Eds. F.M. Gradstein, J.G. Ogg, M.D. Schmitz, G.M. Ogg. Amsterdam: Elsevier, 2020. V. 2. P. 733–810.
- Izokh N.G., Yolkin E.A.* Upper Devonian conodonts from the northeastern Kuznetsk Basin (south of West Siberia, Russia): Advanced report // Ancient Life and Modern Approaches: Abstracts of the Second Intern. Palaeontol. Congr. / Eds. Q. Yang, Y. Wang, E.A. Weldon. Univ. of Science and Technology of China Press, 2006. P. 359.
- Ji Q., Ziegler W.* The Lali Section: An Excellent Reference Section for Upper Devonian in South China // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1993. V. 157. P. 1–183.
- Middle–Upper Devonian and Lower Carboniferous Biostratigraphy of Kuznetsk Basin. Field Excursion Guidebook. Intern. Conference “Biostratigraphy, paleogeography and events in Devonian and Lower Carboniferous” (SDS / IGCP 596 joint field meeting) / Eds. N.K. Bakharev, N.G. Izokh, O.T. Obut, J.A. Talent. Novosibirsk, July 20 – August 10, 2011. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2011. 98 p.
- Miller A.K., Youngquist W.* Conodonts from the type section of the Sweetland Creek Shale in Iowa // J. Paleontol. 1947. V. 21. № 6. P. 501–517.
- Rodygin S.A.* Conodonts in Middle and Upper Devonian sections from the Kuznetsk Basin margins // Biostratigraphy, Paleogeography and Events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS / IGCP 596 joint field meeting): Contrib. of Intern. Conf. in memory of Evgeny A. Yolkin. Ufa, Novosibirsk, July 20 – August 10, 2011. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2011. P. 139–140.
- Spalletta C., Perri M.C., Over D.J., Corradini C.* Famennian (Upper Devonian) conodont zonation: revised global standard // Bull. Geosci. 2017. V. 92. № 1. P. 31–57.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W. Miscellanea, suppl. 2. Conodonts / Eds. D.L. Clark, W.C. Sweet, S.M. Bergstrom et al. Boulder, Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1981. 202 p.
- Yazikov A.Yu., Izokh N.G., Shcherbanenko T.A.* Brachiopods and conodonts from the Frasnian/Famennian boundary strata in the Upper Devonian Yaya section (north-western margin of the Kuznetsk Basin, Barzas Region) // Biostratigraphy, Paleogeography and Events in Devonian and Lower Carboniferous (SDS / IGCP 596 joint field meeting): Contrib. of Intern. Conf. in memory of Evgeny A. Yolkin. Ufa, Novosibirsk, July 20 – August 10, 2011. Novosibirsk: Publ. House of SB RAS, 2011. P. 169–172.
- Yolkin E.A., Gratsianova R.T., Bakharev N.K. et al.* Devonian sea-level fluctuations on the south-western margin of the Siberian continent // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1997. V. 199. P. 83–98.
- Yolkin E.A., Gratsianova R.T., Izokh N.G. et al.* Devonian standard boundaries within the shelf belt of the Siberian Old Continent (southern part of western Siberia, Mongolia, Russian Far East) and in the South Tien Shan // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2000. V. 225. P. 303–318.
- Ziegler W.* Taxionomie und Phylogenie Oberdevonischer Conodonten und ihre stratigraphische Bedeutung // Abh. Hess. Land. Bodenforschung. 1962. Hf. 38. S. 1–166.
- Ziegler W., Sandberg C.A.* The Late Devonian Standard Conodont Zonation // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 1990. V. 121. 115 p.

## Объяснение к таблице X

Фиг. 1–5. *Polygnathus ovaliformis* sp. nov.: 1 – экз. № E9014/1; 1а – вид сверху, 1б – вид снизу; обр. Е-9014-12/6; 2 – голотип № E9014/2; 2а – вид сверху, 2б – вид снизу; обр. Е-9014-12/7; 3 – экз. № E9014/3; 3а – вид сверху, 3б – вид снизу; обр. Е-9014-12/11; 4 – экз. № E9014/4; 4а – вид сверху, 4б – вид снизу; обр. Е-9014-9/5; 5 – экз. № E9014/5; 5а – вид сверху, 5б – вид сбоку; обр. Е-9014-13/3; Россия, северо-восточная окраина Кузнецкой котловины, Кемеровская обл.; верхний фран, соломинский горизонт, кельбесская свита, зоны *rhenana*–*linguiformis*. Шкала – 100 мкм.

## New Late Devonian Species of Conodonts from South of West Siberia

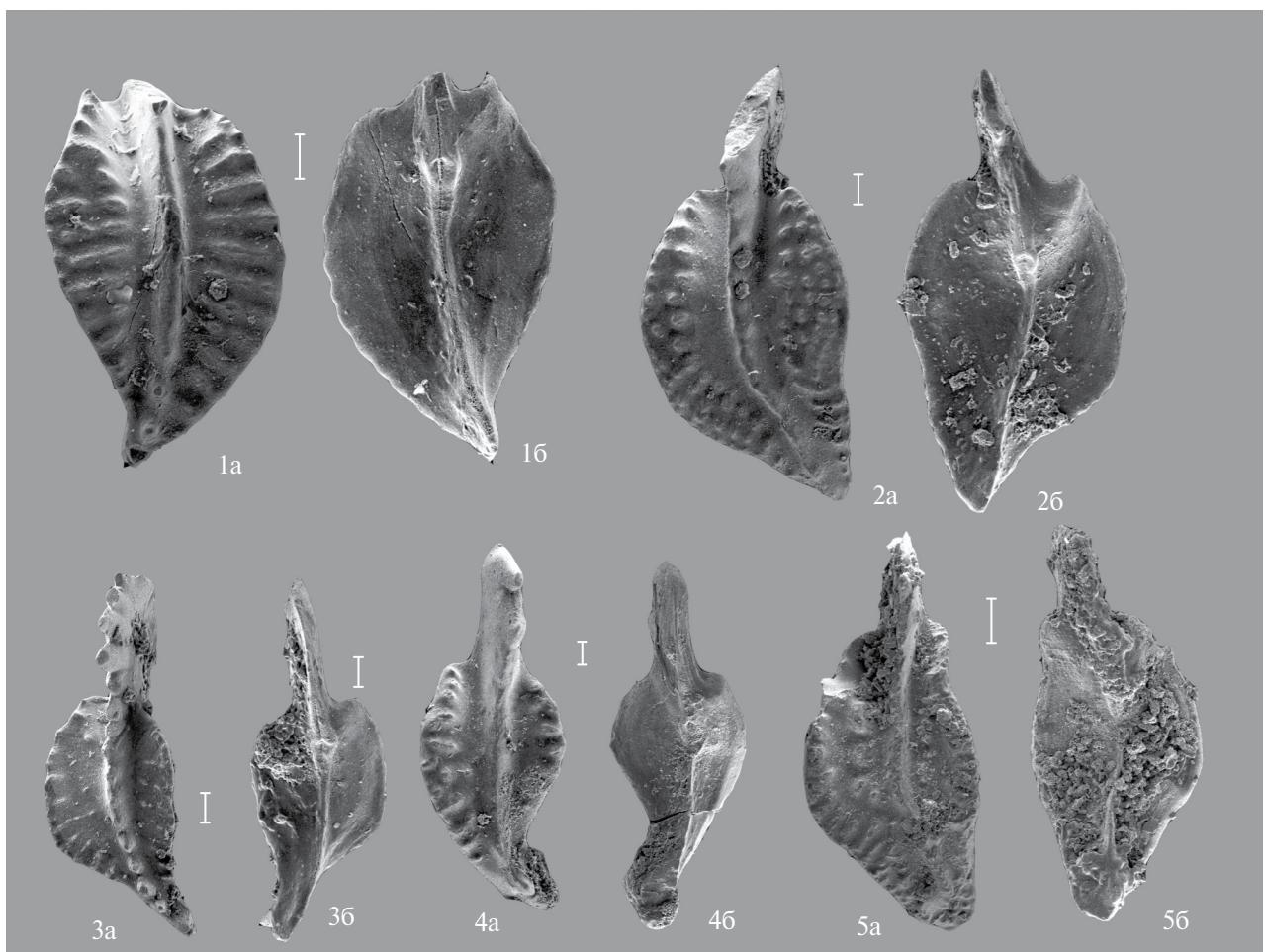
N. G. Izokh

*Trofimuk Institute of Petroleum Geology and Geophysics, Siberian Branch of RAS, Novosibirsk, 630090 Russia*

A new species of conodonts *Polygnathus ovaliformis* sp. nov. from the Upper Devonian deposits of the northeastern margins of the Kuznetsk Basin is described. This species is most closely related to the Late Frasnian species *Po. brevis* Miller et Youngquist and *Po. costulatus* Aristov.

*Keywords:* conodonts, Late Devonian, south of West Siberia, Russia

Таблица X



УДК 567.6:551.736.3(470.57)

## К РЕВИЗИИ СРЕДНЕПЕРМСКИХ БОЛОЗАВРИД (TETRAPODA, BOLOSAURIDA) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2025 г. В. В. Буланов<sup>a, b</sup> \*

<sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>b</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, 420008 Россия

\*e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 01.06.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 28.06.2023 г.

Изучение голотипа *Permotriturus herrei* Tatarinov, 1968 (Tetrapoda, Bolosaurida) и нового экземпляра этого вида из типового местонахождения Ишеево (Республика Татарстан, Европейская Россия) подтверждает валидность рода *Belebey* Ivachnenko, 1973. Отличия между родами *Belebey* и *Permotriturus* установлены в соотношении элементов подглазничного отдела дерматокраниума, в особенностях имплантации зубов, а также в характере васкуляризации челюстных костей. Несмотря на глубокую специализацию зубной системы *P. herrei* и более молодой (терминально-уржумский) возраст таксона по сравнению с другими болозавридами, организация суборбитальной области демонстрирует его большее сходство с раннепермским *Bolosaurus striatus*, чем с видами рода *Belebey*. Отсутствие четких диагностических критериев в настоящее время препятствует обоснованию внутри отряда Bolosaurida таксонов группы семейства на основе его среднепермских представителей.

**Ключевые слова:** Bolosaurida, *Permotriturus*, зубная система, Ишеево, средняя пермь, уржумский ярус, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X25010098, EDN: CQPWOY

### ВВЕДЕНИЕ

Семейство Bolosauridae (отряд Bolosaurida) является одной из наиболее ранних групп амниот, перешедших к облигатной растительноядности. Древнейшие болозавриды описаны из нижней перми США и Германии (Cope, 1878; Reisz et al., 2002; Berman et al., 2000, 2021), в то время как среднепермский этап эволюции семейства реконструируется по материалам, происходящим из Европейской России и Китая (Ивахненко, 1973; Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Müller et al., 2008; Bulanov et al., 2022).

Несмотря на широкое территориальное распространение, находки болозаврид немногочисленны и представляют собой преимущественно изолированные челюсти, на основе которых, в частности, исходно установлены все виды, относимые к среднепермскому роду *Belebey*: *B. vegrandis* Ivachnenko, 1973; *B. maximi* Ivachnenko et Tverdochlebova, 1987; *B. chengi* Müller et al., 2008; *B. shumovi* Bulanov et al., 2022 (Ивахненко, 1973; Ивахненко,

Твердохлебова, 1987; Li, Cheng, 1995; Müller et al., 2008; Bulanov et al., 2022). Недостаток морфологических данных явился причиной того, что в состав группы на разных этапах ее изучения был включен ряд проблематичных таксонов, систематическое положение которых в настоящее время пересмотрено или по-прежнему нуждается в уточнении.

Так, из состава отряда была исключена описанная по единственному зубу *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, голотип которой демонстрирует очевидную принадлежность к растительноядным диноцефалам надсемейства *Tapinocephaloidea* (Reisz et al., 2002; Буланов, 2024), а также форма, изначально определенная как восточно-европейский представитель рода *Bolosaurus* – *B. traati* Tatarinov, 1974, по результатам проведенной ревизии переотнесенный к отряду *Diadectomorpha* (*Diadectidae*) в составе рода *Stephanospondylus* (Ивахненко, 2008; Буланов, 2023). Сравнительно недавно из Bolosaurida был исключен описанный по фрагменту челюстной кости из артинских отложений Франции вид *Belebey augustodunensis*

Falconnet, 2012, поскольку была установлена принадлежность находки к сfenакоморфным пелазаврам (Spindler et al., 2020).

В контексте ревизии восточноевропейских болозаврид значение имеет еще один проблематичный образец, обнаруженный при раскопках реперного местонахождения ишеевского фаунистического комплекса Ишеево (Республика Татарстан; уржумский ярус). Он представляет собой фрагмент челюсти (экз. ПИН, № 157/500; рис. 1), описанный под названием *Permotriturus herrei* и исходно трактовавшийся как верхнечелюстная кость древнейшего (позднепалеозойского) представителя хвостатых амфибий (Татаринов, 1968).

На вероятную принадлежность экз. ПИН, № 157/500 к *Bolosaurida* впервые указал М.Ф. Ивахненко (1990), что нашло отражение в дальнейшем помещении рода *Permotriturus* в состав этой группы (Ивахненко и др., 1997) без аргументации данного решения ввиду справочного формата издания. Диагноз рода *Permotriturus* как таксона семейства *Bolosauridae* впервые был дан тем же автором в последней обобщающей сводке по тетраподам пермо-триаса Восточной Европы (Ивахненко, 2008), что позволяет предметно обсуждать таксономический статус формы из Ишеево. Корректность отнесения *P. herrei* к болозавридам при этом не вызывает сомнений, поскольку голотип демонстрирует ряд особенностей организации челюстного озубления (см. ниже), которые в совокупности контрастно выделяют болозаврид среди известного разнообразия палеозойских амниот (Watson, 1954; Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2002, 2007; Snyder et al., 2020).

Настоящая работа направлена на переизучение голотипа *Permotriturus herrei* с целью его сравнения с видами рода *Belebey* и прояснения таксономического статуса этой формы. На необходимость такой ревизии указал Дж. Фальконе (Falconnet, 2012), акцентировавший внимание на сходстве экземпляра из Ишеево с типовыми образцами видов рода *Belebey* и предполагавший вероятность младшей синонимии рода *Belebey* Ivachnenko, 1974 по отношению к *Permotriturus Tatarinov, 1968*.

В качестве дополнительного материала в настоящем исследовании использован обнаруженный при раскопках местонахождения Ишеево в 2000 г. и ранее не изучавшийся фрагмент верхнечелюстной кости (экз. КФУ, № В 823/54; рис. 2), несомненно, принадлежащий *P. herrei*, но, как и голотип, не сохранивший коронок зубов. Несмотря на фрагментарность, данный

экземпляр несет важную диагностическую информацию по роду *Permotriturus*, а также позволяет верифицировать некоторые морфологические характеристики голотипа *P. herrei* как таксономически значимые (т.е. не связанные с изменчивостью).

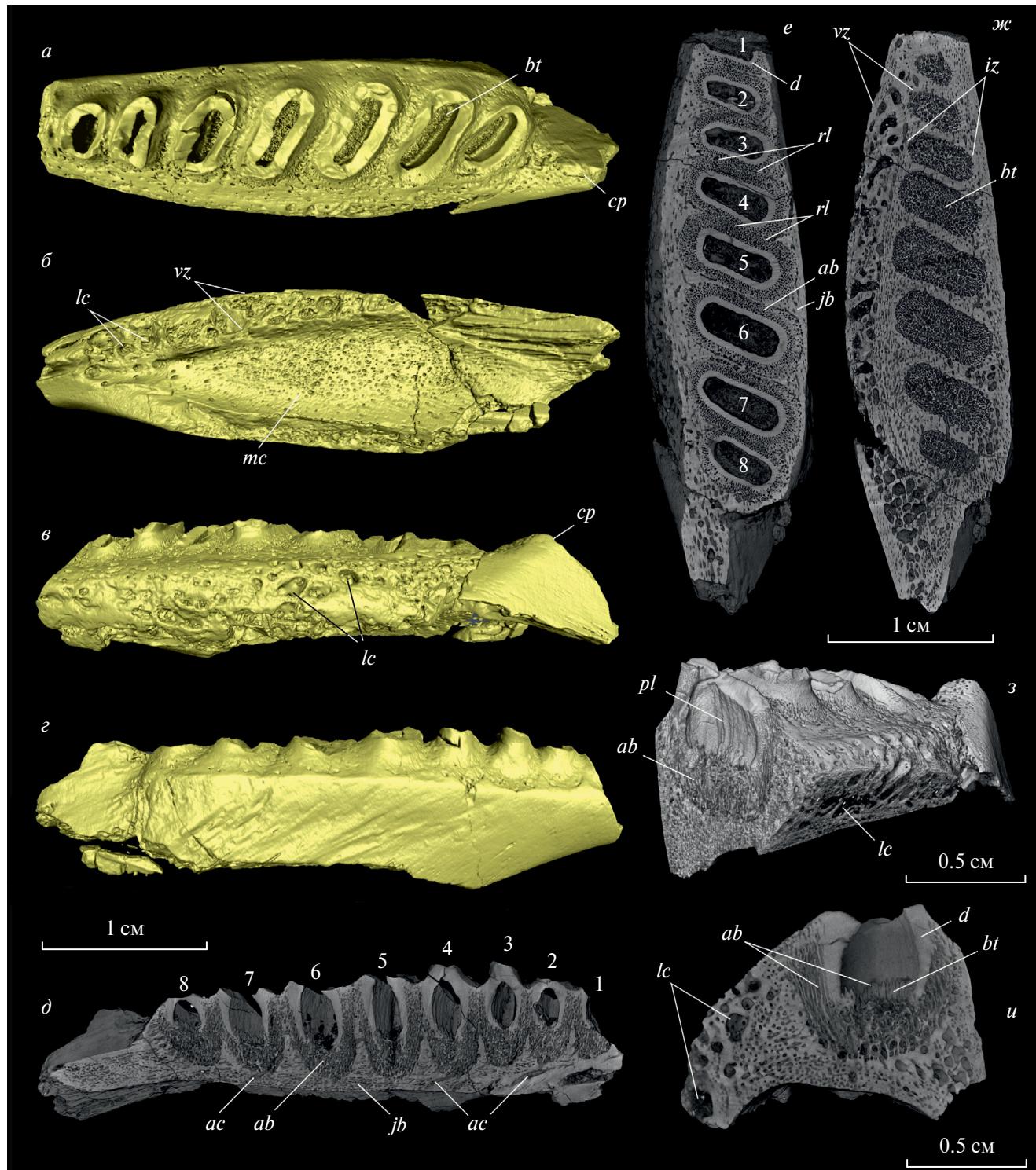
Поскольку зубы обоих образцов из Ишеево не сохранили своей коронарной части, морфология которой, наряду с характером их дифференциации и распределения в зубных рядах, важна для диагностики таксонов *Bolosaurida*, дополнительный акцент в работе сделан на изучение самих челюстных костей, а именно – на их соотношении с окружающими краиальными структурами, особенностях имплантации зубов и внутренней васкуляризации. Для решения этих задач была использована компьютерная томография, что дополнит характеристику болозаврид в указанных морфологических аспектах.

Томографическое сканирование голотипов *Permotriturus herrei*, *Belebey vegrandis*, *B. maximi* и *B. shumovi* было проведено с использованием микротомографа Neoscan 80 в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), где хранятся материалы по указанным видам. Верхнечелюстная кость *P. herrei* отсканирована в лаб. рентгеновской компьютерной томографии Ин-та геологии и нефтегазовых технологий (ИГиНГТ) Казанского федерального ун-та (КФУ) с использованием микро- и нанофокусной рентгеновской системы General Electric VtomeX-S240. Приводимые в работе трехмерные реконструкции и виртуальные срезы получены с помощью программ Avizo V2019.1 и CTVox V1.5.

## МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

*Зубная кость Permotriturus herrei Tatarinov, 1968  
(голотип ПИН, № 157/500)*

Как отмечалось ранее (Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001, 2008), голотип *P. herrei* (экз. ПИН, № 157/500) представляет собой не верхнечелюстную кость, а фрагмент левого *dentale*, длина которого составляет 34.6 мм. Кость содержит восемь альвеол, передняя из которых повреждена. Для удобства дальнейшего описания нумерация альвеол у голотипа *P. herrei* ведется от самой первой (поврежденной) альвеолы (рис. 1), хотя она не соответствовала первой зубной позиции челюсти, на что указывает отсутствие на образце площадки симфизного контакта, меньшее число зубов по сравнению с таковым в *dentale* тех болозаврид, у которых этот элемент сохранился полностью (*Belebey vegrandis*:



**Рис. 1.** *Permotriturus herrei* Tatarinov, голотип ПИН, № 157/500, левое dentale: *a–e* – КТ-реконструкция сверху, снизу, латерально и медиально соответственно; *д* – продольный вертикальный срез КТ-модели (виртуальный) по линии середины ширины зубов; *е, ж* – горизонтальные виртуальные срезы несколько ниже альвеолярного края и ниже окончания корневой части зубов соответственно; *з* – виртуальные срезы (вертикальный вдоль продольной оси шестого с конца альвеолы и на клонный через латеральную зону васкуляризации); *и* – вертикальный поперечный виртуальный срез через пятую с конца альвеолу; Россия, Республика Татарстан, местонахождение Ишеево; средняя пермь, уржумский ярус. Обозначения: *ab* – альвеолярная костная ткань, *ac* – базальные альвеолярные сосуды, *bt* – базальные трабекулы альвеолярной костной ткани, *cp* – коронoidalный выступ, *d* – дентиновая стенка корня зуба, *iz* – зона зубной имплантации, *jb* – челюстная костная ткань, *lc* – внутрикостные лакуны, *mc* – желоб Меккелева хряща, *pl* – складчатость внутренней поверхности дентиновой стенки корня, *rl* – граница перекрывания зон имплантации соседних зубов, *vz* – зона интенсивной васкуляризации.

экз. СГУ, №№ 104B/2020, 2021; B. maximi: голотип СГУ, № 104B/2027; B. chengi: экз. IVPP V 12007; *Bolosaurus grandis*: голотип ОМНМ 52311), а также удлиненно-овальная форма поперечных сечений всех представленных на образце альвеол, поскольку передние нижнечелюстные зубы болозаврид имеют круглую форму сечений (Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2002; Müller et al., 2008).

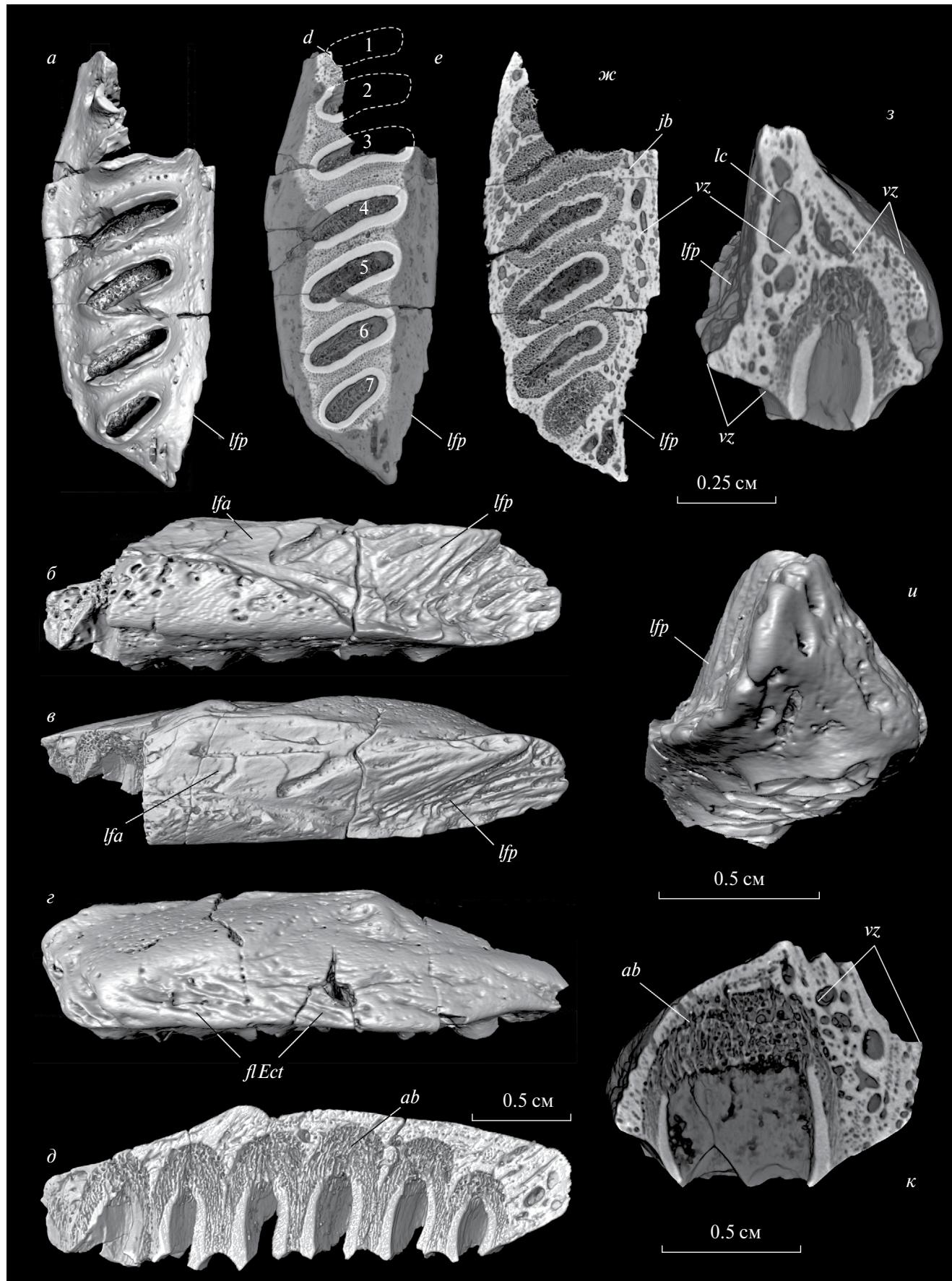
Все зубы в челюсти отломаны на уровне альвеолярного края, однако их корневые части, глубоко погруженные в несущую кость и прочно сращенные с ней, видны во всех альвеолах как через открытую полость пульпы, так и на КТ-срезах (рис. 1, *a*, *d*, *e*). Размер альвеол равномерно увеличивается в соответствии с расширением кости в каудальном направлении, начиная с первой альвеолы до шестой включительно, которая, судя по ее размеру, вмешала самый крупный зуб челюсти. Предпоследний – седьмой зуб был несколько меньше шестого, а восьмой – меньше седьмого и примерно соответствовал по размеру зубу в третьей позиции. В конце зубного ряда у голотипа *P. heterodontus* отсутствовал миниатюрный (постбукальный) зуб, который часто завершает зубные ряды у среднепермских болозаврид и характеризуется упрощенным строением коронки (Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2002; Müller et al., 2008; Bulanov et al., 2022).

Вакантные альвеолы, как и следы резорбции, на челюсти отсутствуют, т.е. в момент, предшествовавший захоронению, все зубы представленной на образце части зубного ряда являлись функционирующими структурами и сменились незадолго до этого (Snyder et al., 2020), что подтверждается также отсутствием сменных коронок внутри альвеол. Поперечные сечения зубов на уровне альвеолярного края удлиненно-овальной формы, с ровными, параллельными или слегка расходящимися в антеролабиальном направлении боковыми сторонами (рис. 1, *e*). Лабиальный парапет отсутствует. Основания зубов заметно отодвинуты от внешнего края *dentale* и размещены в челюсти диагонально вследствие разворота их лингвальной стороны в каудальном направлении относительно лабиальной. Угол разворота зубов к поперечному сечению челюсти (измеренный по антеролингвальной стенке их корневой части на уровне альвеолярного края) изменяется от 30° у передних сохранившихся зубов до 35° у задних; соотношение длины к ширине сечений у наиболее удлиненных последних пяти зубов на этом же уровне варьирует от 2.4 (четвертая с конца позиция) до 2 (последний зуб челюсти).

Зубная кость массивная. Окончание зубного ряда ограничено сзади выраженным подъемом кости, образовывавшим часть основания гипертрофированно развитого у болозаврид коронOIDного отростка (Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2002, 2007). Медиальная сторона *dentale* очень высокая и ровная, если не считать покрывающих ее тонких прямолинейных и параллельно ориентированных сосудистых желобков, направленных антеродорсально. Обрамлявшие Меккелев хрящ латеральная и медиальная нисходящие пластины на образце отломаны на уровне основания зубной площадки, однако можно констатировать, что желоб хряща, широкий в задней части кости, резко сужался в присимфизном отделе до щелевидного состояния. В этой части желоба у экз. ПИН, № 157/500 имеется пара отверстий, пропускавших крупные сосуды и, вероятно, сопутствующие нервы в направлении симфиза. На остальном протяжении Меккелева желоба вглубь *dentale* через равные промежутки отходят сравнительно узкие, но при этом протяженные сосудистые каналы. Внутри челюсти они следуют в антеродорсальном направлении к основаниям зубов (расположенных значительно спереди от места вхождения в кость), где они теряются в сети лакун, разделяющих трабекулы альвеолярной костной ткани (рис. 1, *d*).

Латеральная сторона *dentale*, особенно в области заднего окончания зубного ряда, прободена многочисленными сосудистыми отверстиями. КТ-сечения в горизонтальной плоскости (рис. 1, *ж*) демонстрируют резкую структурную границу между зоной имплантации зубов, образованной слабо васкуляризованными стенками альвеол и фиксирующей корни зубов альвеолярной костью, и расположенной латеральнее зоной интенсивной васкуляризации, образованной сетью крупных анастомозирующих каналов и лакун. Сосудистые каналы васкуляризованной зоны открываются многочисленными отверстиями на латеральной поверхности *dentale*, что отчасти связано с ее повреждениями (рис. 1, *б*, *в*), но берут начало не в желобе Меккелева хряща, а проходят внутри кости по восходящей от нижнего края его обломанной латеральной стенки в направлении альвеолярного края.

Дно альвеол зубов задней части зубного ряда лежит вблизи поверхности Меккелева желоба, в то время как окончания передних альвеол располагаются значительно выше его свода (рис. 1, *д*). Характер имплантации зубов в *dentale* *Permotriturus* за вычетом деталей, оговариваемых ниже, соответствует таковому



ранне- и среднепермских болозаврид (Snyder et al., 2020; Bulanov et al., 2022): широкие корни зубов прочно сращены со стенками альвеол посредством трабекул альвеолярного спонгиозного матрикса. Местами наблюдается частичное перекрывание зон имплантации соседних зубов, причем зона имплантации впередилежащего зуба всегда захватывается таковой зуба, расположенного сзади (рис. 1, e). Последнее указывает на последовательный порядок замещения челюстных зубов, что является важной диагностической характеристикой *Bolosaurida* (Snyder et al., 2020).

Одним из следствий перекрывания зон имплантации является то, что межальвеолярные перегородки, образованные собственно челюстной костью (“jaw bone”), выклиниваются в дорсальном направлении, не достигая альвеолярного края (рис. 1, d, e). В поперечном сечении боковые стенки корней большинства зубов с внешней стороны ровные, а с внутренней – слабо волнистые, однако в ряде случаев наблюдаемая неровность наследуется внешней стороной зубов, что придает их основаниям слабоскладчатый характер (рис. 1, e, z). В направлении коронки эта неровность нивелируется, и в поперечных сечениях на уровне альвеолярного края она не фиксируется.

Интересной особенностью крепления букальных зубов голотипа *P. herrei* является погружение корневой части зубов внутрь альвеол лишь немногим далее середины их глубины (рис. 1, d, z, u): отношение высоты альвеолы к высоте корневой части зуба для всех позиций, кроме несущих повреждения первой и последней альвеол, варьирует в диапазоне 1.6–1.8. При этом наибольшую глубину погружения демонстрируют лабиальная и лингвальная стенки зуба, в то время как край расширенных боковых сторон слегка изогнут вверх и, таким образом, расположен ближе к альвеолярному краю.

Следствием слабого проникновения корней зубов внутрь альвеол у *P. herrei* является увеличенный объем развитой в них альвеолярной костной ткани и преимущественно удлиненно-вертикальная организация образующих ее трабекул. Последнее особенно хорошо

выражено по периферии боковых (расширенных) сторон зуба; в базальной части альвеол трабекулы ориентированы менее упорядоченно, но также сохраняют по большей части вертикальную направленность. Непосредственно у основания пульпарной полости толщина трабекул и расстояние между ними увеличены. Как демонстрируют КТ-сечения, крупные базальные трабекулы альвеолярной ткани фиксируют стенку зуба не только с его внешней стороны, но и основания – также и со стороны полости пульпы (рис. 1, u).

*Верхнечелюстная кость Permotriturus herrei*  
Tatarinov, 1968 (экз. КФУ, № В 823/54)

Второй образец *P. herrei* из Ишеево представляет собой фрагмент челюсти длиной 28 мм, сохранивший семь последних альвеол зубного ряда, из которых три передние сильно повреждены и представлены только медиальными стенками (рис. 2, a, e). Далее нумерация альвеол ведется от первой, почти полностью разрушенной альвеолы, где, тем не менее, фиксируется наличие небольшой части дентиновой стенки корня (рис. 2, e).

Несмотря на фрагментарность, данный образец не может быть интерпретирован как *dentale*, поскольку не имеет углубления Меккелева желоба, обрамляющих его пластин, а также вертикального выступа позади зубного ряда, входящего в основание коронOIDного отростка и имеющегося на голотипе. Отсутствие указанных структур у экз. КФУ, № В 823/54 не является следствием окатанности образца, поскольку задний край кости визуально не поврежден, что подтверждается непрерывностью проходящих под его поверхностью вискулярных каналов (рис. 2, z). Кроме того, образец несет на одной из сторон хорошо выраженную контактную площадку (рис. 2, b, v, u), которая, исходя из ее окончания вблизи альвеолярного края, не может трактоваться как поверхность прикрепления *angulare* (если интерпретировать экз. КФУ, № В 823/54 как левое *dentale*); аналогичная площадка отсутствует в соответствующем положении на голотипе. Отсутствие симфизных структур и удлиненная форма поперечных сечений зубов также не позволяют интерпретировать

Рис. 2. *Permotriturus herrei*, экз. КФУ, № В 823/54, левое maxillare: a–г, u – КТ-реконструкция центрально, латерально, дорсально, медиально и каудально соответственно; д – виртуальный продольный вертикальный срез КТ-модели по линии середины ширины зубов; е, ж – горизонтальные виртуальные срезы на уровне альвеолярного края и базальной части корней зубов соответственно; з, к – виртуальные поперечные срезы через альвеолу последнего и предпоследнего максиллярных зубов; Россия, Республика Татарстан, местонахождение Ишеево; средняя пермь, уржумский ярус. Обозначения: f/Ect – площадка крепления естоптеригоидем; f/a и f/p – передняя и задняя части латеральной контактной площадки соответственно; pl – складчатость стенки корневой части зуба в его базальной части; остальные как на рис. 1. Цифрами обозначены зубные позиции, начиная с первой сохранившейся альвеолы.

экз. КФУ, № В 823/54 как передний отдел dentale правой стороны черепа. Таким образом, экз. КФУ, № В 823/54 может быть уверенно идентифицирован как задняя часть левого maxillare, о чем свидетельствуют субтреугольная форма по-перечных сечений кости, килевидная форма каудального окончания и наличие на медиальном краю небольшой выемки (рис. 2, г, и), связанной с участием maxillare в построении антеролатеральной стенки аддукторной полости (по аналогии с *B. vegrandis*: экз. СГУ, №№ 104В/2020 и 2021). Контактная площадка на медиальной стороне кости, примыкающая к указанной выемке спереди и несущая сложенные косые гребни, таким образом, может быть определена как поверхность прикрепления ectopterygoideum (рис. 2, г), которая у болозаврид ограничивает аддукторную яму антеромедиально (Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2007).

Как и у голотипа, все зубы экз. КФУ, № В 823/54 обломаны на уровне альвеолярного края. Сохранившиеся полностью альвеолы не содержат внутри сменных зубов; отверстия резорбции лингвально от зубного ряда также отсутствуют.

Последняя альвеола, несомненно, замыкала зубной ряд, что следует из ровного, не нарушенного контура задней оконечности максиллы и подтверждается отсутствием альвеолярных структур позади указанного зуба в виртуальных сечениях (рис. 2, д, ж, з). Сравнительно крупный размер последней альвеолы указывает на то, что, как и у голотипа, размещенный в ней зуб являлся функционирующей структурой.

В горизонтальном сечении на уровне альвеолярного края постеролабиальная стенка корневой части зубов имеет вогнутый профиль, что наиболее хорошо выражено у зуба, размещенного в третьей альвеоле (рис. 2, е). В сохранившейся части зубного ряда разворот зубов по отношению к поперечному сечению челюсти, измеренный по постеролабиальной стороне, варьирует в широком диапазоне от 15° в указанной позиции до 45° – в последней. При этом отношение длины и ширины оснований зубов на уровне альвеолярного края изменяется от 3.13 до 2.2 соответственно, что свидетельствует о более сильном лабиолингвальном удлинении максиллярных зубов по сравнению с их антагонистами в dentale (голотип). В горизонтальных сечениях на том же уровне экз. КФУ, № В 823/54 демонстрирует широкое перекрывание зоны имплантации третьего зуба таковой четвертого, а четвертого – зоной имплантации пятого (рис. 2, е).

В латеральной проекции кость низкая. Кроме фланга прикрепления ectopterygoideum на медиальной стороне, она несет большую и сложно устроенную контактную поверхность в своей постеролатеральной части, что контактирует с наблюдаемым у *Belebey vegrandis* (экз. СГУ, №№ 104В/2020 и 2021), *B. shumovi* (голотип ПИН, № 4312/4) и, судя по опубликованным изображениям, *B. chengi* (Müller et al., 2008, рис. 1а, б), у которого контактные площадки заднего отдела maxillare, однако, детально не описаны. Указанная поверхность у *Permotriturus* делится на заднюю половину, ориентированную вертикально и покрытую резкими, направленными антеровентрально гребнями (рис. 2, б, в; lfp), и слегка развернутую дорсолатерально и более гладкую переднюю, верхний край которой образует продольный уступ, тянувшийся вдоль верхнего края максиллы (там же; lfa). На образце эти части разделены широким, направленным антеровентрально сосудистым желобком, уходящим внутрь кости через крупное отверстие.

Как и у голотипа, для экз. КФУ, № В 823/54 характерны очень неглубокое погружение корней буквальных зубов в альвеолы, увеличенный объем альвеолярного матрикса и преимущественно вертикальная ориентация образующих его трабекул (рис. 2, д, к). В отличие от dentale, в maxillare проявления интенсивной васкуляризации наблюдаются не только латеральное зоны имплантации, но и, в меньшей степени, медиально от нее (рис. 2, ж). В латеральной зоне внутренние каналы, соединяющие сеть крупных лакун, наклонены антеровентрально, т.е. ориентированы под углом к альвеолярному краю, как это наблюдается и на голотипе.

## ОБСУЖДЕНИЕ

### *Проблема таксономической идентификации Permotriturus herrei*

Реконструируемая длина черепа особей, к которым принадлежали экз. ПИН, № 157/500 и экз. КФУ, № В 823/54, составляла около 89 и 82 мм соответственно, что следует из сопоставления длины представленных на них участков зубных рядов с соответствующими участками зубных рядов у черепов *Belebey vegrandis* из местонахождения Крымский (экз. СГУ, №№ 104В/2020 и 2021). Таким образом, оба экз. *Permotriturus* заметно крупнее экз. *Belebey vegrandis*, *B. maximi* и *B. chengi* из типовых местонахождений (а также всех экз. *B. vegrandis* из местонахождения Крымский) и по размеру близки к голотипу *B. shumovi*.

(экз. ПИН, № 4312/4; реконструируемая длина черепа 98 мм: Bulanov et al., 2022).

Установленные на основе КТ-методов особенности имплантации челюстных зубов, характер их дифференцировки и диагональный разворот в челюстях, а также массивность зубной кости и наличие на ее заднем краю дорсально направленного выступа, указывающего на наличие выраженного короноидного отростка, полностью подтверждают корректность отнесения *Permotriturus herrei* к отряду Bolosaurida (Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001, 2008). Наблюдаемое местами перекрывание зон зубной имплантации в задне-переднем направлении у экз. ПИН, № 157/500 и экз. КФУ, № В 823/54 свидетельствует о последовательном характере замещения зубов, что также является особенностью рассматриваемой группы (Snyder et al., 2020).

Как указывалось выше, выраженное удлинение оснований задних бокальных зубов у ишевской формы, аналогичное таковому *Belebey spp.*, ставит вопрос о вероятной младшей синонимии типового вида рода *Belebey* – *B. vegrandis* Ivachnenko, 1973 – по отношению к установленному ранее *Permotriturus herrei* Tatarinov, 1968 (Falconnet, 2012). Его решение во многом осложняет фрагментарность образцов *P. herrei*, которая не позволяет использовать при сравнении этого вида с другими болозавридами ряд таксономически значимых критериев, таких как форма зубов, их число в челюстях, наличие диастем в передней части зубного ряда, угол наклона резцов, число резцедидных зубов и др.

#### *Анализ ранее предложенных диагностических критерии рода *Permotriturus**

Ивахненко (2008) определил *P. herrei* как вид монотипического рода в составе семейства Belebeyidae Ivachnenko, 2001 (повысив ранг восточноевропейских форм до уровня семейства, паритетного Bolosauridae) на основании следующего диагноза: “Зубная кость очень массивная, коронки бокальных зубов, судя по сохранившимся основаниям, очень резко уплощены поперечно. Массивность и сильная расширенность верхнего края зубной кости заставляет предполагать наличие таких же давящие-перетирающих зубов, как у *Davletkulia*, но с гораздо более сильно сжатыми основаниями, что позволяет сохранить форму в качестве особого рода”.

Анализируя приведенный диагноз, следует отметить, что массивность dentale не может выступать критерием отличия *P. herrei* от видов рода *Belebey*, поскольку характерна для всех,

в т.ч. раннепермских болозаврид вследствие внутриальвеолярного развития крупных сменных зубов бокальной серии (Snyder et al., 2020), что увеличивает высоту зубной площадки за счет редукции объема полости Меккелева хряща (Reisz et al., 2002). Имеющиеся данные также позволяют уверенно исключить род *Davletkulia* (описанный на основании единственного зуба) из состава Bolosaurida (Reisz et al., 2002; Falconnet, 2012; Буланов, 2024), в связи с чем реконструкция формы и принципов функционирования зубов *Permotriturus* по аналогии с этим таксоном не является актуальной.

Указанная в диагнозе уплощенность (узость) оснований зубов *Permotriturus herrei* требует отдельного рассмотрения. Все описанные виды рода *Belebey* характеризуются очевидным удлинением задних бокальных зубов поперек несущих костей (при смещении вперед положении лабиальной стороны относительно лингвальной). Обзор зубной системы экземпляров *B. vegrandis* из местонахождения Крымский (экз. СГУ, №№ 104В/2020–2022, 2029) позволяет заключить, что верхнечелюстные бокальные зубы у этой формы расширены заметно сильнее, чем их антагонисты в нижней челюсти, что на основе опубликованных изображений можно уверенно констатировать также для *B. chengi* (Müller et al., 2008, рис. 1c, f). При этом число и форма (степень лабиолингвального удлинения) челюстных зубов, угол их разворота в челюстях и дистанция между ними подвержены существенной онтогенетической трансформации. Таким образом, корректное сравнение видов внутри группы по перечисленным параметрам предполагает сопоставление одноименных челюстных костей у соразмерных экземпляров.

В отношении голотипа *Permotriturus herrei* такое сравнение, однако, невозможно, поскольку зубные кости *Belebey vegrandis* и *B. maximi* принадлежат osobям значительно меньшего размера (с большой вероятностью – ювенильным), а у крупного представителя болозаврид – *B. shumovi* – пока не известно строение dentale (Bulanov et al., 2022). Сравнение maxillare *Permotriturus herrei* (экз. КФУ, № В 823/54) с почти соразмерным голотипом *Belebey shumovi* (maxillare, экз. ПИН, № 4312/4) демонстрирует сходное удлинение наиболее крупных зубов бокальной серии, занимавших третью и четвертую позиции с конца альвеолы. Так, у первого из указанных таксонов для этих позиций соотношение длины оснований зубов к их ширине (на уровне альвеолярного края) составляет 3.13, а для

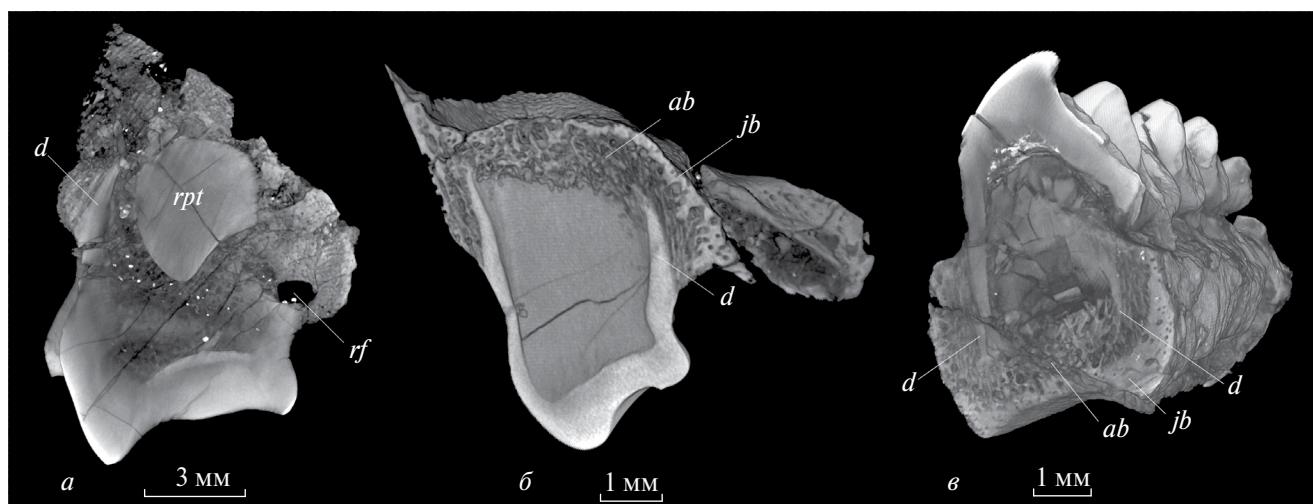
второго – 3.04. При этом экземпляры из Ишеево демонстрируют, что, по аналогии с *B. vegrandis* и *B. chengi*, верхнечелюстные букальные зубы *Permotriturus* были вытянуты поперек несущей кости сильнее, чем их нижнечелюстные антагонисты; таким образом, данная особенность, вероятно, была характерна для всех *Bolosaurida*, что требует учета при сравнении видов с привлечением челюстного материала.

#### *Актуальная диагностика рода *Permotriturus**

**Особенности зубной имплантации.** Из приведенного выше следует, что таксономическое размежевание родов *Belebey* и *Permotriturus* на основе ранее предложенного диагноза (Ивахненко, 2008) не представляется возможным. Тем не менее, данные, полученные на основе компьютерной томографии, указывают на очевидное отличие *Permotriturus herrei* от *Belebey* spp. в характере крепления челюстных зубов, заключающееся в значительно более слабом погружении их корневой части внутрь альвеол и, как следствие, увеличенном объеме альвеолярной костной ткани, заполняющей периодонтальную область (рис. 1, 2). Данное состояние наблюдается на обоих образцах из Ишеево, в связи с чем может рассматриваться как нормативное для *Permotriturus* и выступать диагностическим критерием рода. Как показано выше, корни зубов у голотипа *P. herrei* и экз. КФУ, № В 823/54 погружены в несущую кость немногим глубже середины высоты альвеол (рис. 1, *d*, *z*, *u*), в то время как у остальных изученных восточноевропейских

болозаврид корни зубов оканчиваются вблизи их дна (рис. 3). Выборка черепов *Belebey vegrandis* из местонахождения Крымский, относящихся к различным онтогенетическим стадиям (длина черепа от 35 до 60 мм), не демонстрирует очевидной изменчивости по данному признаку и характеризуется той же глубиной погружения челюстных зубов, что наблюдается в челюстных костях *B. vegrandis* и *B. maximi* из типовых местонахождений. Меньшая глубина погружения зубов, сопоставимая с таковой у *Permotriturus herrei*, фиксируется в зубной кости *Belebey chengi* (экз. IVPP V 12007: Snyder et al., 2020, рис. 3E), а также местами у голотипа *B. shumovi* (рис. 3, *a*), однако в обоих случаях это объясняется присутствием внутри альвеол почти полностью сформированных сменных зубов, развитие которых, как показано ранее (Bulanov et al., 2022), сопровождается резорбцией дистальной части корней рабочих зубов, а также окружающего их альвеолярного матрикса.

Само по себе несоответствие высоты альвеол высоте корневой части зубов, наблюдаемое у *Permotriturus*, нетипично для примитивных амниот с текодонтным состоянием зубной системы, в т.ч. для болозаврид (рис. 3). Отмеченная особенность *P. herrei* может свидетельствовать об отсутствии необходимости более прочной фиксации в челюстях наиболее специализированных зубов маргинального комплекса, что не имеет удовлетворительного объяснения. С учетом этого предположение, что *Permotriturus* мог иметь иную форму зубов (и, как следствие, несколько



**Рис. 3.** Глубина имплантации букальных зубов среднепермских болозаврид Восточной Европы (вертикальные КТ-сечения вдоль продольной оси коронки): *a* – предпоследнего (десятого) максиллярного зуба голотипа *Belebey shumovi* (экз. ПИН, № 4312/4); *б* – максиллярного зуба из средней части букальной серии голотипа *B. vegrandis* (экз. ПИН, № 164/50); *в* – нижнечелюстного зуба из средней части букальной серии голотипа *B. maximi* (экз. СГУ, № 104B/2027). Обозначения: *d* – дентин, *ab* – альвеолярная костная ткань, *jb* – челюстная костная ткань, *rf* – отверстие резорбции, связанное с погружением закладки сменного зуба внутрь альвеолы, *rpt* – внутриальвеолярно формирующаяся коронка сменного зуба.

отличный от других среднепермских болозаврид принцип их функционирования), остается актуальным, хотя в настоящее время не может быть подтверждено фактическим материалом. При этом можно полагать, что “стандартная” глубина альвеол при относительно слабом погружении в них зубов у *Permotriturus*, вне зависимости от вероятных причин, поддерживалась реализованным у болозаврид паттерном зубной реновации, в соответствии с которым сменные зубы завершали свое формирование в их базальной части (Snyder et al., 2020).

**Внутричелюстная васкуляризация.** Другой отличительной особенностью рода *Permotriturus*, демонстрируемой КТ-данными, является интенсивная васкуляризация челюстных костей латеральнее зоны зубной имплантации, т.е. наличие здесь густой сети каналов и лакун, ориентированных в направлении альвеолярного края (с их выраженным наклоном в ростральном направлении). Латеральная область повышенной васкуляризации отмечается как в *dentale*, так и в *maxillare* *P. herrei* (рис. 1, *e, ж*), однако результаты томографии не демонстрируют ее наличия внутри челюстных костей других восточноевропейских болозаврид, в т.ч. у типовых экземпляров *Belebey vegrandis*, *B. maximi* и *B. shumovi* (рис. 3), что формально позволяет внести этот признак в диагноз рода *Permotriturus*. Существенное различие в характере васкуляризации челюстных костей *P. herrei* в сравнении с другими восточноевропейскими болозавридами при сходстве общего плана строения в настоящее время не имеет морффункциональной аргументации и требует дальнейшего рассмотрения.

**Организация подглазничного отдела дерматокраниума.** Наиболее очевидным показателем таксономической самостоятельности рода *Permotriturus*, по-видимому, является наличие на латеральной стороне *maxillare* большой контактной площадки, указывающей на ряд принципиальных отличий в организации суборбитальной части черепа в сравнении с таковыми видами рода *Belebey*, у которых строение этой кости известно (*B. vegrandis*, *B. shumovi* и *B. chengi*).

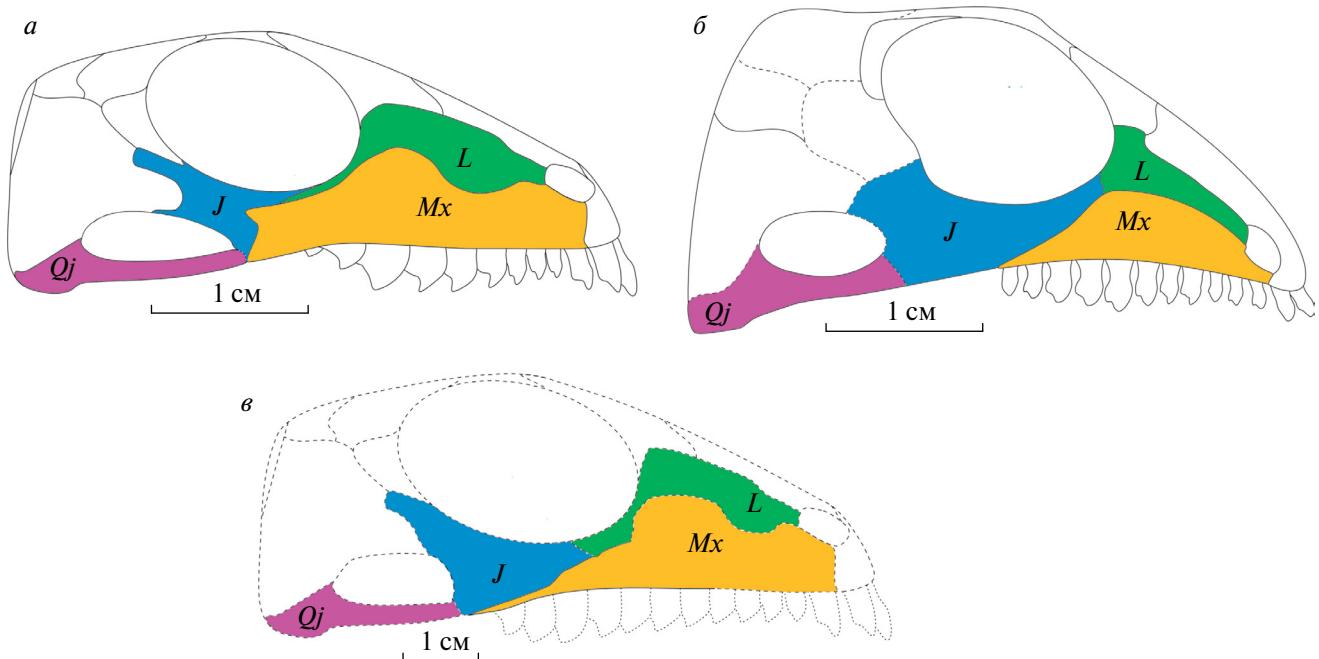
Морфология указанной области у *B. vegrandis* рассматривалась ранее (Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2007) по материалам из местонахождения Крымский, и уточняется здесь на основе экз. СГУ, 104B/2021 этой же коллекции, демонстрирующего минимальные повреждения и смещения костей, образующих нижнюю стенку орбиты (рис. 4).

Суборбитальный отдел верхнечелюстной кости *B. vegrandis* представляет собой высокую, узкую в плане пластину, контактирующую с *jugale* и *lacrimale* (рис. 4, *a*); кроме того, к заднему краю максиллы сильно приближено переднее окончание квадратноскуловой кости, хотя контакт этих элементов достоверно не устанавливается ни на одной из сторон черепа.

Впереди от височного окна сколовая кость протягивается медиальнее *maxillare* почти до переднего края глазницы, где она сочленяется с подглазничным отростком *lacrimale*, обрамляя его снизу и отчасти медиально. Этот контакт полностью изолирует *maxillare* от орбиты как медиально – за счет достаточно широкого смыкания *lacrimale* и *jugale*, – так и дорсально, поскольку в латеральной проекции края указанных костей приподняты над максиллой (рис. 4, *a*). Следствием медиального прилегания *lacrimale* и *jugale* к верхнечелюстной кости у *B. vegrandis* является отсутствие на ней контактной площадки в постлератеральном положении, что представляется важным отличием этой формы от *Permotriturus herrei*, для которого наличие такой площадки требует отдельной интерпретации.

На основании реконструкций суборбитального отдела крыши черепа, приводимых Д. Ватсоном для *Bolosaurus striatus* (Watson, 1954, с. 307–309, рис. 1–3), постлератеральная контактная площадка верхнечелюстной кости *Permotriturus*, а точнее – ее покрытая резкими гребнями и ориентированная вертикально задняя половина (рис. 2, фиг. 2, *б, в, и: Ifp*), интерпретируется здесь как место крепления *jugale*. У *Bolosaurus*, как и у *Belebey*, сколовая кость почти достигает переднего края орбиты, однако налегает на подглазничный отдел максиллы сверху и, с большой вероятностью, отчасти перекрывает ее латерально. В пользу последнего свидетельствует очень незначительная высота подглазничного отдела *maxillare* и удаленное положение этого элемента от орбитального края в латеральной проекции (рис. 4, *б*), что, исходя из общей высоты кости, предполагается также и для *Permotriturus* (рис. 4, *в*).

Более сглаженная и ориентированная более наклонно передняя половина постлератеральной контактной площадки голотипа *P. herrei* (рис. 2, *б, в: Ifa*), таким образом, может интерпретироваться как место прикрепления слезной кости, которая, в отличие от *Belebey vegrandis*, широко смыкалась со сколовой поверх *maxillare*, а не медиально от него (рис. 4, *в*).



**Рис. 4.** Реконструкция соотношения элементов крыши черепа в суборбитальной области различных представителей Bolosaurida: *α* – *Belebey vegrandis* (по экз. СГУ, № 104В/2021), *β* – *Bolosaurus striatus* (по: Watson, 1954, с изменениями), *γ* – *Permotriturus herrei* (по голотипу ПИН, № 157/500). Обозначения: *J* – jugale, *L* – lacrimale, *Mx* – maxillare, *Qj* – quadratojugale.

Согласно приведенной интерпретации, переднее окончание постлератеральной контактной площадки *maxillare* должно в первом приближении соответствовать положению передней стенки орбиты (рис. 4, *γ*); следовательно, пять или шесть последних альвеол, представленных на экз. КФУ, № В 823/54 и вмещавших наиболее крупные и специализированные зубы верхней челюсти, размещались в подглазничной части максиллы, что не характерно для видов *Belebey*. При этом у *Permotriturus* максиллярный зубной ряд протягивался до самого конца максиллы, т.е. достигал уровня середины длины орбиты, поскольку на этом уровне верхнечелюстная кость оканчивается у всех болозаврид, известных по полночертепным находкам, за исключением *Eudibamus cursoris*, у которого максилла почти достигала уровня задней стенки глазницы (Berman et al., 2021). Сильное захождение максиллярного зубного ряда назад под орбитой, предполагаемое для *Permotriturus*, реконструируется для раннепермских форм – *Bolosaurus striatus* (Watson, 1954) и *Eudibamus cursoris* (Berman et al., 2021, рис. 4), однако, не наблюдается у экземпляров *Belebey vegrandis* из местонахождения Крымский (Ивахненко, Твердохлебова, 1987) по причине фрагментарности материала и не может быть констатировано ни для одного из экземпляров *Belebey*,

происходящих из типовых местонахождений. Отдельно стоит отметить, что форма постлератеральной контактной площадки *maxillare* *Permotriturus* указывает на отсутствие сочленения этой кости с *quadratojugale*.

#### Актуальный диагноз рода *Permotriturus*

Из приведенного выше следует, что *P. herrei* сочетает черты глубокой специализации зубной системы, заключающиеся в сильном лабиолингвальном удлинении зубов буккальной серии (по аналогии с наблюдаемым у *Belebey* spp.) со строением максиллярно-скучевой области, отмечаемым у более примитивных – раннепермских – болозаврид (дорсолатеральное прилегание *jugale* и *lacrimale* к верхнечелюстной кости, и, как следствие, меньшая высота ее фациальной поверхности). При этом *Permotriturus* характеризуется уникальными внутри группы особенностями зубной имплантации, а именно – слабым погружением (частичной редукцией) корней челюстных зубов, а также наличием латеральной и медиальной зон челюстной васкуляризации, что в совокупности подтверждает таксономическую самостоятельность рода *Permotriturus* и, как следствие, валидность рода *Belebey*.

*Вопрос таксономической дифференциации  
отряда Bolosaurida*

Перечисленные выше отличия делают маловероятной принадлежность *Permotriturus* и *Belebey* к одному семейству, однако, на наш взгляд, предложенное ранее выделение среднепермских форм в отдельное семейство *Belebeyidae* (Ивахненко, 2001) нуждается в дополнительном обосновании.

Диагноз *Belebeyidae* был приведен Ивахненко (2008, с. 90): “Верхнечелюстная кость длинная, более половины длины черепа. Коронки зубов низкие, уплощенные, с хорошо выраженным широкими горизонтальными пятками. Небная кость почти наполовину прикрывает заднюю часть костной хоаны, образуя хорошо выраженное вторичное небо”.

Длина верхнечелюстной кости *Belebey vegrandis* корректно отражена в диагнозе и при водимых ранее реконструкциях (Ивахненко, Твердохлебова, 1987, рис. 1; Reisz et al., 2007, рис. 9), основанных на материале из местонахождения Крымский (экз. СГУ, №№ 104B/2020, 2021), однако, как указывалось, у большинства болозаврид, известных по полночертепному материалу, *maxillare* оканчивается в сходном положении – примерно на уровне середины длины орбиты, а у раннепермского рода *Eudibamus* протягивается значительно далее назад (Watson, 1954; Ивахненко, Твердохлебова, 1984; Reisz et al., 2007; Berman et al., 2021). Принципиальные отличия, возможно, связаны с протяженностью максиллярного зубного ряда, который достигает или не достигает задней оконечности максиллы, однако нельзя исключить, что это состояние варьирует в онтогенезе вследствие добавления новых зубных позиций.

Сильная расширенность задних зубов букальной серии среднепермских болозаврид (наличие выраженной пятки и, как следствие, меньшая высота зубов относительно их ширины) не является уникальной, поскольку характерна, в частности, для задних нижнечелюстных зубов *Bolosaurus grandis* (Snyder et al., 2020, рис. 1d) и, исходя из общей закономерности, должна быть проявлена сильнее у максиллярных зубов этого вида (верхнечелюстные кости *B. grandis* пока не описаны).

Наличие вторичного неба среди болозаврид достоверно устанавливается только для экземпляров *Belebey vegrandis* из местонахождения Крымский (Ивахненко, Твердохлебова, 1987), в то время как данные по строению небного комплекса

у других представителей отряда либо неполны (*B. striatus*), либо отсутствуют, что не позволяет использовать данный критерий для разделения таксонов любого ранга внутри группы.

Потенциальными дефинициями для семейственного обособления ранне- и среднепермских *Bolosaurida* в дальнейшем могут стать различия в форме и размерах височного окна и соответствующая диспропорция обрамляющих его элементов (*jugale* и *quadratojugale*), однако строение этого отдела дерматокраниума у *Bolosaurus* реконструировано условно (Watson, 1954) и нуждается в уточнении.

Дополнительным проблемным обстоятельством таксономической дифференциации отряда *Bolosaurida* является то, что все виды *Belebey* в типовых местонахождениях представлены изолированным челюстным материалом. Как следствие, критерии для выделения таксонов группы семейства (как предлагавшиеся ранее, так и потенциально возможные) не прослеживаются за пределами выборки экземпляров *B. vegrandis* из Крымского. При этом само отнесение материалов из этого местонахождения к *B. vegrandis*, принимаемое a priori после их первого опубликования (Ивахненко, Твердохлебова, 1987), требует ревизии в связи с последовавшим позднее описанием других видов в составе рода *Belebey* – *B. maximi* Ivachnenko, 1990; *B. chengi* Müller et al., 2008 и *B. shumovi* Bulanov et al., 2022.

Из вышеизложенного следует, что установление таксонов группы семейства внутри отряда *Bolosaurida* на основе его среднепермских форм представляется преждевременным ввиду отсутствия корректных диагностических критериев, что связано в первую очередь с неполнотой данных по уже описанным раннепермским формам. При этом мозаичное сочетание примитивных и эволюционно продвинутых краниальных характеристик у рода *Permotriturus* не позволяет однозначно определить его семейственную принадлежность даже при дальнейшем подтверждении валидного статуса семейства *Belebeyidae*. В том случае, если новые данные позволят позиционировать роды *Belebey* и *Permotriturus* в составе одного таксона группы семейства, типовым родом последнего должен выступать *Permotriturus*, поскольку семейство *Permotrituridae* Tatarinov, 1968 было предложено ранее *Belebeyidae* Ivachnenko, 2001.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность главному специалисту Музея естественной истории Татарстана С.А. Кремковой за предоставленную возможность изучения экспозиционных материалов музея и Р.И. Кадырову (ИГиНГТ, КФУ) за профессиональную томографическую съемку экз. КФУ, № В 823/54 и оперативный доступ к результатам сканирования. Работа с материалами сканирования была проведена в каб. приборной аналитики ПИН РАН при неизменной поддержке Р.А. Ракитова; автор также очень признателен сотруднику лаб. палеогерпетологии ПИН РАН А.В. Подлеснову за консультации по вопросам, связанным с виртуальным моделированием объектов исследования.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках международного проекта № 20-54-12013 Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Немецкого научно-исследовательского общества (DFG), а также за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Буланов В.В.* О находке диадектоморфных тетрапод в нижней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2023. № 2. С. 88–99.

*Буланов В.В.* О таксономическом положении *Davletkulia gigantea* Ivachnenko // Палеонтол. журн. 2024. № 5.

*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.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: “Книга”, 2001. 200 с.

*Ивахненко М.Ф.* Подкласс Captorhinomorpha // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. М.Ф. Ивахненко, Е.Н. Курочкин. М.: ГЕОС, 2008. С. 86–94.

*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.

*Татаринов Л.П.* Нахodka примитивного хвостатого земноводного в верхней перми Поволжья // Верхне-палеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся. М.: Наука, 1968. С. 7–10.

*Berman D.S., Reisz R.R., Scott D. et al.* Early Permian bipedal reptile // Science. 2000. V. 290. P. 969–972.

*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. and Evol. 2021. V. 9.

<https://doi.org/10.3389/fevo.2021.674173>

*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.

*Case E.C.* Description of the skull of *Bolosaurus striatus* Cope // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1907. V. 23. P. 653–658.

*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.

*Falconnet J.* First evidence of a bolosaurid parareptile in France (latest Carboniferous – earliest Permian of the Autun basin) and the spatiotemporal distribution of the Bolosauridae // Bull. Soc. Géol. France. 2012. V. 183. № 6. P. 495–508.

*Li J.L., Cheng Z.W.* The first discovery of bolosaurs from Upper Permian of China // Vertebr. PalAsiat. 1995. V. 33. P. 17–23.

*Müller J., Li J.L., Reisz R.R.* A new bolosaurid parareptile, *Belebey chengi* sp. nov., from the Middle Permian of China and its paleogeographic significance // Naturwiss. 2008. V. 95. № 12. P. 1174–1196.

*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.

*Snyder A.J., LeBlanc A.R.H., Jun C. et al.* Thecodont tooth attachment and replacement in bolosaurid parareptiles // PeerJ. 2020. 8:e9168.

<https://doi.org/10.7717/peerj.9168>

*Spindler F., Voigt S., Fisher J.* Edaphosauridae (Synapsida, Eupelycosauria) from Europe and their relationship to North American representatives // Paläontol. Z. 2020. V. 94. № 1. P. 125–153.

*Watson D.M.S.* On *Bolosaurus*, and the origin and classification of reptiles // Bull. Mus. Comp. Zool. 1954. V. 111. № 9. P. 297–449.

## To the Revision of the Middle Permian Bolosaurids (Tetrapoda, Bolosaurida) of Eastern Europe

V. V. Bulanov

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

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

A re-examination of the holotype of *Permotriturus herrei* Tatarinov, 1968 (Tetrapoda, Bolosaurida) supplemented by a new specimen from the type locality Isheev, Republic of Tatarstan, European Russia, supports the validity of the genus *Belebey* Ivakhnenko, 1973. The differences between the genera *Belebey* and *Permotriturus* were established in the relationships of elements forming the suborbital portion of the skull roof, features of tooth implantation, as well as in the pattern of vasculature of the jaw bones. In spite of the specialized condition of the dental system of *P. herrei* and its upper-most (terminal Urzumian) stratigraphic position in comparison with other bolosaurid species, the morphology of its cheek region exhibits more similarity with that of the lower Permian bolosaurids of North America other than members of the genus *Belebey*. The absence of clear diagnostic criteria allows no possibility for subdivision of the order Bolosaurida on taxa of the family rank based on its middle Permian representatives.

**Keywords:** Bolosaurida, *Permotriturus*, dental system, Isheev, middle Permian, Urzumian, Eastern Europe

УДК 568.132:551.763.3(470.313)

# ХВОСТОВОЙ ПОЗВОНOK ГИГАНТСКОЙ МОРСКОЙ ЧЕРЕПАХИ (TESTUDINES: CHELONIOIDEA) ИЗ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ МАЛЫЙ ПРОЛОМ (РЯЗАНСКАЯ ОБЛ., РОССИЯ)

© 2025 г. И. Г. Данилов<sup>a</sup>, А. П. Евсюткин<sup>b</sup>, Д. В. Григорьев<sup>a, c</sup>, Е. А. Звонок<sup>d, \*</sup>

<sup>a</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>b</sup>Независимый исследователь, Рязань, Рязанская обл., 393851 Россия

<sup>c</sup>Санкт-Петербургский государственный университет,  
Санкт-Петербург, 199034 Россия

<sup>d</sup>Луганский государственный педагогический университет,  
Луганск, 291011 Россия

\*e-mail: evgenij-zvonok@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 23.07.2024 г.

Принята к публикации 31.07.2024 г.

Описан хвостовой позвонок гигантской морской черепахи Chelonioidea indet. из верхнемелового местонахождения Малый Пролом (Рязанская обл., Россия; средний сеноман – средний сантон). Хвостовой позвонок, скорее всего, IV–X, с сохранившейся длиной 3.8 см, принадлежал черепахе, сопоставимой по размеру с типовым экземпляром протостегида *Archelon ischyros* из кампана США. Пропорции тела позвонка позволяют предположить, что он принадлежал самке.

**Ключевые слова:** Chelonioidea, черепаха, меловая система, дмитровская свита, Рязанская обл., Россия

**DOI:** 10.31857/S0031031X25010102, **EDN:** CQULRX

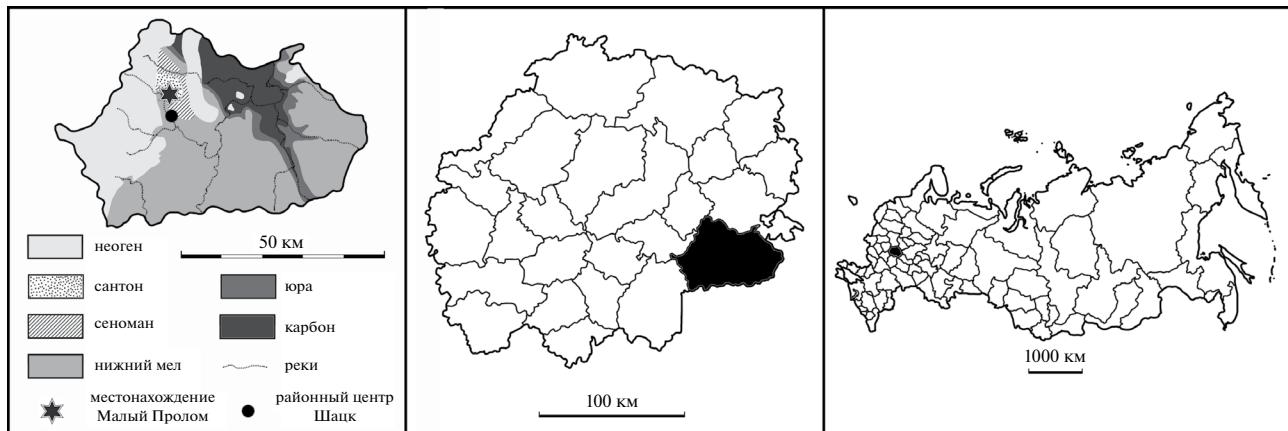
## ВВЕДЕНИЕ

Остатки морских черепах (надсемейство Chelonioidea, или клада Pan-Chelonioidea) мела Европейской России известны из 21 местонахождения (см. Danilov et al., 2022: Appendix A). Наиболее крупные представители морских черепах на указанной территории происходят из верхнего альба местонахождения Акуша, Дагестан (cf. *Desmatochelys* sp.; Данилов, 2019; Данилов и др., 2020) и кампана местонахождения Белое Озеро, Саратовская обл. (*Protostega gigas* Sore, 1872; Danilov et al., 2022).

В 2021 г. в карьере по добыче песка на юго-западной окраине с. Малый Пролом Шацкого р-на Рязанской обл. России (54°06' N, 41°69' E; рис. 1) одним из авторов (А.П. Евсюткин) был найден хвостовой позвонок крупной рептилии. Находка происходит из уплотненного горизонта железистых кварцевых песков с гравием, галькой и остатками двустворчатых моллюсков и позвоночных, который относится к нижней части дмитровской свиты (средний–верхний сантон) и несогласно

залегает на поверхности яхромской свиты (нижний–средний сеноман) (подробнее о геологии местонахождения см.: Solonin et al., 2021b). По материалам из этого местонахождения ранее были опубликованы предварительные данные о зубах эласмобранхий, упоминались позвонки и зубы актиноптеригий и описаны зубы разнообразных дипсидных рептилий: птерозавров (орнитохейрид), плезиозавров, ихтиозавров и мозазаврид (“aquatic squamates”; Solonin et al., 2020, 2021a, b). С учетом возможности частичного переотложения остатков позвоночных данного местонахождения, геологический возраст комплекса соответствует совместному стратиграфическому интервалу яхромской и дмитровской свит (средний сеноман – средний сантон), тогда как отдельные его компоненты могут иметь сеноманский, туронский или конъяк–сантонский возраст (Solonin et al., 2020, 2021a, b).

В настоящей статье описан вышеупомянутый хвостовой позвонок крупной рептилии, которая отнесена к морским черепахам (Chelonioidea indet.).



**Рис. 1.** Слева – местонахождение Малый Пролом на геологической картосхеме Шаৎского р-на Рязанской обл. России; посередине – Шаৎский р-н на административной картосхеме Рязанской обл.; справа – Рязанская обл. на административной картосхеме России.

Сравнение осуществлялось в два этапа. На первом этапе для определения систематического положения позвонка среди рептилий осуществлялось сравнение с представителями различных групп крупных (сходных по размеру позвонков) позднемеловых рептилий (см. Сравнение): с мозазавридом *Prognathodon lutugini* (Yakovlev, 1901) из местонахождения Крымское (кампан), Россия (Grigoriev, 2013), эзухией *Deinosuchus riograndensis* (Colbert et Bird, 1954) из формации Агуджа (кампан), США (Cossette, Brochu, 2020) и титанозаврами *Paludititan nalatzensis* Csiki et al., 2010, *Magyarosaurus dacus* (Nopcsa, 1915), *Titanosauria* indet. и *Lithostrotia* indet. из ряда местонахождений маастрихтского яруса, Румыния (Mochi et al., 2023), а также с морскими черепахами (надсемейство Chelonioidea) в целом.

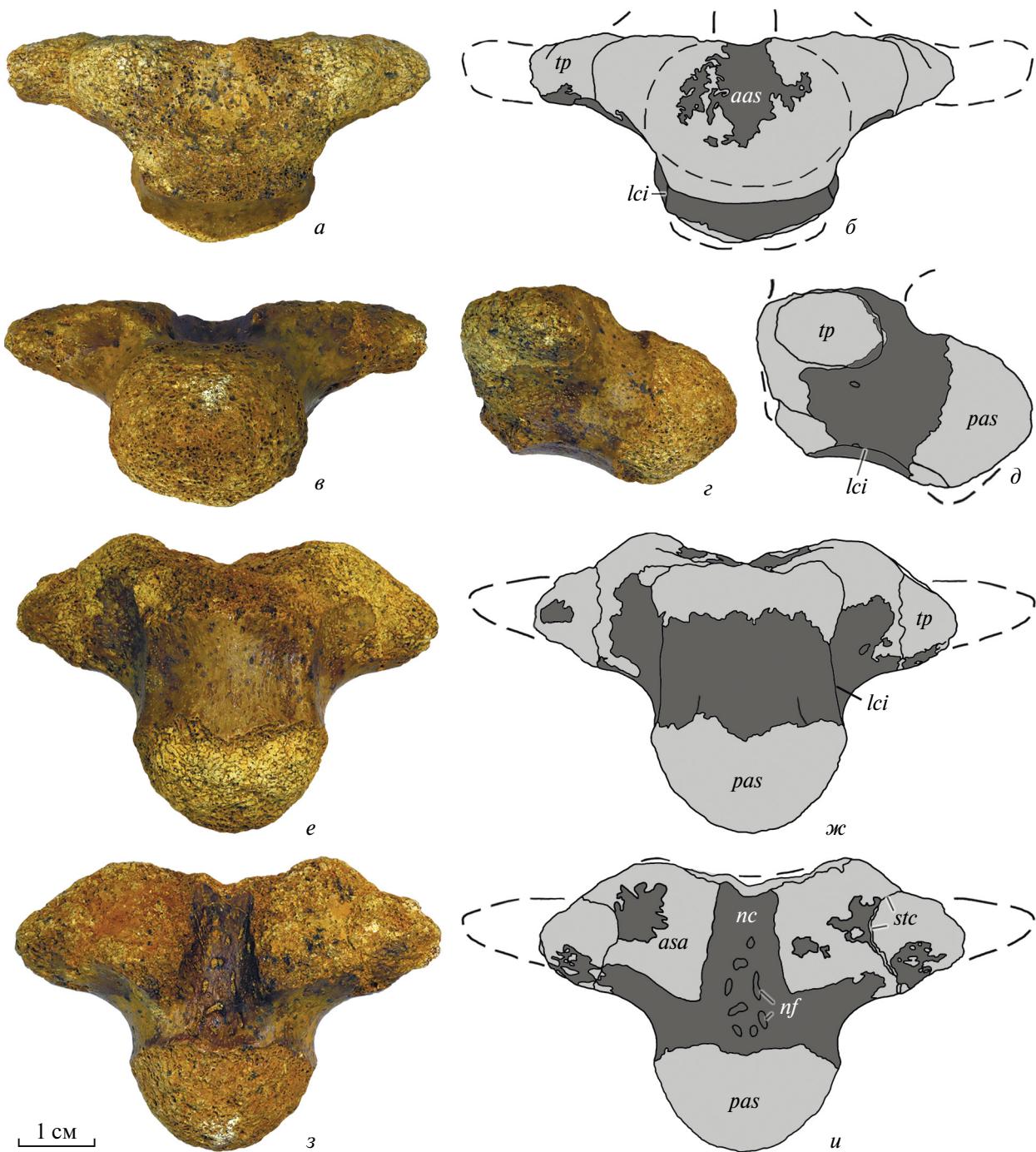
На втором этапе, после определения принадлежности к морским черепахам, сравнение осуществлялось со следующими их представителями: *Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831) из формации Маастрихт (маастрихт), Нидерланды (Mulder, 2003); *Archelon ischyros* Wieland, 1896 из формации Пьер Шейл (кампан), США (Wieland, 1909); *Caretta caretta* (L., 1758), современный (Mulder, 2003, табл. 39, фиг. 2, 3); *Chelonia mydas* (L., 1758), современный (Mulder, 2003, табл. 39, фиг. 4); *Ctenochelys acris* Zangerl, 1953 из формации Мурвильский мел (сантон–кампан), США (Zangerl, 1953b, табл. 20, фиг. F); *Cynoscerus incisus* Cope, 1872 из неизвестного местонахождения, вероятно, формации Ниобара (конъяк–кампан), США (Cope, 1875); *Mesodermochelys undulatus* Hirayama et Chitoku, 1996 из Нижней песчаной Алевролитовой формации (нижний маастрихт), Япония (Hirayama,

Chitoku, 1996); *Mexichelys coahuilaensis* Brinkman et al., 2009 из формации Серро дель Нуэво (верхний кампан), Мексика (Brinkman et al., 2009); *Protostega gigas* Cope, 1872 из формаций Мурвильский мел и Ниобара (конъяк–кампан), США, и рыбушинской свиты (кампан), Россия (Cope, 1875; Zangerl, 1953a; Danilov et al., 2022); *Toxochelys latiremis* Cope, 1873 из ряда формаций (конъяк–кампан), США (Nicholls, 1988); *Toxochelys moorevillensis* Zangerl, 1953 из формации Мурвильский мел (сантон–кампан), США (Zangerl, 1953b).

Экземпляры, упоминаемые в данной статье, хранятся в следующих учреждениях: CMNH – Музей естественной истории Карнеги, Питтсбург, США; IRSNB – Королевский бельгийский ин-т естественных наук, Брюссель, Бельгия; NCB – Нидерландский центр биоразнообразия Натуралис, Лейден, Нидерланды; YPM – Музей естественной истории Пибоди при Йельском ун-те, Нью-Хейвен, США; ZIN PH – Зоологический ин-т РАН, палеогерпетологическая коллекция, С.-Петербург, Россия.

При описании элементов хвостового позвонка названия морфологических структур даются по А. Ромеру (Romer, 1956). Таксономия черепах приводится по И.Г. Данилову с соавт. (2017).

**Описание материала** (рис. 2). ZIN PH 1/291, тело переднего хвостового позвонка. Дистальные части поперечных отростков, а также области передней и задней сочленовых поверхностей окатанные. Позвонок короткий, немного сжат дорсовентрально. По всей неповрежденной поверхности видны питательные отверстия, особенно крупные на дне неврального канала. Передняя часть позвонка существенно шире



**Рис. 2.** Хвостовой позвонок *Chelonioidea* indet., ZIN PH 1/291: *a, б* – вид спереди; *в* – вид сзади; *г, д* – левый вид сбоку; *е, ж* – вид снизу; *з*, *и* – вид сверху; *б, д, жс, и* – пояснительные рисунки; Россия, Рязанская обл., местонахождение Малый Пролом, верхний мел, средний сеноман – средний сантон. Заливка на рисунках: темно-серым цветом – неповрежденная поверхность; светло-серым цветом – поврежденная поверхность. Обозначения: *aas* – передняя сочленовная поверхность тела, *asa* – шовная поверхность для невральной дуги, *lci* – продольный гребнеподобный перегиб, *nc* – невральный канал, *nf* – питательное отверстие, *pas* – задняя сочленовная поверхность тела, *stc* – шов между поперечным отростком и телом, *tp* – поперечный отросток. Прерывистой линией обозначены реконструированные края элементов позвонка.

задней за счет расширенных областей сочленения с невральной дугой и поперечными отростками. Шовные поверхности для невральной дуги широкие; невральный канал узкий, его ширина в средней части 10 мм. Тело позвонка

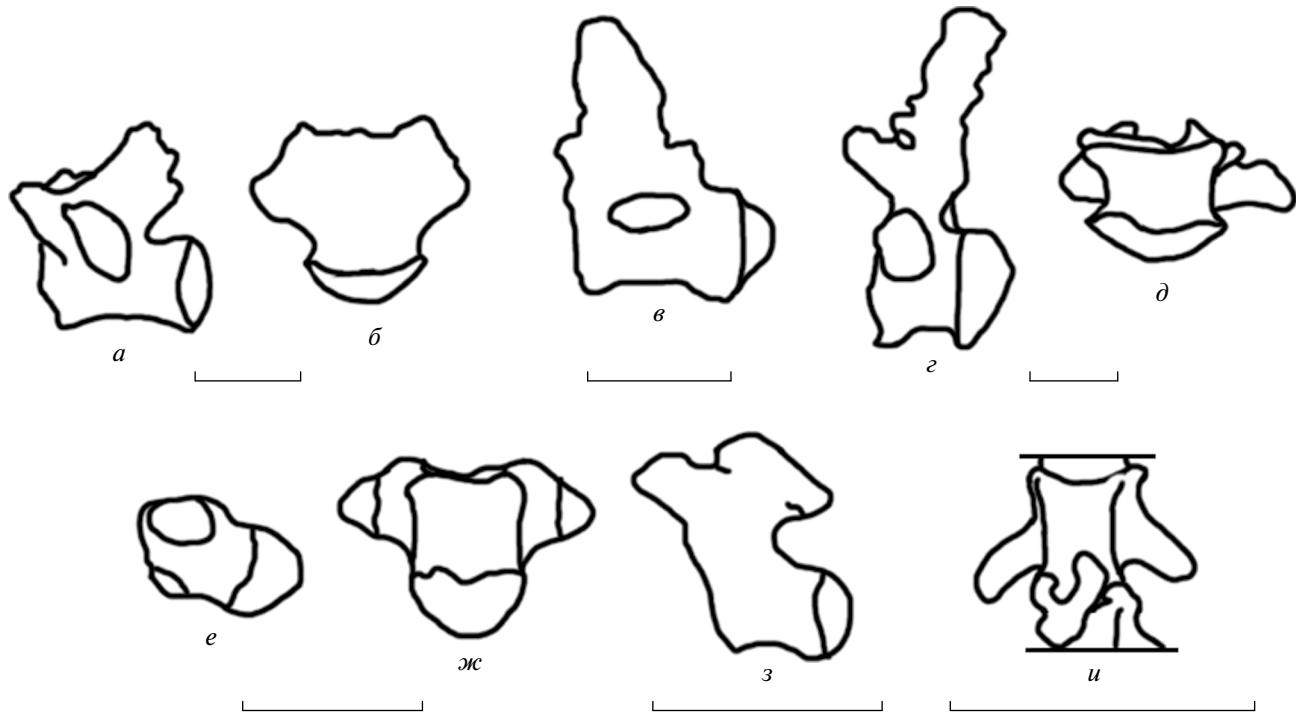
процельное. Передняя сочленовная поверхность вогнутая, ориентирована вперед и немного вентрально; ее форма при виде спереди не совсем ясна из-за окатанности краев: она могла быть овальной с дорсовентральным сжатием или

шестиугольной с закругленными углами. Задняя сочленовная поверхность сильно выпуклая, ее точная форма при виде сзади неясна, т.к. ее края окатанные. Поперечные отростки соединены с телом позвонка хорошо видимым швом. Они расположены в передней части тела позвонка, овальной формы в сечении. Точная медиолатеральная длина поперечных отростков неясна из-за окатанности, однако, судя по углу между их передним и задним краями, они не были очень длинными. Ось поперечных отростков была ориентирована примерно перпендикулярно оси тела позвонка. Глубокого продольного желоба на латеральных поверхностях тела не наблюдается. При виде сбоку позвонок вогнут с вентральной стороны между передней и задней сочленовыми поверхностями, а вентральная поверхность задней части позвонка опущена значительно вентральнее передней части. Сохранившийся участок вентральной поверхности тела позвонка представляет собой близкую по форме к прямоугольной гладкой площадке, рельефных структур на ней не наблюдается. Вентральная и латеральные поверхности позвонка разделены резкими продольными гребнеподобными перегибами. Задний участок вентральной поверхности

позвонка, на котором могли быть фасетки для шевронов, окатан.

**Сравнение.** Выраженная процельность тел и крупный размер позвонков, как у ZIN PH 1/291, из позднемеловых рептилий характерны для мозазавридов, упоминавшихся из местонахождения Малый Пролом (Solonin et al., 2021a), эузухий, хвостовых позвонков большинства титанозавров и задних шейных и хвостовых позвонков морских черепах. У ихтиозавров и плезиозавров, упоминавшихся из этого местонахождения (Solonin et al., 2021a), а также позднемеловых динозавров, не относящихся к титанозаврам, позвонки не имеют выраженной процельной формы (Romer, 1956; Скучас и др., 2015; Averianov, Lopatin, 2020).

Если предположить, что ZIN PH 1/291 принадлежит мозазавриду, то по форме и общей морфологии он наиболее сопоставим с позвонками из туловищного и передней части хвостового отделов (так как поперечные отростки примыкают к невральной дуге; рис. 3, *a*, *b*). У мозазавридов гемальные дуги и поперечные отростки одновременно присутствуют только на хвостовых постпигальных позвонках, но они имеют менее вытянутую форму, обычно с грушевидными



**Рис. 3.** Позвонки позднемеловых рептилий: *a*, *б* – *Prognathodon lutugini*, туловищный позвонок: *а* – вид сбоку (отражен по горизонтали), *б* – вид снизу (Grigoriev, 2013, рис. 10Н, J); *в* – *Deinosuchus riograndensis*, хвостовой позвонок, вид сбоку (Cossette, Brochu, 2020, рис. 25A); *г*, *д* – *Magyarosuchus dacus*, (?) I хвостовой позвонок: *г* – вид сбоку, *д* – вид снизу (Mocho et al., 2023, рис. 13e, i); *е*, *ж* – *Chelonioidae indet.*, ZIN PH 1/291, передний хвостовой позвонок: *е* – вид сбоку, *ж* – вид снизу; *з* – *Mesodermochelys udulatus*, III хвостовой позвонок, вид сбоку (Hirayama, Chitoku, 1996, рис. 9B); *и* – *Allopleuron hofmanni* IRSNB 3901, (?)VIII хвостовой позвонок, вид снизу (Mulder, 2003, табл. 38, фиг. 3).

сочленовными поверхностями (Russell, 1967). В любом случае, для тел позвонков мозазаврид не характерны гребнеподобные перегибы, как у ZIN PH 1/291.

У эзухий поперечные отростки хвостовых позвонков дорсовентрально уплощены, в отличие от ZIN PH 1/291 с широким овальным сечением поперечных отростков (рис. 3, в).

Хвостовые позвонки титанозавров разнообразны по форме. Наличие развитых поперечных отростков у ZIN PH 1/291 придает сходство с передними хвостовыми позвонками титанозавров, но эти позвонки (кроме самых передних у некоторых видов) на вентральной поверхности несут продольную ложбину (Averianov, Lopatin, 2020). Т.е. ZIN PH 1/291 сходен только с самыми передними хвостовыми позвонками некоторых видов титанозавров (рис. 3, г, д). Дорсовентральное сжатие передних хвостовых позвонков является состоянием диагноза Saltasaurinae, однако при этом у Saltasaurinae дорсовентрально высокие поперечные отростки (Salgado et al., 1997; Gallina, Otero, 2009). Кроме того, задняя часть тела позвонка смешена вентрально относительно передней, что не характерно для титанозавров. Таким образом, ZIN PH 1/291 не относится к титанозаврам.

В то же время такая морфология – смешенная вентрально задняя часть тела – обычна для хвостовых позвонков черепах, среди которых очень крупных размеров в позднем мелу достигают только представители Chelonioidea (рис. 3, з; Hirayama, Chitoku, 1996, рис. 8, 9). Отсутствие киля на вентральной поверхности тела указывает на то, что позвонок не может быть задним шейным. По длине тела ZIN PH 1/291 сходен с хвостовым позвонком самки *Allopleuron hofmanni* (IRSNB 3901), и он короче, чем у самца того же вида (IRSNB 3668) (Mulder, 2003). Форма передней сочленовой поверхности тела ZIN PH 1/291 могла быть овальной с дорсовентральным сжатием или же шестиугольной с закругленными углами, как у *A. hofmanni* и у некоторых хвостовых позвонков *Mesodermochelys undulatus*, и она отличается от округлой передней сочленовой поверхности тела заднего хвостового позвонка *Protostega gigas* (Zangerl, 1953а, рис. 54С; Hirayama, Chitoku, 1996, рис. 8; Mulder, 2003). На хвостовых позвонках *Allopleuron hofmanni* (кроме I хвостового позвонка NCB 14063), *Ctenochelys acris*, *Cynocercus incisus* и *Mesodermochelys undulatus* поперечные отростки имеют хорошо выраженный отступ от переднего края

тела позвонка (рис. 3, и; Cope, 1875, табл. VIII, фиг. 3а, 4а; Zangerl, 1953б, табл. 20, фиг. F; Hirayama, Chitoku, 1996, рис. 8В; Mulder, 2003, табл. 38). Ось поперечных отростков ZIN PH 1/291 была ориентирована примерно перпендикулярно оси тела позвонка, близко к состоянию у IV–VI хвостовых позвонков *M. undulatus* и у второй четверти ряда хвостовых позвонков современных *Caretta caretta* и *Chelonia mydas* (Hirayama, Chitoku, 1996, рис. 8В; Mulder, 2003, табл. 39, фиг. 2–4). Глубокого продольного желоба на латеральных поверхностях тела ZIN PH 1/291 не наблюдается, в отличие от меньшего из двух описанных тел позвонков *Protostega gigas* (Cope, 1875, с. 105, табл. XI, фиг. 5б). Сохранившийся участок вентральной поверхности тела ZIN PH 1/291 представляет собой близкую по форме к прямоугольной гладкую площадку; рельефных структур на ней не наблюдается – ни продольной борозды, как у *Cynocercus incisus* (Cope, 1875, табл. VIII, фиг. 3а, 4а), ни вентрального киля, как у одного из позвонков *Protostega gigas* (Cope, 1975, с. 105, табл. XI, фиг. 4б). Сходная с ZIN PH 1/291 обширная площадка на вентральной поверхности тела позвонка, ограниченная сбоку перегибами, имеется на передних хвостовых позвонках *Allopleuron hofmanni* (рис. 3, и; Mulder, 2003, табл. 38, фиг. 3).

Промеры, в мм. Длина тела позвонка – 38, ширина с сохранившимися частями поперечных отростков – 60; высота передней сочленовой поверхности в сохранившемся виде – 22, ее ширина в сохранившемся виде – 26; высота задней сочленовой поверхности – 22, ее ширина – 27.

## ОБСУЖДЕНИЕ

**Систематическая принадлежность ZIN PH 1/291.** Экз. ZIN PH 1/291 отличается от процельных позвонков других крупных позднемеловых рептилий (см. Сравнение) и соответствует хвостовым позвонкам черепах по следующим признакам: смешенная вентрально задняя часть тела позвонка; сечение поперечных отростков в форме широкого овала; наличие на вентральной поверхности тела обширной площадки, ограниченной с боков перегибами. Очень крупный размер ZIN PH 1/291, ассоциированная морская фауна и меловой возраст указывают на то, что этот позвонок принадлежал представителю надсемейства Chelonioidea. Сеноман–сантонаский возраст ZIN PH 1/291 свидетельствует о его вероятной принадлежности к семейству Protostegidae, т.к.

гигантские меловые непротостегидные хелониоиды известны только из кампана и маастрихта (*Alienochelys selloumi*, *Gigantatypus salahi*, *Leviathanochelys aenigmatica* и *Ocepechelon bouyai*: Kaddumi, 2006; Bardet et al., 2013; de Lapparent de Broin et al., 2013; Castillo-Visa et al., 2022). Кроме них, из альба—сеномана Лебединского и Стойленского карьеров упоминались остатки гигантских архаичных *Dermochelyidae* indet. (Averianov, 2002), однако они нуждаются в дополнительном изучении (Данилов и др., 2017, 2021; Danilov et al., 2021). Таким образом, ZIN PH 1/291 определяется как хвостовой позвонок *Chelonioidea* indet. и, возможно, относится к неизвестным *Protostegidae*.

**Положение ZIN PH 1/291 в ряду хвостовых позвонков.** Хвостовой позвонок ZIN PH 1/291 не является первым в ряду, т.к. его поперечные отростки ориентированы строго латерально, а не антеролатерально, для сочленения с тазом, как это характерно для I хвостового позвонка черепах (Williston, 1925; Romer, 1956; Hoffstetter, Gasc, 1969). Также он не может относиться к задней части ряда, иначе позвонок принадлежал бы черепахе неправдоподобно больших размеров. Наиболее вероятно предположить, учитывая ориентацию оси поперечных отростков у хвостовых позвонков других морских черепах (см. Сравнение), что он относился к средней или задней части передней половины ряда (скорее всего, IV–X хвостовые позвонки).

**Пол черепахи из Малого Пролома.** Хвостовому отделу позвоночника морских черепах присуща половая изменчивость. Известно, что у большинства современных черепах, в т.ч. у хелониоидов, хвост значительно крупнее и длиннее у самцов, чем у самок (Hirayama, Chitoku, 1996). Например, у взрослых самцов *Chelonia mydas* хвост самцов в среднем длиннее, чем у самок, в 1.75 раза (Mulder, 2003). Помимо этого, у взрослых самцов морских черепах отмечаются крупные хвостовые позвонки с мощными поперечными и дорсальными отростками (Wyneken, 2001). По этой причине выраженные внутривидовые различия в длине хвостовых позвонков меловых хелониоидов (*Allopleuron hofmanni* и *Mesodermochelys undulatus*) объясняются половым диморфизмом (Hirayama, Chitoku, 1996; Mulder, 2003). Короткое тело позвонка ZIN PH 1/291, сходное по пропорциям с хвостовыми позвонками самки *A. hofmanni* IRSNB 3901, позволяет предположить, что ZIN PH 1/291 мог принадлежать самке.

**Размер черепахи из Малого Пролома.** Длина (?) IV–X хвостового позвонка ZIN PH 1/291 (в сохранившемся виде – 3.8 см; реконструируемая – около 4.0 см) такая же, как у IV и V хвостовых позвонков типового экземпляра *Archelon ischyros* YPM 3000 (4.0 см) с длиной карапакса 2 м и длиной плечевой кости 60 см (Wieland, 1909). У *Protostega gigas* CMNH 1420 с длиной плечевой кости 34 см и длиной карапакса почти вдвое меньше, чем у *Archelon ischyros* YPM 3000 (Wieland, 1906, 1909), длина I хвостового позвонка составляла 3.5 см. При этом следует учитывать, что I хвостовой позвонок хелониоидов крупнее, чем IV–X хвостовые позвонки. Таким образом, особь, которой принадлежал хвостовой позвонок ZIN PH 1/291, очевидно, была близкого размера к типовому экземпляру *A. ischyros* и превышала размер *Protostega gigas* CMNH 1420. Это не самые крупные экземпляры *A. ischyros* и *P. gigas* – в литературе имеются данные об экземплярах *A. ischyros* с длиной карапакса 2.2 м и *P. gigas* с длиной карапакса 2.0 м (Derstler et al., 1993). Длина II и III хвостовых позвонков самца *Allopleuron hofmanni* IRSNB 3668 превышает длину ZIN PH 1/291, составляя 42 мм, однако хвостовые позвонки IRSNB 3668 вытянуты в длину значительно сильнее, чем у самки *A. hofmanni* IRSNB 3901 (Mulder, 2003) и хелониоида ZIN PH 1/291. Поэтому общий размер особи, которой принадлежал позвонок ZIN PH 1/291, очевидно, был больше, чем у *A. hofmanni* IRSNB 3668 с длиной карапакса 140 см и длиной левой плечевой кости 28 см (Hirayama, 1992: Appendix).

Гигантизм был нередким явлением среди меловых хелониоидов, но большинство материалов по ним происходит из кампана и маастрихта. Более ранние гигантские хелониоиды пока изучены хуже, хотя очень крупные виды (*Protostegidae inc. sed.*) появляются в валанжине, а близкие к предельным размерам, немного меньше типового экземпляра *Archelon ischyros* (*Cratochelone berneyi* Longman, 1915), – уже в позднем альбе (Kear, 2006; Cadena, Combita-Romero, 2023). В стратиграфическом интервале, соответствующем местонахождению Малый Пролом (сеноман–сантон), из очень крупных хелониоидов пока известны протостегиды “*Protostega*” *eaglefordensis* из сеномана Сланцев Игл Форд, США, и *P. gigas* из коньяка–кампана ряда местонахождений США и кампана местонахождения Белое Озеро России (Zangerl, 1953a; Danilov et al., 2022). Таким образом, позвонок хелониоида ZIN PH 1/291 из среднего сеномана – среднего сантона нижней части дмитровской свиты пополняет список меловых гигантских хелониоидов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны палеонтологам, которые высказали свое мнение о систематической принадлежности описанного экземпляра: это А.О. Аверьянов, Зоологический ин-т РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург, Россия; Ф. де Лапарент де Бруан (F. de Lapparent de Broin), Ун-т Сорбонны, Париж, Франция; Р. Хирайма (R. Hirayama), Ун-т Васэда, Токио, Япония; Т. Мариани (Th. Mariani), Федеральный ун-т Висоза, Бразилия.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Зоологического института Российской академии наук (проект № 125012800908-0). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Данилов И.Г.* Палеонтологическая летопись морских черепах (Chelonioidea) Северной Евразии // Современная герпетология: Проблемы и пути их решения. Вторая междунар. молодежная конф. герпетологов России и сопредельных стран, посвященная 100-летию отделения герпетологии Зоол. ин-та РАН (Санкт-Петербург, Россия, 25–27 ноября 2019). Матер. конф. СПб., 2019. С. 45.

*Данилов И.Г., Лысенко Д.П., Букаткин В.В. и др.* Новые данные по черепахам мела Белгородской области // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Матер. LXVII сессии Палеонтол. об-ва. СПб., 2021. С. 106–107.

*Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Суханов В.Б.* Подкласс Testudinata // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2017. С. 27–395.

*Данилов И.Г., Хаписов О.К., Зверьков Н.Г.* Находка остатков примитивной морской черепахи в нижнем мелу Дагестана // Биогеография и эволюционные процессы. Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020. С. 237–238.

*Скучас П.П., Ефимов М.Б., Резвый А.С.* Надотряд Crocodyliformes // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 3 / Ред. Курочкин Е.Н., Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2015. С. 17–45.

*Averianov A.O.* Review of Mesozoic and Cenozoic sea turtles from the former USSR // Russ. J. Herpetol. 2002. № 9(2). P. 137–154.

*Averianov A.O., Lopatin A.V.* An unusual new sauropod dinosaur from the Late Cretaceous of Mongolia // J. Syst. Palaeontol. 2020. V. 18. Iss. 12. P. 1009–1032. <https://doi.org/10.1080/14772019.2020.1716402>

*Bardet N., Jalil N.E., de Lapparent de Broin F. et al.* Giant chelonoid turtle from the Late Cretaceous of Morocco with a suction feeding apparatus unique among tetrapods // PLOS One. 2013. V. 8(7). e63586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063586>

*Brinkman D., Aquillon-Martinez M.C., de Leon Dávila C.A. et al.* Euclastes coahuilaensis sp. nov., a basal chelonoid turtle from the late Campanian Cerro del Pueblo Formation of Coahuila State, Mexico // PaleoBios. 2009. № 28(3). P. 76–88.

*Cadena E.-A., Combita-Romero D.A.* The onset of large size in Cretaceous marine turtles (Protostegidae) evidenced by new fossil remains from the Valanginian of Colombia // Zool. J. Linn. Soc. 2023. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlad053>

*Castillo-Visa O., Luján Á.H., Galobart Á., Sellés A.* A gigantic bizarre marine turtle (Testudines: Cheloniidea) from the Middle Campanian (Late Cretaceous) of South-Western Europe // Sci Rep. 2022. V. 12. № 1. 18322. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-22619-w>

*Cope E.D.* The Vertebrata of the Cretaceous formations of the West // Report of the U. S. Geol. Surv. Territories. 1875. № 2. P. 1–303.

*Cossette A.P., Brochu C.A.* A systematic review of the giant alligatoroid Deinosuchus from the Campanian of North America and its implications for the relationships at the root of Crocodylia // J. Vertebr. Paleontol. 2020. V. 40. № 1. <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1767638>

*Danilov I.G., Lysenko D.P., Bukatkin V.V. et al.* Cretaceous turtles of Belgorod Province (European Russia): Previous records and new findings // Turtle Evolution Symposium. Book of Abstracts. November 10–12, 2021. Publicación Electrónica-Asociación Paleontológica Argentina. 2021. 21(R2): R14.

*Danilov I.G., Obraztsova E.M., Arkhangelsky M.S. et al.* Protostega gigas and other sea turtles from the Campanian of Eastern Europe, Russia // Cret. Res. 2022. V. 135: 105196. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105196>

*De Lapparent de Broin F., Bardet N., Amaghzaz M., Meslouh S.* A strange new chelonoid turtle from the latest Cretaceous phosphates of Morocco // C. R. Palevol. 2014. V. 13. № 2. P. 87–95.

*Derstler K., Leitch A.D., Larson P.L. et al.* The world's largest turtles - The Vienna Archelon (4.6 m) and the Dallas Protostega (4.2 m), upper Cretaceous of South Dakota and Texas // J. Vertebr. Paleontol. 1993. V. 13. P. 33A.

*Gallina P.A., Otero A.* Anterior caudal transverse processes in sauropod dinosaurs: morphological, phylogenetic and

- functional aspects // *Ameghiniana*. 2009. V. 46. № 1. P. 165–176.
- Grigoriev D.V.* Redescription of *Prognathodon lutugini* (Squamata, Mosasauridae) // *Proc. Zool. Inst. RAS*. 2013. V. 317(3). P. 246–261.
- Hirayama R.* Humeral morphology of chelonoid sea turtles: its functional analysis and phylogenetic implications // *Bull. Hobetsu Mus.* 1992. № 8. P. 17–57.
- Hirayama R., Chitoku T.* Family Dermochelyidae (superfamily Chelonioidea) from the Upper Cretaceous of north Japan // *Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Japan. N. ser.* 1996. V. 184. P. 597–622.
- Hoffstetter R., Gasc J.P.* Vertebrae and ribs of modern reptiles // *Biology of the Reptilia. Volume 1. Morphology A / Eds C. Gans, A. d'A. Bellairs, T.S. Parsons. L.; N. Y.: Acad. Press, 1969.* P. 201–310.
- Kaddumi H.F.* A new genus and species of gigantic marine turtles (Chelonioidea: Cheloniidae) from the Maastrichtian of the Harrana Fauna-Jordan // *PalArch Vertebrate Paleontology*. 2006. № 2(1). P. 1–14.
- Kear B.P.* Reassessment of *Cratochelone berneyi* Longman, 1915, a giant sea turtle from the Early Cretaceous of Australia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. № 3. P. 779–783.
- Mocho P., Perez-Garcia A., Codrea V.A.* New titanosaurian caudal remains provide insights on the sauropod diversity of the Hațeg Island (Romania) during the Late Cretaceous // *Histor. Biol.* 2023. V. 35. № 10. P. 1881–1916.
- Mulder E.W.A.* Comparative osteology, palaeoecology and systematics of the Late Cretaceous turtle *Allopleuron hofmanni* (Gray 1831) from the Maastrichtian type area // *Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg*. 2003. P. 23–92.
- Nicholls E.L.* New material of *Toxochelys latiremis* Cope, and a revision of the genus *Toxochelys* (Testudines, Chelonioidea) // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. V. 8. № 2. P. 181–187.
- Romer A.S.* Osteology of the Reptiles. Chicago: Univ. Chicago Press, 1956. 772 p.
- Russell D.A.* Systematics and morphology of American mosasaurs // *Bull. Peabody Mus. Natur. Hist., Yale Univ.* 1967. V. 23. P. 1–237.
- Salgado L., Coria R.A., Calvo J.O.* Evolution of titanosaurid sauropods I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence // *Ameghiniana*. 1997. V. 34. P. 3–32.
- Solomin S.V., Martill D.M., Smith R.E., Vodorezov A.V.* First occurrence of ornithocheirid pterosaur teeth in the Dmitrov Formation (Santonian) of Ryazan Oblast, Russia // *Cret. Res.* 2021a. V. 127: 104943. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104943>
- Solomin S., Shell R., Vodorezov A., Niedzwiedzki R.* Preliminary report of an Upper Cretaceous elasmobranch fauna from Ryazan Oblast, Russia // *Geol. Soc. America Abstracts with Programs*. 2020. V. 52. P. 6.
- Solomin S.V., Vodorezov A.V., Kear B.P.* Late Cretaceous marine reptiles from Malyy Prolom in Ryazan Oblast, Central Russia // *Cret. Res.* 2021b. V. 127: 104946. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.104946>
- Wieland G.R.* The osteology of *Protostega* // *Mem. Carnegie Mus.* 1906. № 2. P. 279–298.
- Wieland G.R.* Revision of the *Protostegidae* // *Amer. J. Sci. Ser. 4*. 1909. № 27(158). P. 101–130.
- Williston S.W.* The Osteology of the Reptiles. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1925. 300 p.
- Wyneken J.* The Anatomy of Sea Turtles. U.S. Department of Commerce NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-470. 2001. P. 1–172.
- Zangerl R.* The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part III. The turtles of the family *Protostegidae* // *Fieldiana: Geol. Mem.* 1953a. № 3(3). P. 63–133.
- Zangerl R.* The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family *Toxochelyidae* // *Fieldiana: Geol. Mem.* 1953b. № 3(4). P. 145–277.

## A Tail Vertebra of a Giant Sea Turtle (Testudines: Chelonioidea) from the Upper Cretaceous Deposits of the Malyy Prolom Locality (Ryazan Province, Russia)

I. G. Danilov<sup>1</sup>, A. P. Evsyutkin<sup>2</sup>, D. V. Grigoriev<sup>1, 3</sup>, E. A. Zvonok<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Zoological Institute RAS, St. Petersburg, 199034 Russia*

<sup>2</sup>*Independent researcher, Ryazan, 390000 Russia*

<sup>3</sup>*St Petersburg University, St. Petersburg, 199034 Russia*

<sup>4</sup>*Lugansk State Pedagogical University, Lugansk, 291011 Russia*

The article describes a tail vertebra of a giant sea turtle Chelonioidea indet. from the Upper Cretaceous Malyy Prolom locality (Ryazan Province, Russia; middle Cenomanian – middle Santonian). The tail vertebra, probably IV–X, with a preserved length of 3.8 cm belonged to a turtle comparable in size with the type specimen of the protostegid *Archelon ischyros* from the Campanian of USA. The proportions of the vertebral centrum suggest that it belonged to a female.

**Keywords:** Chelonioidea, turtle, Cretaceous, Dmitrov Formation, Ryazan Province, Russia

УДК 568.14

## К ВОПРОСУ О ТРОФИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЯХ ОРНИТОЗУХИД (ARCHOSAURIA)

© 2025 г. А. Г. Сенников\*

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

\*e-mail: sennikov@paleo.ru

Поступила в редакцию 01.07.2024 г.

После доработки 23.07.2024 г.

Принята к публикации 23.07.2024 г.

Ornithosuchidae отличаются от других хищных архозавров своеобразным строением челюстного аппарата и посткраниального скелета. Относительно их трофических адаптаций высказывались различные, зачастую диаметрально противоположные точки зрения – от плотоядности и падалеядности до рыбоядности. Наиболее обоснованной представляется гипотеза о том, что орнитозухиды были гиперализодонтными плотоядными макрофагами в среднем размерном классе. При этом имеются некоторые аналогии между орнитозухидами и саблезубыми терапсидами и млекопитающими.

**Ключевые слова:** Archosauria, Ornithosuchidae, трофические адаптации, поздний триас

DOI: 10.31857/S0031031X25010112, EDN: CQWLZP

### ВВЕДЕНИЕ

Трофические адаптации своеобразных ранних архозавров – орнитозухид – в последнее время являются предметом ряда исследований и обсуждений в публикациях (Baczko, 2018; Müller et al., 2020; Taborda et al., 2023; Sennikov, 2024). Представители этого семейства традиционно считаются активными хищниками (Walker, 1964; Benton, Walker, 1985 и др.).

Возможные трофические адаптации орнитозухид были проанализированы М. фон Бакско (Baczko, 2018) на примере южноамериканского *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte, 1970. Она выдвинула гипотезу о преимущественной падалеядности этого и других орнитозухид. Такое заключение было сделано на основании выполненной ею реконструкции челюстной мускулатуры и морффункционального анализа челюстного аппарата. Главными аргументами в пользу своей гипотезы фон Бакско считала повышенную силу сжатия челюстей в сочетании с медленной скоростью укуса. Сильный, но медленный укус орнитозухид, по ее мнению, кажется более подходящим для падальщика, которому не требуется скорость, чтобы поймать движущуюся добычу, а сила нужна только для того, чтобы разорвать мягкие ткани или разгрызть кости туши мертвого животного. Недостаточная, по ее мнению, прочность узкой

передней части рыла и длинных, тонких, сжатых с боков зубов могла привести к их повреждению при рывках крупной живой жертвы. Поэтому фон Бакско предполагала для орнитозухид также возможность охоты только на мелких и среднеразмерных тетрапод (Baczko, 2018).

Позднее (Sennikov, 2024) автором настоящей статьи было высказано предположение, что орнитозухиды реализовали особый экологический тип специализированного гиперализодонтного хищника-макрофага в среднем размерном классе среди ранних архозавров, т.е. не были специализированными падальщиками, но охотились преимущественно на крупную добычу. Главным аргументом в пользу этой гипотезы было то, что для специализации к падалеядению характерны массивные, прочные зубы, необходимые для разгрызания костей. Относительно тонкие, сжатые с боков и очень длинные зубы орнитозухид, недостаточно прочные на боковой излом, явно не соответствуют таким требованиям. Малое количество гипертрофированно анизодонтных зазубренных зубов в сочетании с очень высокими их коронками – адаптация челюстного аппарата к глубокому поражению мягких тканей и к глубокому захвату тела жертвы. При этом не исключена и возможность факультативного падалеядения, но только с употреблением в пищу мягких частей тела.

Уже после сдачи в печать статьи по орнитозухидам (Sennikov, 2024) у автора появилась возможность ознакомиться с очередной публикацией на данную тему (Taborda et al., 2023). Ее авторы на основании функционально-морфологического и биомеханического анализа челюстного аппарата южноамериканского орнитозухида *Riojasuchus* отказываются от гипотезы о падалеядности и утверждают, что он охотился только на рыбу, амфибий и другую мелкую добычу в толще воды. Основанием для такого вывода Х. Таборда с соавторами считают тот факт, что верхний и нижний зубные ряды риохазуха латерально отделены друг от друга, в результате чего не могла образовываться линия разреза в теле крупной жертвы благодаря окклюзии. Эти исследователи также полагают, что изгиб верхней челюсти вниз и диастема между пред- и верхнечелюстными зубами способствовали захвату мелкой добычи в воде целиком. Кроме того, они считают, что клиновидная форма передней части черепа гидродинамически идеальна для плавания в воде, позволяя риохазуху “легко сместить жидкость в стороны, подобно носу корабля, уменьшая сопротивление”. Строение немного сжатого с боков хвоста орнитозухид также указывает на адаптацию к плаванию. По мнению авторов статьи (Taborda et al., 2023), риохазух охотился, подобно современным болотным птицам, стоя на мелководье на краю водоема и схватывая свою жертву, быстро погружая голову в толщу воды.

Эта последняя публикация побудила вернуться к вопросу о трофических адаптациях орнитозухид.

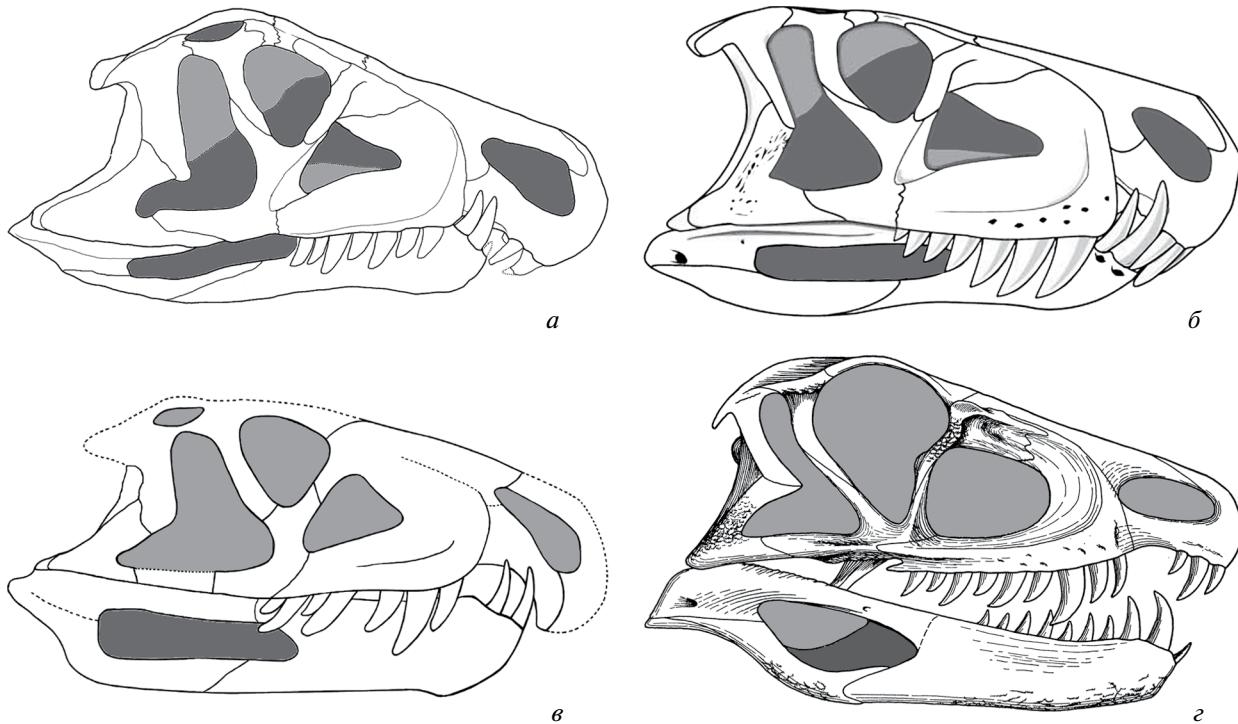
### ВОЗМОЖНЫЕ ТРОФИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ОРНИТОЗУХИД

Предположение о трофических адаптациях орнитозухид, выдвинутое Таборда с соавт., выглядит недостаточно обоснованным. В связи с этим кажется неожиданным легкий отказ фон Бакско, соавтора этой статьи (Taborda et al., 2023), от своей гипотезы о падалеядности орнитозухид (Baczko, 2018), которая представляется все же более аргументированной. Рассмотрим данные, противоречащие гипотезе Таборда с соавторами.

Строение гиперспециализированного челюстного аппарата орнитозухид уникально среди хищных архозавров. Очевидно, такое строение обеспечивало и особое, специфическое его функционирование, вероятно, макрофагию (Sennikov, 2024). Хищники-генералисты, которые охотятся на разнообразную, преимущественно мелкую

добычу, обычно слабо специализированы, в первую очередь, в отношении морфологии челюстного аппарата, как, например, юнгиииды или пролацертиды. Поэтому не вызывает сомнения, что орнитозухиды не были охотниками на мелких позвоночных. Крайняя специализация орнитозухид не могла произойти в процессе эволюции этой группы без существенной смены трофических адаптаций и способа охоты, что и нашло яркое отражение в их морфологии. Такие кардинальные морфофункциональные преобразования челюстного аппарата орнитозухид, как, например, уменьшение числа и увеличение размера гиперизодонтных зифодонтных зубов представителей этого семейства, очевидно, противоречат предложению Таборда с соавт. (Taborda et al., 2023) об орнитозухидах как хищниках с широким диапазоном мелких объектов питания.

Череп орнитозухид короткий, массивный, узкий в передней и широкий в задней части, с короткими челюстями. Наружное мандибулярное окно необычно большое и длинное, длиной до половины длины нижней челюсти (рис. 1, 2). Такая форма черепа и нижней челюсти указывает на развитие мощной аддукторной мускулатуры, места крепления которой были вынесены по возможности далеко вперед. Фон Бакско (Baczko, 2018) справедливо считает, что это обеспечивало повышенную силу сжатия челюстей в сочетании с медленной скоростью укуса. Наиболее вероятная интерпретация такого режима функционирования челюстного аппарата – охота орнитозухид преимущественно на крупную, не слишком подвижную добычу и быстрое ее умерщвление (Sennikov, 2024). Большая сила укуса, присущая орнитозухидам (Baczko, 2018), должна указывать на большой размер их жертв, по аналогии с современными плотоядными млекопитающими (Wroe et al., 2005; Christiansen, Wroe, 2007), короткоголовыми крокодилами (Endo et al., 2002) или тираннозавридами (Meers, 2002; Therrien et al., 2005). В то же время, медленный, мощный укус орнитозухид абсолютно непригоден для схватывания мелких, подвижных наземных тетрапод и быстро плавающих амфибий или рыб. Кроме того, рыбоядные архозавроморфы и птицы, как правило, имеют длинную тонкую тубулярную ростральную часть черепа и нижней челюсти, как, например, гавиал (Souza et al., 2023; Drummeller, Wilberg, 2020), что совершенно не соответствует строению головы орнитозухид (рис. 2, 3). Таким образом, морфология черепа и нижней челюсти, а также характер функционирования челюстного аппарата указывают на специализацию орнитозухид,



**Рис. 1.** Черепа орнитозухид, вид с латеральной стороны (справа): *a* — *Riojasuchus tenuisiceps* (по: Baczko, Desojo, 2016, рис. 2, B); *б* — *Dynamosuchus collisensis* (по: Müller et al., 2020, рис. 2B); *в* — *Venaticosuchus rusconii* (по: Baczko, 2018, рис. 2); *г* — *Ornithosuchus longidens* (по: Walker, 1964, рис. 5, a).

прямо противоположную постулируемой Таборда с соавт. (Taborda et al., 2023).

Как полагают авторы статьи (Taborda et al., 2023), крючкообразный изгиб вниз предчелюстных костей и направленность предчелюстных зубов отчасти назад способствовали удержанию именно мелкой добычи в почти закрытой пасти. Однако было продемонстрировано (Sennikov, 2024), что такая конструкция возникает для более надежного удержания любой жертвы, в т.ч. крупной (при сильно раскрытой пасти) (рис. 4).

Ниак не соответствует приспособлению к охоте на мелкую добычу или к ихтиофагии общая форма челюстей орнитозухид с выступами, несущими самые крупные зубы. У преимущественно рыбоядных крокодилов, например, гавиала, челюсти очень длинные, тонкие, ровные с многочисленными изодонтными тонкими зубами, а у охотящихся в т.ч. и на крупных млекопитающих (аллигатор, крокодил, кайманы) — относительно короткие, мощные, фестончатые, с менее многочисленными массивными, анизодонтными зубами (Иорданский, 1963; D'Amore et al., 2019, 2024; Sennikov, 2024). Аналогичный морфологический ряд в строении челюстного аппарата можно построить и для фитозавров, подразумевая сходные трофические адаптации у каждого из их

представителей — от *Mystriosuchus* до *Belodon* и *Rutiodon* (Colbert, 1947) (рис. 3). Сравнение же орнитозухид с *Proterosuchus* и спинозавридами (Taborda et al., 2023), для которых обычно предполагается преимущественная рыбоядность, представляется неправомерным. У последних челюсти длинные, с многочисленными небольшими зубами, изодонтными у *Proterosuchus* (Cruickshank, 1972; Ezcurra, Butler, 2015) или слабо анизодонтными у спинозаврид (Sereno et al., 1998; D'Amore et al., 2024). Кроме того, протерозухиды были, скорее всего, наземными хищниками-генералистами, лишь эпизодически питающимися рыбой, а не специализированными ихтиофагами (Sennikov, 2024).

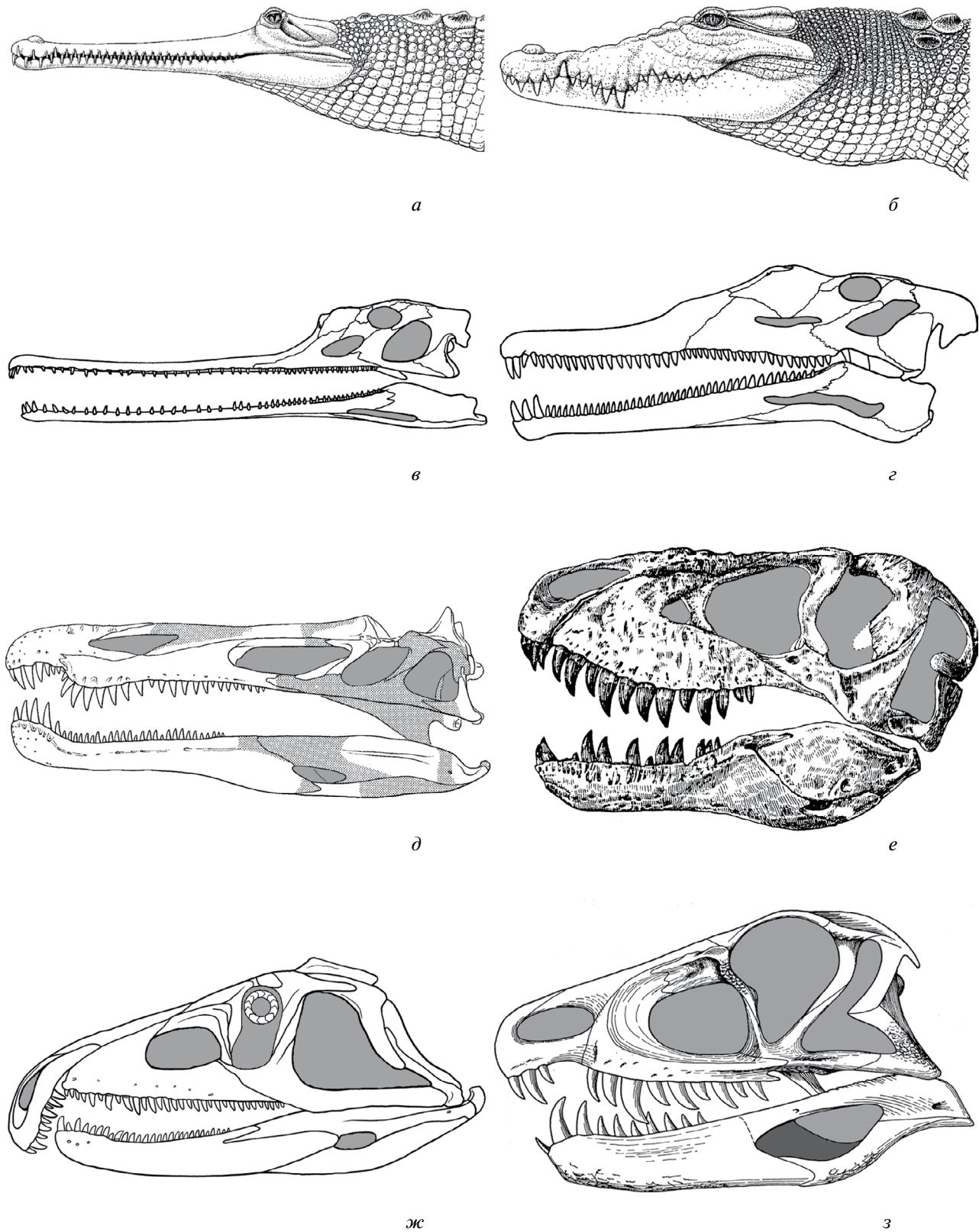
Необычно малое для архозавров количество гиперанизодонтных, в т.ч. клыкообразных зубов с очень высокими коронками, расположенных на выступах челюстей, также противоречит приспособлению к охоте на мелкую добычу или рыбоядности Ornithosuchidae. Анизодонтность у хищных рептилий является специализацией к макрофагии, т.к. позволяет удерживать, умерщвлять и расчленять крупную добычу (Иорданский, 1963; D'Amore et al., 2019, 2024). Наличие же режущих зазубренных гребней на переднем и заднем краях сильно сжатых с боков, длинных, слабо изогнутых кинжалообразных



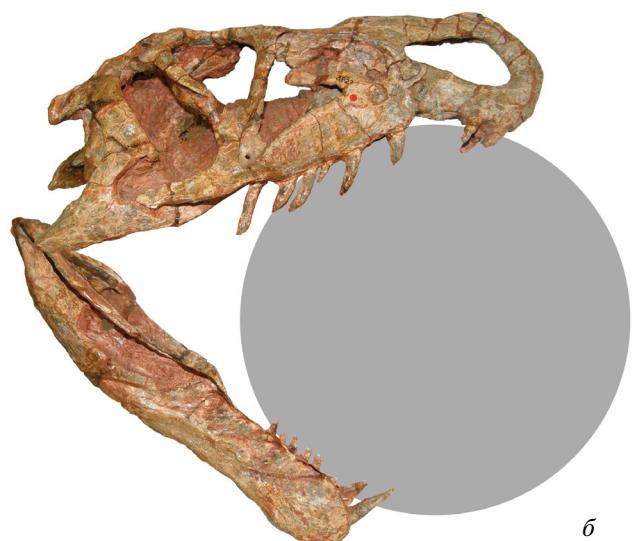
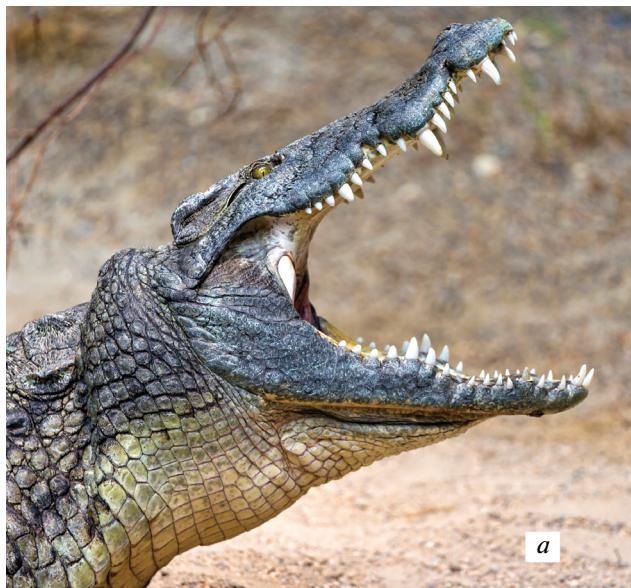
**Рис. 2.** *Riojasuchus tenuiscesps*, экз. Музей естественной истории Фонда Мигеля Лилло, Тукуман, Аргентина, голотип № PVL 3827: *а* — череп, вид с латеральной стороны (справа); *б*, *в* — левая ветвь нижней челюсти: *б* — вид с лингвальной стороны, *в* — вид с лабиальной стороны (слева). Фото А.Г. Сенникова.

зубов, несомненно, свидетельствует о гиперспециализации орнитозухид к макрофагии, т.к. такие зубы приспособлены к глубокому захвату, поражению и расчленению мягких тканей крупных жертв (Figueirido et al., 2018; Dominguez-Rodrigo et al., 2022; Sennikov, 2024). В этом можно усмотреть отдаленные аналогии со строением и функционированием челюстного аппарата саблезубых млекопитающих и терапсид (Antón, 2013; Palmqvist et al., 2023). Вообще зазубренные зифодонтные зубы тетрапод, как у комодского варана и крупных хищных архозавров, однозначно

указывают на крупные размеры их жертв, которых необходимо расчленять, разрезая мягкие ткани (Massare, 1987; Fiorillo, 1991; Meers, 2002; D'Amore, 2009; D'Amore, Blumenschine, 2009; Sennikov, 2024). Хищникам, охотящимся на мелких тетрапод или на рыб, такое строение зубов не присуще. Для рыбоядных форм характерно большое число длинных, острых, конических, немного изогнутых изодонтных зубов с многочисленными апикобазальными гладкими гребнями и бороздками, приспособленных для схватывания и прокусывания плотных чешуйных



**Рис. 3.** Головы и черепа архозавров, вид с латеральной стороны (слева): *а* — крокодил *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789) (по: Grigg, Gans, 1993, рис. 40.1, E), *б* — крокодил *Crocodylus porosus* Schneider, 1801 (по: Grigg, Gans, 1993, рис. 40.1, C), *в* — фитозавр *Mystriosuchus planirostris* (H. von Meyer, 1963) (по: Colbert, 1947, рис. 12), *г* — фитозавр *Machaeroprosopus gregorii* Camp, 1930 (по: Colbert, 1947, рис. 12), *д* — теропод *Suchomimus tenerensis* Sereno et al., 1998 (по: Sereno et al., 1998, рис. 2, d), *е* — теропод *Tarbosaurus bataar* (Maleev, 1955) (по: Малеев, 1974, рис. 1), *ж* — протозухид *Proterosuchus fergusi* Broom, 1903 (по: Ezcurra, Butler, 2015, рис. 11, B), *з* — орнитозухид *Ornithosuchus longidens* (по: Walker, 1964, рис. 5, a).



**Рис. 4.** Вид с латеральной стороны (справа): *a* — крокодил *Crocodylus porosus* с широко раскрытым пастью (по: [https://i.artfile.ru/3000x1997\\_823370\\_\[www.ArtFile.ru\].jpg](https://i.artfile.ru/3000x1997_823370_[www.ArtFile.ru].jpg)), *b* — орнитозухид *Riojasuchus tenuisceps*, Музей естественной истории Фонда Мигеля Лилло, Тукуман, Аргентина, голотип № PVL 3827, реконструкция черепа с широко раскрытым пастью при захвате добычи (фото А.Г. Сенникова).

покровов рыб (Massare, 1987; McCurry et al., 2019; D’Amore et al., 2019; Souza et al., 2023). У хищников, которые охотятся на мелких тетрапод, зубы приспособлены для удержания жертвы целиком, а не для ее расчленения. Большие, сжатые с боков, зазубренные немногочисленные зубы орнитозухид, очевидно, плохо годятся для схватывания и удержания в пасти мелких наземных тетрапод или рыб и водных амфибий. Это совершенно иное направление специализации.

Как полагают Таборда с соавт. (Taborda et al., 2023), у орнитозухид, вероятно, не было окклюзии верхне- и нижнечелюстных зубов, и поэтому они не могли разрезать, расчленять тело крупной жертвы. Действительно, число, форма и расположение зубов орнитозухид отличается от таковых у современных крокодилов, охотящихся на крупную добычу. Однако полное отсутствие окклюзии передних клыкообразных зубов на зубной кости и зубов на верхнечелюстной у представителей этого семейства не вполне очевидно. На рис. 2 в статье Р. Мюллера с соавт. (Müller et al., 2020) эти зубы орнитозухида *Dynamosuchus collisensis* Müller, Baczko, Desojo et Nesbitt, 2020 показаны в состоянии окклюзии. У *Riojasuchus tenuisceps* Bonaparte, 1969 зубные ряды на верхнечелюстной кости и в задней части зубной немного разнесены латерально (Taborda et al., 2023). Но разница в размере и форме этих зубов столь велика, что это не предполагает окклюзии, но указывает на различную их функцию

и на большее значение зубов в верхнечелюстной кости. В любом случае решающее значение в вопросе о наличии окклюзии у орнитозухид должно определяться присутствием или отсутствием фасеток стирания на их зубах, для чего потребуются дополнительные исследования.

Можно предположить, что у орнитозухид клювообразно изогнутая предчелюстная кость с двумя передними клыкообразными зубами и два клыкообразных зуба на выступе в передней части зубной кости, входившие в диастему позади последних предчелюстных зубов, были основным орудием захвата добычи и вырывания из нее кусков мягкой ткани. Вероятно, зубы на предчелюстной кости орнитозухид действовали подобно увеличенным резцам саблезубых кошачьих (Valkenburgh, 1989; Dominguez-Rodrigo et al., 2022). Ряд клыкообразных зубов на верхнечелюстной кости глубоко вонзался в жертву и обеспечивал ее удержание и дальнейшее расчленение. Возможно, орнитозухиды при раскрытии рта не только опускали вниз нижнюю челюсть, но и, подобно современным крокодилам, немного поднимали вверх голову (верхнюю челюсть), затем при укусе с силой опускали, закрывали пасть, сжимали челюсти, а потом тянули, дергали вниз и назад головой для вырезания и вырывания захваченного куска мягких тканей тела жертвы (рис. 4). Определенные аналогии такого способа расчленения и поедания крупного млекопитающего можно найти у комодского варана, который, благодаря движению головы назад

и отталкиваясь конечностями, разрезает мягкие ткани тела своей жертвы вонзившимися в них зазубренными зубами (D'Amore, Blumenschine, 2009). В таком случае окклюзия не играет главной роли. До известной степени подобный способ умерщвления и расчленения жертвы вонзившимися в мягкие ткани зубами с использованием шейной мускулатуры предполагается также для теропод (Antón et al., 2003; Snively, Russell, 2007; Snively et al., 2013) и саблезубых кошачьих (Akersten, 1985; Antón, 2013). Орнитозухиды с их длинными малочисленными анизодонтными клыкообразными зубами в этом отношении, вероятно, занимали промежуточное положение между тероподами и саблезубыми млекопитающими.

Следует отметить, что зубы по всей длине верхнечелюстной кости у орнитозухид не уменьшались спереди назад, как это имело место у других хищных архозавров, но были одинаково длинными. Для того, чтобы использовать для укуса длинные зубы, расположенные в задней части верхнечелюстной кости, необходимо иметь адаптацию к широкому открытию пасти (рис. 4). Длинные зубы в самой глубине рта орнитозухид должны были так же глубоко вонзиться в жертву, как и передние, и играть столь же важную роль при умерщвлении, расчленении и поедании добычи, в т.ч. с помощью рывков головы вниз и назад. Подчеркнем еще раз, что основным своеобразием способа охоты орнитозухид с редкими, очень длинными клыкообразными зубами было глубокое поражение тела крупной жертвы и быстрое ее умерщвление, предотвращающее повреждение зубов, подобно таковому у саблезубых терапсид или млекопитающих (Antón, 2013).

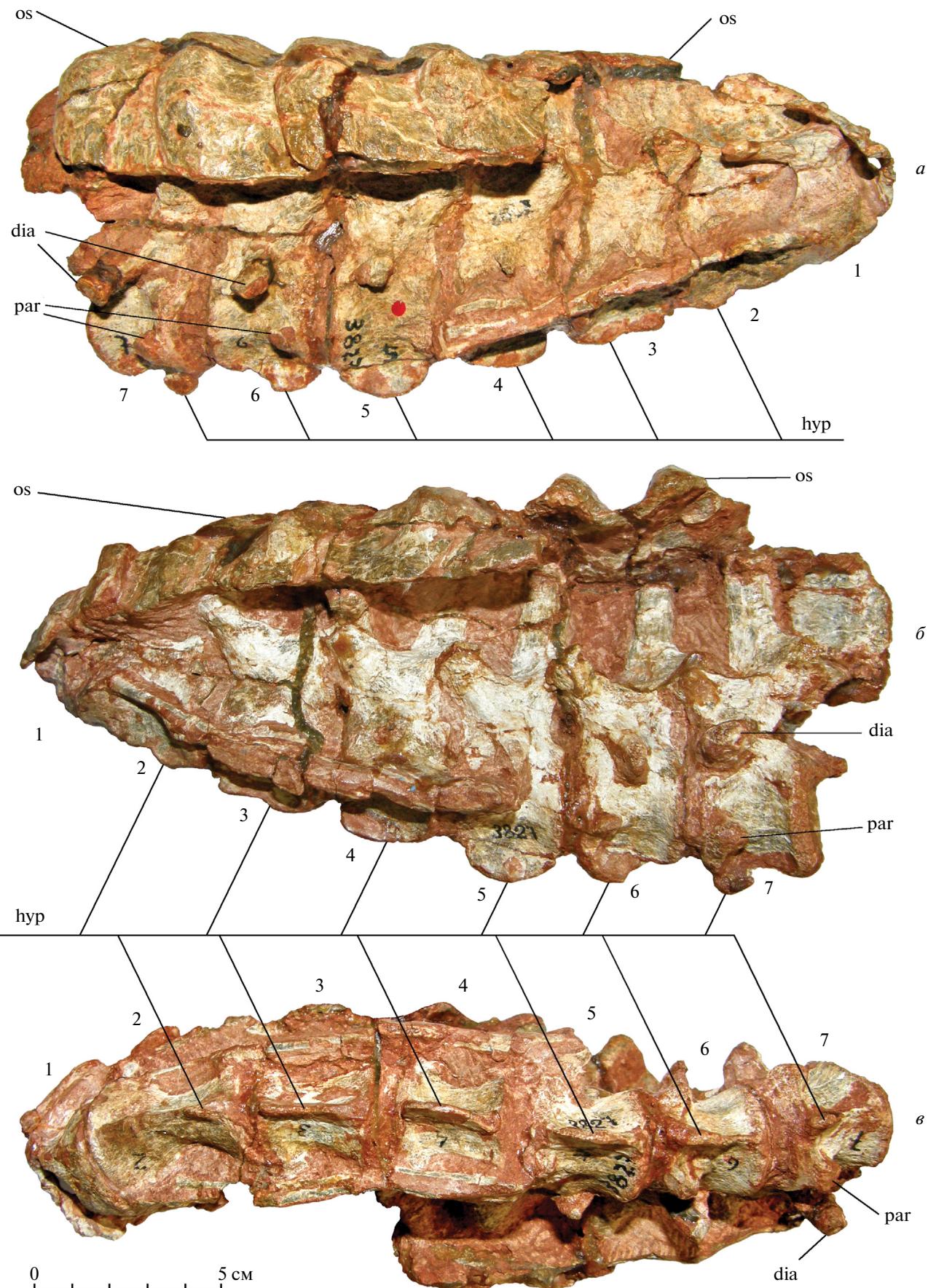
Вероятно, трассологический анализ поверхности зубов орнитозухид дал бы важную информацию для решения вопроса о возможных трофических адаптациях представителей этого семейства, объектах питания и способах охоты, если бы сохранность материала позволила его провести. Не исключено, что и изотопный анализ также смог бы дать указания на возможный образ жизни и трофические адаптации орнитозухид.

Перед рассмотрением строения позвоночного столба орнитозухид следует отметить, что у *Riojasuchus* было только восемь шейных позвонков, как и у многих ранних архозавров. Такой вывод сделан на основании местоположения диапофизов, формы и длины их поперечных

отростков. На шейных позвонках *Riojasuchus* диапофизы располагаются на теле позвонка. На третьем–пятом позвонках они имеют вид небольших бугров. На шестом–седьмом позвонках у диапофизов развиты короткие поперечные отростки, ориентированные вентролатерально (рис. 5). Восьмой позвонок является заднешейным или переходным от шейных к туловищным, т.к. диапофиз имеет уже довольно длинный поперечный отросток, ориентированный вентролатерально, и располагающийся в самом основании невральной дуги (рис. 6). На девятом–тринацатом предкрестцовых (первом–пятом туловищных) позвонках диапофизы имеют длинные поперечные отростки, ориентированные латерально, и располагаются в нижней части невральной дуги, выше нейроцентрального шва (Baczko et al., 2019, рис. 4, A).

Предположение автора настоящей работы об использовании орнитозухидами рывков головы для разрывания, расчленения захваченной сжатой пастью жертвы находит подтверждение в гипертрофированном развитии гипапофизов на вентральной поверхности тел их шейных позвонков, как у современных крокодилов и комодских варанов. У ранних архозавров гипапофизы отсутствуют или слабо выражены и имеют вид небольших бугорков в передней части тел шейных позвонков на окончании вентрального киля. У *Riojasuchus* гипапофизы присутствуют на вентральной поверхности тел первых десяти позвонков (шейных и переднетуловищных), со второго (эпистрофея) до одиннадцатого предкрестцового (третьего переднетуловищного). На втором–шестом шейных позвонках гипапофизы имеют вид сильно выступающих гребней, напоминая гипертрофированные вентральные кили. При этом на втором шейном позвонке (эпистрофе) наиболее выступающая часть этого гребня расположена в задней части вентральной поверхности тела позвонка, на третьем–пятом – примерно посередине, а на шестом – в передней части. На седьмом–одиннадцатом предкрестцовых (седьмом–восьмом шейном и первом–третьем туловищном) позвонках гипапофизы имеют вид бугров в передней части вентральной поверхности тела позвонка, но при этом небольшие вентральные кили тоже присутствуют, протягиваясь до заднего края тела позвонка. Наиболее мощные гипапофизы в виде гребней развиты на третьем–шестом шейных позвонках, и в виде бугров – на седьмом и восьмом (рис. 5, 6). Далее

Рис. 5. *Riojasuchus tenuiscesp*, Музей естественной истории Фонда Мигеля Лилло, Тукуман, Аргентина, голотип № PVL 3827, шейные позвонки в сочленении с первым по седьмой: а – вид справа, б – вид слева, в – вид с вентральной стороны. Обозначения: dia – диапофизы, hyp – гипапофизы, os – остеодермы, rag – парапофизы, 1–7 – номера позвонков. Фото А.Г. Сенникова.



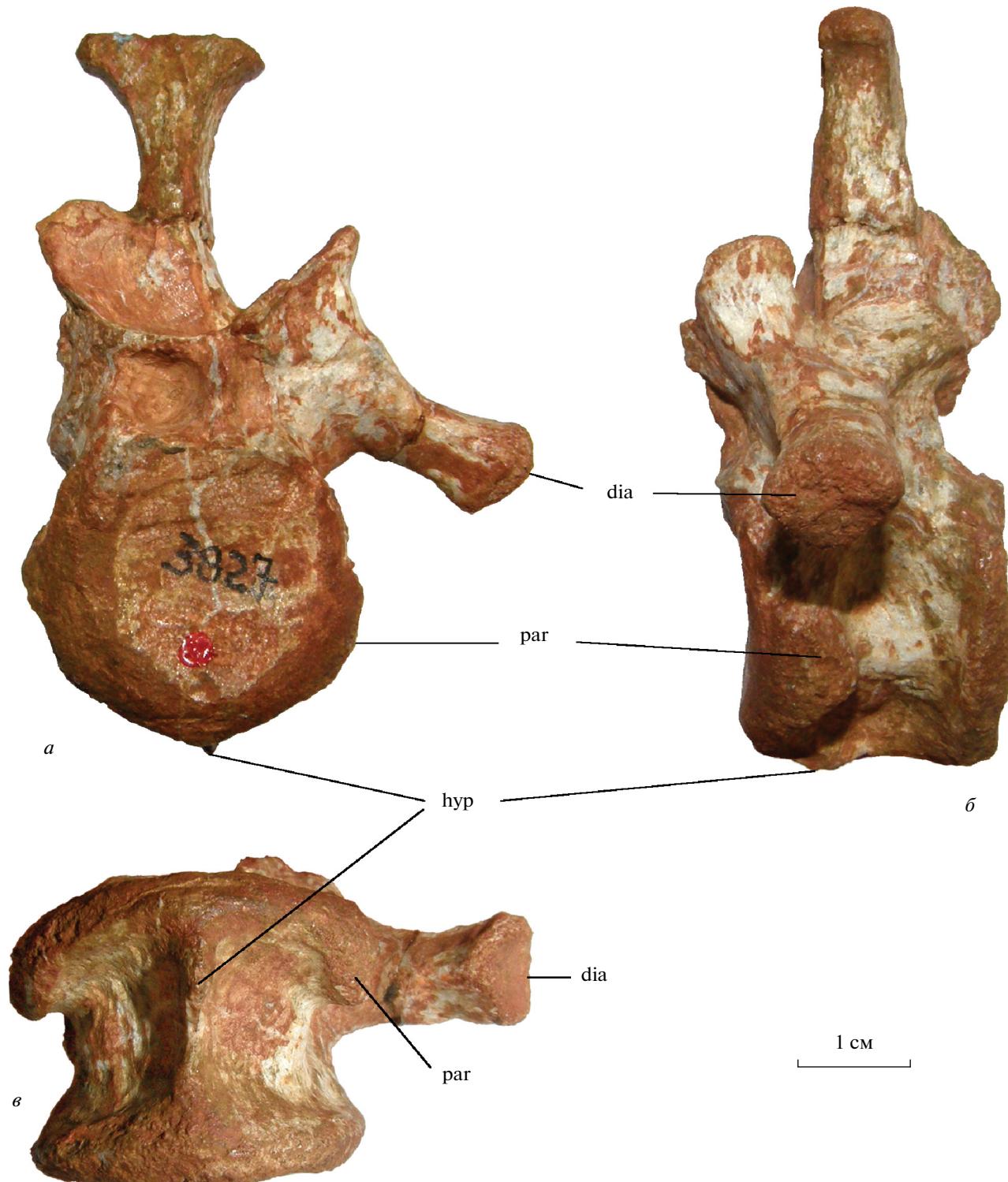


Рис. 6. *Riojasuchus tenuisceps*, Музей естественной истории Фонда Мигеля Лилло, Тукуман, Аргентина, голотип № PVL 3827, восьмой (заднешейный) позвонок: а — вид с краиальной стороны, б — вид с латеральной стороны (слева), в — вид с вентральной стороны. Обозначения: dia — диапофиз, hyp — гипапофиз, par — парапофиз. Фото А.Г. Сенникова.

на первом—третьем туловищных (девятом—одинадцатом предкрестцовых) позвонках гипапофизы постепенно уменьшаются в размерах и имеют вид небольших бугорков (рис. 7).

Степень развития гипапофизов *Riojasuchus* уникальна среди ранних архозавров — они сравнимы по размеру с гипапофизами крокодилов, комодских варанов или мозазавров. Гипапофизы

хорошо развиты на шейных позвонках и у других орнитозухид – *Dynamosuchus collisensis* (Müller et al., 2020, рис. 2, g) и *Ornithosuchus longidens* Newton, 1894 (Walker, 1964, рис. 8, c). Очевидно, шейный мускульно-связочный аппарат Ornithosuchidae был чрезвычайно мощным, особенно сухожилия и гипаксиальная мускулатура, в т.ч. наклоняющая голову вниз, и также играл важную роль в умерщвлении и расчленении тела жертвы, наряду с мощными челюстными аддукторами. Шейный мускульно-связочный аппарат укреплял и стабилизировал шею орнитозухид, очевидно, амортизируя рывки схваченного крупного животного и защищая кости черепа и зубы от травмирующего влияния этих ударных нагрузок.

Необычная для относительно небольших орнитозухид массивность и мощность довольно

коротких конечностей, особенно передних, очевидно, обеспечивала эффективное схватывание и удержание именно крупной добычи, а не мелких тетрапод. Это предположение подтверждает и форма когтей – крупных, острых, очень высоких и сжатых с боков, сильно изогнутых. Такие когти характерны для активных хищников, хва-тающих и удерживающих ими добычу (Fowler et al., 2009, 2011). Этим орнитозухиды также напоминают саблезубых кошачьих (Antón, 2013). Такое использование конечностей снижало нагрузку на переднюю часть черепа и тонкие, длинные, сжатые с боков зубы и уменьшало опасность их повреждения при рывках добычи. Не исключено также, что с помощью мощных передних лап орнитозухиды могли сбить с ног и повалить на землю даже крупных животных, чтобы добиться до мягких частей тела, например, прокусить шею снизу, как это предполагается для

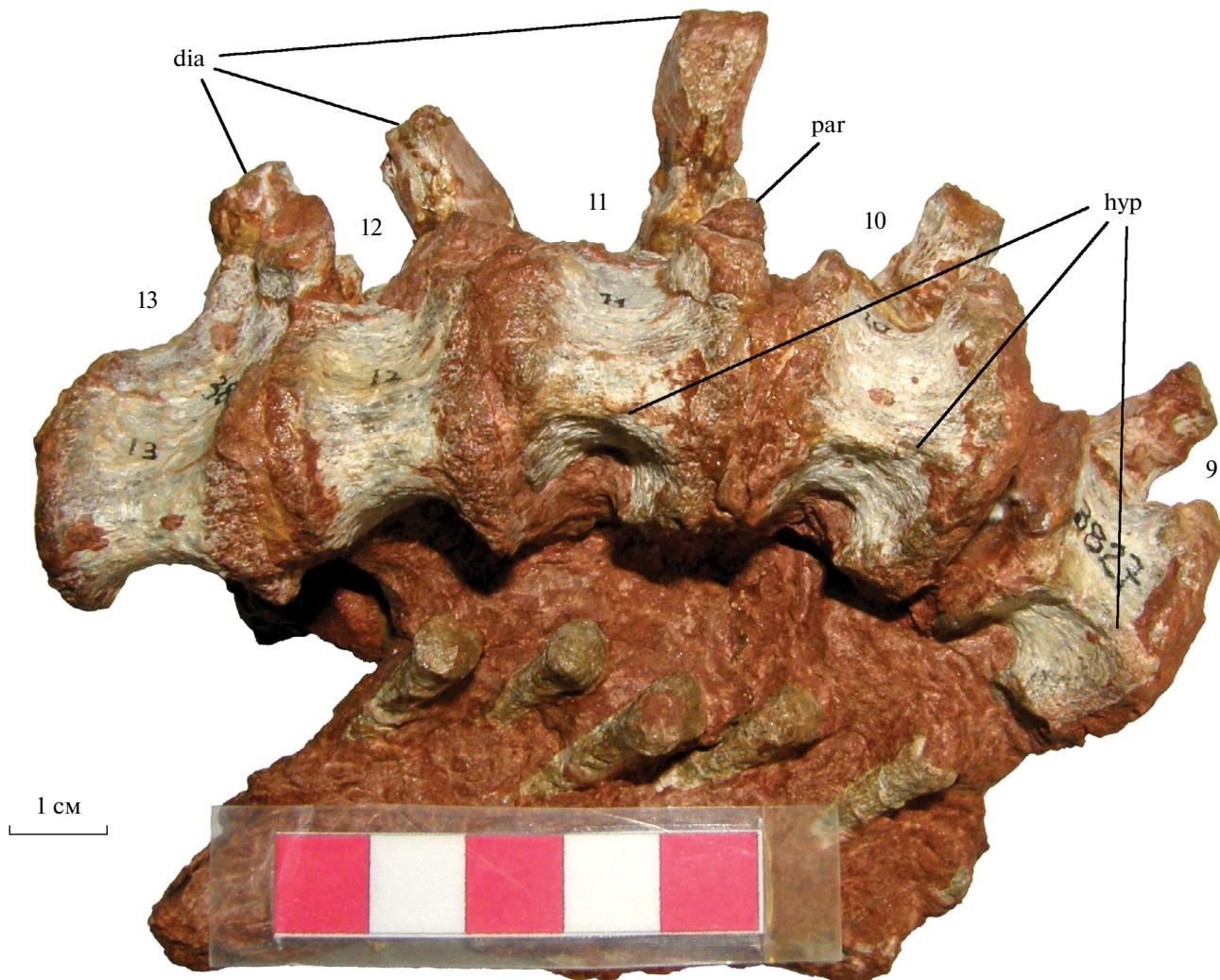
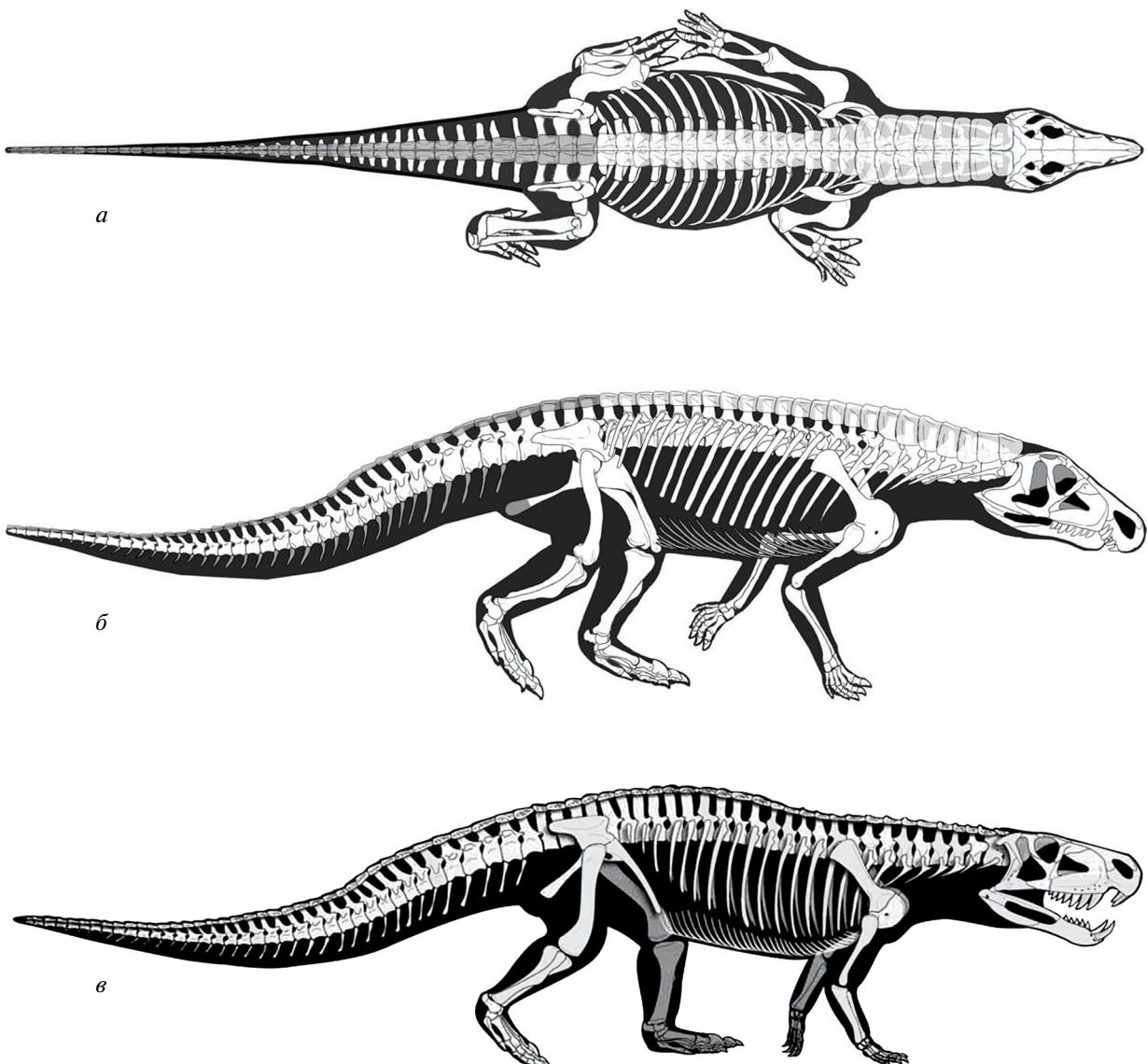


Рис. 7. *Riojasuchus tenuisceps*, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, голотип № PVL 3827, переднетуловищные позвонки в сочленении с первым по пятый (девятый–тринадцатый предкрестцовые), вид с вентральной стороны. Обозначения: 9–13 – номера позвонков, остальные как на рис. 6. Фото А.Г. Сенникова.

саблезубых млекопитающих (Akersten, 1985; Turner et al., 2011; Antón, 2013; Brown, 2014). Орнитозухиды, вероятно, подобно комодскому варану (D'Amore, Blumenschine, 2009), упирались и отталкивались конечностями, создавая дополнительную к напряжению шейной мускулатуры силу для движения головы назад, вырезания и вырывания захваченных пастью с длинными зубами кусков мягких тканей из тела жертвы.

Мнение Таборда с соавт. (Taborda et al., 2023) о водном образе жизни орнитозухид и об их охоте в воде на рыб и амфибий также недостаточно обосновано. Высокий череп с латерально ориентированными ноздрями и глазницами у представителей этого семейства типичен для наземных,

а не водных тетрапод. Гипотетические гидродинамические свойства одной только ростральной части головы нельзя рассматривать как серьезный аргумент. Строение немного сжатого с боков хвоста орнитозухид (рис. 8) может указывать на умеренную адаптацию к плаванию. Более-менее высокий, сжатый с боков хвост присущ всем ранним архозаврам, что действительно свидетельствует об их способности к плаванию (Сенников, 2023), но не о чисто водном образе жизни. Строение конечностей и их поясов у орнитозухид указывает на парасагиттальную или близкую к парасагиттальной постановку конечностей (Baczko et al., 2024), что говорит о генеральном направлении их специализации к наземной локомоции (Sennikov, 2024). В то же время,

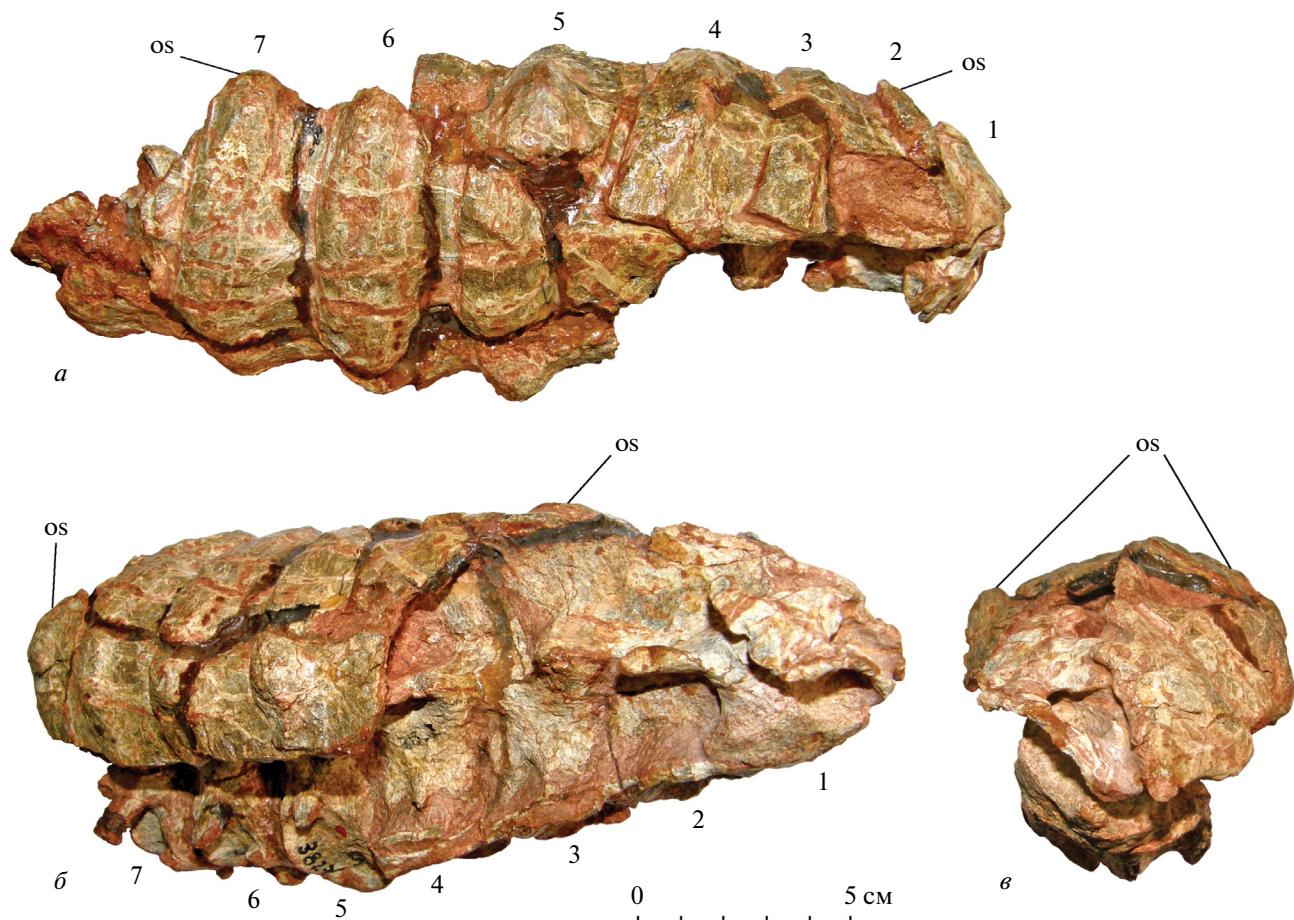


**Рис. 8.** Скелеты орнитозухид: *а, б* — *Riojasuchus tenuisiceps* (по: Baczko et al., 2019, рис. 2, А, В); *а* — вид с дорсальной стороны, *б* — вид с латеральной стороны (справа); *в* — *Dynamosuchus collisensis*, вид с латеральной стороны (справа) (по: Müller et al., 2020, рис. 2, К).

орнитозухиды вряд ли были способны к очень быстрому передвижению на значительные расстояния, но скорее были засадными хищниками (Sennikov, 2024), что подтверждается и наличием у них стопохождения (Baczko et al., 2024). Таким образом, общая форма тела и строение конечностей исключают интерпретацию образа жизни Ornithosuchidae как амфибиотических активных пловцов, водных охотников за рыбой и амфибиями. Возможно, гистологический анализ костей посткраниального скелета орнитозухид мог бы дать дополнительную информацию об их возможном образе жизни и среде обитания.

Тем более трудно представить себе орнитозухид, бродящих по мелководью и схватывающих рыбу или амфибий в воде (Taborda et al., 2023). Никакие черты морфологии представителей этого семейства не указывают на такую специализацию. Орнитозухиды уж никак не похожи на цаплю с длинной гибкой шеей, позволяющей быстро опускать голову под воду, и даже

на спинозаврид. Короткие конечности орнитозухид не позволяли бы им заходить на достаточную глубину. Бипедализм при массивном туловище и голове, при больших робустных передних конечностях, по длине ненамного более коротких, чем задние (Sennikov, 2024), при относительно коротком хвосте, не уравновешивающем переднюю часть тела (рис. 8), кажется невероятным (Baczko et al., 2024). В любом случае, невозможно представить себе, как орнитозухиды осуществляли быстрые броски для схватывания быстро плавающей добычи в воде. Их голова для этого слишком большая и массивная, а шея — короткая и прямая. Кроме того, гибкость шеи и подвижность головы орнитозухид, очевидно, была несколько ограничена двойным рядом широких сочлененных остеодерм, обраzuющих панцирь, перекрывающий шею сверху и отчасти даже с боков (рис. 8, 9).



**Рис. 9.** *Riojasuchus tenuisceps*, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, голотип № PVL 3827, шейные позвонки в сочленении с первым по седьмой: *a* — вид с дорсальной стороны, *б* — вид с краинолатеральной стороны (справа), *в* — вид с краинальной стороны. Обозначения: os — остеодермы, 1—7 — номера позвонков и остеодерм. Фото А.Г. Сенникова.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя вышесказанное, можно утверждать, что орнитозухиды были своеобразными гиперанизодонтными хищниками-макрофагами. Это относительно небольшие, в среднем около двух метров в длину, но при этом очень робустные, мощные хищные архозавры. Для них характерны короткие, массивные череп и челюсти, кинжалообразная форма сжатых с боков длинных зазубренных зубов и мощные конечности с сильно изогнутыми когтями. Эти морфологические особенности необходимы при охоте на крупную жертву: массивный челюстной аппарат был нужен для мощного укуса, кинжалоподобные зубы обеспечивали нанесение глубоких ран жертве, мощные конечности служили для надежного удержания жертвы во время ее рывков во избежание поломки зубов и повреждения передней части черепа. При всем несходстве гетеродонтных саблезубых терапсид и млекопитающих с анизодонтными архозаврами – орнитозухидами, можно усмотреть определенные аналогии в строении и функционировании их челюстного аппарата и способе охоты.

Как и все хищники, орнитозухиды были факультативными падалеядами, но употреблявшими в пищу преимущественно мягкие части тела. Вероятно, периодически они могли питаться также рыбой и мелкими тетраподами. Но ни то, ни другое не было генеральной линией их трофической адаптации. Только в рамках гипотезы о специализации орнитозухид к охоте на крупную добычу, в т.ч. превосходящую их по размеру, находят объяснения специфические, необычные особенности их морфологии.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю признательность Х.Б. Десохо (J.B. Desojo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Р.Н. Мартинесу (R.N. Martínez, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan) и всем аргентинским коллегам, благодаря содействию и помощи которых он смог осуществить в 2011 г. визит в Аргентину для участия в “IV Латиноамериканском конгрессе по палеонтологии позвоночных” и изучения материалов по иско-паемым тетраподам.

## 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

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иорданский Н.Н.* Некоторые функциональные особенности черепа крокодила // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 42–46.
- Малеев Е.А.* Гигантские карнозавры семейства Tyrannosauridae // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии / Ред. Н.Н. Крамаренко. М.: Наука, 1974. С. 132–191 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 1).
- Сенников А.Г.* Некоторые морфофункциональные особенности хвоста ранних архозавров в связи с адаптацией к плаванию // Палеонтол. журн. 2023. № 4. С. 74–93.
- Akersten W.A.* Canine function in Smilodon (Mammalia, Felidae, Machairodontinae) // Contrib. in Sci. Los Angeles City Mus. 1985. № 356. P. 1–22.
- Antón M.* Sabertooth. Bloomington; Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2013. 244 p.
- Antón M., Sánchez I.M., Salesa M.J., Turner A.* The muscle-powered bite of Allosaurus: an interpretation of cranio-dental morphology // Estud. Geol. 2003. V. 59. P. 313–323.
- Baczko M.B. von.* Rediscovered cranial material of Venaticosuchus rusconii enables the first jaw biomechanics in Ornithosuchidae (Archosauria: Pseudosuchia) // Ameghiniana. 2018. V. 55. № 4. P. 365–380.
- Baczko M.B. von, Desojo J.B.* Cranial anatomy and palaeoneurology of the archosaur Riojasuchus tenuisiceps from the Los Colorados Formation, La Rioja, Argentina // PLoS ONE. 2016. V. 11. № 2. e0148575.
- Baczko M.B. von, Desojo J.B., Ponce D.* Postcranial anatomy and osteoderm histology of Riojasuchus tenuisiceps and a phylogenetic update on Ornithosuchidae (Archosauria, Pseudosuchia) // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39. № 5. e1693396.
- Baczko M.B. von, Zariwala J., Ballentine S.E. et al.* Biomechanical modeling of musculoskeletal function related to the terrestrial locomotion of Riojasuchus tenuisiceps (Archosauria: Ornithosuchidae) // The Anatomical Record. 2024. (In press)
- Benton M.J., Walker A.D.* Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo-Triassic reptiles from Elgin, north-east Scotland // Palaeontology. 1985. V. 28. Pt 2. P. 207–234.
- Brown J.G.* Jaw function in Smilodon fatalis: a reevaluation of the canine shear-bite and a proposal for a new forelimb-powered class 1 lever model // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 10. e107456.

- Christiansen P., Wroe S.* Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores // *Ecology*. 2007. V. 88. № 2. P. 347–358.
- Colbert E.H.* Studies of the phytosaurs *Machaeroprosopus* and *Rutiodon* // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1947. V. 88. Art. 2. P. 1–58.
- Cruickshank A.R.I.* The proterosuchian thecodonts // *Studies in Vertebrate Evolution* / Ed. Joysey K.A., Kemp T.S. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1972. P. 89–119.
- D'Amore D.C.* A functional explanation for denticulation in theropod dinosaur teeth // *The Anatomical Record*. 2009. V. 292. Iss. 9. P. 1297–1314.
- D'Amore D.C., Blumenschine R.J.* Komodo monitor (*Varanus komodoensis*) feeding behavior and dental function reflected through tooth marks on bone surfaces, and the application to ziphodont paleobiology // *Paleobiology*. 2009. V. 35. № 4. P. 525–552.
- D'Amore D.C., Harmon M., Drumheller S.K., Testin J.J.* Quantitative heterodonty in Crocodylia: assessing size and shape across modern and extinct taxa // *PeerJ*. 2019. V. 7. e6485.
- D'Amore D.C., Johnson-Ransom E., Snively E., Hone D.W.E.* Prey size and ecological separation in spinosaurid theropods based on heterodonty and rostrum shape // *The Anatomical Record*. 2024. (In press)
- Domínguez-Rodrigo M., Egeland Ch.P., Cobo-Sánchez L. et al.* Sabertooth carcass consumption behavior and the dynamics of Pleistocene large carnivore guilds // *Sci. Reports*. 2022. V. 22. № 6045. P. 1–15.
- Drumheller S.K., Wilberg E.W.* A synthetic approach for assessing the interplay of form and function in the crocodyliform snout // *Zool. J. Linn. Soc.* 2020. V. 188. Iss. 2. P. 507–521.
- Endo H., Aoki R., Taru H. et al.* Comparative functional morphology of the masticatory apparatus in the long-snouted crocodiles // *Anat., Histol., Embryol.* 2002. V. 31. Iss. 4. P. 206–213.
- Ezcurra M.D., Butler R.J.* Taxonomy of the proterosuchid archosauriforms (Diapsida: Archosauromorphia) from the earliest Triassic of South Africa, and implications for the early archosauriform radiation // *Palaeontology*. 2015. V. 58. Pt 1. P. 141–170.
- Figueirido B., Lautenschlager S., Perez-Ramos A., Van Valkenburgh B.* Distinct predatory behaviors in scimitar- and Dirk-toothed sabertooth cats // *Curr. Biol.* 2018. V. 28. № 20. P. 3260–3266.
- Fiorillo A.R.* Prey bone utilization by predatory dinosaurs // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 1991. V. 88. № 3–4. P. 157–166.
- Fowler D.W., Freedman E.A., Scannella J.B.* Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique // *PLoS ONE*. 2009. V. 4. № 11. e7999.
- Fowler D.W., Freedman E.A., Scannella J.B., Kambic R.E.* The predatory ecology of *Deinonychus* and the origin of flapping in birds // *PLoS ONE*. 2011. V. 6. № 12. e28964.
- Grigg G., Gans C.* Morphology and physiology of the Crocodylia // *Fauna of Australia*. Vol. 2a. Amphibia and Reptilia / Eds. Glasby C.J., Ross G.J.B., Beesley P.L. Canberra: Australian Government Publ. Serv., 1993. P. 326–336.
- Massare J.A.* Tooth morphology and prey preference of Mesozoic marine reptiles // *J. Vertebr. Paleontol.* 1987. V. 7. № 2. P. 121–137.
- McCurry M.R., Evans A.R., Fitzgerald E.M.G. et al.* The repeated evolution of dental apicobasal ridges in aquatic-feeding mammals and reptiles // *Biol. J. Linn. Soc.* 2019. V. 127. P. 245–259.
- Meers M.B.* Maximum bite force and prey size of *Tyrannosaurus rex* and their relationships to the inference of feeding behavior // *Histor. Biol.* 2002. V. 16. № 1. P. 1–12.
- Müller R.T., Baczkó M.B. von, Desojo J.B., Nesbitt S.J.* The first ornithosuchid from Brazil and its macroevolutionary and phylogenetic implications for Late Triassic faunas in Gondwana // *Acta Palaeontol. Pol.* 2020. V. 65. № 1. P. 1–10.
- Palmqvist P., Rodríguez-Gómez G., Martínez-Navarro B. et al.* Déjà vu: on the use of meat resources by sabre-tooth cats, hominins, and hyenas in the Early Pleistocene site of Fuente Nueva 3 (Guadix-Baza Depression, SE Spain) // *Archaeol. and Anthropol. Sci.* 2023. V. 15. Iss. 2. Art. 17.
- Sennikov A.G.* Ornithosuchidae – early archosaurs with a hyperspecialized jaw apparatus // *Paleontol. J.* 2024. V. 58. № 1. P. 1–19.
- Sereno P.C., Beck A.L., Dutheil D.B. et al.* A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids // *Science*. 1998. V. 282. P. 1298–1302.
- Snively E., Cotton J.R., Ridgely R., Witmer L.M.* Multibody dynamics model of head and neck function in *Allosaurus* (Dinosauria, Theropoda) // *Palaeontol. Electron.* 2013. V. 16. Iss. 2. 11A.
- Snively E., Russell A.P.* Functional variation of neck muscles and their relation to feeding style in Tyrannosauridae and other large theropods // *Anat. Rec.* 2007. V. 290. Iss. 8. P. 934–957.
- Souza L.G. de, Pêgas R.V., Lacerda M.B.S. da, Riff D.* Tales of long faces: piscivorous Archosauriformes and the evolutionary ways to form a fisher // *Ruling Reptiles. Crocodylian Biology and Archosaur Paleobiology* / Eds. Woodward H.N., Farlow J.O. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2023. P. 215–239.
- Taborda J.R.A., Baczkó M.B. von, Desojo J.B.* Biomechanical analysis and new trophic hypothesis for *Riojasuchus tenuisceps*, a bizarre-snouted Late Triassic pseudosuchian from Argentina // *Acta Palaeontol. Pol.* 2023. V. 68. № 3. P. 415–425.
- Therrien F., Henderson D.M., Huff C.B.* Bite me: biomechanical models of theropod mandibles and implications for feeding behavior // *The Carnivorous Dinosaurs* / Ed. Carpenter K. Bloomington; Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2005. P. 179–237.
- Turner A., Antón M., Salesa M.J., Morales J.* Changing ideas about the evolution and functional morphology of

- Machairodontine felids // *Estud. Geol.* 2011. V. 67. № 2. P. 255–276.
- Valkenburgh B. van.* Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds // *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* / Ed. Gittleman J.L. Dordrecht: Springer Sci. & Business Media, 1989. P. 410–436.
- Walker A.D.* Triassic reptiles from the Elgin area: Ornithosuchus and the origin of carnosaurs // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B.* 1964. V. 247. № 744. P. 53–134.
- Wroe S., McHenry C., Thomason J.J.* Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa // *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B.* 2005. V. 272. № 1563. P. 619–625.

## To the Question About Trophic Adaptations of Ornithosuchids (Archosauria)

A. G. Sennikov

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

Ornithosuchidae differ from other carnivore archosaurs in the unique morphology of the jaw apparatus and postcranial skeleton. Various, often diametrically opposed, points of view have been expressed regarding their trophic adaptations – from carnivory and scavenging to piscivory. The most reasonable hypothesis seems to be that ornithosuchids were hyperanisodont carnivorous macrophages in the middle size class. Moreover, there are some analogies between ornithosuchids and saber-toothed therapsids and mammals.

*Keywords:* Archosauria, Ornithosuchidae, trophic adaptations, Late Triassic

УДК 569.3.56.017.2

## ПЕРВЫЕ ДАННЫЕ О ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВОЙ ФАУНЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РЕКИ ОЛДЬО (ВЕРХОЯНСКИЙ УЛУС, РЕСПУБЛИКА САХА, ЯКУТИЯ)

© 2025 г. Е. Н. Мащенко<sup>a, b, \*</sup>, В. И. Лебедев<sup>b, c</sup>, Е. В. Воскресенская<sup>d</sup>

<sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>b</sup>Отдел изучения мамонтовой фауны Академии наук Республики Саха (Якутия), Якутск, 677007 Россия

<sup>c</sup>Якутский научный центр СО РАН, Якутск, 677000 Россия

<sup>d</sup>Институт географии РАН, Москва, 119017 Россия

\*e-mail: evmash@mail.ru

Поступила в редакцию 23.09.2024 г.

После доработки 10.10.2024 г.

Принята к публикации 10.10.2024 г.

Впервые приведены данные о находках млекопитающих мамонтовой фауны в бассейне Верхней Яны (Верхоянский улус, р. Олдьо). Составлен список видов млекопитающих местонахождения на р. Олдьо. Определено 11 видов млекопитающих, при этом снежный баран отмечен для района Верхней Яны впервые. Абсолютный возраст местонахождения более 49 тыс. лет. Формирование местонахождения, скорее всего, происходило в начале каргинского интерстадиала (MIS 3). Незначительное количество остатков видов, адаптированных к условиям арктической зоны (северный олень, овцебык) и полное отсутствие таких видов, как песец и росомаха, свидетельствует о значимых отличиях фауны Олдьо от более поздней типично сартанской фауны. Геоморфология местонахождения отличается от разрезов вечномерзлых пород на севере Яно-Индигирской низменности. Костеносный слой местонахождения Олдьо залегает в покровных едомных отложениях 50-метровой террасы. Цоколь террасы сложен коренными песчаниками и аргиллитами, в верхней части нарушенными процессами выветривания до состояния грубообломочного элювия. Неоплейстоценовые отложения представлены гумусированными лессовидными суглинками с прослоями торфа и включениями растительного детрита, которые в верхней части разреза перекрываются прослоем жильного льда мощностью 4–4.5 м. Костеносный слой залегает в основании лессовидных суглинков. В его составе количественно доминируют (в порядке убывания) кости бизона, лошади, шерстистого носорога, благородного оленя. Представлены все возрастные группы растительноядных млекопитающих. Хищники (пещерный лев, бурый медведь, волк) представлены только взрослыми особями. Отмечены относительно часто встречающиеся посттравматические патологии костей конечностей у растительноядных млекопитающих.

**Ключевые слова:** Верхоянский район Якутии, поздний неоплейстоцен, р. Олдьо, фауна млекопитающих, геоморфология

**DOI:** 10.31857/S0031031X25010127, **EDN:** CRAOUM

### ВВЕДЕНИЕ

Опубликованные результаты изучения местонахождения мамонтовой фауны в верховьях Яны дают возможность для палеореконструкций неоплейстоценовой фауны этого района. Ранее для данного региона были опубликованы только материалы по находкам из Батагайского “термокарстового кратера” (Мурзин, 2019). Краткие сообщения об экспедиции на р. Олдьо были представлены в 2020 и 2021 гг. (Лебедев, 2020; Колесов, Лебедев, 2021), и фактически

этим данные о мамонтовой фауне Верхоянского района исчерпывались.

В предлагаемой работе проанализирован фаунистический состав плейстоценового местонахождения верхнего течения р. Яна, определен видовой состав крупных млекопитающих и приведены данные о некоторых особенностях фауны, касающихся преобладающих в данном тафоценозе видов животных. Представление этих данных стало возможно благодаря работе на р. Олдьо экспедиции 2021 г. Во время этой

экспедиции были также получены данные о геоморфологическом строении местонахождения и его вероятном геологическом возрасте.

Местонахождение находится на р. Олдьо (руч. Старостина) – правом притоке р. Яна, в 40 км от устья р. Олдьо [Верхоянский улус, Республика Саха (Якутия)]. Его координаты  $68^{\circ}41'22.718''$  с.ш. и  $136^{\circ}1'21.004''$  в.д. (рис. 1, а). Костеносный слой местонахождения залегает в верхней части 50-метровой цокольной террасы р. Олдьо. В склон террасы в верхней части прорезана старая штолня сборщиков бивня. Координаты обнажения и штолни  $68^{\circ}41'23.705''$  с.ш. и  $136^{\circ}1'15.769''$  в.д. (рис. 1, б). Общая длина участка вдоль восточного борта террасы, на котором производились сборы остатков плейстоценовых млекопитающих, превышает 600 м.

Сборы остатков неоплейстоценовых млекопитающих на Олдьо были начаты одним из авторов данной публикации, В.И. Лебедевым, в 2020 г. Основные сборы палеонтологических материалов проводились авторами в 2021 г.

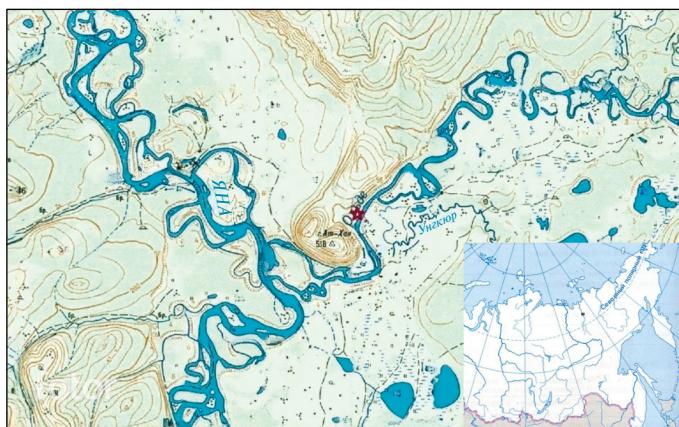
Подавляющее большинство находок на данном местонахождении представляет собой изолированные кости, зубы и фрагменты черепов. Мерзлые остатки мягких тканей неоплейстоценовых млекопитающих встречаются редко и преимущественно представлены роговыми чехлами бизона и фрагментами рогов шерстистого носорога. Не наблюдалось анатомических групп костей, кроме одной находки в 2020 г. дистальной части задней ноги бизона от копыта до большой берцовой кости (рис. 2). В ряде случаев изолированные позвонки бизонов могут

быть определены как части позвоночных столбов нескольких взрослых особей. Около 8% собранных костей имеют погрызы, оставленные крупными хищниками, видимо, росомахой или медведем. Часть неопределенных фрагментов костей с погрызами не учитывалась в общем списке собранных в 2021 г. костей (табл. 1).

В ходе экспедиции 2020 г. было собрано 12 образцов (фрагменты черепов и зубы) крупных млекопитающих. Экспедицией 2021 г. было собрано 192 экз. разных костных остатков крупных млекопитающих, преимущественно костей посткраниального скелета (табл. 1).



Рис. 2. Фрагмент дистальной части задней правой ноги молодой особи первобытного бизона (*Bison sp.*) с частично сохранившимися мягкими тканями (полевой номер ВЕ-2020-10). На правом копыте имеются следы погрызов.



а



б

Рис. 1. Географическое положение местонахождения мамонтовой фауны в бассейне Верхней Яны на р. Олдьо (Ручей Старостина): а – положение на карте района; б – вершина первой террасы р. Олдьо, над старой штолней сборщиков бивня мамонта. Вид с вершины террасы в северо-восточном направлении. С запада на восток терраса прорезана балкой (на фото слева), открывающейся устьем в долину Олдьо.

Таким образом, в местонахождении определены остатки млекопитающих, относящихся к пяти отрядам (грызуны, хищные, хоботные, непарнopalые, парнopalые) и 12 видам. Единственная находка грызуна — череп суслика — по-видимому, происходит из голоценовых отложений, т.к. он был найден в высыпке, частично перекрывающей жильные льды в верхней части разреза (рис. 3, б).

Наиболее многочисленными в выборке костей с Олдью (в порядке убывания) являются кости бизона, лошади, шерстистого носорога, благородного оленя. С учетом того, что проводился только поверхностный сбор наиболее целых костей, в выборке, возможно, не полностью представлены остатки разных видов животных, но в целом она отражает соотношение разных видов животных в тафоценозе. Кости имеют

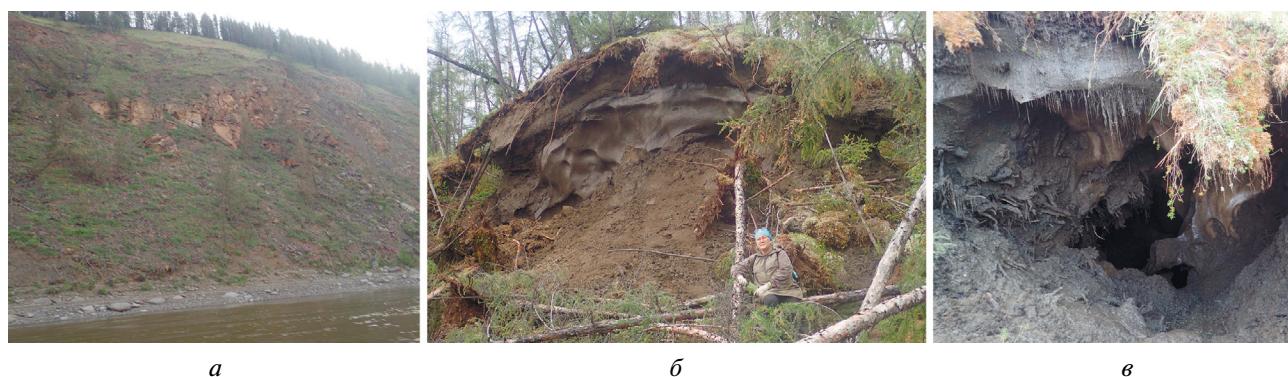
хорошую сохранность: плотные, твердые, преимущественно светлоокрашенные. Количество костей с выветренной растрескавшейся поверхностью (т.е. длительное время экспонированных на открытом воздухе), или имеющих погрызы составляет не более 8%.

#### ДАННЫЕ О ГЕОЛОГО-ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НА РЕКЕ ОЛДЬЮ

Местонахождение расположено в долине р. Олдью — правого притока р. Яна. Верхоянский улус Якутии, в пределах которого расположено местонахождение, находится в юго-восточной части Янского плоскогорья. Для бассейна Верхней Яны характерен эрозионно-аккумулятивный тип рельефа. В долине Яны и ее притоков — в области устойчивого погружения — широко

**Таблица 1.** Список видов млекопитающих и количество костей каждого из видов, собранных на местонахождении Река Олдью (Ручей Старостина) в 2021 г.

Систематическая группа	Общее количество остатков
Суслик <i>Spermophilus</i> sp.	1
Волк <i>Canis lupus</i> L.	5
Пещерный лев <i>Panthera spelaea</i> (Goldfuss, 1810)	2
Медведь <i>Ursus</i> sp.	2
Шерстистый мамонт <i>Mammuthus primigenius</i> (Blumenbach, 1799)	16
Плейстоценовая лошадь <i>Equus</i> cf. <i>ferus</i>	35
Шерстистый носорог <i>Coelodonta antiquitatis</i> Blumenbach, 1799	23
Снежный баран <i>Ovis nivicola</i> Eschoholtz, 1839	2
Плейстоценовый бизон <i>Bison</i> sp.	53
Овцебык <i>Ovibos moschatus</i> (Zimmerman, 1780)	1
Северный олень <i>Rangifer tarandus</i> L.	9
Плейстоценовый благородный олень <i>Cervus elaphus cherskii</i> Boeskorov, 2005	22
Не определено	21



**Рис. 3.** Строение террасы р. Олдью на участке местонахождения плейстоценовой фауны Ручей Старостина: а — правый берег р. Олдью в 1.5 км ниже по течению от местонахождения Ручей Старостина (вскрываются светлые песчаники палеозойского возраста); б — современная почва и подстилающий ее жильный лед (частично засыпан осыпавшимся почвенным слоем); в — костеносный слой местонахождения: темно-серые лессовидные суглинки, вмещающие большое количество остатков растительности (на фото слева), сверху запечатаны слоем жильного льда.

представлены аккумулятивные формы рельефа: пойма, террасы и террасоувалы. Напротив, в пределах Янского плато и юго-восточного обрамления хребта Кисилях, которые относятся к областям устойчивого воздымания, господствующие эрозионные процессы формируют соответствующие элементы рельефа: цокольные террасы и высокие эрозионные уступы (Герцева и др., 2020).

Водораздельные пространства правобережья р. Олдъо высотой 200–500 м заняты низкогорьми с грядово-увалистым типом рельефа. По правому борту долины в обнажениях выходят коренные осадочные породы сысардахской свиты среднего и позднего триаса, представленные светлыми песчаниками и алевролитами (рис. 3, а). Кроме того, в пределах правобережья р. Олдъо отмечаются выходы интрузивных пород Ахтайского массива – дайки гранитов и гранодиоритов бакы-дербентского plutонического комплекса позднемелового возраста (Герцева и др., 2020).

Водораздельные пространства высотой 200–500 м заняты низкогорьми с грядово-увалистым типом рельефа. Максимальные высоты достигают 518 м в 15 км к юго-западу от местонахождения (г. Ат-Хая). Таким образом, перепад высот от уреза р. Олдъо в пределах местонахождения до верхних точек водораздела – около 400 м. Долина р. Олдъо имеет широко развитую по левому борту пойму высотой от 8–10 м, переходящую в первую надпойменную террасу и систему террасоувалов высотой до 80–110 м над урезом реки. Правым бортом река подрезает коренные триасовые песчаники и аргиллиты, за счет активной боковой эрозии формируют протяженные сундучные излучины. В шпоре одной из таких излучин располагается изученное местонахождение мамонтовой фауны.

В разрезе местонахождения снизу вверх выделяются следующие слои (рис. 4).

1. Скальное основание – цоколь первой надпойменной террасы, сложенный осадочными породами (светлые песчаники) и, возможно, изверженными породами (гранодиориты встречены на других участках долины Олдъо). Средняя мощность – около 40 м.

2. Смерзшиеся лессовидные суглинки, темно-серые, гумусированные, включающие в себя костеносный слой, с большим количеством остатков растений; характер границы с нижележащим скальным основанием не установлен.

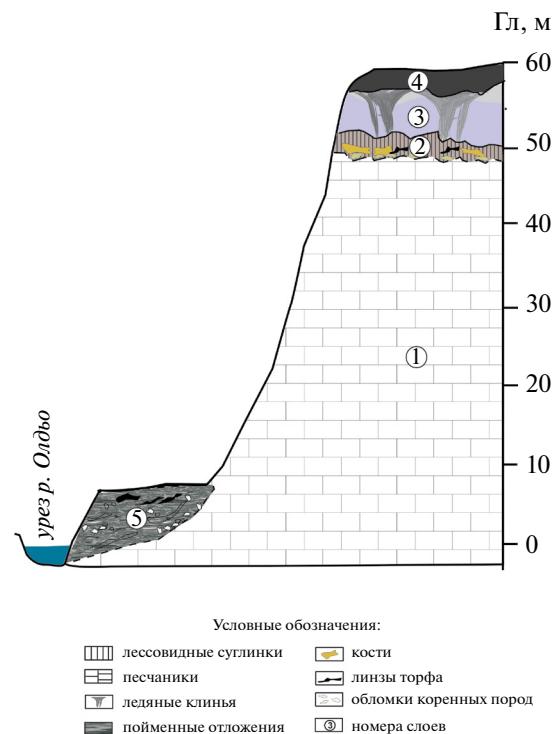


Рис. 4. Строение разреза местонахождения на р. Олдъо (Ручей Старостина). Обозначения слоев см. в тексте.

Без включений жильного льда. Общая мощность – около 2 м.

3. Жильные льдиные отложения в виде горизонта темно-серого льда, нижняя граница – неровная, языковатая. Общая мощность до 4–4.5 м.

4. Современный почвенный слой, суглинки коричневого и бурого цвета. Мощность менее 1 м.

5. Пойменные отложения р. Олдъо, суглинистые перемытые лессы темно-серого цвета с прослоями грубо слабоокатанного обломочного материала коренных местных пород. На момент проведения экспедиции высота поймы над урезом воды составляла 2.5–3 м.

Общая высота террасы р. Олдъо составляет 50–70 м над урезом. Цокольная нижняя часть террасы сложена коренными песчаниками, мощность которых достигает 50 м (рис. 3, а). Верхние 10–15 м представлены неоплейстоценовыми лессово-льдиштыми отложениями едомной свиты. Костеносный слой приурочен к темно-серым гумусированным лессовидным суглинкам, которые залегают под слоем жильного льда (рис. 3, б, в).

Костеносный слой однородный по составу вмещающих пород и, по-видимому,

представляет собой результат осадконакопления единого седиментационного цикла. Мощность данного слоя около 2 м. Основной вмещающей породой костеносного слоя является лессовидный суглинок с большим количеством включений органики – растительного детрита и оторфованных прослоев. Размерность растительных остатков – от тонких веточек до небольших стволов деревьев диаметром до 8–9 см (рис. 3, в). Костеносный слой залегает на коре выветривания, сформированной на коренном основании, которая представлена элювием местных коренных пород – неокатанным грубобломочным материалом из песчаников, аргиллитов и гранодиоритов (рис. 5).

Проведенное радиоуглеродное датирование методом ускорительной масс-спектрометрии (УМС) по образцу кости от нижней челюсти медведя (*Ursus sp.*) показало запредельный возраст – более 49 тыс. лет (Центр коллективного пользования “Геохронология кайнозоя” Ин-та археологии и этнографии СО РАН, г. Новосибирск (ИАЭТ СО РАН), номер датировки GV-03704).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во время экспедиционных работ 2020–2021 гг. авторами проводился сбор остатков крупных млекопитающих мамонтовой фауны, экспонированных в результате сезонного оттаивания мерзлых пород и вскрытых в результате добычи мамонтовых бивней.

Измерения зубов млекопитающих проводились стандартным штангенциркулем с точностью до 0.1 мм.

Для определения систематического положения палеонтологических образцов использовались различные определители (Громова, 1956;



Рис. 5. Грубобломочный материал из основания костеносного слоя на месте его сезонной протайки.

Chaplin, 1971; Driesch, 1976), опубликованные данные по разным видам крупных млекопитающих мамонтовой фауны, сравнительные остеологические коллекции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и Научно-исследовательского зоологического музея Московского государственного ун-та им. М.В. Ломоносова (ЗМ МГУ).

Принятые в статье сокращения: ВЕ – Верхоянье; О-21-РС – Олдьо-21 год – Ручей Старостина; ММ – Музей мамонта Северо-Восточного федерального ун-та им. М.К. Амосова (СВФУ); ЗИН РАН – Зоологический ин-т РАН; ГИН РАН – Геологический ин-т РАН; ИГАБМ СО РАН – Ин-т геологии алмаза и благородных металлов СО РАН.

Датировка костного вещества нижней челюсти медведя из местонахождения на р. Олдьо проводилась в ЦКП “Геохронология кайнозоя” ИАЭТ СО РАН.

Названия подразделений плейстоценового периода в данной публикации представлены согласно постановлению Межведомственного стратиграфического комитета России (1998) (Постановление о квартере ..., 1998). По российской региональной шкале поздний неоплейстоцен – 0.13 (0.12)–0.01 млн л.; начало голоцен – 0.01 млн л.

Схема измерения нижней челюсти пещерного льва проводилась по методике А. фон дер Дриша (von den Driesch, 1976). Обозначения для нижних зубов льва: с – нижний клык; р – нижний предкоренной; т – нижний коренной.

В работе используются следующие обозначения для верхних зубов мамонта: DP2, DP3, DP4, M1, M2, M3; обозначения нижних зубов: dp2, dp3, dp4, m1, m2, m3 (Maglio, 1973). Названия частей зуба, пластин и тканей, составляющих коронку зуба, приняты в соответствии с номенклатурой, используемой для зубов слонов (Гарутт, Форонова, 1976; Maschenko, 2002). Измерение зубов последней смены (M3) шерстистого мамонта проведено по методике Е.Н. Мащенко (Maschenko, 2002). Определение индивидуального возраста для шерстистого мамонта проводилось по методике, опубликованной И.Е. Кузьминой, Е.Н. Мащенко (1999) и по шкале определения индивидуального возраста по стадии прорезывания зубов у современных слонов (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797 и *Elephas maximus* L.) (Laws, 1966; Sikes, 1966; Lang, 1980; Roth, Shoshani, 1988; Moss, 1996).

Авторы признательны А.А. Баишеву за помощь в организации экспедиции на Олдью в 2021 г. С.А. Слепцову и Р.Р. Муртазину авторы признательны за организацию заброски на р. Олдью и помочь в работе непосредственно на местонахождении. Авторы благодарны сотрудникам Отдела изучения мамонтовой фауны АН РС (Я) Г.Г. Боецкову и А.И. Климовскому за консультации и помочь в подготовке данной публикации.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ НА РЕКЕ ОЛДЬЮ (РУЧЕЙ СТАРОСТИНА)

В течение 2020–2021 гг. на местонахождении на р. Олдью было собрано 204 образца остатков млекопитающих позднего неоплейстоцена. Почти все собранные остатки млекопитающих представлены отдельными костями, в т.ч. фрагментами черепов и нижних челюстей, отдельными костями посткраниального скелета. Среди остатков шерстистого мамонта преобладают изолированные зубы старых особей. Сохранилось большое количество сброшенных рогов благородного оленя, которые составляют приблизительно половину всех остатков этого вида, но также имеются остатки одной особи с несброшенными рогами (табл. XI, фиг. 4). Анатомически сочлененные фрагменты костей скелета встречаются единично (рис. 2).

**Таблица 2.** Сравнение размеров нижних челюстей *Panthera spelaea*, найденных на территории республики Саха (Якутия) (мм). Сравнительные данные по пещерным львам из других местонахождений Якутии приведены по: Боецковым и др. (2012)

Название промера	р. Олдью (Ручей Старостины) O-21-PC-1 ♂	р. Адыча, Улахан Суллар, ММ 6880 ♂	р. Алдан, Мамонтова Гора, ЭПЛШ б/№ ♂	р. Колыма, Березовка			
				ЗИН 31824 ♀	ЗИН 29405 ♀	ГИН 833-104 ♀	ИГАБМ 7075 ♂
Общая длина челюсти	263.8	271	278	248.6	222	—	249
Длина от сочленового отростка до заднего края альвеолы клыка	224.6	—	240	—	—	207	—
Длина p3-m1 альвеолярная	75.2	82	86.8	77.2	75.3	70.3	80.7
Высота у венечного отростка	132.1	133	139.6	115.7	—	—	—
Высота горизонтальной ветви позади m1	50.6	54.9	58	54	49.2	45	58.3
Высота горизонтальной ветви перед p3	52.9	50.8	57.8	51.1	44.7	45.2	53
с длина /ширина	31.6/21.9 (по альвеоле)	32.5/22	31.6/22	28.1/—	—/—	—/—	32.9/23.3

### Суслик *Spermophilus* sp.

Череп взрослой особи. Возможно, голоценовый, т.к. найден в осыпи суглинков вершины террасы, имеющих голоценовый возраст (рис. 3, б). На черепе сохранились М2-М3 и резцы. Суслик евражка [*Spermophilus parryii* (Richardson, 1825)] и сейчас обитает в районе верхнего течения р. Яна.

### Пещерный лев *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810)

Левая горизонтальная ветвь нижней челюсти взрослой особи со стертыми зубами (табл. XI, фиг. 5), метатарзальная кость взрослой особи.

Нижняя челюсть, найденная в местонахождении на р. Олдью, показывает, по сравнению с другими экземплярами, что ее общая длина является одной из наибольших, уступая только образцам из местонахождения на р. Алдан (Мамонтова Гора), и р. Адыча (Улахан Суллар). По большинству других параметров этот образец показывает значения либо близкие к средним, либо же превышающие их (табл. 2). Крупные размеры альвеолы нижнего клыка у экз. O-21-PC-1 позволяют определить, что это взрослый самец.

Нижняя челюсть льва, найденная на местонахождении Ручей Старостины, имеет большую схожесть с образцом, найденным на р. Адыча. Это может указывать на сходство в размерах или возрастных и/или половых характеристиках этих особей.

### Бурый медведь *Ursus* sp.

Фрагмент правой горизонтальной ветви нижней челюсти самки. Для среднего течения р. Яна, на местонахождении Улахан Суллар, р. Адыча – ближайшего к Олдью местонахождения, указан вид *U. arctos priscus* Goldfuss, 1810 (Боескоров, Барышников, 2013). Мелкие размеры экземпляра нижней челюсти медведя из местонахождения Олдью, возможно, указывают на принадлежность к этому подвиду бурого медведя.

### Волк *Canis lupus* L.

Череп самки (табл. XI, фиг. 6), фрагмент правой бедренной кости, фрагмент таза (с вертлужной впадиной), пальцевая фаланга, фрагмент проксимальной части лучевой кости. Для бассейна верховьев р. Яна в позднем неоплейстоцене находок волка ранее не было указано (Боескоров, Барышников, 2013), хотя этот вид был обычным и часто встречающимся элементом мамонтовой фауны позднего неоплейстоцена в других районах Якутии.

### Шерстистый мамонт *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) (табл. XI, фиг. 1, 8)

Остатки шерстистого мамонта представлены преимущественно костями и зубами старых особей: два нижних, шесть верхних зубов последней смены ( $m3/M3$ ), фрагмент левой горизонтальной ветви нижней челюсти (смена зубов  $m3$ ), четвертый или шестой шейный позвонок, крестец, левая плечевая кость, правая бедренная кость, пятончая кость с погрызами.

Представлены также остатки молодой особи четырех–шести лет в виде фрагмента лицевого отдела черепа (табл. XI, фиг. 1) и фрагмент лопатки детеныша двух–трех лет.

Не сросшиеся друг с другом левая и правая половины теменных костей молодой особи и сильно стертые зубы смены DP4 позволяют определить возраст этой особи в четыре–шесть лет (Maschenko, 2002). Длина сохранившегося постоянного бивня (по кривизне/по хорде) – 356/320 мм; диаметр у выхода из костной альвеолы –  $35.5 \times 32.4$  мм. Длина выступающей из костной альвеолы части бивня – 98 мм. Глубина пульпарной полости – 172 мм.

Взрослые особи шерстистого мамонта местонахождения Олдью относятся к крупным представителям вида *M. primigenius*. Длина левой плечевой кости самца (с полностью приросшими и облитерированными эпифизарными швами (табл. XI, фиг. 8)) составляет 101.3 см. Высота

тела мамонта, определенная по стандартной методике (Дуброво, 1982), составляет около 314 см (в холке). Для сравнения, длина плечевой кости из местонахождения позднего неоплейстоцена на р. Буор-Юрях – 98 см (Плотников и др., 2014). Т.е. размеры тела самца из Олдью соответствовали верхней границе размерной изменчивости для *M. primigenius* (320–340 см) (Дубинин, Гарутт, 1954; Гарутт, Тихонов, 2001).

Морфология верхних зубов последней смены (M3) шерстистого мамонта из Олдью укладывается в значения для M3 у представителей этого вида из позднего неоплейстоцена. Морфология DP4 полностью соответствует параметрам зубов этой смены из других районов (табл. 3) (Maglio, 1973; Гарутт, Тихонов, 2001; Maschenko, 2002; Воскресенская и др., 2019). В целом параметры зубов последней смены у шерстистого мамонта практически не изменяются на всем протяжении существования этого вида в позднем неоплейстоцене не только в Якутии, но и в Восточной Европе (Машенко, Обадэ, 2020). Существенное изменение морфологии M3/m3 наблюдается только у голоценовой популяции шерстистого мамонта о-ва Врангеля (увеличивается частота пластин на 10 см и возрастает число пластин, составляющих коронку – более 30) (Гарутт и др., 1973).

### Плейстоценовая лошадь *Equus cf. ferus* (табл. XI, фиг. 7)

Остатки лошадей в местонахождении представлены очень крупной формой рода *Equus*. Отнесение лошадей из Олдью к виду *E. lenensis* Russanov, 1968 затруднено ввиду фрагментарности найденного в этом местонахождении материала и значительного перекрывания морфологических признаков и исследованных участков митохондриального ДНК у разных групп ленской лошади второй половины позднего неоплейстоцена (Spasskaya et al., 2021). По этой причине лошади Олдью авторами определены только до уровня родовой принадлежности: *Equus cf. ferus*.

Это второй по числу собранных остатков вид местонахождения на р. Олдью – 35 экз. (табл. 1). Сохранились фрагменты черепов и нижних челюстей, изолированные верхние и нижние зубы, фрагменты длинных костей конечностей, метаподии, пальцевые и копытные фаланги, фрагмент грудины. В выборке представлены взрослые особи (более 90%), молодые (6–7%) и детеныши (3–4% от общего числа остатков).

**Таблица 3.** Размеры верхних зубов (DP4, M3) *Mammuthus primigenius* местонахождения р. Олдьо (мм)

Коллекционный номер, смена зубов	Длина/ширина коронки	Число сохранившихся пластин/Полное число пластин	Частота пластин на 10 см	Толщина эмали/Высота не стертой пластины (номер пластины)	Количество стертых пластин/длина жевательной поверхности
Полевой номер ВЕ 2020-9, M3, правый	287.0/98.0	19/22–23	7	2.0 /132.0 (14-я)	15/210.5
Полевой номер ВЕ 2021-12, M3, левый	209.0/76.5	24/25–26	9.5	1.3 /134.6 (15-я)	14/153.3
Полевой номер ВЕ 2020-1, DP4 правый	~98.6/61.6	9/–	Частота пластин на 5 см – 6	1.1/–	9/95.7
Полевой номер ВЕ 2021-13, M3, левый	185.3/85.0	15/–	8	1.3/–	12/148.3

**Шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799 (табл. XI, фиг. 3)**

Шерстистый носорог является третьим по количеству остатков собранных в местонахождении на р. Олдьо видов млекопитающих – 18 экз. Представлены все возрастные группы, в т.ч., очень старые особи. На сохранившемся черепе самки стирание зубов полностью уничтожило коронки P2-M1, с облитерацией альвеол этих зубов, а M2-M3 представлены стертыми основаниями коронок этих зубов. Зафиксировано наличие двух детенышей двух-трех лет и одной кости эмбриона заключительной стадии пренатального развития (большая берцовая кость). Взрослые особи представлены фрагментом черепа, фрагментами нижних челюстей, шейными и грудными позвонками, длинными костями конечностей, метаподиями.

**Плейстоценовый бизон *Bison* sp.**

В сборах 2021 г. представлено 52 экз. разных остатков бизонов. Преобладают длинные кости конечностей, шейные и грудные позвонки. Два фрагмента мозговой части черепа сохранились с роговыми чехлами. Неполовозрелые особи представлены только одной длинной костью конечности. Подвидовое определение бизонов из Олдьо затруднено из-за фрагментарности материала. Для позднего неоплейстоцена отмечено несколько подвидов вида *Bison priscus* (Bojanus, 1827) (Флеров, 1979). Отнесение бизонов из Олдьо к одному из подвидов предполагает сравнение по полным черепам, поскольку между разными формами бизонов позднего неоплейстоцена есть существенные морфологические различия, по-видимому, связанные с приспособлением к разным типам ландшафтов. Бизоны

из Олдьо характеризуются относительно некрупными размерами черепа (узкие лобовые кости) и короткими роговыми стержнями.

Половозрелым особям принадлежит 99% остатков, и только одна длинная кость конечности относится к детенышу младше двух лет.

**Снежный баран *Ovis nivicola* Escholtz, 1839 (табл. XI, фиг. 2)**

В сборах 2021 г. представлен один фрагмент мозговой части черепа с костными роговыми выростами взрослой особи. Еще один аналогичный экземпляр взрослой особи был найден В.И. Лебедевым на Олдьо в 2020 г. (Лебедев, 2020; Колесов, Лебедев, 2021).

**Неоплейстоценовый благородный олень *Cervus elaphus cherskii* Boeskorov, 2005 (табл. XI, фиг. 4)**

В сборах 2021 г. представлено 22 экз. остатков благородного оленя, среди которых нет остатков детенышей. Имеются как сброшенные рога, так и один фрагмент черепа молодой особи с несброшенным рогом (табл. XI, фиг. 4). Представлены также такие кости посткраниального скелета, как шейные позвонки, длинные кости конечностей, метаподии, карпальные и тарзальные кости, пальцевые фаланги. Отнесение остатков благородного оленя к подвиду *C. elaphus cherskii* возможно по размерам обхвата розетки рогов и массивным метаподиям, что характерно именно для этого подвида (Боескоров, 2005).

**Северный олень *Rangifer tarandus* L.**

Северный олень представлен в местонахождении р. Олдьо только остатками взрослых особей. В Олдьо найдены фрагменты черепов (есть одна молодая особь возрастом около трех лет),

в т.ч. один фрагмент черепа взрослой особи с несброшенными рогами, несколько фрагментов — со сброшенными рогами, с метаподиями передних и задних конечностей, один фрагмент плечевой кости. Общее число остатков этого вида, собранных в 2020–2021 гг. — девять (табл. 1).

### **Овцебык *Ovibos moschatus* (Zimmerman, 1780)**

Обычный вид мамонтовой фауны поздне-го неоплейстоцена Якутии в сартанское время, но наиболее редкий вид растительноядных млекопитающих в местонахождении на р. Олдъо. Представлен только одной метаподией передней ноги взрослой особи.

## **ОБСУЖДЕНИЕ**

Строение и мощности криогенных мерзлых пород в местонахождении коренным образом отличаются от строения разрезов на севере Яно-Индигирской низменности, где собственно льдистые отложения имеют мощность до десятков метров или формируют крупные ледяные клинья, выдавливающие рыхлые осадки на поверхность в виде байджерахов (Федоров и др., 1989). На Олдъо мощность жильного льда не превышает 4–4.5 м, и он запечатывает лессовидные суглинки едомной свиты, перекрывающие площадку террасы и склоновые поверхности. Формировавшиеся в позднем неоплейстоцене в перигляциальной зоне тонкодисперсные образования едомных фаций занимают поверхности придолинных склонов и надпойменных террас с превышениями над урезом воды от 20 до 120 м (Котов, Абрамов, 2020).

Тектоническая активизация в позднем неоплейстоцене привела к общим поднятиям территории, отразившимся во врезании и углублении долин Яны и ее притоков и в формировании трех уровней надпойменных террас. В вогнутой части сундучной излучины по правому борту долины р. Олдъо в пределах местонахождения выделяются только уровни низкой поймы высотой до 3 м и высокая цокольная терраса с превышением 50–70 м над урезом. По левому борту в рельефе долины, напротив, отчетливо выражены уровни первой и второй надпойменных террас высотой 8–10 и 15–20 м соответственно (рис. 1, б). Таким образом, можно высказать предположение, что костеносный слой местонахождения залегает в отложениях третьей надпойменной террасы (террасоуала). Период формирования отложений, слагающих третью надпойменную террасу Яны и ее притоков,

соотносится с каргинским интерстадиалом, а средние высоты данной террасы составляют около 60 м (Соловьев и др., 2003). По-видимому, активная боковая эрозия правого борта долины (как следствие неотектонического поднятия территории в позднем неоплейстоцене) и термо-абразия привели к тому, что отложения, которые должны были формировать первую и вторую надпойменные террасы, на участке местонахождения не сохранились, либо не формировались. В рельефе долины р. Олдъо на правом борту выражена только цокольная третья надпойменная терраса, к которой и приурочен костеносный слой местонахождения.

Формирование вмещающих костеносный слой отложений происходило в пределах единого седиментационного цикла, по-видимому, продолжавшегося в течение одного года. Тайфономические условия и возрастной состав, определенный по остаткам животных, также указывают на это. У всех четырех чаще других встречающихся видов растительноядных млекопитающих этого местонахождения среди остатков имеются как взрослые особи, так и детеныши. Бизон — 52 экз. (51 взрослая особь, одна особь возрастом менее одного года). Лошадь — 33 экз. (31 взрослая особь и две особи до одного года). Шерстистый носорог — 23 экз. (21 взрослая особь, две — детеныши одного-двух лет и один эмбрион завершающей стадии пренатального развития). Благородный олень представлен сброшенными рогами либо фрагментами черепов самцов без рогов, вместе с тем имеется одна молодая особь с несброшенными рогами (табл. XI, фиг. 4). Наличие детенышей и эмбрионов указывает на сезон гибели весной или летом. Один экземпляр оленя с несброшенными рогами указывает на начало осени, остальные экземпляры сброшенных рогов и фрагменты черепов со сброшенными рогами — на конец осени—начало зимы. Таким образом, период гибели животных — с начала весны до поздней осени/начала зимы.

Как и в других местонахождениях каргинского времени из разных регионов Якутии, многочисленные остатки лошади, бизона и благородного оленя могут свидетельствовать о распространении в пределах местонахождения мозаичных ландшафтов с экстразональным типом растительности, для которого было характерно широкое распространение высокопродуктивных луговых сообществ с присутствием отдельных степных видов и лесных группировок (Протопопов, Протопопова, 2020).

Преобладание остатков лошадей и бизонов, а также массивность найденных рогов оленей свидетельствуют об обитании на открытых пространствах (Боецоров, 2005), что напрямую указывает на каргинский возраст местонахождения Олдьо. И именно в каргинское время древесная, кустарниковая и смешанная растительность распространяется вплоть до Новосибирских о-вов (Томская, 1981). Этим определяется высокое биологическое (и потенциально экологическое) разнообразие крупных млекопитающих в местонахождении на р. Олдьо, основой которого были мозаичные ландшафты с разнообразной фауной крупных млекопитающих. Незначительное количество остатков видов, адаптированных к условиям арктической зоны (северный олень, овцебык) и полное отсутствие других видов [песец — *Vulpes lagopus* (L., 1758), росомаха *Gulo gulo* L.] говорят о значимых отличиях фауны Олдьо от более поздней типично сартанской фауны. Несмотря на практически одинаковый набор видов крупных млекопитающих каргинского интерстадиала и сартанского оледенения, количественное преобладание в местонахождениях определенных видов крупных млекопитающих показывает реальные различия между фаунами этих двух эпох.

Первая задокументированная находка в районе Верхней Яны остатков снежного барана подтверждает ранее высказанное предположение о том, что данный вид в позднем неоплейстоцене обитал в условиях, отличающихся от тех, в которых он обитает в голоцене — в районах среднегорья (Боецоров и др., 2023).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, фауна местонахождения на р. Олдьо является одним из локальных вариантов мамонтовой фауны позднего неоплейстоцена, в которой представлены основные реперные виды крупных млекопитающих (Лазарев, 2008).

В данной работе предложен только один из вероятных вариантов интерпретации генезиса и возраста вмещающей костеносный слой толщи осадков — лессово-криогенные отложения каргинского возраста, перекрывающие третью надпойменную террасу р. Олдьо. Для уточнения возраста этого и других местонахождений Верхней Яны требуются дополнительные датировки на серийном материале.

Состав и сохранность остатков животных исключают наличие на Олдьо естественной природной ловушки, скорее можно предположить

существование природного коллектора остатков неоплейстоценовых млекопитающих. Отсутствие переотложенных костей и небольшое количество выветренных костей и костей с погрызами: шерстистый носорог (бедренная кость, грудной позвонок), шерстистый мамонт (пяточная кость) — свидетельствуют, во-первых, о достаточно быстром захоронении остатков животных и, во-вторых, показывают неизбирательную гибель особей разных видов в непосредственной близости от участка, где происходило захоронение.

Патологические разрастания костной ткани на костях дистальных отделов конечностей (шесть экз. из 192) во всех случаях не были причиной смерти животных и не были существенными для выживания данных особей (рис. 6).

Местонахождение на р. Олдьо — одно из немногих местонахождений позднего неоплейстоцена, где остатки шерстистого мамонта не преобладают количественно по сравнению с остатками других видов растительноядных млекопитающих. Чтобы понять причину этого различия, необходимы дальнейшие исследования, в первую очередь — проведение палинологического и карпологического анализов пород, вмещающих костеносный слой.

Отсутствие в местонахождении на р. Олдьо такого представителя мамонтовой фауны позднего неоплейстоцена, как сайгак, может объясняться общей относительной редкостью этого вида

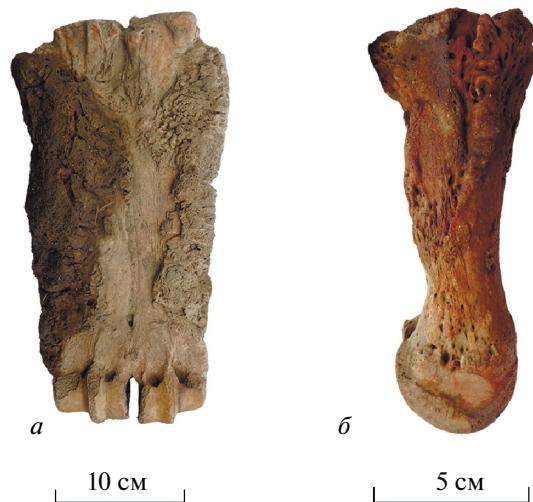


Рис. 6. Примеры разрастания костной ткани в результате травматических повреждений на костях дистальных отделов конечностей растительноядных млекопитающих местонахождения на р. Олдьо: *а* — метакарпальная кость *Bison* sp., полевой номер О-21-PC 10; *б* — метатарзальная кость *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799, взрослая особь, полевой номер О-21-PC 83.

в тафоценозах позднего неоплейстоцена почти во всех местонахождений этого возраста (Лазарев, 2008). По-видимому, этот вид был лимитирован по численности, занимал особые экологические стации, хотя при этом он являлся одним из широко распространенных и типичных видов мамонтовой фауны позднего неоплейстоцена на территории Якутии.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет бюджета Отдела изучения мамонтовой фауны Академии наук Республики Саха (Якутия). Исследования В.И. Лебедева поддержаны средствами гранта Российского научного фонда № 42-27-20045, <https://rscf.ru/project/24-27-20045/>. Анализ геологических и палеогеографических данных при подготовке статьи выполнен в рамках темы государственного задания Института географии Российской академии наук FMWS-2024-005.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Боескоров Г.Г.** Систематическое положение благородного оленя *Cervus elaphus* L. (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) из неоплейстоцена Северо-Восточной Азии // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 73–84.

**Боескоров Г.Г., Барышников Г.Ф.** Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб.: Наука, 2013. 199 с.

**Боескоров Г.Г., Белолюбский И.Н., Плотников В.В. и др.** Новые находки ископаемого пещерного льва на территории Якутии // Наука и образование. 2012. № 2. С. 45–51.

**Боескоров Г.Г., Мащенко Е.Н., Пономарев И.В. и др.** Новые данные о неоплейстоценовой фауне млекопитающих района природного парка “Ленские столбы” (бассейн Средней Лены, Якутия) // Палеонтол. журн. 2023. № 1. С. 63–73.

**Воскресенская Е.В., Сердюк Н.В., Мащенко Е.Н.** Найдка скелета шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius*) в Тверской области: палеоэкологические аспекты // Зоол. журн. 2019. Т. 98. № 11. С. 1256–1267.

**Герцева М.В., Борисова Т.П., Чубисова Е.Д. и др.** Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1 : 1 000 000. Третье поколение. Серия Верхояно-Колымская. Лист R-53 – Нижнеянск. Объяснительная записка. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2020. 320 с.

**Дубинин В.Б., Гарутт В.Е.** О скелете мамонта из дельты реки Лены // Зоол. журн. 1954. Т. 33. Вып. 2. С. 423–432.

**Дуброво И.А.** Морфология скелета юрибейского мамонта // Юрибейский мамонт. М.: Наука, 1982. С. 53–99.

**Гарутт В.Е., Аверьянов А.О., Вартанян С.Л.** О систематическом положении голоценовой популяции мамонтов (*Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) острова Врангеля (северо-восток Сибири) // Докл. Акад. наук. 1993. Т. 332. № 6. С. 799–801.

**Гарутт В.Е., Тихонов А.Н.** Происхождение и система семейства слоновых Elephantidae Gray, 1821 со специальным обзором состава трибы Mammuthini Brookes, 1828 // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения / Ред. А.Ю. Розанов. М.: ГЕОС, 2001. С. 47–70.

**Гарутт В.Е., Форонова И.В.** Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. Новосибирск, 1976. 36 с.

**Громова В.** Определитель млекопитающих СССР по костям скелета. Вып. 1. Определитель по крупным трубчатым костям. Б. Альбом рисунков. М.–Л., 1956. 121 с.

**Колесов С.Д., Лебедев В.И.** Палеофаунистический состав местонахождения “Олдье” в Верхоянском районе // Четвертичная палеонтология и палеоэкология Якутии. Матер. Междунар. науч. семинара посвященного 85-летию со дня рождения П.А. Лазарева (1936–2011). Якутск: Северо-Восточный федеральный ун-т им. М.К. Аммосова, 2011. С. 12–15.

**Котов И.А., Абрамов И.В.** Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1 : 1 000 000. Третье поколение. Серия Верхояно-Колымская. Лист R-53 (Нижнеянск). Карта четвертичных образований. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2020.

**Кузьмина И.Е., Мащенко Е.Н.** Возрастные морфологические изменения черепа и скелета детенышей мамонта Русской Равнины // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1999. Т. 275. С. 51–120.

**Лазарев П.А.** Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Новосибирск: Наука, 2008. 160 с.

**Лебедев В.И.** Отчет об экспедиции в ООПТ “ОЛДЬО” в Верхоянском районе 2020 г. Академия наук Республики Саха (Якутия). Отдел изучения мамонтовой фауны. 2020. 12 с.

**Мащенко Е.Н.** Отчет о предварительных результатах экспедиции Отдела изучения мамонтовой фауны Академии наук Республики Саха (Якутия) в Верхоянский район, река Олдье, местонахождение плейстоценовой фауны ручей Старостина в июне-июле 2021 года. Академия наук Республики Саха (Якутия). Отдел изучения мамонтовой фауны. 2020. 31 с.

**Мащенко Е.Н., Обадэ Т.Ф.** Шерстистый мамонт (*Mammuthus primigenius*) памятника среднего палеолита Буздужаны (Молдавия). Приложение 3 // Вишняцкий Л.Б., Бурлаку В.А. Буздужаны 1: Многослойная пещерная стоянка эпохи среднего палеолита

- в бассейне реки Прут. СПб.: Нестор-История, 2020. С. 237–254.
- Мурзин Ю.А.* Термокарст восточного Верхоянья // Вестн. СВФУ. Науки о земле. 2019. № 1 (13). С. 48–54.
- Плотников В.В., Колесов С.Д., Боецковор Г.Г. и др.* Морфологические исследования костных остатков шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach, 1799) на р. Буор-Юрях, Верхоянский район Республики Саха (Якутия) // Проблемы региональной экологии. 2014. № 4. С. 37–42.
- Постановление о квартере (сокращенном названии четвертичной системы) и понижении возрастного уровня нижней границы // Постановление Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. 1998. Вып. 30. С. 19–20.
- Протопопов А.В., Протопопова В.В.* Степной компонент позднеплейстоценовых экосистем Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2020. Т. 25. № 2. С. 98–107.  
<https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-2-8>
- Соловьев М.Н., Федягин А.Н., Сорокина К.М.* Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1 : 200 000 (второе издание). Серия Верхоянская. Лист R-53-XV, XVI – Кулар. Объяснительная записка. Батагай: ГУ ГГП “Янгология”, 2003. 177 с.
- Томская А.И.* Палинология кайнозоя Якутии. Новосибирск: Наука, 1981. 221 с.
- Федоров А.Н., Ботулу Т.А., Варламов С.П. и др.* Мерзлотные ландшафты Якутии. Новосибирск, 1989. 170 с.
- Флеров К.К.* Систематика и описание современных и вымерших *Bison* // Зубр. Морфология, систематика, эволюция / Ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1979. С. 50–90.
- Chaplin R.D.* The Study of Animal Bones from Archeological Sites. L.; N.Y.: Seminar Press, 1971. 165 p.
- Driesch von den A.* A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archeological Sites // Bull. Peabody Museum. 1976. V. 1. 137 p.
- Lang E.M.* Observations on growth and molar change in the African elephant // Afr. J. Ecol. 1980. V. 18. P. 217–234.
- Laws R.M.* Age criteria for the African elephant // East Afr. Wildlife J. 1966. № 4. P. 1–37.
- Maglio V.J.* Origin and Evolution of the Elephantidae // Trans. Amer. Phil. Soc. N.S. 1973. V. 53. Pt 3. 149 p.
- Maschenko Е.Н.* Individual development, biology and evolution of the woolly mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) // Cranium. 2002. Jg. 19. № 1. 120 p.
- Moss C.* Getting to know a population // Studying elephants. AWF Technical handbook series. 7. Nairobi: Afr. WWF. 1996. P. 58–74.
- Roth L.V., Shoshani J.* Dental identification and age determination in *Elephas maximus* // J. Zool. 1988. V. 214. P. 567–588.
- Sikes S.* The African elephant *Loxodonta africana*: a field method for the estimation of age // J. Zool. 1966. V. 154. P. 279–295.
- Spasskaya N.N., Pavlinov I.Ya., Sharko F.S. et al.* Morphometric and genetic analyses of diversity of the Lena hors (*Equus lenensis* Russian, 1968; Mammalia: Equidae) // Russ. J. Theriol. 2021. V. 20. № 1. P. 82–95.

### Объяснение к таблице XI

- Фиг. 1. *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), фрагмент лицевой части черепа молодой особи с левым бивнем. Полевой номер ИЕ-2020-1.
- Фиг. 2. *Ovis nivicola* Escholtz, 1839, фрагмент черепа с костными роговыми выростами. Полевой номер О-21-PC-17.
- Фиг. 3. *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, 1799, детеныш; фрагмент левой горизонтальной ветви нижней челюсти, сохранились второй и третий сменяющиеся зубы. Полевой номер О-21-PC-22.
- Фиг. 4. *Cervus elaphus cherskii* Boeskorgov, 2005, фрагмент мозговой части черепа с основанием рога молодой особи. Полевой номер О-21-PC-23.
- Фиг. 5. *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810), взрослая особь; левая горизонтальная ветвь нижней челюсти. Полевой номер О-21-PC-1.
- Фиг. 6. *Canis lupus* L., череп взрослой особи; самка. Полевой номер О-21-PC-4.
- Фиг. 7. *Equus cf. ferus*, метатарзальная кость взрослой особи. Полевой номер О-21-PC-38.
- Фиг. 8. *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), левая плечевая кость взрослой особи. Полевой номер О-21-PC-170.

# First Data on the Neopleistocene Mammal Fauna from Oldzho River Locality (Upper Yana Region, Sakha Republic, Russia)

E. N. Maschenko<sup>1, 2</sup>, V. I. Lebedev<sup>2, 3</sup>, E. V. Voskresenskaya<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Borissiak Paleontological Institute RAS, Moscow, 117647 Russia*

<sup>2</sup>*Department of Mammoth Fauna Studies, Academy of the Sciences Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, 677007 Russia*

<sup>3</sup>*Federal Research Centre the Yakut Scientific of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences,  
Yakutsk, 677000 Russia*

<sup>4</sup>*Institute of Geography RAS, Moscow, 119017 Russia*

The article presents the first complete data on the finds of mammals of the mammoth fauna in the Upper Yana basin (Verkhoyansky Ulus, Oldzho River). A list of mammal species of the locality on the Oldzho River was compiled. 11 mammal species were identified. The snow sheep was noted for the Upper Yana area for the first time. The absolute age of the locality is over 49 thousand years. It was formed during the beginning of Karginsky interstadial (MIS 3). A small amount of remains of species adapted to the conditions of the Arctic zone (reindeer, musk ox) and the complete absence of such species as the arctic fox and wolverine, indicate significant differences between the fauna of Oldzho and the later typically Sartan Fauna. The geomorphology of the locality differs from the typical permafrost sections in the north of the Yana-Indigirka Lowland. In the Oldzho upper part of the section consist of edom loss-ice sediments. On Oldzho the ice thickness does not exceed 4–4.5 meters and it is confined the top of the 50 meters terrace. The base of the terrace is a sandstone and mudstone bedrock. Bones bed layer located under the ice in the loess-like loams with layers of peat and inclusions of plant detritus. Bones of bison, horse, woolly rhinoceros, red deer dominate quantitatively. All age groups of herbivorous mammals are provided. Predators (bear, cave lion, wolf) are represented only by adult individuals. Relatively common pathologies of the limb bones in herbivorous mammals caused by traumatic injuries have been noted.

*Keywords:* Upper Yana Region, Late Neopleistocene, Oldzho River, mammalian fauna, geomorphology

Таблица XI

