

УДК 567.553.1:551.782.13(497.5)

РЕВИЗИЯ *CLUPEA DOLJEANA* KRAMBERGER И *SARMATELLA VUKOTINOVICI* (KRAMBERGER) (PISCES, CLUPEIDAE) ИЗ САРМАТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ХОРВАТИИ

© 2013 г. Е. М. Байкина

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

e-mail: baikina.eug@mail.ru

Поступила в редакцию 13.02.2013 г.

Принята к печати 04.03.2013 г.

На основании анализа морфологии черепа и посткраниального скелета виды *Clupea doljeana* Kramberger, 1884, *Illusionella tsurevica* Baykina, 2012 и *I. pshekhensis* Baykina, 2012 переведены в состав рода *Sarmatella*. Приведено уточненное описание *Sarmatella doljeana* (Kramberger, 1884) и *S. vukotinovici* (Kramberger, 1884). Род *Illusionella* Baykina, 2012 сведен в синонимию рода *Sarmatella* Menner, 1949.

DOI: 10.7868/S0031031X13050048

ВВЕДЕНИЕ

Из нижнесарматских отложений Хорватии известны сельдевые рыбы как минимум двух подсемейств – *Alosinae* и *Clupeinae*, при этом остатки представителей последнего существенно преобладают. Большинство видов было описано во второй половине XIX в., когда материал регулярно поступал из активно разрабатывавшихся сарматских местонахождений в окрестностях г. Загреб – Долье, Подсусед, Врапче и Св. Неделя (рис. 1). Наиболее крупные палеоихтиологические коллекции были собраны Й. Геккелем и Д. Крамбергером, причем последнему принадлежат описания более половины известных в то время видов.

Примечательно, что практически все образцы, определенные как остатки сельдевых, хранятся в музейных фондах Европы под родовыми названиями “*Clupea*” и “*Alosa*”. Ранние исследователи (Heckel, 1850; Kner, 1863; Gorjanović-Kramberger, 1884) неоднократно отмечали, что ископаемые сельдевые – очень проблематичная группа, так как их диагностика даже до рода сильно затруднена, либо вообще невозможна, поскольку к ним неприменимо большинство признаков, используемых для определения рецентных форм. Подобные взгляды были вызваны как несовершенством системы *Clupeidae* на тот момент, так и особенностями ископаемого материала. Таким образом, первичное отнесение европейских ископаемых *Clupeidae* к родам *Clupea* или *Alosa* означало только то, что ту или иную форму следует считать сельдью. Многие родовые определения сельдевых в коллекциях XIX–начала XX вв., как правило, неверны и должны быть ревизованы.

Рассматриваемые в данной статье два вида, остатки которых происходят из нижнесарматско-

го местонахождения Долье, были описаны Д. Крамбергером в 1884 г. под названиями *Clupea (Meletta) doljeana* и *Clupea vukotinovici*. *S. doljeana* представляет собой один из наиболее массовых видов в сармате Хорватии. Эта форма являлась одним из видов мелких тюлько- и шпротоподобных сельдей, очень похожих друг на друга, которые были повсеместно распространены в Паратетисе в олигоцене и миоцене. Вид *S. vukotinovici*

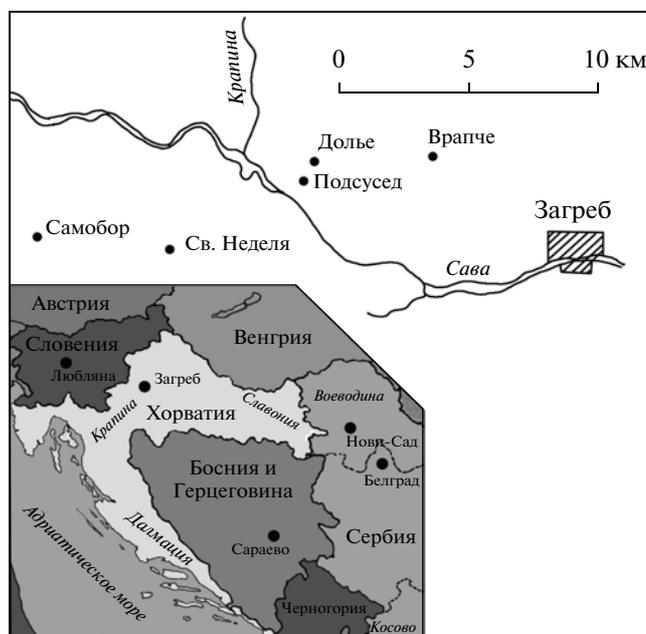


Рис. 1. Схема расположения местонахождений сарматских сельдевых *Sarmatella doljeana* (Kramberger) и *S. vukotinovici* (Kramberger) в окрестностях г. Загреб, Хорватия (по Anđelković, 1989, с изм.).

встречается гораздо реже, и его доля в коллекциях, как правило, примерно в три раза меньше количества находок *C. doljeana*. Скелеты *C. vukotinovici* хорошо узнаваемы благодаря сильно удлинённому, низкому телу и коротким по сравнению с остальными сарматскими *Clupeinae* грудным плавникам. Несмотря на существенный, на первый взгляд, контраст в морфологии двух вышеупомянутых видов, детальные исследования показали их принадлежность к одному роду, который сильно отличается от рода *Clupea*. Среди главных его отличий можно назвать наличие двух удлинённых лучей в анальном плавнике, более короткое и высокое неозублённое *maxillare*, практически равные по длине ветви *praeperculum*, а также 7 лучей жаберной перепонки вместо 8 у *Clupea*.

Назревшая необходимость ревизии сарматских *Clupeinae* отразилась в работе В.В. Меннера (1949): вид *Clupea vukotinovici* был переведен в состав нового рода – *Sarmatella* Menner, 1949. Следует отметить, что этот род был выделен не по типовому материалу из хорватской коллекции Крамбергера, а по нескольким образцам, собранным в сарматских отложениях побережья Каспийского моря (реки Сумгаит, Ачи, Артузен). Как видно из диагноза рода и описания вида, Меннер располагал экземплярами не очень хорошей сохранности, что не позволило ему отметить многие признаки, важные для диагностики таксона, например количество килевых чешуй, строение анального плавника и количество лучей в нем, число лучей жаберной перепонки. Описание *Sarmatella vukotinovici*, приведенное в настоящей статье, основано на типовом материале и содержит гораздо более подробные сведения об этом виде.

Исследование типовой коллекции Крамбергера было проведено автором в марте 2012 г. Было установлено, что морфологические признаки видов *Clupea doljeana* и *Sarmatella vukotinovici* полностью соответствуют характеристикам рода *Illusionella* Baykina, 2012 (Байкина, 2012). Согласно правилу приоритета (Международный..., 2004), этот род с двумя видами *I. tsurevica* и *I. pshekhensis* должен быть сведен в синонимию рода *Sarmatella*, куда следует отнести и *Clupea doljeana*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили образцы из типовой коллекции Крамбергера “Сарматские рыбы Хорватии и Славонии”, хранящейся в фондах Хорватского музея естествознания (НРМ) в г. Загреб. Было изучено 32 полных скелета *Sarmatella doljeana* и 10 – *S. vukotinovici*. Коллекция происходит из трех нижнесарматских местонахождений Хорватии – Долье, Подсусед и Врпаче (рис. 1).

Особое внимание было уделено строению крупных костей висцерального черепа – челюстных и костей жаберной крышки. В работе приняты морфометрические измерения по схеме А.Н. Световидова (1952; с изменениями): SL – стандартная длина тела (от вершины рыла до конца чешуйного покрова); Ar – предглазничное расстояние; rs – диаметр орбиты; sp – заглазничное расстояние; Ar – длина головы; tu – высота головы у затылка; lmx – длина *maxillare*; lmd – длина нижней челюсти; H – максимальная высота тела; h – минимальная высота тела; aD – преддорсальное расстояние; D₁C – постдорсальное расстояние; aV – превентральное расстояние; aA – преанальное расстояние; PV – пектоventральное расстояние; VA – вентроанальное расстояние; A₁C – длина хвостового стебля; ID – длина основания спинного плавника; hD – высота спинного плавника; IA – длина основания анального плавника; hA – высота анального плавника; IP – длина лучей грудного плавника; IV – длина лучей брюшного плавника; IC – длина средних лучей хвостового плавника.

Принятая система индексов: Mx₁ – отношение длины отростка *maxillare* к длине кости без сочленовного отростка; Mx₂ – отношение высоты *maxillare* к длине кости; Smx₁ – отношение длины отростка *supramaxillare posterior* к длине кости; Smx₂ – отношение высоты *supramaxillare posterior* к длине кости; Sop₁ – отношение длины отростка *suboperculum* к длине кости; Sop₂ – отношение высоты *suboperculum* к длине кости; Iop₁ – отношение высоты *interoperculum* у переднего конца к длине кости; Iop₂ – отношение высоты *interoperculum* у заднего конца к длине кости; Pop₁ – отношение длины горизонтальной ветви *praeperculum* к общей длине кости; Pop₂ – отношение длины вертикальной ветви *praeperculum* к общей длине кости; Pop₃ – отношение высоты вертикальной ветви *praeperculum* к общей высоте кости; Pop₄ – отношение высоты горизонтальной ветви *praeperculum* к общей высоте кости; Pop₅ – отношение высоты горизонтальной ветви *praeperculum* к длине вертикальной ветви; Op₁ – отношение общей длины *operculum* к ее общей высоте; Op₂ – отношение высоты *operculum* по переднему краю к ее общей высоте; Aa₁ – отношение высоты *anguloarticulare* к ее длине; Aa₂ – отношение длины сочленовного отростка *anguloarticulare* к длине кости; D₁ – отношение высоты *dentale* к его длине.

Обозначения костей на рисунках и в таблицах: aa – *anguloarticulare*, bpr – *bulla prootica*, chl – *ceratohyale*, cl – *cleithrum*, d – *dentale*, f – *frontale*, iop – *interoperculum*, ior – *infraorbitale*, mes – *mesethmoideum*, mx – *maxillare*, op – *operculum*, pop – *praeperculum*, psh – *parasphenoideum*, r.br – *radii branchiostegi*, q – *quadratum*, sop – *suboperculum*, smx – *supramaxillare*.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ
ОТРЯД CLUPEIFORMES
ПОДОТРЯД CLUPEOIDEI
СЕМЕЙСТВО CLUPEIDAE CUVIER, 1817
ПОДСЕМЕЙСТВО CLUPEINAE CUVIER, 1817

Род *Sarmatella* Menner, 1949

Sarmatella: Меннер, 1949, с. 351; Данильченко, 1964, с. 404; Анђелковић, 1970, с. 299.

Illusionella: Байкина, 2012, с. 81.

Типовой вид — *Clupea vukotinovici* Gorjanović-Kramberger, 1884; нижний сармат; Хорватия, область (жупания) г. Загреб.

Д и а г н о з. Череп узкий; слуховых капсул две, *bulla prootica* в 2–2.5 раза больше *bulla pterotica*; лобные кости гладкие; *maxillare* саблевидное, высокое, с заметно выпуклым, неозубленным вентральным краем и длинным сочленовным отростком, не доходит до вертикали середины орбиты; *hypomaxillare* отсутствует; нижняя челюсть короткая и высокая, неозубленная; нижнечелюстной сустав на вертикали переднего края орбиты, либо сразу за ним; *suboperculum* с хорошо развитым, высоким отростком; ветви *praepoperculum* практически равной длины, горизонтальная значительно уже вертикальной; *operculum* гладкое, с округлым постероventральным углом и заметной выемкой на заднем крае; лучей жаберной перепонки семь, постеродорсальный конец последнего луча преобразован в короткую лопасть; тело низкое, веретеновидное; позвонков 44–54; спинной плавник субтреугольный, начинается впереди вертикали середины тела; брюшные в пределах задней трети основания спинного плавника; начало анального на границе второй и задней трети постдорсального расстояния; два последних луча анального плавника удлинены; в хвостовом плавнике два *epuralia*; вентральный киль выражен очень слабо.

Видовой состав. Четыре вида: *S. tsurevica* (Baykina), *S. pshekhensis* (Baykina), *S. doljeana* (Kramberger) и *S. vukotinovici* (Kramberger) из среднего миоцена, конкского и сарматского ярусов России (Предкавказье), Хорватии, Сербии, Румынии и Турции.

Сравнение. От всех современных родов подсемейства *Clupeinae*, кроме *Sardinella*, *Clupeonella*, *Sardina*, *Sardinops* и *Harengula*, отличается высоким *maxillare*, практически равными по длине ветвями *praepoperculum* и наличием в конце анального плавника двух удлинённых лучей. От

рода *Clupea* дополнительно отличается отсутствием озубления на челюстных костях, коротким *maxillare*, едва заходящим за вертикаль переднего края орбиты (*maxillare* *Clupea* достигает вертикали заднего края орбиты), округлой формой вентро-каудального края *operculum* (у *Clupea* он приострен), развитием слабой лопасти на каудальном крае последнего жаберного луча (у *Clupea* нет лопасти), а также наличием семи жаберных лучей (вместо 8).

От *Sardinella* отличается отсутствием скульптуры на лобных костях, неозубленным *maxillare*, наличием семи лучей жаберной перепонки (у *Sardinella* 6), меньшим развитием лопасти на постеродорсальном крае последнего жаберного луча и слабым вентральным килем. Отсутствие скульптуры на *operculum* и слабо выраженный вентральный киль отличают род *Sarmatella* от *Sardina* и *Sardinops*, а отсутствие *hypomaxillare* и гладкие лобные кости — от рода *Harengula* (Whitehead et al., 1985). От *Clupeonella* отличается наличием двух слуховых капсул (у *Clupeonella* отсутствует *bulla pterotica*), слабо выраженным вентральным килем и менее длинным анальным плавником (14–18 лучей против 18–21 у *Clupeonella*).

Sarmatella doljeana (Kramberger, 1884)

Табл. XI, фиг. 1–5

Clupea (*Meletta*) *doljeana*: Gorjanović-Kramberger, 1884, с. 77, табл. XIV, фиг. 4; Анђелковић, 1962, с. 117, табл. I, фиг. 1.

Clupea doljeana: Gorjanović-Kramberger, 1902, с. 8; Rückert-Ülkümen, 1960, с. 89, табл. XI, фиг. 1–2; Анђелковић, 1970, с. 295, табл. I, фиг. 1; Anđelković, 1989, табл. I, фиг. 1.

Лектотип — НРМ 1377-196, полный скелет, изображен: Gorjanović-Kramberger, 1884, с. 77, табл. XIV, фиг. 4; обозначен здесь; Хорватия, жупания г. Загреб, Доље; сарматский ярус, нижний (волинский) подъярус.

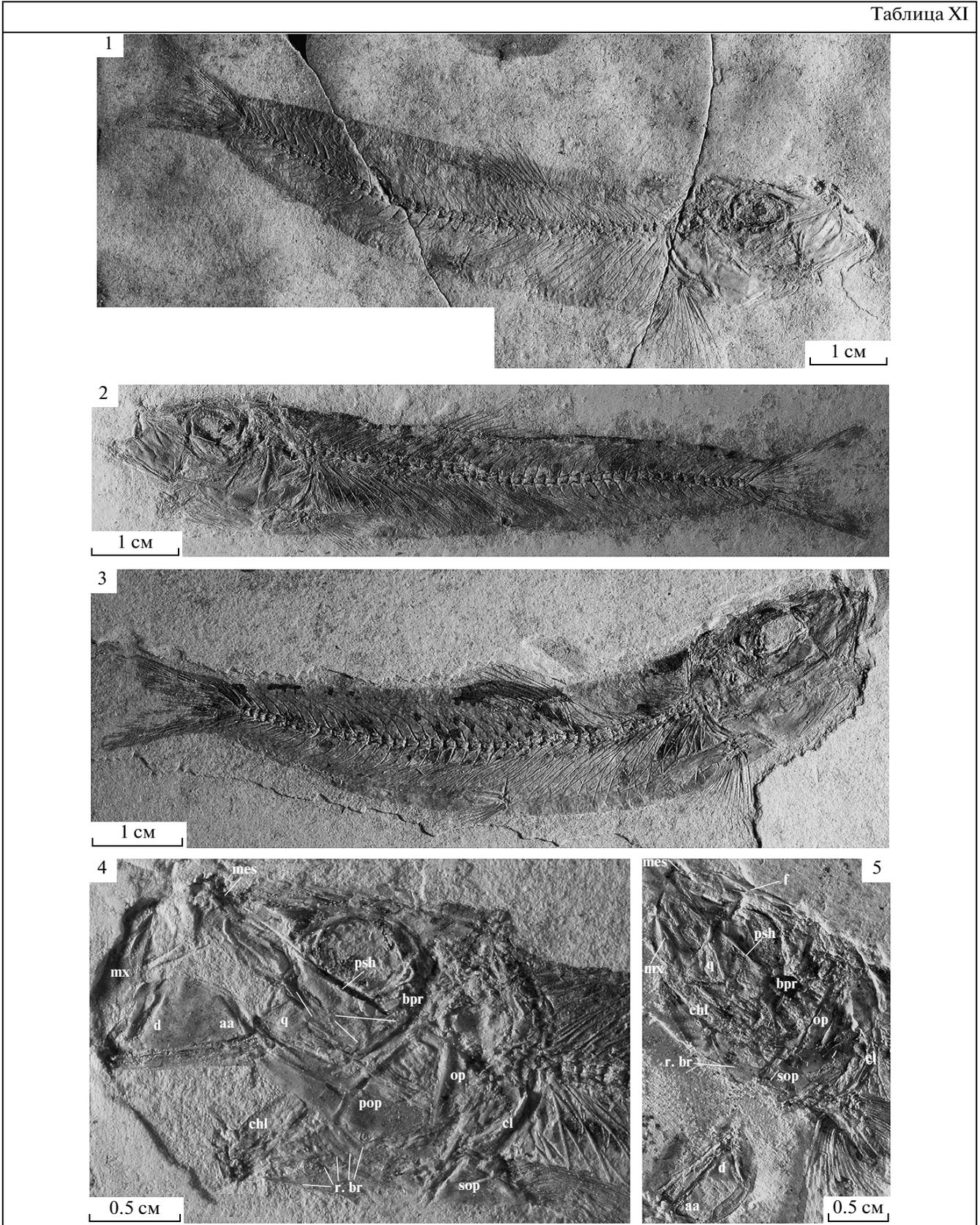
Описание (рис. 2, в; 3, в). Небольшие рыбы с удлинённым, низким телом и стандартной длиной до 100 мм. Линия спины почти прямая, брюхо умеренно выпуклое. Высота тела на вертикали переднего края основания спинного плавника содержится 4.3–5.3 раза в SL. Минимальная высота тела составляет 36–40% максимальной высоты тела, или 8–9% SL. Голова большая, ее длина содержится 3.4–3.8 раза в SL, а высота у затылка — 5–5.4 раза.

Линия крыши черепа прямая. Рыло заостренное. Череп узкий. *Bulla prootica* в 2–2.5 раза боль-

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–5. *Sarmatella doljeana* (Kramberger, 1884): 1 — лектотип НРМ 1377-196, полный скелет; 2 — экз. НРМ 191, полный скелет; 3 — экз. НРМ 226, полный скелет; 4 — экз. НРМ 235, череп (фрагмент полного скелета); 5 — экз. НРМ 207, череп (фрагмент полного скелета); обозначения костей см. в тексте; Хорватия, жупания г. Загреб, левый берег р. Сава, 8–10 км к северо-западу от северной окраины г. Загреб; средний миоцен, нижний сармат.

Таблица XI



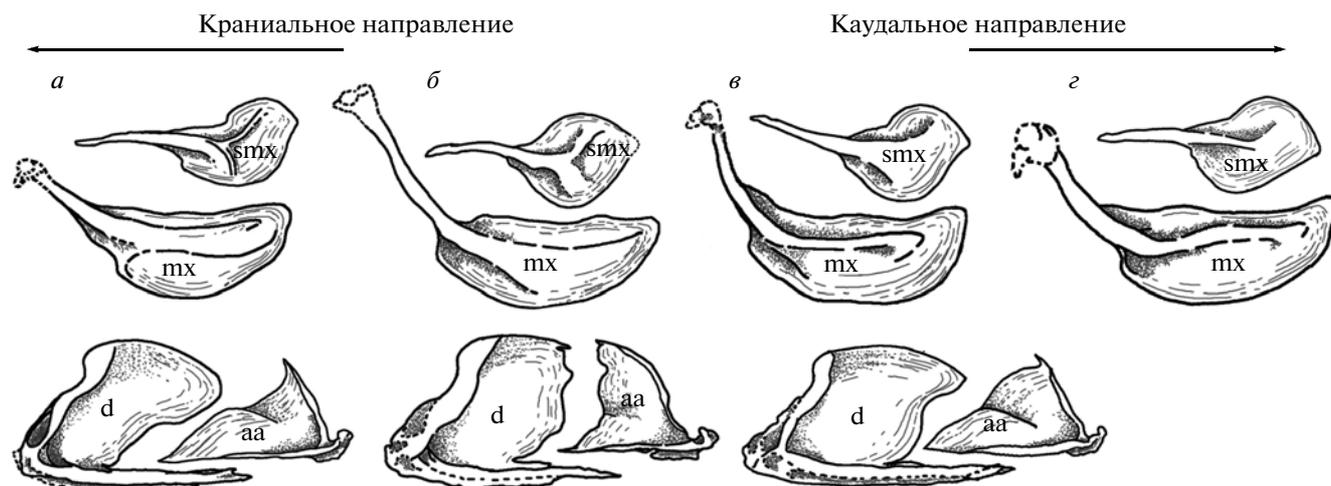


Рис. 2. Форма челюстных костей у видов рода *Sarmatella*: а — *S. tsurevica*; б — *S. pshekhensis*; в — *S. doljeana*; г — *S. vukotinovići*. Одноименные кости приведены к единому масштабу. Пунктиром обозначены реконструированные участки костей. Обозначения костей см. в тексте.

ше *bulla pterotica*. *Parasphenoideum* почти прямое в передней части, в пределах орбиты слабо изгибается книзу и проецируется в ее нижней трети или на границе нижней и средней третей. Лобные кости гладкие, с хорошо выраженным заглазничным поперечным гребнем.

Рот конечный. Прае*maxillare* маленькое, субтреугольное без заметной медиальной вырезки. *Maxillare* саблевидное, высокое (рис. 2, в). Индекс высоты кости Mx_2 0.43–0.53. Вентральный край заметно выпуклый и не озублен. Задний конец кости приострен, немного заходит за вертикаль переднего края орбиты. Сочленовный отросток очень длинный, тонкий, отходит от кости под углом 127° – 135° . Индекс длины отростка Mx_1 подвержен сильной изменчивости (что отчасти могло быть вызвано погрешностями измерения) и составляет 0.58–0.86. *Supramaxillaria* развиты хорошо. Переднее крупное, длинное, каплевидное, расширяющееся к заднему концу. Дорсальный край заднего *supramaxillare* вначале пологий, но примерно на уровне середины кости резко поднимается вверх, а затем направляется книзу, образуя в целом узкую дугу. Вентральный край кости также дугообразный, но эта дуга более широкая и выпуклая. Индекс высоты кости Smx_2 составляет 0.45–0.51, а длины отростка Smx_1 — около 0.5. Нуро*maxillare* отсутствует. Профиль нижней челюсти имеет форму правильной трапеции с округлым дорсальным краем. Нижняя челюсть заметно выступает за пределы верхней и сочленяется с черепом сразу за передним краем орбиты. *Anguloarticulare* субтреугольное, с хорошо развитым сочленовным отростком с индексом длины Aa_2 0.13–0.16. Передний край кости слегка вогнут в средней части. Индекс высоты *anguloarticulare* Aa_1 заметно варьирует — 0.5–0.8. *Dentale* не озублено.

Длина и высота симфизной области умеренные, антеровентральный угол округлый. Антеродорсальный край *dentale* несет хорошо заметное, протяженное углубление. Задний край кости вогнутый в верхней половине и выпуклый в нижней. Угол схождения осевых лучей переднего края *dentale* составляет 50° – 55° . В целом, *dentale* высокое, индекс высоты кости D_1 0.55–0.65. Дорсальный край *quadratum* со слабой, плохо выраженной выемкой.

Прае*operculum* большое, широкое (рис. 3, в). Горизонтальная ветвь кости немного короче, или в некоторых случаях сопоставима по длине с вертикальной, но существенно уже ее. Задний край вертикальной ветви слегка вогнут посередине. Ветви прае*operculum* соединяются под углом около 120° – 125° . Индекс длины горизонтальной ветви Pop_1 составляет 0.55–0.6, а высоты Pop_4 — 0.2–0.3. Индекс высоты вертикальной ветви Pop_3 0.7–0.8, а длины Pop_2 — 0.35–0.45. Отношение высоты горизонтальной ветви к длине вертикальной (Pop_5) — 0.47–0.57. *Operculum* высокое, гладкое. Задний край несет глубокую выемку, а нижняя половина кости визуалью больше верхней. Постеровентральный угол *operculum* округлый. Индекс длины кости Op_1 составляет 0.5–0.59, а высоты у переднего края Op_2 — 0.7–0.8. *Suboperculum* длинное, каплевидное, с высоким, хорошо развитым отростком. Индекс длины отростка Sop_1 0.23–0.34, а высоты кости Sop_2 — 0.4–0.45. *Interoperculum* длинное, слабо изогнутое, с высоким и широким задним концом. Дорсальный выступ на переднем конце кости широкий, клиновидный и направлен вперед. Индекс высоты кости у переднего конца Iop_1 0.2–0.25, а у заднего Iop_2 — 0.35–0.37.

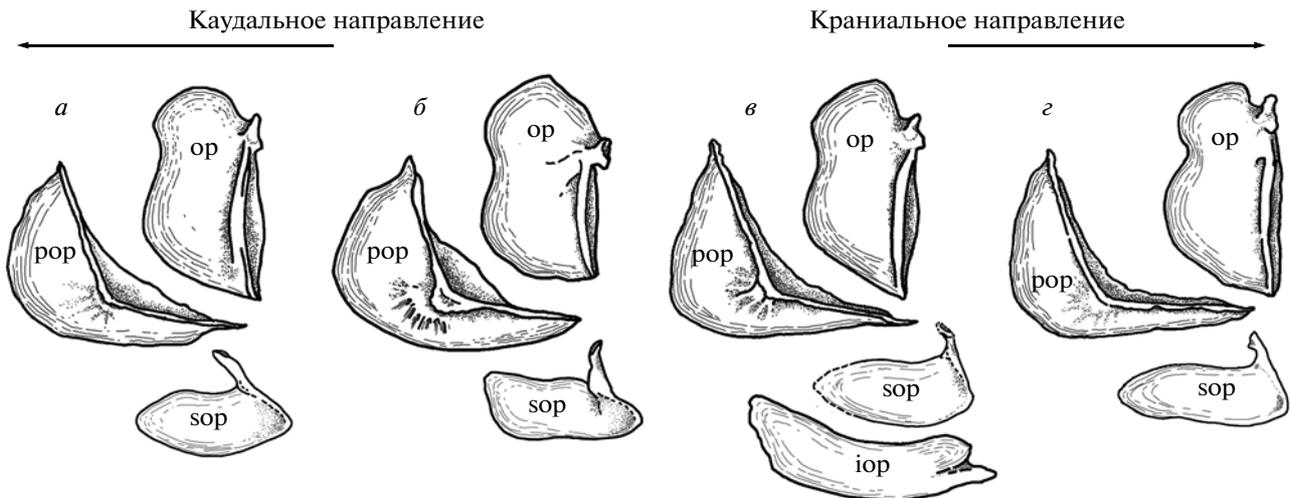


Рис. 3. Форма костей жаберной крышки у видов рода *Sarmatella*: а – *S. tsurevica*; б – *S. pshekhensis*; в – *S. doljeana*; г – *S. vukotinovići*. Одноименные кости приведены к единому масштабу. Пунктиром обозначены реконструированные участки костей. Обозначения костей см. в тексте.

Лучей жаберной перепонки семь. Последний луч в целом саблевидный, с почти прямым вентральным краем и круто изогнутым вверх и назад дорсальным. Постеродорсальный угол последнего луча преобразован в слабо выраженную лопасть, тоньше постероventрального, изгибается назад и приострен на конце.

Линия позвоночника проходит чуть выше продольной оси туловища. Позвонков 44–46. Туловищных – 32–33, из них 6–7? передних перекрыты орегсульт. Туловищные позвонки удлиненные, прямоугольные. Невральные отростки туловищных позвонков длинные (длина соответствует длине 3–4-х позвонков), тонкие, изогнутые, отходят от начала тел позвонков под углом примерно 60° и не срастаются между собой вплоть до уровня 26–27 позвонка. Наибольшей длины невральные отростки достигают сразу за спинным плавником. Хвостовых позвонков 12–13. Их невральные отростки примерно равны по длине гемальным и отходят от начала тел позвонков под углом примерно 45–50°. Межмышечные косточки многочисленные, развиты на всем протяжении позвоночного столба, за исключением области скелета хвостового плавника. Ребра в количестве 26–28 пар, включая рудиментарные ребра последних четырех туловищных позвонков, очень тонкие, длинные, доходят до линии брюха.

Спинной плавник высокий (его высота равна длине примерно 7–8 позвонков, наиболее длинным является третий луч), начинается на вертикали 15–16-го туловищного позвонка. Длина основания спинного плавника достигает 11–13 мм (14–17% SL). Спинной плавник содержит 17–19 лучей, поддерживаемых 18–20-ю интерапофизами (первый интерапофиз свободный). *Supraneurialia* около 10–12.

Анальный плавник сильно смещен к хвосту. Начало анального плавника лежит напротив 3-го хвостового позвонка, а окончание – под 11-м хвостовым позвонком. Наибольшая высота анального плавника (длина 2–3-го лучей) достигает длины 3–4 позвонков, а длина основания – 14–16% SL. Анальный плавник состоит из 15–17 лучей, поддерживаемых 14–16-ю интерапофизами. Последние два луча удлинены и крепятся к одному интерапофизу.

Грудные плавники относительно длинные (13–18% SL). Они заострены и прикрепляются низко (чуть выше линии брюха). Состоят из 16–17 лучей, второй и третий лучи самые длинные.

Брюшные плавники короткие (длина соответствует длине примерно 4-х позвонков). Они начинаются под 22–23 позвонком, напротив задней трети основания спинного плавника, ближе к его заднему краю. В брюшных плавниках 8–9 лучей.

Хвостовой плавник очень глубоко вырезан. Длина средних лучей хвостового плавника составляет 7–9% SL. Крайние лучи примерно в 2–2.5 раза длиннее средних. Главных лучей 19, дополнительных – 10 (5 верхних и 5 нижних). В скелете хвостового плавника два удлиненных, палочковидных *epuralia*, шесть аутогенных *hypuralia* и одно *parhypurale*, слитое с первым преуральным позвонком.

Поперечных рядов чешуй около 41–43. Вентральный ряд килевых чешуй образует слабо выраженный киль. Он не заходит на горло и немного не доходит до анального плавника. Перед брюшными плавниками 14–16 килевых чешуй, за ними – 8–9.

Размеры. Измерения проведены по 32 экз. *S. doljeana*, SL колеблется от 68 до 100 мм. SL лектотипа 72.5 мм. Морфометрические данные в %

от SL: Ar – 27–30, tu – 19–22, H – 19–22, h – 8–9, aD – 45–47, D₁C – 39–45, aV – 57–61, aA – 80–86, A₁C – 5–7, ID – 14–17, IA – 14–16, IP – 13–18, PV – 30–33, VA – 23–27, IC – 7–9; в % от Ar: Ar – 27–30, rs – 28–31, sp – 38–44, lmx – 34–37, lmd – 40–45.

С р а в н е н и е. От остальных видов рода отличается меньшей длиной хвостового стебля A₁C (5–7% SL против 7–10% у остальных видов), большей длиной основания спинного плавника ID (14–17% SL против 10–13%), промежуточными значениями пектоцентрального расстояния PV (30–33% SL против 26–29% у *S. tsurevica* и *S. pshekhensis* или 33–35% у *S. vukotinovici*) и более коротким предглазничным расстоянием (27–30% Ar против 30–39% у остальных видов).

От *S. tsurevica* дополнительно отличается более длинным сочленовным отростком maxillare (среднее значение индекса длины отростка 0.75 против 0.66), формой краниального края anguloarticulare, формой каудального края dentale, большей высотой тела H (19–22% SL против 17–18%), большей длиной основания анального плавника (14–16% SL против 12–13%), большим превентральным расстоянием (57–61% SL против 53–55%), а также числом килевых чешуй: 14–16 против 13–14 перед брюшными плавниками и 8–9 против 10–11 за ними у *S. tsurevica*.

От *S. pshekhensis* описываемый вид также отличаются более длинный сочленовный отросток maxillare (среднее значение индекса длины отростка 0.75 против 0.73), менее высокое dentale (среднее значение индекса высоты кости 0.61 против 0.66), меньшее значение заглазничного расстояния (38–44% Ar против 45–50%), большее значение превентрального расстояния (57–61% SL против 53–56%), меньшее число лучей в анальном плавнике (14–17 против 18) и число килевых чешуй: 14–16 против 13–14 перед брюшными плавниками и 8–9 против 10–11 за ними у *S. pshekhensis*.

От *S. vukotinovici* дополнительно отличается более высокими maxillare (индекс высоты кости 0.43–0.53 против 0.35–0.40) и dentale (индекс высоты кости 0.55–0.65 против 0.5), большей высотой головы tu (19–22% SL против 12–14%), большей высотой тела H (19–22% SL против 13–16%), меньшим предорсальным расстоянием (45–47% SL против 47–52%), большим преанальным расстоянием (80–86% SL против 77–81%), большей длиной грудных плавников (13–18% SL против 10–13%), меньшим числом позвонков (44–46 против 53–54), большим количеством лучей в спинном плавнике (17–19 против 15–16), а также числом килевых чешуй: 14–16 против 22–24 перед брюшными плавниками и 8–9 против 10–12 за ними у *S. vukotinovici*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний миоцен, сарматский ярус, нижний (волынский) подъярус; Хорватия, Сербия, Турция.

М а т е р и а л. 32 полных скелета взрослых особей, сохранность хорошая; коллекция Д. Крамбергера (сборы 1883–1884 гг.) из Хорватского музея естествознания, НРМ 82–84, 185–187, 189–198, 205, 207, 209, 212, 220–229, 234, 235; материал из нижнесарматских местонахождений Подсусед и Долье.

Sarmatella vukotinovici (Kramberger, 1884)

Табл. XII, фиг. 1–4

Clupea vukotinovici: Gorjanović-Kramberger, 1884, с. 78, табл. XIII, фиг. 7, 8; Пауса, 1938, с. 133, табл. II, фиг. 2; Анђелковић, 1964, с. 161, табл. I, фиг. 1.

Sarmatella vukotinovici: Меннер, 1949, с. 352, табл. XXIII, фиг. 2; Данильченко, 1980, с. 14.

Sarmatella vukotinovici: Анђелковић, 1970, с. 299, табл. V, фиг. 3; Anđelković, 1989, с. 70, табл. II, фиг. 8.

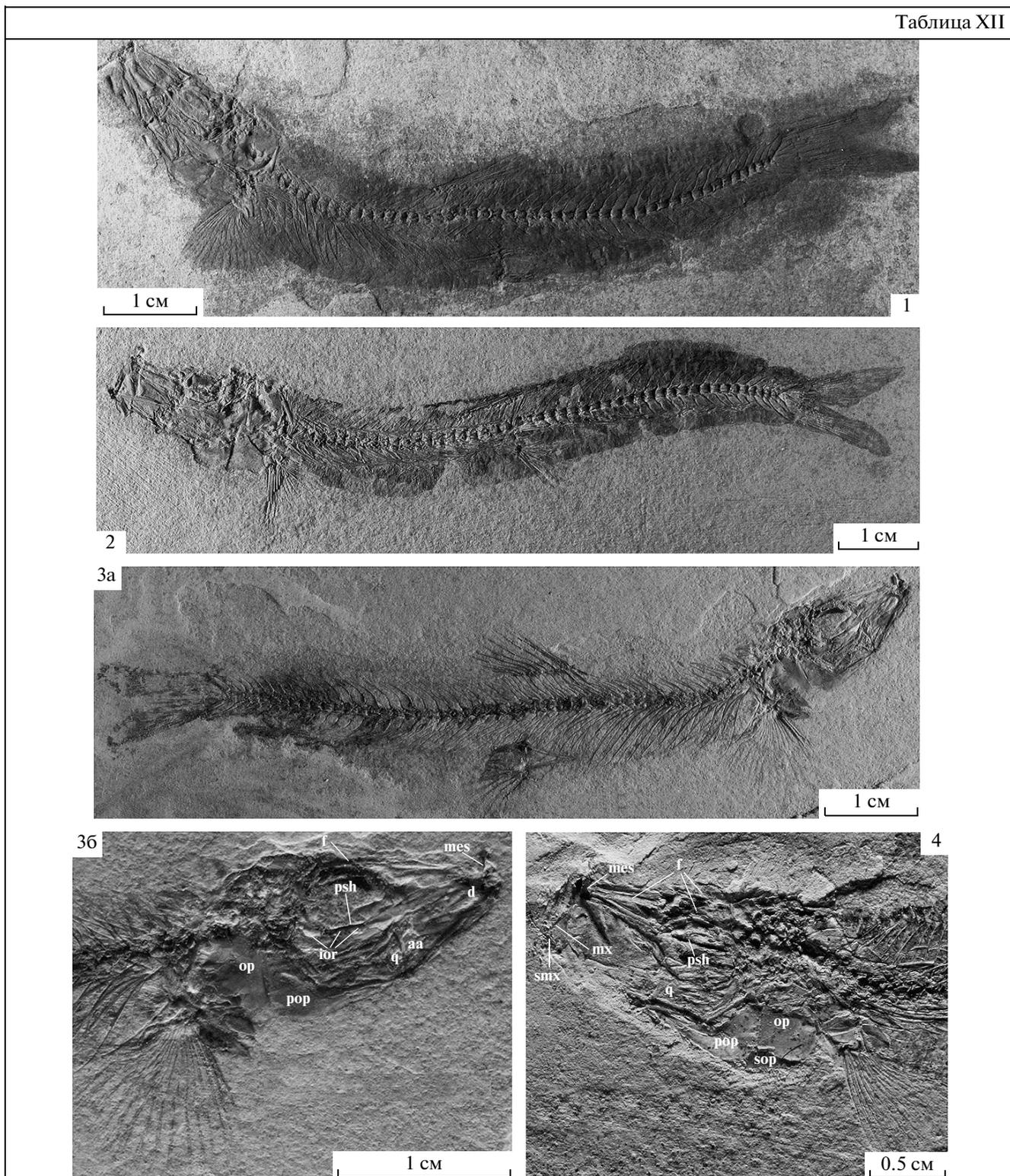
Л е к т о т и п – НРМ 1295-89, полный скелет, изображен: Gorjanović-Kramberger, 1884, с. 78, табл. XIII, фиг. 8; обозначен здесь; Хорватия, жупания г. Загреб, Долье; сарматский ярус, нижний (волынский) подъярус.

О п и с а н и е (рис. 2, з; 3, з). Небольшие рыбы с сильно удлинённым, низким телом и стандартной длиной до 95 мм. Линия спины почти прямая, брюхо слабо выпуклое. Высота тела на вертикали переднего края основания спинного плавника содержится 6.3–7.3 раза в SL. Минимальная высота тела составляет 43–53% максимальной высоты тела, или 6–7% SL. Голова большая, ее длина содержится 3.6–4 раза в SL, а высота у затылка – 7.9–8.5 раз.

Линия крыши черепа прямая. Рыло заостренное. Череп узкий. *Bulla prootica* в 2–2.5 раза больше *bulla pterotica*. *Parasphenoideum* почти прямое в передней части, в пределах орбиты слабо изгибается книзу и проецируется в ее нижней трети. Лобные кости гладкие, с хорошо выраженным заглазничным поперечным гребнем.

Рот конечный. *Præmaxillare* маленькое, субтреугольное, без заметной медиальной вырезки. *Maxillare* саблевидное, высокое (рис. 2, з). Индекс высоты кости Mx_2 0.35–0.4. Вентральный край заметно выпуклый и не озублен. Задний конец кости приострен, доходит до вертикали переднего края орбиты, в норме не заходя за нее. Сочленовный отросток длинный, тонкий, отходит от кости под углом 130–140°. Индекс длины отростка Mx_1 составляет 0.55–0.63. *Supramaxillaria* развиты хорошо, переднее крупное, длинное, расширяющееся к заднему концу. Дорсальный и вентральный края заднего *supramaxillare* дугообразные, развиты примерно одинаково. Индекс высоты кости Smx_2 составляет 0.42, а длины отростка Smx_1 – около 0.4. *Hypomaxillare* отсутствует. Профиль нижней челюсти имеет форму трапеции с округлым дорсальным краем. Нижняя челюсть практически не выступает за пределы верхней и сочленяется с черепом на вертикали переднего края ор-

Таблица XII



Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–4. *Sarmatella vukotinovici* (Kramberger, 1884): 1 – лектотип НРМ 1295–89, полный скелет; 2 – экз. НРМ 204, полный скелет; 3 – экз. НРМ 230: 3а – полный скелет, 3б – череп; 4 – экз. НРМ 199, череп (фрагмент полного скелета); обозначения костей см. в тексте; Хорватия, жупания г. Загреб, левый берег р. Сава, 8–10 км к северо-западу от северной окраины г. Загреб; средний миоцен, нижний сармат.

биты, редко сразу за ним. Anguloarticulare субтреугольное, с хорошо развитым сочленовным отростком с индексом длины Aa_2 0.14–0.16. Передний край кости слабо вогнут в средней части. Индекс высоты anguloarticulare Aa_1 – 0.7–0.77. Dentale не озублено. Симфизная область низкая, умеренной длины, антеровентральный угол закруглен. Антеродорсальный край dentale несет хорошо заметное, протяженное углубление. Задний край кости не несет заметных углублений. Угол схождения осевых лучей переднего края dentale составляет около 54° . В целом, dentale высокое и длинное, индекс высоты кости D_1 около 0.5. Дорсальный край quadratum без выраженной выемки.

Праеореперкулум большое, узкое (рис. 3, з). Горизонтальная ветвь кости существенно уже вертикальной и сопоставима с ней по длине или немного короче ее. Ветви праеореперкулум соединяются под углом около 124° . Индекс длины горизонтальной ветви Por_1 составляет 0.67–0.77, а высоты Por_4 – 0.2–0.24. Индекс высоты вертикальной ветви Por_3 0.75–0.8, а длины Por_2 – 0.35–0.4. Отношение высоты горизонтальной ветви к длине вертикальной (Por_3) – 0.53–0.7. Ореперкулум широкое и гладкое. Задний край несет глубокую выемку, а нижняя половина кости визуальнее больше верхней. Постероventральный угол ореперкулум округлый. Индекс длины кости Or_1 составляет 0.55–0.65, а высоты у переднего края Or_2 – 0.62–0.67. Suboreperculum длинное, клиновидное, с высоким, хорошо развитым отростком. Индекс длины отростка Sor_1 0.17, а высоты кости Sor_2 – 0.38. Форма interoreperculum у изученных экземпляров неизвестна.

Лучей жаберной перепонки 7, их форма на изученных образцах неразличима.

Линия позвоночника проходит чуть выше продольной оси туловища. Позвонков 53–54. Туловищных – 38–39, из них 5–6? передних перекрыты ореперкулум. Туловищные позвонки прямоугольные и сравнительно короткие. Невральные отростки туловищных позвонков длинные (длина соответствует длине 3.5–4-х позвонков), тонкие, изогнутые, отходят от начала тел позвонков под углом около 60° и не срастаются между собой вплоть до уровня 25–26 позвонка. Наибольшей длины невральные отростки достигают сразу за спинным плавником. Хвостовых позвонков 15–16. Их невральные отростки примерно равны по длине гемальным и отходят от начала тел позвонков под углом примерно 45° – 50° . Межмышечные косточки многочисленные, развиты на всем протяжении позвоночного столба, за исключением области скелета хвостового плавника. Ребра в количестве 33–34 пары, включая рудиментарные ребра последних четырех туловищных позвонков, очень тонкие, длинные, доходят до линии брюха.

Спинной плавник высокий (его высота равна длине примерно 8-ми позвонков, наиболее длин-

ным является третий луч), начинается на уровне 22–24-го туловищного позвонка. Длина основания спинного плавника достигает 12–14 мм (10–13% SL). Спинной плавник содержит 15–16 лучей, поддерживаемых 16–17-ю интерапофизами (первый интерапофиз свободный). Supraneuralia около 12.

Анальный плавник сильно смещен к хвосту. Начало анального плавника лежит напротив 3–4-го хвостового позвонка, а окончание – на вертикали 10–11-го хвостового позвонка. Наибольшая высота анального плавника (длина 2–3-го лучей) достигает длины 3–4 позвонков, а длина основания – 10–14% SL. Анальный плавник состоит из 13–16 лучей, поддерживаемых 12–15-ю интерапофизами. Последние два луча удлинены и крепятся к одному интерапофизу.

Грудные плавники умеренной длины (10–13% SL), заострены и прикрепляются низко (чуть выше линии брюха). Состоят из 17–19 лучей, второй и третий лучи самые длинные.

Брюшные плавники длинные (длина соответствует длине примерно 6–ти позвонков). Они начинаются примерно под 27-м позвонком, напротив задней трети основания спинного плавника, ближе к его заднему краю. В брюшных плавниках 9 лучей.

Хвостовой плавник очень глубоко вырезан. Длина средних лучей хвостового плавника составляет 5–6% SL. Крайние лучи примерно в 2.5–3 раза длиннее средних. Главных лучей 19, дополнительных – 10 (?). В скелете хвостового плавника 2 удлинённых, палочковидных epuralia, 6 аутогенных huralia и 1 parhuralia, слитое с первым преуральным позвонком.

Поперечных рядов чешуй около 55. Вентральный ряд килевых чешуй образует слабо выраженный киль, не заходящий на горло и немного не доходящий до анального плавника. Перед брюшными плавниками 22–24 килевых чешуй, за ними – 10–12.

Размеры. Измерения проведены по 10 экз. *S. vukotinovi*, SL колеблется от 62 до 95 мм. SL лектотипа 72.5 мм. Морфометрические данные в % от SL: Ar – 24–28, tu – 12–14, H – 13–16, h – 6–7, aD – 47–52, D_1C – 38–42, aV – 55–59, aA – 77–81, A_1C – 7–10, ID – 10–13, IA – 10–14, IP – 10–13, PV – 33–35, VA – 24–28, IC – 5–6; в % от Ar : Ar – 32–35, rs – 23–30, sp – 37–42, lmx – 35–42, lmd – 39–50.

С р а в н е н и е. От остальных видов рода отличается незначительным выступанием нижней челюсти вперед относительно рыла, меньшей высотой головы tu (12–14% SL против 17–22% у остальных видов), меньшими значениями H и h (13–16% и 6–7% SL соответственно против 17–22% и 7–10% у остальных видов), большим преддорсальным расстоянием (47–52% SL против 43–47% у остальных видов), меньшей длиной грудных плавников (10–13% SL против 13–18%) и

большим пектовентральным расстоянием (33–35% SL против 26–35% у остальных видов).

От *S. tsurevica* дополнительно отличается менее высоким *maxillare* (индекс высоты кости 0.35–0.4 против 0.4–0.5), меньшими значениями постдорсального расстояния (38–42% SL против 42–43%), большими значениями превентрального расстояния (55–59% SL против 53–55%), меньшим предглазничным расстоянием (32–35% Ар против 35–39%), большей длиной *maxillare* (35–42% Ар против 33–35%), большим числом позвонков (53–54 против 44–46), большим числом хвостовых позвонков в частности (15–16 против 12–14), меньшим числом лучей в спинном плавнике (15–16 против 18–20), а также числом килевых чешуй: 22–24 против 13–14 перед брюшными плавниками и 10–12 против 10–11 за ними у *S. tsurevica*.

От *S. pshekhensis* этот вид также отличают менее высокое *maxillare* (индекс высоты кости 0.35–0.4 против 0.42–0.5), большее значение превентрального расстояния (57–61% SL вместо 53–56%), меньшая длина анального плавника (10–14% SL против 14–15%), меньшее значение заглазничного расстояния (37–42% Ар против 45–50%), большее число позвонков (53–54 против 48–50), меньшее число лучей в анальном плавнике (13–16 против 18) и большее число килевых чешуй перед брюшными плавниками (22–24 против 13–14).

Дополнительные отличия от *S. doljeana* см. в описании этого вида.

Распространение. Средний миоцен, сарматский ярус, нижний (волынский) подъярус; Хорватия, Сербия, Румыния, Россия (Дагестан).

Материал. 10 полных скелетов взрослых особей, сохранность хорошая; коллекция Д. Крамбергера (сборы 1883–1884 гг.) из Хорватского музея естествознания, НРМ 89, 90, 199–204, 230, 236; материал из нижнесарматских местонахождений Подсусед и Долье.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Е.К. Сычевской (ПИН РАН) и А.Ф. Банникову (ПИН РАН) за всестороннюю помощь в работе и С. Япунжич (НРМ) за предоставленный ископаемый материал из местонахождений Хорватии. Настоящее исследование поддержано грантом РФФИ № 13-04-01202.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анђелковић Ј.* Прилог познавању доњосарматских риба са територије Београда // Геол. анали Балк. п-ова. 1962. Књ. 29. С. 115–127.
- Анђелковић Ј.* Род *Clupea* из доњег сармата Београда // Геол. анали Балк. п-ова. 1964. Књ. 31. С. 161–167.
- Анђелковић Ј.* Терцијарне рибе Србије // Геол. анали Балк. п-ова. 1970. Књ. 35. С. 281–365.
- Байкина Е.М.* Новый род сельдевых (*Pisces*, *Clupeiformes*, *Clupeidae*) из сарматских отложений Восточного Паратетиса (Краснодарский край) // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 79–87.
- Данильченко П.Г.* Надотряд *Teleostei*. Костистые рыбы // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964. С. 396–472.
- Данильченко П.Г.* Отряд *Clupeiformes* // Ископаемые костистые рыбы СССР. М.: Наука, 1980. С. 7–26 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Издание четвертое. Второе, исправленное издание русского перевода. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. 223 с.
- Меннер В.В.* Класс *Pisces*. Рыбы // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 13. Неоген. М.: Госгеолитиздат, 1949. С. 346–360.
- Световидов А.Н.* Сельдевые (*Clupeidae*). Фауна СССР. Рыбы. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 331 с.
- Анђелковић Ј.С.* Tertiary fishes of Yugoslavia. A stratigraphic-paleontologic-paleoecological study // *Palaeontol. Jugosl.* 1989. Sv. 38. S. 1–121.
- Gorjanović-Kramberger D.* Die Jungtertiäre Fischfauna Croatiens. II Theil // *Beitr. Paläontol. Österr.-Ung. Orient.* 1884. Bd 3. H. 2. S. 65–86.
- Gorjanović-Kramberger D.* *Palaeoichthyologische Beiträge* // *Mitt. Geol. Anst. Budapest.* 1902. V. 14. Pt 1. S. 1–21.
- Heckel J.J.* Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Österreichs // *Denkschr. Kais. Acad. Wiss., math-naturwiss. Kl.* 1850. Bd 1. S. 201–242.
- Kner R.* Ueber einige fossile Fische aus den Kreide- und Tertiär-Schichten von Comen und Podsused // *Sitz.-Ber. Akad. Wiss., math-naturwiss. Kl.* 1863. V. 48. Pt. 1. S. 126–148.
- Paucă M.* *Teleostéens fossilés du Tertiaire roumain* // *C. R. Séances Inst. Géol. Roum.* 1938. T. 22. S. 121–135.
- Rückert-Ülkümen N.* Tertiäre Fische aus Thrakien und Dardanellen (Türkei) // *Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul. Ser. B.* 1960. T. 28. S. 65–108.
- Whitehead P.J.P., Nelson G.J., Wongratana T.* Clupeoid fishes of the World (Suborder Clupeoidei). Pt 1 – Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae // *FAO Fish. Synop.* 1985. V. 7. P. 305–579.

A Revision of *Clupea doljeana* Kramberger and *Sarmatella vukotinovici* (Kramberger) (*Pisces*, *Clupeidae*) from the Sarmatian of Croatia

E. M. Baykina

Based on the analysis of skull and postcranial morphology, the species *Clupea doljeana* Kramberger, 1884, *Illusionella tsurevica* Baykina, 2012, and *I. pshekhensis* Baykina, 2012 are transferred to the genus *Sarmatella* Menner, 1949. Emended descriptions of *Clupea doljeana* Kramberger, 1884 and *Sarmatella vukotinovici* (Kramberger, 1884) are provided. The genus *Illusionella* Baykina, 2012 is synonymized under *Sarmatella* Menner, 1949.

Keywords: *Pisces*, *Clupeidae*, *Illusionella*, *Sarmatella*, *Clupea doljeana*, Sarmatian, Croatia