

	Название статьи	Страницы	Цит.
<input type="checkbox"/>	НОВЫЕ ВИДЫ ПЛАНКТОННЫХ ФОРАМИНИФЕР РОДА LIUENELLA ИЗ СРЕДНЕГО-ВЕРХНЕГО ТУРОНА КРЫМА, УКРАИНА Корчагин О.А.	3-6	0
<input type="checkbox"/>	РЕВИЗИЯ ПЕРМСКОГО СЕМЕЙСТВА АММОНОИДЕЙ THALASSOCERATIDAE HYATT Леонова Т.Б., Бойко М.С.	7-16	2
<input type="checkbox"/>	АММОНИТЫ РОДА CADOCERAS (CARDIOCERATIDAE) ИЗ ВЕРХОВ БАТА НИЗОВ КЕЛЛОВЕЯ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА (ИНГУШЕТИЯ) Митта В.В.	17-25	0
<input type="checkbox"/>	НОВЫЕ ДЛИННОУСЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (INSECTA: DIPTERA) ПОЗДНЕЙ ЮРЫ МОНГОЛИИ Лукашевич Е.Д.	26-33	3
<input type="checkbox"/>	ПЕРВАЯ НАХОДКА ЖУКОВ-ЛОЖНОСЛОНИКОВ (COLEOPTERA: ANTHRIBIDAE) В ЮРЕ КАЗАХСТАНА Легалов А.А.	34-37	3
<input type="checkbox"/>	ICRIODUS JEJUNUS НОВЫЙ ВИД КОНОДОНТОВ ИЗ МОСОЛОВСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ (СРЕДНИЙ ДЕВОН, ЭЙФЕЛЬ) ВОРОНЕЖСКОЙ АНТЕКЛИЗЫ Назарова В.М.	38-41	1
<input type="checkbox"/>	KYRGYZSAURUS ВУКНАНСЧЕНКОИ GEN. ET SP. NOV. НОВОЕ ПРЕСМЫКАЮЩЕЕСЯ ИЗ ТРИАСА ЮГО-ЗАПАДНОГО КЫРГЫЗСТАНА Алифанов В.Р., Курочкин Е.Н.	42-50	0
<input type="checkbox"/>	НОВЫЙ ПЛЕЗИОЗАВР СЕМЕЙСТВА ARISTONECTIDAE ИЗ РАННЕГО МЕЛА ЦЕНТРА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ Березин А.Ю.	51-61	0
<input type="checkbox"/>	О НАХОДКЕ ТОМИСТОМНОГО КРОКОДИЛА (CROCODYLIDAE, TOMISTOMINAE) В СРЕДНЕМ ЭОЦЕНЕ УКРАИНЫ Звонок Е.А., Скучас П.П.	62-65	0
<input type="checkbox"/>	HIPPOTRAGINAE (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) ИЗ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ТУВЫ Дмитриева Е.Л., Сердюк Н.В.	66-74	0
<input type="checkbox"/>	ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ БОЛЬШЕРОГИХ ОЛЕНЕЙ (CERVIDAE, MEGACERINI) Вислобокова И.А.	75-90	0
<input type="checkbox"/>	ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА DOLICHOPITHECUS (PRIMATES, COLOBIDAE) ИЗ ПЛИОЦЕНА ПРИДНЕСТРОВЬЯ Мащенко Е.Н., Марарескул В.А.	91-99	0
<input type="checkbox"/>	НОВЫЕ ВИДЫ ТЕРМОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ В РАННЕОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ КРАСКИНО (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ) КАК ПОДТВЕРЖДЕНИЕ ЕЕ СУБТРОПИЧЕСКОГО ОБЛИКА Павлюткин Б.И.	100-106	1
<input type="checkbox"/>	ЭВОЛЮЦИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ: ГИПЕРБОЛА ИЛИ ЭКСПОНЕНТА? Дмитриев В.Ю.	107-110	0
<input type="checkbox"/>	ВЛАДИМИР АЛЕКСАНДРОВИЧ САБЛИН (1932-2011)	111-112	0

УДК 593.12:551.763.32(477.9)

НОВЫЕ ВИДЫ ПЛАНКТОННЫХ ФОРАМИНИФЕР РОДА LIUENELLA ИЗ СРЕДНЕГО-ВЕРХНЕГО ТУРОНА КРЫМА, УКРАИНА

© 2011 г. О. А. Корчагин

Геологический институт РАН
e-mail: okorhagin01@gmail.com

Поступила в редакцию 15.09.2010 г.
Принята к печати 09.02.2011 г.

Из среднего-верхнего турона Крыма описаны два новых вида рода *Liuellenella* Georgescu, 2010. Отличительной особенностью *Liuellenella* является кратерообразная форма пор на поверхности раковин. Новые виды уточняют диагноз рода *Liuellenella*, его стратиграфический диапазон и палеобиогеографическое распространение.

В последние годы существенно возросло внимание исследователей к изучению планктонных фораминифер верхнего мела, усилился поиск новых критериев их классификации и возможностей их применения при решении прикладных задач био-стратиграфии, палеоклиматологии и палеобиогеографии.

Недавно в кампанских отложениях Фолклендского плато (скв. 511) в Южной Атлантике была выделена и описана новая группа бескилевых планктонных фораминифер, отличающаяся от всех известных меловых фораминифер наличием крупных редких пор кратерообразной формы на поверхности раковин и выделенная в самостоятельный род *Liuellenella* Georgescu, 2010 (= *Liuella* Georgescu, 2008) с типовым видом *Liuella falklandica* (= *Hedbergella loetterli* (Nauss) sensu Krasheninnikov et Basov, 1983) (Georgescu, 2008, 2010). На основании сделанных находок была также предложена уточненная схема филогенетического эволюционного развития хедбергеллид в позднем мелу с четырьмя этапами (Georgescu, 2008). Согласно высказанному предположению, род *Liuellenella* обособился от вида *Hedbergella planispira* (Tappan) в начале кампана, а сам род встречается исключительно в Южном полушарии (Georgescu, 2008).

Следует отметить, что такой признак как форма пор (лунковидная) был известен давно и исключительно у миоцен-голоценовых планктонных фораминифер (Orbigny, 1826). С середины прошлого века этот признак стал использоваться для построения классификации планктонных фораминифер, в частности в качестве критерия выделения родов (например, рода *Neogloboquadryna* Bandy, Frerichs et Vincent, 1967) (Bandy et al., 1967). Примечательно, что и среди меловых планктонных фораминифер из осадков Фолклендского плато (скв. 511) ранее изображались формы, ошибочно отнесенные к популяциям таких известных видов как *Hedbergella loetterli*

(Nauss) (Krasheninnikov, Basov, 1983, табл. 6, фиг. 1–4), *H. holzli* (Hagn et Zeil) (Krasheninnikov, Basov, 1983, табл. 5, фиг. 12–13), *H. crassa* (Bolli) (Krasheninnikov, Basov, 1983, табл. 5, фиг. 1), *Whiteinella baltica* Douglas et Rankin (Krasheninnikov, Basov, 1983, табл. 7, фиг. 6), на гладкой или почти гладкой поверхности раковин которых отчетливо видны крупные редкие поры (Krasheninnikov, Basov, 1983). Однако, особая форма пор, их размеры и плотность распределения на поверхности раковин, отчетливо видимые на фотографиях, не были отражены в описаниях и использованы для классификации.

Впоследствии там же, в верхнемеловых осадках Фолклендского плато (скв. 511), были подтверждены находки раковин с редкими крупными порами, названными “кратерообразными” (crater-like) (Georgescu, 2008). В частности были найдены планктонные фораминиферы, ранее отнесенные к виду *Hedbergella loetterli* (Krasheninnikov, Basov, 1983) и обладающие кратеровидными порами, покрывающими их поверхность (Georgescu, 2008). Так же, как и миоцен-голоценовые фораминиферы с крупными лунковидными порами были выделены в самостоятельный род *Neogloboquadryna*, планктонные фораминиферы с крупными кратеровидными порами из кампанских осадков Фолклендского плато были отнесены к новому роду *Liuellenella* Georgescu, 2010 с типовым видом *Liuellenella falklandica* (Georgescu) [= *Hedbergella loetterli* (Nauss) sensu Krasheninnikov, Basov, 1983] (Georgescu, 2008, 2010). Первоначально (Georgescu, 2008) новый род был назван *Liuella*. Однако оказалось, что с таким же названием уже существует род артропод, вследствие чего для рода планктонных фораминифер было предложено (Georgescu, 2010) новое название — *Liuellenella*.

Следовательно, среди меловых планктонных фораминифер был обнаружен и стал использоваться такой важный признак как форма пор, позволя-

ющий, на наш взгляд, совершенствовать их классификации с новых позиций. В последние годы классификация меловых планктонных фораминифер строилась по пути перегруппировки таксонов в рамках известных морфологических элементов.

Считалось, что род *Liuenella* представлен только одним — типовым видом (Georgescu, 2008). Однако из приведенных ранее данных (Krashennikov, Vasov, 1983) следует, что в составе этого рода могут присутствовать и другие виды. Изложенные в настоящей работе материалы, также показывают, что род *Liuenella* не является моновидовым и его представители встречаются не только в кампане, но и в среднем-верхнем туроне, а также имеют значительно более широкое географическое распространение, чем предполагалось — встречаются не только в Южном, но и в Северном полушарии, в частности, в Крыму. Необходимо также отметить, что еще один представитель этого рода — вид *Liuenella* sp., недавно был найден и в верхнем кампане Южного Кипра (Корчагин, 2011).

Так, при детальном изучении одного из разрезов туронских отложений в Крыму (Бьюк-Карасу), после просмотра большого количества (более 5000) экземпляров раковин планктонных фораминифер, выделенных по стандартной методике и очищенных в ультразвуковой ванне, в составе комплексов были обнаружены формы превосходной сохранности, обладающие характерными для рода *Liuenella* признаками — в первую очередь кратеровидными порами.

Детали морфологии найденных раковин позволяют выделить, по крайней мере, два новых вида, принадлежащие роду *Liuenella*. Примечательно, что среди обнаруженных экземпляров имеются раковины, обладающие округлой непористой (или с редкими порами) периферией камер, как у типичных *Liuenella*, а также округлой, покрытой порами периферией и приостренной периферией. Большинство изученных экземпляров, в отличие от типового вида рода *Liuenella* покрыты тонкими или даже грубыми шипами.

Следует подчеркнуть, что форма периферии — округлая или приостренная, а также периферия с порами или без пор — во всех современных классификациях используется для разграничения не столько видов, сколько родов и даже подсемейств. Поэтому не исключено, что описанные в данной работе виды могут в дальнейшем рассматриваться в составе других (новых) родов. Однако для окончательного решения родовой и/или надродовой принадлежности выявленных видов необходимо установить географические и стратиграфические особенности распространения как известного, так и описанных ниже новых видов, найти другие виды планктонных фораминифер с кратеровидными порами и попытаться установить устойчивость и сочетание отмеченных выше морфологических призна-

ков у разных форм. Пока же все планктонные фораминиферы с кратеровидными порами, с гладкой или тонкошиповатой поверхностью, без килей целесообразно рассматривать в составе одного рода *Liuenella*.

Подчеркнем также, что несмотря на то, что диагноз рода *Liuenella*¹ отличается от диагноза семейства Hedbergellidae (Loeblich, Tappan, 1987), мы так же, как и М. Георгеску (Georgescu, 2008) рассматриваем этот род в составе хебергеллид.

Раковины новых описанных ниже видов приурочены к верхней части белых массивных грубо-слоистых известняков, содержащих многочисленные конкреции и прослои черных и темно-серых кремней, а также прослои белых кремней и серых глин мощностью около 40 м, обнажающихся вдоль руч. Бьюк-Карасу, Центральный Крым, к северу от г. Белогорск (координаты обнажения 45°004'42.5" с. ш., 34°037'28.1" в. д.).

Совместно с новыми представителями *Liuenella* встречены разнообразные, весьма характерные для среднего и нижней-средней частей верхнего турона тепловодной области виды планктонных фораминифер: *Sigalitruca sigali* (Reichel), *Concavatotruncana*² *hagni* (Scheibnerova), *C. primitiva* (Dalbiez), *C. imbricata* (Mornod), *Marginotruncana* cf. *renzi* (Gandolfi), *Whiteinnella baltica* Douglas et Rankin, *Fingerina kingi* (Trujillo).

Ниже приводится дополненное описание рода *Liuenella* и описания двух новых видов.

Коллекция хранится в Геологическом институте РАН (ГИН РАН).

СЕМЕЙСТВО HEDBERGELLIDAE LOEBLICH ET TAPPAN, 1961

ПОДСЕМЕЙСТВО HEDBERGELLINAE LOEBLICH ET TAPPAN, 1961

Род *Liuenella* Georgescu, 2010

Liuenella: Georgescu, 2008, с. 157.

Liuenella: Georgescu, 2010, с. 206.

Типовой вид — *Liuenella falklandica* Georgescu, 2008 (Georgescu, 2008, табл. 1, фиг. 1–10); Южная Атлантика, Фолклендское плато; нижний кампан.

Диагноз. Раковина низко- и очень низкотрохоспиральная с шаровидными или почти шаровидными камерами, разделенными прямыми углубленными и радиальными сатурными швами; двояковыпуклая, почти симметричная со стороны периферии. Периферия широко округлая с широкой непористой полосой на раковинах последнего

¹ Для точной идентификации представителей рода *Liuenella* необходимо привлечение средств электронной микроскопии.

² Здесь и далее вслед за А. Лебликом и Х. Тэппэн (Loeblich, Tappan, 1987), род *Dicarinella* считается невалидным, а все относимые к нему виды рассматриваются в составе рода *Concavatotruncana*.

оборота. Основная апертура низко-средне арковидная, протягивается с периферического края в умбиликальную область и обрамлена непористой губой. Стенка кальцитовая, гиалиновая, пористая, размер пор колеблется от 1.7 до 3.1 мкм. Поверхность обычно гладкая, но может быть тонко- или среднешиповатой, от микро до грубопористой; покрыта мелкими или крупными кратеровидными порами.

Видовой состав. Кроме типового вида из кампанских осадков Фолклендского Плато (Атлантический океан), к рассматриваемому роду отнесен вид *Liuenella* sp. из верхнекампанских отложений Южного Кипра (Корчагин, 2011) и два новых вида, описываемых ниже.

Сравнение. От других родов меловых планктонных фораминифер род *Liuenella* отличается кратеровидной формой пор.

Liuenella nadinae Korchagin, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1, 2, табл. II, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида от латинского перевода старославянского имени Надежда в честь моей жены.

Голотип – ГИН РАН, № 4899/1, раковина; Крым, разрез Бьюк-Карасу; средний-верхний турон.

Описание. Раковина низкотрохоидная, лево- или правозавернутая, двояковыпуклая слегка асимметричная, с 2.5 оборотами спирали. Контур округлый или слегка овальный, сильно лопастной. В последнем обороте 5–6 слегка уплощенных с боковых сторон, постепенно возрастающих в размерах шарообразных камер. Ранние обороты хорошо различимы со спиральной стороны. Камеры раннего оборота либо располагаются в одной плоскости с камерами последнего оборота, либо слегка возвышаются над последним оборотом. Камеры со спиральной и умбиликальной сторон разделены прямыми радиальными углубленными септальными швами. Поверхность слегка шиповатая, может быть среднешиповатой или даже грубошиповатой, становится гладкой лишь на последней камере. С умбиликальной и спиральной сторон камеры последнего оборота покрыты незакономерно ориентированными кратеровидными порами, иногда кратеровидные поры удается различить и на камерах раннего оборота. Размер отверстий пор достигает 2.0 мкм в диаметре, диаметр кратеров – до 4.5 мкм. Главная апертура средне-арковидная внешнеумбиликальная-умбиликальная; умбиликальная область открытая широкая, частично прикрытая крупной пластиной главной апертуры и короткими реликтовыми надапертурными губами (портиками). Периферия широкоокруглая или овально-округлая, покрыта редкими мелкими цилиндрическими порами, без кратеров.

Размеры в мкм. У голотипа № 4899/1: большой диаметр 300, малый диаметр – 240, толщина ранних камер последнего оборота 50, толщина раковины в последнем обороте 130; у паратипа № 4899/2: большой диаметр 270, малый диаметр – 160, толщина ранних камер последнего оборота 70, толщина раковины в последнем обороте 100; у паратипа № 4899/3: диаметр 270, толщина ранних камер последнего оборота 70, толщина раковины в последнем обороте 80.

Изменчивость. Среди изученных раковин описываемого вида встречены экземпляры (паратип № 4899/2), обладающие кратеровидными порами, но имеющие более шиповатую, чем у других, поверхность камер, приостренную периферию и более широкую надапертурную пластину (портик?) главной апертуры; более широкие надапертурные пластины (портики) реликтовых апертур.

Сравнение. Новый вид отличается от остальных видов рода шиповатой, иногда грубошиповатой, а не гладкой поверхностью камер, а также более высокой спиралью раковины и возвышенным ранним оборотом раковины над последним оборотом, иногда приостренной периферией.

Материал. 10 раковин превосходной сохранности.

Liuenella praefalklandica Korchagin, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2

Название вида от праг *лат.* – до, и вида *Liuenella falklandica*.

Голотип – ГИН РАН, № 4899/4, раковина; Крым; разрез Бьюк-Карасу; средний-верхний турон.

Описание. Раковина очень низкотрохоидная, двояковыпуклая, с 2.5 оборотами спирали. Контур овальный, сильно лопастной; в последнем обороте 5.5–6 слегка уплощенных с боковых сторон, постепенно возрастающих в размерах шарообразных камер. Ранние обороты хорошо различимы со спиральной стороны, камеры последнего оборота слегка возвышаются ранними оборотами. Камеры разделены прямыми радиальными углубленными септальными и спиральными швами. Поверхность на начальных камерах последнего оборота слегка шиповатая, становится гладкой на поздних камерах последнего оборота. С умбиликальной и спиральной сторон камеры последнего оборота покрыты незакономерно ориентированными кратеровидными порами. Со спиральной стороны кратеровидные поры распространены чаще, чем с умбиликальной; размер поровых отверстий достигает до 1.0 мкм в диаметре, диаметр же кратеров вокруг поровых отверстий – до 2.3 мкм. Апертура средне-арковидная с неширокой надапертурной губой, протягивается от периферии в умбиликальную область. Умбиликальная область открытая широкая, частич-

но прикрытая реликтовыми надпертурными губами (портками). Периферия широко округлая, покрыта редкими мелкими цилиндрическими порадами, без кратеров.

Размеры в мкм. У голотипа № 4792/4: большой диаметр 180, малый диаметр — 130; толщина ранних камер последнего оборота 50, толщина раковины в последнем обороте 90.

Сравнение. Новый вид обладает большим морфологическим сходством с типовым видом рода, от которого отличается тонкошиповатой, а не гладкой поверхностью раковины, более плотным расположением кратерообразных пор с умбиликальной и спиральной сторон, а также пористой периферией камер последнего оборота. От вида *Liuenella* sp. из верхнего кампана (Корчагин, 2011) отличается шиповатой, а не ровной поверхностью раковины.

Материал. 12 раковин хорошей сохранности.

Работа выполнена по проекту РФФИ № 09-05-92667-ИНД а. Автор признателен проф. Н.Ю. Брагину (ГИН РАН) за поддержку проведенных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Корчагин О.А. Планктонные фораминиферы и биостратиграфия верхнего кампана-нижнего маастрихта формации Мони, Южный Кипр // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 5. С. 1–21.
- Bandy O. L., Frerichs W. E., Vincent F. Origin, development, and geologic significance of *Neogloboquadrina* Bandy, Frerichs et Vincent, gen. nov. // Contrib. Cushman Found. Foramin. Res. 1967. V. 18. P. 152–157.
- Georgescu M.D. A new planktic foraminifer (family Hedbergellidae Loeblich and Tappan, 1961) from the Lower Campanian sediments of the Falkland Plateau, South Atlantic Ocean (DSDP Site 511) // J. Foramin. Res. 2008. V. 38. № 2. P. 157–161.
- Georgescu M.D. *Liuenella*, a new name for *Liuelia* Georgescu, 2008 // J. Foramin. Res. 2010. V. 40. № 2. P. 206.
- Krasheninnikov V.A., Basov I.A. Stratigraphy of Cretaceous sediments of the Falkland Plateau based on planktonic foraminifers, Deep Sea Project, leg 71 // Init. Rep. DSDP. 1983. V. 71. P. 789–820.
- Loeblich A.R. Jr., Tappan H. Foraminiferal genera and their classification. N.Y.: Van Nostrand Reinold Co., 1987. 970 p.
- Orbigny A. Tableau methodique de la classe des Cephalopodes // Ann. Sci. Natur. 1826. T. 7. P. 245–314.

Объяснение к таблице I

Масштабная линейка 50 мкм

Фиг. 1, 2. *Liuenella nadinae* sp. nov.: 1 — голотип ГИН, № 4899/1: 1а — со спиральной стороны, 1б — с умбиликальной стороны, 1в — со стороны периферии, 1г — увеличенный фрагмент поверхности периферии раковины (рамка на фиг. 1в); 2 — паратип ГИН, № 4899/2: 2а — со спиральной стороны, 2б — с умбиликальной стороны, 2в — со стороны периферии, 2г — увеличенный фрагмент поверхности периферии раковины (рамка на фиг. 2в); обр. 09-13-28.

Объяснение к таблице II

Масштабная линейка 50 мкм

Фиг. 1. *Liuenella nadinae* sp. nov., паратип ГИН, № 4899/3: 1а — со спиральной стороны, 1б — с умбиликальной стороны, 1в — со стороны периферии.

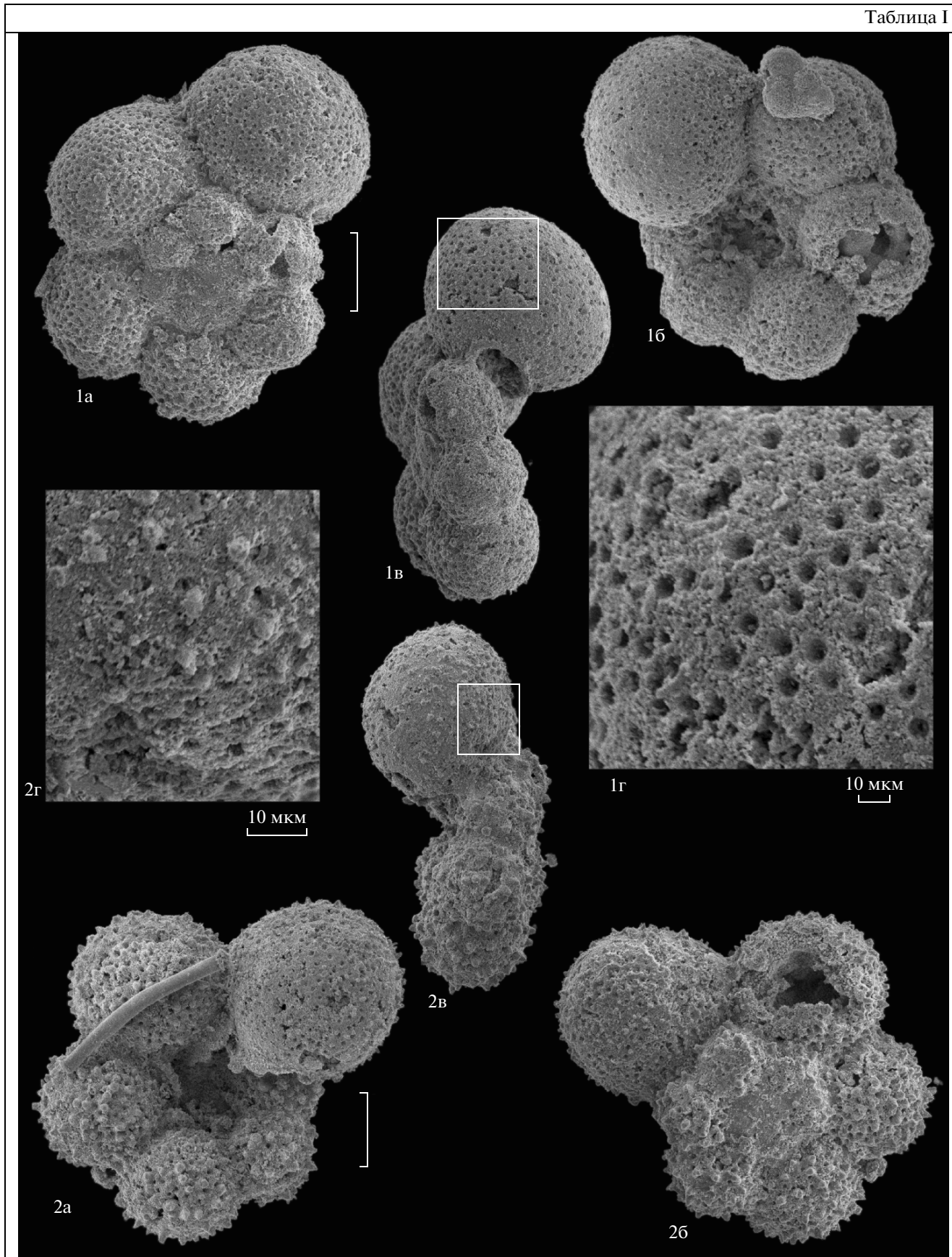
Фиг. 2. *Liuenella prae-falklandica* sp. nov., голотип ГИН, № 4899/4: 2а — со спиральной стороны, 2б — с умбиликальной стороны, 2в — со стороны периферии, 2г — увеличенный фрагмент поверхности периферии раковины (рамка на фиг. 2в); обр. 09-13-28.

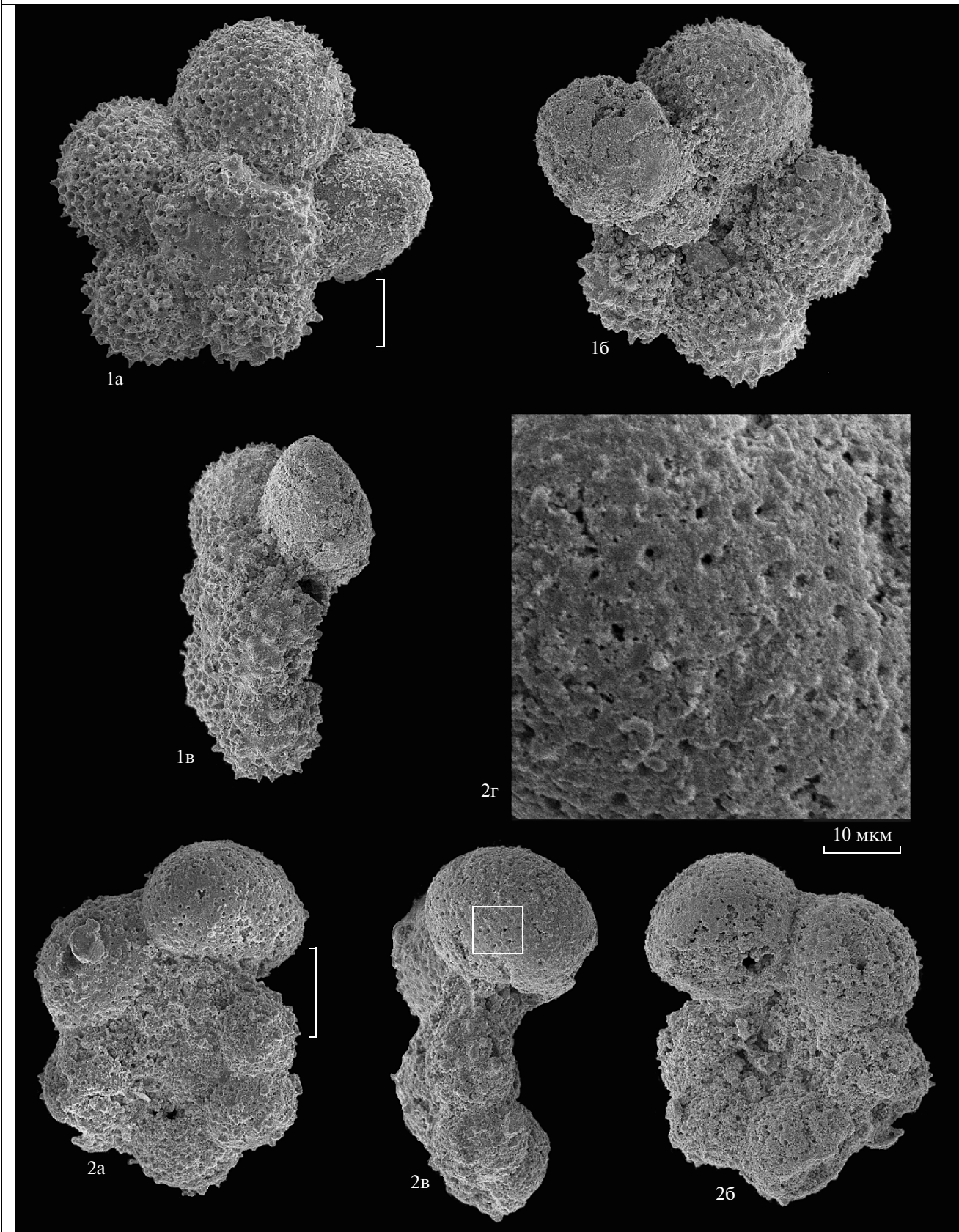
New Species of Planktonic Foraminifers of the Genus *Liuenella* from the Middle–Upper Turonian of the Crimea, Ukraine

O. A. Korchagin

Two new species of the genus *Liuenella* Georgescu, 2010 from the Middle–Upper Turonian of the Crimea are described. A distinctive feature of *Liuenella* is the crater-like shape of pores on the shell surface. Based on characters of the new species, the diagnosis of the genus *Liuenella*, its stratigraphic range, and paleobiogeographical distribution are supplemented.

Keywords: Foraminifera, new taxa, Middle–Upper Turonian, Crimea, Ukraine.





УДК 564.53:551.736

РЕВИЗИЯ ПЕРМСКОГО СЕМЕЙСТВА АММОНОИДЕЙ THALASSOCERATIDAE HYATT

© 2011 г. Т. Б. Леонова, М. С. Бойко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: tleon@paleo.ru, boikomaxim@mail.ru

Поступила в редакцию 10.02.2011 г.

Принята к печати 14.02.2011 г.

В статье проанализирована история изменения взглядов на систематику и родственные связи позднепалеозойских аммоноидей семейства *Thalassoceratidae*, изложены представления авторов о составе и путях развития этой группы. Предложены и обоснованы ревизованные классификация и филогенетическая схема талассоцератид, приведены уточненные сведения о стратиграфическом и географическом распространении на видовом уровне. Исследование начальных оборотов *Thalassoceras gemmellaroi*, *Aristoceras appressum* и *Prothalassoceras bashkiricum* показало, что сифон занимает не-вентральное положение на протяжении всего первого оборота.

Талассоцератиды – немногочисленная группа очень своеобразных позднепалеозойских аммоноидей, включающая по разным данным от пяти до восьми родов, распространенных в верхнекаменноугольных, нижне- и среднепермских отложениях. Следует отметить, что представители этой группы обнаружены в самых разных регионах вне зависимости от их палеогеографической принадлежности (Арктическая Канада, США, Сицилия, Крым, Урал, Памир, Тимор и Австралия) (рис. 1). При этом

следует отметить, что в тафоценозах они обычно представлены весьма ограниченным числом экземпляров (обычно один, два, иногда до десятка экземпляров в местонахождении), что, вероятно, отражает их реальную роль в сообществах аммоноидей. Исключение составляют лишь южноуральские виды из верхнекаменноугольных и верхнеартинских местонахождений, в которых собрано несколько сотен экземпляров талассоцератид.



Рис. 1. Схема расположения находок талассоцератид.

За время изучения семейства *Thalassoceratidae* Hyatt, 1900 было высказано немало самых разноречивых суждений относительно его таксономического состава и филогенетических связей. В.Е. Руженцев (1950) подробно рассмотрел историю развития этого таксона в составе пяти родов: *Gleboceras* Ruzhencev, 1950 и основного филогенетического ряда: *Eothalassoceras* Miller et Furnish, 1940 → *Prothalassoceras* Böse, 1919 → *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887 → *Epithalassoceras* Miller et Furnish, 1940, при этом шестой род — *Aristoceras* Ruzhencev, 1940 включил вместе с родом *Eumorphoceras* Girty, 1909 в состав предложенного им семейства *Eumorphoceratidae* (Руженцев, 1940). Несколько позднее тот же автор (Руженцев, 1960) ввел семейство талассоцератид в состав надсемейства *Dimorphoceratoidea* Hyatt, 1884, разделив его на два подсемейства *Thalassoceratinae* Hyatt, 1900 и *Yinoceratinae* Ruzhencev, 1960. В состав номинативного подсемейства, кроме ранее перечисленных четырех основных родов, он включил роды *Aristoceras* и *Aristoceratoides* Ruzhencev, 1960. Вместе с этим, Руженцев вывел из состава талассоцератин род *Gleboceras*, объединив последний с родом *Yinoceras* Chao, 1954 в новое подсемейство *Yinoceratinae*. Спустя почти 20 лет талассоцератоидеи были возведены в ранг самостоятельного надсемейства (Руженцев, Богословская, 1978). В его состав вошли два семейства: пермское *Thalassoceratidae* и каменноугольное *Bisatoceratidae* Miller et Furnish, 1957. В соответствии с новой версией, семейство *Thalassoceratidae* стало рассматриваться в составе прежнего номинативного подсемейства (основного филогенетического ряда и рода *Aristoceras*). Род *Aristoceratoides* был перенесен в подсемейство *Yinoceratinae* (*Yinoceras*, *Gleboceras*, *Aristoceratoides*), его ранг был повышен до семейства, которое, в свою очередь, было включено в состав надсемейства *Gonioloboceratoidea* Spath, 1934. Даже этот краткий обзор изменений взглядов одного автора показывает, что проблема состава, происхождения и родственных связей талассоцератид еще далека от своего решения.

Десять лет назад коллектив авторов (Shigeta et al., 2001), подробно изучив под электронным микроскопом строение первых оборотов 40 видов каменноугольных и пермских аммоноидей, выделил среди них семь морфотипов внутреннего строения начальных оборотов, присвоив им названия соответствующих родов: *Epicanites*, *Neopronorites*, *Daraelites*, *Goniatites*, *Marathonites*, *Agathiceras*, *Thalassoceras*. По мнению этих исследователей, морфотип *Thalassoceras* характеризуется эллиптической формой цекума, короткой просептой, сближенными просептой и примасутурой и субцентральной начальной позицией сифона. От наиболее близких морфотипов *Marathonites* и *Agathiceras* этот тип отличается только последним параметром (у морфотипа *Agathiceras* начальная позиция сифона центральная, а у *Marathonites* —

вентральная). Я. Шигета и др. (Shigeta et al., 2001) исследовали продольные шлифовки трех видов талассоцератид: *Thalassoceras gemmellaroï*, *Eothalassoceras inexperans* и *Bisatoceras* sp., для всех были получены одни и те же результаты. Сифон у всех изученных форм занимает сначала субцентрально-вентральное положение, а к началу второго оборота он становится вентральным, то есть обычным для всех гониатитов. Хорошо известно, что положение сифона является признаком очень высокого таксономического ранга, так как входит в состав основных конструктивных структур раковины аммоноидей. Талассоцератида являются второй группой, относимой большинством исследователей к отряду гониатитов, в которой сифон не является вентральным с самого начала. Этот признак был давно известен у агатицератид, у которых сифон занимает не-вентральное положение на протяжении четырех оборотов. Последнее обстоятельство заставило одного из авторов этой статьи (Leonova, 2002) вывести агатицератид из состава *Goniatitida*. Занимаясь ревизией семейства *Thalassoceratidae*, мы провели исследования шлифовок трех видов талассоцератид — *Thalassoceras gemmellaroï* Karpinsky, 1889, *Aristoceras appressum* Ruzhencev, 1940 и *Prothalassoceras bashkiricum* Ruzhencev, 1950. В результате было выявлено, что положение сифона у них сохраняет не-вентральное (субцентрально-вентральное) положение на протяжении всего первого оборота (табл. III, фиг. 1–3, см. вклейку). На данном этапе исследования мы не делаем из этих фактов никаких выводов относительно систематики на уровне отрядов и подотрядов. Несомненно одно, *Thalassoceratinae* и *Aristoceratinae* являются родственными группами, которые совершенно справедливо включены в одно семейство.

В последнее десятилетие были предложены две версии классификации семейства *Thalassoceratidae*. По одной из них (Leonova, 2002) семейство было подразделено на два подсемейства: первое — *Thalassoceratinae* с родами *Gleboceras*, *Eothalassoceras*, *Prothalassoceras*, *Thalassoceras*, *Epithalassoceras* и второе — *Aristoceratinae* с родами *Aristoceras*, *Allothalassoceras* и *Aristoceratoides*. Позднекаменноугольный род *Gleboceras*, у которого при достаточно узких остроконечных ветвях вентральной лопасти наблюдается зазубренность основания наружной боковой и умбиликальной лопастей, выделялся в особую тупиковую итеративную линию, образовавшуюся в период становления талассоцератид. Подсемейство *Yinoceratinae* (роды *Yinoceras* и *Lanceoloboceras* Zhao et Zheng, 1977) рассматривалось в составе семейства *Pseudohaloritidae* Ruzhencev, 1957 отряда *Tornoceratida*. К тем же выводам о систематическом положении подсемейства *Yinoceratinae* и его составе пришли наши зарубежные коллеги на основе изучения китайского материала (Zhou et al., 2002).

Последний вариант классификации талассоцератид опубликован в ревидованном издании “Treatise ...” (Kullmann, 2009). Семейство подразделено на два подсемейства: первое – *Thalassoceratinae* с родами *Thalassoceras*, *Aristoceras*, *Aristoceratoides*, *Eothalassoceras*, *Epithalassoceras* и *Prothalassoceras* и второе – *Gleboceratinae* Kullmann, 2009 с родами *Gleboceras* и *Mapesites* Work et Boardman, 2003. Объединение этих двух родов в одно подсемейство вызывает серьезные сомнения. По очертаниям лопастной линии последний таксон действительно близок роду *Gleboceras*, но по грубой “неаммоноидной” скульптуре (рис. 2) он столь отличен от всех талассоцератид, что отнесение его к этому семейству не представляется корректным. К сожалению, формат “Treatise ...” не позволяет аргументированно объяснить причины, побудившие Ю. Кульманна ввести этот род в состав семейства *Thalassoceratidae*. При выделении рода *Mapesites* Д. Ворк и Д. Боурдмен не сочли возможным включить его в какое-либо семейство палеозойских аммоноидей и обозначили его принадлежность как “Family Uncertain” (Work, Boardman, 2003). Эти исследователи сравнили новый род с *Gleboceras* и указали на близость очертаний лопастных линий этих родов и формы раковины; кроме этого, они сослались на наличие “серповидных складок или ребер” на внутренних частях боковых сторон глебоцерас. Если первые два заключения возражений не вызывают, то с последним трудно согласиться. Руженцев (1950) при первоописании рода *Gleboceras* и его типового вида *G. mirandum* совершенно определенно указывал, что “поверхность раковины почти гладкая; наблюдаются только струйки нарастания”, о наличии каких-либо ребрышек или складок упоминаний не было. Проведенное нами повторное исследование голотипа *G. mirandum*, хранящегося в отделе фондов ПИН РАН, также показало отсутствие рельефных элементов скульптуры, на внутренней части боковых сторон наблюдаются только слабо выраженные ребрышки сигмоидальной формы (рис. 2). В связи с этим, отнесение рода *Mapesites* к семейству *Thalassoceratidae* представляется некорректным. Более того, рассмотрение его в составе аммоноидей вызывает большие сомнения, поскольку подобная скульптура не известна ни у одного представителя этого подкласса. К сожалению, нет данных о размере и положении сифона у *Mapesites*, эти данные помогли бы установить его принадлежность к определенному таксону головоногих.

В этой статье мы предлагаем ревидованный вариант классификации и филогении талассоцератид, основанный на результатах собственных исследований и анализе литературного материала.

Исходным родом для всех талассоцератид был касимовско-гжельский род *Eothalassoceras* с инволютной пахиконовой раковиной (сечение оборота полуэллиптическое). Для рода характерна примитивная восьмилопастная линия, в которой основа-

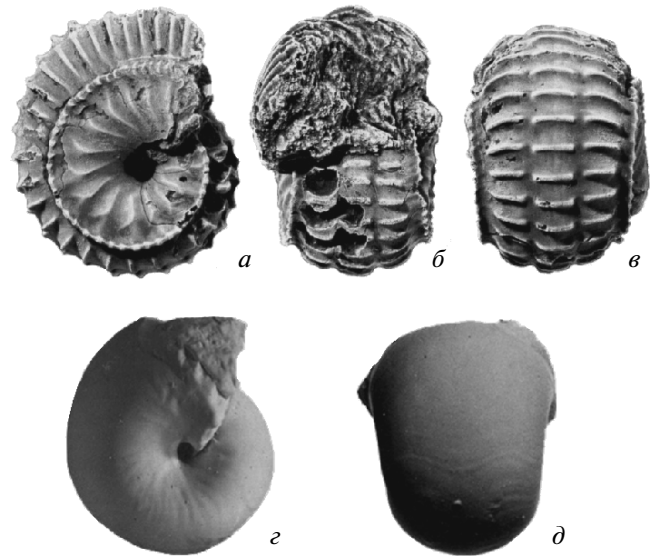


Рис. 2. Раковины: а–в – *Mapesites chautauquansis* Work et Boardman (×3) (по: Work, Boardman, 2003); г, д – *Gleboceras mirandum* Ruzhencev (×3) (по: Руженцев, 1950).

ния нешироких вентральной, боковой и умбиликальной лопастей приобрели слабую зубчатость (рис. 3). Происхождение этого рода большинством исследователей (Руженцев, Богословская, 1978; Leonova, 2002; Kullmann, 2009) связывается с родом *Bisatoceras* семейства *Bisatoceratidae*. Представители этих двух родов схожи между собой по совершенно инволютной пахиконовой форме раковины и тонкой поперечной скульптуре в виде тонких ламелл с выступами в умбиликальной зоне и на вентро-латеральном перегибе, образующих широкие мелкие синусы на боковой и вентральной сторонах. Лопастная линия восьмилопастная, с относительно широкой вентральной лопастью и высоким медиальным седлом. Основным отличием является форма вентральной лопасти с неширокими остроконечными ветвями. Вместе с этим есть указание (Chatelain, 1984), что у некоторых видов *Bisatoceras* наблюдаются неясные зубцы или неровности в основании лопастей, при этом ширина всех лопастей близка к таковой *Eothalassoceras*. Весомым аргументом в пользу объединения талассоцератид и бизатокератид в одно надсемейство является один и тот же морфотип внутреннего строения начальных оборотов (Shigeta et al., 2001), что, несомненно, свидетельствует о родстве этих двух групп.

По нашим представлениям, от *Eothalassoceras* в конце карбона обособились две ветви: род *Aristoceras*, который характеризуется почти такой же простой лопастной линией, но при этом обладает очень своеобразной скульптурой дискоконовой раковины с двумя бороздками по вентро-латеральному краю, и род *Prothalassoceras* с дискоконовой (пахиконовой) гладкой раковиной, более широкими вет-

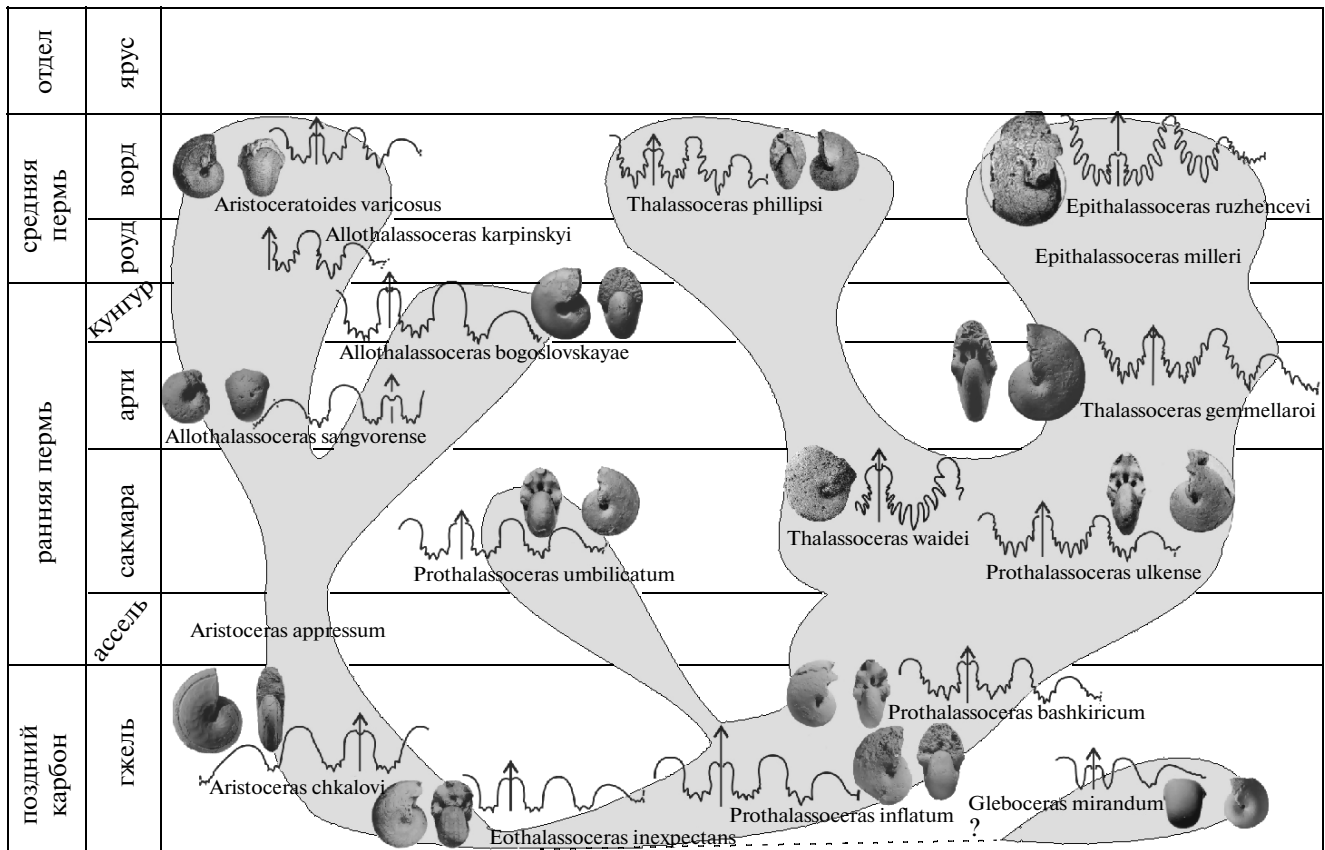


Рис. 3. Филогенетическая схема талассоцератид.

вами вентральной лопасти и более рассеченными основаниями лопастей (рис. 3).

Относительно рода *Gleboceras* до сих пор очень много неясного. Если связывать первых талассоцератид с родом *Bisatoceras*, то его можно рассматривать в качестве одной из неудавшихся попыток образования нового эволюционного тренда. Единственным признаком, который объединяет его с талассоцератидами, является рассечение оснований широкой боковой и умбиликальной лопастей, причем выражено оно очень слабо. Вместе с этим, ветви вентральной лопасти у *Gleboceras* даже уже, чем у *Bisatoceras*, и имеют остроконечную форму. Раковина субсфероконовая (такая форма не характерна для талассоцератид), поверхность слабо скульптурированная, слабо выраженные ребрышки проходят через вентральную сторону почти прямо. По своим характеристикам он не вписывается ни в одно из двух выделяемых подсемейств, и мы продолжаем рассматривать его с известной долей условности в качестве особой итерации. При этом не исключается возможность отнесения этого рода к иной группе аммоноидей. По-видимому, этот вопрос не будет разрешен до тех пор, пока не будет собран достаточный для этого материал. Необходимо получить данные по внутреннему строению начальных оборотов, что в настоящее время невозможно,

так как для исследования доступен лишь один экземпляр диаметром менее 10 мм, голотип *G. mirandum* Ruzhencev, 1950.

Подсемейство *Thalassoceratinae* представлено ортогенетическим рядом *Eothalassoceras* → *Prothalassoceras* → *Thalassoceras* → *Epithalassoceras*, в котором развитие лопастной линии происходило путем расширения ветвей вентральной лопасти, уменьшения высоты медиального седла и увеличения рассеченности всех наружных лопастей (рис. 4). Размеры раковины постепенно увеличивались. Сечение оборота менялось от эллиптического до параболоидального с максимальной шириной раковины в зоне умбилика. Умбилик или закрытый, или очень узкий. Для всех талассоцератин характерна почти гладкая раковина, на которой наблюдаются лишь тонкие линии нарастания, образующие широкий синус на боковой стороне и узкий глубокий синус на вентральной (последний признак появляется в этой ветви начиная с *Prothalassoceras*). Основное таксономическое разнообразие подсемейства представлено родами *Prothalassoceras* и *Thalassoceras*. Форма раковины и скульптура для всех видов этих родов чрезвычайно близки, а данные, позволяющие диагностировать эти таксоны, представлены в таблицах 1 и 2. Большинство видов *Prothalassoceras* и *Thalassoceras* обладают закрытым умбиликом, у

незначительной части его относительная ширина (D_u/D) превосходит 0.05. У видов *Prothalassoceras* ширина умбилика никак не коррелирует с особенностями лопастной линии. Единственной связью, которую можно установить для этого признака, является возрастной интервал: формы с относительно широким умбиликом имеют сакмарский возраст, т.е. являются самыми молодыми. Относительно широкоумбиликальные виды *Prothalassoceras* мы выделяем в особую группу (рис. 3). Для видов *Thalassoceras*, по-видимому, значительную роль играет географический фактор: относительно широкоумбиликальные формы распространены в Тетической и Австралийской областях, а в Уральской и Североамериканской – виды с закрытым или очень узким умбиликом. Биогеографическая дифференциация прослеживается среди видов *Thalassoceras* и по другому признаку – ширине ветвей вентральной и боковой лопастей. Для уральских и североамериканских видов характерна большая ширина этих лопастей, а для сицилийских и австралийских – меньшая. Это дает нам возможность разделить талассоцерасов на две группы (рис. 3). Основная входит в ортогенетическую последовательность родов *Thalassoceras* → *Epithalassoceras*, а вторая представляет боковое ответвление, включающее австралийские (*Thalassoceras waidei*) и сицилийские (*Th. phillipsi*) виды. Общая филогенетическая последовательность *Eothalassoceras* → *Prothalassoceras* → *Thalassoceras* → *Epithalassoceras* принимается всеми исследователями, изучавшими талассоцератид.

Подсемейство *Aristoceratinae* было предложено в составе трех родов: *Aristoceras* → *Allothalassoceras* → *Aristoceratoides* (Leonova, 2002). В отличие от номинативного подсемейства, основным звеном развития в этой ветви было изменение скульптуры, достаточно хорошо развитой у всех его представителей. Первый член этого ряда (*Aristoceras*) приобрел характерную деталь: две бороздки, разделенные очень узким валиком в зоне вентро-латерального перегиба. Кроме этого, боковые стороны были украшены серповидными ребрышками (рис. 5). В остальном он близок к *Eothalassoceras*, особенно по очертаниям лопастной линии. В видовом отношении этот род немногочислен, но известен достаточно широко в верхнекаменноугольных-нижнепермских отложениях Урала и Северной Америки. Сведения о втором роде подсемейства (*Allothalassoceras*) пока еще очень скудны и основаны, главным образом, на материалах из артинских и кунгурских отложений Памира и, возможно, роудских отложений Крыма. Представители этого рода первоначально были описаны О.Г. Туманской (1931, 1949, 1963) как *Thalassoceras karpinskyi* и *Th. busterense* (табл. III, фиг. 4). Каждый из этих видов был установлен по единственному образцу очень плохой сохранности. Тем не менее, даже на этих экземплярах видно, что они явно отличаются от всех ви-

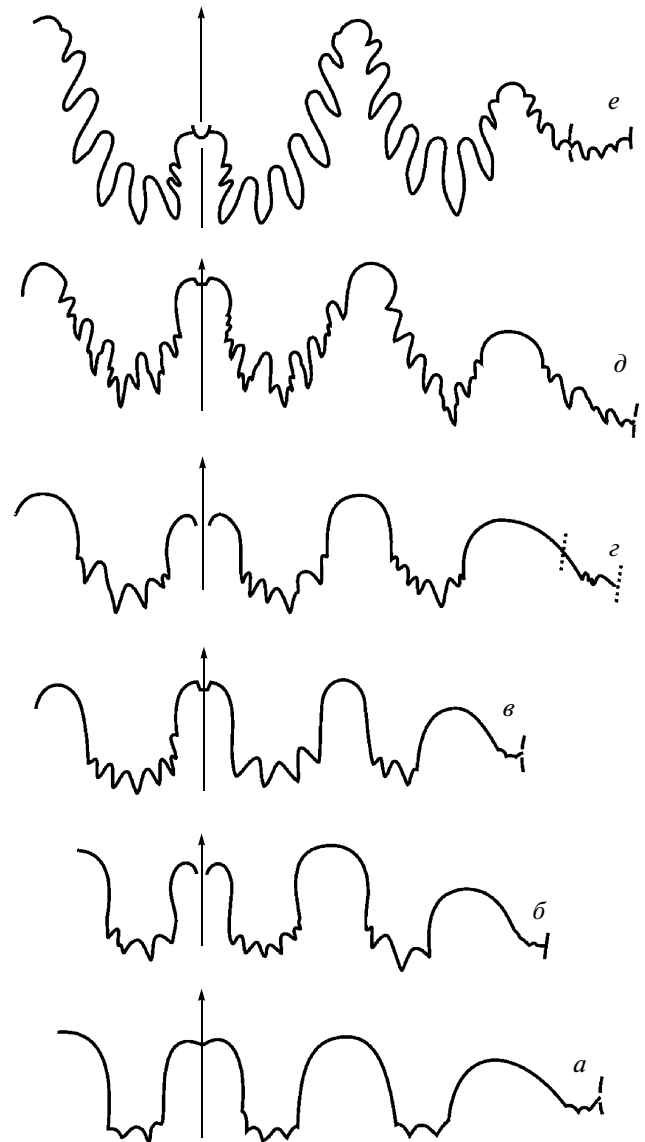


Рис. 4. Лопастные линии талассоцератин: а – *Eothalassoceras inexpectans* (Miller et Owen), б – *Prothalassoceras inflatum* Ruzhencev, в – *P. biforme* Gerassimov, г – *P. solitum* Ruzhencev, д – *Thalassoceras gemmellaroi* Karpinsky, е – *Epithalassoceras ruzhencevi* Miller et Furnish.

дов рода *Thalassoceras* примитивным строением лопастной линии, более широкой раковиной с более широким умбиликом и развитием рельефной скульптуры в вентро-латеральной зоне. *Thalassoceras karpinskyi* был утерян вместе со всей коллекцией крымских аммоноидей, и мы можем пользоваться лишь описанием в работе Туманской (1931) и ее изображением (рис. 5, г). С известной долей условности мы относим этот вид к роду *Allothalassoceras*, но не исключаем возможности, что это может быть и *Aristoceratoides*. Одним из авторов этой статьи два памирских вида талассоцератид первоначально были описаны как *Prothalassoceras bogoslovskayae* (Лео-

Таблица 1. Признаки видов рода *Prothalassoceras*

Вид	Ду/Д	Расщепленность лопастей	Местонахождение, геологический возраст
<i>P. kingorum</i>	<0.05	средняя	Техас, гжель (верхн.)
<i>P. inflatum</i>	<0.05	слабая	Урал, гжель
<i>P. jaikense</i>	<0.05	средняя	Урал, гжель
<i>P. bashkircicum</i>	<0.05	сильная	Урал, гжель (верхн.)
<i>P. serratum</i>	<0.05	средняя	Урал, ассель
<i>P. biforme</i>	<0.05	средняя	Урал, ассель
<i>P. bostocki</i>	<0.05	сильная	Аркт. Канада, сакмара
<i>P. solitum</i>	0.07–0.08	средняя	Памир, ассель–сакмара
<i>P. welleri</i>	0.06	средняя	Техас, сакмара
<i>P. dieneri</i>	0.06	слабая	Тимор, сакмара
<i>P. umbilicatum</i>	0.09	слабая	Урал, сакмара (1)

Таблица 2. Признаки видов рода *Thalassoceras*

Вид	Ду/Д	Ширина лопастей	Расщепленность лопастей	Местонахождение, геологический возраст
<i>T. multifidum</i>	<0.05	большая	сильная	Урал, сакмара
<i>T. ulkense</i>	<0.05	умеренная	средняя	Урал, сакмара
<i>T. wadei</i>	0.13	умеренная	сильная	Австралия, сакмара
<i>T. gemmellaroi</i>	<0.05	большая	сильная	Урал, арти
<i>T. mediterraneum</i>	0.09	большая	сильная	Памир, арти–кунгур
<i>T. phillipsi</i>	0.6–0.8	умеренная	сильная	Сицилия, ворд

нова, Дмитриев, 1989) и *P. sangvorense* (Левен и др., 1992). Дальнейшие исследования показали, что отнесение этих видов к роду *Prothalassoceras* было ошибочным, поскольку целый ряд признаков отличает один род от другого. Во-первых, форма раковины в значительной степени отличается от типичных проталассоцерасов пропорциями поперечного сечения со значительным превышением значения Ш/Д (относительная ширина оборота) над В/Д (относительная высота оборота). Также *Allothalassoceras* отличается и значительно большей шириной умбилика (максимальная относительная ширина умбилика Ду/Д у *Prothalassoceras* равна 0.09, а у *Allothalassoceras* – 0.23). Лопастная линия памирского рода отличается менее широкими ветвями умбиликальной при достаточно широкой боковой лопасти. Соотношение ширины и высоты одной ветви вентральной лопасти составляет у *Prothalassoceras* 0.80, а у *Allothalassoceras* 0.50–0.65, для боковой лопасти эти значения составляют 0.50 и 0.65–0.80 соответственно, т.е. у второго рода боковая лопасть относительно шире. Расщепление оснований лопастей умеренное, зубцов немного, но они достаточно глубокие. Высота медиального седла колеблется в широких пределах, оно может быть очень высоким (до 0.95 глубины вентральной лопасти) и средним. Кроме того, важным отличием между этими двумя родами является достаточно рельефная поперечная скульптура у памирских видов. Резкие ребрышки образуют на вентро-латеральном перегибе очень узкий, почти острый выступ (табл. III, фиг. 5, 7, 9). Также следует учитывать, что самые мо-

лодые виды рода *Prothalassoceras* известны из сакмарских отложений, т.е. между памирскими и уральскими формами существует значительный временной разрыв, во время которого был широко распространен общепризнанный потомок *Prothalassoceras* род *Thalassoceras*. Учитывая эти обстоятельства, для кунгурских видов с достаточно примитивной лопастной линией был предложен новый род *Allothalassoceras* Leonova, 2002.

Последний член ряда, род *Aristoceratoides*, известен из роудско-вордских отложений. Виды этого рода характеризуются мелкими широкими раковинами с умеренно узким умбиликом (Ду/Д от 0.10 до 0.20), с параболаидальным сечением оборота (табл. III, фиг. 6). Лопастная линия характеризуется неширокими вентральной и боковыми лопастями, степень их расщепленности средняя. Медиальное седло высокое (до 0.80 от глубины вентральной лопасти).

Общие черты филогенеза аристокератин заключаются в следующем. Развитие лопастной линии ограничилось незначительным усилением расщепленности оснований наружных лопастей. Ширина ветвей вентральной лопасти варьировала в небольших пределах, оставаясь близкой к ширине наружной боковой лопасти. Медиальное седло сохраняло значительную высоту на протяжении всей истории этой группы (рис. 5). Относительная ширина раковины увеличивалась, сечение оборота становилось параболаидальным, общие размеры раковины уменьшались. Наиболее характерная черта *Aristoceratoides* – наличие вентро-латеральных бороздок (табл. III, фиг. 8, 10) получила следующее развитие:

у более поздних форм в этой зоне наблюдается развитие резкого вентро-латерального выступа поперечной скульптуры (*Allothalassoceras busterense*, *A. sangvorense*, *Aristoceratoides*), смена характера и рельефности ребер и ребрышек, при этом на внутреннем ядре у некоторых из них (*Aristoceratoides varicosus*) имеются вентро-латеральные бороздки (табл. III, фиг. 6). Этот филогенетический ряд может рассматриваться как пример замедленной эволюции с некоторыми признаками регрессии.

СЕМЕЙСТВО THALASSOCERATIDAE NYATT, 1900

Thalassoceratidae: Руженцев, Богословская, 1978, с. 62; Leonova, 2002, с. 38; Kullmann, 2009, с. 102 (pars).

Д и а г н о з. Раковина пахионосовая, инволютная или совершенно инволютная, с параболическим или полуэллиптическим сечением оборота. Скульптура представлена обычно тонкими линиями нарастания или в виде продольных борозд и ребрышек. Лопастная линия из 8 лопастей. Все лопасти широкие, в процессе развития приобретали все более глубокую пальцеобразную рассеченность, сначала в основании, а затем — почти до вершины седел.

С о с т а в. Два подсемейства (характеристика дана ниже).

С р а в н е н и е. От *Bisatoceratidae* отличается рассечением вентральной и боковых лопастей.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Касимовский — вордский ярусы.

ПОДСЕМЕЙСТВО THALASSOCERATINAE NYATT, 1900

Thalassoceratidae: Руженцев, Богословская, 1978, с. 62 (pars).

Thalassoceratinae: Leonova, 2002, с. 39; Kullmann, 2009, с. 104 (pars).

Д и а г н о з. Раковина пахионосовая, совершенно инволютная, с полуэллиптическим сечением оборота. Поверхность раковины гладкая, покрытая только сигмоидальными линиями нарастания. Лопастная линия из восьми более или менее рассеченных лопастей. Ветви вентральной лопасти широкие (рис. 4).

С о с т а в. Четыре рода.

С р а в н е н и е. От второго подсемейства отличается более широкими ветвями вентральной лопасти, большей степенью рассеченности всех лопастей и отсутствием ярко выраженной скульптуры.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Касимовский — вордский ярусы.

Род *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887

Thalassoceras: Gemmellaro, 1887, с. 69 (pars); Карпинский, 1890, с. 134; Plummer, Scott, 1937, с. 357; Miller, Furnish, 1940, с. 107; Руженцев, 1951, с. 105; Leonova, 2002, с. 39; Kullmann, 2009, с. 104.

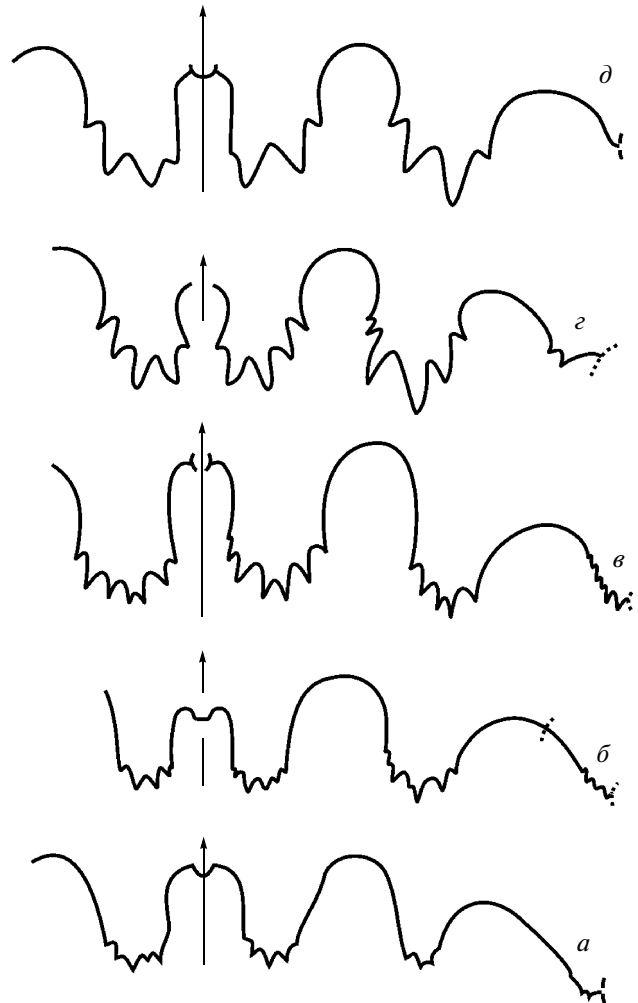


Рис. 5. Лопастные линии аристоцератин: *a* — *Aristoceras chkalovi* Ruzhencev, *б* — *Allothalassoceras sangvorense* (Leonova), *в* — *All. bogoslovskayae* (Leonova), *г* — *All. karpinskyi* (Toumanskaya), *д* — *Aristoceratoides varicosus* Gemmellaro.

1. Типовой вид *T. phillipsi* Gemmellaro, 1887 [= *T. subreticulatum* Gemmellaro, 1887] из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

2. *T. wadei* Miller, 1936 из сакмарского яруса Западной Австралии (формация Poole Sandstone, Nura-Nura Member).

3. *T. multifidum* Ruzhencev, 1951 из сакмарского яруса (тастубского и стерлитамакского горизонтов) Южного Урала.

4. *T. ulkense* Ruzhencev, 1952 из сакмарского яруса (стерлитамакского горизонта) Южного Урала.

5. *T. gemmellaro*i Karpinsky, 1889 [= *T. chabakowi* Voinova, 1934] из артинского яруса (актастинского и байгенджинского подъярусов) Урала и, возможно, Невады (формация Arcturus — RibHill).

6. *T. mediterraneum* Toumanskaya, 1949 из артинского-кунгурского (яхташского-болорского)

ярусов Памира (зыгарская, челамчинская и кочусуйская свиты).

7. *Thalassoceras* sp. из кунгурского яруса Техаса (формация Leonard) (Miller et Furnish, 1940).

Основные признаки видов *Thalassoceras* приведены в табл. 1.

Род *Eothalassoceras* Miller et Furnish, 1940

Eothalassoceras: Miller, Furnish, 1940, с. 105; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

Prothalassoceras: Miller, Owen, 1937, с. 418.

1. Типовой вид *E. inexpectans* (Miller et Owen, 1937) из касимовского яруса (нижняя часть яруса Missourian) Северной Америки.

Род *Prothalassoceras* Böse, 1917

Prothalassoceras: Böse, 1917 (1919), с. 102; Plummer, Scott, 1937, с. 357; Miller, Furnish, 1940, с. 105 (pars); Руженцев, 1950, с. 109; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

1. Типовой вид *P. welleri* Böse, 1917 из сакмарского яруса Техаса (формация Wolfcamp).

2. *P. kingorum* Miller, 1930 из гжельского яруса Техаса (формация Gaptank).

3. *P. inflatum* Ruzhencev, 1950 из гжельского яруса Южного Урала.

4. *P. jaikense* Ruzhencev, 1950 из гжельского яруса Южного Урала.

5. *P. bashkiricum* Ruzhencev, 1950 из гжельского яруса (верхней части) Южного Урала.

6. *P. serratum* Maximova, 1948 из ассельского яруса (нижнего подъяруса) Урала.

7. *P. biforme* Gerassimov, 1937 из ассельского яруса (новокуркинская свита) Урала.

8. *P. solitum* Ruzhencev, 1978 из ассельского-сакмарского яруса Памира (ташказыкская свита).

9. *P. bostocki* Nassichuk, 1971 из сакмарского яруса Канады (территории Юкон, формация Jungle Creek).

10. *P. umbilicatum* Ruzhencev, 1952 из сакмарского яруса (тастубского горизонта) Урала.

11. *P. dieneri* (Smith, 1927) из сакмарского яруса о. Тимор (слои Somohole).

Основные признаки видов *Prothalassoceras* приведены в табл. 2.

Род *Epithalassoceras* Miller et Furnish, 1940

Epithalassoceras: Miller, Furnish, 1940, с. 105; Cantu Chapa, 1997, с. 93; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

1. Типовой вид *E. ruzhencevi* Miller et Furnish, 1940 из вордского яруса Мексики (зона Waagenoceras).

2. *E. milleri* Beinert, 1971 из роудского яруса Техаса (формация Road Canyon).

ПОДСЕМЕЙСТВО ARISTOCERATINAE LEONOVA, 2002

Thalassoceratidae: Руженцев, Богословская, 1978, с. 62 (pars).

Д и а г н о з. Раковина от дискоконовой до пахиоконовой с параболаидальным сечением оборота, от совершенно инволютной до умеренно инволютной. Скульптура в виде бороздок или резкого изгиба поперечных ребрышек в зоне вентро-латеральной перегиба. Лопастная линия талассоцератидная, характеризуется небольшой шириной ветвей вентральной лопасти и умеренной степенью рассечения наружных лопастей (рис. 5).

С о с т а в. Три рода.

С р а в н е н и е. Отличается от талассоцератин специфической скульптурой и меньшим развитием и рассечением наружных лопастей.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Гжельский—вордский ярусы.

Род *Aristoceras* Ruzhencev, 1940

Prothalassoceras: Plummer, Scott, 1937, с. 352 (pars).

Aristoceras: Руженцев, 1940, с. 524; 1950, с. 98; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 104.

Eothalassoceras: Miller, Furnish, 1940, с. 105 (pars).

1. Типовой вид *A. chkalovi* Ruzhencev, 1940 из гжельского яруса Южного Урала.

2. *A. appressum* Ruzhencev, 1940 из нижней части ассельского яруса Южного Урала.

3. *A. keytei* (Smith, 1929) из гжельского яруса Северной Америки (верхняя часть формации Gaptank).

4. *A. caddoense* (Plummer et Scott, 1937) из гжельского яруса Северной Америки (формация Graham).

Род *Allothalassoceras* Leonova, 2002

Allothalassoceras: Leonova, 2002, с. 41.

1. Типовой вид *A. bogoslovskaya* (Leonova, 1989) из артинского (яхташского) и кунгурского (болорского) яруса Памира (челамчинская и кочусуйская свиты).

2. *A. sangvorense* (Leonova, 1992) из артинского (яхташского) яруса Памира (челамчинская свита).

3. *A. busterense* (Toumanskaya, 1949) из кунгурского (болорского) яруса Памира.

4. *A.?* *karpinskyi* (Toumanskaya, 1931) из роудского яруса Крыма (бурнинские слои).

Род *Aristoceratoides* Ruzhencev, 1960

Aristoceratoides: Руженцев, 1960, с. 206; Leonova, 2002, с. 41; Kullmann, 2009, с. 107.

Thalassoceras: Gemmellaro, 1887, с. 69 (pars).

1. Типовой вид *A. varicosus* (Gemmellaro, 1887) из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

2. *A. microdiscus* (Gemmellaro, 1887) из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

3. *A. grunaui* Beinert, 1971 из вордского яруса о. Сицилия (слои Sosio).

4. *Aristoceratoides* sp. Beinert, 1971 из роудского яруса Мексики (слои Las Sardinias).

5. *Aristoceratoides* sp. (Liang, 1982) из вордского яруса Северо-Западного Китая (формация Fanjiatun).

Статья подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”, проект “Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиоларий”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карпинский А.П.* Об аммонеех артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. СПб., 1890. С. 1–192.
- Левен Э.Я., Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Пермь Дарваз-Заалайской зоны Памира: фузулиниды, аммоноидеи, стратиграфия. М.: Наука, 1992. 203 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 253).
- Леонова Т.Б., Дмитриев В.Ю.* Раннепермские аммоноидеи Юго-Восточного Памира. М.: Наука, 1989. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 235).
- Руженцев В.Е.* Новый род *Aristoceras* из верхнекаменноугольных отложений Урала // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27. № 5. С. 524–528.
- Руженцев В.Е.* Верхнекаменноугольные аммониты Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 220 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 29).
- Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 188 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 33).
- Руженцев В.Е.* Нижнепермские аммониты Урала. II. Аммониты артинского яруса. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 271 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 60).
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 83).
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи. М.: Наука, 1978. 336 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 167).
- Туманская О.Г.* Пермо-карбоновые отложения Крыма. Cephalopoda. Л.: Геол. изд-во Гл. геол.-развед. упр., 1931. 117 с.
- Туманская О.Г.* О пермских аммонеех Средней Азии // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1949. Т. 24. № 6. С. 49–84.
- Туманская О.Г.* Пермские аммонее Центрального Памира и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1963. 119 с.
- Beinert R.J.* Thalassoceratidae, Upper Paleozoic “Ceratic” ammonoids. Unpubl. Ph.D. Thesis. Dep. Geology. Univ. Iowa. 1971. 245 p.
- Böse E.* The Permo-Carboniferous ammonoids of the Glass Mountains, west Texas, and their stratigraphical significance // Bull. Texas Univ. 1917 (1919). № 1762. P. 1–241.
- Cantu-Chapa A.* Los cefalopodos del Paleozoico de Mexico // Geociencias. 1997. № 1. 130 p.
- Chatelain E.E.* Ammonoids of the Marathon Group, Middle Pennsylvanian (Desmoinesian) Arkoma Basin, Oklahoma. Unpubl. Ph.D. Thesis. Dep. Geology. Univ. Iowa. 1984. 296 p.
- Gemmellaro G.G.* La fauna dei calcari con Fusulina della valle del fiume Sosio nella provincia di Palermo // Giorn. Sci. Natur. Econ. 1887. V. 19. P. 1–106.
- Kullmann J.* Thalassoceratoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Revised. Lawrence: Univ. of Kansas, 2009. V. 2. P. 102–107.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: classification and phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. № 1. P. S1–S114.
- Miller A.K., Furnish W.M.* Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas // Spec. Pap. Geol. Soc. Amer. 1940. № 26. P. 1–242.
- Miller A.K., Owen J.B.* A new Pennsylvanian cephalopod fauna from Oklahoma // J. Paleontol. 1937. V. 11. № 5. P. 403–422.
- Plummer F.B., Scott G.* Upper Paleozoic ammonites in Texas // Geol. Texas. Bull. Texas Univ. 1937. V. 3. № 3701. P. 1–516.
- Shigeta Ya., Zakharov Yu.D., Mapes R.H.* Origin of the Ceraticida (Ammonoidea) inferred from the early internal shell features // Palaeontol. Res. 2001. V. 5. № 3. P. 201–213.
- Work D.M., Boardman D.R.* Mapesites, a new Upper Pennsylvanian (Lower Virgilian) ammonoid from Kansas // J. Paleontol. 2003. V. 77. № 6. P. 1195–1197.
- Zhou Z.* Several problems on the Early Permian ammonoids from South China // Palaeontol. Cathayana. 1985. № 2. P. 179–209.
- Zhou Z., Glenister B.F., Furnish W.M.* Endemic Permian ammonoid genus *Yinoceras*, central Hunan, south China // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 3. P. 424–430.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–3. Положение сифона у некоторых талассоцератид: 1 – *Thalassoceras gemmellaro* Karpinsky, экз. ПИН № 317/15015, артинский ярус; 2 – *Prothalassoceras bashkiricum* Ruzhencev, экз. ПИН № 320/1538, 2а – фотография, 2б – прорисовка по фотографии; гжельский ярус; 3 – *Aristoceras arpressum* Ruzhencev, экз. ПИН № 318/1500, 3а – фотография, 3б – прорисовка по фотографии; ассельский ярус; все – с Южного Урала.

Фиг. 4. *Allothalassoceras busterense* (Tomanskaya), экз. ЦГМ № 138/5629 (×2); Памир, р. Сев. Бозтере; болорский ярус.

Фиг. 5, 7. *Allothalassoceras sangvorense* (Leonova): 5 – экз. ПИН № 4240/108 (×2); 7 – голотип ПИН № 4240/106 (×2); Дарваз, р. Сангвор; яхташский ярус.

Фиг. 6. *Aristoceratoides varicosus* Gemmellaro: 6а, 6б – ×1.5; 6в – ×1.2; о. Сицилия; вордский ярус (по: Gemmellaro, 1887, табл. 5, фиг. 20, 21; табл. 7, фиг. 33).

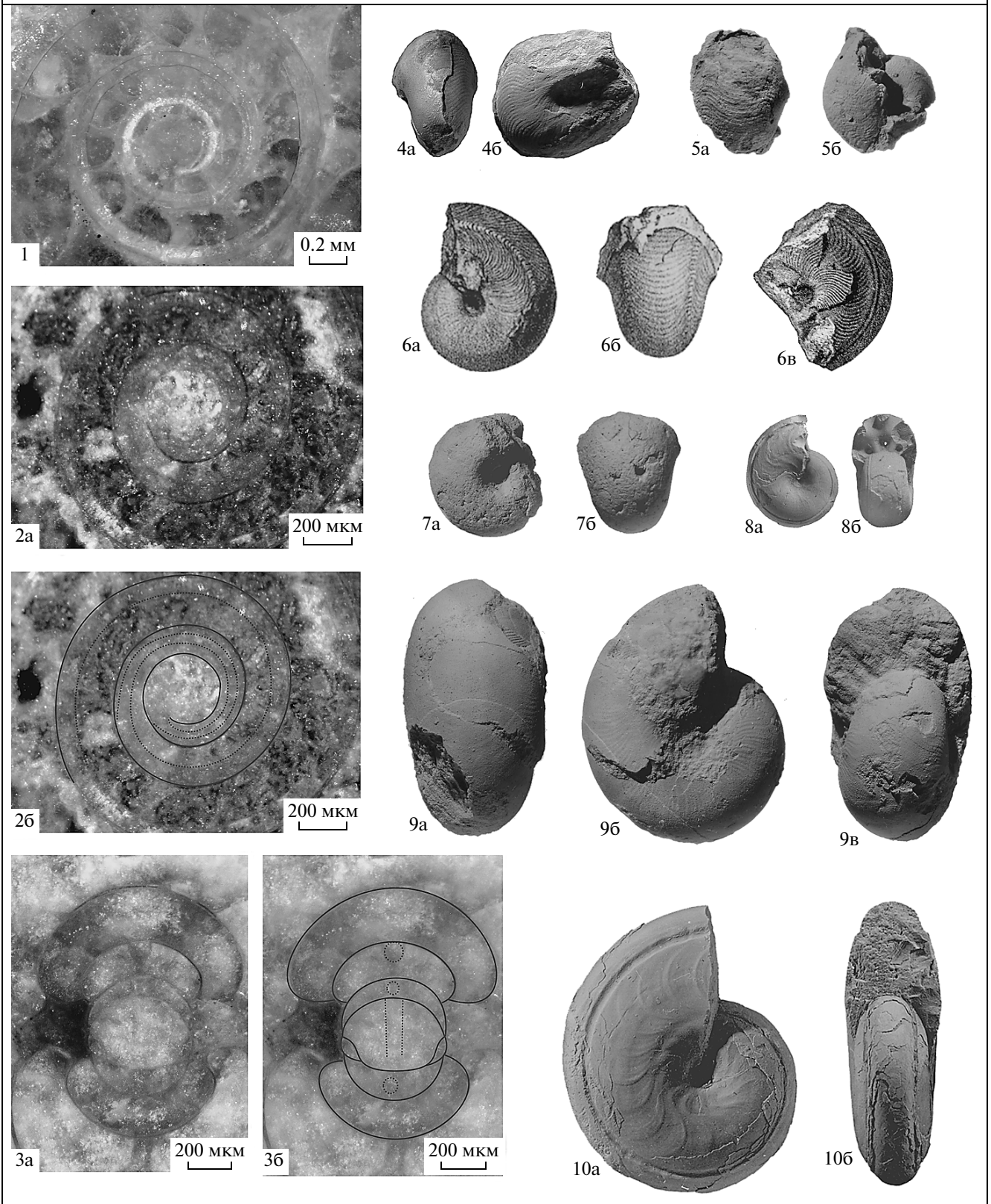
Фиг. 8, 10. *Aristoceras chkalovi* Ruzhencev: 8 – ПИН № 320/791 (×1.5); 10 – ПИН № 320/790 (×2); р. Урал; гжельский ярус (по: Руженцев, 1950, табл. 5, фиг. 3, 7).

Фиг. 9. *Allothalassoceras bogoslovskaya* (Leonova, 1989), экз. ПИН № 3591/411 (×2); Памир, р. Шинды; болорский ярус.

Revision of the Permian Ammonoid Family Thalassoceratidae Hyatt**T. B. Leonova, M. S. Boiko**

The paper discusses various interpretations of the taxonomy and phylogeny of the Late Paleozoic ammonoid family Thalassoceratidae, including our own interpretation of the composition and evolution of this group. We propose a revised classification and phylogenetic reconstruction of thalassoceratids, and provide updated information on the stratigraphic and geographical distribution of thalassoceratid species. Examination of the inner whorls of *Thalassoceras gemmellaroi*, *Aristoceras appressum*, and *Prothalassoceras bashkircum* has shown that the siphuncle was nonventral throughout the first whorl.

Keywords: ammonoids, thalassoceratids, Permian, Carboniferous, taxonomy, phylogenetic reconstruction, evolution, position of siphuncle.



УДК 564.53:551.762.2(470.6)

АММОНИТЫ РОДА CADOCERAS (CARDIOCERATIDAE) ИЗ ВЕРХОВ БАТА – НИЗОВ КЕЛЛОВЕЯ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА (ИНГУШЕТИЯ)

© 2011 г. В. В. Митта

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 05.03.2011 г.

Принята к печати 11.03.2011 г.

На основе изучения коллекции аммонитов, собранной А.С. Сахаровым из среднеюрской армхинской свиты перевала Герчеч (Северная Ингушетия) и анализа литературного материала обсуждается видовой состав и стратиграфическое положение северокавказских *Cadoceras*. Определены раннекелловейские *C. tchegeticum* Lominadze, *C. tschernyschewi* Sokolov, *C. suevicum* Callomon et Dietl; название *C. loginovae* Lominadze, 2004 отнесено в синонимиию *C. stupachenkoi* Mitta, 1998. Позднебатские виды определены как *C. sakharovi* sp. nov. и *C. aff. petragum* Voronetz. Обосновано наличие на Северном Кавказе осадков морского верхнего бата; показана ошибочность представлений об инверсии “кепplerитовых слоев”.

Аммониты рода *Cadoceras* Fischer, 1882 (подсемейство *Cadoceratinae* семейства *Cardioceratidae*) широко распространены в верхнем бате–нижнем келловее бореальных и суббореальных регионов и наряду с аммонитами рода *Kepplerites* Neumayr et Uhlig, 1892 (подсемейство *Gowericeratinae* семейства *Kosmosceratidae*) являются ортостратиграфической группой для этого интервала геологического времени на обширной части Земного шара. Поэтому находки представителей *Cadoceras* в северной части Тетис, на Северном Кавказе, всегда вызывали интерес исследователей, как возможность неопосредованной бореально-тетической корреляции вмещающих их отложений. Но чаще всего это были единичные экземпляры из различных местонахождений, не дававшие полного представления об объеме видов и их точном стратиграфическом положении.

Более десяти лет назад исследователь биостратиграфии юры и мела Северного Кавказа А.С. Сахаров передал автору для изучения небольшую коллекцию аммонитов средней юры, собранную им в Ингушетии, с приложенными рукописными заметками. Предварительные результаты изучения этих аммонитов в кратком виде изложены мною ранее (Митта, 2003, 2011). Однако основной фактический материал до настоящего времени оставался неопубликованным.

С 60-х гг. XX в. в стратиграфии юрских отложений Северного Кавказа существует проблема так называемой “инверсии кепplerитовых слоев”. В центральной и восточной частях этого региона в армхинской свите выделялись слои с *Kepplerites gowerianus* и *Sigaloceras calloviense*, залегающие

здесь ниже слоев с *Cadoceras elatmae* (Сахаров, 1965; Сахаров, Минин, 1970; Ломинадзе, Сахаров, 1984; и др.). На Русской платформе эти стратоны нижнего келловья в ранге зон имеют иную последовательность; здесь снизу вверх различаются зоны *Cadoceras elatmae*, *Kepplerites gowerianus*, *Sigaloceras calloviense*. Как объяснение несомненной инверсии выдвигались различные гипотезы, прежде всего размыва и последующего переотложения. Эта проблема вошла и в сводки по юре северного склона Кавказа (Объяснительная записка..., 1973; Юра Кавказа, 1992). Отметим также, что в указанных выше работах ставилось под сомнение или вовсе отвергалось наличие на Северном Кавказе отложений морского верхнего бата.

Наиболее важным для решения изложенной проблемы является, по-видимому, разрез средней юры в Горной Ингушетии, в районе перевала Герчеч (рис. 1). Отсюда происходит большинство аммонитов из коллекции Сахарова, в которой представлены прежде всего различные виды рода *Cadoceras*. Ниже приводится краткое описание интересующей



Рис. 1. Схема расположения перевала Герчеч, Горная Ингушетия.

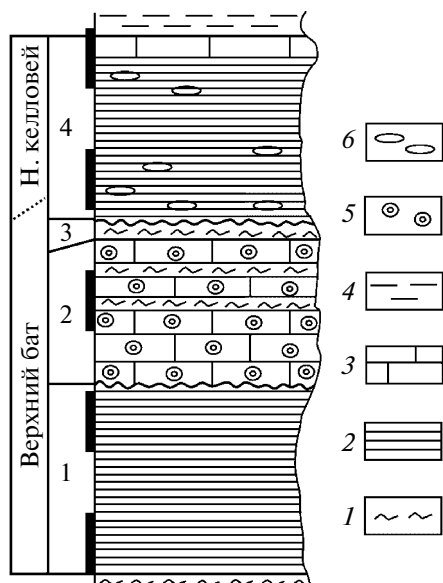


Рис. 2. Разрез пограничных отложений бата и келловей на перевале Герчѳч (по А.С. Сахарову, с сокращениями и исправлениями). Цифрами обозначены: 1 – алевролиты, 2 – глины аргиллитоподобные, 3 – известняк, 4 – глины алевритистые, 5 – оолиты, 6 – конкреции.

нас части этого разреза, опубликованного полностью ранее (Сахаров, 1964). Сведения об этом разрезе приведены также в других статьях (Мацкевич, Сахаров, 1963; Сахаров, Минин, 1970).

ОПИСАНИЕ РАЗРЕЗА

У тропы через перевал Герчѳч, по Сахарову¹, заходят (снизу вверх, рис. 2):

1. Глины темно-серые аргиллитоподобные, неяснотонкослоистые, оскольчатые, с редкими конкрециями сидерита и *Macrocephalites* spp. Мощность 15 м.

2. Известняк буровато-серый органогенно-обломочный, с многочисленными оолитами и обугленными растительными остатками, с прослоями глинистых алевролитов в верхней части. Мощность 11.5 м.

3. Алевролиты серые с зеленоватым оттенком, глинистые, известковистые, с многочисленными, по Сахарову, “*Keplerites gowerianus* Sow., *K. radiatus* Lom. et Sakh., *K. gowerianus dorsetensis* Tint., *Sigaloceras calloviensis* Sow.”, *Macrocephalites* spp. Мощность 0.3–0.4 м.

¹ В уже цитированных работах с участием А.С. Сахарова имеются существенные расхождения в описании этого разреза, датировке слоев и списках ископаемых, поэтому здесь и далее ссылки на данные этого исследователя приводятся по его рукописным материалам конца 90-х гг. XX в., в моей редакции.

4. Глины темно-серые аргиллитоподобные, не известковистые, с многочисленными конкрециями мергелей и сидеритов. Из конкреций происходят единичные *Cadomites* sp. и *Macrocephalites* sp., а также многочисленные кадоцератины: *Cadoceras tschegemicum* Lominadze, *C. suevicum* Callomon et al., *C. tschernyschewi* Sokolov, *C. sakharovi* sp. nov., *C. aff. perratum* Voronetz. Мощность 15 м.

Слой 1 содержит *Macrocephalites* spp. (отнесены Сахаровым к разным родам и видам подсем. *Macrocephalitinae*); первые представители этого рода, широко распространенного в нижнем келловее, известны также из верхнего бата, в частности, Южной Германии (Dietl, 1981; Schairer, 1990). Слои 1 и 2 я отношу к верхнему бату, по положению в разрезе (см. ниже); по Сахарову это зона *Macrocephalites macrocephalus* нижнего келловей.

Слой 3 отнесен Сахаровым к зоне *Keplerites gowerianus* нижнего келловей. В монографии по космоцератидам Кавказа (Ломинадзе, Сахаров, 1985) с перевала Герчѳч описаны кепплериты из этого интервала, датированного как “средний келловей с переотложенной фауной раннего келловей”. Эти ископаемые определены как *Keplerites* (*Keplerites*) *kepleri* (Oppel) (loc. cit., табл. I, фиг. 2; табл. IV, фиг. 1; табл. VI, фиг. 1), *K. (K.) radiatus* Lominadze et Sakharov (табл. III, фиг. 1), *K. (Gowericeras) gowerianus dorsetensis* Tintant (табл. II, фиг. 3). Кроме того, приведены изображения “*Sigaloceras calloviense* (Sowerby)” (табл. V, фиг. 1) и “*Kosmoceras pollucinum* Teisseyre” (табл. XVI, фиг. 3). Судя по фотографиям, все указанные аммониты относятся к *Keplerites* s.str. При этом отсутствие выраженных бугорков в точке ветвления ребер у макроконхов северокавказских экземпляров вполне определенно указывает на их принадлежность к позднебатским представителям этого рода, более древним, чем раннекелловейский *K. kepleri*. Очень сходные кепплериты описаны из верхнего бата Баварии (Schairer, 1990) и Среднего Поволжья (Митта, 2004; и др.). Соответственно, сл. 3 следует относить к верхнему бату; по-видимому, это эквивалент верхней части зоны *Paracadoceras keupri* Русской платформы, сопоставляемой с зоной *Cadoceras calyx* бореальной шкалы (Mitta, 2005; Митта, 2005). Отметим, что маломощный (0.2–0.6, реже до 1 м) прослой алевролитов с конденсированными в нем аммонитами (или его аналогами), прослеживается на большей части территории Северного Кавказа и является маркирующим горизонтом. Это свидетельствует о площадном распространении здесь позднебатского морского бассейна.

Слой 4 отнесен Сахаровым к среднему келловей (верхний бат – нижний келловей в моей трактовке). Детальная привязка обсуждаемых ниже аммонитов к толще слоя чаще всего отсутствует; вероятно, большинство находок было сделано в осыпи.

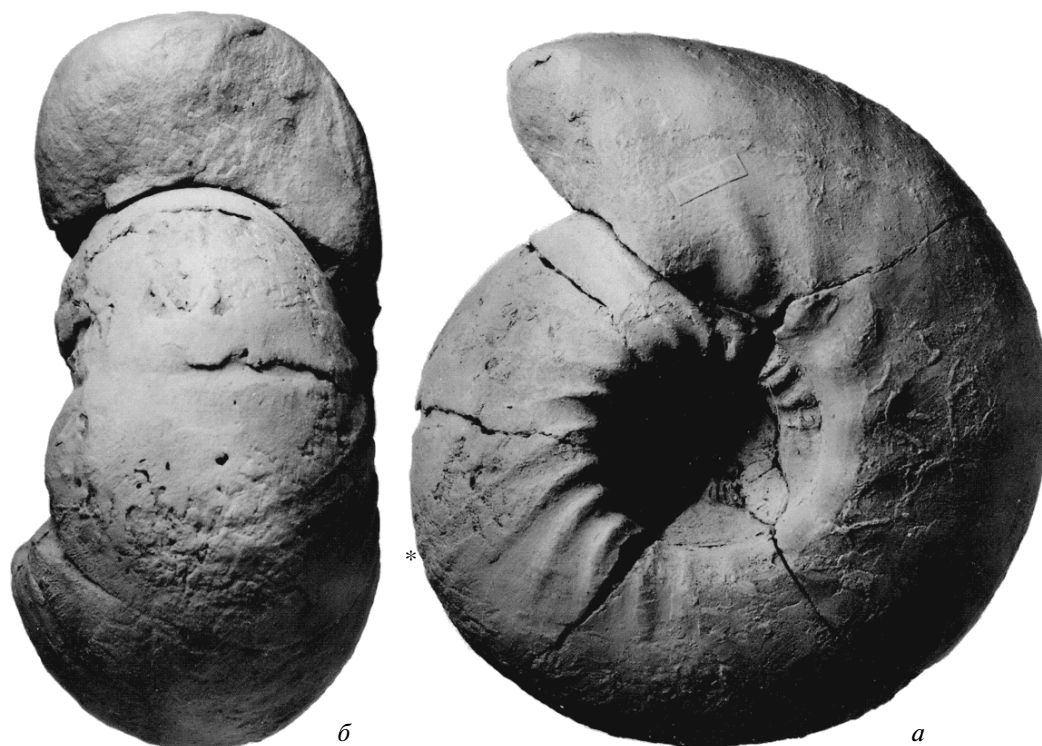


Рис. 3. *Cadoceras tschegemicum* Lominadze, экз. ПИН № 5337/8: а — сбоку, б — с вентральной стороны; Горная Ингушетия, бассейн р. Армхи, разрез близ с. Бейна; армхинская свита, нижний келловей; сборы А.С. Сахарова.

По матриксу (крепкий темно-серый, почти черный известняк [сидериты, по Сахарову]) хорошо выделяются раковины *Cadoceras tschernyschewi* (лектотип: Соколов, 1912, табл. I, фиг. 2; Митта, 2000, табл. 20, фиг. 1). От предкового *C. elatmae* (Nikitin, 1878) (неотип: Nikitin, 1881, табл. XI, фиг. 21; Митта, 2000, табл. 16, фиг. 1), с которым его нередко отождествляли северокавказские исследователи, этот вид хорошо отличается более вздутыми оборотами и короткими умбональными ребрами на жилой камере (табл. IV, фиг. 2; см. вклейку). В коллекции Сахарова к этому виду относятся пять экземпляров с перевала Герчеч; из одной этикетки следует, что экземпляр найден близ кровли слоя 4. Скорее всего, это самые верхние (молодые) кадочератины разреза, что хорошо согласуется с видовым составом остальных аммонитов. *C. tschernyschewi* характеризует на Русской платформе кровлю подзоны *elatmae* одноименной зоны.

Остальные аммониты преимущественно выполнены желтовато-бурой более глинистой породой (мергель, по Сахарову); вероятно, все они происходят из нижней части сл. 4 (исходя из систематического состава и единичных привязок).

Вид *C. suevicum* Callomon et Dietl, 1989 (голотип: Quenstedt, 1887, табл. 79, фиг. 3; Schlegelmilch, 1985, табл. 41, фиг. 12) описан из нижней зоны келловя Германии. Видовая самостоятельность этой формы ранее мною оспаривалась (Митта, 2000) — эти срав-

нительно мелкорослые аммониты изредка встречаются на Русской платформе в фаунистических горизонтах *elatmae* и *tschernyschewi*, и отличаются от видов-индексов этих двух горизонтов преимущественно меньшими размерами и быстрее сглаживающейся скульптурой (включая умбональные ребра). Но после детального знакомства с баварскими и швабскими коллекциями, хранящимися в Штутгартском музее естествознания, приходится признать эти отличия достаточными для признания вида. *C. suevicum* представлен в коллекции Сахарова двумя экземплярами, один из которых (табл. IV, фиг. 1), согласно этикетке, происходит из уровня в 2 м выше подошвы слоя 4.

Вид *C. tschegemicum* (голотип: Ломинадзе, 2004, табл. I, фиг. 5) описан из нижнего келловя Северного Кавказа, при этом типовая серия происходит в основном из разреза на перевале Герчеч. Вид хорошо отличается небольшими размерами, слабо вздутыми оборотами с относительно высоким сечением, и длинными первичными ребрами (рис. 3). В коллекции Сахарова лишь два экземпляра этого вида, один из которых происходит из бассейна р. Армхи близ с. Бейна, другой — с правого берега р. Чемем. Некоторые авторы (Киселев, Рогов, 2007а, б) сочли *C. tschegemicum* младшим субъективным синонимом *C. breve* Blake (голотип: Blake, 1905, табл. 5, фиг. 1), описанного из келловя Дорсета. Но северокавказский вид хорошо отличается от английского

Таблица 1. Расчленение пограничных стратонов бат-келловея Русской платформы и предполагаемая последовательность аммонитов Северного Кавказа

Подъярус	Русская платформа		Северный Кавказ
	зона, подзона, фаунистический гор-т		аммониты
нижний келловей	Cadoceras elatmae	Cadochamousetia subpatruus	Chamousetia stuckenbergi Cadochamousetia subpatruus Cadochamousetia surensis Cadoceras stupachenkoi
		Cadoceras elatmae	Cadoceras tschernyschewi Cadoceras elatmae Cadoceras falsum
	Kepplerites keppleri	Kepplerites keppleri Cadoceras bodylevskiy	Cadoceras tschegemicum
верхний бат	Cadoceras apertum	Cadoceras apertum	Cadoceras sakharovi, Cadoceras aff. perrarum
	Paracadoceras keuppi	Kepplerites vardekfoeftensis Kepplerites svalbardensis Paracadoceras keuppi Paracadoceras nageli	Kepplerites spp. Macrocephalites spp.

более вздутыми оборотами и длинными первичными ребрами, уже в начале жилой камеры достигающими середины боков (рис. 3). Судя по фотографиям, любезно предоставленным К. Пэйджем (Плимут), у *C. breve* обороты средней толщины; первичные ребра короткие, ветвящиеся в первой трети боков (в начале жилой камеры, следующие 2/3 жилой камеры голотипа потерты и скульптура видна плохо). Сводить хорошо идентифицируемый вид в синонимию другого, известного по единичной находке (за 100 лет интенсивных исследований келловея Англии находку *C. breve* повторить не удалось) из другой провинции, нецелесообразно, а с учетом отмеченных выше отличий и вовсе неправомерно. Неудовлетворительной сохранности материал из Среднего Поволжья, отнесенный Д.Н. Киселевым и М.А. Роговым (2007а, б) к *C. breve*, не позволяет обоснованное определение до вида.

Таким образом, указанные три вида рода *Cadoceras* характеризуют различные интервалы нижней зоны келловея, соответствующие подзонам *keppleri* и *elatmae* зоны *elatmae* Русской платформы (табл. 1). Наличие на Северном Кавказе базальной части подзоны *subpatruus* этой зоны доказываются находками в этом регионе “*C. loginovae*” Lominadze (голотип: Ломинадзе, 2004, табл. II, фиг. 2), по форме раковины и характеру ребристости, несомненно, являющегося младшим субъективным синонимом *C. stupachenkoi* Mitta (голотип: Митта, Стародубцева, 1998, табл. 3, фиг. 1). Последний вид Д.Б. Гуляевым (2005) ошибочно идентифицируется с *C. tschernyschewi*; однако *C. stupachenkoi* хорошо

отличается более узким пупком взрослой раковины — жилая камера полностью скрывает предыдущий оборот.

Два оставшихся вида из коллекции Сахарова представлены экземплярами с хорошо выраженными ребрами на всем протяжении оборота. Рельефные вентральные ребра на жилой камере — это характерный признак древнейших (батских) кадоцератин, доставшийся в наследство от арктоцефалитин (рода *Arctocephalites* — предполагаемого нами предка рода *Cadoceras*) и практически не проявляющийся у келловейских видов. Более того, уже в верхней зоне бореального бата (*Cadoceras apertum*) у кадоцератин начинается сглаживание вентральных ребер на жилой камере. В последующем этот признак распространяется на все более молодые обороты фрагмокона, и в среднем келловее раковины потомков *Cadoceras* (род *Rondiceras*) при *D* более 30 мм имеют обычно гладкие внутренние обороты, украшенные лишь струйчатой скульптурой.

Один из позднебатских *Cadoceras* с перевала Герчеч, представленный достаточным для уверенной диагностики числом экземпляров, относится к новому виду *C. sakharovi* sp. nov. (описание см. ниже). При этом один экземпляр, представленный идентифицируемым до вида фрагментом, найден в одном стяжении с уже изображенным мною *Cadomites* sp. (Митта, 2011, табл. 1, фиг. 1), определенным Сахаровым как *Kepplerites* aff. *curtilobus* Buckman. Род *Cadomites* Munier-Chalmas, 1892 (подсемейство *Cadomitinae* семейства *Stephanocer-*

atidae) известен с середины байоса и довольно широко распространен в бате перитетических регионов, хотя отдельные виды, представленные единичными экземплярами, установлены также из низов суббореального келловоя (Dietl, Herold, 1986).

Явно к иному виду относится еще один аммонит из коллекции Сахарова, представленный единственным экземпляром (рис. 4). Это форма с гораздо менее вздутыми оборотами более округлого сечения и широким пупком, напоминающая позднебатские *Cadoceras*, описанные С.В. Мелединой (1999, табл. II, фиг. 6–8) с о. Котельный как *C. perratum* Vögonetz. Последний вид был описан (голотип: Воронец, 1962, табл. XV, фиг. 1) по неполному экземпляру с р. Лена (мыс Чекуровский), как раннекелловейский. Исследования Мелединой позволили уточнить его возраст, соответствующий зоне *Cadoceras barnstoni* – верхней зоне батского яруса канадской схемы (Poulton, 1987). Неполнота данных об этом виде и единичность северокавказской находки обуславливают определение последней в открытой номенклатуре, как *C. aff. perratum*.

Эти две формы, *C. sakharovi* и *C. aff. perratum*, по хорошо развитой на вентральной стороне жилой камеры скульптуре, несомненно, относятся к позднебатским представителям рода и, судя по всему, происходят из верхней зоны батского яруса.

На основании редких указаний в этикетках об интервале находок можно сделать вывод, что аммониты, отнесенные нами к *C. tschernyschewi*, происходят из верхней и, возможно, средней части сл. 4. Остальные виды, по-видимому, приурочены к нижней части слоя, где и проходит, вероятно, граница батского и келловейского ярусов. Более точное определение этой границы в разрезе перевала Герчеч возможно только при переизучении разреза. Соответственно, слой должен датироваться по кадочератинам верхней зоной бата – нижней зоной келловоя; граница ярусов проходит внутри слоя (и свиты). Предполагаемая последовательность аммонитов в разрезе перевала Герчеч и ее сопоставление со среднерусской шкалой показаны на табл. 1.

На основании изложенного можно сделать следующие выводы:

На Северном Кавказе нет никакой инверсии в последовательности биостратонов армхинской свиты, налицо нормальная стратиграфическая последовательность слоев. Аммониты свидетельствуют о позднебатском возрасте слоя 3 и нижней части слоя 4; к низам келловоя относится средне-верхняя часть глиен этого слоя. Таким образом, следует считать доказанным наличие на Северном Кавказе верхнего бата морского генезиса. Таксономический состав кардиоцератид и космоцератид Северного Кавказа на рубеже бата и келловоя, очень близкий к таковому Центральной России и суббореальной части Западной Европы, позволяет предполагать существование связи между Среднерусским, Запад-

ноевропейским и Северокавказским бассейнами на этом отрезке геологического времени.

ОПИСАНИЕ АММОНИТОВ

СЕМЕЙСТВО CARDIOCERATIDAE SIEMIRADZKI, 1891

ПОДСЕМЕЙСТВО CADOCERATINAE NYATT, 1900

Род *Cadoceras* Fischer, 1882

Cadoceras sakharovi Mitta, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1 (см. вклейку)

Cadoceras sp. nov.: Митта, 2011, табл. 1, фиг. 2.

На з в а н и е в и д а в п а м я т ь А л е к с а н д р а С т е п а н о в и ч а С а х а р о в а .

Г о л о т и п – П И Н, № 5337/3; Горная Ингушетия, перевал Герчеч; армхинская свита; сборы А.С. Сахарова.

О п и с а н и е (рис. 5). Раковина среднего размера. Ранние обороты (диаметр до 30 мм) средней толщины, округлого сечения, с наибольшей шириной в нижней трети боков. С возрастом обороты становятся все более и более вздутыми. При Д около 70 мм обороты очень сильно вздутые, ширина сечения более чем вдвое превышает его высоту. В конце жилой камеры зрелых экземпляров сечение становится менее вздутым: его высота немного увеличивается, вентральная сторона заметно сужается. Пупок глубокий, умеренно широкий у фрагмокона, расширяется до широкого на жилой камере. Жилая камера занимает не менее 3/4 оборота. Устье простое, ограничено хорошо выраженным на ядре пережимом.

Скульптура ранних оборотов типична для рода в целом. При Д свыше 60 мм наблюдаются относительно тонкие ребра, зарождающиеся в области пупкового шва и утолщающиеся на пупковой стенке (сливающейся с боковыми поверхностями) по мере приближения к пупковому перегибу. На вентролатеральном (совпадающем с умбональным) перегибе ребра приподнимаются, образуя гребневидные вздутия. От этих вздутий, с возрастом принимающих вид утолщенных латеральных бугорков, отходят две-три широкие ветви, пересекающие вентральную сторону с явным наклоном вперед. На вентральной стороне ветви расширяются, сопровождаясь нитевидными морщинами роста. На жилой камере наиболее рельефно выражены умбональные вздутия и ветви ребер в средней части вентральной стороны.

Р а з м е р ы в м м и о т н о ш е н и я :

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
Голотип 5337/3	121	50	62	44	0.41	0.51	0.36
	72	25	53	24	0.35	0.74	0.33
	50	18	25	16	0.36	0.50	0.32
	29	12	11	9	0.41	0.38	0.31
5337/4	119	37	63	45	0.31	0.53	0.38
5337/2	115	41	62	46	0.36	0.53	0.40
	81	36	59	28	0.44	0.73	0.35

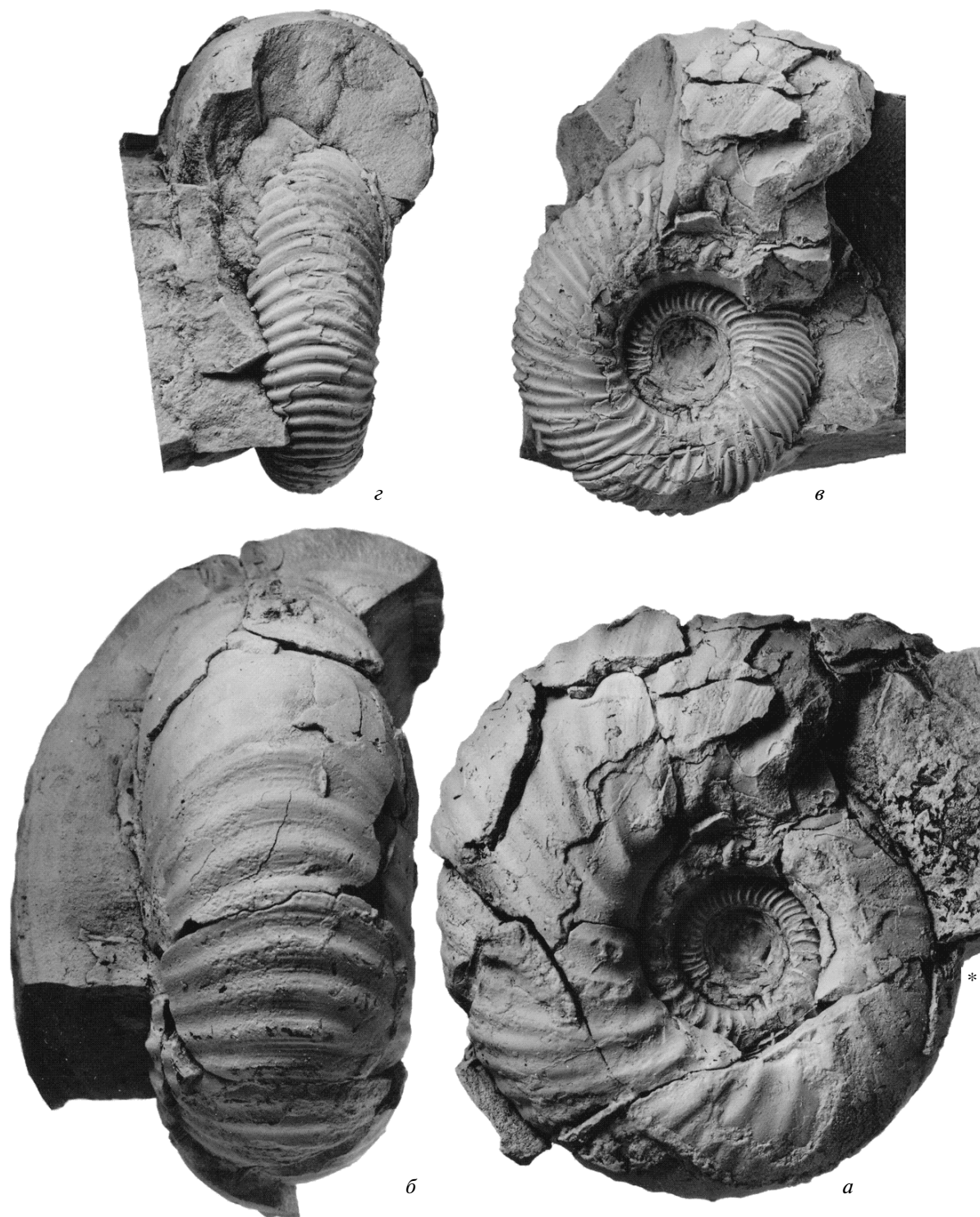


Рис. 4. *Cadoceras* aff. *perrarum* Voronetz, экз. с полной жилой камерой и сохранившимся с одной стороны устьем, ПИН, № 5337/9: *а* – сбоку, *б* – с вентральной стороны, *в* – внутренние обороты сбоку, *г* – с вентральной стороны; Горная Ингушетия, перевал Герчѳч; армхинская свита, нижний келловей; сборы А.С. Сахарова.

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
5337/5	67	22	51	24	0.33	0.76	0.36
	72	26	53	26	0.36	0.74	0.36
	49	18	37	14	0.37	0.75	0.29

Изменчивость. Раковины довольно однотипные, что позволяет уверенно относить имеющийся материал к одному виду. Экземпляр, изображенный мною ранее (см. синонимику), по-видимо-

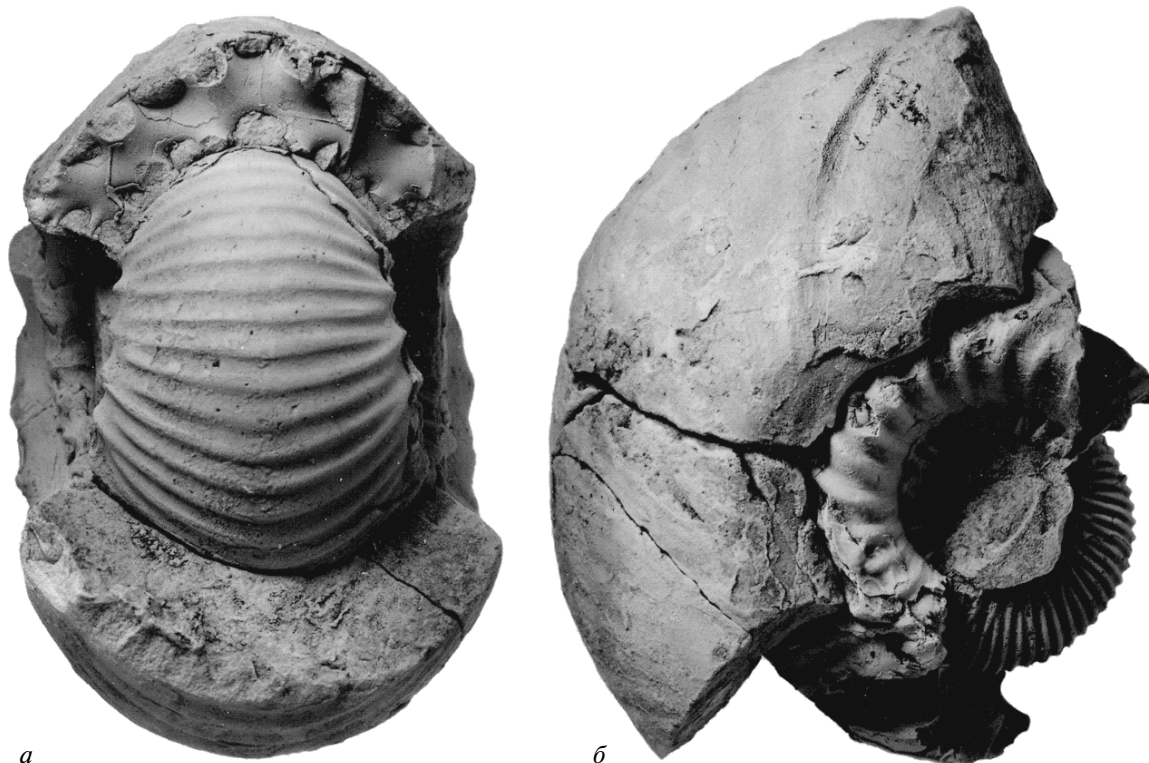


Рис. 5. *Cadoceras sakharovi* sp. nov.: *a* — экз. ПИН, № 5337/2, сечение оборотов с отделенной частью жилой камеры экземпляра, изображенного в: Митта, 2011, табл. 1, фиг. 2; *б* — экз. ПИН, № 5337/5, часть фрагмокона отделена, вид сбоку; Горная Ингушетия, перевал Герчеч; армхинская свита; сборы А.С. Сахарова.

му, не достиг полной зрелости — у него еще не выражено сужение устьевой части жилой камеры.

Сравнение. От всех раннекекелловейских представителей рода новый вид хорошо отличается рельефными вентральными ребрами. По этому признаку, в сочетании с сильно вздутыми оборотами, *C. sakharovi* сходен со многими уже описанными позднебатскими видами, прежде всего, многочисленными высокорезальными из Арктической Канады, Восточной Гренландии, Севера Сибири. Северокавказский вид отличается сильно выраженными умбональными вздутостями и сужением передней части жилой камеры взрослых раковин.

З а м е ч а н и я. Отнесенные к новому виду экземпляры определены Сахаровым как *C. anabarensis* Bodylevsky, *C. elatmae* (Nikitin), *C. elatmae inguscheticum* subsp. nov., *C. sazonovi* sp. nov., *C. garum* sp. nov.

Распространение. Горная Ингушетия, басс. р. Армхи; армхинская свита, верхний бат.

М а т е р и а л. 4 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности и 1 фрагмент, происходящий из одной конкреции с *Cadomites* sp. (все — с перевала Герчеч); еще 2 экз. этикетированы как “Горная Ингушетия” и “Северо-Восточный Кавказ”.

* * *

Благодаря Г. Дитлю и Г. Швайгерту (Штутгарт) были изучены музейные коллекции нижнекекелловейских *Cadoceras* Южной Германии. При дружеском участии М. Гёрлиха, куратора карьера Сенгенталь в Баварии, в ходе раскопок в этом карьере в 2009 и 2010 гг. я смог лично убедиться в нередкости находок *Macrocephalites* и *Kerplerites* в верхнем бате Южной Германии; эти работы поддержаны Немецким центром научных исследований (DFG), при содействии Х. Койппа (Берлин). Фотографии выполнены В.Т. Антоновой (ПИН РАН). Вопросы систематики калоцератин обсуждались с Г. Дитлем (Штутгарт), В.Г. Князевым (Якутск) и покойным Дж. Калломоном. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 11-05-01122) и программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”. Приношу искреннюю благодарность всем лицам и фондам, оказавшим содействие в подготовке этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронец Н.С. Стратиграфия и головоногие моллюски юрских и нижнемеловых отложений Лено-Анабарского района // Тр. НИИГА. 1962. Т. 110. 237 с.

- Гуляев Д.Б. Инфразональное расчленение верхнего бата и нижнего келловея Восточно-Европейской платформы по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 64–70.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А. Последовательность аммонитов в пограничных горизонтах бата и келловея в Среднем Поволжье // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль: изд-во ЯГПУ, 2007а. С. 102–120.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А. Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея в разрезе у с. Просек (Среднее Поволжье). Статья 1. Аммониты и инфразональная стратиграфия // Стратигр. Геол. корреляция. 2007б. Т. 15. № 5. С. 42–73.
- Ломинадзе Т.А. Келловейские кадоцератины Кавказа // Тр. ГИН АН Грузии. Нов. сер. 2004. Вып. 119. С. 347–369.
- Ломинадзе Т.А., Сахаров А.С. Стратиграфическое положение слоев с *Kerplerites gowegianus* на Северном Кавказе // Геол. и разв. месторождений полезн. ископ. Грузии. Тбилиси: Груз. политехн. ин-т, 1984. С. 27–31.
- Ломинадзе Т.А., Сахаров А.С. Космоцератины Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 62 с.
- Мацкевич М.М., Сахаров А.С. О взаимоотношении сланцевой и карбонатной юры и строении келловейского яруса горных районов Чечено-Ингушской АССР // Геол. и нефтегазоносность Восточн. и Центр. Предкавказья. М.: Гос. НТИ нефт. и горно-топливн. лит-ры, 1963. С. 20–48 (Тр. ГрозНИИ. Вып. 15).
- Меледина С.В. Аммониты из бореального верхнего бата острова Котельный // Геол. и геофиз. 1999. Т. 40. № 10. С. 1397–1404.
- Митта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Бюлл. колл. фонда ВНИГНИ. 2000. № 3. 144 с.
- Митта В.В. Юра Северного Кавказа: инверсия кеплеритовых слоев или нормальная последовательность верхнего бата – нижнего келловея? // Палеострат-2003. Прогр. и тез. докл. годичн. собр. секции палеонтол. МОИП. М.: ПИН РАН, 2003. С. 17.
- Митта В.В. К эволюции аммонитов и стратиграфии пограничных отложений бата и келловея в бассейне Волги // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН, 2004. С. 125–136.
- Митта В.В. Зона *Paracadosceras keuppi* – новая зона верхнего бата Русской платформы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 158–160.
- Митта В.В. Аммониты пограничных отложений бат-келловея Северного Кавказа // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов. Т. I. Мезозой. Новосибирск: изд-во ИНГГ СО РАН, 2011. С. 184–187.
- Митта В.В., Стародубцева И.А. Полевые работы 1998 г. и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // VM–Novit. 1998. № 2. 20 с.
- Объяснительная записка к стратиграфической схеме юрских отложений Северного Кавказа / Ред. Безносос Н.В. М.: Недра, 1973. 194 с.
- Сахаров А.С. О строении келловейского яруса в районе перевала Герчеч в ЧИАССР // Геол. и нефтегазоносность Восточн. Предкавказья. М.: Недра, 1964. С. 83–90 (Тр. ГрозНИИ. Вып. 17).
- Сахаров А.С. К стратиграфии келловейских и оксфордских отложений Горной Ингушетии // Геол. и нефтегазоносность Восточн. и Центр. Предкавказья. М.: Недра, 1965. С. 76–88 (Тр. ГрозНИИ. Вып. 18).
- Сахаров А.С., Минин А.И. Использование переотложенных комплексов руководящих ископаемых (на примере келловейских аммонитов Горной Ингушетии) для правильной интерпретации стратиграфии района // Матер. по геол. и нефтегазоносности мезозоя Восточн. Предкавказья. М.: Недра, 1970. С. 21–27.
- Соколов Д.Н. К аммонитовой фауне Печорской юры // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1912. Вып. 76. 65 с.
- Юра Кавказа / Ред. Ростовцев К.О. СПб.: Наука, 1992. 192 с.
- Blake J.F. A monograph of the fauna of the Cornbrash // Monogr. Palaeontogr. Soc. L., 1905–1907. 106 p.
- Dietl G. Über Macrocephalites (Ammonoidea) aus dem Aspidoides-Oolith und die Bathonium – Callovium Grenzschichten der Zollernalb (S.W. – Deutschland) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1981. № 68. 15 S.
- Dietl G., Herold G. Erstfund von Cadomites (Ammonoidea) im Unter–Callovium (Mittl. Jura) von Südwest–Deutschland // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1986. № 120. 9 S.
- Mitta V.V. Late Bathonian Cardioceratidae (Ammonoidea) from the middle reaches of the Volga River // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 5. P. S629–S644.
- Nikitin S. Der Jura der Umgegend von Elatma. Lief. 1 // Nouv. Mém. Soc. Imp. Nat. Moscou. 1881. T. 14. № 2. S. 85–136.
- Poulton T.P. Zonation and correlation of Middle Boreal Bathonian to Lower Callovian (Jurassic) ammonites, Salmon Cache Canyon, Porcupine River, northern Yukon // Bull. Geol. Surv. Canada. 1987. V. 358. 155 p.
- Quenstedt F.A. Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Bd II. Der Braune Jura. Stuttgart: Schweizerbart, 1887. S. 441–815.
- Schairer G. Einige Ammoniten aus dem “Orbis-Oolith” (Oberbathon, Mittlerer Jura) von Sengenthal // Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläontol. hist. Geol. 1990. Bd 30. S. 15–26.
- Schlegelmilch R. Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. Stuttgart – N.Y.: Fischer, 1985. 284 S.

Объяснение к таблице IV

Все изображения $\times 0.95$, звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Фиг. 1. *Cadosceras suevicum* Callomon et Dietl, экз. с отделенной передней третью жилой камеры, ПИН № 5337/7: 1а – сбоку, 1б – со стороны устья, 1в – внутренние обороты сбоку, 1г – с вентральной стороны.

Фиг. 2. *Cadosceras tschernyschewi* Sokolov, экз. с полной жилой камерой с сохранившимся устьем, ПИН № 5337/6: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны.

Горная Ингушетия, перевал Герчеч; армхинская свита; сборы А.С. Сахарова.

Объяснение к таблице V

Изображения ×0.95.

Фиг. 1. *Cadoceras sakharovi* sp. nov., голотип ПИН № 5337/3, экз. с полной жилой камерой с сохранившимся устьем, начало жилой камеры приходится на отсутствующую часть наружного оборота: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны, 1в – внутренние обороты сбоку, 1г – с вентральной стороны; Горная Ингушетия, перевал Герчѐч; армхинская свита; сборы А.С. Сахарова.

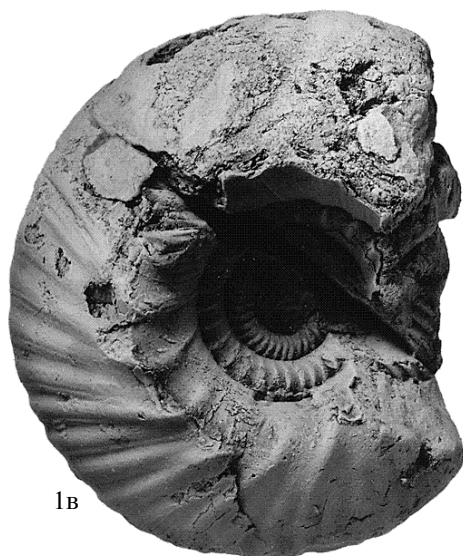
**Ammonites of the Genus *Cadoceras* (Cardioceratidae)
from the Uppermost Bathonian–Lowermost Callovian
of the Northern Caucasus (Ingushetia)**

V. V. Mitta

Based on the study of the ammonite collection assembled by A.A. Sakharov from the Middle Jurassic Armkhi Formation of the Gerchyoch Mountain Pass (northern Ingushetia) and on literature sources, the species composition and stratigraphic position of northern Caucasian *Cadoceras* are discussed. Early Callovian *C. tchegemicum* Lominadze, *C. tschernyschewi* Sokolov, and *C. suevicum* Callomon et Dietl are identified; the name *C. loginovae* Lominadze, 2004 is synonymized under *C. stupachenkoi* Mitta, 1998. The Late Bathonian species are identified as *C. sakharovi* sp. nov. and *C. aff. perrarum* Voronetz. The presence of marine Bathonian sediments is substantiated for the northern Caucasus; the theory of the inversion of the *Keplerites* beds is shown to be erroneous.

Keywords: ammonites, *Cadoceras*, Bathonian Stage, Callovian Stage, northern Caucasus.





УДК 595.771:551.762.3(517)

НОВЫЕ ДЛИННОУСЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ (INSECTA: DIPTERA) ПОЗДНЕЙ ЮРЫ МОНГОЛИИ

© 2011 г. Е. Д. Лукашевич

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: elukashevich@hotmail.com

Поступила в редакцию 22.12.2010 г.

Принята к печати 18.05.2011 г.

Из позднеюрского местонахождения Шар-Тэг (Монголия) по изолированным крыльям описаны новые таксоны длинноусых двукрылых: ?*Nannotanyderus incertus* sp. nov. (Tanyderidae), *Srenoptychoptera liturata* sp. nov. (Ptychopteridae), *Chaoburmus amphilogos* sp. nov. и *Mesocorethra cincta* sp. nov. (Chaoboridae), *Rasnicynomma additum* gen. et sp. nov. и *Palaeoperissomma ornatum* sp. nov. (Perissommatidae).

В Шар-Тэге собрано около 600 остатков двукрылых насекомых, представленных, в основном, имагинальными стадиями. Не обнаружено массовых захоронений каких-либо куколок или личинок двукрылых, даже куликоморфных, часто встречающихся в позднемезозойских отложениях. Подавляющее большинство отпечатков относится к длинноусым двукрылым, мух собрано всего около двух десятков. Систематическое описание двукрылых из этого местонахождения начато около двадцати лет назад (Калугина, 1992; Vlagoderov, 1999; Grimaldi et al., 2003; Lukashevich, 2009 и др.), но еще далеко от завершения. В статье описываются редкие *Nematocera* из разных инфраотрядов, представленные в коллекции единичными экземплярами.

В работе используется номенклатура жилкования и система Diptera, принятая нами ранее (Shcherbakov et al., 1995; Vlagoderov et al., 2002). Все описанные экземпляры хранятся в Палеонтологическом институте РАН им. А.А. Борисяка, Москва. Работа частично поддержана программой Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем”.

И Н Ф Р А О Т Р Я Д PSYCHODOMORPHA

Среди двукрылых инфраотряда Psychodomorpha sensu Hennig в местонахождении Шар-Тэг не обнаружены представители современных семейств Psychodidae и Vlephariceridae, как и вымершие Ansergidae, известные из юры, но редко встречающиеся в озерных отложениях мезозоя (гораздо реже, чем найденные в Шар-Тэге птихоптериды и даже танидериды).

СЕМЕЙСТВО TANYDERIDAE OSTEN-SACKEN, 1879

Это современное семейство достаточно широко распространено в мезозойских отложениях Евразии, хотя редко бывает массовым в ископаемом со-

стоянии — обычно в богатых местонахождениях обнаруживаются единичные экземпляры. В Шар-Тэге найдены все три рода танидерид, описанные по отпечаткам из мезозойских отложений: *Praemacroschile* Kalugina, 1985, современный род *Protanyderus* Handlirsch, 1909 и, вероятно, *Nannotanyderus* Ansonge, 1994 (всего 5 изолированных крыльев и один целый самец; Калугина, 1992; Lukashevich, Krzeminski, 2009). *Nannotanyderus*, как и *Praemacroschile*, известен из тоара Германии, а самая древняя находка современного рода *Protanyderus* относится к средней юре Сибири (Кубеково). Помимо крыльев, в Шар-Тэге впервые в ископаемом состоянии обнаружены отпечатки личинок танидерид, которые с некоторым сомнением были отнесены к *Protanyderus* (Lukashevich, Krzeminski, 2009). Вместе эти три рода танидерид отмечены лишь в Каратау (известны 13 имаго, *Nannotanyderus* sp. не описан) и Шар-Тэге (6 имаго и 2 личинки), причем описан вид *Praemacroschile ansongei* Lukashevich et Krzeminski, 2009, общий для этих двух местонахождений.

Род *Nannotanyderus* Ansonge, 1994

Nannotanyderus: Ansonge, 1994, с. 200.

Типовой вид — *Nannotanyderus krzeminskii* Ansonge, 1994, ранняя юра Германии.

Диагноз. Мелкие танидериды, длина крыла 2–4 мм. Sc оканчивается близко к середине крыла. Rs симметрично ветвится на длинный R_{2+3} , и короткий R_{4+5} (чуть длиннее соразмерных bR_5 и $r-m$). Ячейка r_2 широко раскрыта (вершина R_2 ближе к вершине R_1 , чем к R_3), ячейка d занимает около трети длины крыла, поперечная $m-cu$ гораздо короче ствола M_{3+4} , анальная лопасть не выпуклая, но закругленная.

Видовой состав. Кроме типового и нового вида, *N. grimmenensis* Ansonge et Krzeminski, 2002 из

ранней юры Германии и неописанный вид из ранней юры Англии.

З а м е ч а н и я. Недавно (Krzeminski et al., 2010) опубликовано сообщение об обнаружении нового, самого древнего вида *Nannotanyderus* из синемюра в Дорсете, Англия, но ни рисунок, ни описание пока не опубликованы.

Вероятно, неописанная танидерида из мелового английского местонахождения Дарльстон-Бэй (Пурбек, берриас; Coram, Jarzembowski, 1998, фиг. 3) относится к данному роду, судя по мелким размерам (2.8 мм), короткой Sc, не достигающей середины крыла и первого развилка Rs, и, вероятно, слабо развитой анальной лопасти (плохо видна на фотографии, как и ширина вилки R_{2+3}). Представители рода обнаружены, но не описаны из средней-поздней юры Южного Казахстана (Каратау).

?Nannotanyderus incertus Lukaszewicz, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Н а з в а н и е вида *incertus* *lat.* — сомнительный, неопределенный.

Г о л о т и п — ПИН, № 4270/2075 (позитивный и негативный отпечатки неполного изолированного крыла с мятой медиальной областью); местонахождение Шар-Тэг (точка 434/2); поздняя юра.

О п и с а н и е (рис. 1, *a*). Крыло около 2 мм. Sc оканчивается немного проксимальнее первого развилка Rs. Rs в 1.3 раза короче ствола R_{2+3} и в 1.4 раза длиннее вилки R_{2+3} и 2.4 раза длиннее R_2 .

С р а в н е н и е. По размерам и относительно короткой Sc новый вид близок к типовому, от которого отличается относительно более длинным Rs (у обоих раннеюрских видов из Германии Rs в два раза короче R_{2+3}).

З а м е ч а н и я. В связи с неполной сохраненностью единственного крыла и неуверенной интерпретацией строения медианы возникают сомнения в семейственной принадлежности описываемого экземпляра. К настоящему времени в другом семействе, среди *Psychodidae* описаны роды, очень близкие к танидеридам и, в частности, к *Nannotanyderus*: *Tanypsycha* Ansorge, 1994, *Libanopsychocha* Azar et al., 1999, *Sretapsychocha* Azar et al., 1999, *Paralibanopsychocha* Azar et Nel, 2002. У них, как и у *Nannotanyderus*, короткая широко раскрытая вилка R_{2+3} и замкнутая дискоидальная ячейка (есть поперечная жилка im), причем иногда, у *Libanopsychocha* и *Sretapsychocha* из раннемелового ливанского янтаря, R_1 не укорочена и не “оттянута вверх”, к переднему краю крыла, а идет параллельно ему почти до вершины и оканчивается заметно дистальнее развилка R_{2+3} , CuP хорошо развита, анальная лопасть не редуцирована, хотя и развита слабо (Azar et al., 1999). К сожалению, принадлежность к танидеридам обсуждаемого крыла из Шар-Тэга нельзя обосновать и отсутствием видимого опушения на жилках, так как

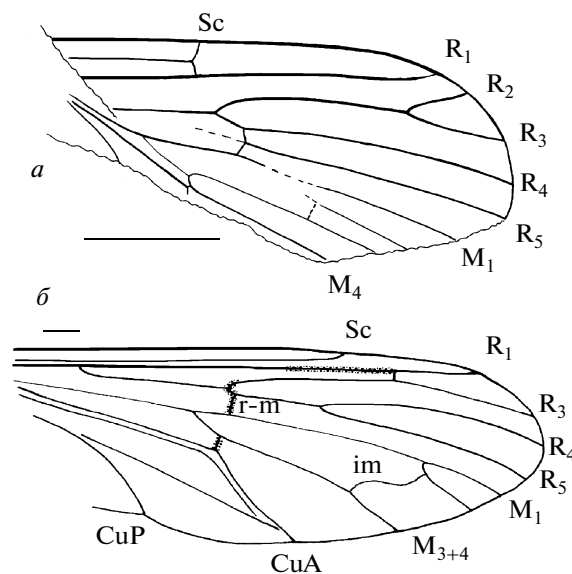


Рис. 1. Крылья *Psychodomorpha*, Шар-Тэг, J_3 : *a* — ?*Nannotanyderus incertus* sp. nov. (*Tanyderidae*), голотип ПИН, № 4270/2075; *b* — *Crenoptychoptera liturata* sp. nov. (*Ptychopteridae*), голотип ПИН, № 4270/235. Длина масштабной линейки на всех рисунках соответствует 0.5 мм.

опушения не видно и на крыльях психодид из Гриммена (Ansorge, 1994). Поэтому мы с некоторым сомнением относим описываемую форму к *Nannotanyderus*, хотя все видимые детали жилкования очень близки к особенностям типового вида.

М а т е р и а л. Голотип.

СЕМЕЙСТВО ПТЫХОПТЕРИДАЕ SCHINER, 1864

В Шар-Тэге не обнаружено ни одно из двух современных подсемейств птихоптерид, первая ископаемая находка которых относится к раннему берриасу (английский Пурбек, свита Лулворс; Lukaszewicz et al., 2001). В монгольском местонахождении найдены все три мезозойские подсемейства птихоптерид с пятью родами, т.е. при небольшой общей численности (всего 17 изолированных крыльев, большинство видов известно лишь по голотипу) это местонахождение с самым богатым родовым составом птихоптерид среди трех десятков, откуда известны мезозойские представители этого семейства. По четыре рода известно из юрских азиатских местонахождений Кубеково (доминант *Proptychopterina* Kalugina, 1985) и Каратау (кодоминанты *Eoptychoptera* Handirsch, 1906 и *Eoptychoptera* Kalugina, 1985), но при гораздо большей численности (55 и 37 имаго, соответственно; Lukaszewicz, 1993). В китайском Даохугоу нами было выявлено около сотни экземпляров, относящихся лишь к 3 родам с подавляющим преобладанием *Eoptychoptera* (около 90%, личные наблюдения).

В Шар-Тэге по численности (8 изолированных крыльев) и разнообразию (минимум 3 вида) доминирует мезозойский род *Eortuchoptera* — самый распространенный географически и стратиграфически, известный от рэта Европы (Ansoerge, личн. сообщ.) до раннего мела Евразии и Южной Америки. Правда, описать удалось лишь один вид этого рода, *E. tempestilla* Lukashevich, 1998 (Lukashevich et al., 1998). Фрагментарная сохранность остальных крыльев недостаточна для описания, но среди них отмечено минимум два вида с пятнистыми (ПИН, №№ 4270/2299, 2071 (обратный 2468)) и прозрачными крыльями (ПИН, №№ 4270/ 2129, 2140, 2298, 2469, 2471). Интересна находка фрагмента крыла *Nedoptuchoptera* Lukashevich, 1998 — редкого рода, известного по единственному виду из Каратау, и *Srenoptuchoptera* — рода, довольно многочисленного в Кубеково (J_2) и Жиганске (K_1), но не известного в обширных материалах из Каратау (Lukashevich et al., 1998) и Даохугоу (личные наблюдения). Описанные комары из Даохугоу, отнесенные к *Srenoptuchoptera* (Hao et al., 2009), не имеют никакого отношения ни к этому роду, ни вообще к семейству *Ptychopteridae*. Из опубликованных фотографий целых насекомых очевидно, что все три описанных вида относятся к другому семейству — *Axymyiidae*, уже известному из этого богатейшего китайского местонахождения (Zhang, 2004). Недавно виды *Srenoptuchoptera* из Даохугоу были сведены в синонимы к аксимидам (Zhang, 2010): *S. decorosa* Hao et al., 2009 и *S. vulgaris* Hao et al., 2009 являются младшими синонимами *Psocites pectinatus* (Hong, 1983), а *S. vicina* Hao et al., 2009 — *Juraxymyia fossilis* (Zhang, 2004). Так что представители *Srenoptuchoptera* отсутствуют в коллекциях ПИНа из Каратау и до сих пор не обнаружены в Даохугоу.

Род *Crenoptuchoptera* Kalugina, 1985

Crenoptuchoptera: Калугина, Ковалев, 1985, с. 41.

Типовой вид — *Crenoptuchoptera antica* Kalugina, 1985, средняя юра Сибири.

Диагноз. Тело стройное, удлиненное, на крыльях поперечная $r-m$ обычно сближена с развилком R_{4+5} , 3 медиальные жилки (вероятно, M_1 , M_2 , M_{3+4}), im обычно изогнута, соединяет M_2 близ основания и M_{3+4} .

Видовой состав. Кроме нового вида, 6 видов из ранней юры — раннего мела Евразии.

Crenoptuchoptera liturata Lukashevich, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 2

Название вида от *litura* лат. — пятно.

Голотип — ПИН, № 4270/235 (позитивный и негативный отпечатки изолированного крыла хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг (точка 423/6); поздняя юра.

Описание (рис. 1, б). Крыло около 7.5 мм, со слабыми пятнами на R_2 , $r-m$, $m-cu$. Sc оканчивается дистальнее развилка R_{4+5} . Вилка R_{4+5} в 2.4 раза длиннее ствола. Поперечная $r-m$ расположена чуть дистальнее развилка Rs и на уровне $m-cu$. Дискоидальная ячейка в 5 раз длиннее своей ширины. Поперечная im изогнутая. Отрезок bM_{3+4} в 3 длиннее $m-cu$. Передняя ветвь медианы пигментирована так же, как другие жилки. Дистальная часть CuA сигмоидально изогнута.

Сравнение. По наличию пятен сравним только с *S. gronskayae* Kalugina, 1989 из местонахождения Кемпендьяй, от которого отличается более мелкими размерами (длина крыла якутского вида 10.5–14.5 мм).

Материал. Кроме голотипа, вероятно, неполное крыло ПИН, № 4270/2466 из того же местонахождения.

ИНФРАОТРЯД CULICOMORPHA

СЕМЕЙСТВО CHAOBORIDAE EDWARDS, 1920

Во многих юрских и раннемеловых местонахождениях Азии это семейство доминирует, в основном, за счет многочисленных находок преимагинальных стадий (Калугина, Ковалев, 1985; Калугина, 1986; Lukashevich, 2008). В то же время только единичные взрослые хабориды известны в некоторых богатых юрских местонахождениях Азии — Кубеково, Каратау, Даохугоу. Такая же ситуация отмечена в Шар-Тэге: немногочисленные крылья и ни одного несомненного отпечатка преимагинальных стадий хаборид, хотя обнаружены куколки лимонид и хириноид и даже личинки танидерид. Находки крыльев единичны (беспорных — всего пять), при этом два из них в силу типичного для хаборид жилкования и неполной сохранности не могут быть определены до рода (ПИН, №№ 4270/2312 и 2349). Установленная родовая принадлежность трех других вызывает некоторые сомнения в связи с отсутствием данных по строению тела и преимагинальных стадий.

Род *Chaoburmus* Lukashevich, 2000

Chaoburmus: Lukashevich, 2000, с. 48.

Типовой вид — *Chaoburmus brevisculus* Lukashevich, 2000, ранний мел Азии, бирманский янтарь.

Диагноз (только крыловые признаки). Крылья мелкие, без пятен. Sc короткая, оканчивается над $r-m$. Rs гораздо короче ствола R_{3+4} , R_1 чуть оттянута вперед, оканчивается ближе к R_3 , чем к Sc . Вилка R_{3+4} короткая, короче ствола R_{3+4} , вилка M_{1+2} при похожей длине несколько шире ее, не длиннее ствола M_{1+2} . CuP оканчивается проксимальнее Rs и $m-cu$. Анальная лопасть несколько редуцирована.

Видовой состав. Кроме типового и нового вида, предположительно *C. victimaartis* Lukashevich, 2000 из бирманского янтаря (ранний мел Азии).

З а м е ч а н и я. Подобная редкая у хаоборид комбинация мелких размеров, коротких Sc и вилки R_{3+4} известна в мезозое еще у двух родов: у *Helokrenia* Kalugina, 1985, описанного из средней юры Сибири (Кубеково) и, вероятно, найденного в берриасе английского Пурбека (Coram, Jarzembowski, 1998, фиг. 12, формально не описан) и у *Libanoborus* Azar, Waller et Nel, 2009 из раннемелового ливанского янтаря. Единственным отличием *Chaoburmus* по крылу от *Helokrenia* является длина CuP, которая у *Helokrenia* гораздо длиннее и оканчивается дистальнее уровня впадения m-cu в CuA (хотя эта жилка не изображена при первоописании рода, она прослеживается на голотипе *H. nana* Kalugina, 1985 и прорисована на крыле английской хаобориды). У *Libanoborus*, как и у *Chaoburmus*, жилка CuP короткая и оканчивается на уровне ответвления R_s и гораздо проксимальнее m-cu, но ливанский род обладает уникальной среди хаоборид чертой — слиянием короткой R_3 и R_1 . До сих пор подобное слияние R_3 и R_1 , характерное для другого куликоморфного надсемейства — хирономоидов, среди куликоидов было отмечено лишь у юрской диксиды *Syndixa* Lukashevich, 1996 (Лукашевич, 1996). Поскольку *Libanoborus* описан по единственному экземпляру, оставалось непонятным, является ли это важным отличительным признаком или индивидуальной aberrацией (в последнем случае крыло из Шар-Тэга можно было бы отнести к *Libanoborus*). Сейчас мы предполагаем, что самка этого же рода хаоборид была описана ранее из раннемелового иорданского янтаря (Kaddumi, 2005) как единственный представитель нового, по предположению автора, близкого к психодидам семейства *Psychominae* (sic!). Судя по рисунку (Kaddumi, 2005, фиг. 80, 85; на фотографии жилкование не просматривается), жилкование крыла *Jordanobotomus faigi* Kaddumi, 2005 сходно с описанным у *Libanoborus*: крылья мелкие, без пятен; R_s гораздо короче ствола R_{3+4} , R_1 чуть оттянута вперед, оканчивается ближе к R_3 , чем к Sc; вилка R_{3+4} короткая, причем R_3 сливается с R_1 , вилка M_{1+2} при похожей длине несколько шире ее, не длиннее ствола M_{1+2} ; CuP оканчивается проксимальнее R_s и m-cu; анальная лопасть несколько редуцирована. Отличия жилкования *Libanoborus lukashevichi* Azar et al., 2009 (Sc короче и оканчивается над г-m, а медиа ветвится дистальнее г-m), вероятно, видового уровня, хотя для ревизии в любом случае необходим пересмотр типового материала. Но даже если не синонимизировать *Libanoborus* с *Jordanobotomus*, а только констатировать принадлежность последнего к хаоборидам (что можно сделать, опираясь на опубликованные рисунки), становится понятно, что слияние R_3 и R_1 не случайная единичная aberrация, а признак родового ранга, поэтому описывае-

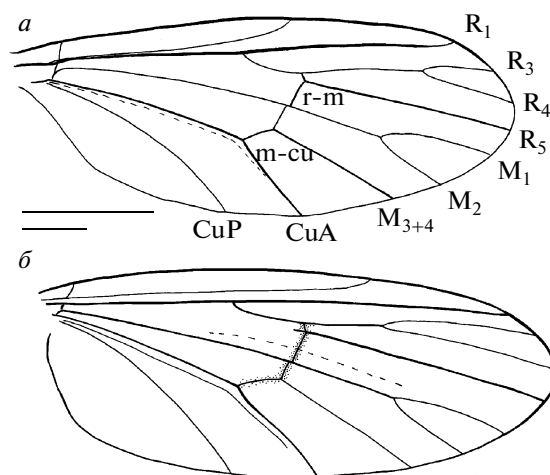


Рис. 2. Крылья Chaoboridae, Шар-Тэг, J₃: а – *Chaoburmus amphilogos* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2320; б – *Mesocorethra cincta* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2309.

мый ниже экземпляр из Шар-Тэга без подобного слияния мы относим к *Chaoburmus*.

Chaoburmus amphilogos Lukashevich, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

На з в а н и е вида *amphilogos* греч. — сомнительный.

Г о л о т и п — ПИН, № 4270/2320 (позитивный и негативный отпечаток изолированного крыла хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг (точка 423/6); поздняя юра.

О п и с а н и е (рис. 2, а). Крыло 2 мм, без пятен. R_1 оканчивается примерно в 4 раза ближе к R_3 , чем к Sc, гораздо дистальнее развилка R_{3+4} . Вилка R_{3+4} в 3 раза длиннее ширины и лишь немного короче ствола R_{3+4} . Отрезок bR_5 значительно короче г-m; bR_5 , г-m, bM_{3+4} и m-cu образуют корду. Вилка M_{1+2} вдвое длиннее ширины и равна по длине жилке M_{1+2} .

С р а в н е н и е. Гораздо крупнее типового вида, отличается более длинными вилками R_{3+4} и M_{1+2} и жилкой R_1 (у типового вида длина крыла около 1 мм, R_1 оканчивается на уровне развилка R_{3+4} , вилка R_{3+4} в 2–2.5 раза короче жилки R_{3+4} , вилка M_{1+2} в 1.5–2.5 раза короче ствола). Сравнение с более крупным ?*C. victimaartis* из бирманского янтаря невозможно в связи с неполной сохранностью крыла голотипа этого вида.

З а м е ч а н и е. Жилкование крыла нового вида демонстрирует все диагностические черты рода, однако по пропорциям разных участков жилок сильно отличается от типового вида из бирмита. Это может быть связано как с размахом изменчивости внутри рода, так и с неправильным отнесением нового вида к *Chaoburmus*. К сожалению, изолированные кры-

ля из Шар-Тэга нельзя более полно сравнить с *C. brevisculus*, для которого известны целые комары обоих полов, поэтому остается некоторая доля сомнения в правильности родовой идентификации нового вида.

Материал. Кроме голотипа, вероятно, неполное изолированное крыло ПИН, № 4270/2246.

Род *Mesocorethra* Kalugina, 1993

Mesocorethra: Калугина, 1993, с. 121.

Типовой вид — *Mesocorethra levis* Kalugina, 1993; поздняя юра или ранний мел Азии.

Диагноз (только крыловые признаки). Крылья крупные, жилкование нежное. Sc длинная, оканчивается гораздо дистальнее г-m и чуть проксимальнее развилка R₃₊₄. Вилка R₃₊₄ очень длинная и узкая, длиннее ствола R₃₊₄, вилка M₁₊₂ короче и шире вилки R₃₊₄, их развилки расположены практически на одном уровне. Поперечная г-m заметно длиннее bR₅, m-су длиннее bM₃₊₄. CuP оканчивается на уровне впадения m-су в CuA.

Видовой состав. Кроме нового вида, только типовой вид.

Замечания. При пересмотре типового материала по *M. levis* выяснилось, что CuP доходит до края крыла на уровне впадения m-су в CuA, а не является свободной, как изображено на рисунке при первоописании (Калугина, 1993, с. 123, рис. 2, в).

Очень похожие широкие крылья (с вилками R₃₊₄ и M₁₊₂, начинающимися на одном уровне, кордой из bR₅, г-m, bM₃₊₄ и m-су и с жилкой CuP, оканчивающейся на уровне впадения m-су в CuA) описаны у *Praeschaobogus* Kalugina, 1985, но там вилка R₃₊₄ гораздо короче.

Mesocorethra cincta Lukashevich, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4

Название вида *cincta* лат. — опоясывающая.

Голотип — ПИН, № 4270/2309 (позитивный и негативный отпечаток изолированного крыла хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг (точка 443/1); поздняя юра.

Описание (рис. 2, б). Крыло 4.2 мм, с узкой слабо затемненной перевязью вдоль корды. R₁ оканчивается примерно в 6 раз ближе к R₃, чем к Sc, над дистальной четвертью R₃. Короткий Rs равен стволу R₃₊₄, ответвляется на уровне окончания CuP. Длинная вилка R₃₊₄ в 7 раз длиннее своей ширины, в 2.3 раза длиннее ствола R₃₊₄, R₅ со шпорой, bR₅, г-m, bM₃₊₄ и m-су образуют корду.

Сравнение. Отличается от типового вида наличием узкой затемненной перевязи в области корды и шпорой на R₅.

Материал. Голотип.

ИНФРАОРЯД BIBIONOMORPHA НАДСЕМЕЙСТВО PERISSOMMATOIDEA COLLESS, 1962

СЕМЕЙСТВО PERISSOMMATIDAE COLLESS, 1962

Своеобразнейшее реликтовое современное семейство, в морфологии которого признаки *Bibionomorpha* и *Tipulomorpha* сочетаются с апоморфиями преимущественно дегенеративного характера (Калугина, Ковалев, 1985). В ископаемом состоянии описаны единичные мезозойские периссомматиды, относящиеся к двум родам из разных подсемейств: *Palaeoperissomma* V. Kovalev, 1985 и монотипный *Perissordes* Lukashevich et al., 2006. Все виды описаны по единичным экземплярам.

У описываемых ниже представителей можно отметить характерные для семейства признаки: коственная жилка обходит все крыло, сильно утолщена на переднем и терминальном краях, слабая, но явственная по заднему краю; г-m соединяет R₅ и M₁₊₂; M₃₊₄ простая; m-су расположена в проксимальной половине крыла; CuP дистально редуцирована. Характерные для семейства ветвящаяся передняя ветвь Rs при простой задней ветви и продольная складка между Sc и R₁ видны лишь у нового рода. Для периссомматид характерно своеобразное расположение птеростигмы между R₁ и R₃, но у обсуждаемых экземпляров она не видна.

Ключ для определения подсемейств *Perissommatidae*

- 1(2) Крупные комары (длина крыла около 1 см), R₁ относительно длинная (около 2/3 длины крыла), крупная дискоидальная ячейка, анальная лопасть сильно развита.....
.....*Perissordinae* Lukashevich et al., 2006
- 2(1) Мелкие комары (длина крыла меньше 4 мм), R₁ короткая (около 1/2 длины крыла), дискоидальная ячейка, если есть, небольшая, открыта базально, анальной лопасти и крылышка нет.....3
- 3(4) Sc свободная, R₃ дистально ближе к R₄, чем к R₁, m-су упирается в M₃₊₄.....
.....*Perissommatinae* Colless, 1962
- 4(3) Sc доходит до C, R₃ дистально ближе к R₁, чем к R₄, m-су упирается в ствол M.....
.....*Rasnicynommatinae* Lukashevich subfam. nov.

ПОДСЕМЕЙСТВО RASNICYNOMMATINAE LUKASHEVICH, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Мелкие комары. Sc короткая, слабая, доходит до C. R₁ и CuA относительно короткие, R₃ дистально ближе к R₁, чем к R₄, m-су упирается в ствол M, анальной лопасти нет.

Состав. Типовой род.

Сравнение. Новое подсемейство отличается от всех известных периссомматид положением m-су.

З а м е ч а н и я. Выделенные ранее подсемейства отличаются размерами, степенью развития Sc, дискоидальной ячейки и анальной лопасти (Lukashevich et al., 2006), но у всех до сих пор описанных периссомматид поперечная m-cu соединяет CuA с ветвью M₃₊₄. У нового вида m-cu расположена на уровне первого развилка Rs, как и у всех периссомматид, однако она соединяет CuA со стволом M, что чрезвычайно редко встречается у двукрылых. По большинству остальных параметров новое подсемейство ближе к номинативному.

При пересмотре голотипа *Gurvaniella hosbayari* V. Kovalev, 1986 оказалось, что современная плохая сохранность материала не позволяет точно описать жилкование базальной части крыла и уточнить положение m-cu. Судя по приведенному диагнозу “br, по-видимому, очень короткая, почти вдвое короче ba” и рисунку крыла при первоописании (Ковалев, 1986, с. 127, рис. 97, в), можно предполагать, что m-cu у этого рода тоже соединяла CuA со стволом M, а не с задней ветвью медианы (хотя автор про это ничего не пишет). На основании короткой ячейки br (в качестве дополнительных аргументов упоминались крупные размеры и отличающееся строение глаз) В.Г. Ковалев не включил *Gurvaniella* в семейство периссомматид, а лишь в надсемейство *Perissommatoidae*, но не считал целесообразным описывать новое семейство по единственному отпечатку плохой сохранности. В связи с отсутствием данных по строению тела мы также не выделяем здесь новое семейство, но не исключаем этой возможности в случае обнаружения целых экземпляров.

Род *Rasnicynomma* Lukashevich, gen. nov.

Н а з в а н и е рода в честь выдающегося палеознтомолога А.П. Расницына и от типового рода *Perissomma*.

Т и п о в о й вид — *Rasnicynomma additum* sp. nov.

Д и а г н о з. Очень мелкие двукрылые. Крыло без рисунка, между R₄ и R₅ расположена дополнительная поперечная жилка. Вероятно, ствол M до впадения m-cu слабый, в виде складки. M₁₊₂ разветвляется гораздо дистальнее r-m. Ячейка ba гораздо длиннее br. Дискоидальная ячейка отсутствует. Ствол M ветвится немного дистальнее m-cu. На CuA короткая направленная вперед шпора. Анальная лопасть отсутствует.

В и д о в о й состав. Типовой вид.

З а м е ч а н и я. Новый род отличается от всех известных периссомматид положением m-cu, наличием дополнительной поперечной жилки в радиуссекторе и шпоры на CuA. Отсутствие дискоидальной ячейки сближает новый род с *Palaeoperissomma*. Однако нельзя полностью исключить, что приведенная интерпретация медианы неверна. Возможно, что у обсуждаемого экземпляра все-таки есть

дискоидальная ячейка, передняя часть которой (базальная часть ствола M₁₊₂) в силу сохранности материала не видна и спрятана в складку, продолжающую направление ствола M, возможно, десклеротизована. Подобная трактовка была бы более привычной для периссомматид, так как у современной *Perissomma* отмечены m-cu, впадающая в утолщенную bM₃₊₄, полностью десклеротизованный ствол M в виде складки и поперечная im, впадающая в M₁₊₂ в той же точке, что и поперечная r-m, при этом и проксимальная часть bM₁₊₂ десклеротизована (Colless, 1969). На отпечатке отчетливо видна складка, тянущаяся от основания крыла, в которую теоретически могла бы спрятаться “более правильная” bM₁₊₂, продолжающая хорошо видимый дистальный отрезок M₁₊₂. При такой интерпретации на крыле была бы дискоидальная ячейка, m-cu, как обычно, впадала бы в bM₃₊₄, а поперечная im соприкасалась бы с поперечной r-m. Однако дистальная часть обсуждаемой складки проходит заметно выше dM₁₊₂, не контактируя с M₁₊₂, а никакой части bM₁₊₂ не видно, так что приходится остановиться на варианте с медианой, которая ветвится несимметрично дистальнее m-cu, а направление ствола M продолжает M₃₊₄. Последний признак характерен для представителей совершенно другого инфраотряда — *Tipulomorpha*.

Описываемый род обладает и другими чертами, до сих пор не найденными у периссомматид. Среди представителей *Axymyiformia*, куда мы относим *Perissommatidae* (Shcherbakov et al., 1995), не отмечались ни дополнительные поперечные жилки, ни шпора на CuA. Судя по представителям других инфраотрядов, где в некоторых семействах обнаружены по отдельности подобные особенности (например, дополнительные поперечные жилки у *Tanyderidae*), эти признаки — видового или, скорее, родового уровня. Насколько нам известно, шпора на CuA — уникальная черта, отмеченная пока только у кайнозойских и современных хаборид двух родов (*Mochlonyx* Loew, 1844 и *Chaoborus* Lichtenstein, 1800), правда, не у всех видов. Но делать какие-то выводы из этого факта преждевременно, так как нельзя исключить, что у *Rasnicynomma* gen. nov. шпора на CuA является случайной единичной аберрацией. Необычно высокий процент индивидуальных аберраций уже был зафиксирован в жилковании крыла у тараканов из Шар-Тэга, в том числе описаны дополнительные поперечные жилки и слепые отростки на жилках (Vršansky, 2005).

***Rasnicynomma additum* Lukashevich, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 5

Н а з в а н и е вида от *additus* *lat.* — добавленный.

Г о л о т и п — ПИН, № 4270/2553 (отпечаток изолированного крыла хорошей сохранности); ме-

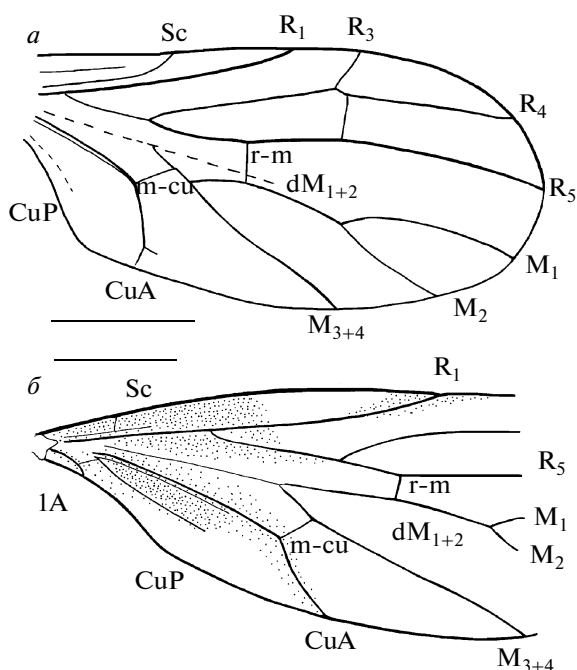


Рис. 3. Крылья Perissommatidae, Шар-Тэг, J₃: а – *Rasniscynomma additum* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2553; б – *Palaoperissomma ornatum* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2278.

стонахождение Шар-Тэг (точка 443/1); поздняя юра.

О п и с а н и е (рис. 3, а). Крыло довольно широкое, 1.7 мм длиной. Sc оканчивается заметно дистальнее основания Rs. R₁ занимает около половины длины крыла. Вилка R₃₊₄ широкая, R₃ отходит под углом больше 45°, R₄ равна R₃₊₄ и в 3.5 раза длиннее R₃, R₅ s-образно изогнута, расположена заметно ближе к R₄, чем к M₁₊₂, dR₅ в 3 раза длиннее bR₅, который немного длиннее ствола Rs. Вилка M₁₊₂ в 1.7 раза длиннее dM₁₊₂, который в 2 раза длиннее bM₁₊₂. CuA образует резкий излом при соединении с m-cu. Редуцированная CuP не доходит до уровня m-cu.

М а т е р и а л. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО PERISSOMMATINAE COLLESS, 1962

Род *Palaoperissomma* V. Kovalev, 1985

Palaoperissomma: Калугина, Ковалев, 1985, с. 115.

Т и п о в о й в и д – *Palaoperissomma collessi* V. Kovalev, 1985, средняя юра Сибири.

Д и а г н о з. Жилки, кроме Sc, CuP и ствола M, утолщены. Ствол M в пределах основных ячеек в виде складки. M₁₊₂ разветвляется гораздо дистальнее r-m. Ячейка ba гораздо длиннее br. Дискоидальная ячейка отсутствует. Свободная CuP оканчивается на уровне m-cu. 1A очень короткая, но сильная, доходит до края крыла, образуя небольшую ячейку.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового и нового вида, предположительно *P. demetrii* Kovalev, 1990 из поздней юры-раннего мела Забайкалья.

Palaoperissomma ornatum Lukashevich, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 6

Н а з в а н и е вида от *ornatus* лат. – украшенный.

Г о л о т и п – ПИН, № 4270/2278 (позитивный и негативный отпечаток изолированного неполного крыла хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг (точка 443/1); поздняя юра.

О п и с а н и е (рис. 3, б). Крыло не длиннее 4 мм (длина остатка 2.6 мм), неравномерно затемнено (затемнение практически всей проксимальной части до уровня m-cu и небольшое пятно в дистальной части R₁ видно под поляризованным светом). Костальный край выпуклый, с перегибом в точке впадения R₁. Sc не достигает уровня основания Rs. Ствол Rs в два раза длиннее bR₅. Отрезки bM₁₊₂ и dM₁₊₂ практически равны. CuA образует резкий излом при соединении с m-cu, дистальный отрезок CuA плавно изогнут.

С р а в н е н и е. Отличается от обоих известных видов относительно крупными размерами крыла (у ранее описанных видов 2.6–2.9 мм), окрашенным крылом и выпуклым костальным краем, от типового вида (табл. VI, фиг. 7) – еще и некоторыми особенностями жилкования (более длинным стволом Rs и изогнутым дистальным отрезком CuA).

М а т е р и а л. Голотип.

З а м е ч а н и е. В пределах современного рода *Perissomma* Colless, 1962 отмечены подобное разнообразие в окраске крыла, разброс в его размерах (2–4 мм) и форме костального края (Colless, 1969).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Калугина Н.С. Двукрылые. Muscida (=Diptera). Инфраотряды Tipulomorpha и Culicomorpha // Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. М.: Наука, 1986. С. 112–125 (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 28).
- Калугина Н.С. Психодоморфные двукрылые из юры монгольского Алтая (Diptera: Tanyderidae, Eoptychopteridae) // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 110–113.
- Калугина Н.С. Хаобориды и комары-звонцы из мезозоя Восточного Забайкалья (Diptera: Chaoboridae, Chironomidae) // Мезозойские насекомые и остракоды Азии. М.: Наука, 1993. С. 117–139.
- Калугина Н.С., Ковалев В.Г. Двукрылые насекомые юры Сибири. М.: Наука, 1985. 198 с.
- Ковалев В.Г. Инфраотряды Bibionomorpha и Asilomorpha // Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. М.: Наука, 1986. С. 125–154 (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 28).
- Ковалев В.Г. Двукрылые. Muscida // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. М.: Наука,

1990. С. 123–177 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 239).
- Лукашевич Е.Д.* Мезозойские Dixidae (Insecta: Diptera) и систематическое положение родов *Dixamima* Rohdendorf, 1964 и *Rhaetomyia* Rohdendorf, 1962 // Палеонтол. журн. 1996. № 1. С. 48–53.
- Ansorge J.* Tanyderidae and Psychodidae (Insecta: Diptera) from the Lower Jurassic of northeastern Germany // *Paläontol. Z.* 1994. Bd 68. H. 1–2. P. 199–209.
- Azar D., Nel A., Salignac M. et al.* New genera and species of psychodoid flies from the Lower Cretaceous amber of Lebanon // *Palaeontology*. 1999. V. 42. Pt 6. P. 1101–1136.
- Blagoderov V.A.* New Bibionomorpha from the Triassic of Australia and Jurassic of Central Asia with notes on the family Paraxymidae (Insecta; Diptera) // *Proc. 1st Paleoent. Conf.* 1999. P. 11–15.
- Blagoderov V.A., Lukashevich E.D., Mostovski M.B.* 2.2.1.3.4.4. Order Diptera Linné, 1758. The true flies (=Muscida Laicharting, 1781) // *History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J.* Dordrecht, Boston, London: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 227–240.
- Colless D.H.* The genus *Perissomma* (Diptera: Perissommatidae), with new species from Australia and Chile // *Austr. J. Zool.* 1969. V. 17. 719–728.
- Coram R., Jarzembowski E.A.* Insect-bearing horizons in the type Purbeck and new Purbeck/Wealden flies (Diptera) // *Proc. Dorset Natur. Hist. Arch. Soc.* 1998 (1997). V. 119. P. 135–140.
- Hao J.-Y., Dong K.-Q., Ren D.* Middle Jurassic Eoptychopteridae from Daohugou, Inner Mongolia, China (Insecta, Diptera, Eoptychopteridae) // *Acta Zootax. Sin.* 2009. V. 34. № 1. P. 106–110.
- Grimaldi D.A., Amorim D., Blagoderov V.A.* The Mesozoic family Archizelmidae (Diptera) // *J. Paleontol.* 2003. V. 77. № 2. P. 368–381.
- Kaddumi H.F.* Amber of Jordan. The oldest prehistoric insects of fossilized resin. Eternal River Museum of Natural History. 2005. 224 p.
- Krzeminski W., Coram R., Krzeminska E.* A new species of *Nannotanyderus* from the Lower Jurassic (Sinemurian) of England, the oldest tanyderid fly (Diptera: Tanyderidae) // *Progr. & abstr. of the 5th Intern. Conf. on Fossil Insects.* August 20–25, 2010. Beijing: Capital Normal Univ., 2010. P. 54.
- Lukashevich E.D.* New Eoptychopteridae (Diptera: Psychodomorpha) from the Jurassic of Asia // *Paleontol. J.* 1993. V. 27. № 1A. P. 103–123.
- Lukashevich E.D.* Phantom midges (Diptera: Chaoboridae) from Burmese amber // *Bull. Natur. Hist. Mus. Lond. (Geol.)*. 2000. V. 56. № 1. P. 47–52.
- Lukashevich E.D.* Larvae – a key to evolution of Culicoidea (Diptera) in the Mesozoic // *Alavesia*. 2008. V. 2. P. 59–72.
- Lukashevich E.* Limoniidae (Diptera) in the Upper Jurassic of Shar Teg, Mongolia // *Zoosymposia*. 2009. V. 3. P. 131–154.
- Lukashevich E.D., Ansorge J., Krzeminski W., Krzeminska E.* Revision of Eoptychopterinae (Diptera: Eoptychopteridae) // *Pol. Pis. Entomol.* 1998. V. 67. P. 311–343.
- Lukashevich E.D., Coram R.A., Jarzembowski E.A.* New true flies (Insecta: Diptera) from the Lower Cretaceous of southern England // *Cret. Res.* 2001. V. 22. P. 451–460.
- Lukashevich E.D., Huang D., Lin Q.* Rare families of lower Diptera (Hennigmatidae, Blephariceridae, Perissommatidae) from the Jurassic of China // *Studia dipter.* 2006. V. 13. № 1. P. 127–143.
- Lukashevich E., Krzeminski W.* New Jurassic Tanyderidae (Diptera) from Asia with first find of larvae // *Zoosymposia*. 2009. V. 3. P. 155–172.
- Shcherbakov D.E., Lukashevich E.D., Blagoderov V.A.* Triassic Diptera and initial radiation of the order // *Inter. J. Dipter. Res.* 1995. V. 6. № 2. P. 75–115.
- Vršansky P.* Mass mutations of insects at the Jurassic/Cretaceous boundary? // *Geol. Carp.* 2005. V. 56. № 6. P. 473–481.
- Zhang J.* First description of axymyiid fossils (Insecta: Diptera: Axymyiidae) // *Geobios*. 2004. V. 37. P. 687–694.
- Zhang J.* Two new genera and one new species of Jurassic Axymyiidae (Diptera: Nematocera), with revision and redescription of the extinct taxa // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 2010. V. 103. № 4. P. 455–464.

Объяснение к таблице VI

- Фиг. 1. *?Nannotanyderus incertus* sp. nov. (Tanyderidae), голотип ПИН, № 4270/2075, Шар-Тэг, Монголия, J₃.
 Фиг. 2. *Crenoptychoptera liturata* sp. nov. (Ptychopteridae), голотип ПИН, № 4270/235, Шар-Тэг, Монголия, J₃.
 Фиг. 3. *Chaoburmus amphilogos*, sp. nov. (Chaoboridae), голотип ПИН, № 4270/2320, Шар-Тэг, Монголия, J₃.
 Фиг. 4. *Mesocorethra cincta* sp. nov. (Chaoboridae), голотип ПИН, № 4270/2309, Шар-Тэг, Монголия, J₃.
 Фиг. 5. *Rasnicynomma additum* gen. et sp. nov. (Perissommatidae), голотип ПИН, № 4270/2553, Шар-Тэг, Монголия, J₃.
 Фиг. 6. *Palaoperissomma ornatum* sp. nov. (Perissommatidae), голотип ПИН, № 4270/2278, снят под поляризацией, Шар-Тэг, Монголия, J₃.
 Фиг. 7. *Palaoperissomma collessi* V. Kovalev, 1985 (Perissommatidae), голотип ПИН, № 1255/261, Кубеково, Сибирь, J₂.

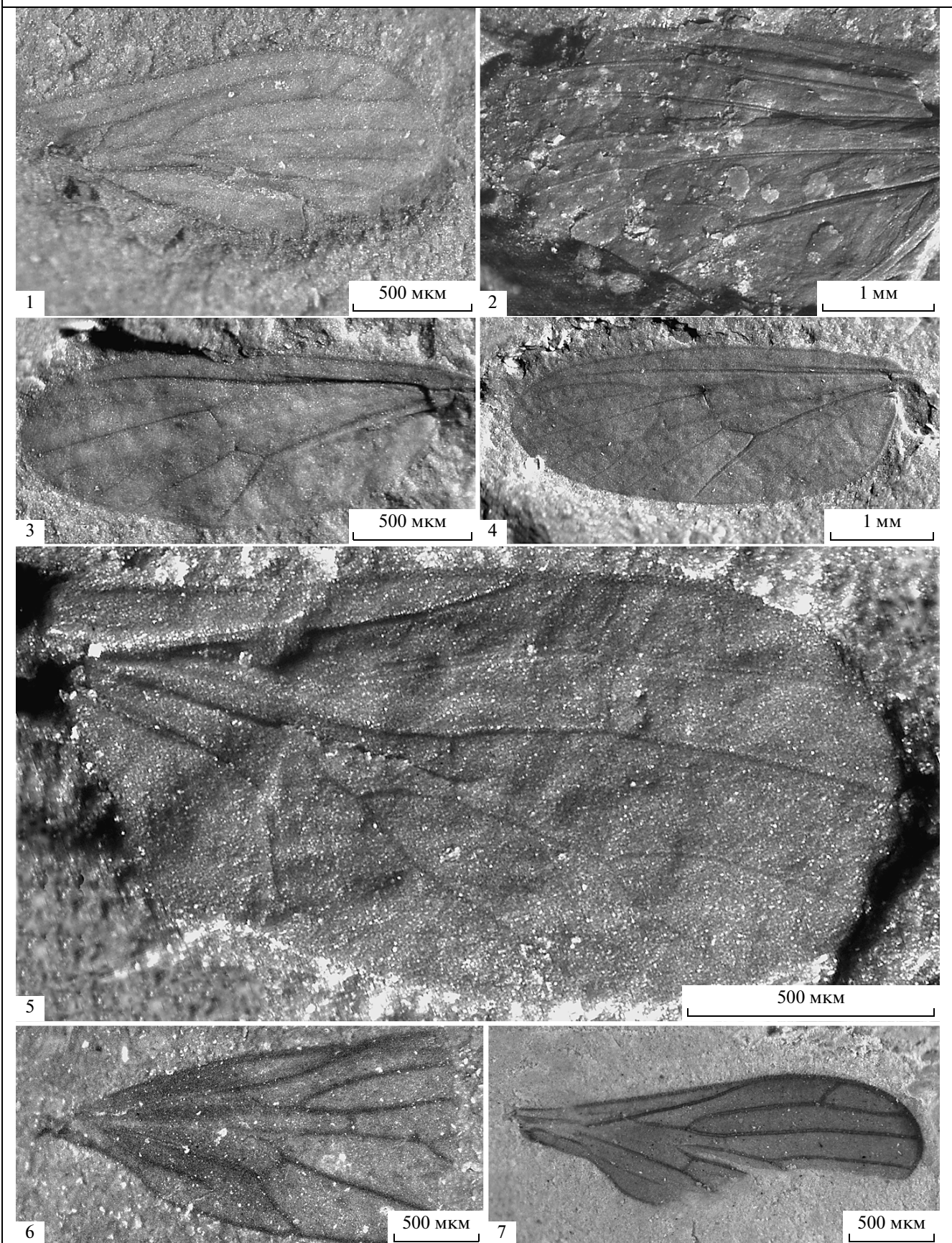
New Nematocerans (Insecta: Diptera) from the Late Jurassic of Mongolia

E. D. Lukashevich

New nematoceran taxa are described based on isolated wings from the Late Jurassic Shar Teg locality (Mongolia): *?Nannotanyderus incertus* sp. nov. (Tanyderidae), *Crenoptychoptera liturata* sp. nov. (Ptychopteridae), *Chaoburmus amphilogos* sp. nov., *Mesocorethra cincta* sp. nov. (Chaoboridae), *Rasnicynomma additum* gen. et sp. nov., and *Palaoperissomma ornatum* sp. nov. (Perissommatidae).

Keywords: Diptera, Nematocera, new taxa, Late Jurassic, Mongolia.

Таблица VI



УДК 565.768.551:551.762.2/.3(574.5)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ЖУКОВ-ЛОЖНОСЛОНИКОВ (COLEOPTERA: ANTHRIBIDAE) В ЮРЕ КАЗАХСТАНА

© 2011 г. А. А. Легалов

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

e-mail: legalov@ngs.ru

Поступила в редакцию 09.12.2010 г.

Принята к печати 30.03.2011 г.

Описаны новое подсемейство *Juranthribinae*, новые роды *Juranthribus* и *Karanthribus*, а также новые виды *Juranthribus thompsoni* и *Karanthribus primitivus* из средней–верхней юры Каратау, являющиеся самой ранней находкой ложнослоников.

Жуки-ложнослонники (семейство Anthribidae) являются одним из наиболее примитивных семейств долгоносикообразных жуков, близким к семейству Nemonychidae (Legalov, 2006). В современной фауне насчитывается около 3800 описанных видов Anthribidae (Rheinheimer, 2004), сосредоточенных главным образом в тропиках.

Ископаемых форм известно сравнительно немного. Самой ранней находкой ложнослоников считался *Anthribites cretaceus* Zherikhin, 1993 (подсемейство Anthribinae), описанный из нижнего мела (средний альб) Хетаны (Жерихин, 1993). Недавно для него установлен новый род *Cretanthribus* Legalov, 2009, выделенный в особую трибу *Cretanthribini* (Legalov, 2009). Второй меловой ложнослоник, относящийся к подсемейству *Choraginae*, описан из берриаса–баррема Испании (Soriano et al., 2006). Как представители подсемейства Anthribinae из среднего эоцена США, Грин Ривер описаны *Anthribus pristins* (Scudder, 1876), *Euparius elusus* (Scudder, 1878), *E. repertus* (Scudder, 1878), *Ormiscus partitus* (Scudder, 1890) и *Tropideres remotus* Scudder, 1893 (Scudder, 1876, 1878, 1890, 1993), но их принадлежность к ложнослоникам, из-за плохой сохранности материала, остается недоказанной. Несколько видов из родов *Glaesotropis* Gratshev et Zherikhin, 1995 (*G. diadiasashai* Gratshev et Perkovsky, 2008, *G. minor* Gratshev et Zherikhin, 1995 и *G. weitschati* Gratshev et Zherikhin, 1995) и *Pseudomecorhis* Voss, 1953 (*P. simulator* Voss, 1953 и *P. orlovi* Zherikhin, 1971) описаны из верхнеэоценовых балтийского (Voss, 1953; Жерихин, 1971; Gratshev, Zherikhin, 1995) и ровенского янтарей (Грачев, Перковский, 2008). *Sitonitellus egregius* (Haupt, 1956) описан из среднего эоцена Германии (Haupt, 1956). В нижнем олигоцене Флориссанта (США) известны *Saperdirhynchus prisctitillator* Scudder, 1893, *Platysomos sordidus* (Scudder, 1893), *Tropideres vastatus* Scudder, 1893 и *Euparius adumbratus* (Wickham, 1911) (Scudder, 1893; Wickham, 1911). В верхнем олигоцене Германии отмечен *An-*

thribites rechenbergi Kolbe, 1888 (Kolbe, 1888). Из нижнего миоцена Германии описан *Tophoderes depontanus* Heyden, 1859 (Heyden, 1859), а из верхнего – *Anthribites moussoni* Heer, 1847 (Heer, 1847). *Tropideres fossilis* Zhang, 1989 описан из нижнего–среднего миоцена Китая (Zhang, 1989). Вероятно, к подсемейству *Urodontinae* относятся *Bruchela cincta* (Foerster, 1891) из нижнего олигоцена Франции (Foerster, 1891) и *Bruchela multipunctata* (Schlechtendal, 1894) из аквитана Германии (Schlechtendal, 1894).

В богатейшем из мезозойских местонахождений долгоносикообразных жуков – Каратау (Казахстан, Чимкентская обл., Чаганский район, с. Михайловка; средняя–верхняя юра, карабастауская свита) ранее отмечены представители двух семейств *Nemonychidae* и *Ithyceridae* (Арнольди, 1977; Грачев, Жерихин, 1995; Грачев, Легалов, 2009, 2011; Легалов, 2010; Gratshev, Zherikhin, 1996; Legalov, 2009a–c, 2010a–c), с преобладанием, как по числу экземпляров, так и по количеству видов, первого семейства. С учетом находки представителей Anthribidae в юре надсемейство *Circulionioidea* представлено тремя семействами.

В материалах Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) обнаружены два новых вида ложнослоников, относящихся к новым родам из нового подсемейства.

Автор выражает благодарность А.Г. Пономаренко (ПИН) за помощь в работе.

СЕМЕЙСТВО ANTHRIBIDAE BILLBERG, 1820

ПОДСЕМЕЙСТВО JURANTHRIBINAE LEGALOV,
SUBFAM. NOV.

Типовой род – *Juranthribus* gen. nov.

Диагноз. Тело довольно слабо хитинизированное. Головотрубка короткая, уплощенная, с продольными киями или без них. Мандибулы крупные. Верхняя губа обособленная. Глаза круп-

ные. Виски короче глаз. Усики прикреплены в вершинной трети головотрубки. Переднеспинка без бокового ребра, с суббазальной поперечной линией или без нее. Надкрылья удлиненные, с тонкими точечными бороздками. Вершина брюшка не скрыта надкрыльями. Вентриты почти гомономные.

С о с т а в. К этому подсемейству относятся описываемые ниже два новых рода с двумя видами.

С р а в н е н и е. Новое подсемейство отличается от номинативного подсемейства отсутствием суббазального кия переднеспинки и слабо хитинизированным телом.

З а м е ч а н и е. На принадлежность *Juranthribinae* к семейству *Anthribidae* указывают короткая, широкая, уплощенная головотрубка, у некоторых представителей с киями, а также наличие суббазальной линии у *Juranthribus*, вероятно, являющейся исходной структурой для суббазального кия.

Определительная таблица триб подсемейства *Juranthribinae*

1. Лоб шире головотрубки на основании. Головотрубка с киями. Переднеспинка с суббазальной линией. Голени длинные и тонкие.....*Juranthribus*
2. Лоб уже головотрубки на основании. Головотрубка без килей. Переднеспинка без суббазальной линии. Голени более короткие и широкие.....*Karanthribus*

Род *Juranthribus* Legalov, gen. nov.

Н а з в а н и е рода от юры и рода *Anthribus*.

Т и п о в о й вид — *Juranthribus thompsoni*, sp. nov.

Д и а г н о з. Головотрубка почти прямая, с двумя киями, слабо расширенная возле вершины. Глаза удлиненные. Лоб слабо выпуклый, на середине немного шире головотрубки. Усики довольно короткие. Переднеспинка без бокового ребра, с суббазальной поперечной линией, широкая, сверху слабо выпуклая. Промежутки плоские или слабо выпуклые. Надкрылья слабо выпуклые. Наружный край надкрылий не вырезан в районе задних тазиков. Вершина брюшка не скрыта надкрыльями. Ноги длинные. Бедра слабо утолщенные. Голени почти прямые, длинные, тонкие, немного длиннее бедер. Лапки не расширенные, удлиненные.

В и д о в о й состав. Типовой вид.

Juranthribus thompsoni Legalov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Н а з в а н и е вида в честь энтомолога Р.Т. Томпсона, внесшего значительный вклад в изучение долгоносикообразных жуков.

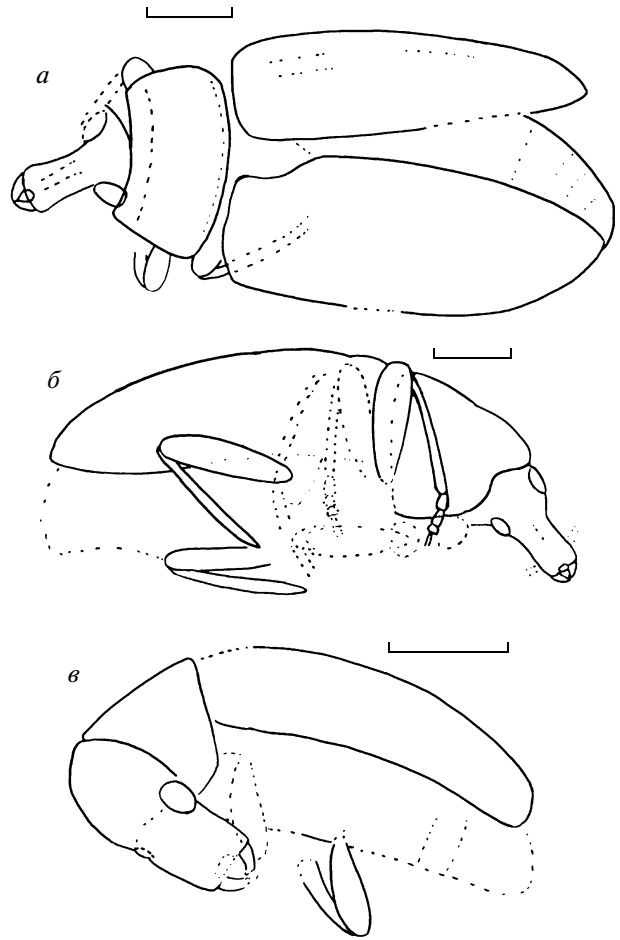


Рис. 1. Представители подсемейства *Juranthribinae*: *a* — *Juranthribus thompsoni* sp. nov., дорсально, голотип ПИН, № 2239/1280; *б* — *J. thompsoni* sp. nov., латерально, паратип ПИН № 2784/1657; *в* — *Karanthribus primitivus* sp. nov., вентро-латерально, голотип ПИН, № 2997/2124. Длина масштабной линейки 1 мм.

Г о л о т и п — ПИН, № 2239/1280, обратный отпечаток жука; местонахождение Каратау—Михайловка; карабастауская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, *a–б*). Жук светло-коричневый. Головотрубка в 1.5–1.7 раз длиннее своей ширины на вершине и в 1.3 раза короче переднеспинки, в 1.5 раз длиннее лба возле начала глаз, мелко пунктированная. Глаза в 1.8–2.2 раза длиннее своей наибольшей ширины. Лоб мелко пунктированный. Усики прикреплены в вершинной трети головотрубки, заходят за передний край переднеспинки. Переднеспинка в 2.0 раза шире своей длины возле основания. Диск мелко пунктированный. Надкрылья в 4.0 раза длиннее переднеспинки, в 1.3 раза длиннее своей ширины возле середины. Промежутки почти гладкие. Передние тазики расположены, вероятно, возле середины переднегруди. Передние бедра в 3.3 раза длиннее своей наибольшей ширины. Задние бедра в 3.7 раза длиннее своей наибольшей ширины. 1-й членик лапок

удлиненно-трапециевидный, в 1.7 раза длиннее наибольшей ширины. 2-й членик чуть короче и уже 1-го членика, удлиненно-трапециевидный, в 1.8 раз длиннее наибольшей ширины. 3-й членик, вероятно, двухлопастный, в 1.8 раз короче 2-го членика, в 1.2 раза шире своей длины. Коготковый членик в 2.5 раза уже 3-го членика.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки — 6.1–6.3; длина головотрубки — 1.0–1.3.

Материал. Голотип и паратип ПИН, № 2784/1657, прямой отпечаток жука из типового местонахождения.

Род *Karanthribus* Legalov, gen. nov.

Название рода от Каратау и рода *Anthribus*.

Типовой вид — *Karanthribus primitivus*, sp. nov.

Диагноз. Головотрубка короткая и широкая, почти параллельносторонняя, без килей, прямая. Глаза овальные. Лоб немного уже головотрубки. Переднеспинка без суббазального кила или поперечной линии, уплощенная. Надкрылья слабо выпуклые, со слабыми точечными бороздками. Наружный край надкрылий не вырезан в районе задних тазиков. Промежутки шире точечных рядов. Ноги довольно длинные. Бедра слабо утолщенные. Голени короче и уже бедер, слабо изогнутые, уплощенные.

Видовой состав. Типовой вид.

Karanthribus primitivus Legalov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 3

Название вида *primitivus* *лат.* — примитивный.

Голотип — ПИН, № 2997/2124, обратный отпечаток жука; местонахождение Каратау–Михайловка; карабастауская свита.

Описание (рис. 1, в). Жук светло-коричневый. Головотрубка в 1.2 раза короче своей наибольшей ширины и в 1.4 раза короче переднеспинки вероятно, пунктированная. Мандибулы крупные. Верхняя губа обособленная. Глаза в 1.3 раза длиннее своей наибольшей ширины. Лоб, вероятно, слабо выпуклый. Темя слабо выпуклое. Усики прикреплены, возможно, на середине головотрубки. Диск переднеспинки, вероятно, мелко пунктированный. Надкрылья в 4.1 раза длиннее переднеспинки. Видимое надкрыло в 4.2 раза длиннее своей ширины возле середины. Задние бедра в 3.1 раз длиннее своей наибольшей ширины. Голени немного короче бедер и в 2 раза уже их.

Размеры в мм: длина тела без головотрубки — 4.0; длина головотрубки — 0.6.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л.В.* Rhynchophora // Мезозойские жесткокрылые / Ред. Б.Б. Родендорф. М.: Наука, 1977. С. 142–176 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 161).
- Грачев В.Г., Жерихин В.В.* Ревизия долгоносиков-немонихид родов *Distenorrhinus* и *Procurculio* (Insecta, Coleoptera: Nemonychidae) // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 83–94.
- Грачев В.Г., Легалов А.А.* Новые таксоны семейства *Nemonychidae* (Coleoptera) из юры и нижнего мела // Евразийский энтомол. журн. 2009. Т. 8. № 4. С. 411–416.
- Грачев В.Г., Легалов А.А.* Новые мезозойские итицириды (Coleoptera, Ithyceridae) // Палеонтол. журн. 2011. № 1. С. 69–74.
- Грачев В.Г., Перковский Е.Э.* Новый вид рода *Glaesotropis* (Insecta: Coleoptera: Anthribidae) из ровенского янтара // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 62–64.
- Жерихин В.В.* О долгоносиках (Insecta, Coleoptera) балтийского янтара // Современные проблемы палеонтологии. М., 1971. С. 197–209 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 130).
- Жерихин В.В.* Подотряд Polyphaga // Мезозойские насекомые и остракоды Азии. М.: Наука, 1993. С. 20–37 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 252).
- Легалов А.А.* Обзор долгоносикообразных жуков рода *Arnoldibelus* Leg. из юры Казахстана (Coleoptera: Nemonychidae) // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 53–55.
- Foerster B.* Die Insekten des "Plattigen Steinmergels" von Brunstatt // Abh. Geol. Specialkarte Elsass-Loth. 1891. Bd 3. № 5. S. 333–594.
- Gratshev V.G., Zherikhin V.V.* A new anthribid genus from the Baltic amber (Insecta: Coleoptera: Anthribidae) // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Hamburg. 1995. H. 78. S. 149–157.
- Haupt H.* Beitrag zur Kenntnis der eozänen Arthropodenfauna des Gieseltales // Nova Acta Leop. N.S. 1956. Bd 18. № 128. P. 1–90.
- Heer O.* Die Insektenfauna der Tertiargebilde von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Erste Theil. Käfer // Neue Denkschr. Allgem. Schweiz. Ges. Gesamnten Naturwiss. (Leipzig). 1847. Bd 8. № 5. S. 1–230.
- Heyden C.H.G.* Fossile Insekten aus der Rheinischen Braunkohle // Palaeontogr. 1859. Bd 8. S. 1–15.
- Kolbe H.J.* Zur Kenntniss von Insektenbohrgängen in fossilen Hölzern // Z. Dtsch. Geol. Ges. Berlin. 1888. Bd 40. S. 131–137.
- Legalov A.A.* Phylogenetic reconstruction of weevils superfamily Curculionoidea (Coleoptera) using the SYNAP method // Biol. Bull. 2006. V. 33. № 2. P. 127–134.
- Legalov A.A.* A review of fossil and recent species of the family Ithyceridae (Coleoptera) from the world fauna // Амурский зоол. журн. 2009a. Т. 1. № 2. С. 117–131.
- Legalov A.A.* Annotated checklist of fossil and recent species of the family Nemonychidae (Coleoptera) from the world fauna // Амурский зоол. журн. 2009b. Т. 1. № 3. С. 200–213.
- Legalov A.A.* Contribution to the knowledge of the Mesozoic Curculionoidea (Coleoptera) // Амурский зоол. журн. 2009c. Т. 1. № 4. С. 283–295.

- Legalov A.A.* Phylogeny of the family Nemonychidae (Coleoptera) with descriptions of new taxa // Евразийский энтомолог. журн. 2010а. Т. 9. № 3. С. 457–473.
- Legalov A.A.* Checklist of Mesozoic Curculionoidea (Coleoptera) with description of new taxa // Baltic J. Coleopterol. 2010b. V. 10. № 1. P. 71–101.
- Legalov A.A.* New genus and four new species of the subfamily Eccoptarthrinae from Middle – Upper Jurassic (Coleoptera: Nemonychidae) // Studies and reports of District Museum Prague-East. Taxonomical series. 2010c. V. 6. № 1–2. P. 171–178.
- Rheinheimer J.* Illustrierter Katalog und Bibliographie der Anthribidae der Welt (Insecta: Coleoptera) // Mitt. Entomol. Ver. Stuttgart. 2004. Jh. 39. H. 1–2. 288 p.
- Schlechtendal D.H.R.* Beiträge zur Kenntnis Fossiler Insekten aus dem Braunkohlengebirge von Rott am Siebengebirge // Abh. Naturforsch. Ges. Halle. 1894. Bd 20. S. 197–228.
- Scudder S.H.* Fossil Coleoptera from the Rocky mountain Tertiaries // Bull. US Geol. Geogr. Surv. Territories. 1876. V. 2. P. 77–87.
- Scudder S.H.* The fossil insects of the Green River Shales // Bull. US Geol. Geogr. Surv. Territories. 1878. V. 4. P. 747–776.
- Scudder S.H.* The Tertiary Insects of North America // US Geol. Geogr. Surv. 1890. V. 13. P. 1–734.
- Scudder S.H.* Tertiary Rhynchophorus Coleoptera of the United States // Monor. US Geol. Surv. 1893. № 21. P. 1–206
- Soriano C., Gratshev V.G., Delclòs X.* New Early Cretaceous weevils (Insecta, Coleoptera, Curculionoidea) from El Montsec, Spain // Cret. Res. 2006. V. 27. P. 555–564.
- Voss E.* Einige Rhynchophoren der Bernsteinafauna (Col.) // Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg. 1953. Bd 22. S. 119–140.
- Wickham H.F.* Fossil Coleoptera from Florissant, with descriptions of several new species // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1911. V. 30. Art. 5. P. 53–69.
- Zhang J.* Fossil insects from Shanwang, Shandong, China. Jenan: Shandong Sci. Techn. Publ., 1989. P. 1–459.

Объяснение к таблице VII

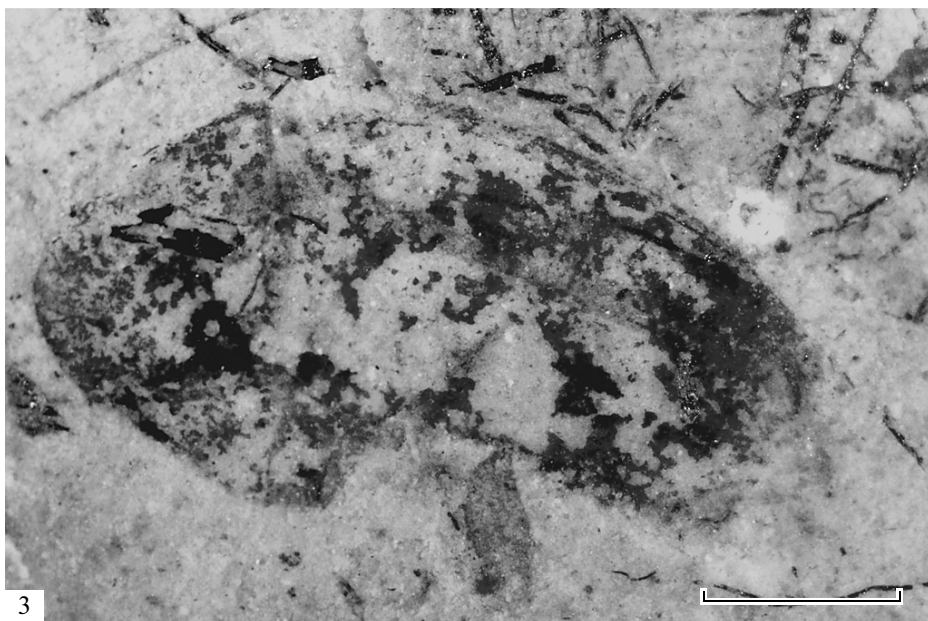
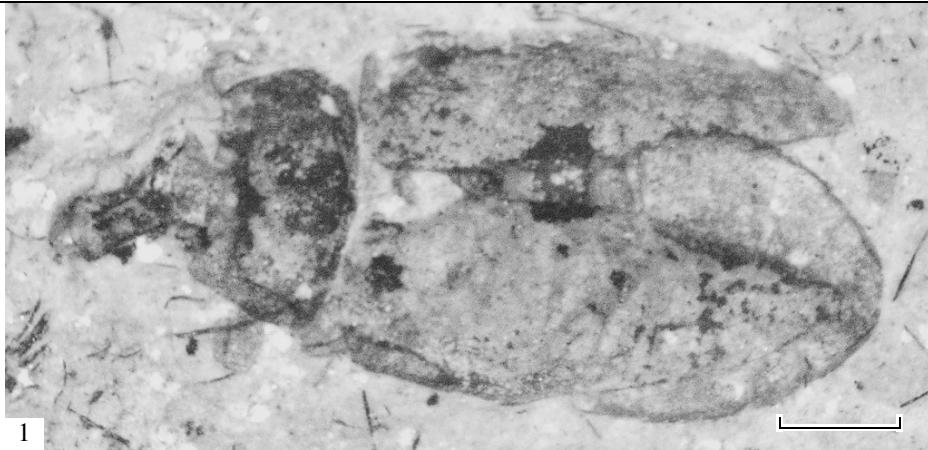
- Фиг. 1. *Juranthribus thompsoni* sp. nov., дорсально, голотип ПИН, № 2239/1280.
- Фиг. 2. *Juranthribus thompsoni* sp. nov., латерально, паратип, ПИН № 2784/1657.
- Фиг. 3. *Karanthribus primitivus* sp. nov., вентро-латерально, голотип ПИН, № 2997/2124.
- Все из юры Каратау. Длина масштабной линейки: 1 мм.

**The First Record of Anthribid Beetle from the Jurassic of Kazakhstan
(Coleoptera: Anthribidae)**

A. A. Legalov

A new subfamily, *Juranthribinae*, new genera *Juranthribus* and *Karanthribus*, and new species *Juranthribus thompsoni* and *Karanthribus primitivus* are described from the Middle–Upper Jurassic of Karatau. This is the earliest known record of anthribids.

Keywords: Coleoptera, Curculioidea, Anthribidae, Jurassic, Karabastau Formation, Kazakhstan, new taxa.



УДК 56.016.3:551.734.3(470.3)

ICRIODUS JEJUNUS – НОВЫЙ ВИД КОНОДОНТОВ ИЗ МОСОЛОВСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ (СРЕДНИЙ ДЕВОН, ЭЙФЕЛЬ) ВОРОНЕЖСКОЙ АНТЕКЛИЗЫ

© 2011 г. В. М. Назарова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

e-mail: VM516@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.03.2011 г.

Принята к печати 11.03.2011 г.

Описан новый вид конодонтов *Icriodus jejunus* sp. nov. из отложений мосоловского горизонта (средний девон, эйфельский ярус) Воронежской антеклизы (центральные районы Русской платформы).

Впервые рассматриваемый вид описан в диссертационной работе В.М. Назаровой (1998) как *Icriodus jejunus* sp. nov. по материалам из скважин Нарышкино 4177 Орловской обл. и Просвет 2П Брянской обл. Однако, до настоящего времени это описание так и не было опубликовано. Материалы из скважин Нарышкино 4177 и Просвет 2П, а также из скв. Трубочевск 13 (Брянская обл.), были использованы также при написании работ Л.И. Кононовой и С.-Ё. Ким (2001; Kononova, Kim, 2005). Экземпляры, описываемые нами, как *I. jejunus*, были включены этими авторами в ювенильные стадии *Icriodus formosus* Naz.

При написании данной работы были еще раз рассмотрены коллекции скважин Нарышкино 4177, Просвет 2П и Трубочевск 13, а также использованы дополнительные материалы из скв. Шигры-16 Курской обл. (рис. 1). Разрезы скважин Нарышкино 4177, Просвет 2П и Трубочевск 13 опубликованы в монографии Кононовой и Ким (Kononova, Kim, 2005). Разрез верхнеэйфельских отложений скв. Шигры-16 впервые представлен в этой работе (рис. 2). Во всех скважинах *I. jejunus* найден в отложениях мосоловского горизонта. В породах нижележащего клинцовского горизонта конодонты не обнаружены, а в вышележащем черныярском горизонте

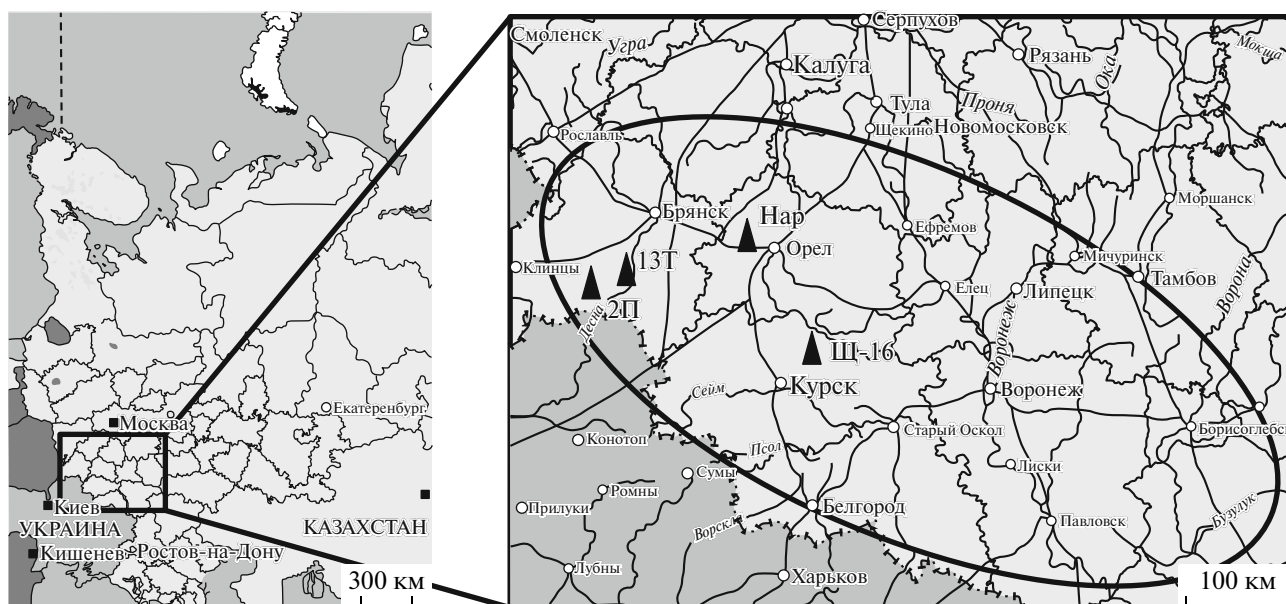


Рис. 1. Схема расположения скважин. Обозначения: 2П – скв. Просвет 2П; 13Т – скв. Трубочевск 13Т; Нар – скв. Нарышкино 4177, Ш-16 – скв. Шигры-16; овалом показаны границы Воронежской антеклизы.

те отсутствуют представители *I. jejunus*. Совместно с *I. jejunus* встречены: *I. formosus*, *I. obliquimarginatus* Bisch. et Ziegl., *I. lindensis* Wedd., *I. struvei* Wedd., *Polygnathus parawebbi* α Chatt., *P. parawebbi* β Chatt., *Pelekysgnathus* sp., *Pseudobipennatus ziegleri* Kon. et Kim. Кроме того, в скв. Нарышкино 4177 совместно с *I. jejunus* обнаружен *I. gagievi* Kon. et Kim, в скв. Просвет 2П – *I. khalymbadzhai* Kon. et Kim, в скв. Щигры-16 и Трубчевск 13Т – *Stenopolygnathus taljashenkoae* Kon. et Kim. Приведенные ассоциации конодонтов подтверждают мосоловский возраст отложений (Назарова, 1995, 1998; Кононова, Kim, 2005; Назарова и др., 2010; Назарова, Кононова, 2011) и соответствуют нижней части зоны *koskelianus* стандартной шкалы (Ziegler, Sandberg, 1990).

Простые конические элементы, входящие в состав конодонтового аппарата икриодусов, встречаются совместно с экземплярами *I. jejunus* во всех скважинах. Однако, в тех же образцах найдены платформенные элементы и других видов рода *Icriodus*, поэтому нельзя определить, какому из видов они принадлежали. Наряду с этим в скв. Просвет 2П и Щигры-16 имеются образцы с *I. jejunus* и другими видами рода *Icriodus*, не содержащие конических элементов.

Род *Icriodus* Branson et Mehl, 1938

Icriodus jejunus Nazarova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–13 (см. вклейку)

I. jejunus nomen nudum: Назарова, 1998, с. 19

I. formosus: Кононова, Ким, 2001, табл. 7, фиг. 1, поп. фиг. 2–4 = *I. formosus*; Кононова, Ким, 2005, табл. 3, фиг. 5, поп. фиг. 6–18 = *I. formosus*.

На з в а н и е в и д а *jejunus* лат. – изголодавшийся.

Г о л о т и п – МГУ, № 272/750, I-элемент; Курская обл., 20 км на северо-запад от г. Щигры, скв. Щигры-16, инт. 189.25–194.15 м, обр. Щ-16/221; эйфельский ярус, мосоловский горизонт.

О п и с а н и е. I-элемент мелкий, при виде сверху узкий, веретеновидный (рис. 3). Продольная ось слегка сигмоидально изогнута; наибольший изгиб наблюдается в задней части платформы. При виде сбоку задняя половина платформы немного дугобразно изогнута вниз. Зубчики равновысокие, альтернирующие (срединные немного смещены вперед относительно боковых). Зубчики среднего ряда туповершинные, овальные в сечении, вытянуты вдоль оси платформы. Боковые зубчики тонкие, заостренные, в поперечном сечении округлые. Их число изменяется от 5 до 8. Последние 2–3 пары боковых зубчиков плохо развиты. Они ниже соответствующих зубчиков среднего ряда и расположены на склонах боковых частей среднего ряда. На наружной стороне элемента они еще ниже и даже могут отсутствовать. Возможно, эту структуру надо

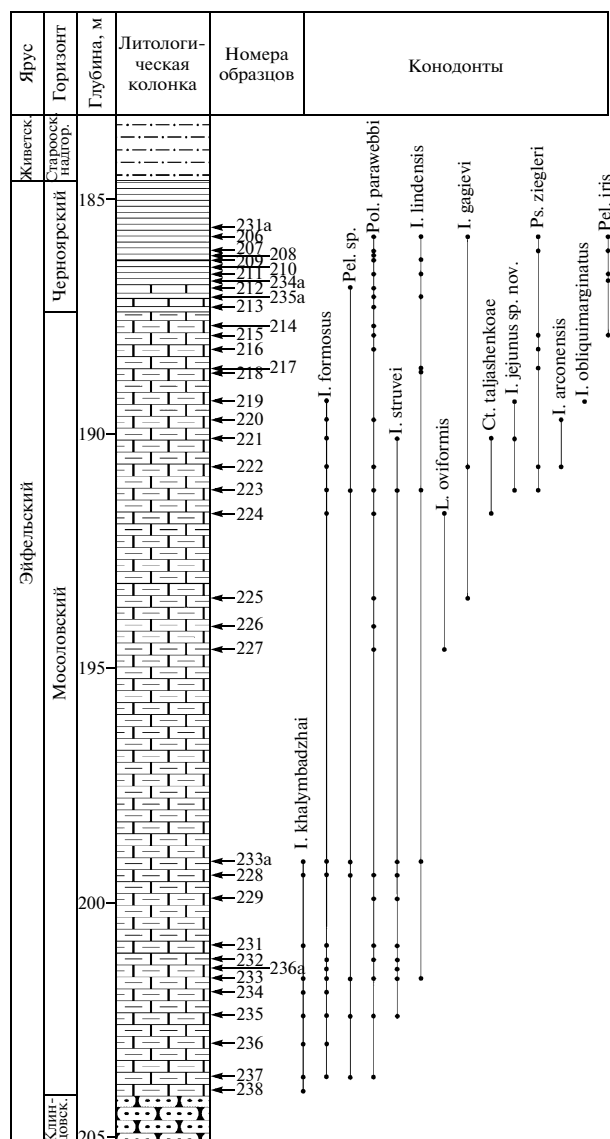


Рис. 2. Литологическая колонка и распространение конодонтов в мосоловском и чернойарском горизонтах скв. Щигры-16.

рассматривать как аналог свободного ряда. На заднем конце среднего ряда есть единственный зубчик (главный зубец), которому не соответствуют зубчики боковых рядов (истинный свободный ряд). Он ниже остальных и имеет характерную когтевидную форму: его основание наклонено назад, а заостренный кончик смотрит вверх. Базальная полость небольшая каплевидная, немного асимметричная, ее фланги имеют ровные округлые края и выходят за пределы платформы.

Размеры в мкм: длина платформы 250–410, ширина платформы 45–100.

С р а в н е н и е. С *I. brevis* Stauffer и *I. lindensis* Weddige сходен узкой платформой и альтернирую-

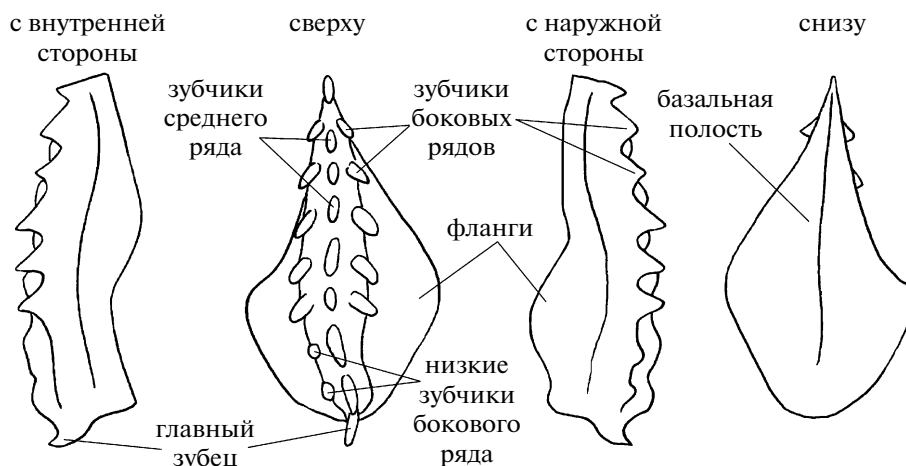


Рис. 3. Морфология платформенных элементов рода *Icriodus*.

щими зубчиками, отличается низкими задними боковыми зубчиками и когтевидным главным зубцом. С ювенильными стадиями *I. formosus* сходен низкими задними боковыми зубчиками, отличается — более узкой платформой, заостренными зубчиками и их обособленностью.

Распространение. Эйфельский ярус, мосоловский горизонт (зона *cockelianus*) юго-западных районов европейской части России.

Материал. 36 экз. Орловская обл., скв. Нарышкино 4177, гл. 346.4 м, обр. Нар-161 (1 экз.); Брянская обл., скв. Просвет 2П, гл. 321.5 м, обр. 2П-47 (3 экз.), гл. 320.0 м, обр. 2П-49 (1 экз.), гл. 319.2 м, обр. 2П-51 (2 экз.), гл. 316.5 м, обр. 2П-57 (1 экз.), гл. 313.9 м, обр. 2П-64 (1 экз.), гл. 313.5 м, обр. 2П-65 (4 экз.), гл. 313.1 м, обр. 2П-67 (4 экз.), гл. 312.7 м, обр. 2П-69 (2 экз.), гл. 312.3 м, обр. 2П-70 (3 экз.); скв. Трубчевск 13Т, инт. 345–353 м, обр. 13Т/98 (4 экз.), обр. 13Т/92 (1 экз.), обр. 13Т/91 (3 экз.). Курская обл., скв. Щигры-16, инт. 189.25–194.15 м, обр. Щ-16/223 (3 экз.), обр. Щ-16/221 (2 экз.), обр. Щ-16/219 (1 экз.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кононова Л.И., Ким С.-Ё. Эйфельские икриодиды Брянской области и их онтогенез // Палеонтол. журн. 2001. № 5. С. 64–69.
- Назарова В.М. Икриодусы (конодонты) эйфельских и франских отложений центральных районов Русской платформы // Биостратиграфия среднего-верхнего палеозоя Русской платформы и складчатых областей Урала и Тянь-Шаня. М.: ВНИГНИ, 1995. С. 136–144.
- Назарова В.М. Конодонты среднего и позднего девона центральных районов европейской части России (группа *Icriodus*). Автореф. дис. к.г.-м.н. М.: МГУ, 1998. 19 с.
- Назарова В.М., Кононова Л.И. Позднеэйфельские конодонты юго-западного крыла Воронежской антеклизы // Палеострат-2011. Москва 24–26 января 2011 г. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2011. С. 49–50.
- Назарова В.М., Кононова Л.И., Харитонов С.Ю. Конодонты и аулопориды среднего девона разреза скважины 16 Щигры (Курская область) // Палеострат-2010. Москва 25–26 января 2010 г. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2010. С. 36–37.
- Kononova L.I., Kim S.-Y. Eifelian conodonts from the central Russian platform // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 2. P. S55–S134.
- Ziegler W., Sandberg C.A. The Late Devonian standard conodont zonation // Cour. Forsch. Inst. Senckenb. 1990. Bd 121. S. 1–115.

Объяснение к таблице VIII

Эйфельский ярус, мосоловский горизонт (×100).

Фиг. 1–13. *Icriodus jejunos* sp. nov.: 1 – экз. № 272/748; вид сверху; Брянская обл., скв. Трубчевск 13Т, гл. 352 м, обр. 13Т/98; 2 – экз. № 272/551, вид сверху; Брянская обл., скв. Просвет 2П, гл. 321.2 м, обр. 2П-47; 3 – экз. № 272/550; 3а – вид сверху, 3б – вид сбоку; Орловская обл., скв. Нарышкино 4177, гл. 346.4 м, обр. Нар-161; 4 – экз. № 272/549, вид сверху; местонахождение то же; гл. 346.4 м, обр. Нар-161; 5 – экз. № 272/548, вид снизу; Брянская обл., скв. Просвет 2П, гл. 321.2 м, обр. 2П-47; 6 – экз. № 272/552, вид сбоку; местонахождение то же, гл. 321.2 м, обр. 2П-47; 7 – экз. № 272/553, вид сверху; местонахождение то же, гл. 321.2 м, обр. 2П-47; 8 – экз. № 272/749, 8а – вид сверху, 8б – вид снизу; Курская обл., скв. Щигры-16, инт. 189.25–194.15 м, обр. Щ-16/223; 9 – экз. № 272/752, 9а – вид сверху, 9б – вид сбоку; местонахождение и

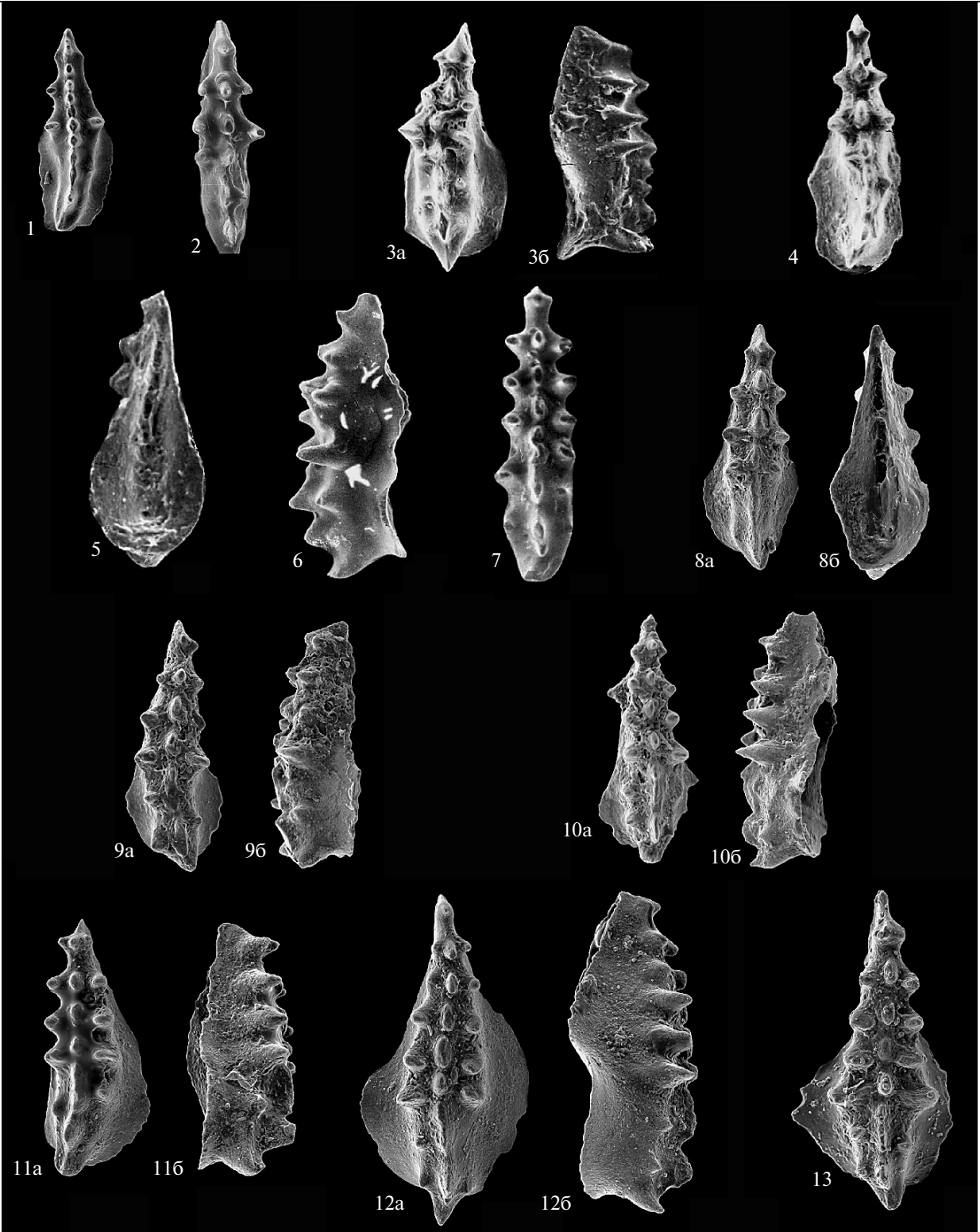
интервал те же, обр. ШЦ-16/223; 10 – экз. № 272/751, 10а – вид сверху, 10б – вид сбоку; местонахождение и интервал те же, обр. ШЦ-16/219; 11 – экз. № 272/753, 11а – вид сверху, 11б – вид сбоку; местонахождение и интервал те же, обр. ШЦ-16/221; 12 – голотип № 272/750; 12а – вид сверху, 12б – вид сбоку; местонахождение и интервал те же, обр. ШЦ-16/221; 13 – экз. № 272/754, вид сверху; местонахождение и интервал те же, обр. ШЦ-16/223.

***Icriodus jejunus*, a New Conodont Species from the Mosolovian Regional Stage
(Middle Devonian, Eifelian Stage) of the Voronezh Antecline**

V. M. Nazarova

A new conodont species, *Icriodus jejunus* sp. nov., from the Mosolovian Regional Stage (Middle Devonian, Eifelian Stage) of the Voronezh Antecline (central Russian Platform) is described.

Keywords: *Icriodus*, conodonts, new taxa, Middle Devonian, Eifelian Stage, Voronezh Antecline, Russian Platform.



УДК 568.1:551.761

KYRGYZSAURUS BUKHANCHENKOI GEN. ET SP. NOV. – НОВОЕ ПРЕСМЫКАЮЩЕЕСЯ ИЗ ТРИАСА ЮГО-ЗАПАДНОГО КЫРГЫЗСТАНА

© 2011 г. В. Р. Алифанов, Е. Н. Курочкин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: valifan@paleo.ru; e-mail: enkur@paleo.ru

Поступила в редакцию 22.12.2010 г.

Принята к печати 16.03.2010 г.

Из триасовых отложений (мадыгенская свита) Юго-Западного Кыргызстана описан архаичный представитель семейства Drepanosauridae (Archosauromorpha, Reptilia) – *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov. Материал представлен передней частью скелета (череп, шейные и передние грудные позвонки, ребра, элементы плечевого пояса) с отпечатками кожного покрова. Укороченные ветви нижней челюсти, многочисленные зубы, мелкие остеодермы, широкие кожные надглазничные козырьки и массивный горловой мешок – наиболее яркие особенности новой формы.

Мадыгенская свита, имеющая озерно-речной генезис, выходит на поверхность в юго-западной части Кыргызстана восточнее кишлака Мадыген двумя обнажениями (местонахождениями): северным (Джайляу-Чо) и южным (Мадыген; иногда это название так же применяется и для северного местонахождения). Максимальная мощность ее выходов составляет более 500 м. Обильные палеофлористические сборы позволяют датировать отложения свиты концом среднего или началом позднего триаса (Добрусина, 1980; Dobruskina, 1995). В комплексе мадыгенских животных преобладают насекомые, представленные сотней семейств из 20 отрядов (Shcherbakov, 2008). В нем также отмечены ракообразные, в том числе декаподы, остракоды и филлоподы (казахартры). Позвоночные представлены остатками двоякодышашей рыбы *Asiatoceratodus sharovi* (Воробьева, 1967), актиноптеригиями нескольких видов и семейств (Sytchevskaya, 1999), хвостатого земноводного *Triassurus sixtelae* (Ивахненко, 1978), хронизуха *Madygenerpeton pustulatus* (Schoch et al., 2010), цинодонта *Madysaurus sharovi* (Татаринов, 2005), а также небольших диапсидных пресмыкающихся *Longisquama insignis* и *Sharovipteryx* (ранее *Podopteryx*) *mirabilis* (Шаров, 1970, 1971а, б). Две последние формы, судя по отпечаткам кожных покровов на образцах, обладали способностью к пассивному полету, в связи с чем они не раз привлекали внимание исследователей (напр., Gans et al., 1987; Haubold, Buffetaut, 1987; Татаринов, 1989; Jones et al., 2000; Unwin et al., 2000; Voigt et al., 2009). Малоизвестен факт обнаружения хвоста пресмыкающегося неустановленной группы в виде изогнутой почти полным кольцом серии сочлененных позвонков в сочетании с отпечатками кожных чешуй (экз. ПИН, № 2584/1, сборы А.Г. Шарова). Все виды тетрапод представлены единичными образцами и, кроме хронизуха, происходят из местонахождения

Джайляу-Чо. Более детальные обзоры палеонтологических находок из отложений мадыгенской свиты представлены в недавних работах С. Фогта с соавторами (Voigt et al., 2006) и Д.Е. Щербакова (Shcherbakov, 2008).

Ниже охарактеризовано новое триасовое пресмыкающееся – *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov. Единственный образец этой формы был обнаружен в 2006 г. во время работ Совместной Российско-Германской экспедиции по исследованию триасовых отложений Юго-Западного Кыргызстана (2005 и 2006 гг.). Он происходит примерно из тех же слоев, что и большинство мадыгенских тетрапод.

К Л А С С REPTILIA ПОДКЛАСС DIAPSIDA

И Н Ф Р А К Л А С С ARCHOSAUFOMORPHA СЕМЕЙСТВО DREPANOSAURIDAE OLSON ET SUES, 1986

З а м е ч а н и я. В семейство входят небольшие или среднего размера пресмыкающиеся (до 50 см в длину) с предположительно диапсидным типом черепа. Последний высокий, с крупными глазницами и носовыми отверстиями, короткой посторбитальной частью, высокими квадратными костями, вентральный мышелок которых опущен ниже уровня зубного ряда. Постдентальная часть ветвей нижней челюсти укорочена. Зубы небольшие и конические, плевродонтные по типу прикрепления. В посткраниальном скелете для представителей семейства отмечаются следующие признаки: бочонкообразная форма тел позвонков, низкий остистый отросток и процелия тел шейных позвонков, высокий остистый отросток туловищных (у некоторых видов в переднетуловищной области дистальная часть остистых отростков сильно расширена латерально и краниокаудально) и хвостовых позвонков, длин-

ный и сжатый с боков хвост, высокие гемальные дужки, удлинённые презигапофизы хвостовых позвонков, треугольные в сечении ребра, отсутствие гастралий, краниальный наклон лопаток, плоские и расширенные коракоиды, высокие и ориентированные вверх и краниально подвздошные кости, удлинённые краниокаудально седалищные кости, прямые и более длинные, чем голень, бедренные кости, модифицированные карпальный и тарсальный отделы конечностей, выпрямленные пятые метатарсалии, хорошо развитый флексорный бугорок на узких когтевых фалангах. Морфология представителей группы подробно представлена в ряде специальных работ (Berman, Reisz, 1992; Renesto, 1994a,b, 2000; Colbert, Olsen, 2001; Renesto, Dalla Vecchia, 2005; Renesto, Binelli, 2006).

Семейство включает формы из позднего триаса Северной Италии (*Drepanosaurus unguicaudatus* Pinna, 1980; *Megalancosaurus preonensis* Calzavara et al., 1980; *Vallesaurus cenensis* Renesto et Binelli, 2006) и США (*Dolabrosaurus aquatilis* Berman et Reisz, 1992; *Nypuronector limnaios* Colbert et Olsen, 2001). Большинство находок происходит из нория и только одна — *N. limnaios* — из позднего карния. Фрагментарные и неопределимые до рода материалы указаны из рэта США (Harris, Dawns, 2002) и Англии (Renesto, Fraser, 2003).

Некоторые авторы считают, что дрепанозавриды или, по крайней мере, их часть имела связь с водными биотопами (Pinna, 1980; Berman, Reisz, 1992; Colbert, Olsen, 2001). Высокий и уплощенный хвост формально предполагает способность к плаванию, но, не исключено, что к латеральной ундуляции он не был приспособлен (Renesto, 1994a, 2000; Renesto, Fraser, 2003). Существует также гипотеза о способности дрепанозаврид к древолазанию (Calzavara et al., 1980; Renesto, 2000; Renesto, Dalla Vecchia, 2005; Renesto, Binelli, 2006). Преобразованный в когтеобразную структуру последний хвостовой позвонок, отмеченный у некоторых представителей семейства, вероятно, позволял им закрепляться на ветвях и листьях растений и, видимо, вести образ жизни, сходный с таковым у современных ящериц сем. *Chamaeleonidae*.

Сначала семейство *Drepanosauridae* рассматривали в составе *Lepidosauria* (напр., Pinna, 1980) и *Lepidosauromorpha* (напр., Berman, Reisz, 1992), но затем возобладало представление о его принадлежности к *Archosauria* (Calzavara et al., 1980; Feduccia, Wild, 1993) и *Archosauromorpha* (напр., Colbert, Olsen, 2001; Renesto, 1994a, b, 2000; Renesto, Dalla Vecchia, 2005; Татаринцев, 2006) в положении менее (Renesto, 1994a) или более (Renesto, Binelli, 2006) продвинутом, чем *Protorosauria* (*Prolacertiformes*), или в составе последнего таксона (Benton, Allen, 1997; Dilkes, 1998; Rieppel et al., 2003). Есть точка зрения, что обсуждаемая группа связана родством непосредственно (Сенников, 2008) или отдаленно

(Senter, 2004) с *Longisquama insignis* из триаса Киргизии.

Род *Kyrgyzsaurus* Alifanov et Kurochkin, gen. nov.

Название рода от Киргизстана и *saurus* греч. — ящерица.

Типовой вид — *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* sp. nov.

Диагноз. Предглазничная часть черепа примерно равна продольному диаметру глазниц. Последний немного меньше половины длины черепа. Рострально ветви нижней челюсти укорочены по сравнению с верхними челюстями. На верхнечелюстных костях не менее 25 зубов. В средней части ряда они сигмоидально изогнуты и имеют срединное расширение. На шейных позвонках остистый отросток высокий, диа- и парапофизы сближены и смещены вентрально, гипапофиз отсутствует. Презигапофизы задних шейных позвонков длинные и тонкие. На последних четырех шейных позвонках остистый отросток расширен краниокаудально. На первом грудном позвонке остистый отросток примерно в два раза более высокий по сравнению с остистым отростком заднего шейного позвонка. Ребра двухголовчатые. Лопатки массивные, их дорсальный отросток уплощен. Чешуи покровов головы и передней части туловища мелкощиткового типа, гексагональной или листовидной формы, иногда с коротким килем. На голове формировались широкие надглазничные фестоны и массивный подбородочно-горловой мешок. Покровы содержат остеодермы гранулярного типа.

Видовой состав. Типовой вид.

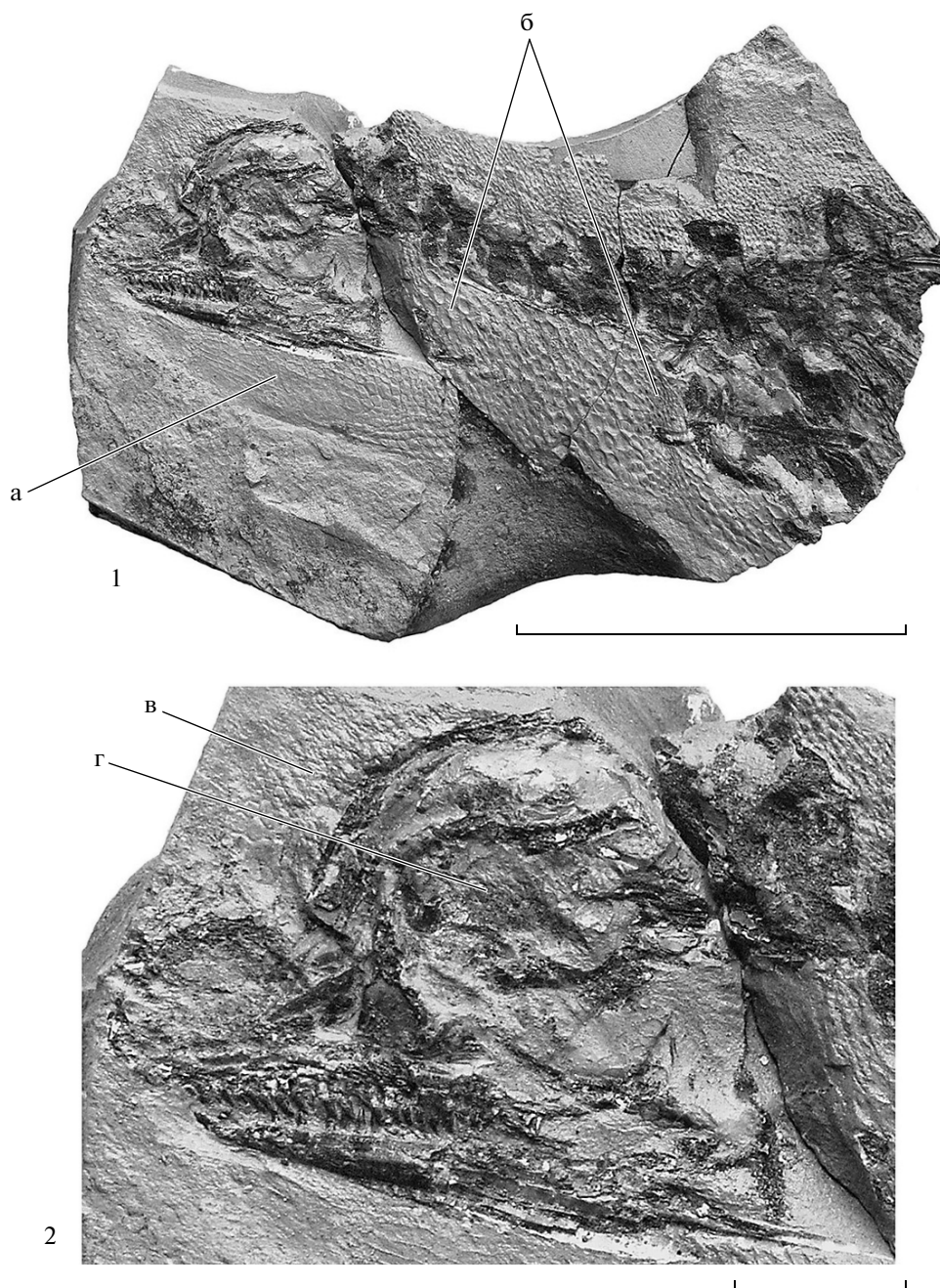
Сравнение. От всех представителей семейства *Kyrgyzsaurus* отличается укороченными рострально ветвями нижней челюсти, сигмоидальным изгибом оси зубов, высоким остистым отростком, длинными и тонкими презигапофизами, вентральным положением пара- и диапофизов шейных позвонков, отсутствием у них гипапофиза, двухголовчатыми ребрами, массивными лопатками и наличием остеодерм. От большинства форм, кроме *Megalancosaurus*, отличается увеличенным числом зубов.

Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi Alifanov et Kurochkin, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1, 2; Табл. X, фиг. 1, 2

Название вида от Ю. Буханченко, автора находки.

Голотип — ПИН, № 2584/12 а, б, две (левая и правая по отношению к оси скелета) сланцевые плитки с остатками передней части скелета (череп, шейные и переднегрудные позвонки, ребра, кости плечевого пояса) и отпечатками кожи; Кыргызстан, Баткенская обл., Ляйлякский район, местонахож-



Объяснение к таблице IX

Фиг. 1, 2. *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2584/12: 1 – правый отпечаток образца; 2 – череп. Масштабная линейка – 50 мм (фиг. 1) и 10 мм (фиг. 2). Обозначения: а – подбородочно-горловой мешок, б – поля мелких кожных чешуй, в – правый надглазничный кожный козырек, г – левый надглазничный кожный козырек.

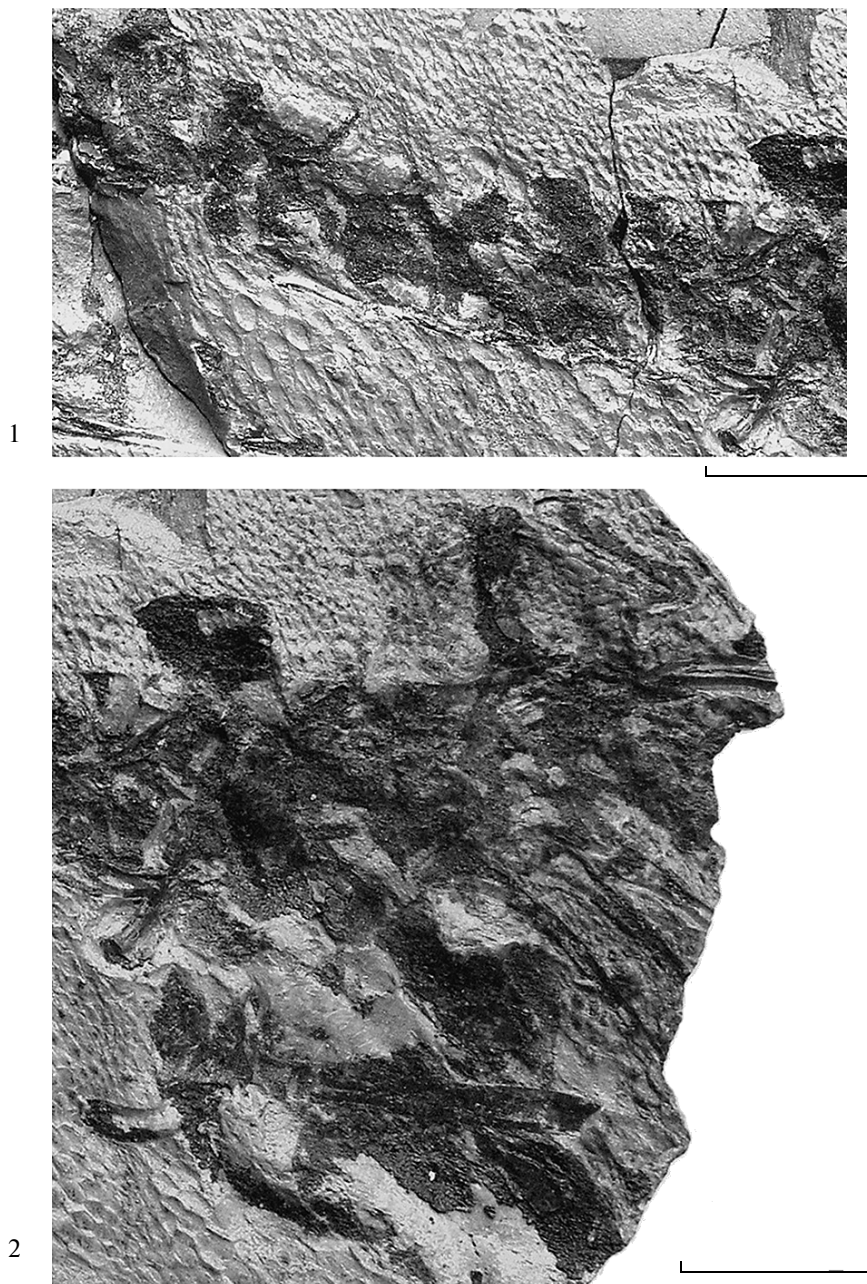
дение Джайляу-Чо; мадыгенская свита, средний (ладин) или верхний (карний) триас.

О п и с а н и е (рис. 1). Многие детали строения скелета на образце определить трудно, поскольку

все кости значительно разрушены и по краям, и с поверхности.

Череп высокий. При этом его высота примерно в полтора раза уступает длине. Диаметр орбит состав-

Таблица X



Объяснение к таблице X

Фиг. 1, 2. *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2584/12: 1 – шейные позвонки, 2 – грудной отдел скелета. Масштабная линейка – 10 мм.

ляет почти половину длины черепа. Посторбитальная часть черепа относительно короткая. В области просвета орбит располагается несколько полуразрушенных костных элементов. Они уплощенные и имеют субпрямоугольную форму, что обычно характерно для костей склеротического кольца.

Мозговая капсула крупная. По отношению к линии зубного ряда она расположена высоко. Заты-

лочный мыщелок выступает каудальнее заднего края мозговой капсулы.

Из осевых костей крыши черепа отчетливо представлены теменная и лобная кости. Их контуры и парность на образце установить достоверно невозможно. Теменные кости, видимо, были широкими. Лобные кости немного сужаются роstralно и хорошо очерчивают верхний край крупных орбит.

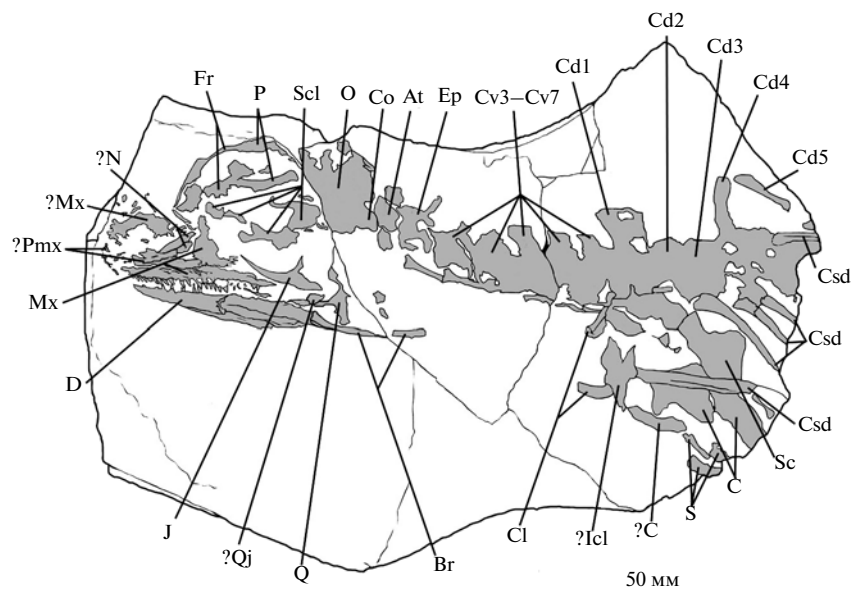


Рис. 1. Контуры костей скелета *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2584/12. Обозначения: At – первый шейный позвонок; Br – дужка подъязычного аппарата; C – коракоид; Cd1–Cd5 – грудные позвонки; Cl – ключицы; Co – затылочный мышелок; Csd – грудные ребра; Cv3–Cv7 – шейные позвонки; D – зубная кость; Ep – второй шейный позвонок; Fr – лобная кость; Icl – межключица; J – скуловая кость; Mx – верхнечелюстная кость; N – носовые кости; O – мозговая капсула; P – теменная кость; Pmx – предчелюстная кость; Q – квадратная кость; Qj – квадратноскуловая кость; S – грудина; Sc – лопатка; Scl – кости склеры.

Форму и положение носовых и предчелюстных костей точно установить невозможно, поскольку эта часть черепа смята и сильно фрагментирована. Ростральнее лобных костей и дорсального отростка левой верхнечелюстной кости лежат два вытянутых субгоризонтально элемента. Скорее всего, это носовые кости, которые смещены, как и лобные кости, со своего места вентрально. Теоретически эти элементы могут также являться сошниками, что маловероятно из-за их высокого положения относительно верхнечелюстных костей, или септомаксиллами, что сомнительно из-за удлиненной формы этих костей. Впереди носовых костей лежит уплощенная кость, которую можно гомологизировать с восходящим отростком предчелюстной кости. Непарность этого отростка допускает и непарное строение всей предчелюстной кости. Топографически на ее месте в ростровентральной части черепа лежат многочисленные костные фрагменты.

Дорсальный отросток верхнечелюстных костей высокий и узкий. Большая длина их премаксиллярного отростка предполагает большой размер носовых отверстий, форма которых не поддается описанию. Скуловой отросток верхнечелюстных костей достигал уровня середины орбит. По длине он примерно равен премаксиллярному отростку этих же костей. Скуловые кости небольшие. Их ростральный отросток удлинен и имеет серповидную форму. Дорсальный и окципитальный отростки скуловых костей почти равной длины, короче рострального, но также заострены. Квадратноскуловые кости, как

и замкнутость нижних височных дуг, на образце достоверно не устанавливаются. Не исключено, что квадратноскуловой костью является небольшой элемент, который располагается вентроокципитальнее скуловой кости. Наличие квадратноскуловых костей предполагалось у дрепанозавриды на примере *Megalancosaurus preonensis* (напр., Renesto, 1994a), но затем подверглось сомнению (Renesto, Dalla Vecchia, 2005; Renesto, Binelli, 2006).

Квадратная кость на правом отпечатке предположительно представлена вентральным фрагментом, который имеет небольшую ростральную вырезку, возможно, соответствующую прикреплению квадратноскуловой кости, и удлиненный отросток, видимо, контактировавший со скуловой костью.

На левом отпечатке можно отчетливо установить расширенную окципитально постдентальную часть ветви нижней челюсти с коротким ретроартикулярным отростком и почти вертикальным профилем сочленованной кости. На правом отпечатке хорошо сохранилась зубная кость, которая сильно утоньшена рострально и имеет округлый латеральный край. На уровне середины зубного ряда эта кость формирует нечеткий латеромедиальный гребень. Зубная кость рострально выглядит более короткой, чем верхнечелюстная кость. При этом нижняя челюсть находится в приведенном состоянии, что свидетельствует о возможном ростральном укорочении последней.

Зубы мелкие, субплевродонтные (последнее состояние характеризуется широким суб- или супра-дентальным и низким зубным гребнем челюстных костей), что является вариацией плевродонтного типа прикрепления. Для *M. preonensis* отмечаются текодонтный (Feduccia, Wild, 1993), протекодонтный (Calzavara et al., 1980), а чаще субтекодонтный типы прикрепления (в первоописании Нуригопестог *limnaios* тип прикрепления указан как “плевродонтный или субтекодонтный”; с нашей точки зрения, он, очевидно, плевродонтный). Диастемы между соседними зубами выражены незначительно, чаще отсутствуют. На верхнечелюстных костях передние и задние зубы имеют игловидную форму, а остальные обладают небольшим сигмоидальным искривлением и немного расширены в средней части. Наиболее крупные зубы расположены в средней трети ряда. На верхнечелюстных костях они отклонены незначительно назад. Только несколько наиболее задних зубов ориентированы к оси последней кости вертикально. Число верхнечелюстных зубов — не менее 25 (у *M. preonensis* — 25–30, у *V. senensis* — около 10, у *H. limnaios* — не более 10), а высота наиболее крупных — 2 мм. На нижней челюсти число зубов точно не устанавливается. Здесь все видимые зубы расположены перпендикулярно к оси зубной кости. Редукции нижнечелюстных зубов в околосоимфизной области, как у *V. senensis* и *H. limnaios*, нет.

На образце отмечаются длинные и тонкие задние элементы (бранхиалии) подъязычного аппарата. Окципитально они доходят до уровня передней трети шеи.

Шейные позвонки формируют дугу, которая приподнимает череп над уровнем спинных позвонков. Их число у нового вида — семь. Обычно, для семейства на примере *M. preonensis* и *V. senensis* отмечается восемь, но также есть указания на семь (Renesto, 1994a) и шесть (Calzavara et al., 1980) позвонков. У новой формы позвонки шейного и, видимо, других отделов позвоночника плати- или платиамифельные (для шейных позвонков *M. preonensis* и *V. senensis* указывается процельность: Pina, 1980; Renesto, 2000). Атлант представлен несросшимися невральными дужками и межцентром. Шов между этими элементами располагается на уровне замылочного мышцелка. Эпистрофией крупный, обладает вытянутым телом, а также высоким и расширенным краниокаудально остистым отростком. Последний выше остистого отростка третьего шейного позвонка. Позвонки шейного отдела постепенно увеличиваются каудально по длине и высоте. Ось остистого отростка на третьем и четвертом позвонках расположена под прямым углом по отношению к продольной оси тела позвонков. Остистый отросток на последних четырех позвонках немного наклонен рострально. Презигапофизы на пятом шейном позвонке очень длинные и тонкие (не исключено, что это характерно для всех или для боль-

шинства задних шейных позвонков). На всех шейных позвонках, начиная со второго, диа- и парапофизы сближены и смещены вентрально, что косвенно устанавливается по вентральному положению шейных ребер, проксимальные концы которых слабо раздвоены. Определить наличие на шейных позвонках гипапофиза, свойственного большинству видов семейства, не удается.

Многие детали строения грудных позвонков установить нельзя. Тем не менее все они имеют высокий и постепенно расширяющийся дистально остистый отросток. Высота и ширина остистого отростка на первом грудном позвонке почти в два раза больше, чем у последнего шейного позвонка. Другие детали его строения выявить затруднительно, как и для следующих двух позвонков, часть которых прикрыта породой с отпечатками кожи на поверхности. Четвертому и пятому грудным позвонкам было свойственно небольшое увеличение высоты остистых отростков и уменьшение их продольной ширины.

Шейные ребра вытянуты краниокаудально до середины (или чуть дальше) следующего позвонка. Как указывалось выше, они двухголовчатые, что видно при большом увеличении. Проксимальные концы передних грудных ребер расширены дорсовентрально и отчетливо двухголовчатые. В поперечном сечении эти ребра субтреугольные.

Элементы костей плечевого пояса и передних конечностей в большинстве случаев гомологизируются только предположительно. На правом отпечатке отчетливо выявляется лопатка (?левая). Ее дорсальный конец уплощен, сравнительно короток и наклонен краниально. Вентрально к лопатке прилежит широкий коракоид (на образце он представлен двумя крупными фрагментами; не исключено, что ростральный фрагмент является частью грудины или правого коракоида). Краниальнее остальных костей плечевого пояса лежат два элемента, изогнутых дугообразно. Это, несомненно, правая и левая ключицы, которые, соединяясь, формировали подковообразную структуру. Ключицы подобного строения ранее описывались у дрепанозавриды (Colbert, Olsen, 2001; Harris, Downs, 2002) и у *Longisquama insignis* из этого же местонахождения. Правый элемент (он расположен выше) открыт вентрально в результате чего видно, что он имеет Т-образное строение в поперечнике. На правой плитке впереди скапулокоракоидов и между ключицами лежит кость субромбовидной формы, которая является либо межключицей (или ее частью), либо частью коракоидов. Грудина на образце несомненно представлена, но в виде фрагментов, расположенных в краниовентральной области грудной клетки.

Отпечатки кожного покрова иногда перекрывают отдельные кости, а также выходят за края площади поверхности, занимаемой скелетом. Чешуи

мелкие, листовидной или гексагональной формы, иногда с коротким дорсальным килем. В заквадратной области выражено вертикально вытянутое поле с миниатюрными чешуйками. Такое же обнаруживается и по краниальному краю грудной клетки (табл. IX, фиг. 1б). Видимо, эти поля соответствуют изгибам поверхности тела и свидетельствуют о том, что голова и плечи были шире шеи. Большинство туловищных чешуй армировано остеодермальными зернами.

Дорсальнее крыши черепа отпечаток кожи высокий (табл. IX, фиг. 2в). Его естественный край четко не выявляется. По периферии отпечатка чешуйки мелкие, гексагональной формы, без черепицеобразного перекрытия, но ближе к костям черепа они увеличены. Эта деталь, наряду с необычно высоким следом отпечатка, не исключает того, что последний был оставлен кожным гребнем. Дополнительная характеристика данного участка кожи раскрывается через наличие отпечатков чешуй в площади глазницы (табл. IX, фиг. 2г). Последние, скорее всего, представляют собой остатки надглазничного козырька предположительно левой стороны головы. Если так, то расположенный дорсальнее черепа след кожи представлял собой кожный козырек над другой, предположительно, правой глазницей. У ящеров надглазничные кожные козырьки служат защитой от воздействия солнечных лучей и от механических повреждений глаз. Иногда эти же структуры укрепляются остеодермами, реже окостенениями в виде надглазничных костей (Varanidae) или отростков предлобных или заглазничных костей (некоторые Iguanidae s.l. и Agamidae s.l.). Выступающие вбок и вверх костные надглазничные гребни характерны для хамелеонида *Brookesia superciliaris* (Rieppel, 1987).

Дорсально в шейно-грудной части шеи и передней части туловища чешуйки имеют мелкощитковое строение, иногда несут короткий киль. Среди них расположены ориентированные вдоль позвоночника непродолжительные цепочки более крупных чешуек полигональной формы и с коротким килем. Видимо, та часть, которая расположена ниже уровня верхнего края остистых отростков, соответствует левой стороне спинной части кожи, а та часть, которая расположена выше, принадлежит правой стороне.

Кожная складка подбородочной области (табл. IX, фиг. 1а) заметно отвисает вентрально, достигая максимума окципитальнее заднего конца нижней челюсти. Здесь она по высоте сопоставима с половиной высоты черепа. Кожные чешуи горловой области имеют гексагональную или листовидную форму. В средней части складки есть поле относительно крупных чешуй. На некоторых из них нередко представлен слабо развитый киль. Ротрально подбородочные чешуи становятся продольно вытянутыми и более мелкими. При этом их

поперечные границы постепенно утрачивают четкость и не видны уже на уровне орбит. Очевидно, что последняя особенность допускает лучшее вертикальное растягивание кожи. Видимо, ее подбородочно-горловой участок представлял собой не столько свисающую вниз складку, сколько мешок, как у современных хамелеонов (*Chamaeleo*).

Размеры в мм. Общая длина сохранившейся части скелета — 111; череп: реконструируемая длина — 35, высота — 28; реконструируемый диаметр глазниц — 18; длина максиллярного зубного ряда — 22; нижняя челюсть: реконструируемая длина — 33, высота — 5; длина шейного отдела позвоночника — 35.

З а м е ч а н и я. Новый вид отнесен к дрепанозавридам на основании крупных носовых отверстий и орбит, низкого положения квадратных костей, отсутствия плавного перехода между позвонками шейного и грудного отделов, дугообразного изгиба ключиц, субтреугольного сечения грудных ребер и краниального наклона дорсального конца лопаток.

Филогения родов в составе семейства Drepanosauridae не очевидна. Пока большинство современных авторов считает, что в данной группе наиболее продвинуты *Drepanosaurus unguicaudatus* и *Megalanosaurus preonensis*. У них шейный отдел позвоночника удлиннен и резко обособлен морфологически от грудного отдела, хвост имел способность к вертикальным изгибам, остистый отросток на позвонках туловищного и хвостового отделов высокий и обладает терминальным расширением, гемальные дужки иногда фенестрированы латерально, а последний хвостовой позвонок обладал когтеобразной формой. Данные по *Dolabrosaurus aquatilis* отрывочны, но по ряду признаков этот вид допустимо сравнивать с группой продвинутых форм. Явно другой эволюционный уровень представляет собой *Vallesaurus senensis*, у которого конец хвоста тонкий, не несет терминального “когтя”, а остистые отростки хвостовых позвонков не имеют явно выраженного дистального расширения. С. Ренесто и Дж. Бинелли (Renesto, Binelli, 2006) рассматривают последний вид в качестве наиболее архаичного члена семейства. Возможно, особое положение в составе группы занимает *Nurpionector limnaios*, у которого хвостовой шип и резкое дистальное расширение остистого отростка хвостовых позвонков также отсутствовали, но сам хвост, видимо, не был способен к вертикальным изгибам из-за очень высоких остистых отростков хвостовых позвонков и гемальных дужек. Ф. Сентер (Senter, 2004) вынес этот вид за пределы Drepanosauridae, которым он приписывает обязательное наличие “когтя” на конце хвоста. Вместе с тем для *N. limnaios*, как и для *V. senensis*, также характерна редукция передних нижнечелюстных зубов.

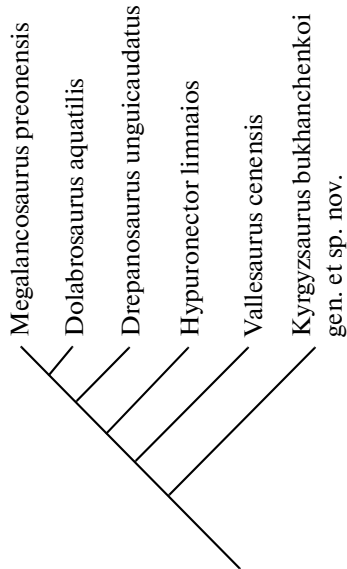


Рис. 2. Предполагаемое положение *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov. на филогенетическом древе Drepanosauridae (по Renesto, Binelli, 2006).

Предполагаемое наличие квадратноскуловых костей, замкнутых нижних височных дуг, а также несомненные многочисленность зубов, отсутствие гипапофизов, платиамфищельное состояние сочленовных поверхностей тел шейных позвонков, дистальное расширение остистого отростка не более чем у трех грудных позвонков, двухголовчатые грудные ребра и гранулярные остеодермы позволяют рассматривать *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* наиболее архаичным представителем семейства (рис. 2), что соответствует и его наиболее древнему возрасту.

М а т е р и а л. Голотип.

Авторы благодарны сотруднику Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН А.Г. Сенникову за помощь в подготовке данной работы и А.В. Дженчураевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Э.И. Триасовый цератод из Южной Ферганы // Палеонтол. журн. 1967. № 4. С. 102–111.
- Добрускина И.А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука, 1980. 163 с.
- Ивахненко М.Ф. Хвостатые амфибии из триаса и юры Средней Азии // Палеонтол. журн. 1978. № 3. С. 84–89.
- Сенников А.Г. Подкласс Archosauromorpha // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. М.Ф. Ивахненко, Е.Н. Курочкин. М.: ГЕОС, 2008. С. 266–318.
- Татаринов Л.П. О систематическом положении и образе жизни проблематичного верхнетриасового пресмыкающегося *Sharovipteryx mirabilis* // Палеонтол. журн. 1989. № 2. С. 110–112.
- Татаринов Л.П. Новый цинодонт (Reptilia, Theriodontia) из мадыгенской свиты (триас) Ферганы, Кыргызстан // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 81–87.
- Татаринов Л.П. Очерки по теории эволюции рептилий. М.: ГЕОС, 2006. 232 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 290).
- Шаров А.Г. Своеобразная рептилия из нижнего триаса Ферганы // Палеонтол. журн. 1970. № 1. С. 127–130.
- Шаров А.Г. Уникальные палеонтологические находки // Наука и жизнь. 1971а. № 7. С. 28–32.
- Шаров А.Г. Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии // Тр. ПИН АН СССР. 1971б. Т. 130. С. 104–113.
- Benton M.J., Allen J. Boreoprincea from the lower Triassic of Russia, and the relationships of the prolacertiform reptiles // Palaeontology. 1997. V. 40. Pt 4. P. 931–953.
- Berman D.S., Reisz R.R. Dolabrosaurus aquatilis, a small lepidosauromorph reptile from the upper Triassic Chinle Formation of North Central New Mexico // J. Paleontol. 1992. V. 66. № 6. P. 1001–1009.
- Calzavara M., Muscio G., Wild R. Megalancosaurus preonensis n. g., n. sp., a new reptile from the Norian of Friuli, Italy // Gortania. 1980. V. 2. P. 49–64.
- Colbert E.H., Olsen P.E. A new and unusual aquatic reptile from the Lockatong Formation of New Jersey (Late Triassic, Newark Supergroup) // Amer. Museum Novit. 2001. № 3334. P. 1–24.
- Dilkes D.W. The early Triassic rhynchosaur Mesosuchus browni and the interrelationships of basal archosauromorph reptiles // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. 1998. V. 353. P. 501–541.
- Dobruskina I.A. Keiper (Triassic) flora from Middle Asia (Madygen, Southern Fergana) // Bull. New Mexico Museum Natur. Hist. Sci. 1995. № 5. P. 1–49.
- Feduccia A., Wild R. Birdlike characters in the Triassic archosaur Megalancosaurus // Naturwiss. 1993. V. 80. № 12. S. 564–566.
- Gans C., Darevski I., Tatarinov L.P. Sharovipteryx, a reptilian glider? // Paleobiology. 1987. V. 13. № 4. P. 415–426.
- Harris J.D., Downs A. A drepanosaurid pectoral girdle from the Ghost Ranch (Whitaker) Coelophysis Quarry (Chinle Group, Rock Point Formation, Rhaetian), New Mexico // J. Vertebr. Paleontol. 2002. V. 22. № 1. P. 70–75.
- Haubold H., Buffetaut E. Une nouvelle interpretation de Longisquama insignis, reptile énigmatique du Trias supérieur d'Asie centrale // C.R. Acad. Sci. Paris. Ser. II. 1987. T. 305. P. 65–70.
- Jones T.D., Ruben J.A., Martin L.D. et al. Nonavian feathers in a late Triassic archosaur // Science. 2000. V. 288. № 5474. P. 2202–2205.
- Pinna G. Drepanosaurus unguicaudatus, nuovo genere e nuova specie di Lepidosauro del Trias alpino // Atti Soc. Ital. Sci. Natur. 1980. V. 121. № 3. P. 181–192.
- Renesto S. Megalancosaurus preonensis, a possibly arboreal archosauromorph from the Norian (late Triassic) of Northern Italy // J. Vertebr. Paleontol. 1994a. V. 14. № 1. P. 38–52.
- Renesto S. A reinterpretation of the shoulder girdle and anterior limb of Drepanosaurus unguicaudatus (Reptilia, Diapsida) // Zool. J. Linn. Soc. 1994b. V. 111. № 3. V. 247–264.
- Renesto S. Bird-like head on a chameleon body: new specimens of the enigmatic diapsid reptile Megalancosaurus from the late Triassic of Northern Italy // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2000. V. 106. № 2. P. 157–180.

- Renesto S., Binelli G.* Vallesaurus cenensis Wild, 1991, a drepanosaurid (Reptilia, Diapsida) from the late Triassic of northern Italy // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2006. V. 112. № 1. P. 77–94.
- Renesto S., Dalla Vecchia F.M.* The skull and lower jaw of the holotype of Megalancosaurus preonensis (Diapsida, Drepanosauridae) from the upper Triassic of Northern Italy // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2005. V. 111. № 2. P. 247–257.
- Renesto S., Fraser N.C.* Drepanosaurid (Reptilia: Diapsida) remains from a late Triassic fissure infilling at Cromhall Quarry (Avon, Great Britain) // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 3. P. 703–705.
- Rieppel O.* The phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae, with comments on the some aspects of cladistic analysis // Zool. J. Linn. Soc. 1987. V. 89. № 1. P. 41–62.
- Rieppel O., Fraser N.C., Nosotti S.* The monophyly of Protorosauria (Reptilia, Archosauromorpha): a preliminary analysis // Atti Soc. Ital. Sci. Natur. 2003. V. 144. № 2. P. 359–382.
- Schoch R.R., Voigt S., Buchwitz M.* A chroniosuchid from the Triassic of Kyrgyzstan and analysis of chroniosuchian relationships // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 160. № 3. P. 515–530.
- Senter P.* Phylogeny of Drepanosauridae (Reptilia, Diapsida) // J. Syst. Paleontol. 2004. V. 2. № 3. P. 257–268.
- Shcherbakov D.E.* Madygen, Triassic lagerstätte number one, before and after Sharov // Alavesia. 2008. V. 2. P. 113–124.
- Sytchevskaya E.K.* Freshwater fish fauna from the Triassic of Northern Asia // Mesozoic Fishes 2 – Systematics and Fossil Record / Eds. Arratia G., Schultze H.-P. München: Friedrich Pfeil, 1999. P. 445–468.
- Unwin D.M., Alifanov V.R., Benton M.* Enigmatic small reptiles from the middle-late Triassic of Kirgizstan // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. M.J. Benton et al. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 177–186.
- Voigt S., Buchwitz M., Fischer J. et al.* Feather-like development of Triassic diapsid skin appendages // Naturwiss. 2009. V. 96. № 1. P. 81–86.
- Voigt S., Haubold H., Meng S. et al.* Die fossil-lagerstätte Madygen-Formation (mettel-bis ober-Trias, SW Kyrgyzstan, Central Asia) // Hallesches Jb. Geowiss. 2006. Bd 22. S. 85–119.

***Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov., a New Reptile from the Triassic of Southwestern Kyrgyzstan**

V. R. Alifanov, E. N. Kurochkin

A new reptile, *Kyrgyzsaurus bukhanchenkoi* gen. et sp. nov., from the Triassic (Madygen Formation) of southwestern Kyrgyzstan is described based on the anterior part of the skeleton (skull, cervical and anterior dorsal vertebrae, ribs, pectoral girdle) and skin imprints. This is the most primitive representative of the family Drepanosauridae (Archosauromorpha, Diapsida). The most prominent features of the new form are the shortened lower jaw, numerous teeth, granular body osteoderms, large supraorbital shelflike skin folds, and thick and extensive throat sac.

Keywords: Diapsida, Drepanosauridae, Middle or Upper Triassic, Madygen Formation, Kyrgyzstan.

УДК 568.163.1

НОВЫЙ ПЛЕЗИОЗАВР СЕМЕЙСТВА ARISTONECTIDAE ИЗ РАННЕГО МЕЛА ЦЕНТРА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 2011 г. А. Ю. Березин

Чувашское естественно-историческое общество “Terra incognita”, Чебоксары
e-mail: terra3@cbx.ru

Поступила в редакцию 18.04.2010 г.
Принята к печати 01.06.2011 г.

По посткраниальному скелету описан новый таксон плезиозавров *Abyssosaurus nataliae* gen. et. sp. nov. из отложений верхнего подъяруса готеривского яруса (нижний мел) Чувашии. Новый таксон включен в состав семейства *Aristonectidae* и занимает промежуточное положение между позднемеловыми (*Tatenectes*, *Kimmerosaurus*) и позднемеловыми (*Aristonectes*, *Kaiwhekea*) плезиозаврами. Это первая достоверная находка представителя семейства на территории России.

В настоящее время с территории России известно три валидных вида *Plesiosauria* (Архангельский, Сенников, 2008). Новый плезиозавр был обнаружен в 1992 г. на берегу р. Меня у с. Мишуково Порецкого района Чувашии палеонтологом В.В. Митта (Митта, Стародубцева, 2000). Собранные им 20 шейных позвонков были переданы в музей Московской городской станции натуралистов. На этом же месте в 1998 г. экспедицией Чувашского естественно-исторического общества “Terra incognita” были обнаружены и раскопаны остальные части скелета плезиозавра. Зубы и кости черепа не найдены. Позже Митта любезно передал нам собранные им позвонки. Характерное строение шейных позвонков плезиозавра позволило отнести его к плохо изученному семейству *Cimoliasauridae* (Березин, 2010).

В середине XIX в. американским исследователем Дж. Лейди из верхнемеловых зеленых песков Нью-Джерси был описан *Cimoliasaurus magnus* Leidy, 1851. Позже из разных частей света были описаны многочисленные представители этого и близких родов, выделенных в отдельное семейство *Cimoliasauridae* (Delair, 1959), которое к концу XX в. стало считаться сборным. В начале XXI в. были сделаны новые находки плезиозавров с шейными позвонками, подобными таковым у *Cimoliasaurus*, что позволило отнести их к семейству *Cimoliasauridae*, а сохранившиеся черепа позволили выделить краниологические признаки для этой группы (O’Keefe, 2001). С новыми находками и переописанием североамериканского *Cimoliasaurus laramiensis* Knight, 1900 Р. О’Киф и Х. Стрит пересмотрели систематику группы, посчитав, что *Cimoliasaurus magnus* Leidy, 1851, скорее всего, принадлежит к группе консервативных *Elasmosauridae*, а все остальные рассматриваемые *Cimoliasauridae* (O’Keefe, 2001) отнесли к новому семейству *Aristonectidae*, близкому к *Policotyliidae* (O’Keefe, Street, 2009). В настоящее время имеются принципиальные разногласия

по систематике *Plesiosauria*. Некоторые авторы считают, что молодая особь *Aristonectes* является типичным *Elasmosauridae* (Gasparini et al., 2003). Другие доказывают, что *Policotyliidae* принадлежат к филогенетической ветви *Pliosauroidae* и должны помещаться рядом с *Leptocleididae* (Smith, 2007; Smith, Dyke, 2008; Druckenmiller, Russell, 2008).

Мы используем семейственное название *Aristonectidae*, но считаем, что вопрос систематики этой группы плезиозавров окончательно не решен. К *Aristonectidae* относятся представители как Северного, так и Южного полушарий (рис. 1). Из Северного полушария известны только позднемеловые плезиозавры: *Tatenectes laramiensis* (Knight, 1900) из оксфорда Северной Америки и *Kimmerosaurus langhami* Brown, 1981 из кимериджа Англии. Из Южного полушария к *Aristonectidae* относят находки только из верхнего мела: *Aristonectes parvidens* Cabrera, 1941 из маастрихта Аргентины и Антарктики, и *Kaiwhekea katiki* Cruickshank et Fordyce, 2002 из маастрихта Новой Зеландии (O’Keefe, Wahl, 2003). *Cimoliasaurus magnus* из Северной Америки, *S. maccoyi* Etheridge, 1904 из альба Австралии, *Scanisaurus nazarowi* Bogolubov, 1911 из России и Швеции и многие другие считаются *nomen dubium*. В настоящей работе принята эволюционная схема, опубликованная О’Киф (O’Keefe, 2001) и дополненная О’Киф и Стрит (O’Keefe, Street, 2009).

О Т Р Я Д SAUROPTERYGIA

ПОДОТРЯД PLESIOSAURIA

НА Д С Е М Е Й С Т В О CRYPTOCLEIDOIDEA

СЕМЕЙСТВО ARISTONECTIDAE O’KEEFE ET STREET, 2009

Диагноз. В новом диагнозе рассмотрены только посткраниальные признаки взрослых плезиозавров. Число шейных позвонков больше 32 и может достигать 51. Ширина шейных позвонков

ми наподобие втульчатого соединения. Шейные ребра сжаты дорсовентрально, укорочены, с закругленными концами. Туловищные позвонки быстро уменьшаются в размерах по направлению к крестцовому отделу. На туловищных позвонках невральные дуги высокие, отверстия спинномозгового канала большие, пре- и постзигапофизы также срослись вместе, поперечные отростки расположены высоко. Межключица утолщена и сращена с ключицами, последние развернуты в вертикальной плоскости, по форме напоминают ребра. Лопатки широко расставлены и по средней линии не соприкасаются. Дорсальная ветвь лопатки оттянута вперед с отогнутым вниз передним краем. Коракоид широкий и, вероятно, без выреза в медиальном крае. Лобковая кость больше в ширину, чем в длину. Центральные части брюшных ребер толстые и широкие. Проподиальные кости массивные, но вытянутые, сочленовные поверхности для эпиподиальных костей равной длины. Передние конечности заметно больше задних, и имеют дополнительные косточки и перихондральное окостенение.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Число позвонков в шейном отделе *Aristonectidae* известно лишь у позднеюрского *Kimmerosaurus* (= *Colymbosaurus* Seeley, 1874) – 42 и у поздне мелового *Kaiwhekea* – 43. У *Tatenectes* и *Aristonectes* число позвонков неизвестно. Таким образом, *Abyssosaurus* имеет самую длинную шею среди *Aristonectidae*, предположительно, из 51 позвонка. Форма и пропорции шейных позвонков похожи на таковые крупных позвонков *Samoliasaurus*, имеющих трапециевидно-округлое сечение с ровным нижним краем (Leidy, 1864, табл. V, VI) и отличаются от позвонков *Tatenectes*, *Kimmerosaurus*, *Kaiwhekea* и *Aristonectes*, имеющих бинокулярную форму. Строение плечевого пояса напоминает такое у экземпляра UW 15943, неотипа *Tatenectes laramiensis* (O'Keefe, Wahl, 2003). Широкие средние части брюшных ребер сходны с таковыми *Tatenectes* (Street, O'Keefe, 2010), но более массивны. По двум последним признакам *Abyssosaurus* сближается с *Tatenectes*, но отличается от других представителей *Cryptocleidoidea*.

Abyssosaurus nataliae Berezin, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1–15; табл. XII, фиг. 1–10 (см. вклейку)

Название вида в честь Наталии Березиной, жены, соратницы и ученого.

Голотип – МЧЕИО ПМ/1 (Музей Чувашского естественно-исторического общества), кости посткраниального скелета; Россия, Чувашия, р. Меня, левый приток р. Сура, 55°02'43.6" с.ш. 46°09'46.2" в.д.; нижний мел, верхний подъярус готеривского яруса, зона *Speetonicerias versicolor*.

Описание (рис. 2, 3). Осевой скелет представлен позвонками всех отделов и грудными ребрами. В шейном отделе из предполагаемых 51 по-

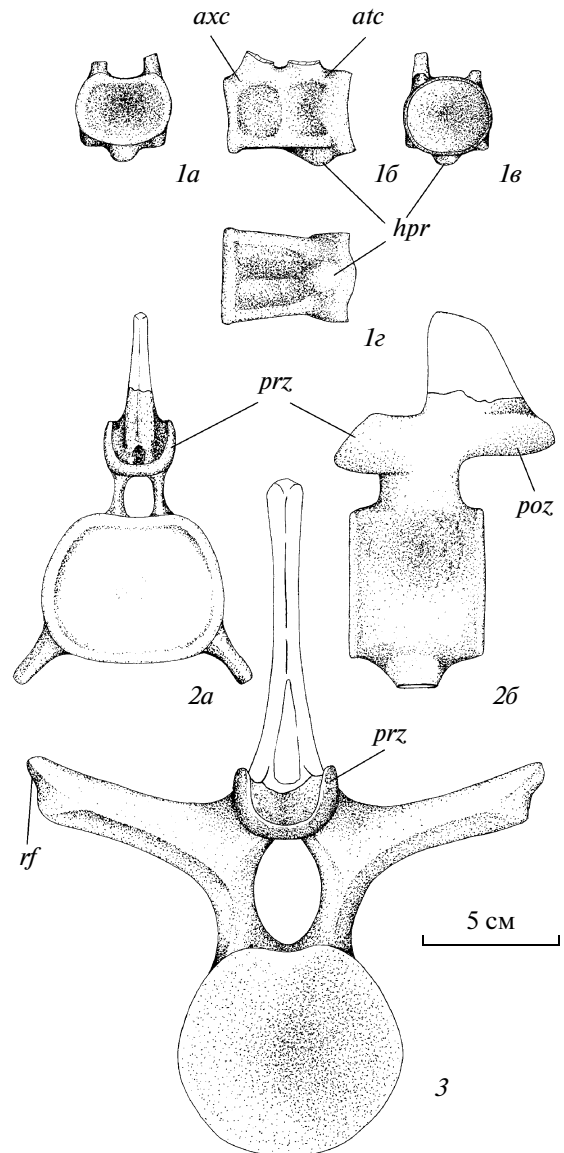
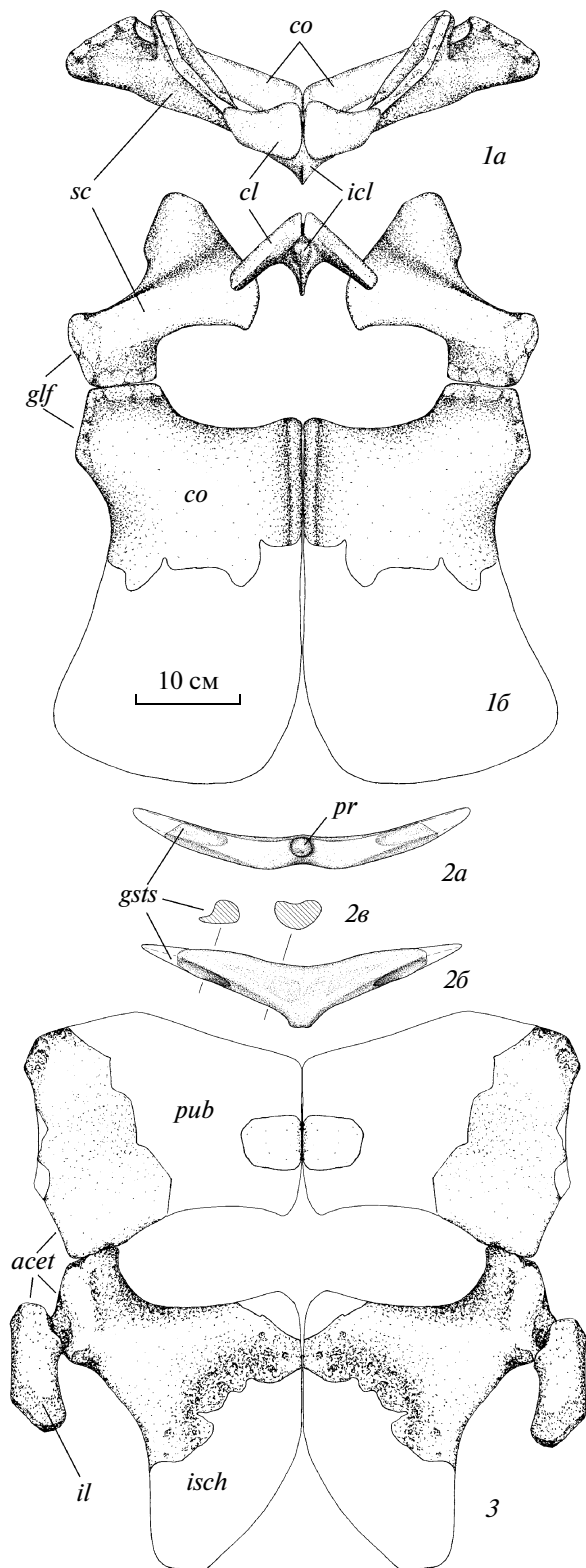


Рис. 2. *Abyssosaurus nataliae* gen. et sp. nov., голотип МЧЕИО ПМ/1: 1 – атлант-эпистрофей: 1а – с задней стороны, 1б – с латеральной стороны, 1с – с передней стороны, 1д – с вентральной стороны; 2 – C24: 2а – с передней стороны, 2б – с латеральной стороны; 3 – D4 с передней стороны. Обозначения: atc – тело атланта, axc – тело эпистрофея, hpr – гигапофиз, poz – постзигапофиз, prz – презигапофиз, rf – фасетка ребра.

звонка имеется 44, отсутствуют семь – между С15 и С23. Тела шейных позвонков имеют длину (D), примерно равную высоте (H) и значительно меньшие ширины (W), со средним значением отношения $D : H : W = 100 : 97 : 125$. Тела шейных позвонков трапециевидной формы, суставные поверхности трапециевидно-овальные или овальные с ровным нижним краем. Пропорции высоты позвонков шеи к длине почти не меняются, тогда как их ширина по отношению к длине увеличивается (табл. 1).



Хорошо сохранившиеся atlas-axis сращены, но различимы с дорсальной и латеральных сторон (табл. XI, фиг. 1; рис. 2, фиг. 1). Сочленовная впадина для затылочного мышцелка имеет сферическую форму, ее внутренний диаметр 28 мм, нижний край

Рис. 3. *Abyssosaurus nataliae* gen. et sp. nov., голотип МЧЕИО ПМ/1: 1 — плечевой пояс: 1а — с передней стороны, 1б — с вентральной стороны; 2 — центральная часть брюшного ребра: 2а — с задней стороны, 2б — дорсальной стороны, 2в — в поперечном сечении; 3 — тазовый пояс с дорсальной стороны. Обозначения: acet — вертлужная впадина, cl — ключица, co — коракоид, glf — гленоидная фасетка, gsts — сочленовная поверхность брюшного ребра, icl — межключица, il — подвздошная кость, isch — седалищная кость, pr — бугорок, pub — лобковая кость, sc — лопатка.

выступает вперед. На вентральной поверхности atlas выделяется большой конический бугорок гипапофиза, который соединяется с медиальным гребнем axis, так что позвонки не различаются между собой. Боковые и задняя сочленовные поверхности axis вогнутые. Ребра отсутствуют.

Шейные позвонки имеют слабоогнутые сочленовные поверхности с утолщениями по периметру и в центре, с резко обособленными краями (табл. XI, фиг. 2–8, рис. 2, фиг. 2). Латеральная поверхность тел позвонков в верхней части с углублением, вентральная — имеет медиальное возвышение между двух продольных углублений с крупными foramina. Неврапофизы тонкие, отходят вертикально вверх, приросшие к телам без видимых швов. Отверстия спинномозгового канала относительно диаметров тел небольшие, расширенные спереди и сзади, суженные в середине. Лучшее всего сохранился среднешейный позвонок С24 (рис. 2, фиг. 2). Остистый отросток обломан, однако видно, что его длина у основания достигала 38 мм, а толщина 10 мм, высота невральных дуг 24 мм. Презигопофизы срослись в виде глубокого желоба диаметром 18 мм, длиной 30 мм. У основания презигопофизов сохранилось небольшое отверстие. Постзигопофизы срослись вместе, в виде единого округлого стержня диаметром 18 мм. Состыкованные вместе пре- и постзигопофизы соседних позвонков представляли прочное, но малоподвижное, наподобие втульчатого, соединение. Шейные ребра приросли к телам позвонков без швов, с окостенением у основания. Однако, у начальных шейных позвонков ребра неразвитые и короткие (табл. XI, фиг. 2–4). Шейные ребра расположены в нижней части боковой поверхности тел, сжаты дорсовентрально и немного смещены назад, отгибаясь вниз под углом в 135° – 150° , на концах с продольным углублением. Размеры шейных ребер $L : Wd$ (L — общая длина, Wd — дистальное расширение, в мм) $C7 = 13 : 15$, $C13 = 15 : 18$, $C23 = 25 : ?$, $C37 = 58 : 31$. У позвонка $C37$ ребро уплощенное, от основания сужается к середине, но к концу расширяется и закругляется (табл. XI, фиг. 6). В конце шеи ребра отогнуты назад и вниз с заостренными концами. Форма тел грудных позвонков: $P1$ — округло-сердцевидной формы, $P2$ и $P3$ — округлая. Поперечные отростки подходят к невральным дугам и соединяются с ними (табл. XI, фиг. 9).

Таблица 1. Промеры позвонков всех отделов осевого скелета

№	L	H	W	LA	LN	VLI	№	L	H	W	LA	LN	VLI
C1	24	26	35	—	13	78.6	C46	67.5	66	93	43	43	84.9
C2	21	31*	32*	—	18	79.2	C47	63	69	91	43	35	78.8
C3	27	—	37	16	—	90.7	C48	66.5	67	90	38	—	84.7
C4	31.5	26	38	18.5	—	98.4	C49	62	62	93	35	44	80
C5	32	30	41	19	20	90.1	C50	66	66	—	—	обломан	
C6	32	30	—	19	20	92.8	C51	68	67.5	99	32	45	81.7
C7	33	31	42	20	22	90.4	P1	67	69	95	28	—	81.7
C8	34	33	43	20	22	89.5	P2	64	69	89	43	—	81
C9	35	35	45	19	24	87.5	P3	64	69	85	39	—	83.1
C10	35	35	47	20	25	85.4	D1	66	73	86	—	—	83.5
C11	37	36.5	49	—	—	86.5	D2	71.5	77	91	—	37	85.1
C12	38	37.5	52	—	21	84.9	D3	70	82	88	—	—	82.4
C13	39	38	52.5	21	21	86.2	D4	74	82	82	—	39	90.2
C14	39.5	37	53	20	22	87.8	D5	75	85	88	41	—	86.7
C15	41	41	54	21.5	21	86.3	D6	75	76.5	83	—	—	94
C23	49.5	49.5*	65*	27	—	86.5	D7	75	75*	84	—	—	94.3
C24	50	52.3*	67.2	30	28	84.5	D8	76	78.5*	86	—	—	95.9
C25	51	—	70	34	—	—	D9	75	—	—	41	—	95.2
C26	51.5	53*	71*	34.5	—	83.1	D10	—	79*	85.5	33.5	—	—
C27	52	50	63	—	—	92.0	D11	71.5	77.5	85	36.5	—	88
C28	55	54*	62*	31	—	94.8	D12	70	—	80	—	обломан	
C29	58	52	69	31	31	95.9	D13	67	78	87	36	—	87
C30	52	52	72	30	—	83.9	D14	68	72	78	—	—	95.1
C31	53	53	73	33	35.5	84.1	D15	64	—	762*	—	обломан	
C32	55	52	70.5	32	—	89.8	D16	62	69*	76*	—	—	85.5
C33	57	53*	75	34	—	89	D17	66	70*	75*	—	—	91
C34	57.5	55	72.5	32	36	90.2	D18	63	65*	68	34	—	94.7
C35	58.5	56	76	37	40	88.6	D19	60.5	69*	72.3*	—	—	85.6
C36	61	60	75	—	39	90.4	D20	—	—	сильно обломан			
C37	63	60.5	77.5	26	43	91.3	D21	61	—	сильно обломан			
C38	?(54)	?(83)	?(56)	деформирован			S1	60	64	78	27	28	84.5
C39	63	63	78	38	45	89.4	S2	51	63*	73	—	—	76.7
C40	63	64	83	38	56	85.7	S3	45	57*	71	19.5	—	70.3
C41	65	64	83.5	35	48	88.1	Ca1	49	56.5*	71	—	—	78.1
C42	69	66	83.5	43	47	92.3	Ca2	—	—	сильно обломан			
C43	66	67	87.5	39	47	85.4	Ca9	41.5	49	49	—	—	84.6
C44	65	64	89	41	47	85	Ca10	36	40	41	—	—	88.8
C45	65	71	85	46	37	83.3	Ca11	33	41	43	—	—	78.5

Обозначения: все значения в мм: L – длина вентральной поверхности, H – высота и W – ширина задней (* – передней) сочленовой поверхности, LA – длина сочленения ребра с позвонком, LN – длина основания невральная арки. VLI – отношение длины к диаметру тела позвонка = 100(L/(H + W)0.5).

Таблица 2. Промеры костей плечевого и тазового поясов

Левая лопатка	мм
L × W – лопатки	185 × 152* + 2
C – по переднему краю	10–15
C – лопатки на стыке трех ветвей	37
L × W – гленоидный ветви	90 × 54
L × W – дорсальной ветви	85 × 92*+2
L × W – вентральной ветви	77 × 67
L × C – сочленовной поверхности с коракоидом	55 × 52
L × C – гленоидной поверхности	60 × 48
L × W – отогнутой вперед площадки дорсальной ветви	47 × 82
Угол между гленоидной и сочленовной поверхностями	120°
L × W – коракоидно-лопаточного отверстия	96 × 125
Левая часть коракоида	
L × W – коракоида с вентральной стороны	200* × 225
W – коракоида с дорсальной стороны	205
L × C – гленоидной части коракоида	107 × 41
L × C – гленоидной поверхности	65 × 45
L × C – сочленовной поверхности с лопаткой	42 × 40
L × W – симфизного сочленения коракоида	115* × 62
Угол между гленоидной и сочленовной поверхностями	130°
Левая лобковая кость	
L – по наружному краю	210
L × C – вертлужной поверхности	80 × 52
L × C – сочленовной поверхности с седалищной костью	40 × 45
Правая седалищная кость	
W – наибольшая перпендикулярная симфизам	235
L – в средней части вертлужной ветви	91
L × C – вертлужной поверхности	62 × 45
L × C – сочленовной поверхности с подвздошной костью.....	37 × 35
Левая подвздошная кость	
L – максимальная	155
W × C – проксимального конца	62 × 40
W × C – в средней части	46 × 36
W × C – дистального конца	60 × 13

Обозначения: L – длина, W – ширина, C – толщина, * – неполная.

Туловищный отдел имеет 21 позвонок. Лучше сохранились D4 и D11 (табл. XI, фиг. 10, 11; рис. 2, фиг. 3). Центры округлой формы, суставные поверхности слабоогнутые с четкими краями. Позвонки D3–D11 одинакового размера, последующие – значительно уменьшаются. Невральные дуги высокие. Поперечные отростки длиной 70–75 мм отходят вверх под углом 135° на высоте около 30 мм. У D4 неврапофизы с поперечными отростками слабо отклоняются назад. У D11 неврапофизы смеще-

ны к переднему краю центров, а поперечные отростки отклоняются назад. Отростки пре- и постзигапофизов, вероятно, сращены, как у шейных позвонков. Туловищные ребра слабоизогнутые, их суставные поверхности плоские или вогнутые (табл. XI, фиг. 12–15) и вместе с высокими поперечными отростками формируют широкую грудную клетку.

Имеются три разрушенных крестцовых позвонка и пять хвостовых. Реконструированная длина

Таблица 3. Промеры костей передней и задней конечностей

Проподиальные кости	humerus	femur
L – проподиума	–	378
L – проподиума, до дистального расширения	–	260
W × C – в средней части L	–	105 × 80
Окружность в средней части L	–	30
W × C – проксимального конца	–	66 × 97
W × C – сочленовной поверхности trochanter	–	60 × 41
W × C – сочленовной поверхности capitulum	–	75 × 66
W × C – дистального конца	? × 60.5	190 × 50
W × C _{срд.} – соч. площадки под radius, tibia	? × 60	80 × 45
W × C _{срд.} – соч. площадки под ulna, fibula	? × 50.2	80 × 38

Поидиальные кости

	u	ra	ul	dsc 1	dsc 2	dsc 4	ao	po
L	57	46	60	40	45	56	57	30
W	85	52	68	46	–	51	45*	22
C	25–50	20–45	23–32	16–40	45	38–42	25	10–18
	t	f	ti	fi	as	dst 2	dst 4	po
L	46.5	58	42	30	49	41	35	51
W	75.5	81	48	20–25	48	48	36	30–37
C	20–44	34–40	25–38	20–22	23–38	24–32	17–28	14–20

Обозначения: L – длина, W – ширина, C – толщина, * – неполная, в мм.; u – ulna, ra – radiale, ul – ulnare, as – astragalus, t – tibia, f – fibula, ti – tibiale, fi – fibulare, dsc – дистальный карпальный элемент, dst – дистальная тарзалия, ao – добавочное окостенение, po – перихондральное окостенение.

хвоста составляет около одного метра. Хвостовые позвонки короткие, шестигранной формы. Невысокие неврапофизы расположены посередине центров. Отверстия для спинномозгового канала округлые. Ребра в основании имеют округлое сечение. Сочленовные площадки для межпозвоночных ребер маленькие, треугольной формы.

Скелет конечностей представлен рядом костей плечевого и тазового поясов, а также костями свободных передних и задних конечностей. Межключица и две крылообразные ключицы слиты в единый комплекс с плохо различимыми швами (табл. XII, фиг. 1; рис. 3, фиг. 1). В передней части межключица толстая и широкая, на дорсальной стороне виден продольный желобок, на вентральной – выделяется большой килевидный выступ. В задней части межключица латерально сужается, формируя выступ с вентральным заостренным краем. Ключицы похожи на ребра, развернуты вертикально и расходятся назад под прямым углом. Передние края ключиц неровные, слегка расширенные и закругленные, подходят близко друг к другу, но не смыкаются, образуя узкую щель; верхние края приподняты над межключицей (табл. XII, фиг. 1б; рис. 3, фиг. 1а). Расстояние между задними концами

крыльев ключиц около 110 мм. Длина крыльев ключиц 87 мм, ширина в передней части 52 мм, ширина задних сочленовных концов 35 мм. Общая медиальная длина комплекса ключицы и межключицы 73 мм, толщина с учетом нижнего выступа около 73 мм.

Сохранилась левая лопатка из трех ветвей (табл. XII, фиг. 2; рис. 3, фиг. 1). Гленоидная ветвь короткая и толстая, в сечении треугольной формы. Ее дорсальная и вентральная стороны сходятся вовнутрь и вместе с брюшной ветвью образуют внутренний заостренный край. Снаружи имеется площадка шириной 38 мм для прохождения увеличенного m. scapulo-humeralis anterior. С вентральной стороны при переходе на лопасть лопатки эта площадка сглаживается. Гленоидная впадина и сочленовная поверхность с коракоидом треугольной формы, их края образуют выступающую бугристую кромку, к которой крепились мышцы. Дорсальная и вентральная ветви располагаются почти в одной плоскости. Дорсальная ветвь прямоугольной формы, не отклоняется назад, имеет оттянутый вперед и отогнутый вниз передний край. Таким образом, усиливается и выносятся вперед площадка для крепления мышц, связывающих лопатку и плечо,

придавая плечу больший передний ход, с увеличением угла поворота (свойство ныряльщиков). Короткие вентральные ветви не образуют симфизного соединения по средней линии и не соединяются с коракоидом. Они отстоят друг от друга на расстояние около 100 мм. Утолщенный передний край, вероятно, был продолжен хрящевой тканью.

Коракоид сохранился частично (табл. XII, фиг. 3; рис. 3, фиг. 1). Имеется передняя часть левой половины, а также симфизная и гленоидная части правой половины. В проекции левая и правая половины коракоида расходятся вверх под углом 155° , а его гленоидные части отогнуты вниз под углом 15° . С вентральной стороны перед плавно утолщающимся вниз симфизным краем имеется небольшой прогиб. Сочленовные поверхности с лопатками и суставная поверхность гленоидной впадины треугольных форм, их края бугристые и оттянуты. Апикальный вырост коракоида утолщен и слабо выступает. Медиальный вырез коракоида, вероятно, отсутствовал.

Тазовый пояс представлен частями левой лобковой кости, правой седалищной кости, левой и правой подвздошными костями (табл. XII, фиг. 7–9; рис. 3, фиг. 3). Ширина лобковой кости немного больше ее длины, угол между вертлужной впадиной и сочленовной поверхностью для седалищной кости острый и утолщенный. С вентральной стороны переднелатерального угла лобковой кости имеется массивное округлое утолщение для крепления мышц – протракторов бедра. Длина всего тазового пояса примерно равна его ширине. Лобково-седалищное окно короткое и широкое. Подвздошная кость массивная, утолщенная, в латеральной проекции ориентированная почти вертикально.

Центральные части составных брюшных ребер сильно утолщены, расширены и утяжелены за счет уплотнения костной ткани (табл. XII, фиг. 5, 6; рис. 3, фиг. 2). Они отклоняются вверх, придавая туловищу широкую форму, укрепляя и утяжеляя брюшную область наподобие киля. У последнего брюшного ребра в средней части сзади имеется бугорок.

Сохранившиеся кости передней левой конечности, правой и левой задних конечностей имеют разную сохранность (табл. XII, фиг. 4, 10). Передняя конечность значительно больше и массивнее задней. Эпиподидальные кости широкие. Имеется дополнительная косточка в эпиподидальном ряду, возможно, их было две. Между radius и radiale есть небольшая косточка перихондрального окостенения, возможно, их также было две. Хорошо сохранилась левая бедренная кость (табл. XII, фиг. 10). Ее диафиз массивный, равномерно расширяется и становится тоньше к расширенному дистальному концу. Длина кости в два раза больше ее максимальной ширины. Сечение диафиза ближе к дистальному концу широко эллипсовидное, посередине – округло-квад-

ратное, ближе к проксимальному концу – высоко округло-прямоугольное. Capitulum и trochanter не разделены, но выделяются с боков неглубокими бороздками. Trochanter немного повернут назад, а capitulum направлен вперед. С вентральной стороны суставная головка обособляется бороздой. Сочленовные поверхности для эпиподидальных костей сохранились хорошо, заметны две фасетки равной длины под большую (tibia) и малую (fibula) берцовые кости. Они представляют удлиненные и вогнутые площадки, расположенные под углом 135° друг к другу. Некоторые подидальные кости левого заднего лапа сохранили прижизненное взаимное положение (табл. XIV, фиг. 10а, 10г). Края сочленовных поверхностей четкие, слегка приподнятые. Эпиподидальные кости широкие. С вентральной стороны они плотно примыкают друг к другу, а с дорсальной между tibia и fibula образуется расширяющаяся проксимально щель. Tibia широкая и толстая, в передней части имеется сочленовная поверхность с перихондральной костью. У fibula дорсальная и вентральная поверхности сходятся назад, образуя острый край. К дистальному концу fibula становится тоньше, ее фасетки под мезоподидальные кости располагаются под углом 140° . Позади эпиподидального ряда дополнительные косточки отсутствуют. Из трех мезоподидальных косточек самая маленькая fibulare, а tibiale и intermedium примерно равных размеров. Первая дистальная тарзальная и первая метатарзальная кости смещены вперед.

З а м е ч а н и я. Шейные позвонки *Abyssosaurus nataliae* имеют сходство с таковыми представителей *Cryptocleidoidea*, характеризующихся более короткими телами и высокими невральными дугами. Но у представителей *Cryptoclididae* шейные позвонки обычно длиннее, а у *Policotyliidae* – короче, с более вогнутыми суставными поверхностями. Пропорции шейных позвонков *A. nataliae* такие же, как у других известных *Aristonectidae*: длина равна высоте и значительно меньше ширины (Persson, 1962, 1963; O'Keefe, 2001). У *A. nataliae* на протяжении всей шейной длины позвонков увеличивается равномерно и VII не превышает 100% (табл. 1). В средней части шей VII незначительно отличается от позвонков начала и конца шеи, как у юных плезиозавров. Строение пре- и постзигапофизов позвонков у *A. nataliae* отличаются от других юрских и меловых плезиозавров. Такое же прочное крепление отмечено только у елазмозавриды *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 из верхнего мела Новой Зеландии (Hiller et al., 2005). Подобное строение, вероятно, возникло конвергентно в разных группах плезиозавров.

Строение комплекса ключицы и межключицы *A. nataliae* напоминает таковой у раннеюрского плезиозавра *Occitanosaurus tournemirensis* Sciau, Crochet et Mattei, 1990. У *Occitanosaurus* крылья ключиц также сливаются с утолщенной межключицей, но ключицы простираются горизонтально, образуя спереди срединную выемку (Bardet et al., 1999). Если

крылья ключиц *Oscitanosaurus* сложить вверх, а их задние края вытянуть назад в виде ребер, то межключично-ключичный комплекс будет напоминать таковой у *A. nataliae*.

Кости передних конечностей *A. nataliae* крупнее задних, как у многих представителей *Elasmosauridae* и *Cryptocleidoidea*. Но наличие эпиподиальных добавочных костей отличают *A. nataliae* от многих *Elasmosauridae* и сближает с *Cryptocleidoidea*. Наличие перихондральной косточки между *radius* и *radiale* у *A. nataliae*, так же как у *Cryptoclidus* (Caldwell, 2002) и *Opallionectes* (Kear, 2005), сближает новый род с представителями *Cryptoclididae*.

Плечевой пояс *A. nataliae* отличается от такового большинства известных плезиозавров *Cryptoclididae*: дорсальная ветвь лопатки смещена и вытянута вперед, а не назад; вентральные ветви широко расставлены (рис. 3, фиг. 1). Подобное конвергентное смещение вперед дорсальной ветви есть у *Pliosaurus macromerus* Phillips, 1871, но оно достигается не удлинением дорсальной ветви, а за счет ее выгибания вперед в плоскость с вентральной ветвью. Такое строение увеличивало размах гребка передних лап, что позволяло легко погружаться и выныривать, а также быстро разворачиваться (Tarlo, 1958). В семействе *Aristonectidae* такое необычное строение лопаток, как у *A. nataliae*, известно у *Tatenectes laramiensis* Knight, 1900, неотип UW 15943. Своеобразное строение плечевого пояса этого плезиозавра отразилось в названии нового рода *Tatenectes*, что в переводе с греческого языка означает “ныряльщик”. Как отмечают Р. О’Киф и В. Вол (O’Keefe, Wahl, 2003), дорсальная ветвь лопатки этого экземпляра необычная, она отклоняется больше вперед, а не назад и вверх, как у большинства плезиозавров. Вентральная ветвь также очень необычна, она хорошо развита, но не простирается на среднюю линию и поэтому строение плечевого пояса *Tatenectes* оказывается промежуточным между ранними плезиозаврами (*Plesiosaurus*), у которых не образуется соединение по средней линии, и более поздними таксонами *Cryptoclidus*, *Tricleidus* и всеми *Elasmosauridae*. Такого строения лопатки нет ни у одного известного плезиозавра. Эти признаки могут оказаться ювенильными, но О’Киф и Вол первоначально указывали, что дистальная часть плечевой кости хорошо сформирована, а невральные дуги слиты с позвонками, доказывая, что животное было взрослым (O’Keefe, Wahl, 2003). Однако в поздней работе, рассмотрев других особей этого вида с иным строением плечевого пояса, О’Киф и Стрит пересмотрели это утверждение, посчитав, что неотип UW 15943 все же принадлежал молодой особи (O’Keefe, Street, 2009). Вероятнее всего, у *Tatenectes* сближение лопаток по средней линии происходило на поздних стадиях онтогенеза: так как даже у зрелых особей соединение лопаток происходило не по всей длине симфизов, в отличие от *Cryptoclidus* и *Tricleidus*. Сходство *A. nataliae* с *T. laramiensis* также

наблюдается и в строении брюшных ребер. У *T. laramiensis* центральные части брюшных ребер толще, чем у других известных плезиозавров (Street, O’Keefe, 2010). Однако у *A. nataliae* они выглядят еще массивнее, чем у *T. laramiensis*. В этой связи следует также отметить, что *Tatenectes* — небольшой среднеюрский плезиозавр с недлинной шеей и является самым ранним представителем *Aristonectidae* (рис. 1).

Следует отметить, что голотип *A. nataliae* принадлежал взрослой особи с хорошо приросшими к позвонкам неврапофизами и шейными ребрами, полностью сформированными симфизами и суставами, подиальными и проподиальными костями конечностей. Своеобразие строения *A. nataliae* заключается в сохранении ювенильных признаков во взрослой стадии: укороченные и слабо дифференцированные на отделы позвонки шеи, плохо развитые и укороченные с округлыми концами шейные ребра, лопатки выглядят также укороченными и “недоразвитыми”, с вытянутыми вперед дорсальными ветвями и широко расставленными вентральными, без симфизного соединения по средней линии, относительно широкий кораконд, широкая грудная клетка с утолщенными брюшными ребрами, массивные, но удлиненные проподиальные кости. Прочные соединения в неврапофизах делают длинную шею менее гибкой. Высоко поднятые поперечные отростки туловищных позвонков и утолщенные брюшные ребра расширяют грудную клетку и позволяют увеличить мышечную массу. Такие черты в строении нового вида плезиозавра подтверждают его глубоководный образ жизни.

Тонкие недифференцированные зубы *Aristonectidae* служили своеобразной “ловушкой” для мелкой добычи: кальмаров и ракообразных. При этом черепа некоторых видов высокие, а глазницы увеличены. Это позволяет предположить, что они охотились на глубине, где мало света, захватывая добычу (мягкотельных организмов) пастью как сачком. Приспособление к глубоководной охоте могло сопровождаться эволюционными процессами неотении. Мы предполагаем, что формирование морфологии семейства *Aristonectidae* явилось результатом сохранения ювенильных признаков. Ярким примером является *Kaiwhekea katiki*, для которого характерен высокий, относительно большой череп с укороченными и высокими скулами, расширенными и направленными вперед глазницами, расположенными близко к передней части черепа и челюсти с многочисленными мелкими и часто посаженными зубами (Cruickshank, Fordyce, 2002). Такое строение черепа убедительно вырисовывает облик совсем юных плезиозавров.

A. nataliae, вероятно, занимает промежуточное положение между ветвью позднеюрских *Tatenectes* и *Kimmerosaurus*, имеющих сходное строение и распространение в Северном полушарии, и самостоя-

тельной ветвью поздне меловых *Aristonectes* и *Kaiwhekea* из Южного полушария (рис. 1). Большое сходство в строении позвонков наблюдается между *A. nataliae* и *Cimoliasaurus magnus* из Северной Америки, что дает основания считать преждевременным отнесение *Cimoliasaurus magnus* к *Elasmosauridae* (O'Keefe, Street, 2009). Отношение исследователей к *Cimoliasaurus magnus* неоднозначно, прежде всего, в силу неполноты этой находки. Но, как уже не раз отмечалось в литературе, каждая новая находка может существенно менять и дополнять филогению плезиозавров, в особенности плохо представленного семейства *Aristonectidae*.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архангельский М.С., Сенников А.Г.* Подкласс Synapsauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. М.Ф. Ивахненко, Е.Н. Курочкин. М.: ГЕОС, 2008. С. 229–243.
- Березин А.Ю.* Новый плезиозавр *Cimoliasauridae* из раннего мела (готерив) Чувашии центра Русской платформы // Матер. V Всерос. совещ. "Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии". 23–28 августа 2010 г. / Ред. Е.Ю. Барабошкин, И.В. Благовещенский. Ульяновск: УлГУ, 2010. С. 84–87.
- Mumta B.V., Стародубцева И.А. В.А.* Щировский и изучение мезозоя алатырско-курмышского края (Среднее Поволжье) // *Vernadsky Mus. Novit.* 2000. № 5. 20 с.
- Bardet N., Godefroit P., Sciau J.* A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Jurassic of Southern France // *Palaeontology.* 1999. V. 42. Pt 5. P. 927–952.
- Caldwell M.W.* From fins to limbs to fins: limb evolution in fossil marine reptiles // *Amer. J. Medical Genet.* 2002. V. 112. P. 236–249.
- Cruickshank A.R.I., Fordyce R.E.* A new marine reptile (Sauropterygia) from New Zealand: further evidence for a Late Cretaceous Austral radiation of cryptocleidid plesiosaurs // *Palaeontology.* 2002. V. 45. Pt 3. P. 557–575.
- Delair J.B.* The Mesozoic reptiles of Dorset // *Proc. Dorset Natur. Hist. Archaeol. Soc.* 1959. V. 30. P. 52–90.
- Druckenmiller P.S., Russel A.P.* A phylogeny of Plesiosauria (Sauropterygia) and its bearing on the systematic status of *Leptocleidus* Andrews, 1922 // *Zootaxa.* 2008. V. 1863. 120 p.
- Gasparini Z., Salgado L., Casadio S.* Maastrichtian plesiosaurs from northern Patagonia // *Cret. Res.* 2003. V. 24. P. 277–303.
- Hiller N., Mannering A.A., Jones C.M., Cruickshank A.R.I.* The nature of *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 (Reptilia: Plesiosauria) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005. V. 25. № 3. P. 588–601.
- Kear B.P.* A new elasmosaurid plesiosaur from the Lower Cretaceous of Queensland, Australia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005. V. 25. № 4. P. 792–805.
- Leidy J.* Cretaceous reptiles of the United States // *Smithson. Contrib. Knowl.* 1864. V. 192. P. 1–135.
- O'Keefe F.R.* A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia) // *Acta Zool. Fenn.* 2001. V. 213. P. 1–63.
- O'Keefe F.R., Street H.P.* Osteology of the cryptocleidid plesiosaur *Tatenectes laramiensis*, with comments on the taxonomic status of the *Cimoliasauridae* // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. № 1. P. 48–57.
- O'Keefe F.R., Wahl W.* Preliminary report on the osteology and relationships of a new aberrant cryptocleidid plesiosaur from the Sundance Formation, Wyoming // *Paludicola.* 2003. V. 4. № 2. P. 48–68.
- Persson P.O.* Notes on some reptile finds from the Mesozoic of Scania // *Geol. Foer. Stockholm Foerh.* 1962. V. 84. P. 144–150.
- Persson P.O.* A revision of the classification of the Plesiosauria with a synopsis of the stratigraphical and geographical distribution of the group // *Lunds Univ. Arsskrift, N. F. Avd.* 1963. V. 2. № 59. P. 1–60.
- Smith A.S.* Anatomy and systematics of the Rhomaleosauridae (Sauropterygia: Plesiosauria) // *Doct. Thes., School of Biol. Environm. Sci., National Univ. Ireland, Univ. College Dublin.* 2007. P. 1–22.
- Smith A.S., Dyke G.J.* The skull of the giant predatory plesiosaur *Rhomaleosaurus cramptoni*: implications for plesiosaur phylogenetics // *Naturwiss.* 2008. V. 95. P. 975–980.
- Street H.P., O'Keefe F.R.* Evidence of pachyostosis in the cryptocleidid plesiosaur *Tatenectes laramiensis* from the Sundance Formation of Wyoming // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 30. № 4. P. 1279–1282.
- Tarlo L.B.* The scapula of *Pliosaurus macromerus* Phillips // *Palaeontology.* 1958. V. 1. P. 193–199.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–15. *Abyssosaurus nataliae* gen. et sp. nov., голотип МЧЕИО ПМ/1; 1–11 позвонки: 1 – атлант-эпистрофей с передней (1а), латеральной (1б), задней (1в), вентральной (1г) сторон; 2 – С7 с передней (2а), латеральной (2б), вентральной (2в) сторон; 3 – С13 с латеральной (3а), передней (3б), вентральной (1в) сторон; 4 – С24–26 с передней (4а), латеральной (4б) сторон; 5 – С29 с передней (5а), латеральной (5б), вентральной (5в) сторон; 6 – С37 с дорсальной (6а), латеральной (6б), передней (6в), вентральной (6г) сторон; 7 – С41 с латеральной (7а), задней (7б) сторон; 8 – С51 с передней (8а), латеральной (8б) сторон; 9 – Р3 с передней (9а), латеральной (9б) сторон; 10 – D4 с передней (10а), латеральной (10б) сторон; 11 – D11 с задней (11а), латеральной (11б) сторон; 12–15 – туловищные ребра. Обозначения: *atc* – тело атланта, *axc* – тело эпистрофея, *fco* – ямка под затылочный мыщелок, *fo* – отверстие канала, *hpr* – гипапофиз, *nc* – невральный канал, *pf* – фасетка с поперечным отростком, *poz* – постзигопофиз, *prz* – презигопофиз, *ps* – остистый отросток, *pt* – поперечный отросток, *r* – шейное ребро, *rd* – туловищное ребро, *rf* – фасетка ребра.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–10. *Abyssosaurus nataliae* gen. et sp. nov.; голотип МЧЕИО ПМ/1: 1 – комплекс ключиц и межключицы с дорсальной (1а) и передней (1б) сторон; 2 – левая лопатка с дорсальной (2а), вентральной (2б), передней (2в) сторон; 3 – левый коракоид с дорсальной (3а), вентральной (3б) сторон, симфизная поверхность (3в); 4 – правая передняя конечность с дорсальной стороны (4а), эпиподиальные фасетки (4б); 5, 6 – центральные брюшные ребра; 7 – левая лобковая кость; 8 – правая седалищная кость; 9 – правая подвздошная кость с латеральной (9а), передней (9б) сторон; 10 – левая задняя конечность с дорсальной стороны (10а), головка проксимального эпифиза бедренной кости (10б), эпиподиальные фасетки (10в), внутренние поверхности эпиподиальных костей (10г). Обозначения: *acet* – вертлужная впадина, *ao* – дополнительная кость, *apso* – апикальный вырост коракоида, *as* – астрагал, *cap* – головка бедренной кости, *cl* – ключица, *drsc* – дорсальная ветвь, *dsc 1–4* – дистальные карпальные кости, *dst 1–4* – дистальные тарзальные кости, *f* – малая берцовая кость, *fem* – бедренная кость, *ff* – фасетка фибуляре, *fi* – фибуляре, *glf* – гленоидная фасетка, *grsc* – гленоидная ветвь, *gsts* – сочленовная фасетка брюшных ребер, *hum* – плечевая кость, *icl* – межключица, *ils* – подвздошно-седалищный симфиз, *im* – интермедиум, *mcI–V* – метакарпальные кости, *mtI–V* – метатарзальные кости, *phs* – фаланги пальцев, *pis* – седалищно-лобковый симфиз, *po* – перихондральное окостенение, *r* – лучевая кость, *rl* – радиале, *sco* – симфиз коракоида, *scs* – лопаточно-коракоидный симфиз, *sis* – симфиз седалищной кости, *t* – большая берцовая кость, *tf* – фасетка тибiale, *ti* – тибiale, *tr* – вертел, *u* – локтевая кость, *ul* – ульнаре, *vl* – вентральное углубление коракоида, *vrsc* – вентральная ветвь лопатки.

A New Plesiosaur of the Family Aristonectidae from the Early Cretaceous of the Center of the Russian Platform

A. Yu. Berezin

A new plesiosaur, *Abyssosaurus nataliae* gen. et sp. nov. from the Upper Hauterivian Substage (Lower Cretaceous) of Chuvashia, is described based on a postcranial skeleton. The new taxon is assigned to the family Aristonectidae where it presumably occupies an intermediate position between Late Jurassic *Tatenectes* and *Kimmerosaurus* and Late Cretaceous *Aristonectes* and *Kaiwhekea*. This is the first reliable record of this family in Russia.

Keywords: Aristonectidae, plesiosaurs, postcranial skeleton, new taxa, Early Cretaceous, Chuvashia, Russia.

Таблица XI

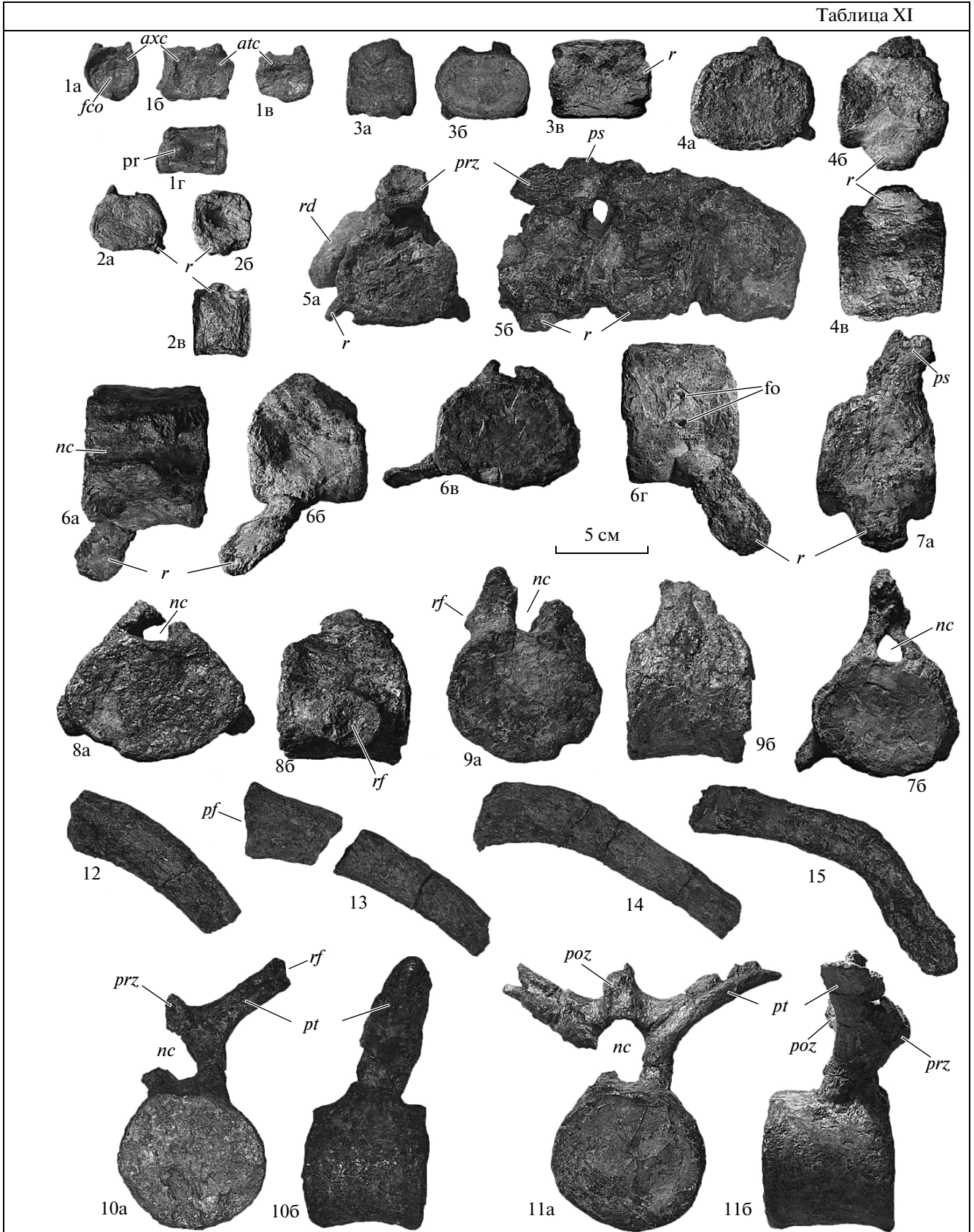
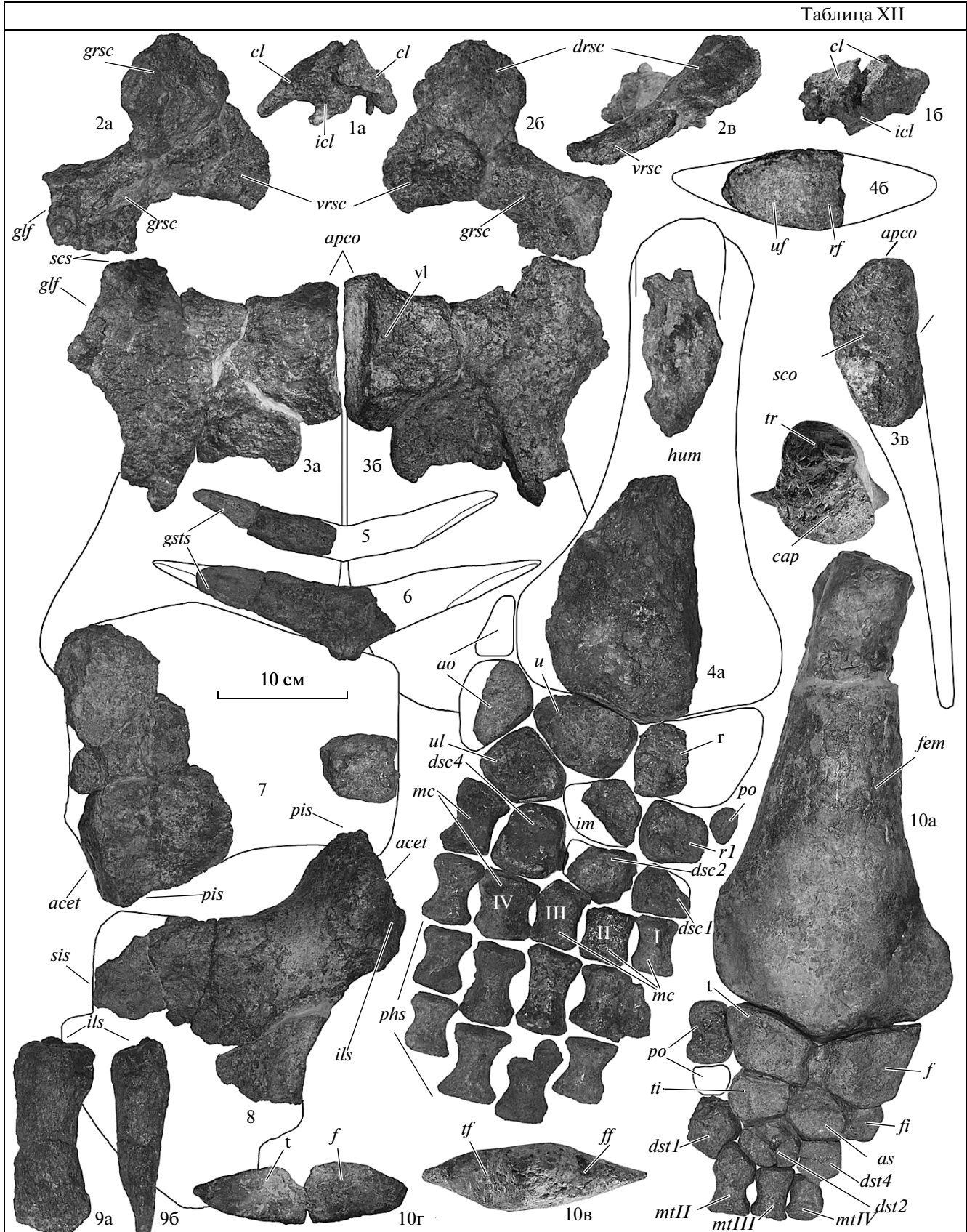


Таблица XII



УДК 598.148:551.781.42

О НАХОДКЕ ТОМИСТОМНОГО КРОКОДИЛА (CROCODYLIDAE, TOMISTOMINAE) В СРЕДНЕМ ЭОЦЕНЕ УКРАИНЫ

© 2011 г. Е. А. Звонок*, П. П. Скучас**

*Луганский национальный университет им. Т.Г. Шевченко, Украина
e-mail: evgenij-zvonok@yandex.ru

**Санкт-Петербургский государственный университет
e-mail: skutchas@mail.ru

Поступила в редакцию 07.02.2011 г.

Принята к печати 16.03.2011 г.

Из среднеэоценового (ранний лютет) местонахождения Иково (Луганская область, Украина) описан фрагмент зубной кости и остеодерма крокодила Tomistominae indet.

Местонахождение эоценовых (ранний лютет) позвоночных Иково находится на территории песчаного карьера примерно в 1 км на запад от с. Иково в окрестностях г. Новописков (49°52'82" с.ш., 39°7'30" в.д., Луганская область, Украина; рис. 1). Из песков данного местонахождения известен богатый комплекс преимущественно морских позвоночных, включающий многочисленных хрящевых и костистых рыб, морских и трехкоготных черепах, ржанкообразных птиц (Удовиченко, 2009; Звонок и др., 2010).

В 2010 г. в местонахождении Иково был проведен сбор остатков позвоночных, в том числе путем просеивания песка из костеносных слоев на ситах (было просеяно свыше 10 тонн песка). При отборе костеносной породы для просева были обнаружены остатки (передний фрагмент зубной кости, остеодерма) новой для данного местонахождения группы позвоночных – крокодилов. Целью данной работы является описание и определение таксономической принадлежности остатков крокодилов из местонахождения Иково.

Изученный материал хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического института РАН в г. Санкт-Петербурге (ZIN PH).

Авторы благодарны Н.И. Удовиченко (Луганский национальный ун-т им. Т.Г. Шевченко, Украина) за информацию о местонахождении Иково, К. Брошу (Christopher Brochu; Ун-т Айовы, США) за предоставленные фотографии черепа *Maroscosuchus*.

О п и с а н и е. Угол между ветвями зубной кости ZIN PH 1/145 (на расстоянии 30 мм от окончания симфиза) составляет около 25°. Лабиальная поверхность зубной кости покрыта множеством мелких продольных гребней и борозд; лингвальная поверхность гладкая (рис. 2, а–в). Меккелева борозда доходит до уровня альвеолы пятого зуба (d5). Симфизи-

зная часть зубной кости оканчивается на уровне альвеолы седьмого зуба (d7). Симфизная поверхность шероховатая, с множеством узких продольных островершинных гребней и борозд между ними. Наибольшей ширины симфизная часть зубной кости достигает на уровне альвеол шестого–седьмого зубов (d6–d7), постепенно сужаясь в переднем направлении. Высота симфизной части зубной кости примерно одинаковая в промежутке от уровня альвеолы третьего зуба (d3) до уровня альвеолы седьмого зуба (d7). Форма и размеры альвеол различаются между собой: альвеолы для третьего (d3), пятого, шестого и седьмого зубов (d5–d7) круглые, практически одинакового размера; альвеола для четвертого зуба (d4) круглая, заметно крупнее остальных; альвеола для второго зуба (d2) овальной формы, удлинена в передне-заднем направлении (рис. 3). Начиная с альвеолы третьего зуба (d3) и до альвеолы первого зуба (d1) увеличивается наклон альвеолярных полостей в переднем направлении. Высота альвеолярных валов третьего, пятого, шестого и седьмого зубов (d3, d5, d6, d7) почти одина-



Рис. 1. Географическое положение местонахождения позвоночных Иково (средний эоцен, ранний лютет).

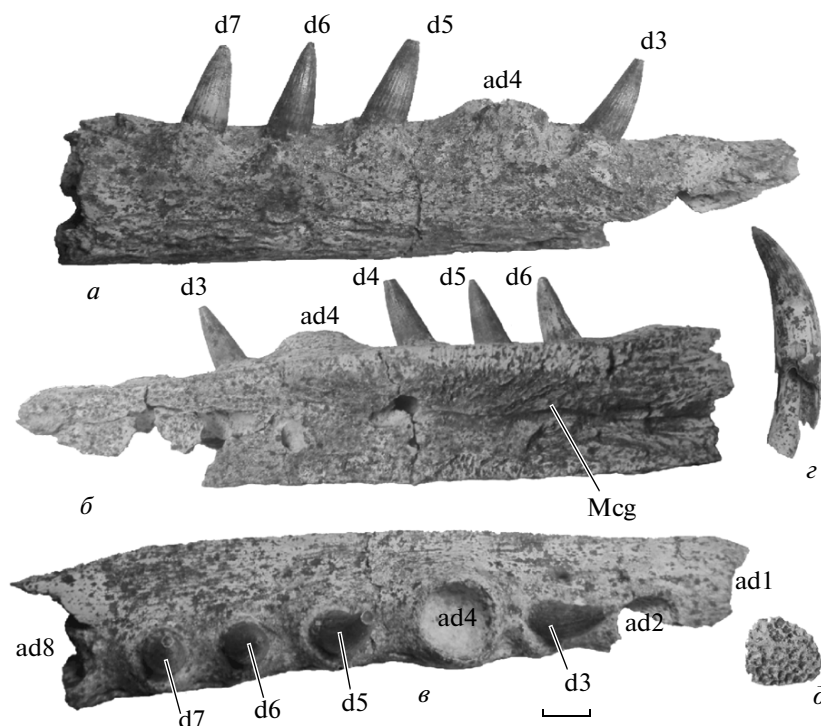


Рис. 2. Остатки *Tomistominae* indet. из среднего эоцена (ранний лютет) Украины (Луганская область, местонахождение Иково): *a–в* – ZIN PH 1/145, передний фрагмент правой зубной кости, с латеральной (*a*), медиальной (*б*) и дорсальной (*в*) сторон; *г* – ZIN PH 1/145, второй зуб (d2) сбоку; *д* – ZIN PH 2/145, остеодерма, вид с дорсальной стороны. Обозначения: ad – альвеолы; d – зубы; Mcg – Меккелева борозда. Длина масштабной линейки: 1 см.

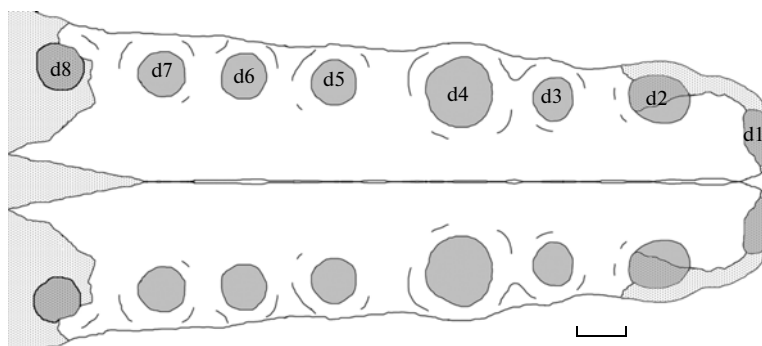


Рис. 3. Реконструкция передней части нижней челюсти *Tomistominae* indet. из среднего эоцена (ранний лютет) Украины (Луганская область, местонахождение Иково). Обозначения: d – зубы. Длина масштабной линейки: 1 см.

ковая; наружная часть альвеолярного вала четвертого зуба (d4) возвышается над альвеолярными валами третьего (d3) и пятого (d5) зубов. При виде сверху за латеральный край челюсти выступает только альвеолярный вал четвертого зуба (d4). В наружной части интеральвеолярного промежутка между третьим (d3) и четвертым зубами (d4) расположена небольшая четко очерченная выемка для вхождения верхнечелюстного зуба; в наружной части интеральвеолярных промежутков между шестым (d6) и седьмым (d7), а так же между седьмым (d7) и восьмым зубами (d8) расположены более

крупные, но менее выраженные углубления. Коронки сохранившихся зубов конические. Поверхность коронок зубов несет хорошо выраженные вертикальные гребни. Высота гребней примерно одинаковая, за исключением чуть более высоких переднего и заднего гребней. Сохранившаяся часть корня второго зуба (d2) (рис. 2, *г*) в два раза длиннее коронки. Ширина корня d2 практически одинаковая по всей его высоте.

Остеодерма овальной формы. Центральная часть остеодермы выпуклая в дорсальном направлении. Дорсальная поверхность имеет скульптуру в

виде округлых ямок. Киль на дорсальной поверхности не выражен.

Размеры в мм. ZIN PH 1/145: максимальная длина – 153, максимальная ширина – 30, максимальная высота – 30. Длина симфиза зубной кости – 125. Длина альвеол: d3, d5, d6, d7 – 10–11; d4 – 15; d2 – 19. Длина интеральвеолярных промежутков: d1–d2, d2–d3 – 10–11, d3–d4 – 6, d4–d5 – 12, d5–d6, d6–d7, d7–d8 – 7–8. Высота коронок зубов – 14–16. Толщина коронок зубов у основания – 7–8. ZIN PH 2/145: длина – 15, ширина – 13.

ОБСУЖДЕНИЕ

Удлиненный симфиз зубной кости ZIN PH 1/145, достигающий уровня седьмого зуба (d7) свидетельствует о том, что данная кость принадлежала длиннорылому крокодилу. Данный морфотип характерен для нескольких групп кайнозойских крокодилов, таких как *Dygosauridae*, *Gavialoidea*, а также для некоторых таксонов надсемейства *Crocodyloidea* (все *Tomistominae*, некоторые *Crocodylinae*) (Brochu, 2001).

На фрагменте зубной кости из Иково альвеола седьмого зуба (d7) не сближена с альвеолой восьмого зуба (d8) и имеет сходные размеры с альвеолами пятого (d5) и восьмого зубов (d8). Эти признаки исключают принадлежность ZIN PH 1/145 представителям семейства *Dygosauridae*, у которых на зубной кости альвеола седьмого зуба (d7) уменьшена в размерах и сильно сближена с альвеолой восьмого зуба (d8) (Hill et al., 2008).

От представителей надсемейства *Gavialoidea* крокодил из Иково отличается меньшим углом (около 25°) между ветвями зубной кости и, соответственно, более узким симфизом пластинчатой кости, а так же меньшей протяженностью симфиза зубной кости (до уровня седьмой альвеолы у ZIN PH 1/145; у *Gavialidae* симфиз зубной кости заходит за уровень восьмой альвеолы) (Salisbury et al., 2006).

От длиннорылых *Crocodylinae* крокодил из Иково отличается присутствием симфиза пластинчатой кости (Rossmann, 2002).

Сравнительно узкий и высокий симфиз пластинчатой кости, небольшая длина симфиза зубной кости, сходные размеры альвеол седьмого–восьмого зубов и практически равные промежутки между ними позволяют отнести фрагмент зубной кости ZIN PH 1/145 к подсемейству *Tomistominae* (Rossmann, 2002; Piras et al., 2007). Сравнение крокодила из Иково с другими томистоминами затруднено из-за фрагментарности имеющегося у нас материала и до обнаружения новых находок (в первую очередь костей крыши черепа и неба), он не может быть определен точнее, чем *Tomistominae* indet. Тем не менее, короткий симфиз зубной кости, крупный (относительно зубной кости) размер альвеол и связанное с этим сокращение длины интеральвеолярных про-

межутков у *Tomistominae* indet. из Иково, возможно, сближают эту форму с некоторыми эоценовыми базальными томистоминами (*Maroccosuchus*, *Megadontosuchus*).

На территории Украины остатки крокодилов (*"Crocodyllus spenceri"*) впервые были обнаружены в 1874 г. в раннеэоценовых отложениях (голубые "кирпичные" глины) в окрестностях г. Канев (Черкасская область) (Рогович, 1875). Позднее М.Б. Ефимов (Efimov, 1993) отнес эти находки к томистоминам (?*Kentisuchus* sp.). К сожалению, материал, собранный А. Роговичем, не был описан и изображен ни в одной из упомянутых публикаций, а его современное местонахождение неизвестно. Таким образом, присутствие томистомин в раннеэоценовых отложениях в окрестностях г. Канев нуждается в проверке.

Томистомный крокодил из Иково был обнаружен в прибрежно-морских отложениях, совместно с богатым комплексом морских позвоночных (Удовиченко, 2009; Звонко и др., 2010). Это позволяет предположить, что этот крокодил был либо полностью морским, либо являлся обитателем приморских пресноводных акваторий. Присутствие томистомин в эоценовых комплексах преимущественно морских позвоночных не является уникальным и отмечалось ранее (Brochu, Gingerich, 2000).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Звонко Е.А., Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Удовиченко Н.И. О новых находках черепов в эоцене Украины // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Седьмая всерос. Научн. школа молодых ученых-палеонтологов. Тез. докл. М.: ПИН, 2010. С. 15–16.
- Рогович А.С. Исследование формации бурого угля Киевской губернии // Зап. Киев. об-ва естествоиспыт. 1875. Т. 4. Вып. 1. С. 46–49.
- Удовиченко Н.И. Ихтиофауна и возраст палеогеновых песков в районе с. Осиново (Луганская область) // Ископаемая фауна и флора Украины: палеоэкологический и стратиграфический аспекты. Сб. науч. тр. ИГН НАН Украины. Киев, 2009. С. 255–261.
- Brochu C.A. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation // *Amer. Zool.* 2001. V. 41. P. 564–585.
- Brochu C.A., Gingerich P.D. New tomistomine crocodylian from the middle Eocene (Bartonian) of Wadi Hitan, Fayum Province, Egypt // *Contrib. Museum Paleontol. Univ. Michigan.* 2000. V. 30. P. 251–268.
- Efimov M.B. The Eocene crocodiles of the GUS – a history of development // *Kaupia.* 1993. N. 3. P. 23–25.
- Hill R., McCartney J., Roberts E. et al. Dygosaurid (*Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia*) fossils from the Upper Cretaceous and Paleogene of Mali: implications for phylogeny and survivorship across the K/T Boundary // *Amer. Museum Novit.* 2008. № 3631. P. 1–19.
- Piras P., Delfino M., Favero L., Kotsakis T. Phylogenetic position of the crocodylian *Megadontosuchus arduini* and

tomistomide paleobiogeography // *Acta Palaeontol. Pol.* 2007. V. 52. P. 315–328.

Rossmann T. Studies on Cenozoic crocodiles: 10. First evidence of a tomistomid crocodilian (Eusuchia: Tomistomidae) from the Middle Eocene (Geiseltalian, MP 11) of

Grube Messel, Germany // *N. Jb. Geol. Paläontol. Mh.* 2002. № 3. P. 129–146.

Salisbury S., Molnar R., Frey E., Willis P. The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia // *Proc. R. Soc. B.* 2006. V. 273. P. 2439–2448.

On a Tomistomine Crocodile (Crocodylidae, Tomistominae) from the Middle Eocene of Ukraine

E. A. Zvonok, P. P. Skutschas

A dentary fragment and osteoderm of the crocodile Tomistominae indet. from the Middle Eocene (Early Lutetian) Ikovo locality (Lugansk Region, Ukraine) is described.

Keywords: Crocodylidae, Tomistominae, Middle Eocene, Ukraine.

УДК 569.735.5:551.782(571.52)

HIPPOTRAGINAE (BOVIDAE, ARTIODACTYLA, MAMMALIA) ИЗ ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА ТУВЫ

© 2011 г. Е. Л. Дмитриева, Н. В. Сердюк

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: nataly@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.03.2010 г.

Принята к печати 20.04.2011 г.

Описаны остатки позднемиоценовых (баодэ, NMU 10–11) лошадиных антилоп из Тувы (Россия): *Tragoreas* sp., *Protoryx tuvaensis* sp.nov. из местонахождения Таралык-Чер, *Quirliqnorina* sp. — из Холу.

В 2006–2009 гг. на территории северной части Убсунурской впадины, в неогеновых отложениях местонахождения Таралык-Чер, в окрестностях г. Кызыла (Тува) сотрудниками Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН В.И. Забелиным, А.И. Кудрявцевой, В.И. Кудрявцевым были обнаружены костные остатки млекопитающих миоценового возраста (Лавров, Забелин, 2007).

Последующие исследования в этом регионе, предпринятые уже лабораторией млекопитающих ПИН РАН (А.В. Лавров), а также работы в 1989 г. Тувинской экспедиции ВСЕГЕИ (Б.А. Борисов) на р. Холу предложили к изучению многочисленные остатки ископаемых копытных, интересных с точки зрения состава, эволюции, филогении и расселения отдельных видов, а также изучения фаунистических сообществ.

Материал, отнесенный к полорогим, представлен фрагментами черепов, роговых стержней, верхних и нижних челюстей с зубами и изолированными щечными зубами разной степени сохранности. Все они принадлежат антилопам подсемейства *Hippotraginae*. Наряду с оленями (*Cervidae*) и свинообразными (*Suiformes*) полорогие составляют обширную группу неогеновых копытных юго-восточной Сибири. Комплекс *Bovidae* особенно интересен в связи с выяснением эволюционных трендов *Hippotraginae* и *Caprinae*. Исследования способствуют изучению эволюции биоразнообразия полорогих, а также развития и сохранения биомассы копытных современности.

О Т Р Я Д ARTIODACTYLA

СЕМЕЙСТВО BOVIDAE GRAY, 1821

ПОДСЕМЕЙСТВО HIPPOTRAGINAE BROOKE, 1876

Hippotraginae: Brooke, 1876, с. 223; Flower, Lydekker, 1891, с. 342; Sclater, Thomas, 1899, с. 1; Schlosser, 1904, с. 86; Lydekker, Blaine, 1914, с. 117; Zittel, 1923, с. 594; Weber, 1928, с. 584.
Oryginae: Pocock, 1910, с. 907.

Типовой род — *Hippotragus* Sundevall, 1844, средний плейстоцен–современность.

Диагноз. Антилопы средних или крупных размеров с относительно длинными роговыми стержнями, сечение которых овальное или круглое, как правило, без килей. Глазницы слабо выступают за пределы черепа. Как верхние, так и нижние моляры имеют добавочные бугорки или столбики (диагноз составлен с учетом данных: Pilgrim, Norwood, 1928; Соколов, 1953, 1961).

Состав. *Hippotragus* Sundevall, 1844, Африка, средний плейстоцен (MN 20) — ныне; *Oryx* Blainville, 1816, Африка, Аравия, Месопотамия, верхний плиоцен (MN 17)—ныне; *Addax* Ruffinesque, 1815, Африка, верхний плейстоцен (?)—ныне; *Tragoreas* Schlosser, 1904, Греция, Украина, Молдавия, средний-верхний миоцен, (MN 8–13), Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11), Индия, средний-верхний миоцен (MN 12–13) (Prasad, 1968); *Protoryx* Major, 1891, Франция, Греция, верхний миоцен, туролий (MN 11–13), Иран, Китай, Киргизия, Таджикистан, Восточная Грузия, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11), плиоцен–средний плейстоцен (MN 14–20); *Palaeoryx* Gaudry, 1861, Франция, Португалия, Греция, Молдавия, Украина, юг России, верхний миоцен, туролий (MN 11–13), Иран, Китай, верхний миоцен — нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11); *Olonbulukia* Bohlin, 1937, Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11); *Quirliqnorina* Bohlin, 1937, Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11).

Сравнение. От *Gazellinae*, *Sephalophinae*, *Caprinae* лошадиные антилопы отличаются большим размером, от *Alcelaphinae*, *Tragelaphinae* и первых трех — также формой и постановкой роговых стержней на черепе (у цефалофин стержни маленькие и почти прямые, у газелей они скорее лировидные и расходятся в стороны, у каприн не бывают параллельными и имеют кили, у альцелафин они

крупнее и разной формы, у винторогих антилоп – винтовой формы). От Bovinae отличаются другим расположением на черепе роговых стержней (сдвинуты назад за глазницу), удлинённостью, меньшей массивностью, грацильностью, отсутствием килей. От Caprinae с их трубкообразными и выступающими глазницами отличаются слабо выступающими глазницами. Добавочные бугорки или столбики в основании моляров, присутствующие у гиппотрагин, отсутствуют у Gazellinae, Caprinae, Alcelaphinae, иногда Tragelaphinae.

З а м е ч а н и я. Роды Sinoryx Teilhard et Trassaert, 1938, Sivatragus Pilgrim, 1939, Prosinotragus Bohlin, 1935, Sinotragus Bohlin, 1935, Paraprotoryx Bohlin, 1935, Leptotragus Bohlin, 1936, Microtragus Andree, 1926 и Pseudotragus Schlosser, 1904 включены в подсемейство или условно или сведены в синонимы (Соколов, 1953; Векуа, 1972; Крахмальная, 1996). В связи с неясностью их систематического положения они здесь не рассматриваются в составе подсемейства.

Род *Tragoreas* Schlosser, 1904

Tragoreas: Schlosser, 1904, с. 34; Bohlin, 1935, с. 113.

Типовой вид – *Tragoreas oryxoides* Schlosser, 1904; Греция, Самос, верхний миоцен, туролит (MN 11–13).

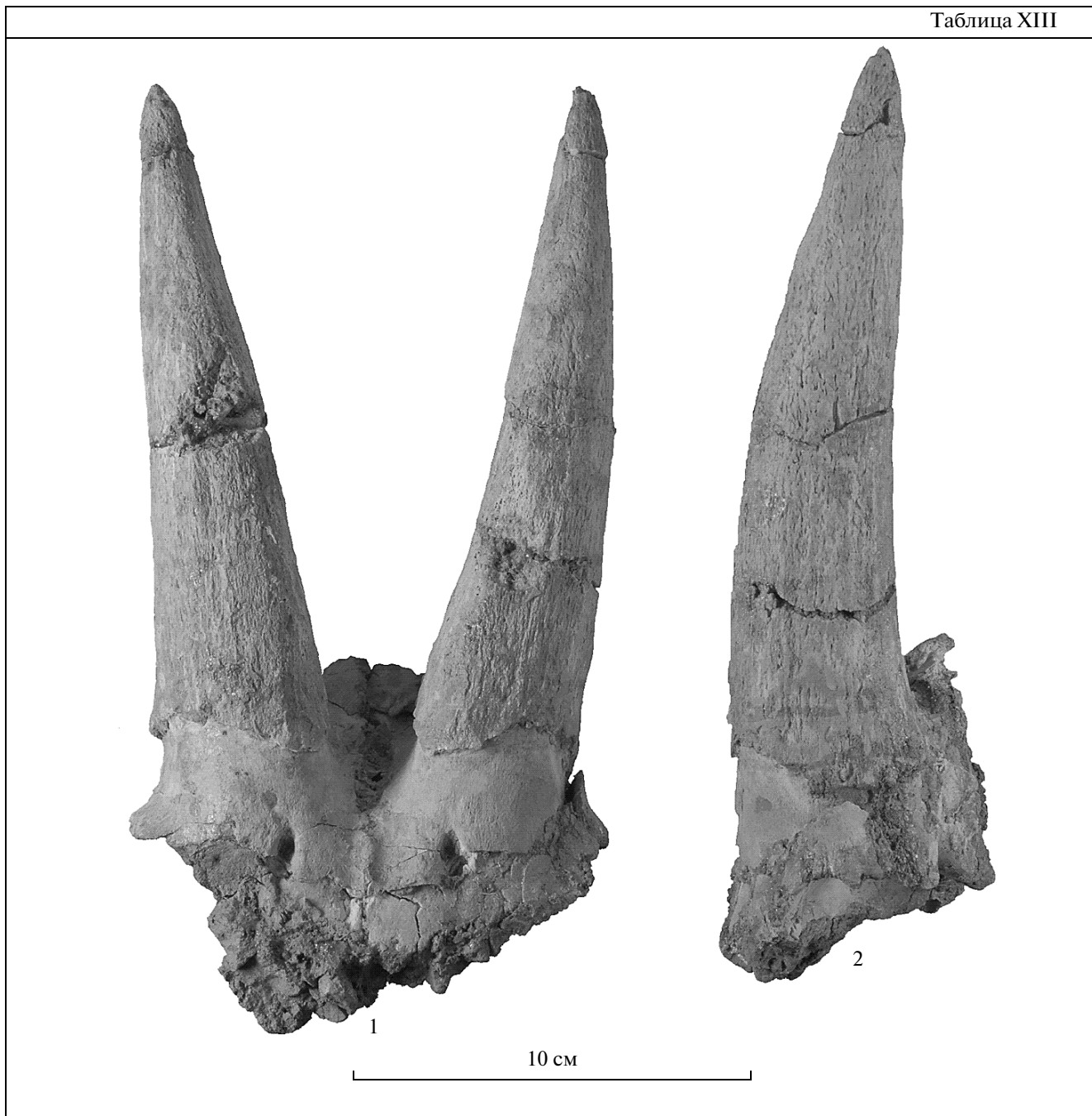
Диагноз. Гиппотрагины относительно небольших размеров. Череп с хорошо развитой и почти горизонтально расположенной мозговой областью, лобно-лицевой профиль прямой, угол между лобной и зароговой поверхностями около 160°. Гребешок по срединному лобному шву отсутствует, предглазничные ямки имеются. Глазницы небольшой величины, незначительно выступающие латерально. Роговые стержни относительно длинные, расположены над глазницей или слегка сдвинуты назад за ее уровень, сильно наклонены к мозговой поверхности, почти прямые, очень слабо изогнутые назад, незначительно расставлены в основании, почти параллельные друг другу, по крайней мере, в основании, концы могут слегка загибаться внутрь, продольно-овального сечения. Зубы брахиодонтные, с бугорками в основании полулуний. Ребра и стили умеренно развиты. “Козья” складка отсутствует. Серия переднекоренных мало редуцирована. Длина P²–P⁴ не менее 43–44% длины всего ряда коренных (диагноз составлен с учетом данных: Schlosser, 1904; Bohlin, 1935; Соколов, 1953, 1962).

Видовой состав. Кроме типового вида, *T. palaeosinensis* Schlosser, 1904, Китай, провинция Шаньси, лос. 43, 81, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 1–11); *T. lagrelii* Bohlin, 1935, Китай, провинция Шаньси, лос. 30, 31, 43, 44, 48, 70, 108, 110, 112, верхний миоцен–нижний плиоцен, баодэ (NMU 1011).

С р а в н е н и е. От большинства родов отличается слабым изломом оси черепа. От родов *Hippotragus*, *Oryx*, *Addax*, *Protoryx*, *Palaeoryx*, *Olonbulukia*, *Quirliqnorina* и *Pachytragus* – меньшими размерами, небольшими, значительно менее массивными и менее длинными роговыми стержнями. У *Tragoreas* роговые стержни расположены полого назад относительно дорсальной поверхности черепа – этим признаком он отличается от *Hippotragus*, *Protoryx*, *Pachytragus*, роговые стержни которых поставлены круто. Прямыми или почти прямыми стержнями *Tragoreas* отличается от родов гиппотрагин с дугообразно загнутыми назад стержнями – *Hippotragus*, *Sivoryx*, *Protoryx*, *Pachytragus*, *Olonbulukia*. Кроме того, у некоторых лошадиных антилоп, например, *Addax*, в противоположность *Tragoreas*, стержни гетеронимно свернуты. Овальным сечением рога трагореасы отличаются от округлого или треугольного сечения (роговые стержни с килем) у ориксов, *Olonbulukia*, *Quirliqnorina*, *Pachytragus*. Роговые стержни трагореаса сближены в основании, в то время как у представителей родов *Olonbulukia* и *Protoryx*, они несколько расставлены. Зубы трагореаса отличаются от зубов большинства родов лошадиных антилоп большей брахиодонтностью и удлинённостью ряда переднекоренных.

З а м е ч а н и я. В местонахождении Таралык-Чер найдены остатки *Tragoreas* sp.: фрагменты черепа с роговыми стержнями (экз. ПИН, № 5126/140–142; табл. XIII, фиг. 1, 2), изолированные зубы: M₂ (экз. ПИН, № 5126/149), верхние зубы (экз. ПИН, № 5126/150–153), фаланги: ph II (экз. ПИН, № 5126/155) и ph III (экз. ПИН, № 5126/156). Сборы А.В. Лаврова, 2008 г.

Череп средних размеров (табл. 1), слабого излома, ширина его в глазницах около 190 мм, в роговых стержнях извне – 110 мм, то же изнутри – 28 мм, ширина в основании пеньков извне – 105 мм, изнутри – 23 мм. Поверхность лба расположена почти на уровне верхнего края глазницы или незначительно выше ее. Вдавленность лобных костей если и имела, то очень слабая. Вдоль сагиттального шва заметен совсем слабый гребешок (не исключено, что это результат деформации черепа). Остатки небольших глазниц создают впечатление, что края их не выходили за уровень черепа. Имелись маленькие, но глубокие, надглазничные отверстия. Предглазничные ямки если и были (из-за неполноты материала плохо диагностируются), то неглубокие. Зароговая часть черепа полого наклонена к лобно-лицевой примерно на 160°. Роговые стержни средних размеров (табл. 1), без следов кольцевых утолщений. Значительных желобков или килей нет. Они наклонены назад к дорсальной поверхности черепа (угол наклона ≈40°), расположены над орбитами, сближены в основании, почти прямые и параллельные друг другу. По ходу стержня к вершине заметна его очень слабая гомонимная направленность. Наружная сторона стержня скорее незначительно вы-



Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 2. *Tragoreas* sp., экз. ПИН, № 5126/141, фрагмент черепа с роговыми стержнями ($\times 2/3$): 1 – спереди, 2 – сбоку; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

пуклая, внутренняя – слегка уплощена. Отмечается вздутость основания роговых стержней, пеньков, в которые заходят воздушные полости. Зубы скорее брахиодонтные. Верхние моляры с выраженными ребрами и выступающими округлыми стилиями. Эмаль струйчатая. В основании полулуний заметны в большей или меньшей степени выраженные бу-

горки или столбики. “Козья” складка отсутствует. Серия премоляров мало редуцирована. Длина их в верхней челюсти составляет не менее 43 % длины всего ряда щечных зубов.

Согласно описаниям Г. Пилгрима и А. Хопвуда (Pilgrim, Hopwood, 1928), *T. oxyoides* Schlosser, 1904, в противоположность описываемой здесь форме,

Таблица 1. Размеры роговых стержней *Tragoeas* sp., Таралык-Чер, Тува, Россия, верхний миоцен, баодэ (NMU 10–11). Колл. ПИН, № 5126.

Промеры	экз. №	№ 140		№ 141		№ 142	
		правый	левый	правый	левый	правый	левый
Длина по наибольшей кривизне		~190	192	194	190	~185	~185
Длина сзади по прямой		170	173	167	170	~160	~160
Индекс изогнутости		89%	90%	86%	89.4%	86%	86%
Величина окружности		138	140	145	145	140	140
Индекс массивности		73%	73%	74.7%	76.3%	76%	76%
Продольный диаметр основания		49	49	52.5	51	51	51
Поперечный диаметр основания		36	36	40	41.1	37	37.5
Индекс сплюсненности		73%	73%	76.9%	80%	72%	73%
Расстояние между роговыми стержнями	снаружи	105	105	103	103	103.5	—
	изнутри	23	23	24	24	16	—
	в вершинах	~75		~110		~93	
Индекс расхождения в вершинах		30.6%		21.8%		~17%	
Наибольшая высота (h) пенька от уровня надглазничного отверстия		32	32	21.3	20.5	~30	~25
Высота пенька со стороны глазницы		~25	22	31	—	~20	~20
Высота пенька с внутренней стороны		~17	18	15	18.5	—	—

имеет удлиненную слезную ямку, роговые стержни значительно сдвинуты за орбиту, с развитым килем. Судя по иллюстрациям и таблицам (Bohlin, 1935), можно предположить, что тувинская антилопа несколько крупнее *T. palaeosinensis*. Размеры изучаемой формы и *T. lagrelii* схожи, но сечение стержней у первой более округлые. Заметно сходство роговых стержней *Tragoeas* sp. из Шаньси, ? лос.77 и 78 и антилопы из Таралык-Чера как в размерах, так и в строении. Однако, для установления видовой принадлежности материала недостаточно. *Tragoeas* sp. известен также из Крыма, (Севастополь), Греции (Самос), Молдавии (Тараклия), сармат, верхний миоцен, туроллий (MN 9–13), Китая (баодэ, NMU 10–11); Индии (Сивалики, понт MN 12–13).

Род *Protoryx* Major, 1891

Protoryx: Major, 1891, с. 608; Schlosser, 1904, с. 45.

Microtragus: Andree, 1926, с. 150.

Leptotragus: Bohlin, 1936, с. 1; Векуа, 1972, с. 217.

Pseudotragus: Schlosser, 1904, с. 21; Pilgrim, Hopwood, 1928 с. 40 (pars.); Векуа, 1972, с. 217.

Pachytragus: Gentry, 1971, с. 253, табл. 4; Robinson, 1972, с. 75.

Типовой вид — *Protoryx carolinae* Major, 1891; Греция, Самос, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13).

Диагноз. Гиппотрагины от небольших до крупных размеров. Череп высокий. Угол его излома 50°–70°. Профиль лицевой части слегка вогнутый

или приближается к прямому. Глазницы крупные, незначительно выступают латерально. Роговые стержни относительно длинные, наклонены назад или круто поставлены на черепе, загнуты назад, саблевидные, в сечении округлой или овальной формы, умеренно расходятся в стороны. Зубы гипсодонтные или мезогипсодонтные, с сильно развитыми ребрами или стилями, квадратной формы. Р⁴ со свободными передней и задней долинками (диагноз составлен с учетом данных: Major, 1891; Andree, 1926; Pilgrim, Hopwood, 1928; Bohlin, 1935, 1936; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1938; Pilgrim, 1939; Соколов, 1953; Векуа, 1972; Дмитриева, 1977).

Видовой состав. *P. enanus* Köhler, 1987, Турция, средний-верхний миоцен, валлезий (MN 8–10); *P. solignaci* (Robinson, 1972), Турция, Тунис, (?) средний-верхний миоцен (MN 8–10); *P. carolinae* Major, 1891, Греция, Иран, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. gaudryi* Major, 1891, *P. hippolite* Major, 1891, *P. longiceps* Major, 1891, *P. hentscheli* Schlosser, 1904 и *P. capricornis* Schlosser, 1904, Греция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. crassicornis* Andree, 1926, Греция, Турция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. schafferi* Andree, 1926, (?) *P. longicornis* Andree, 1926, Греция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. laticeps* Andree, 1926, Греция, Иран, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); *P. schlosseri* Andree, 1926, *P. kopassii* Andree, 1926, Греция, верхний миоцен, туроллий (MN 11–13); (?) *P. schansiensis* Bohlin, 1935, (?)

P. planifrons Bohlin, 1935, *P. pseudotragoides* Bohlin, 1936, *P. yushensis* Teilhard de Chardón et Trassaert, 1938, (?) *P. bohlini* Teilhard de Chardón et Trassaert, 1938, Китай, верхний миоцен–нижний плиоцен, туролий–русциний (MN 13–14); *P. heinrichi* Vekua, 1972, Восточная Грузия, верхний плиоцен, виллафранк (акчагыл) (MN 16–17); *P. parvidens* Gaudry, 1865, Греция, верхний миоцен, туролий (MN 11–13); *P. tadjikistanica* Dmitrieva, 1977, Таджикистан, верхний миоцен–нижний плиоцен, туролий–русциний (MN 13–14); *P. paralaticeps* Dmitrieva, 1977, Таджикистан, верхний плиоцен, виллафранк (MN 16–17); *P. tuvaensis* sp. nov.

С р а в н е н и е. Антилопы рода *Protoryx* отличаются от *Hippotragus* меньшими размерами стержней, от *Oryx* и *Addax* – также их меньшими размерами, большей изогнутостью и отсутствием гетеронимной или гомонимной скрученности, от *Paraprotoryx* – меньшим расхождением стержней в основании, от *Palaeoryx* – значительно меньшими размерами и вертикальной постановкой их на черепе, от *Pachytragus*, *Olonbulukia* и *Quirliqnorina* – отсутствием на них кия. От *Tragoreas* отличается меньшими размерами, иной формой роговых стержней (у *Tragoreas* они округлые в сечении, меньшей изогнутости, наклонены к черепу; у *Protoryx* – овальные в сечении, значительно изогнутые и вертикально расположены на черепе). Зубы прото-рикса отличаются большей гипсодонтностью.

З а м е ч а н и я. *Protoryx* sp. определен из мио-плиоцена Киргизии – местонахождение Орток (Дмитриева, 1977), верхний миоцен–нижний плиоцен, туролий–русциний (MN 13–14).

Protoryx tuvaensis Dmitrieva et Serdyuk, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 1, 2

Н а з в а н и е вида по Туве.

Г о л о т и п – ПИН РАН, № 5126/143, полный левый роговой стержень; Россия, Республика Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен, туролий, баодэ (NMU 10–11).

О п и с а н и е. Череп небольшой. Лобные кости слабо пневматизированы. Воздушные полости едва заходят в основание рогового стержня. Глазница небольшая, скорее всего, почти не выступала за уровень черепа. Заглазничная ямка обширная и глубокая, надглазничная – маленькая, глубокая, почти треугольной формы. Продольный лобный шов вздут. Роговые стержни длинные, изящные, расположены прямо над глазницей, наклонены к поверхности мозговой коробки примерно на 70°, в сечении овальные, по-видимому, были почти параллельными в основании. Покрывают со всех сторон (за исключением задней) равномерной прямой исчерченностью. На задней стороне расположены глубокие желобки. Пенек рогового стержня небольшой. Спереди он достигает 32 мм, а сзади почти сходит на нет. Зубная система мезогипсодонтная. Сти-

ли и ребра на верхних молярах развиты, но сглажены, особенно ребра. Дополнительный бугорок имеется только на M_1 . В P^4 долинка, по-видимому, остаются открытыми. Ряд премоляров удлиннен.

Размеры роговых стержней и зубов приведены в табл. 2.

С р а в н е н и е. Роговые стержни *P. tuvaensis* короче, чем у *P. laticeps*, *P. paralaticeps*, *P. tadjikistanica*, длиннее, чем у *P. yushensis*, *P. bohlini* и *P. heinrichi*, сильнее изогнуты, чем у *P. tadjikistanica*, *P. laticeps*, *P. shansiensis* и *P. bohlini*, более округлые в сечении, чем у *P. heinrichi*, *P. bohlini* и *P. longiceps*, и более уплощены, чем у *P. tadjikistanica*, *P. laticeps*, *P. planifrons*, *P. shansiensis* и *P. carolinae*.

З а м е ч а н и я. В связи с тем, что в составе рода *Protoryx* описаны более 20 видов, валидность многих из которых мы не имеем возможности проверить, сравнения проводим с наиболее известными видами. Многие промеры проводились по фотографиям: Major, 1891; Schlosser, 1904; Andree, 1926; Bohlin, 1935; Teilhard de Chardin, Trassaert, 1938.

М а т е р и а л. В дополнение к голотипу в колл. ПИН: фрагменты роговых стержней худшей сохранности (экз. ПИН, №№ 5126/144–147), фрагмент верхней челюсти с P^2 – M^3 (экз. ПИН, № 5126/509), P^4 (экз. ПИН, № 5126/158), фрагменты нижней челюсти с M_1 – M_3 и M_3 (экз. ПИН, №№ 5126/508, 148), резец (экз. ПИН, № 5126/157), ph II (экз. ПИН, № 5126/516). Сборы А.В. Лаврова, 2007, 2008 гг.

Род Quirliqnorina Bohlin, 1937

Quirliqnorina: Bohlin, 1937, с. 34; Соколов, 1953, с. 269.

Т и п о в о й вид – *Quirliqnorina cheni* Bohlin, 1937, Китай, Цайдам, туролий (MN 11–13), баодэ (NMU 10–11).

Д и а г н о з. Гиппотрагины среднего размера. Роговые стержни относительно небольшие, почти прямые, уплощенные, овального сечения с передним килем, расположены прямо над глазницей (диагноз составлен с учетом данных Bohlin, 1937; Соколов, 1953).

С о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От *Hippotragus*, *Oryx* и *Addax* отличается меньшими, а от *Tragoreas* – большими размерами, от *Hippotragus*, *Sivoryx*, *Protoryx*, *Olonbulukia* – более прямыми роговыми стержнями, от *Palaeoryx* – расположением роговых стержней прямо над глазницей (у *Quirliqnorina* они сдвинуты за глазницу).

З а м е ч а н и я. Фрагмент рогового стержня *Quirliqnorina* sp. (экз. ПИН, № 5126/515; табл. XIV, фиг. 3, 4) обнаружен в местонахождении Холу (сборы Б.А. Борисова, 1989).

Роговые стержни небольшие, почти прямые, слабо изогнуты назад, значительно уплощены (уплощение особенно заметно с внутренней сторо-

Таблица XIV



Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1, 2. *Protoryx tuvaensis* sp. nov., голотип ПИН, № 5126/143, фрагмент левого рогового стержня ($\times 2/3$): 1 – спереди, 2 – сбоку; Россия, Тува, Таралык-Чер; верхний миоцен.

Фиг. 3, 4. *Quirliqnozia* sp., экз. ПИН, № 5126/515 фрагмент неполного правого рогового стержня, дистальная треть реконструирована ($\times 2/3$): 1 – спереди, 2 – сбоку; Россия, Тува, р. Холу; верхний миоцен.

Таблица 2. Размеры роговых стержней и зубов *Protoryx tuvaensis* sp. nov., Таралык-Чер, Тува, Россия, верхний миоцен, баодэ (NMU 10–11). Колл. ПИН РАН № 5126

Промеры	№ экз.					
	№ 143	№ 144	№ 145	№ 146	№ 147	№ 509
Длина по наибольшей кривизне	250	—	—	—	—	—
Длина сзади по прямой	210	—	—	—	—	—
Индекс изогнутости	84%	—	—	—	—	—
Продольный диаметр сечения	39.5	35	34	36.2	34.5	—
Поперечный диаметр сечения	26	24	23	25.5	23	—
Индекс сплюсненности	65.8%	68.5%	67.6%	70%	66.6%	—
Окружность основания	110	98	96	103	97	—
Индекс массивности	44%	—	—	—	—	—
Наибольший диаметр глазницы	~15	~12	—	—	—	—
Величина заглазничной ямки	26 × 12	22 × 12	24 × 14	—	—	—
Величина надглазничной ямки	~10 × 6	8 × 4	—	—	—	—
Пенек до уровня надглазничного отверстия	—	15.5	—	—	—	—
Пенек до уровня глазницы	32	31	—	—	—	—
Длина P ² –M ³	—	—	—	—	—	69.5
Длина P ² –P ⁴	—	—	—	—	—	30
Степень редукции премоляров: P ² –P ⁴ /P ² –M ³	—	—	—	—	—	43%

Таблица 3. Размеры роговых стержней *Quirliqnoia* sp., верхний миоцен

Промеры	№ экз.	ПИН, № 5126/515, Холу, Тува	№ 441	№ 508
			Цайдам, Китай (Bohlin, 1937)	
Длина по передней поверхности		~210	203	—
Длина сзади по прямой		~200	—	—
Окружность основания		111	130	111
Продольный диаметр сечения		42	48	40
Поперечный диаметр сечения		28.5	30	28
Индекс изогнутости		~95%	—	—
Индекс массивности		~53%	64%	—
Индекс сплюсненности		~67.8%	62.5%	70.0%

ны, что придает им форму клинка). В сечении — четкий овал. По передней поверхности проходит хорошо выраженный киль. По-видимому, он следовал очень слабому гомонимному изгибу стержня. Поверхность исчерчена мелкой ребристостью. Лобные кости, по всей видимости, были пневматизированы, но воздушные полости едва достигали основания пенька. Размеры представлены в табл. 3.

Большое сходство по размерам и сплюсненности роговой стержень с реки Холу проявляет с материалами из Цайдама, верхний миоцен—нижний плиоцен, баодэ (NMU 10–11), определенными Б. Болингом как *Quirliqnoia* sp. (Bohlin, 1937) (табл. 3). Стер-

жень *Quirliqnoia cheni* кажется несколько большим. Материала для установления вида недостаточно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования палеонтологических материалов из Таралык-Чера и Холу показали присутствие среди ископаемых млекопитающих Тувы пока немногочисленных остатков неогеновых полорогих — лошадиных антилоп родов *Tragoreas*, *Protoryx* и *Quirliqnoia*. Последние были широко распространены в туролии (MN 11–13) в Европе и его аналогах

в Центральной Азии (баодэ, MNU 10–11), а также в Индии.

Как указывали А.А. Борисьяк (1914), Г. Пилгрим (Pilgrim, 1939), И.И. Соколов (1953), антилопы рода *Tragoeas* демонстрируют примитивные черты полорогих, свойственные миоценовым Bovidae: слабый излом оси черепа, наибольшую брахиодонтность, удлинённый премолярный ряд и др. Указанные признаки наблюдаются и у трагореаса из Таралык-Чера. Опираясь на его эволюционную древность, а также на распространение указанных антилоп в туролии, комплекс полорогих Тувы можно рассматривать как позднемиоценовый. О позднемиоценовом возрасте фауны Таралык-Чера свидетельствуют данные И.А. Вислобоковой и А.В. Лаврова (Вислобокова, 2009; Вислобокова, Лавров, 2009).

Тувинский проторикс, в противоположность крупным представителям этой группы, скорее всего, был небольших размеров. Трудность определения заключалась в том, что некоторые признаки морфологии рогового стержня — крутая постановка на черепе, значительная изогнутость, узость сечения (овал) — могли служить основанием для отнесения его и к сестринскому подсемейству Caprinae. Однако незначительная величина глазниц, их слабое выступание за пределы черепа и отсутствие трубообразности свидетельствуют в пользу отнесения его к подсемейству Hippotraginae и даже новому виду *P. tuvaensis*. Общность же некоторых морфологических признаков представителей двух подсемейств предполагает их эволюционную близость, а также адаптации к одинаковым условиям существования.

Указанные антилопы были широко представлены в гиппарионовых фаунах Греции, Молдавии, Украины, Киргизии, Таджикистана, Казахстана, Монголии, Китая, Индии и Пакистана. Тыва оказалась новой азиатской точкой гиппарионовой фауны на востоке. Скорее всего, экологическая обстановка этого времени в Тыве была типично туролийской. Это были участки саванн с кустарниковой и травянистой растительностью, с относительно мягкими грунтами и тёплым климатом.

Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-00483а, Программой фундаментальных исследований ОБН РАН “Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга” и Программой фундаментальных исследований Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” — проект “Сопряженная эволюция ландшафтов и биоты в кайнозое”.

Авторы выражают свою признательность Б.А. Борисову и А.В. Лаврову за предоставленный к изучению палеонтологический материал.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисьяк А.А.* Севастопольская фауна млекопитающих // Тр. Геол. ком. 1914. Т. 87. Вып. 1. С. 1–104.
- Векуа А.К.* Квабебская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука, 1972. 349 с.
- Вислобокова И.А.* Первая находка *Chleuastochoerus* (Suidae, Artiodactyla) на территории России // Палеонтол. журн. 2009. № 6. С. 78–89.
- Вислобокова И.А., Лавров А.В.* Древнейшие кабарги рода *Moschus* на территории России и их значение для уточнения эволюции и родственных отношений семейства Moschidae // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 87–100.
- Дмитриева Е.Л.* Антилопы неогена Монголии и сопредельных территорий. М.: Наука, 1977. 116 с. (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. эксп. Вып. 6).
- Крахмальская Т.В.* Гиппарионовая фауна древнего мейотиса северного Причерноморья. Киев: Наукова думка, 1996. 225 с.
- Лавров А.В., Забелин В.И.* Таралык-Чер — новое местонахождение фауны позвоночных миоцена-плиоцена в Тыве // Биоразнообразии и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона. Мат.-лы 2 междунар. конф. 26–29 сентября 2007 г. Кызыл, 2007. С. 90–94.
- Соколов И.И.* Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1953. Т. 14. С. 5–295.
- Соколов И.И.* Подсемейство Hippotraginae Brooke, 1876 (=Originiae Pocock, 1910; part Pseudotraginae Schlosser, 1904). Лошадиные антилопы // Основы палеонтологии. Млекопитающие. М.: Гос. науч.-тех. изд-во по геологии и охране недр, 1961. С. 386–387.
- Andree J.* Neue Cavicornier aus dem Pliozän von Samos // Palaeontogr. 1926. V. 67. № 6. S. 135–175.
- Bohlin B.B.* Cavicornier der Hipparion Fauna Nord Chinas // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1935. V. 9. Fasc. 4. S. 1–166.
- Bohlin B.B.* Bemerkungen über einige Pontischen Antilopen-Gattungen // Arkiv Zool. Stockholm. 1936. Bd 28 A. № 18. S. 1–22.
- Bohlin B.B.* Eine Tertiäre Saugetier-Fauna aus Tsaidam // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1937. V. 14. Fasc. 1. S. 5–111.
- Brooke V.* Family Bovidae // The geographical distribution of animals with a study of the relations of living and extinct fauna as elucidating the past changes of the earth's surface (by Wallace A.R.). L.: Macmillan and Co., 1876. V. 2. P. 222–225.
- Flower W.H., Lydekker R.* An introduction to the study of mammals: living and extinct. L.: Adam, 1891. 754 p.
- Gentry A.W.* The earliest goats and other antelopes from the Samos Hipparion fauna // Bull. Brit. Museum (Natur. History) Geol. 1971. V. 20. P. 229–296.
- Köhler M.* Boviden des türkischen Miozäns // Paleontol. evol. 1987. V. 21. P. 133–246.
- Lydekker R., Blaine G.* Catalogue of the ungulate mammals in the British Museum (Natural History). L.: Brit. Museum, 1914. V. 3. 284 p.
- Major F.* Consideration nouvelles sur la faune de vertébrés du Miocène supérieur dans l'île de Samos // C.R. Acad. Sci. Paris. 1891. T. 113. P. 608–610.

- Pilgrim G.E.* The fossil Bovidae of India // *Paleontol. Indica*. N.S. 1939. V. 26. № 1. P. 1–356.
- Pilgrim G.E., Hopwood A.T.* Catalogue of the Pontian Bovidae of Europe. L.: Brit. Museum (Natur. History), 1928. 106 p.
- Pocock R.J.* On the specialized cutaneous glands of ruminants // *Proc. Zool. Soc. London*. 1910. V. 80. P. 840–986.
- Prasad K.N.* Observations on the stratigraphy and fauna of the Siwalik System // *Ind. Geosci. Assoc.* 1968. V. 8. P. 57–65.
- Robinson P.* *Pachytragus solignaci*, a new species of Caprinae bovid from the late Miocene Beglia Formation of Tunisia // *Notes Serv. Géol. Tunisie*. 1972. V. 37. S. 1–94.
- Schlosser M.* Die fossilen Cavicornia von Samos // *Beitr. Paläontol. Geol. Leipzig*. 1904. Bd 17. S. 21–118.
- Sclater P.L., Thomas M.* The book of antilopes. L., 1894–1900. V. 4. P. 1–242.
- Teilhard de Chardin P., Trassaert M.* Cavicornia of South-Eastern Shansi // *Palaeontol. Sin.* N.S. 1938. № 6. P. 1–98.
- Weber M.* Die Säugetiere: Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. 2. Aufl. Jena: Fischer. Bd 1. Anatomischer Teil. 1927–1928. 2 V. 459 S.; Bd 2. Systematischer Teil. 1928. 922 s.
- Zittel K.A. von.* Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). Vertebrata. München, Berlin: R. Oldenbourg, 1923. 706 s.

Hippotraginae (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Late Miocene of Tuva

E. L. Dmitrieva, N. V. Serdyuk

Fossil remains of Late Miocene (Baode, NMU10–NMU11) horse antelopes from Tuva (Russia) are described, including *Tragoreas* sp., *Protoryx tuvaensis* sp. nov. from the Taralyk Cher locality and *Quirliqnorina* sp. from the Kholu locality. A new species, *Protoryx tuvaensis* Dmitrieva et Serdyuk, is described. These taxa compose a Late Miocene antelope assemblage of a new eastern geographical point (Russia, Tuva, Baode, NMU10–MN11).

Keywords: Bovidae, Hippotraginae, Late Miocene, Early Pliocene, Turolian, Tuva.

УДК 569.735

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ БОЛЬШЕРОГИХ ОЛЕНЕЙ (CERVIDAE, MEGACERINI)

© 2011 г. И. А. Вислобокова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 17.11.2010 г.

Принята к печати 18.01.2011 г.

Уточнены происхождение мегацерин, направления их адаптациогенеза и экогенеза. Даны характеристика основных филетических линий, оценка возраста основных эволюционных событий и их сопоставление с изменениями окружающей среды. Установлено, что основные эволюционные преобразования мегацерин проходили на фоне крупных изменений окружающей среды, соответствующих глобальным климатическим и крупным региональным ландшафтно-климатическим событиям.

Мегацеринины (семейство Cervidae, триба Megacerini) представляли собой одну из наиболее динамично развивавшихся и процветавших групп парнокопытных и были одной из доминирующих групп млекопитающих позднего кайнозоя Евразии. Динамика их разнообразия, основные дисперсионные события, изменение размеров и развитие гигантизма и карликовости, особенности экологии, становление пищевых и локомоторных адаптаций зависели от изменений окружающей среды. Историческое развитие мегацерин, как и других растительноядных животных, было тесно связано с изменениями растительного покрова и преобразованиями ландшафтно-климатических зон, формированием и сменой биомов, а их экологическая эволюция была направлена на расширение пространства обитания.

Сравнительная морфология Megacerini позволяет уточнить филогению, адаптациогенез и экогенез группы, а данные по географическому распространению особенности расселения. Благодаря хорошей изученности биоты позднего кайнозоя и данным по изменению климата и ландшафтов возможна корреляция основных событий в истории Megacerini с глобальными климатическими и крупными региональными событиями, а также анализ сопряженной эволюции мегацерин и окружающей среды.

Происхождение и архетип

До находок доплейстоценовых Megacerini во Внутренней Азии реконструкции исторического развития группы основывались на европейских плейстоценовых формах. Многие исследователи полагали, что предком большерогих оленей был род Eucladoceros (Pohlig, 1892; Щеглова, 1950; Kahlke, 1951; Флеров, 1952), а наиболее ранние представители большерогих оленей принадлежали к Prae-

megaceros verticornis и близким к нему формам. Предками большерогих оленей считали Cervus dicranios (=Eucladoceros dicranios) из позднего виллафранка Италии (Pohlig, 1892) и Cervus pliotarandoides Alessandri (=Praemegaceros verticornis) из нижнего плейстоцена Италии (Soergel, 1927). Некоторые исследователи и сейчас склонны видеть в Eucladoceros предка мегацерин. Морфология черепа и посткраниального скелета Eucladoceros и отсутствие пахиостоза определенно свидетельствуют о его принадлежности к Cervini, а не к Megacerini. Ископаемые представители триб Megacerini и Cervini обладали многими сходными признаками, приобретенными параллельно. В число таких признаков входили и особенности рогов, придающие сходство некоторым Eucladoceros с Praemegaceros. По уровню эволюционного развития Eucladoceros превосходил ранних мегацерин и не мог быть их предком.

Находки ископаемых остатков Megacerini в позднем миоцене Тувы и Монголии, плиоцене Монголии, Забайкалья и Таджикистана (Вислобокова, 1983, 1988; Vislobokova, 2009a, b) подтвердили предположение о том, что корни группы уходят к позднемиоценовым формам (Короткевич, 1970, 1971; Вислобокова, 1981). Megacerini произошли от рода Cervavitus Chomenko, 1913 из трибы Pliocervini, базальной группы подсемейства Cervinae. Cervavitus, характерный элемент гиппарионовой фауны, был широко распространен в Центральной Евразии с начала позднего миоцена (валлезия) по средний плиоцен (MN10–16), а в Китае существовал вплоть до раннего плейстоцена. Pliocervini представляли переходную ступень от Muntiacinae к Cervinae и дали начало Megacerini и Cervini. Дивергенция Megacerini и Cervini произошла в позднем миоцене, возможно, не позднее середины туролия (MN12). Самые ранние Megacerini — Praesinomegaceros asiaticus и P. venustus — известны из позднего миоцена Мон-

голии (Хиргис-Нур II) и Тувы (Таралык-Чер) (Вислобокова, 1983; Vislobokova, 2009a, b), а древнейшие *Cervini* – *Axis speciosus* – из позднего миоцена Китая (Эртэмтэ) [Schlosser, 1903; Qiu, Qiu, 1995; Qiu, 2006; NMU11 (≈MN13: Deng, 2006)].

Историческое развитие мегацерин проходило в русле эволюции биосферы и биогеоценозов континента. Основные события в истории мегацерин хорошо коррелируются со значительными биотическими и абиотическими событиями на основных геологических рубежах позднего кайнозоя. Они совпадают с глобальными климатическими и крупными региональными событиями (орогенез, аридизация, смена биомов и др.). Эволюция *Megacerini* проходила на фоне нарастания глобального похолодания и усиления амплитуды климатических колебаний – от начала формирования Арктического щита в позднем миоцене к первому континентальному оледенению в Северном полушарии на рубеже среднего и позднего плиоцена (пьяченце и гелазия) и чередованию ледниковой и межледниковой в плейстоцене. В позднем кайнозое в Центральной Евразии основные глобальные климатические события были выражены сильнее, чем в других регионах континента, и оказывали большее влияние на эволюцию фаун. Данные по доплейстоценовым мегацеринам Центральной Евразии определенно показывают, что в позднем кайнозое в Центральной Азии находились формообразующие центры мегацерин, откуда они расселялись в Европу и Восточную Азию и где подвергались дальнейшим эволюционным преобразованиям.

Центр происхождения мегацерин расположен почти в середине Азии. Первые *Megacerini* появились на территории Алтае-Саянского экорегиона в позднем миоцене около 7–8 млн. л.н. (на рубеже тортона и мессиния). Там начали складываться особые ландшафтно-климатические условия в связи с усилением орогенеза и изменением климата под влиянием нарастающего похолодания в Арктическом бассейне и поднятия Гималаев и Тибетского плато. Контрастность рельефа, мозаичность ландшафтов, сочетание широтной и вертикальной поясности (Девяткин, 1981; Девяткин и др., 1989; Додонов, 2002), изменение климата и увеличение градиента температур привели к дифференциации растительного покрова, разнообразию стадий и эволюционным преобразованиям биоты. Усиление аридизации в Центральной Азии и распространение трав C_4 также влияли на растительный покров в регионе (Pagani et al., 1999; Retallack, 2001; Bredenkamp, 2002). Новые условия обитания сопровождались адаптацией к ним растительноядных млекопитающих. Достаточно высокая первичная продуктивность лесных биомов и морфологическая пластичность *Cervavitus* явились основой для новых трендов в эволюции *Cervinae* и появления предков ряда бореальных форм, в том числе мегацерин. Геохимические особенности почв, олово-свинцовые процессы и

повышенное содержание кальция и других минеральных компонентов в разносимых воздушными и водными потоками осадках могли способствовать появлению у мегацерин особой специализации, отличающей их от других групп *Cervinae* – значительному утолщению костей черепа (пахиостозу).

Архетип *Megacerini* сформировался на основе “предмегацеринных” признаков рода *Cervavitus*. В число этих признаков *Cervavitus* входят: 1) удлиненность зароговой части черепа; 2) сравнительно короткий лицевой отдел (длина лицевого отдела лишь немного превышает длину мозгового, длина лицевого отдела до глазниц примерно равна длине мозгового отдела); 3) хорошо развитая носослезная (этомойдальная) щель; 4) значительный излом лицевой линии; 5) линия основания черепа слабо опущена и почти параллельна оси зубного ряда; 6) широкий затылок, имеющий форму округленной трапеции; 7) почти прямая в плане линия затылка со средним заостренным наружным затылочным выступом (*protuberantia occipitalis externa*); 8) положение пеньков в плоскости лба; 9) уплощенные рога; 10) длинный уплощенный первый отросток; 11) присутствие небольших базальных дополнительных отростков; 12) низкое тело нижнечелюстной кости; 13) дугообразные верхние зубные ряды; 14) кулисообразное положение верхних зубов; 15) брахиодонтность; 16) голометакарпальность. В позднем миоцене цервавитусы населяли разреженные широколиственные леса, были листопадными (браузерами) и питались преимущественно мягкой сочной растительностью среднего яруса (Короткевич, 1988).

Преобразование *Cervavitus* в *Praesinomegaceros* сопровождалась увеличением размеров тела и рогов, развитием пахиостоза, прогрессивными изменениями черепа, зубной системы и посткраниального скелета, в частности редукцией боковых метаподий и развитием плезиометакарпальности. *Praesinomegaceros* был лучше адаптирован к новым условиям окружающей среды. Он отличался от *Cervavitus* более крупными размерами, увеличением и изменением положения и формы рогов, пахигнатией нижней челюсти, более прогрессивным строением щечных зубов, массивными метаподиями. У *Praesinomegaceros* были более массивные и менее отклоненные назад пеньки и рога, рога имели более сильный развал, верхняя часть ствола (ниже второго разветвления) была отогнута вперед, терминальные ветви рогов направлены вверх и вперед, отсутствовали характерные для *Cervavitus* продольные лобные (надорбитальные) валики и палеомериксовая складка на нижних коренных. Олени рода *Praesinomegaceros* были лесными обитателями и, возможно, предпочитали экотоны на границах широколиственного листопадного леса, в их рационе могла быть и небольшая доля травянистых растений.

Направления эволюции и сопряженность биологических событий с изменениями окружающей среды

Мегацеринины занимали особое место в экосистемах позднего кайнозоя. Они не имеют аналогов в современной фауне, но общее направление и отдельные особенности адаптациогенеза *Megacerini* и *Cervini* были сходны. Основное направление адаптациогенеза (экогенеза) в этих группах связано с переходом из лесных местообитаний в более открытые, постепенным включением трав в пищевую рацион и совершенствованием локомоции.

В состав трибы *Megacerini* входило 10 родов: *Megaloceros Brookes*, 1827, нижний плейстоцен—голоцен, Евразия; *Megaceroides Joleaud*, 1914 (*M. algericus*), верхний плейстоцен, Северная Африка; *Praemegaceros Portis*, 1920, верхний плиоцен—голоцен, Евразия; *Praedama Portis*, 1920, нижний—средний плейстоцен, Евразия; *Sinomegaceros Dietrich*, 1933, верхний плиоцен—плейстоцен, Азия; *Arvernoceros Heintz*, 1970, средний плиоцен—нижний плейстоцен, Европа; *Neomegaloceros Korotkevitch*, 1971, верхний миоцен, Украина; *Candiacervus Kuss*, 1975, средний—верхний плейстоцен, Средиземноморье; *Orchonoceros Vislobokova*, 1979, средний плиоцен, Центральная Азия; *Praesinomegaceros Vislobokova*, 1983, верхний миоцен, Центральная Азия. По морфологии черепа, рогов и зубной системы они различаются между собой не меньше, чем роды современных *Cervini* (*Axis*, *Cervus*, *Elaphurus*, *Dama*, *Przewalskium*).

Мегацеринины сохраняли много примитивных особенностей, унаследованных от *Cervavitus*, и по уровню развития признаков, связанных с адаптациями к питанию растительной пищей, обычно уступают представителям трибы *Cervini*. Как и у *Cervavitus*, лицевой отдел черепа мегацерин слабо удлинен и короче, чем у многих современных цервин (благородного оленя *Cervus elaphus*, оленя Давида *Elaphurus davidianus*, замбара и др.), а мозговой отдел черепа длиннее, чем у них. По ширине неба и укороченности лицевого отдела среднеплейстоценовые *Megaloceros giganteus* (Blumenbach, 1803) и *Sinomegaceros pachyosteus* (Young, 1932) напоминают современного беломордого тибетского оленя *Przewalskium albirostris* (Przewalski, 1883). К.К. Флеров (1952) отмечал сходство этого оленя с ископаемым *Epirusa hiltzheimeri* Zdansky, 1925 из Хонани, Китай. Вид *Epirusa hiltzheimeri* отнесен к *Sinomegaceros* (Kahlke, Hu, 1957).

Своеобразие мегацерин отчетливо выявляется в форме черепа, строении основания и крыши черепа, предглазничной области, носовой полости и нижней челюсти. Оно отражает свойственное им направление адаптациогенеза и, кроме того, в значительной мере связано с распределением нагрузок при ношении рогов. К важнейшим апоморфиям *Megacerini* относятся основные морфологические

особенности группы: 1) расширение и уплощение свода зароговой части черепа; 2) расширение носовой полости и уплощение лобноносовой области впереди глазниц; 3) уменьшение размеров носослезной (этмоидальной) щели; 4) уменьшение и углубление предглазничной ямки, с нависающей, почти горизонтальной верхней поверхностью; 5) утолщение лобной, затылочной костей, базисфеноида и мастоидной части каменной кости; 6) изгиб основания черепа между базиокипитале и базисфеноидом; 7) пахиостоз нижней челюсти; 8) увеличение и удлинение рога и отгиб его верхней части вперед; 9) слабое сворачивание рогов наружу, наибольшая ось пенька у основания рога горизонтальная; 10) увеличение двудольности (билобии) на верхних предкоренных; 11) значительное переднезаднее удлинение задних половин коронок верхних коренных; 12) опережающее увеличение M^2 по сравнению с M^3 ; 13) массивность пястных костей (*os canon*, *metacarpales III + IV*); 14) расширение дистальных эпифизов пястных костей; 15) плезиометакарпальный тип редукции второй и пятой пястных костей (*metacarpales II и V*).

Благодаря работам многих исследователей в эволюции плейстоценовых *Megacerini* прослеживаются несколько линий (Kahlke, 1951; Azzaroli, 1953, 1994; Ambrosetti, 1967; Radulesco, Samson, 1967; Shikama, Tsugawa, 1962; Heintz, 1970; Вислобокова, 1990; Vislobokova, Hu, 1990; Abbazzi, 2004). До находок доплейстоценовых форм родственные связи этих линий были не ясны, а время их появления в геологической летописи завывшалось, так как определялось по данным из Европы.

А. Аццароли (Azzaroli, 1953) показал, что плейстоценовые мегацеринины разделяются на две ветви, морфологические группы “*Megaceros giganteus*” и “*Megaceros verticornis*”. Позже все виды группы *verticornis* были отнесены им сначала к подроду, а затем к роду *Megaceroides* (Azzaroli, 1994). Предком *Megaceroides* он считал *Eucladoceros boulei* Teilhard et Piveteau, 1930 из позднего плиоцена—раннего плейстоцена Китая (Azzaroli, Mazza, 1992; Azzaroli, 1994). Группа “*Megaceros giganteus*” (Azzaroli, 1953) включала европейские и азиатские виды, но было неизвестно, от кого они произошли (Azzaroli, Mazza, 1992; Azzaroli, 1994). Виды группы *Megaloceros giganteus* принадлежат к родам *Megaloceros*, *Praedama* и *Sinomegaceros*. Близкородственным этой группе является род *Arvernoceros* (Heintz, 1970; Вислобокова, 1981, 1990; Vislobokova, Hu, 1990). В данной работе они включены в группу *Megaloceros*. Почти все виды группы “*Megaceros verticornis*” (Azzaroli, 1953) принадлежат к роду *Praemegaceros*, введенному Г.-Д. Кальке (Kahlke, 1965). Вместе с близкородственным к группе родом *Orchonoceros* (Вислобокова, 1981, 1990; Vislobokova, Hu, 1990) в этой работе они включены в состав группы *Praemegaceros*. Родственные связи *Megaceroides algericus* из группы “*M. verticornis*” требуют уточнения. Этот олень из

позднего плейстоцена Северной Африки (север Алжира и Марокко) мог быть потомком азиатских мегацерин (Joleaud, 1916; Hadjouis, 1990; Abbazzi, 2004). Он близок к группе “*M. verticornis*” (Azzaroli, Mazza, 1993, Azzaroli, 1994) и, возможно, происходит от *Sinomegaceros* (Hadjouis, 1990).

Г. Полиг (Pohlig, 1892) считал, что среднеплейстоценовый *Cervus* (*Euryceros*) *belgrandi* (= *Praemegaceros verticornis*) дал начало *Cervus* (*Euryceros*) *germaniae* и группе ланей и что потомками *Cervus* (*Euryceros*) *germaniae* являются виды *Cervus* (*Euryceros*) *hibernicus* (= *Megaloceros giganteus*) и *Cervus* (*Euryceros*) *italiae*. В отличие от него, Г.-Д. Кальке (Kahlke, 1956) полагал, что предком *Megaloceros giganteus* был *Dolichodoryceros* (= *Praedama*) из раннего и среднего плейстоцена Европы. Эту же форму считают предком *Megaloceros giganteus* Я. Ван дер Мадэ и Х. Тун (*Megaloceros aff. savini*: Made, Tong, 2008). Первое появление *Megaloceros giganteus* и родственных ему восточных форм они, как и другие современные исследователи, относят к концу среднего плейстоцена (~0.4 млн. л.н.) (Abbazzi, 2004; Lister et al., 2005; Made, Tong, 2008).

Т. Шикама (Shikama, Okafuji, 1958) разделял западную (*Megaceros dawkinsi* – *M. giganteus*) и азиатскую линии (*Sinomegaceros* и *Mongolomegaceros*) и выделил две ветви *Sinomegaceros* (*Sinomegaceros pachyosteus* и *Sinomegaceros flabellatus* – *S. yabei*). Эта схема предполагала происхождение *Megaloceros giganteus* от среднеплейстоценового *Praemegaceros dawkinsi*, связанного близким родством с *Praemegaceros verticornis*, и адаптивную радиацию рода *Sinomegaceros*.

Э. Эйнци (Heintz, 1970) выделил линию *Arvernoceros*–*Megaloceros*. Л. Аббазци (Abbazzi, 2004) показала существование двух линий *Praemegaceros* (*P. obscurus* – *P. verticornis* и *P. solilhacus*).

В наших схемах, включавших и доплейстоценовые формы, предполагалось, что линии *Arvernoceros*–*Megaloceros* и *Sinomegaceros* связаны родством, происходят от *Praesinomegaceros* и разошлись около 2.5 млн. л.н., а возможным предком *Orchonoceros* является *Neomegaloceros* из позднего миоцена Причерноморья (Вислобокова, 1979, 1981, 1990; Vислобокова, Ну, 1990).

Ван дер Мадэ и Тун (Made, Tong, 2008) подтвердили родство линий *Megaloceros* и *Sinomegaceros*, но считают, что эти линии разошлись в раннем плейстоцене около 1.2 млн. л.н.

Новые данные по древнейшим мегацеринам Внутренней Азии и плейстоценовым формам из Европы позволили уточнить предложенную ранее схему. Ревизия мегацерин и детальный сравнительно-морфологический анализ подтвердили существование трех филогенетических линий, связанных родством: 1) *Praesinomegaceros* (Центральная Азия, поздний миоцен, MN12–13) – *Sinomegaceros* (Центральная Азия, поздний плиоцен–ранний плейсто-

цен, MN17–MQ20; Восточная и Юго-Восточная Азия, плейстоцен); 2) *Orchonoceros* (Центральная Азия, средний плиоцен, MN16) – *Praemegaceros* (Центральная Азия, поздний плиоцен–ранний плейстоцен, MNQ18; Европа, поздний плиоцен, MNQ18 – голоцен); 3) *Arvernoceros* (Европа, средний–поздний плиоцен, MN16–MNQ20; Закавказье, поздний плиоцен, MNQ18) – *Megaloceros* (Северная Евразия, ранний плейстоцен, MNQ20 – голоцен). Основные направления эволюции этих линий соответствуют общим направлениям эволюции *Cervinae* и *Megacerini* и проявились в прогрессивных изменениях черепа, зубной системы, конечностей, увеличении и усложнении рогов. Наряду с нарастанием специализации характерно постепенное увеличение размеров, а для родов *Megaloceros* и *Sinomegaceros* – развитие гигантизма. Увеличение размеров мегацерин связано с изменением метаболизма из-за усиления похолодания, а также с развитием “противохищнических” адаптаций. Развитие карликовости отмечено у среднеплейстоценовых и голоценовых средиземноморских островных форм родов *Praemegaceros* и *Candiacervus*, существовавших в условиях ограниченных ресурсов (Azzaroli, 1961, 1982; Malatesta, 1980; Gliozzi, Malatesta, 1982; De Vos, 1984; Palombo, 1996, 2008; Van der Geer et al., 2006).

Мегацеринины, в основном, были лесными формами и, как и *Praesinomegaceros*, предпочитали экотопы между залесенными и открытыми участками. Во всех трех основных филогенетических линиях мегацерин наряду с чертами особой специализации прослеживается постепенное развитие адаптаций к обитанию во все более открытых ландшафтах и питанию более жесткой растительностью. Дифференциация растительного покрова и возрастание числа травянистых растений способствовали развитию у некоторых плейстоценовых мегацерин смешанноядности и изменению механики жевания, а переход к обитанию в более открытых пространствах и увеличение размеров тела – изменению и совершенствованию локомоции. Прыжково-скоростная форма бега, характерная для большинства цервин и мегацерин, трансформировалась у *Megaloceros giganteus* в скоростную. В ходе эволюции у мегацерин шло развитие некоторых адаптаций пастбищных травоядных (грейзеров): менялась на угловатую форма рога, высота горизонтальной и восходящей ветвей увеличивалась, диастема удлинялась, ряд предкоренных становился короче, задние коренные крупнее, увеличивалась гипсодонтность, эмаль становилась плотнее и тоньше. Развитие этих адаптаций шло параллельно в разных эволюционных линиях и имело разные скорости. Но основу питания всех мегацерин составляла богатая протеинами древесно-кустарниковая растительность, как и у всех крупных оленей умеренных широт.

Преимущество в развитии морфологических признаков между позднемiocеновым *Praesinome-*

gaceros и плиоценовыми *Arvernocegos*, *Sinomegaceros* и *Orchonoseros* позволяет предполагать, что эти олени возникли в результате адаптивной радиации *Praesinomegaceros*. Данные о геологическом и географическом распространении мегацерин говорят о том, что расхождение линий произошло не позднее среднего плиоцена, ранее 3.6 млн. л.н. Наиболее ранние представители *Arvernocegos* — *A. ardei* (Stoizet et Jobert, 1828) — известны из среднего плиоцена (MN16) Западной Европы; *Orchonoseros* — *O. gromovi* Vislobokova, 1979 — из среднего плиоцена (MN16) Шамара, Монголия, и Удунги, Забайкалье, а древнейший *Sinomegaceros* — *S. tadjikistanis* Vislobokova, 1988 — из верхнего плиоцена (MN17), Наврухо (Куруксай), Таджикистан.

Историческое развитие позднекайнозойской наземной биоты проходило на фоне постепенного похолодания климата Земли, формирования широтных природно-климатических зон и высотной поясности, усиления контраста температур между широтными зонами и сезонности. Расширение пространства обитания, экологические дифференцировки и эволюционные сдвиги, способность противостоять хищникам, постепенный переход и позднемиоценовых лесных местообитаний (стаций) субтропического типа (обедненная тургайская флора) к лесостепным саванноподобным стадиям плиоцена, а затем и к лесам и степям умеренного типа и более открытым местообитаниям перигляциальной зоны плейстоцена — вот основные направляющие адаптационеза мегацерин. Данные о влиянии крупных копытных на растительный покров (Саблина, 1970; Scarpe, Hester, 2008; и др.) позволяют предполагать, что мегацерин, будучи доминантами, могли активно участвовать в становлении и смене биомов. Пресс мегацерин на растительность мог приводить к сокращению подраста некоторых деревьев и кустарников, способствуя на отдельных этапах истории расширению открытых саванноподобных пространств, а на последних ее этапах в составе перигляциальной (мамонтной) фауны — сокращению широколиственной растительности в Северной Евразии и Центральной Азии и расширению зон бореальных лесов (таежной зоны) и степей.

Основные эволюционные преобразования мегацерин отмечены на следующих рубежах (рис. 1):

- (1) поздний миоцен (вторая половина туролия, ~8–7 млн. л.н.) — появление *Praesinomegaceros* в Алтае-Саянском регионе и позже (в мессинии) *Neomegaloceros* в Причерноморье;
- (2) граница раннего и среднего плиоцена (~3.6 млн. л.н.) — появление *Orchonoseros* во Внутренней Азии (Забайкалье и Монголия) и *Arvernocegos* в Европе (Франция);
- (3) граница среднего и позднего плиоцена (~2.6 млн. л.н.) — появление *Sinomegaceros* во Внутренней Азии (Памир);

(4) конец позднего плиоцена (~2 млн. л.н.) — появление *Praemegaceros* во Внутренней Азии (Итатца и Засухино 1, Забайкалье) и в Восточной Европе (Долинское);

(5) граница виллафранка и галерия (~1.2 млн. л.н.) — появление *Megaloceros* в Причерноморье (в таманском комплексе); на смену ранним премегацеросам приходит *Praemegaceros verticornis*.

(6) граница раннего и среднего плейстоцена (~0.8 млн. л.н.) — рост биоразнообразия и широкое распространение мегацерин (*Praemegaceros verticornis*, *Praedama savini*, *Megaloceros* и др.)

(7) середина среднего плейстоцена (~0.4 млн. л.н.) — широкое распространение гигантского большого оленя *Megaloceros giganteus*.

В мессинии аридизация в Центральной Азии и расширение открытых пространств способствовали вселению в Европу не только мегацерин, но и многих других представителей гиппарионовой фауны.

Основные биотические события в плиоцене и плейстоцене совпадают с крупными глобальными климатическими и ландшафтно-климатическими событиями в Евразии и Центральной Азии. По данным Н. Шеклтона (Shackleton, 1995), крупнейшие глобальные похолодания были 3.6 млн. л.н. (точка G12 изотопной кривой), 2.6 млн. л.н. (точка 100), 2–1.8 млн. л.н. (точка 68), 1.2–1.0 млн. л.н. (точка 34), 0.9–0.8 млн. л.н. (точка 22), 400 тыс. л.н. (точка 10). Этим событиям соответствуют следующие изменения природной обстановки и ландшафтов в Центральной Евразии.

(1) 3.6 млн. л.н. — активизация орогенеза и усиление аридизации в Центральной Азии; расширение открытых пространств. В Забайкалье и Монголии *Orchonoseros* жил в разреженных широколиственных лесах субтропического типа в долинах, смешанных лесах в предгорьях и на нижних ярусах гор, чередующихся с более открытыми участками.

Около 3 млн. л.н. в Центральной Азии образовались первые горные ледники. Со второй половины среднего плиоцена в Байкальском регионе климат становится более континентальным и сухим, но при этом остается достаточно теплым. Ландшафты с преобладанием лесов сменились открытыми пространствами саванного типа с островными лесами (Алексеева, 2005).

(2) 2.6 млн. л.н. возник Скандинавский ледниковый щит; развитие пермафроста на северо-востоке Евразии, в Центральной Азии отмечено усиление похолодания, сезонности и аридизации, а также усиление процессов лессообразования, в Центральной Евразии и Средиземноморье сокращение лесов и расширение открытых пространств. В районе Памиро-Алтая господствовала умеренная флора, с саванноподобными формациями в предгорьях, а выше с поясом широколиственных, затем хвойных лесов, субальпийских и альпийских лугов (Пахомов,

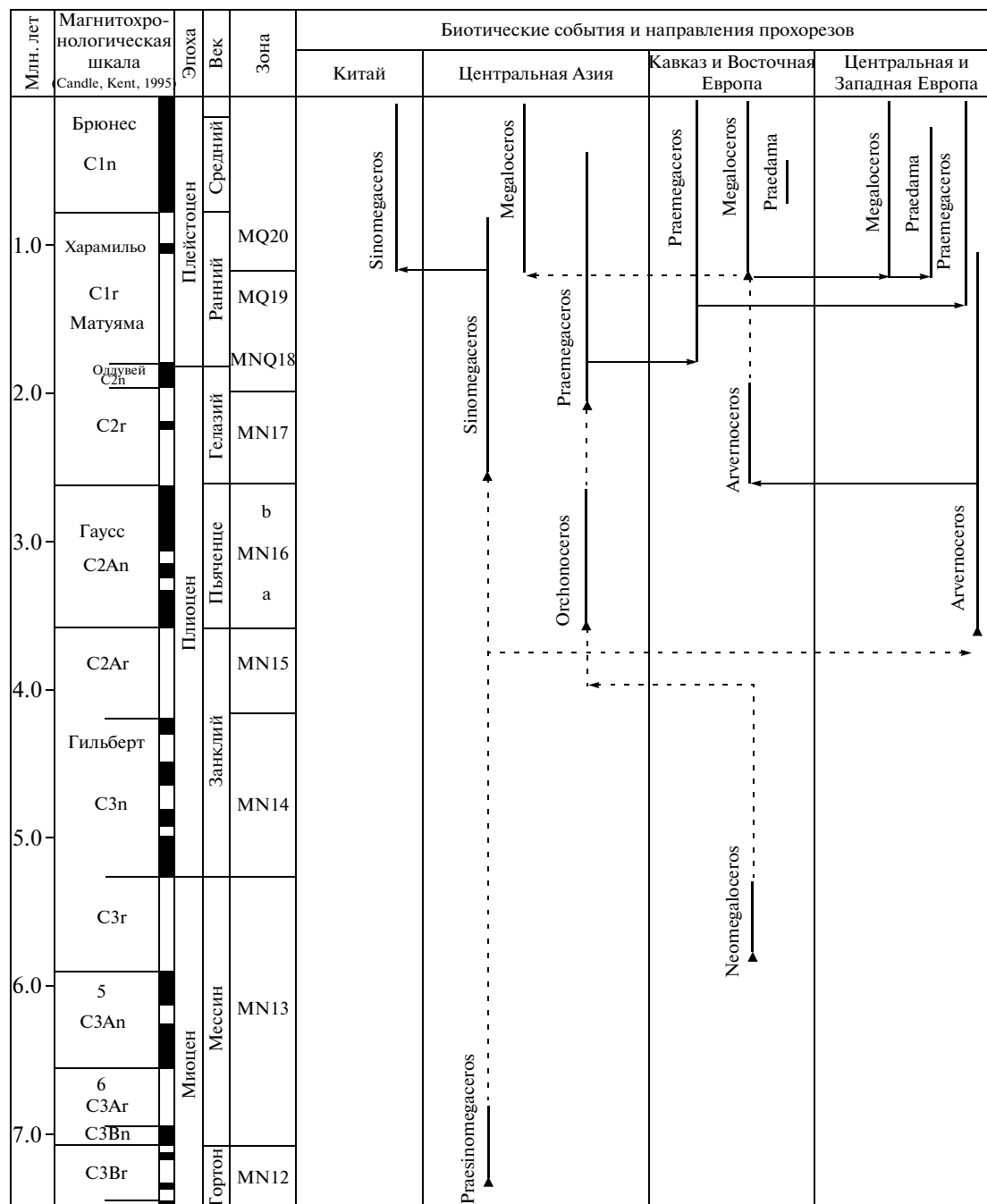


Рис. 1. Основные события в истории мегацерин и изменения окружающей среды.

1976). *Sinomegaceros*, вероятно, обитал в широколиственных лесах.

(3) 2–1.8 млн. л.н. — переход от плиоцена к плейстоцену; начало ледниково-межледниковых циклов; начало формирования тундры и тайги в высоких широтах; усиление аридизации внутри континента, формирование пустынь. В Забайкалье *Praemegaceros* жил в саванноподобных достаточно открытых и сухих биотопах.

(4) 1.2 млн. л.н. — усиление похолодания и значительное увеличение амплитуды колебаний. В межгорных впадинах и на пологих склонах Памира (Ляхути-2, ~1 млн. л.н.) *Praemegaceros* обитали в сухих саванноподобных ландшафтах, а *Sinomegaceros* — на более залесенных территориях (разреженных широколиственных листопадных лесах переходного от субтропического к умеренному типу). На юге Европы появляются олени умеренной зоны (*Megaloceros*).

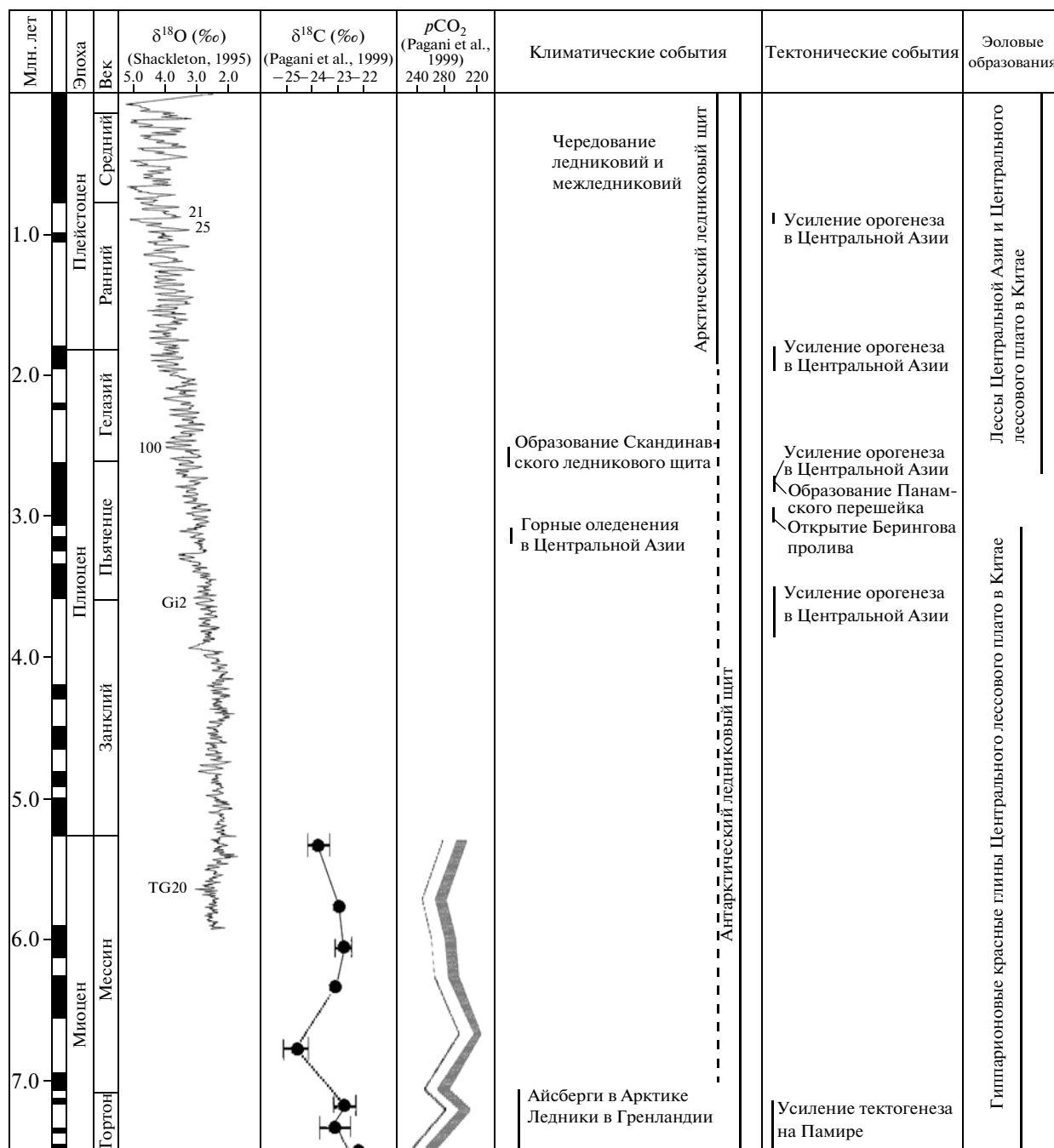


Рис. 1. Окончание.

(5) 0.8 млн. л.н. начались основные континентальные оледенения; крупная перестройка биоты; формирование субарктической фауны. В средних широтах Евразии климат был умеренно-прохладный, доминировали лесостепи. Мегацереры рода *Megaloceros* становятся более многочисленными, но доминировал в первой половине среднего плейстоцена род *Pramegaceros* (*P. verticornis*).

(6) 0.4 млн. л.н. С этого времени и до начала голоцена в средних широтах Евразии обитал гигант-

ский большерогий олень *Megaloceros giganteus*. Он населял умеренные леса, лесостепи, а в ледниковья — перигляциальные лесостепи и лесотундры.

Биотические события проходили на фоне резкого изменения тренда в сторону похолодания и увеличения амплитуды климатических колебаний. От миоцена к плейстоцену климатические сдвиги становились все более выраженными. Они способствовали ускорению процесса приспособления мегацерин к существованию во все более прохладных

условиях и повышению их толерантности в отношении температур, а также вели к элиминации или вытеснению в более южные районы теплолюбивых представителей группы. Нарастание похолодания и аридизации в Центральной Азии определило направление миграционных потоков из этого региона в Европу и на юг Азии.

В теплые интервалы плиоцена и плейстоцена содержание углерода CO₂ и метана в атмосфере было высоким. При похолоданиях содержание этих газов в атмосфере снижалось из-за снижения скорости роста растений, уменьшения их биомассы и сокращения доли высокопродуктивных биомов в экваториальных и средних широтах (Pagani et al., 1999; Ehleringer, 2005).

Направления эволюции основных линий мегацерин соответствуют общим направлениям эволюции Cervinae и в целом связаны с увеличением размеров тела, увеличением и усложнением рогов, а также прогрессивными изменениями зубной системы и конечностей. У Megacerini, как и у Cervini, увеличение веса рогов сопровождалось сокращением и утолщением пеньков, уплощением свода черепа, укорочением зароговой части и изменениями атланта-затылочного сустава (Вислобокова, 1981, 1984, 1990). Усиление опрокидывающего момента компенсировалось увеличением развала рогов, изгибом ствола, изменениями размеров, положения и направления первого и других основных отростков и появлением дополнительных. Уплотнение рогов (развитие лопаты) обеспечивало распределение все возраставшей массы рога на сравнительно небольшой длине. Лопата формировалась за счет слияния терминальных ветвей. Средний и задний отростки появлялись на поздних стадиях филогенеза и онтогенеза, но, в отличие от Cervini, первым был задний отросток.

Палеонтологические данные позволяют проследить основные эволюционные преобразования в филетических линиях мегацерин.

Филетическая линия Praesinomegaceros–Sinomegaceros хорошо зафиксирована в геологической летописи. Морфология Praesinomegaceros во многом промежуточна между морфологией Cervinitus и Sinomegaceros (Вислобокова, 1981, 1983, 1990; Vislobokova, Hu, 1990; Vislobokova, 2009a). Основные эволюционные изменения в линии следующие: 1) увеличение размеров, 2) усиление уплощения первого отростка и ствола, 3) уменьшение угла медиального наклона основания первого отростка, 4) удлинение ствола и усиление его отклонения на уровне первого разветвления назад, 5) усиление разворота первого отростка и лопаты наружу, 6) усиление пахигнатии, 7) относительное удлинение ряда коренных по отношению к предкоренным (уменьшение индекса зубных сегментов), 8) увеличение высоты коронок зубов (увеличение индекса гипсодонтности). Для Sinomegaceros характерны: 1) по-

степенный переход положения основания первого отростка из вертикального (вдоль переднего края ствола) в медиально наклоненное (*S. tadjhikistanis*, *S. konwanlinensis*), а затем – в поперечное (взрослые *S. pachyosteus*, *S. flabellatus*); угол медиального наклона уменьшается – верхняя точка основания первого отростка постепенно сдвигается наружу и вниз; 2) расширение первого отростка из вертикальной плоскости, примерно параллельной сагиттальной плоскости головы (*S. tadjhikistanis*, *S. konwanlinensis*), постепенно переходит в вертикальную плоскость, перпендикулярную сагиттальной плоскости головы (*S. pachyosteus*, *S. flabellatus*, *S. yabei*). В ряду синомегацеросов *S. tadjhikistanis* занимал одну из низших эволюционных ступеней и, очевидно, являлся предшественником других видов.

В линии Praesinomegaceros–Sinomegaceros прослеживается постепенное приспособление к обитанию на более открытых пространствах, которые проявляется как в увеличении общих размеров, так и в изменениях в строении зубов и конечностей. Sinomegaceros tadjhikistanis из позднего плиоцена Курукская, Таджикистан, и Sinomegaceros konwanlinensis из раннего плейстоцена Конвалина, Китай, были обитателями лесов, а Sinomegaceros pachyosteus из среднего плейстоцена Китая обладал адаптациями к жизни в более открытых ландшафтах. Череп *S. pachyosteus* из Чжоукоудяня (Loc. 1) имел сильно выступающие в стороны глазницы и был сужен перед предкоренными. Значения δ¹³C эмали зубов показывают, что он питался преимущественно C₃-содержащими растениями (включающими деревья, кустарники и травы C₃); количество теплолюбивых трав C₄ в это время в регионе значительно сократилось (Gabaordi et al., 2005). У Sinomegaceros yabei из позднего плейстоцена Японии сильнее выражены адаптации к грейзингу, для него была характерна смешанноядность (Made, Tong, 2008). В ходе эволюции у синомегацеросов общие размеры увеличиваются, индекс зубных сегментов уменьшается, гипсодонтность зубов усиливается, дополнительные элементы в строении зубов сокращаются, стили и столбики становятся тоньше, а эмаль зубов тоньше и плотнее. Длина метаподий увеличивается, но их массивность остается довольно большой. Индексы массивности метаподий и индексы ширины дистального отдела в этой линии обычно превышают показатели у представителей других линий.

Филетическая линия Arvernoceros–Megaloceros связана близким родством с линией Praesinomegaceros–Sinomegaceros. Форма и ориентировка первого отростка у Arvernoceros близки к таковым у Praesinomegaceros. Преобразования рогов в линии Arvernoceros–Megaloceros предполагают: 1) усиление развала рогов, 2) разворот первого отростка и лопаты наружу, 3) сокращение длины первого отростка, 4) увеличение лопаты, 5) развитие заднего отростка, 6) развитие среднего отростка. Увеличение лопаты и усиление развала сопровождалось слабым сворачи-

ванием верхней половины рога (левого рога по часовой стрелке, а правого — против), которое вело к постепенному развороту лопаты. Лопата поворачивалась своей наружной выпуклой стороной сначала в сторону, а затем — вперед. При развороте первого отростка наружу верхний край его основания смещался по дуге наружу, а нижний край — чуть вверх: наибольшая ось основания отростка из почти вертикального положения у *Praesinomegaceros* и *Arverno-ceros* заняла близкое к горизонтальному положение у некоторых взрослых *Megaloceros giganteus*. Более крупные и тяжелые рога, с хорошо развитой лопатой и большим развалом, имеют более сильный разворот лопаты и первого отростка.

Один из важных центров формообразования в раннем плейстоцене находился в Причерноморье. С этим центром, по-видимому, связана трансформация *Arverno-ceros* — *Megaloceros* и ответвление от этой линии рода *Praedama*. В начале раннего плейстоцена в этом регионе существовали последние *Arverno-ceros*, а во второй половине раннего плейстоцена — первые *Megaloceros*. Около 2.5 млн. л.н. *Arverno-ceros* обитал в Приазовье (Ливнецовка), около 2 млн. л.н. — в Грузии (Дманиси) (Vékua, 1995; Vékua, Lordkipanidze, 1998). В раннем плейстоцене *Arverno-ceros verestchagini* присутствовал в фауне Сальции (*Salcia*) в Молдавии (Давид, 1992, 2005; Croitor, Kostopoulos, 2004), а *Arverno-ceros cf. verestchagini* — в фауне Аполлонии (*Apollonia*) Греции (Croitor, Kostopoulos, 2004). Самые древние *Megaloceros* известны из таманской фауны (1.2–0.8 млн. л.н.) Приморска и карьера Цимбал (Верещагин, 1959; Дуброво, Капелист, 1979).

В линии *Arverno-ceros*—*Megaloceros* прослеживается постепенное развитие приспособлений к обитанию во все более открытых ландшафтах. *Arverno-ceros ardei* из среднего плиоцена Западной Европы был лесным обитателем. Он имел низкоронковые щечные зубы, с расширяющимися к основанию коронок столбиками и стилиями и хорошо развитым цингулумом и складкой протокона. В экогенезе рода *Megaloceros*, пришедшего на смену роду *Arverno-ceros*, лесные формы постепенно преобразовывались в лесостепные. У гигантского большерога оленя *Megaloceros giganteus*, появившегося в конце минделя (~400 тыс. л.н.), лесные и лесостепные формы могли существовать одновременно в разных ландшафтах и могли сменять друг друга во времени в одном регионе при смене ландшафтно-климатических условий (Lister, 1994; Made, 2006; Made, Tong, 2008). Как и для поздних представителей филогенетической линии *Praesinomegaceros*—*Sinomegaceros*, для *Megaloceros giganteus* была характерна смешанность. У ранних популяций *Megaloceros giganteus* адаптации к грейзингу выражены слабее, чем у поздних (Lister, 1994). По пропорциям конечностей *Megaloceros giganteus* приближался к животным, адаптированным к дистанционному бегу, в

частности к северному оленю *Rangifer tarandus* (Geist, 1986).

Praedama является боковой ветвью линии *Arverno-ceros*—*Megaloceros*. Эта ветвь отделилась, по-видимому, не позднее 1 млн. л.н. Ван дер Мадэ и Тун (Made, Tong, 2008) предполагают, что дивергенция произошла около 1.2 млн. л.н. на уровне морфотипа *Praedama aff. savini* из Либакоса, Греция. Эта примитивная форма с неразвитой лопатой отличалась от *Praesinomegaceros* более высоким положением первого отростка и более сильным наклоном передней терминальной ветви вперед, а задней терминальной ветви (окончания ствола) назад. Большинство представителей рода *Praedama* были адаптированы к существованию в разреженных лесах. Вид *Praedama savini* по своим пищевым адаптациям, возможно, был довольно близок к *Praesinomegaceros*, хотя по уровню развития адаптаций к грейзингу намного превосходил его.

Филогенетические связи *Praesinomegaceros* и линии *Orchoceros*—*Praemegaceros*, хорошо прослеживаются по строению зубной системы и конечностей и менее четко по строению рогов (Вислобокова, 1979, 1981, 1990; Vislobokova, 1990a). *Neomegaloceros*, с высоким положением первого отростка и развитым задним отростком, как будто больше подходит на роль предка этой линии, но для уточнения этого вопроса данных пока недостаточно.

Рода *Orchoceros* и *Praemegaceros* имели высоко расположенный первый отросток, а у некоторых *Praemegaceros*, кроме того, дополнительный отросток ближе к розетке. Степень развития и положение этих отростков у *Praemegaceros* очень изменчивы (Kahlke, 1956). На рогах *Praemegaceros*, кроме того, присутствуют средний и задний отростки. Морфология черепа и высокое положение первого отростка сближают *Orchoceros gromovi* из среднего плиоцена Шамара и Удунги (Вислобокова, 1983) и *Praemegaceros solilhacus* из Орсе, Испания (Menéndez, 1987). Отсутствие базальных отростков у ранне- и среднеплейстоценовых мегацерин группы *verticornis* иногда объясняют их редукцией (Soergel, 1927; Кальке, 1971). Сходная морфология нижней части рога *O. gromovi* трактуется нами как высокое положение первого отростка, а не как редуцированный второй отросток. Высокое положение первого отростка у *Orchoceros* может быть следствием изменчивости высоты первого разветвления в ряду предков (у *Cervavitus* и *Praesinomegaceros*). Высота первого разветвления у *Orchoceros* по сравнению с *Praesinomegaceros* увеличилась, возможно, из-за сильного отгиба ствола в сторону. В процессе эволюции роль первого отростка как противовеса на рогах такого типа становилась несущественной, и он постепенно уменьшался. Постепенное уменьшение первого отростка в линии *Arverno-ceros*—*Megaloceros*, по-видимому, тоже связано с

изменением положения рогов (от отогнутых кзади к расходящимся в стороны). Переход от *Orchonoceros* к *Praemegaceros* сопровождался небольшим сворачиванием и разворотом рога и изгибом ствола, смещением первого отростка на внутренний край ствола.

Начальный сдвиг к обитанию в более открытых и сухих ландшафтах в линии *Orchonoceros*—*Praemegaceros* был более сильным, чем в остальных линиях. Экогенез ее поздних представителей достиг более высокой стадии. *Orchonoceros gromovi* из среднего плиоцена Монголии и Забайкалья был хорошо приспособлен к жизни в условиях разреженных лесов и лесостепей и передвижению по довольно твердым грунтам. Он имел стройные метаподии средней длины и удлинённые третьи фаланги. Сменившие его представители рода *Praemegaceros* были обитателями достаточно открытых пространств, травянистые растения составляли значительную долю в их питании. Они имели прогрессивное (угловатое) строение рога и относительно высокое тело нижней челюсти. Высококоронковые зубы *Praemegaceros verticornis* были хорошо приспособлены для перетирания достаточно жесткой пищи, а конечности — для передвижения по довольно твердым грунтам. По строению рога *Praemegaceros verticornis* похож на *Cervus* и *Elaphurus*, но длина этой части черепа у него меньше.

Наряду с тремя основными филогенетическими линиями мегацерин (*Praesinomegaceros*—*Sinomegaceros*, *Orchonoceros*—*Praemegaceros* и *Arvernoceros*—*Megaloceros*), главное направление экогенеза которых было связано с постепенным освоением более сухих биотопов, существовали отдельные ветви, представители которых предпочитали влажные биотопы. Но и у них в процессе эволюции произошел определенный сдвиг к обитанию в более открытых пространствах. *Megaceroides algericus* из позднего плейстоцена Алжира и Марокко был браузером, обитавшим во влажных саваннах (Abbazzi, Masini, 1997; данные Э. Чернова: Geist, 1999).

Необычные для мегацерин адаптации к обитанию в горных условиях приобрел род *Candiacervus*: коротконогая карликовая позднеплейстоценовая форма Крита *Candiacervus* sp. II по пропорциям скелета напоминала горных козлов (Van der Geer et al., 2006).

Географическое распространение

В Центральной Евразии находились основные формообразующие центры мегацерин, откуда они расселялись в Западную Европу и Восточную Азию и где подвергались дальнейшим эволюционным преобразованиям. В Западной Европе в плейстоцене дисперсии проявили себя как важный эволюционный фактор, ускоряющей эти преобразования.

В миоцене, плиоцене и плейстоцене четко выражена зависимость дисперсионных событий от глобальных изменений климата и крупных региональных ландшафтно-климатических событий. В плейстоцене распространение и миграции мегацерин были подчинены изменениям биомов под воздействием сменявшихся друг друга холодных и теплых эпох.

Важнейшими дисперсионными событиями мегацерин в Евразии были следующие (рис. 2):

1. Конец позднего миоцена — расселение мегацерин из Центральной Азии в Северное Причерноморье; распространение там рода *Neomegaloceros*; формы, морфологически близкие к базальным мегацеринам, в мессинии при усилении похолодания и аридизации распространились из Центральной Азии на юг Восточной Европы и дали начало роду *Neomegaloceros* (рис. 3).

2. Начало среднего плиоцена — первое вселение мегацерин на территорию Западной Европы (*Arvernoceros*, Этуэр, Франция, Виллароя, Виалетт, Испания, MN16);

Древнейший *Arvernoceros* — *A. ardei* — известен из среднего плиоцена (раннего виллафранка) Франции (Этуэр, Виалетт) и Испании (Виллароя) (Heintz, 1970). В позднем плиоцене ареал *Arvernoceros* сместился на юг Восточной Европы (Ливенцовка, Приазовье) (Байгушева, 1994; Титов, 2008). Наиболее поздние представители этого рода обитали в Закавказье, Молдавии и Греции (Давид, 1992, 2005; Байгушева, 1994; Croitor, Kostopoulos, 2004) (рис. 4).

3. Ранний плейстоцен (поздний виллафранк) (~1.5 млн. л.н.) — вселение *Praemegaceros* из Азии (Забайкалье) и Восточной Европы в Юго-Восточную Европу (*Rotbav-Silvestru*, Румыния) и в Западную Европу (*Pietrafitta*, *Val di Chiana*, *Colle Curti*, Италия);

В Восточной Европе наиболее древние представители рода — *Praemegaceros* sp. (= *Eucladoceros* sp.: Алексеева, 1977, табл. XX, фиг. 1, 3, 4) из псекупского фаунистического комплекса на Украине (Долинское). В раннем плейстоцене *Praemegaceros obscurus* распространился от Великобритании до Молдовы (Azzaroli, 1953; Abbazzi et al., 1999; Abbazzi, 2004). Около 1.2 млн. л.н. его сменил *Praemegaceros verticornis*. Этот вид обитал в раннем — среднем плейстоцене от Великобритании и Испании до Причерноморья и Израиля (Кальке, 1971; Geraads, 1986), в Западной Европе он существовал вплоть до голоцена. Последние представители *P. verticornis* жили на Апеннинском полуострове около 458—366 тыс. л.н. (*Fontana Ranuccio*) (Abbazzi, 2004) (рис. 5).

Другая линия рода *Praemegaceros*—*Praemegaceros solilhacus* (Robert, 1829) — известна с конца раннего плейстоцена: Солильяк, Франция (эпизод Харамильо) (Thouveny, Bonifay, 1984), Пирро-Норд (*Pirro Nord*), Италия, ~ 1.3 млн. л.н. (*P. aff. solilhacus*: Abba-

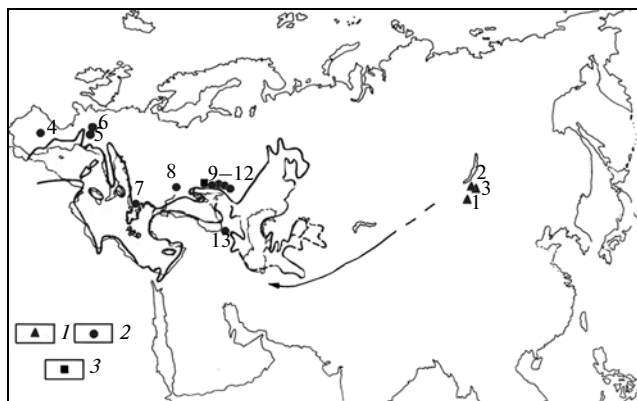


Рис. 4. Местонахождения *Orchonoceros* (1), *Arvernoceros* (2) и *Megaloceros* (3) в среднем плиоцене–раннем плейстоцене.

Обозначения местонахождений: 1 – Шамар; 2 – Улунга; 3 – Береговая; 4 – Виллароя; 5 – Виалетт; 6 – Этуэр; 7 – Апполония; 8 – Сальчия; 9 – Хапры; 10 – Ливенцовка; 11 – Морская; 12 – Воловая Балка; 13 – Дманиси; 14 – Приморск (Ногайск).

5. Граница виллафранка и галерия (~1.2 млн. л.н.) – распространение *Sinomegaceros* из внутренних районов Азии (Памир) на юго-восток Китая (Конванлин).

Ареал *Sinomegaceros* в Азии занимал территории от 50° до 25° с.ш. от Памира до островов Японии. В Китае синомегацеросы распространились из Центральной Азии. Древнейшие *Sinomegaceros* – *S. konwanlinensis* – известны из Конванлина (Гунванлин, Gongwangling), Шэньси, вместе с *Homo erectus* (ланьяньский человек). Около 1 млн. л.н. на смену *S. konwanlinensis* пришел *S. pachyosteus*.

6. Граница раннего и среднего плейстоцена (~0.8 млн. л.н.) – смещение западной границы ареала *Sinomegaceros* из внутренних районов Азии (Памир) на территорию Восточной и Юго-Восточной Азии.

На рубеже раннего и среднего плейстоцена западная граница ареала *Sinomegaceros* сместилась на восток, с этого времени синомегацеросы обитали только на территории Китая и Японии (Zdansky, 1925, 1928; Young, 1932; Teilhard de Chardin, 1936; Teilhard de Chardin, Pei, 1941; Hu, Qi, 1978; Wei, 1983; Made, Tong, 2008). Синомегацеросы были многочисленны в среднем плейстоцене и входили в число основных объектов охоты “пекинского человека” *Homo erectus* (= *Sinanthropus pekinensis*) в Чжоукоудяне 1 (Zhoukoutien, Loc. 1, ~0.8–0.3 или 0.69–0.42 млн. л.н.). *Sinomegaceros ordosianus* известен из позднего плейстоцена Шараоссогола, Ордос в Маньчжурии. Культурный слой имеет датировки 35340 ± 1900 и 50–37 тыс. лет (Huang, Hou, 1998). *S. yabei* был распространен в Японии со второй половины среднего плейстоцена до конца плейстоце-

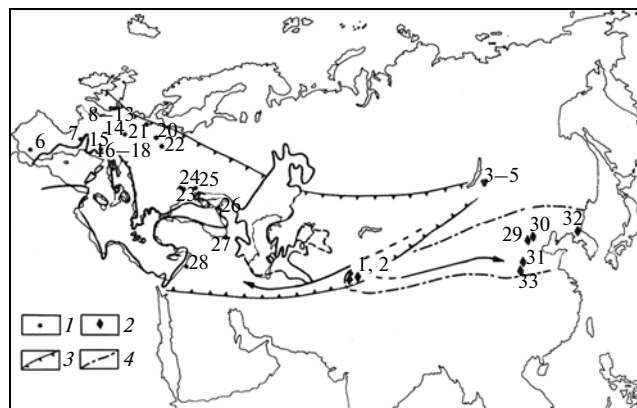


Рис. 5. Ареалы и основные местонахождения *Sinomegaceros* (1, 3) и *Praemegaceros* (2, 4) в позднем плиоцене–среднем плейстоцене и возможные пути проходов.

Обозначения местонахождений: 1 – Куруксай; 2 – Лахути-2; 3 – Ключево (Итанца); 4 – Засухино 1; 5 – Засухино 2; 6 – Гренада; 7 – Солильяк; 8 – Пейкфилд; 9 – Мандсли; 10 – Сайдстренд; 11 – Кромер; 12 – Западный Рантон; 13 – Восточный Рантон; 14 – Мосбах; 15 – Кортильоне-Монферрато; 16 – Валь ди Чьяна; 17 – Пьетрафитта; 18 – Колле Курти; 19 – Исерния; 20 – Фойгштедт; 21 – Бильсхаузен; 22 – Зюссенборн; 23 – Рени; 24 – Долинское; 25 – Тирасполь; 26 – Сенная; 27 – Ахалкалаки; 28 – Латамне; 29 – Чжоукоудянь 1; 30 – Чжоукоудянь 13; 31 – Лаочуан; 32 – Сианьюань; 33 – Конвалин.

на (Shikama, Tsugawa, 1962; Otsuka, Shikama, 1977; Made, Tong, 2008).

7. Граница раннего и среднего плейстоцена (граница раннего и среднего галерия) (~0.8 млн. л.н.) – вселение *Praedama savini* на Апеннинский полуостров (Gliozzi et al., 1997).

Вид *P. savini* (= *Megacerooides savini*) вселился на Апеннинский полуостров в среднем галерия (Isernia, около 700 тыс. л.н. (Gliozzi et al., 1997). В Великобритании этот вид существовал в кромере около 500 тыс. л.н. (Lister, 1986).

8. Средний плейстоцен (конец минделя) (~400 тыс. л.н.) – распространение *Megaloceros giganteus*.

С этого времени *M. giganteus* широко распространился в Евразии минделя (Reynolds, 1929; Theinius, 1958; Lister, 1986; Gonzalez et al., 2000; Stuart et al., 2004; Made, Tong, 2008). Ареал *Megaloceros giganteus* в позднем плейстоцене занимал значительную территорию Северной Евразии от 55°–60° до 45° с.ш., а в Западной Европе до 35° с.ш. и протягивался от Великобритании до Забайкалья (Щеглова, 1950, 1958; Stuart et al., 2004) (рис. 6). Среди мегацерин *Megaloceros giganteus* обладал наибольшей толерантностью по отношению к изменявшимся особенностям окружающей среды. В среднем плейстоцене этот вид сосуществовал с представителями сингийской и хозарской фаун, в позднем плейсто-

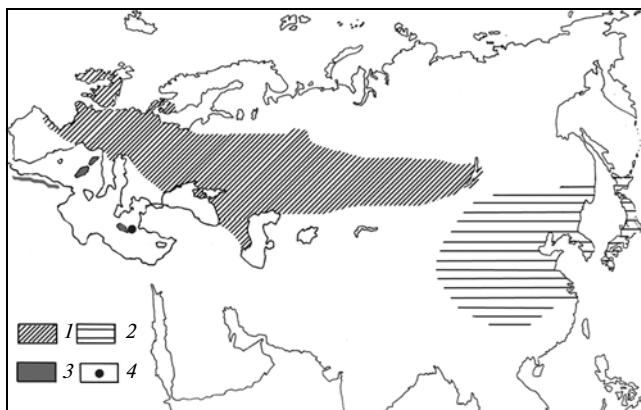


Рис. 6. Ареалы мегацерин в позднем плейстоцене. Обозначения: 1 – *Megaloceros giganteus* (по Stuart et al., 2004); 2 – *Sinomegaceros*; 3 – *Praemegaceros*; 4 – *Candiaceruus*.

цене – с палеарктическими копытными мамонтового комплекса, в начале голоцена – с оленями современной фауны. В среднем плейстоцене он обитал в полуоткрытых ландшафтах, в хозарское время – в лесостепях и на границе лесостепей и степей, в позднем плейстоцене – в продуктивных перигляциальных лесостепях и лесотундре. Во время ледниковой численность и ареал этого вида сокращались. Он населял биомы с высокой первичной продуктивностью (Lister, 1994; Moen et al., 1999) и развитой древесной и кустарниковой растительностью на равнинах, слабо холмистых территориях, предгорьях, нижних ярусах гор, куда заходил по долинам рек. Поздние популяции вида по уровню адаптации к холодному климату, возможно, приближались к маралу или вапити (Geist, 1999). В начале голоцена популяции *Megaloceros giganteus* сохранялись в отдельных рефугиумах, в частности в Ирландии и на юге Урала (Mitchell, Parkes, 1949; Косинцев, 2003; Stuart et al., 2004; Маркова и др., 2008; Chritz et al., 2009). По костям из двух местонахождений в Ирландии получены радиоуглеродные даты 9430 ± 65 и 9225 ± 85 л.н. (Gonzales et al., 2004), а из пяти местонахождений Среднего Урала – от 10260 ± 55 до 6816 ± 35 (Stuart et al., 2004). Значения ^{13}C и ^{18}O в эмали зубов M^2 и M^3 у *Megaloceros giganteus* из Ирландии, более высокие, чем у современных *Cervus elaphus* и *Dama dama*, показали, что в составе кормов была значительная доля трав (grass) и разнотравья (forb), и позволили предположить, что сокращение кустарниково-древесной растительности в раннем дриасе и недостаточная калорийность питания привели к исчезновению там этого вида (Chritz et al., 2009).

Чередование холодных и теплых эпох влияло на природную обстановку. Расширение зоны бореальных лесов с каждым последующим циклом способствовало все более широкому распространению современных видов (благородного оленя *Cervus elaphus*, лося *Alces alces*, косули *Capreolus pygargus*) и постепенному вытеснению с территории Северной Евразии типичных представителей мамонтового комплекса и *Megaloceros giganteus*. Островные рефугиумы, по-видимому, не обладали необходимым уровнем первичной продуктивности для поддержания обитавших в них видов мегацерин, а континентальные оказались более благоприятны для других, процветающих в современных фаунах оленей.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН “Биоразнообразие” и “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” и проектов РФФИ 08-04-00483а и 11-04-00933а.

Работа выполнена в рамках программ Президиума РАН “Биоразнообразие” и “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” и проектов РФФИ 08-04-00483а и 11-04-00933а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.В. Эволюция природной среды Западного Забайкалья в позднем кайнозое (по данным мелких млекопитающих). М.: ГЕОС, 2005. 141 с.
- Алексеева Э.В. Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири. М.: Наука, 1980. 186 с.
- Байгушева В.С. К строению черепа крупных оленей ханжирского комплекса // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 236–252.
- Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
- Вислобокова И.А. Новый олень из плиоцена Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1979. Вып. 8. С. 31–38.
- Вислобокова И.А. К вопросу о ранней эволюции мегацерин // Палеонтол. журн. 1981. № 4. С. 105–117.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Монголии. М.: Наука, 1983. 74 с.
- Вислобокова И.А. Об основных направлениях эволюции оленей // Палеонтол. журн. 1984. № 4. С. 88–98.
- Вислобокова И.А. Семейство Cervidae // Биостратиграфия позднего плиоцена – раннего плейстоцена Таджикистана (по фауне млекопитающих). М.: Наука, 1988. С. 72–97.
- Вислобокова И.А. Ископаемые олени Евразии. М.: Наука, 1990. 208 с.
- Вислобокова И.А., Лавров А.В. Древнейшие кабарги рода *Moschus* на территории России и их значение для уточнения эволюции и родственных отношений семейства Moschidae // Палеонтол. журн. 2009. № 2. С. 87–99.
- Давид А.И. Новый вид оленя (Cervidae, Mammalia) из позднеплиоценовых отложений Молдовы // Изв. АН Молд ССР. Сер. биол. и хим. наук. 1992. № 1. С. 67–68.
- Давид А.И. Макротерофауна древнеаллювиальных плио-плейстоценовых отложений Салчинского местонахождения (Республика Молдова) // Проблемы палеонтологии и археологии юга России и сопредельных территорий. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2005. С. 19–21.
- Девяткин Е.В. Кайнозой Внутренней Азии. М.: Наука, 1981. 196 с.
- Девяткин Е.В., Малаева Е.М., Зажигин В.С. и др. Поздний кайнозой Монголии. М.: Наука, 1989. 213 с.

- Додонов А.Е. Четвертичный период Средней Азии. Стратиграфия, корреляция, палеогеография. М.: ГЕОС, 2002. 250 с.
- Дуброво И.А., Капелист К.В. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. М.: Наука, 1979. 160 с.
- Кальке Г.-Д. Семейство Cervidae Gray, 1821 // Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 137–156.
- Короткевич Е.Л. Позднеэоценовые олени Северного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 1970. 175 с.
- Короткевич Е.Л. Новая форма оленя из эоценовых отложений юга Украины // Вестн. зоол. 1971. № 1. С. 59–63.
- Короткевич Е.Л. История гиппарионовой фауны Восточной Европы. Киев: Наук. думка, 1988. 162 с.
- Косинцев П.А. Находки гигантского оленя (*Megaloceros giganteus* Blumenbach, 1803) в голоцене Урала // Докл. АН. 2003. Т. 390. № 2. С. 278–279.
- Маркова А.К., Кольфсхотен Т. ван, Бохнке Ш. и др. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). М.: КМК, 2008. 556 с.
- Пахомов М.М. Палеогеографическое и флористическое единство области древнего Средиземноморья // Палинология в СССР. М.: Наука, 1976. С. 112–116.
- Саблина Т.Б. Эволюция пищеварительной системы оленей. М.: Наука, 1970. 248 с.
- Титов В.В. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2008. 264 с.
- Флеров К.К. Кабарги и олени. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 225 с.
- Флеров К.К. Семейство Cervidae Gray, 1821 – олени // Основы палеонтологии. Т. 13. М.: Гос. науч.-тех. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1962. С. 368–378.
- Щеглова В.В. О систематическом положении и истории развития большерогих оленей // Докл. АН СССР. 1950. Т. 73. № 6. С. 813–816.
- Щеглова В.В. О большерогих оленях (рода *Megaloceros*) на территории СССР // Учен. зап. Беларус. гос. ун-та. Сер. геол. 1958. Вып. 43. С. 173–188.
- Abbazzi L. Remarks on the validity of the generic name *Praemegaceros* Portis 1920, and an overview on *Praemegaceros* species in Italy // Rend. Fis. Acc. Lincei. Ser. 9. 2004. V. 15. P. 115–132.
- Abbazzi L., Bonfiglio L., Marra A.C., Masini F. A revision of medium and small sized deer from the Middle and Late Pleistocene of Calabria and Sicily // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 2001. V. 40. № 2. P. 115–126.
- Abbazzi L., Croitor R., David A. *Megaceroides obscurus* (Azzaroli, 1953) (Mammalia, Cervidae) from Early Pleistocene sites of Eastern Moldova // Acta Zool. Cracov. 1999. V. 42. № 3. P. 377–392.
- Abbazzi L., Masini F. *Megaceroides solilhacus* and other deer from the Middle Pleistocene site of Isernia La Pineta (Molise, Italy) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1997. V. 35. № 2. P. 213–227.
- Ambrosetti P. Cromerian fauna of the Rome area // Quaternaria. 1967. V. 9. P. 267–283.
- Azzaroli A. The deer of the Weybourn Crag and Forest Bed of Norfolk // Bull. Brit. Museum (Natur. History). 1953. V. 2. № 1. P. 1–96.
- Azzaroli A. Il namismo nei cervi insulari // Palaeontol. Ital. 1961. V. 56. P. 1–31.
- Azzaroli A. Insularity and its effects on terrestrial vertebrates: evolutionary and biogeographic aspect // Paleontological essential of historical geology. Modena: Montanaro Galitelli Ed., 1982. P. 193–213.
- Azzaroli A. Forest Bed elks and giant deer revisited // Zool. J. Linn. Soc. 1994. V. 112. P. 119–133.
- Azzaroli A., Mazza P. On the possible origin of the giant deer genus *Megaceroides* // Rend. Atti Accad. Lincei. Ser. 9. 1992. V. 3. P. 23–32.
- Azzaroli A., Mazza P. Large Early Pleistocene deer from Pietrafitta lignite mine, Central Italy // Palaeontol. Ital. 1993. V. 80. P. 1–24.
- Benzi V., Abbazzi L., Bartolomei P. et al. Radiocarbon and U-series dating of the endemic deer *Praemegaceros cazioti* (Deperet) from “Grotta Juntu”, Sardinia // J. Archaeol. Sci. 2007. V. 34. № 5. P. 790–794.
- Bredenkamp G.J., Spada F., Kazmierczak E. On the origin of northern and southern hemisphere grasslands // Plant Ecology. 2002. V. 163. P. 209–229.
- Cande S.C., Kent D.V. Revised calibration of the geomagnetic polarity timescale for the Late Cretaceous and Cenozoic // J. Geophys. Res. 1995. V. 100. № 4. P. 6093–6095.
- Chritz K.L., Dyke G.J., Zazzo A. et al. Palaeobiology of an extinct Ice Age mammal: stable isotope and cementum analysis of giant deer teeth // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 2009. V. 282. P. 133–144.
- Croitor R., Kostopoulos D.S. On the systematic position of the large-sized deer from Apollonia, Early Pleistocene, Greece // Paläontol. Z. 2004. Bd 78. H. 1. P. 137–159.
- Deng T. Chinese Neogene mammal biochronology // Vertebr. Palasiat. 2006. V. 44. № 2. P. 143–163.
- De Vos J. The endemic Pleistocene deer of Crete // Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Natuurk. 1984. V. 31. P. 1–110.
- Ehleringer J.R. The influence of atmospheric CO₂, temperature, and water on the abundance of C₃/C₄ taxa // A history of atmospheric CO₂ and its effect on plants, animals, and ecosystems. N.Y.: Springer, 2005. P. 214–231.
- Gabaordi M., Deng T., Wang Y. Middle Pleistocene climate and habitat change at Zhoukoudian, China, from carbon and oxygen isotopic record from herbivore tooth enamel // Quatern. Res. 2005. V. 63. № 3. P. 329–338.
- Geist V. The paradox of the great Irish stags // Natur. History. 1986. V. 95. № 3. P. 54–65.
- Geist V. Deer of the World: their evolution, behaviour and ecology. Shrewsbury: Swan Hill, 1999. 421 p.
- Geraads D. Les ruminants de Pléistocène d'Oubeidiyeh (Israel) // Mém. Trav. Centre rech. franc. Jérusalem. 1986. V. 5. P. 143–181.
- Gliozzi E., Abbazzi L., Argenti P. et al. Biochronology of selected mammals, molluscs and ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of art // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 1997. V. 103. № 3. P. 369–388.
- Gonzalez S., Kitchener A.C., Lister A.M. Survival of the Irish elk into the Holocene // Nature. 2000. V. 405. P. 753–754.
- Hadjouis D. *Megaceroides algericus* (Lydekker, 1890) du gisement des Phacocheres (Alger, Algérie). Étude critique de la position systématique de *Megaceroides* // Quaternaire. 1990. V. 3–4. P. 247–258.

- Heintz E.* Les cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. T. 1 // Mém. Mus. Nat. Hist. Natur. Sér. 5. 1970. V. 22. P. 1–303.
- Hu Ch., Qi T.* Gongwangling Pleistocene mammalian fauna of Lantian, Shaanxi // Palaeontol. Sin. New Ser. C. 1978. V. 155. P. 1–64.
- Huang W., Hou Y.* A perspective on the archaeology of the Pleistocene-Holocene transition in North China and the Qinghai-Tibet Plateau // Quatern. Intern. 1998. V. 49/50. P. 117–127.
- Joleaud L.* Cervus (Megaceroides) algericus Lydekker // C.R. Soc. Biol. Marseille. 1914. V. 76. P. 737.
- Kahlke H.D.* Der altpleistozäne Verticornis-Kreis und Frage der Entstehung der Riesenhirsche (Megaceros) // Hallesches Jb. Mitteldeutsch. Erdgesch. I. 1951. S. 174–179.
- Kahlke H.D.* Die Cervidenreste aus den altpleistozänen Ilmkiesen von Süßenborn bei Weimar. Berlin: Akademie-Verlag, 1956. 62 S.
- Kahlke H.D.* Die Cerviden-Reste aus den Tonen von Voigstedt in Thüringen // Paläontol. Abh. Abt. A. 1965. Bd 2. Hf 2/3. S. 379–426.
- Kahlke H.D., Hu Ch.* On the distribution of Megaceros in China // Vertebr. PalAsiat. 1957. V. 1. № 4. P. 273–283.
- Lister A.M.* New results on deer from Swanscombe, and the stratigraphical significance of deer in the Middle and Upper Pleistocene of Europe // J. Archaeol. Sci. 1986. V. 13. P. 319–338.
- Lister A.M.* The evolution of the giant deer, *Megaloceros giganteus* (Blumenbach) // Zool. J. Linn. Soc. 1994. V. 112. P. 65–100.
- Lister A.M., Edwards C.J., Nock D.A.W. et al.* The phylogenetic position of the “giant deer” *Megaloceros giganteus* // Nature. 2005. V. 438. P. 850–853.
- Made J. van der.* The evolution and biogeography of the Pleistocene giant deer *Megaloceros giganteus* (Cervidae, Mammalia) // Cour. Forsch. Senckenb. 2006. Bd 256. S. 117–129.
- Made J. van der, Tong H.W.* Phylogeny of the giant deer with palmate brow tines *Megaloceros* from West and Sino-megaceros from East Eurasia // Quatern. Intern. 2008. V. 179. № 1. P. 135–162.
- Malatesta A.* Dwarf deer and other Late Pleistocene fauna of the Simonelli Cave in Crete // Accad. Naz. Sci. Cultura. 1980. № 249. P. 1–97.
- Menéndes E.* Cérvidos del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena-2, Orce (Granada, España) // Paleontol. Evol. 1987. V. 1. P. 129–181.
- Mitchell G.F., Parkes H.M.* The giant deer in Ireland // Proc. Roy. Irish. Acad. Ser. B. 1949. V. 52. P. 219–314.
- Moen R.A., Pastor J., Cohen Y.* Antler growth and extinction of Irish elk // Evol. Ecol. Res. 1999. V. 1. P. 235–249.
- Otsuka H., Shikama T.* Studies on fossil deer of the Takao collection (Pleistocene deer fauna in the Seto Inland Sea, West Japan – part 1) // Bull. Nat. Sci. Museum. 1977. V. 3. № 1. P. 39–40.
- Pagani M., Freeman K.H., Arthur M.A.* Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C₄ grasses // Science. 1999. V. 285. P. 876–879.
- Palombo M.R.* Large Pleistocene mammals on the Mediterranean islands // Vie Milieu. 1996. V. 46. № 3/4. P. 365–374.
- Palombo M.R.* Insularity and its effects // Quatern. Intern. 2008. V. 182. № 1. P. 1–5.
- Pohlig H.* Die Cerviden des thüringischen Diluvialtravertins // Palaeontogr. 1892. Bd 39. S. 215–263.
- Popov S.V., Rögl S.V., Rozanov A.Y. et al.* Lithological-paleogeographic maps of Paratethys // Cour. Forsch. Senckenb. 2004. Bd 250. P. 1–46.
- Qiu Zh.* Quaternary environmental changes and evolution of large mammals in North China // Vertebr. PalAsiat. 2006. V. 44. № 2. P. 110–132.
- Qiu Z.X., Qiu Z.D.* Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1995. V. 116. P. 41–70.
- Radulesco C., Samson P.* Sur un nouveau cerf mégacérin du Pléistocène moyen de la dépression de Brasov (Roumanie) // Geol. Romana. 1967. V. 6. P. 317–344.
- Retallack G.J.* Cenozoic expansion of grassland and global cooling // J. Geol. 2001. V. 109. P. 407–426.
- Reynolds S.H.* The British Pleistocene Mammalia. V. 3. Pt. 3. The giant deer // Palaeontogr. Soc. London. Monogr. 1929. V. 81. P. 1–62.
- Scarpe C., Hester A.* Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics // The ecology of browsing and grazing. Ecol. Studies. 2008. V. 195. P. 217–261.
- Schlosser M.* Die fossilen Cavicornier Säugetiere Chines // Abh. Kgl. Bayer. Acad. Wiss. 1903. Bd 22. Abt. 1. S. 1–221.
- Shackleton N.J.* New data on the evolution of Pliocene climatic variability // Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origin. New Haven: Yale Univ. Press, 1995. P. 242–248.
- Shikama T., Okafuji G.* Quaternary cave and fissure deposits and their fossils in Akyyosi District // Sci. Rep. Yokohama Nat. Univ. Sect. 2. 1958. V. 7. P. 43–103.
- Shikama T., Tsugawa S.* Megacerid remains from Gunma Prefecture, Japan // Bull. Natur. Sci. Museum. 1962. V. 6. № 1. P. 1–13.
- Soergel W.* Cervus megaceros mosbachensis n. sp. und die Stammesgeschichte der Riesenhirsche // Abh. Senck. Naturforsch. Ges. 1927. Bd 39. S. 365–407.
- Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G., Lister A.M.* Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth // Nature. 2004. V. 431. № 7. P. 684–689.
- Thenius E.* Geweihjüngendstadien des eiszeitlichen Reisenhirsches, *Megaloceros giganteus* (Blum.) und ihre phylogenetische Bedeutung // Acta Zool. Cracov. 1958. V. 2. P. 707–721.
- Teilhard de Chardin P.* Fossil mammals from Locality 9 of Choukoutien // Palaeontol. Sin. Ser. C. 1936. V. 7. № 4. P. 5–70.
- Teilhard de Chardin P., Pei W.C.* The fossil mammals from Locality 13 of Choukoutien // Palaeontol. Sin. New Ser. C. 1941. V. 11. P. 1–119.
- Thouveny N., Bonifay E.* New chronological data on European Plio-Pleistocene faunas and hominid occupation sites // Nature. 1984. V. 308. P. 355–358.
- Van der Geer A.A.E., De Vos J., Lyras G.A., Dermitzakis M.D.* New data on the Pleistocene Cretan deer *Candiacervus*

- sp. II (Mammalia, Cervinae) // *Cour. Forsch. Senckenb.* 2006. Bd 256. P. 131–137.
- Vekua A.K.* Die Wirbeltierfauna des Villafranchium von Dmanisi und ihre biostratigraphische Bedeutung // *Rom.-German. Zentralmus. Jb.* 1995. Bd 42. P. 77–180.
- Vekua A.K., Lordkipanidze D.* The Pleistocene paleoenvironment of the Transcaucasus // *Quaternaire.* 1998. Bd 9. P. 261–266.
- Vislobokova I.* A new species of the Megacerini (Cervidae, Artiodactyla) from the Late Miocene of Taralyk-Cher, Tuva (Russia), and remarks on relationships of the group // *Geobios.* 2009a. V. 42. P. 397–410.
- Vislobokova I.* The most ancient megacerine deer from the Late Miocene of Siberia and its implications to the evolution of the group // *Palaeoworld.* 2009b. V. 18. P. 278–281.
- Vislobokova I.A., Hu Ch.* On the evolution of megacerines // *Vertebr. Palasiat.* 1990. V. 28. № 2. P. 150–158.
- Wei Q.* A new Megaloceros from Nichowan Beds // *Vertebr. Palasiat.* 1983. V. 21. № 1. P. 87–95.
- Young C.C.* On the Artiodactyla from the Sinanthropus site at Choukoutien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1932. V. 8. № 2. P. 1–159.
- Zdansky O.* Fossile Hirsche Chinas // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1925. V. 2. № 3. P. 1–93.
- Zdansky O.* Die Säugetiere der Quartärfauna von Choukoutien // *Palaeontol. Sin. Ser. C.* 1928. V. 5. № 4. P. 1–146.

Historical Development and Geographical Distribution of Giant Deer (Cervidae, Megacerini)

I. A. Vislobokova

The origin, trends in adaptatiogenesis and ecogenesis of megacerines reviewed. The major phylogenetic lineages are described, the main evolutionary events are dated and compared with changes in environments. It is shown that the major evolutionary changes in megacerines developed against a background of considerable changes in environments, which corresponded to global climatic and great regional landscape–climatic events.

Keywords: Megacerini, Cervidae, Artiodactyla, Late Cenozoic, Eurasia.

УДК 569.8:555.782/4

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *DOLICHORITHECUS* (PRIMATES, COLOBIDAE) ИЗ ПЛИОЦЕНА ПРИДНЕСТРОВЬЯ

© 2011 г. Е. Н. Машенко*, В. А. Марарескул**

* Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
e-mail: evmash@paleo.ru

** Тираспольский государственный университет им. Т.Г. Шевченко, Тирасполь
e-mail: marareskul_vlad@mail.ru

Поступила в редакцию 24.11.2010 г.

Принята к печати 09.03.2011.

В постоянной смене нижних зубов вымершего рода *Dolichorithes* первыми прорезывались $m1$ и $i1$, $i2$, затем $m2$, клык, $p4$, $p3$. После прорезывания всех зубов постоянной смены прорезывался $m3$. На стадии прорезывания $p4$, $p3$ коронка $m3$ не полностью минерализована. Отличие от современных *Sarcorithes* состоит в утрате всех молочных зубов после прорезывания i и $m1$, сходство в порядке прорезывания постоянных зубов. У *Dolichorithes* толщина тела нижней челюсти не увеличивалась со времени прорезывания $m2$. Длина и высота нижней челюсти увеличивались при последующем росте горизонтальной ветви по мере формирования и прорезывания $m3$.

Летом 2009 г. одним из авторов статьи (В.М.) был найден фрагмент левой горизонтальной ветви нижней челюсти мартышкообразной обезьяны *Dolichorithes* sp. (Colobidae). Находка была сделана на гравийно-песчаном карьере в окрестностях с. Приозерное (Слободзейский район, Приднестровье) (рис. 1). Слободзейский район Приднестровья граничит с районами Одесской области (Украина) и территориями на юге Молдавии, откуда происходит большинство всех известных находок вымерших мартышкообразных обезьян позднего миоцена и плиоцена западной части Северного Причерноморья (Mashchenko, 2005; Давид, Машенко, 2009; Машенко, Марарескул, 2010).

стровья граничит с районами Одесской области (Украина) и территориями на юге Молдавии, откуда происходит большинство всех известных находок вымерших мартышкообразных обезьян позднего миоцена и плиоцена западной части Северного Причерноморья (Mashchenko, 2005; Давид, Машенко, 2009; Машенко, Марарескул, 2010).



Рис. 1. Карта района местонахождения Приозерное. Обозначения: 1 – Гребеники, 2 – Новопетровка, 3 – Великая Михайловка, 4 – Цебриково, 5 – Приозерное.

Геоморфологически местонахождение Приозерное приурочено к долине р. Кучурган, аллювиальные отложения которой коррелируют с отложениями XI плиоценовой террасы р. Днестр (Чепалыга, 1967). Терраса Кучургана подразделяется на собственно Кучурганскую и Раннекучурганскую. Возраст террас определяется ранним – средним плиоценом (Чепалыга, 2005). Предварительное определение состава фауны позвоночных местонахождения Приозерное показывает, что в ее составе присутствуют разнообразные представители отряда Lagomorpha, обычные для Молдавского фаунистического комплекса, хронологическое распространение которого определяется нижней границей MN14 и частью MN15 (Вангенгейм и др., 1995). Определение геологического возраста Приозерного по морфологии представителей рода *Promiomis* показывает, что их эволюционный уровень близок к эволюционному уровню видов биозоны MN 15 (середины раннего плиоцена) (Чепалыга и др., 2011).

Фрагмент нижней челюсти из местонахождения Приозерное – первая с начала 1990-х г., находка мартышкообразных обезьян на западе Северного Причерноморья и первая находка ископаемых приматов на территории Приднестровья (Тесаков, Машенко, 1992; Машенко, Марарескул, 2010). Морфология нижней челюсти и m1 обезьяны из Приозерного позволяет установить, что экземпляр принадлежит молодой особи *Dolichopithecus* Depéret, 1889. Это вторая находка нижней челюсти молодой особи *Dolichopithecus* из плиоцена Северного Причерноморья (Алексеева, 1964). Одной из основных целей данной работы является изучение характера и последовательности смены и прорезывания постоянных зубов и других особенностей возрастной морфологии нижней челюсти: тип формирования коронок зубов, порядок и время прорезывания зубов постоянной смены у *Dolichopithecus*. Данное исследование представляет первые данные о возрастных изменениях морфологии нижней челюсти и постоянной смены зубов на ранних стадиях онтогенеза у этого рода вымерших тонкотелых обезьян.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На нижней челюсти *Dolichopithecus* sp. из Приозерного полностью сменялись молочные зубы и прорезаются зубы постоянной смены: предкоренные зубы и клык. Постоянные резцы, первый и второй моляр уже прорезались. У современных *Cercopithecoidea* данная стадия прорезывания постоянных нижних зубов соответствует индивидуальному возрасту 3.5–4.5 лет (Swindler, 2002). Индивидуальный возраст у молодой особи *Dolichopithecus* cf. *ruscinensis*, описанной Л.И. Алексеевой (1964) из местонахождения Новопетровка (Великомихайловский район, Одесская область, Украина), по стадии прорезывания первого коренного постоянной смены, по аналогии с современными мартышкообразными

обезьянами меньше, не более 2.5–3.5 лет. Сохранившийся на экземпляре из Новопетровки зуб, является зубом постоянной смены – m1.

В статье использованы данные, приведенные Алексеевой (1964) для молодой особи *Dolichopithecus* cf. *ruscinensis* (экз. ГИН № 468/6) из местонахождения Новопетровка, слепок нижней челюсти молодой особи с m1, m2 и прорезающимися р3 и р4 (экз. ML Pp2) и слепок нижней челюсти самца (экз. FSL 40906) *D. ruscinensis* Depéret, 1889 из местонахождения Перпиньян (Франция). Как сравнительный материал использовали два фрагмента нижних челюстей взрослых особей *Dolichopithecus* sp. из местонахождения Войнычево (Великомихайловский район, Одесская область, Украина) (ПИН, №№ 355/7 и 355/9). Измерения нижней челюсти проводились механическим штангенциркулем с точностью 0.1 мм (методика Jablonski, Gu, 1991) и по стандартной антропологической методике (Левин, Рогинский, 1978). Названия элементов верхних и нижних зубов у представителей семейства *Cercopithecoidea* даны по схеме обозначений Ф. Салай и Э. Дельсон (Szalay, Delson, 1979) с дополнениями по Е.Н. Машенко (1991).

Систематика надсемейства *Cercopithecoidea* приведена по Н. Яблонски (Jablonski, 2002). В работе использована Европейская трехчленная схема расчленения континентальных отложений плиоценового периода (Стратиграфический кодекс, 2006).

Экземпляр из местонахождения Приозерное исследован в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН на томографе, Skyscane 1172. Расстояние пошаговых срезов при сканировании – 34.1 мкм, разрешение снимков – 34.1 мкм, X-ray 103 kV, 96 uA, фильтр – Al 2 мм. Pixel size = 11.44, угол вращения – 180. Rotation step (deg.) – 0.7.

Размеры коронок непрорезавшихся зубов установлены по данным компьютерной томографии. Погрешность измерений зубов внутри костной альвеолы нижней челюсти составляет 0.05 мм.

Обозначение “~” в табл. 1 показывает, что измерение произведено с поправкой или указанный размер реконструирован. Верхние и нижние постоянные зубы – резцы, клыки, предкоренные и коренные – обозначаются как I, C, P, M и i, c, p, m (соответственно). Верхние и нижние зубы молочной смены (сменяющиеся зубы) обозначаются как DI, DC, DM и di, dc, dm (соответственно). Левые и правые нижние резцы постоянной смены обозначены как i1 sin, i2 sin, i1 dex, i2 dex (соответственно).

В статье приняты следующие сокращения: FSL – Лаборатория наук о земле, Факультет наук, Университет Лиона, Франция; ML – Лионский музей естественной истории, Франция; ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия; ГИН – Геологический институт Российской академии наук, Москва, Россия; ПГУ – Тираспольский госу-

Таблица 1. Размеры нижней челюсти и нижних зубов Dolichopirithes, мм

Название измерения	Dolichopirithes sp., Приозерное. Фрагмент левой горизонтальной ветви. ТГУ П/1	D. ruscinensis, Перпиньян. Фрагмент правой горизонтальной ветви. ML Pp2	D. cf. ruscinensis, Новопетровка. Фрагмент правой горизонтальной ветви (Алексеева, 1964). ГИН 468/6	Dolichopirithes sp., Кучурган. Фрагмент правой горизонтальной ветви. ПИН 355/9	Dolichopirithes sp., Кучурган. Фрагмент левой горизонтальной ветви. ПИН 355/7
Высота/поперечный диаметр горизонтальной ветви у основания восходящей ветви (уровень мезиального края альвеолы m3)	~17.0/13.5	24.5/13.8	~16.0/~13.0	22.3/13.0	22.0/11.0
Высота/поперечный диаметр тела нижней челюсти на уровне альвеолы p4	19.8/9.0	23.7/9.3	~18.0/~8.0	24.0/10.1	24.4/9.0
Высота/ширина тела нижней челюсти на уровне коронки m1	~20.2/10.5	23.0/10.5	18.0/8.5	26.0/10.5	24.0/9.0
Длина горизонтальной ветви от мезиальной стенки альвеолы клыка до мезиальной стенки альвеолы m3	42.5	~43.0	—	~42.0	38.0
Переднезадний/вертикальный диаметр симфиза на уровне альвеол резцов	9.5/18.6 (реконструирован)	—	—	~14.0/29.6	11.0/—
Мезио-дистальный диаметр m1	9.5	10.5	9.4	~7.8 (по основанию коронки)	9.2
Букко-лингвальный диаметр m1: по мезиальной/буккальной паре бугров	7.0/7.1	7.0/7.2	~6.8	—/~7.0	6.2/6.9
Мезио-дистальный/букко-лингвальный диаметр m2	9.5/7.8 (по основанию коронки)	12.5/8.2/8.0	—	10.0/8.4/8.3	11.2/7.3 (по дистальной паре бугорков)
Переднезадний/букко-лингвальный диаметр альвеолы i1	4.5/2.5	—	—	~1.7 (по альвеоле корня)	—
Переднезадний/букко-лингвальный диаметр альвеолы i2	4.3/2.2	—	—	~3.8/2.5 (по альвеоле корня)	—

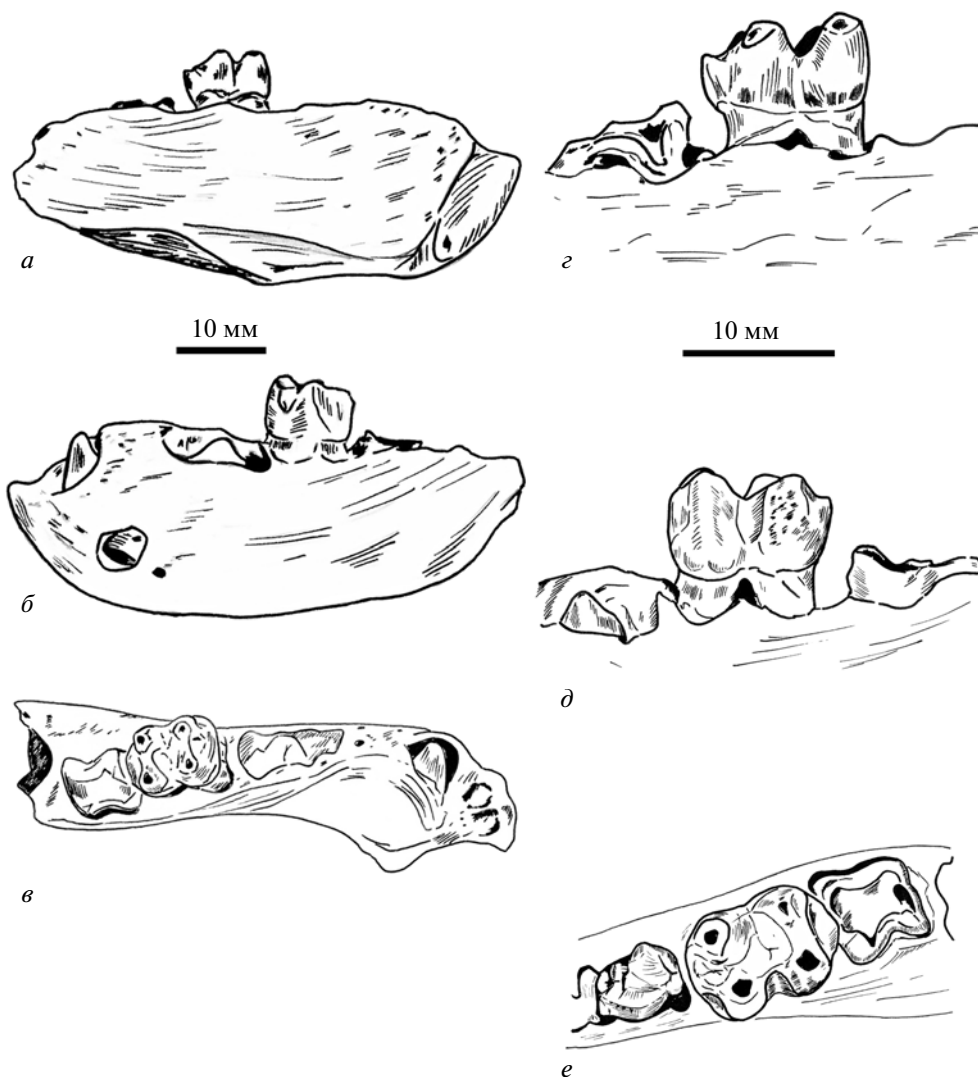


Рис. 2. *Dolichopithecus* sp., экз. ПГУ № П/1: *a* – с буккальной стороны, *б* – с лингвальной стороны, *в* – с окклюзиальной стороны, *г* – m1 и прорезавшийся р4 с буккальной стороны, *д* – m1 и основание коронки m2 с лингвальной стороны, *е* – m1 с окклюзиальной стороны. Приднестровье, Приозерное; ранний–средний плиоцен.

дарственный университет им. Т.Г. Шевченко (Приднестровье).

Авторы признательны ректору ПГУ С.И. Берилу и деканату Естественно-географического факультета ПГУ за помощь в организации исследований по данной тематике. Авторы признательны А.В. Лопатину (ПИН) за помощь в подготовке данной публикации. Авторы выражают благодарность Э. Дельсону (Американский музей естественной истории), за предоставленные слепки *Dolichopithecus rusciniensis* из местонахождения Перпиньян. Исследования Е.Н. Машенко поддержаны грантами РФФИ 10-04-04350-а и 08-04-00483-а.

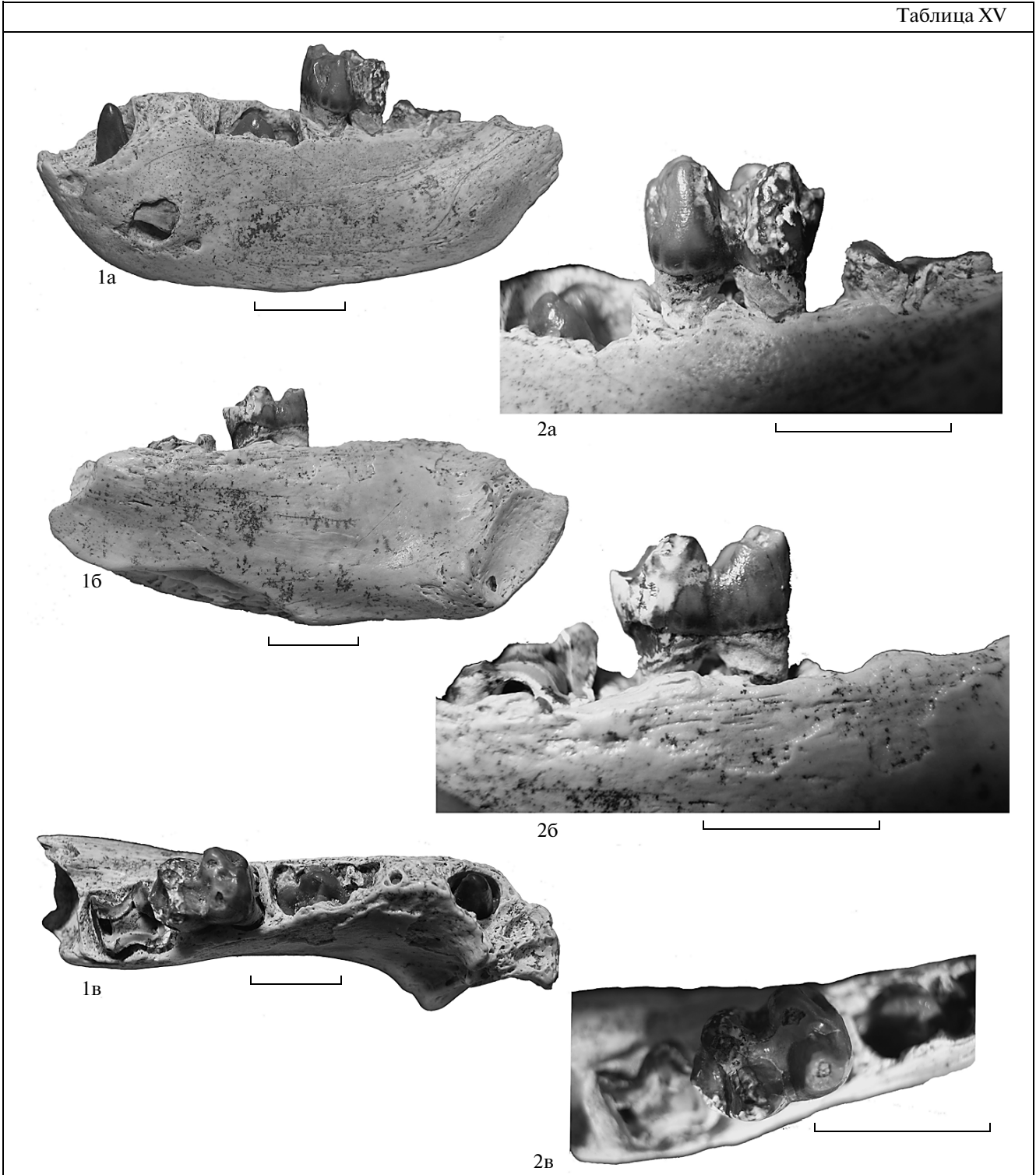
ОПИСАНИЕ

Экземпляр *Dolichopithecus* sp. из Приозерного (ПГУ № П/1) представляет собой фрагмент левой

горизонтальной ветви (*corpus mandibulae*), от симфизного отдела до основания восходящей ветви (*ramus mandibulae*) (табл. XV, фиг. 1, 2; рис. 2). Максимальная длина фрагмента 54.0 мм. Экземпляр принадлежит очень молодой особи с неполностью прорезавшейся постоянной сменой зубов. По сохранности альвеол зубов можно установить, что полностью прорезывались следующие зубы постоянной смены: резцы (*i1*, *i2*), первый (*m1*) и второй (*m2*) моляры. Нижний клык (*c*) находится в стадии прорезывания. Нижние предкоренные зубы (*p3* и *p4*) полностью находятся внутри своих костных альвеол (рис. 2, 3).

Максимальная высота горизонтальной ветви около 17.0 мм, на 5.0–6.5 мм меньше, чем у взрослых особей *Dolichopithecus* с полностью прорезавшимися зубами постоянной смены (табл. 1). На экз. ПГУ № П/1 высота нижней челюсти приблизи-

Таблица XV



Объяснение к таблице XV

Фиг. 1, 2. *Dolichopithecus* sp., экз. ПГУ № П/1, фрагмент левой горизонтальной ветви нижней челюсти с m1, основанием коронки m2, прорезывающимися р4 и с: 1а – с буккальной стороны, 1б – с лингвальной стороны, 1в – с окклюзиальной стороны; 2а – m1 и прорезывающийся р4 с буккальной стороны, 2б – m1 и основание коронки m2 с лингвальной стороны, 2в – m1 с окклюзиальной стороны. Приднестровье, Приозерное; ранний-средний плиоцен. Размер масштабной линейки для всех фигур 10 мм.

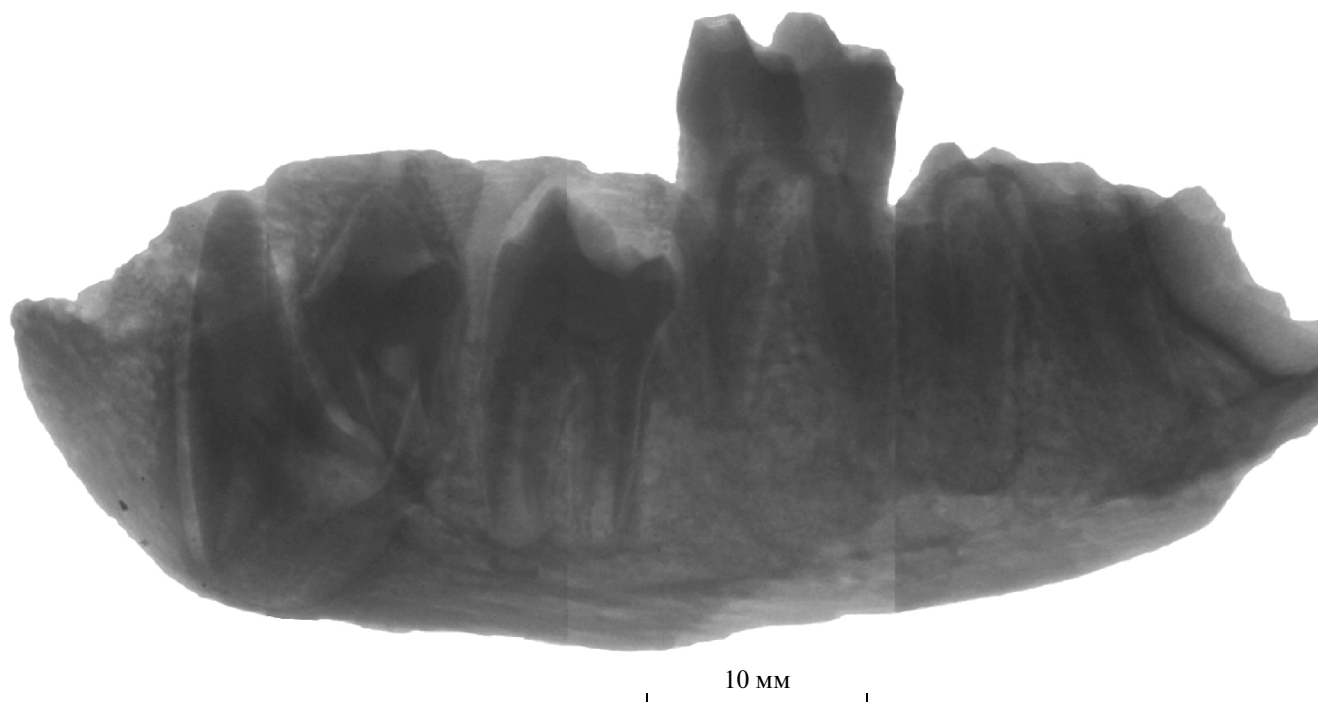


Рис. 3. *Dolichopithecus* sp., экз. ПГУ № П/1, рентгеновский снимок нижней челюсти с буккальной поверхности. Приднепровье, Приозерное; ранний-средний плиоцен.

тельно одинаковая от симфиза до основания восходящей ветви. Толщина горизонтальной ветви незначительно увеличивается от симфиза к основанию горизонтальной ветви.

Костная ткань умеренно пневматизирована вдоль нижней поверхности тела нижней челюсти. Диаметр мандибулярного канала (*canalis mandibulae*) уменьшается к симфизу. Вертикальный диаметр мандибулярного канала на уровне середины р4 — 1.3 мм. Большая часть внутреннего пространства горизонтальной ветви занята сформированными коронками непрорезавшихся зубов постоянной смены и их формирующимися корнями (рис. 3). Для р4 расстояние от конца мезиального корня до нижнего края тела нижней челюсти 3.6 мм. То же расстояние для m1 — 7.5 мм.

Передний край симфиза почти вертикальный и закруглен внизу. На поверхности, контактирующей с правой половиной симфиза расположена ростовая зона в виде овального углубления, которое повторяет контур поперечного сечения симфиза (табл. XV, фиг. 1б; рис. 2, а). Вертикальный диаметр симфиза — 14.5 мм, горизонтальный — 7.5 мм. Структура поверхности углубления показывает, что контакт половин симфиза нижней челюсти проходил по этому участку и здесь располагалась неокостеневшая зона симфиза. Контур задней поверхности симфиза наклонен мезиолингвально. Верхний край задней поверхности симфиза расположен на уровне середины альвеолы нижнего клыка. Ниж-

ний край расположен на уровне переднего края альвеолы р3.

Подбородочное отверстие (*foramen mentale*) овальное и расположено на уровне мезиальной части альвеолы р4. Его длина — 1.0 мм, высота — 0.7 мм. Подбородочное отверстие локализовано приблизительно в 6.0 мм от нижнего и в 14 мм от верхнего (альвеолярного) края горизонтальной ветви.

Ближе к симфизу, на уровне середины от общей высоты горизонтальной ветви, находится еще одно отверстие большего размера. Его размер — 4.2 × 4.4 мм. Отверстие открывается в корневую полость мезиального корня р3, край которого незначительно из него выступает (табл. XV, фиг. 1а; рис. 2, б).

Основание восходящей ветви — дистальная часть косой линии (*linea obliqua*), располагается на уровне середины коронки m2. Основание косой линии располагается в верхней четверти от высоты горизонтальной ветви в этой ее части.

Костная альвеола m3 полностью расположена на уровне основания восходящей ветви. Ее ширина — 6.5 мм, и по своей ширине альвеола m3 занимает весь внутренний объем в этой части горизонтальной ветви нижней челюсти (рис. 2, в). Толщина лингвальной стенки альвеолы — 2.0 мм, буккальной — 2.5 мм. Толщина стенки между альвеолами m2 и m3 — 1.3 мм. Глубина альвеолы около 8.0 мм, что составляет приблизительно 1/3 от высоты нижней челюсти в области локализации альвеолы m3. Структура кости дна и передней стенки альвеолы

показывает, что коронка $m3$ видимо, уже минерализована, корни этого зуба еще не сформированы.

Размеры прорезавшихся зубов представлены в табл. 1. Размеры не прорезавшихся зубов установлены при томографическом исследовании.

Сохранились донные части альвеол левых нижних резцов. Томографическое исследование не показывает внутри симфизного отдела каких-либо закладок (рис. 3), то есть сохранившиеся основания альвеол резцов являются альвеолами резцов постоянной смены ($i1$ и $i2$). Судя по размеру альвеол корней, постоянные резцы мелкие. Первый нижний резец $i1$, крупнее чем $i2$ (табл. 1). Реконструированная ширина симфиза (диаметр $i2\ sin - i2\ dex$) – не более 13.5 мм.

На данном этапе онтогенеза клык постоянной смены находится в стадии прорезывания (табл. XV, фиг. 1а; рис. 2, б, в, рис. 3). Вершина коронки выступает на 2–3 мм над костной альвеолой. На данной стадии онтогенеза сформирована только коронка клыка, корень еще не сформирован. Клык умеренно изогнут. Коронка клыка наклонена латеромедиально внутри костной альвеолы. Толщина нижней стенки горизонтальной ветви под коронкой клыка не более 2 мм. Размеры пульпарной полости коронки клыка: латерально-медиальный диаметр (у основания коронки) ~8.7 мм, высота пульпарной полости – 11.5 мм. Основание коронки расположено ближе к лингвальной поверхности горизонтальной ветви, так что закладка $dp3$ расположена латеральнее, перекрывая буккально основание клыка (рис. 3). Длина клыка – 18.0 мм. Мезио-дистальный и букко-лингвальный диаметры (основания коронки) – 8.7 и 8.4 мм (соответственно).

Морфология и размеры коронки нижнего клыка демонстрируют принадлежность экз. ПГУ № П/1 самцу *Dolichorithacus*: высота коронки (H) – 18.0 мм, мезиодистальный диаметр (MD) – 8.7 мм, букко-лингвальный диаметр (BL) – 8.4 мм. Средние значения у самцов/самок *D. ruscinensis* (Перпиньян): H – 22.9/9.4 мм, MD – 9.1/6.0 мм, BL – 12.6/7.9 мм (Delson at al., 2006).

Премоляр $p3$ имеет однобугорковую коронку, с выраженной мезиальной частью и развитым талонидным выступом. Корней два. Размеры коронки: MD/BL – 7.6/8.6 мм. Коронка внутри костной альвеолы и кость над ней не резорбирована (рис. 3). На альвеолярном крае горизонтальной ветви имеется резорбция кости, формирующая частичное слияние дистального края образующейся альвеолы $p3$ и мезиального края альвеолы $p4$ и поэтому прорезывание $p3$ может начинаться только с дистального конца коронки. При этом частичном объединении альвеол сохраняются костные перегородки между дистальным корнем $p3$ и мезиальным корнем $p4$. Строение и размер мезиального корня установить нельзя, так как он перекрыт основанием коронки нижнего клыка. Видимо, он сформирован в боль-

шей степени, чем дистальный корень. Дистальный корень на стадии минерализации, с большой корневой полостью диаметром 3.3 мм. Длина дистального корня около 4.5 мм. Корневая полость открывается непосредственно в переднее питательное отверстие на буккальной поверхности нижней челюсти (табл. XV, фиг. 1а; рис. 2, а).

Двухбугорковый зуб $p4$ имеет два корня. Бассейн тригониды хорошо выражен. Размеры коронки: MD/BL – 8.4/5.9 мм. Костная ткань альвеолярного края горизонтальной ветви над коронкой частично резорбирована и последняя видна внутри костной альвеолы (табл. XV, фиг. 1в; рис. 2, в, е). Корни полностью сформированы и заполняют большую часть пространства под коронкой внутри горизонтальной ветви. Корневые каналы широкие, открытые (рис. 3). Длина мезиального корня $p4$ ~9.2 мм, длина дистального корня – 9.0 мм. Диаметр корневого канала в средней части мезиального корня – 2.6 мм, дистального – 1.9 мм.

Первый моляр $m1$ – полностью прорезавшийся билофодонтный зуб, со строением коронки, типичным для *Colobidae*: глубокий рельеф по отношению к высоте коронки, форма главных бугорков и поперечных гребней, разная ширина мезиальной и дистальной частей коронки (Szalay, Delson, 1979). Размеры коронки близки к размерам $m1$ самца *D. ruscinensis* из местонахождения Перпиньян (экз. ML PP2). Мезиальная пара бугорков в начальной стадии стирания (табл. XV, фиг. 2а–2в; рис. 2, г–е). Главные бугорки не имеют мезиального наклона. Дистальный выступ хорошо выражен. Длина мезиального корня – 12.5 мм, дистального – 13.0 мм. Ширина корневого канала в средней части мезиального корня – 0.7 мм, дистального корня – 0.8 мм.

Коронка $m2$ обломана у основания. Размеры основания коронки этого зуба представлены в табл. 1. Видимо, коронка этого зуба шире коронки $m1$. На поперечном срезе основания коронки видны широкие открытые корневые каналы (табл. XV, фиг. 1в, 2а; рис. 2, в, г). Расстояние между основанием дистальной поверхности $m1$ и основанием мезиальной поверхности $m2$ – 2 мм. Длина мезиального корня – 15 мм, длина дистального корня – 16 мм. Ширина корневого канала $m2$ в средней части: мезиальный корень – 0.85 мм, дистальный корень ~0.9 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология нижней челюсти молодой особи *Dolichorithacus* sp. (экз. ПГУ № П/1) демонстрирует, что в постоянной смене нижних зубов у этого вымершего рода семейства *Colobidae* первыми прорезываются $m1$ и $i1$, $i2$. Следующими прорезываются $m2$, клык $p4$, $p3$. После прорезывания всех зубов постоянной смены, прорезывается $m3$. Этот порядок прорезывания постоянных зубов характерен и для современных *Cercopithecoidea*. По аналогии с со-

временными *Cercopithecoidea* индивидуальный возраст по данной стадии прорезывания $i1/i2$, $m1$ и $m2$, может быть определен в интервале от 3.5 до 4.5 лет (Swindler, 2002). По строению альвеолы $m3$ можно предположить, что на этой стадии онтогенеза коронка этого зуба уже минерализована, но минерализация корней еще не произошла. Такая стадия формирования коронки $m3$ у самцов современных *Cercopithecoidea* соответствует индивидуальному возрасту около 4–4.5 лет, а полное прорезывание $m3$ происходит после 7–7.5 лет (Swindler, 2002).

Значительная степень стирания передней пары главных бугров коронки $m1$ *Dolichopithecus* sp. из Приозерного на такой ранней стадии онтогенеза отличает эту особь от одновозрастных особей современных *Cercopithecoidea* в сторону возможного его увеличения, но индивидуальный возраст, определенный по степени формирования прорезывающихся зубов, демонстрирует сходство времени прорезывания у этого вымершего рода и современных *Cercopithecoidea*. Изношенность зубов у *Dolichopithecus* sp. из Приозерного, возможно, говорит об особенностях обитания и питания популяции этих обезьян в данном районе в раннем-среднем плиоцене. Молодая особь *D. rusciniensis* из Перпиньяна, использованная для сравнения с экз. ПГУ № П/1 с аналогичной стадией прорезывания $m1$ и $m2$ не имеет стирания $m1$.

У экземпляра ПГУ № П/1 такой порядок прорезывания зубов подтверждается формированием корней и связанным с этим уменьшением поперечного диаметра корневой полости от начала прорезывания зуба до окончания. У *Dolichopithecus* sp. из Приозерного на стадии формирования коронки и начала ее прорезывания диаметр корневой полости в средней части корня больше, чем у полностью прорезавшихся зубов (рис. 3). Кроме того, у зуба с образующимися корнями степень формирования переднего корня немного больше, чем заднего. Поперечный диаметр корневой полости на прорезавшихся $m1$ и $m2$ немного больше на задних корнях, чем на передних.

Поперечный диаметр корневых полостей на $m1$ меньше, чем на $m2$. Такие изменения согласуются с порядком формирования и прорезывания зубов постоянной смены и объясняют относительно быстрое заполнение корневой полости дентином, что и вызывает уменьшение объема активной пульпы внутри корневой полости у полностью прорезавшегося зуба.

Особенностью *Dolichopithecus* sp. из Приозерного является утрата всех молочных зубов до прорезывания клыка и предкоренных зубов. У современных приматов процесс смены молочных заклыковых зубов $dm1$ и $dm2$ на постоянные предкоренные более растянут. Судя по значительной степени резорбции кости на альвеолярном крае у экз. ПГУ № П/1, над альвеолами s , $p3$ и $p4$ смена молочных

коренных и прорезывание $p4$ и $p3$ происходило очень быстро и интенсивно. О значительной скорости ростовых процессов, связанных с временной резорбцией костной ткани нижней челюсти, можно судить по контакту корневой полости заднего корня $p3$ напрямую с дополнительным подбородочным отверстием более крупного размера, через которое корневая полость напрямую контактировала с мягкими тканями буккальной поверхности десны. Подобная прямая и обширная связь пульпы корневой полости предкоренного зуба постоянной смены с мягкими тканями десны ранее не была известна.

Характеристикой роста горизонтальной ветви является незначительное увеличение поперечного диаметра горизонтальной ветви нижней челюсти у молодых особей *Dolichopithecus* по сравнению с половозрелыми (табл. 1). Пропорции *corpus mandibulae* в горизонтальном плане у последних изменяются существенно за счет формирования и прорезывания $m3$, длина нижней челюсти увеличивается. Положение косой линии восходящей ветви у экз. ПГУ № П/1 (самец) на уровне мезиального края альвеолы $m3$. У самцов крупных видов *Cercopithecoidea* косая линия восходящей ветви после завершения роста большинства костей скелета и прорезывания всех зубов (после 8 лет) локализована на значительном расстоянии (5–7% от общей длины горизонтальной ветви) позади заднего края коронки $m3$. Увеличение высоты горизонтальной ветви нижней челюсти в онтогенезе также оказывается существенным у половозрелых особей по сравнению с молодыми индивидами. У экз. ПГУ № П/1 (самец) по сравнению с самками *Dolichopithecus* sp. из Войнычево высота нижней челюсти меньше на 31%.

Представленные особенности роста и формирования горизонтальной ветви нижней челюсти и нижних зубов постоянной смены у молодой особи *Dolichopithecus* sp. из Приозерного в целом показывают сходство особенностей возрастной морфологии у вымерших и современных *Cercopithecoidea*. Отмеченные различия не являются принципиальными для выводов о значимых различиях онтогенетических изменений в морфологии нижней челюсти и постоянных нижних зубов у всего надсемейства. Отмеченная особенность в быстрой смене предкоренных зубов и связанной с этим утратой $dm1$ и $dm2$, может быть индивидуальной особенностью. Малоизвестным у современных *Cercopithecoidea* является сохранение ростовой зоны между правой и левой симфизными зонами правой и левой горизонтальных ветвей (табл. XV, фиг. 16), но эта особенность морфологии должна быть проверена на современном материале.

Такие черты возрастной морфологии как отсутствие резорбции кости альвеолярного края нижней челюсти непосредственно над коронкой $p3$ может определяться тем, что особь из Приозерного является самцом. У самцов крупных видов *Cercopithecoidea* между клыком и мезиальным краем ко-

ронки р3 имеется диастема, для вхождения между этими зубами верхнего клыка. По этой причине прорезывание р3 через частично объединенную альвеолу р3 и р4 может объясняться именно половой принадлежностью особи из Приозерного. При формировании диастемы кость непосредственно над коронкой р3 не резорбируется и коронка этого зуба прорезается дистальным концом вверх, сдвигаясь назад и буккально.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Л.И.* Новые находки костных остатков обезьян из семейства Cercopithecidae на территории юга европейской части СССР // *Вопр. антропол.* 1964. Вып. 16. С. 129–134.
- Вангенгейм Э.А., Певзнер М.А., Тесаков А.С.* Возрастные соотношения отложений плиоценовых аллювиальных равнин междуречья Прут–Южный Буг // *Стратигр. Геол. корреляция.* 1995. Т. 3. № 1. С. 61–72.
- Давид А.И., Мащенко Е.Н.* Эволюция Cercopithecoidea (Mammalia, Primates) в Восточной Европе // *Diversitatea valorificarea rațională și protecția animale lumii.* Chișinău: Știința, 2009. С. 296–298.
- Мащенко Е.Н.* Зубная система и таксономический статус раннеплиоценовой маргышкообразной обезьяны *Dolichopithecus hipsulophus* (Mammalia, Cercopithecidae) // *Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. Геол.* 1991. Т. 66. Вып. 2. С. 61–74.
- Мащенко Е.Н., Марарескул В.А.* Приматы миоцена и плиоцена Восточной Европы и сопутствующая фауна млекопитающих // *Изв. музейного фонда им. А.А. Браунера.* 2010. Т. 7. № 3–4. С. 9–11.
- Рогинский Я.Я., Левин М.Г.* Антропология. 3 изд. М.: Высшая школа, 1978. 527 с.
- Стратиграфический кодекс России. 3 изд. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 95 с.
- Тесаков А.Н., Мащенко Е.Н.* Первая достоверная находка макаки (Cercopithecidae, Primates) из плиоцена Украины // *Палеонтол. журн.* 1992. № 4. С. 47–52.
- Чепалыга А.Л.* Антропогеновые пресноводные моллюски юга Русской равнины и их стратиграфическое значение // *Тр. ГИН АН СССР.* 1967. Вып. 166. С. 1–221.
- Чепалыга А.Л.* Уникальная система речных террас в долине Днестра // *Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья.* Матер. II Междунар. научно-практической конф. 15–16 сентября 2005 г. Тирасполь, 2005. С. 166–168.
- Чепалыга А.Л., Тесаков А.С., Захаров Д.С. и др.* Приозерное – новое местонахождение фауны млекопитающих русциния (ранний плиоцен) в кучурганском аллювии Днестра // *Л.С. Бергу – 135 лет. Сборник научных статей.* Бендеры, 2011. С. 392–395.
- Delson E., Thomas H., Spassov N.* Fossil Old World monkeys (Primates, Cercopithecidae) from the Pliocene of Dorkovo, Bulgaria // *Geodiversitas.* 2006. V. 27. № 1. P. 159–166.
- Jablonski N.G.* Fossil Old World monkeys: the late Neogene radiation // *The Primate fossil record / Ed. W.C. Hartwig.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. P. 255–299.
- Jablonski N., Gu Y.* A reassessment of *Megamacaca lantianensis*, large monkey from the Pleistocene of north-central China // *J. Human Evol.* 1991. V. 20. P. 51–66.
- Mashchenko E.N.* Cenozoic Primates of eastern Eurasia (Russia and adjacent areas) // *Anthropol. Sci.* 2005. V. 113. P. 103–115.
- Swindler D.R.* Primate dentition: an introduction to the teeth of nonhuman primates. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2002. 311 p.
- Szalay F., Delson E.* Evolution history of the primates. N.Y.: Acad. Press., 1979. 580 p.

Ontogenetic Features of *Dolichopithecus* (Primates, Colobidae) from the Pliocene of Pridnestrovie

E. N. Maschenko, V. A. Marareskul

In the permanent dentition of the extinct genus *Dolichopithecus*, M_1 , I_1 , and I_2 were the first to erupt, followed by M_2 , canine, P_4 , and P_3 . M_3 was the last permanent tooth to erupt. At the stage of eruption of P_4 and P_3 , M_3 was incompletely mineralized. The difference from the extant Cercopithecoidea is the loss of all deciduous teeth after eruption of incisors and M_1 and the similarity is observed in the succession of eruption of permanent teeth. In *Dolichopithecus*, the lower jaw body retained constant in thickness after eruption of M_2 . The lower jaw increased in length and depth, as the horizontal ramus grew with the formation and eruption of M_3 .

Keywords: Primates, Colobidae, *Dolichopithecus*, morphology, ontogeny, Pliocene.

УДК 561:781.5(571.63)

НОВЫЕ ВИДЫ ТЕРМОФИЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ В РАННЕОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ КРАСКИНО (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ) КАК ПОДТВЕРЖДЕНИЕ ЕЕ СУБТРОПИЧЕСКОГО ОБЛИКА

© 2011 г. Б. И. Павлюткин

Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток

e-mail: pavlyutkin@fegi.ru

Поступила в редакцию 13.04.2010 г.

Принята к печати 28.03.2011 г.

Кратко рассмотрена проблема переходного эоцен-олигоценного интервала в регионе, дана оценка палеоклиматических особенностей формирования отвечающей ему флоры Краскино, приведено описание обнаруженных в ней новых видов из термофильных родов *Corylopsis* (Hamamelidaceae) и *Brucea* (Simaroubaceae).

Обобщенные данные по палеоклиматам переходного эоцен-олигоценного интервала для умеренных и высоких широт Евразии (Геологические..., 1998) свидетельствуют о значительном изменении климатических условий на рубеже эоцен/олигоцен. Отмечается, что первое похолодание после эоценового климатического оптимума с его сглаженной широтной зональностью зафиксировано в конце среднего эоцена. Вместе с тем, подчеркивается, что климатические изменения при переходе от эоцена к олигоцену не были катастрофическими и строго локализованными на этом рубеже. Рисунок палеоклиматической кривой для первой половины раннего олигоцена отличался несколькими “пиками” относительного потепления, а в континентальных районах еще и заметной аридизации. Эти выводы имеют надежную фактологическую основу для районов Западной Сибири, Казахстана и юга европейской части бывшего СССР; гораздо меньше сведений получено по восточной окраине Евразии. Речь идет о континентальных отложениях, охарактеризованных комплексами фитофоссилий. Так, в вышеуказанной работе изложение данных о палеоклимате раннего олигоцена по соответствующим флорам укладывается, в сущности, в один абзац.

Что касается континентального юга Дальнего Востока, то причина этого кроется не только в ограниченности данных, но и в различных вариантах оценки возраста ряда принципиально важных региональных стратонев и соответствующих флор. В принятых стратиграфических документах (Решения..., 1994) пограничный эоцен-олигоценный интервал традиционно коррелировался с переходными слоями между угловской и надеждинской свитами в их стратотипическом разрезе на п-ове Речной (окрестности г. Владивостока). Более поздними исследованиями указанного разреза, сопро-

вождавшимися изучением соответствующих комплексов макро- и микрофоссилий, установлено, что этот интервал отвечает эоцену (Ахметьев, 1993; Кундышев, 1990). Получены также данные об эоценовом возрасте залегающей стратиграфически выше усть-давыдовской свиты (Павлюткин, 2007). Следовательно, в комплексе отложений на п-ове Речной, включающем три вышеназванные свиты, переходный эоцен-олигоценный интервал, более вероятно, не нашел отражения.

Вместе с тем, на территории Приморского края известно несколько разрезов, потенциально отвечающих указанному интервалу. Наиболее детально они изучены на Реттиховском и Хасанском буровольных месторождениях юга Приморья (Климова и др., 1977; Громова, 1984; Болотникова, 1989; Аблаев, Васильев, 1998; Павлюткин и др., 2006 и др.) В них отражен переход от промышленно-угленосной толщи с комплексами макро- и микрофоссилий эоценового облика к безугольной толще светло-коричневых тонкоплитчатых туфоалевролитов и туфодиазомитов, содержащих многочисленные растительные остатки, панцири диатомовых водорослей и фрагменты скелетов рыб. Граница между двумя толщами четкая, но без каких-либо признаков стратиграфического перерыва. Вероятно, ее тип обусловлен быстрой сменой аллювиального режима осадконакопления на озерный.

С учетом вышесказанного, приведенные разрезы выглядят как перспективные для изучения переходного эоцен-олигоценного интервала, однако этому долгое время препятствовало расхождение во взглядах на возраст вышеупомянутой безугольной туфоалевролитовой толщи и соответствующей флоры. Согласно стратиграфической схеме, разработанной для аналогичного комплекса отложений на сопредельной территории Кореи, указанная флора, получившая название энгельгардиевой, характери-

зует средний миоцен и рассматривается как одно-возрастная с другой, известной на территории Японии, среднемиоценовой флорой Дайдзима (Huzioka, 1972). Эта точка зрения преобладала и в палеофлористических построениях российских палеоботаников. К настоящему времени она пересмотрена японскими исследователями (Tanai, Uemura, 1994): по комплексу палеонтологических и радиоизотопных данных, энгельгардиевая флора датируется первой половиной раннего олигоцена. Этот вариант принимается и разрабатывается автором данной статьи на основе материалов по Приморью (Павлюткин и др., 2006).

Из двух вышеупомянутых разрезов реттиховский недоступен для изучения, начиная с 1994 г. после отработки месторождения и рекультивационных мероприятий; а хасанский, где в небольшом карьере (пос. Шахтерский) вскрыта пачка флороносных туфоалевролитов (фаташинская свита), сохранился до настоящего времени. Он изучался автором данного сообщения в течение ряда лет, начиная с 1998 г. Собрана представительная коллекция макрофитофоссилий численностью до 1000 экз. отпечатков листьев, облиственных побегов, плодов, семян и собраний микростробилов. Эта флора, получившая название краскинской, лишь одна в ряду других аналогичных, известных к настоящему времени.

В Приморье к этому флористическому уровню относятся, помимо уже упомянутых фитокомплексов Краскино и Реттиховки, флоры Великой Кемы, Максимовки (верхний комплекс), а в Хабаровском крае – флора Демби (рис. 1). В Корее ему отвечает уровень флор Когонвон и Куншим, на территории Японии – флора Хеки (Юго-Западный Хонсю), Поронай и Вакамацузава (Хоккайдо) (Tanai, Uemura, 1994). Первые сведения о флоре Краскино приведены в работе А.Н. Криштофовича (1921). Позднее краскинская флора и ее аналоги в других районах изучались многими советскими (российскими) и японскими палеоботаниками. В результате выявились некоторые общие черты, придающие им неповторимый оригинальный облик, особенно четко выраженный на примере флоры Краскино, довольно детально изученной к настоящему времени (Аблаев, Васильев, 1998; Павлюткин, 2002; Павлюткин и др., 2006).

Показательной особенностью флоры Краскино, как и ее аналогов, является довольно высокая термофильность. Умеренные роды березовых, ильмовых, а также ивовые либо отсутствуют в ее составе, либо представлены немногими видами из родства с современными преимущественно южного, субтропического распространения. Ни в одной из коллекций не отмечено присутствие ильма, зато довольно обычна *Zelkova*, причем обнаруживающая явное морфологическое сходство с палеогеновой *Z. kushigoensis* Oishi et Huz., единично встречены листья *Arphananthe*. Березовые немногочисленны: *Betula*

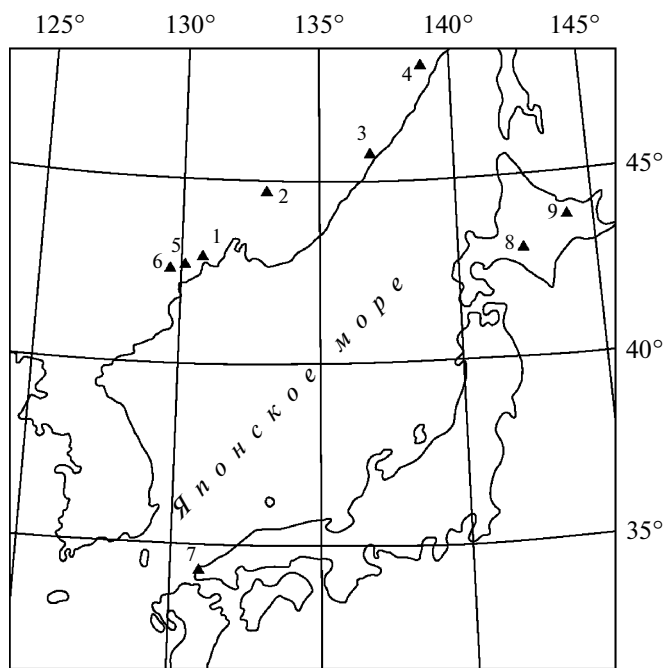


Рис. 1. Местонахождения “энгельгардиевых” флор в обрамлении Японского моря. Флоры: 1 – Краскино, 2 – Реттиховка, 3 – Великая Кема, 4 – Демби, 5 – Когонвон, 6 – Куншим, 7 – Хеки, 8 – Поронай, 9 – Вакамацузава.

mioluminifera Hu et Chaney, *Betula* sp., *Carpinus* spp. (брактеи), *Alnus* sp., *Ostryopsis* sp., близкий к современному южно-китайскому *O. nobilis* Balf. et W.W. Sm.

Напротив, термофильные роды в ее составе разнообразны. Помимо буковых, представленных, кроме буков, видами из родов *Cyclobalanopsis* (4 вида), *Castanea* (3 вида), *Castanopsis*, *Lithocarpus*, *Fagopsis*, обнаружены магнолиевые (*Magnolia*, *Liriodendron*), гамамелидовые (*Corylopsis*, *Hamamelis*), платановые (*Platanus*), ореховые (*Alfaropsis*), чайные (*Adinandra*, *Eurya*, *Tutcheria*), элеокарповые (*Elaeacarpus*), липовые (*Excentrodendron*), мелиевые (*Cedrela*), анакардиевые (*Buchanania*), эбеновые (*Diospyros*), ниссовые (*Nyssa*), молочайные (*Mallostus*, *Macaranga*), симиарубовые (*Ailanthus*, *Brucea*), аралиевые (*Hedera*, *Dendropanax*), виноградные (*Cissus*), вербеновые (*Clerodendron*), пасленовые (*Solanum*) и еще ряд таксонов неясного систематического положения, относящихся, скорее, к растениям южного распространения. Кроме того, А.Г. Аблаевым (Аблаев, Васильев, 1998) установлено присутствие лавровых: видов родов *Sassafras* и, возможно, *Lindera*, близкого к *L. vassilenkoii* Pjinskaja из нижнего олигоцена Зайсанской впадины (Казахстан). Поражает морфологическое разнообразие бобовых, представленных в коллекции отпечатками листочков, плодов и семян.

Почти все перечисленные роды представлены в коллекции немногими или единичными экземплярами. Остатки растений попадали в озерный водоем, вероятно, с большой площади; они не образуют концентрированных скоплений, листорасположение в породе рассеянное, что объясняет редкую (до единичной) встречаемость сопутствующих видов. Большинство листьев испытало дальний перенос, они сильно повреждены, но не скручены. В породах нет скоплений растительного детрита, что указывает на удаленность мест захоронения растительных остатков от береговой линии палеозера. Интересно присутствие крупных тяжелых плодов бобовых, ореховых, причем некоторые плоды находятся в раскрытом состоянии, в них обычно сохраняется семя. Перенос их, видимо, осуществлялся придонными течениями в полупогруженном положении.

Таким образом, вышеприведенный состав флоры Краскино не дает оснований для характеристики ее как теплоумеренной, напротив, она обнаруживает явные признаки флоры субтропического облика. И если на ранней стадии изучения, указание на ее близость к флорам субтропического облика было высказано в осторожной форме (Павлюткин, 2002), то сейчас об этом можно говорить достаточно уверенно. Это позволяет рассматривать ее как отражение одного из кратковременных теплых климатических эпизодов в начале олигоцена, проявившихся в континентальной части юга Дальнего Востока аномально ярко в силу региональных особенностей в распределении морских течений и воздушных масс (Павлюткин, Голозубов, 2010). Если, как считается (Otofuji, 1996), территория Японии в раннем олигоцене еще оставалась частью Азиатского материка, то таким фактором могло быть Северо-Тихоокеанское теплое течение, омывающее ныне территорию японского архипелага с востока. Вторым позитивным фактором было отсутствие области высокого атмосферного давления над Монголией и Восточным Забайкальем, известной как Восточно-Азиатский зимний антициклон. Именно этот климатический феномен обусловил позднее, начиная со второй половины раннего олигоцена — времени своего окончательного становления (Wang, 1984), снижение среднегодовых и особенно зимних температур на территории восточной окраины Азии в умеренных и южных широтах. Этим объясняется различие в термофильности миоценовых флор островного и материкового секторов япономорского побережья (Павлюткин, 2005).

Ниже приведено описание новых видов из термофильных родов *Corylopsis* (Hamamelidaceae) и *Brucea* (Simaroubaceae), обнаруженных в составе флоры Краскино.

СЕМЕЙСТВО HAMAMELIDACEAE R. BROWN, 1818

Под *Corylopsis* Siebold et Zuccarini, 1836

Corylopsis primorica Pavlyutkin, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 1–3

Название вида — по местонахождению в Приморье.

Голотип — Дальневосточный геол. ин-т ДВО РАН, № 9182/333, отпечаток листа; Приморье, пос. Краскино; фаташинская свита, нижняя под-свита, нижний олигоцен (табл. XVI, фиг. 1).

Diagnosis. Leaf length 5.0 cm (estimated), width 3.8 cm, asymmetrical ovate-rounded, base cordate, angle between sides of notch about 90°, apex abruptly narrowed, margin dentate, teeth (2–3 per 1 cm) simple low with long straight or slightly concave basal flank and short concave apical flank, sinuses rounded; venation pinnate craspedodromous, primary vein thickness 0.7 mm at base of lamina, straight thinning twice toward apex; basal veins (3 pairs) arise from primary at low margin of lamina contra-angle; upper basal veins (twice thinner than primary) diverge at angle 35° on left half, 55° on right one and ascend to upper 1/3 lamina, from them diverge in four basicopic branchings, low of them fork near to margin; angle between veins of upper basal pair 90°, between veins of bottom pair 210°; secondaries (4 pairs estimated) alternate parallel straight or slightly up-arched arise at angle 20°–30°, low from them send in two branchings toward margin; all veins and them branchings end into teeth forming awn-shaped extensions out teeth tip; tertiary veins percurrent straight or slightly sinuous orthogonal to secondaries; higher order veins form net with minute predominately tetragonal meshes.

Описание (рис. 2). Лист несимметричный (правая сторона в 1.5 раза шире, чем левая) с обломанной верхушкой, яйцевидно-округлый, с сердцевидным основанием, (стороны выемки основания образуют между собой угол около 90°), с резко сужающейся верхушкой и зубчатым краем. Зубцы (два-три на 1 см края) низкие с протяженной прямой или слегка вогнутой базальной стороной и короткой вогнутой апикальной, синусы широкозакругленные. Жилкование перистое краспедодромное; главная жилка, толщиной 0.7 мм в основании пластинки,

Объяснение к таблице XVI

Фиг. 1–3. *Corylopsis primorica* sp. nov., голотип № 9182/333: 1 — (×1); 2 — (×1.5); 3 — фрагмент листа (×4.0).

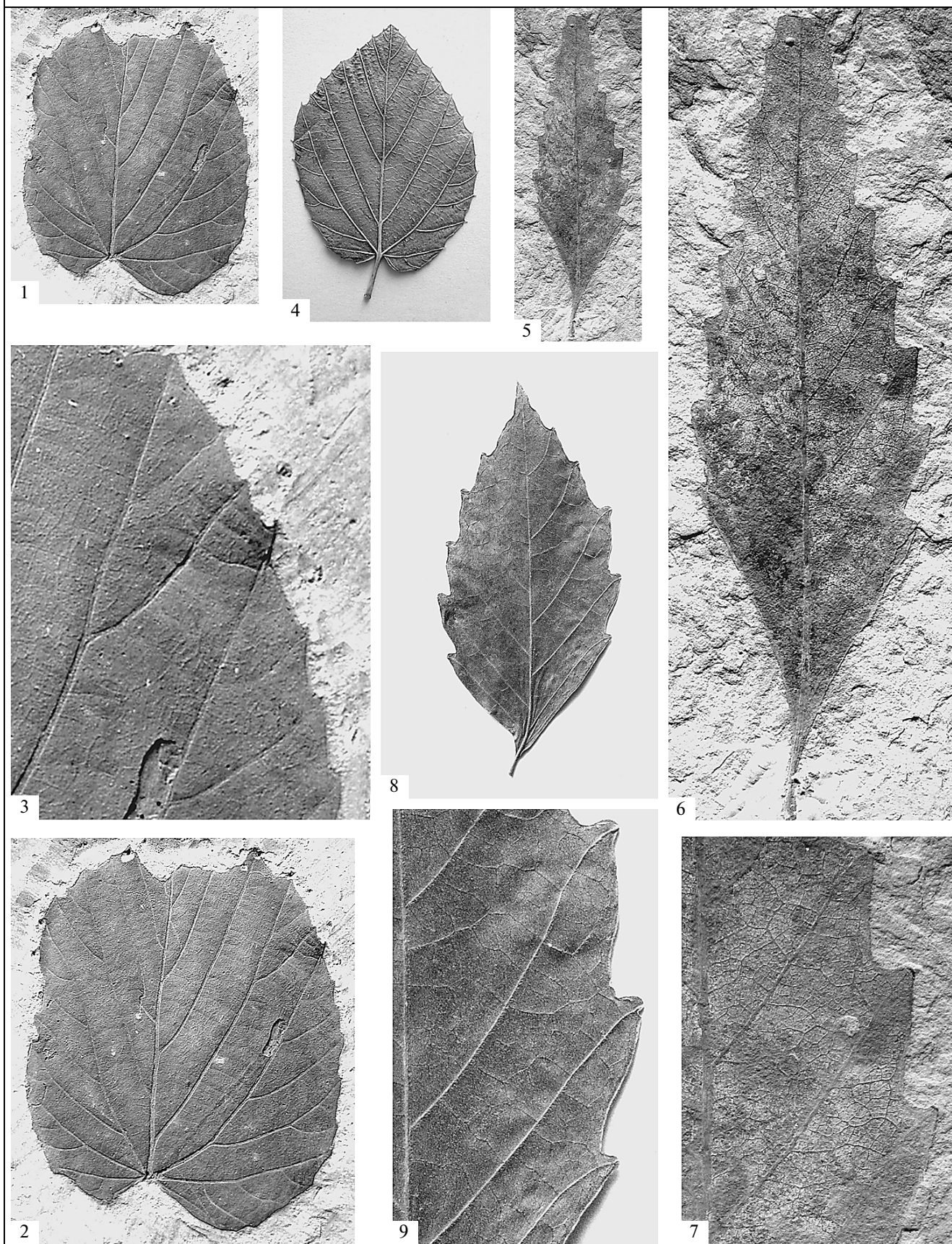
Фиг. 4. *Corylopsis pauciflora* Siebold et Zuccarini, лист современного вида (×1); Хонсю (Япония), колл. автора.

Фиг. 5–7. *Brucea kraskinensis* sp. nov., голотип № 9182/404: 5 — (×1); 6 — (×2.5); 7 — фрагмент листа (×5).

Фиг. 8, 9 *Brucea* sp.: 8 — второй (снизу) листочек сложного листа современного вида (×1), 9 — то же, фрагмент (×2.5);

Тонкин (Вьетнам), колл. автора.

Таблица XVI



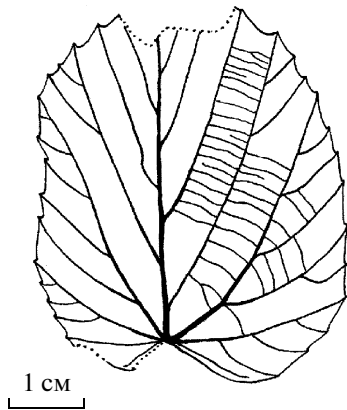


Рис. 2. Лист *Corylopsis primoriga* sp. nov., голотип № 9182/333. Краскинское местонахождение растительных остатков, нижний олигоцен.

прямая, заметно истончается к верхушке; базальные жилки (три пары) отходят от основания листа несимметрично, угол отхождения на правой стороне больше, чем на левой; жилки верхней наиболее развитой пары образуют с главной углы 55° и 35° соответственно; от жилок верхней базальной пары, вдвое более тонких, чем главная, отходят примерно с равными интервалами по четыре базископических жилки, нижняя из них разветвляется вблизи края; базальные жилки средней пары образуют между собой угол 160° , посылая в край по три дуговидно изогнутых ответвления; жилки нижней, наименее развитой пары образуют угол 210° ; вторичные жилки (предположительно пять пар) отходят очередно под углом 20° – 30° и, почти прямые или слегка изогнутые кверху, следуют в направлении края; нижние вторичные жилки отдают по два ответвления в край; все жилки и их ответвления заканчиваются в зубцах; единично сохранились их остевидные продолжения за пределы зубца; третичные жилки не ветвящиеся, прямые или слегка изогнутые, образуют угол 90° с вторичными и базископическими; жилки более высоких порядков формируют сеточку с преимущественно тетрагональными ячейками.

С р а в н е н и е. Находки листьев *Corylopsis* в ископаемом состоянии немногочисленны, все они связаны с палеогеновыми флорами. *Corylopsis ishikariensis* Tanai из палеогена Хоккайдо (формация Ноборикава) (Tanai, 1967) и палеогена Приморья (Смоляниново) (Тащи и др., 1996) отличается от краскинского экземпляра неразвитостью базальных жилок: всего лишь одна пара, хотя и с большим числом (шесть) базископических ответвлений в край. От *C. schmidtiana* Ablaev из палеогена Приморья (Угловое) (Аблаев, 2000) отличия весьма существенны как по форме зубцов, так и по рисунку жилкования. Жилки базальной пары у этого образца расположены под углом около 140° , их окончания не поднимаются за пределы нижней трети пла-

стинки, а зубцы, особенно в верхней части листа, имеют выпуклые очертания. Что касается ископаемого *C. orientalis* Borsuk из палеогеновой конгломератной свиты Сахалина (Борсук, 1956), то сомнения в принадлежности сахалинского материала к указанному роду высказаны ранее Е.Ф. Кутузкиной (Ископаемые цветковые..., 1976). Для сахалинских образцов также характерен широкий (гораздо более 90°) угол между жилками базальной пары, а край у них, судя по образцу № 82 (Борсук, 1956, табл. XI, фиг. 4), удвоенно-зубчатый, что не свойственно листьям рода *Corylopsis*.

З а м е ч а н и я. По сумме основных морфологических признаков, описанный выше лист относится к восточноазиатскому представителю гаммелидовых – роду *Corylopsis*. Из современных представителей данного рода он в наибольшей степени похож по жилкованию на китайский *C. sinensis* Hemsl., а по очертаниям края – на китайско-японский *C. pauciflora* Siebold et Zucc. (табл. XVI, фиг. 4). Оба вида, как и весь род – обитатели субтропиков, несмотря на присущую им листопадность.

М а т е р и а л. Отпечаток почти целого листа из типового местонахождения раннеолигоценовой флоры Краскино.

СЕМЕЙСТВО SIMAROUBACEAE DE CANDOLLE, 1811

Род *Brucea* J. F. Miller, 1779

Brucea kraskinensis Pavlyutkin, sp. nov.

Табл. XVI, фиг. 5–7

Н а з в а н и е вида – от поселка Краскино.

Г о л о т и п – Дальневосточный геол. ин-т ДВО РАН, № 9182/404, отпечаток листочка; Приморье, пос. Краскино; фаташинская свита, нижняя подсвита, нижний олигоцен (табл. XVI, фиг. 5).

D i a g n o s i s. Leaflet length 5.8 cm (estimated), width 1.8 cm, lanceolate with narrow-cuneate base, evenly narrowed toward apex; flanks of base entire slightly concave; margin coarsely-dentate except (admittedly) of tip; teeth large, basal flank straight to slightly concave subparallel to midrib or at angle 20° to one, apical flank short-cum, corner between teeth flanks increase bottom-up of 70° to 90° ; teeth tips rounded, sinuses broad-rounded; at upper part of lamina teeth reduce; petiole length 0.5 cm. Venation pinnate craspedodromous; primary thickness 0.6 mm at base slightly curved at lower part of lamina strongly thinning toward apex; secondaries (8 pairs) 2–2.5 times thinner than primary straight or slightly up-curved arise from midrib symmetrical at angle of 35° to 45° ; interval between secondaries more or less constant at lower and middle parts of lamina but diminish twice at apex; at upper part lamina secondaries form dog-leg at margin and join with adjacent secondary forming brochidodromous loop, from break point arise vein into teeth; intercalare veins zig-zag rare only at upper part of lamina; secondaries and branches from one end in teeth

points by one small glandule; tertiaries simple or ramified, percurrent to reticulate, course variable form tetragonal and pentagonal areoles, quaternary veins form net of very small polygonal areoles.

Описание (рис. 3). Лист (листочек) почти полный, за исключением обломанной верхушки, симметричный (длиной 5.8 см, шириной 1.8 см), ланцетный, с узкоклиновидным основанием с цельнокрайными, несколько вогнутыми его сторонами, равномерно суженный к верхушке; край зубчатый, кроме основания и, вероятно, верхушки; зубцы крупные с прямой или слегка вогнутой базальной стороной, субпараллельной главной жилке или составляющей с ней (у нижних зубцов) угол около 20°, и прямой укороченной апикальной; верхушки зубцов округлые, синусы широкозакругленные; угол между базальной и апикальной сторонами зубцов увеличивается в направлении верхушки листа от 70° до 90°, вблизи верхушки размеры зубцов уменьшаются. Черешочек длиной 0.5 см несколько расширяется к основанию. Жилкование перистое краспедодромное; главная жилка толщиной 0.6 мм при основании, слегка дуговидно изогнутая в нижней части пластинки, сильно утончается к верхушке; вторичные жилки (восемь пар, не считая укороченных в верхушке), очередные, в 2–2.5 раза тоньше главной, прямые или несколько изогнутые кверху, отходят от главной симметрично с более или менее равными интервалами, несколько сокращающимися у верхушки листа; угол отхождения увеличивается от основания к верхушке от 35° до 45°, вблизи верхушки он составляет 70°; в верхней части листа вторичные жилки перед вхождением в зубец несколько отгибаются кнаружи; здесь же появляются единичные ломано-извилистые вставочные жилки, не уступающие по толщине вторичным и почти достигающие синуса. В верхушке зубца вторичные жилки заканчиваются слабо заметным, похожим на железку уплотнением; третичные жилки, ломано-извилистые, бифуркирующие, редко не ветвящиеся, отходят от вторичных под косым (до прямого) углом, образуя сеть с тетра- и пентагональными ячейками; жилки следующих порядков формируют сеточку с мелкими полигональными ячейками.

Сравнение. В ископаемом состоянии остатки листьев *Vucea* не отмечались в известных автору флорах.

Замечание. Данный отпечаток листа (листочка) из флоры Краскино по сумме морфологических признаков в наибольшей степени отвечает листочкам представителей рода *Vucea* (табл. XVI, фиг. 8, 9), современные виды которого обитают в южных провинциях Китая и южнее. Листья у представителей рода сложные с супротивно расположенными черешчатыми листочками, терминальный листочек на более длинном черешочке; край

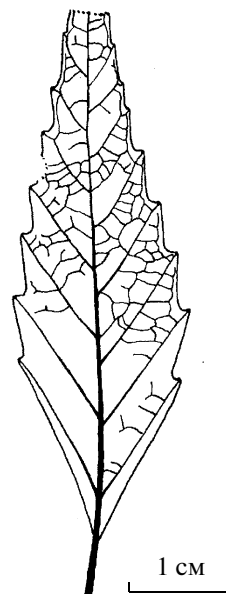


Рис. 3. Лист *Vucea kraskinensis* sp. nov., голотип № 9182/404. Краскинское местонахождение растительных остатков, нижний олигоцен.

зубчатый, реже листочки цельнокрайные; жилкование перистое краспедодромное (Yu, Chen, 1991).

Материал. Отпечаток почти целого листочка из типового местонахождения раннеолигоценовой флоры Краскино.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аблаев А.Г.* Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2000. 116 с.
- Аблаев А.Г., Васильев И.В.* Миоценовая краскинская флора Приморья. Владивосток: Дальнаука, 1998. 106 с.
- Ахметьев М.А.* Фитостратиграфия континентальных отложений палеогена и миоцена внетропической Азии. М.: Наука, 1993. 143 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 475).
- Болотникова Т.Н.* Возраст и корреляция угленосных толщ Реттиховского и Чернышевского бурогольных месторождений Южного Приморья (по палинологическим данным) // Кайнозой Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. С. 101–109.
- Борсук М.О.* Палеогеновая флора Сахалина (конгломератной и нижнедуйской свит) // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1956. Т. 12. 132 с.
- Геологические и биотические события позднего эоцена – раннего олигоцена на территории бывшего СССР. Ч. 2. / Ред. В.А. Крашенинников, М.А. Ахметьев. М.: ГЕОС, 1998. 250 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 507).
- Громова Н.С.* Палинологическая характеристика угленосной толщи кайнозойского разреза Реттиховки (Южное Приморье) // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1984. Т. 327. С. 94–96.
- Ископаемые цветковые растения СССР (I) / Ред. А.Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1976. 188 с.

- Климова Р.С., Крамчанин А.Ф., Демидова Т.И.* Новые данные по стратиграфии Реттиховского угольного разреза // Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 66–75.
- Криштофович А.Н.* О третичной флоре бухты Посыет, собранной Э.Э. Аннертом в 1919 году // Матер. по геол. и полезн. ископ. Дальн. Востока. 1921. № 1. С. 1–28.
- Кундышев А.С.* О возрасте угловской, надеждинской и усть-давыдовской свит Южного Приморья в стратотипическом разрезе // Стратиграфия докембрия и фанерозоя Забайкалья и юга Дальнего Востока. Хабаровск, 1990. С. 279–280 (Тез. докл. 4-го Дальневост. регион. стратигр. совещания).
- Павлюткин Б.И.* Некоторые термофильные буковые в третичной флоре Краскино (Приморье) и проблема ее возраста // Палеонтол. журн. 2002. № 5. С. 106–114.
- Павлюткин Б.И.* Среднемиоценовая ханкайская флора Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2005. 216 с.
- Павлюткин Б.И.* Эоценовая усть-давыдовская флора юга Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2007. 148 с.
- Павлюткин Б.И., Голозубов В.В.* Палеоботанические свидетельства времени возникновения Японского моря // Вестн. КРАУНЦ Науки о Земле. 2010. № 2. Вып. 16. С. 19–26.
- Павлюткин Б.И., Неволлина С.И., Петренко Т.И., Кутуб-Заде Т.К.* О возрасте палеогеновых назимовской и хасанской свит Юго-Западного Приморья // Стратигр. Геол. корреляция. 2006. Т. 14. № 4. С. 108–121.
- Пименов Г.М.* Миоценовые хвойные юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1990. 108 с.
- Решения 4-го Межведомственного стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья (Хабаровск, 1990 г.). Хабаровск: ХГГП, 1994. 124 с. (препр.)
- Таши С.М., Аблаев А.Г., Мельников Н.Г.* Кайнозойский бассейн Западного Приморья и сопредельных территорий Китая и Кореи. Владивосток: Дальнаука, 1996. 168 с.
- Huzioka K.* Tertiary floras of Korea // J. Minn. Coll. Akita Univ. Ser. A. 1972. V. 5. № 1. P. 1–83.
- Otofuji Y.* Large tectonic movement of the Japan Arc in Late Cenozoic times inferred from paleomagnetism: review and synthesis // The Island Arc. 1996. V. 5. P. 229–249.
- Tanai T.* On the Hamamelidaceae from the Paleogene of Hokkaido, Japan // Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan. 1967. № 66. P. 56–62.
- Tanai T., Uemura K.* Lobed oak leaves from the Tertiary of East Asia with reference to the oak phytogeography of the Northern Hemisphere // Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, N.S. 1994. № 4. P. 343–365.
- Wang P.X.* Progress in Late Cenozoic palaeoclimatology of China // Evol. East. Asian Environ (1): Geol. and Palaeoclimatol. Proc. Inter. Conf. (Hong-Kong, 7–12 Jan. 1983). Hong-Kong, 1984. P. 165–187.
- Yu C.-H., Chen Z.-L.* Leaf architecture of the Dicotyledons from Tropical and Subtropical China. Oxford: Pergamon Press, 1991. 414 p.

New Species of Thermophilic Plants from the Early Oligocene Flora of Kraskino (Primorski Region) As Evidence of Its Subtropic Type

B. I. Pavlyutkin

The transitional Eocene–Oligocene interval of the Primorski Region is briefly reviewed; paleoclimatic features of the formation of the Kraskino Flora during this period are estimated; new species of the thermophilic genera *Corylopsis* (Hamamelidaceae) and *Brucea* (Simaroubaceae) are described from the Kraskino Flora.

Keywords: plants, Oligocene, new species, Primorye.

УДК 56.017

ЭВОЛЮЦИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ: ГИПЕРБОЛА ИЛИ ЭКСПОНЕНТА?

© 2011 г. В. Ю. Дмитриев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: lab@palaeontolog.ru

Поступила в редакцию 12.01.2011 г.

Принята к печати 22.02.2011 г.

Критически проанализированы две модели эволюции биоразнообразия в течение фанерозоя.

В 1995 г. М. Бентон (Benton, 1995) использовал экспоненциальную зависимость для описания изменений числа семейств морских животных в течение всего фанерозоя. Теоретической модели, обосновывающей такой ход изменений биоразнообразия, в указанной работе предложено не было. На графике Бентона фактическое число родов в мезозое и кайнозое растет явно быстрее изображенной им экспоненты (в полулогарифмических координатах), и в целом можно говорить лишь об очень грубом описании эмпирических данных этой зависимостью.

В последние годы А.В. Марков (Марков, Коротаев, 2007, 2009 и др.) развивает идею гиперболического роста числа родов животных (фактический материал – по Дж. Сепкоски). На его иллюстрациях дано сравнение сильно различающихся кривых экспоненциального и гиперболического роста биоразнообразия. Вторая оказывается намного ближе к фактическому ходу процесса, и отличие ее в этом отношении от экспоненты выглядит вполне убедительным.

Можно упомянуть также некоторые исследования, тематически близкие, но отличающиеся по своему подходу. Сепкоски (Sepkoski, 1979) рассматривал палеозойскую диверсификацию как два этапа логистического роста числа семейств – кембрийский и ордовикско-позднепалеозойский. В. Куртийо и И. Годемер (Courtilot, Gaudemer, 1996) делили всю фанерозойскую историю биоразнообразия на четыре логистических сегмента. Ю.Г. Пузаченко (2006) предложил две альтернативные модели для всей истории биоты Земли (с шагом 100 млн. лет), фанерозойская часть при этом характеризуется только шестью точками.

Каждой модели соответствует определенная интерпретация процесса диверсификации. Экспоненциальная модель подразумевает постоянные удельные скорости появления и вымирания, то есть отсутствие влияния биотических отношений между представителями разных родов. В гиперболической модели удельные скорости пропорциональны разнообразию. Это означает определяющую роль био-

логических отношений как в появлении новых таксонов, так и их вымирании. Логистический рост соответствует постоянной удельной скорости появления таксонов и пропорциональной разнообразию удельной скорости вымирания, то есть в этой модели появление родов не зависит от биотических отношений, а вымирание зависит. В случае логистического роста отсутствует проблема его ограниченности, которая существует в гиперболической и экспоненциальной моделях. Во всех трех случаях подразумевается возможность рассматривать диверсификацию на основе представления об “усредненном” роде (или семействе, но в современных исследованиях используются именно роды), пренебрегая возможными различиями биологических особенностей родов.

Кусочные (посегментные) модели фанерозойской диверсификации не находятся в фатальном противоречии с моделями, описывающими ее единой монотонной зависимостью. Она может существовать как некоторая тенденция, проявляющаяся на фоне разделенного на части процесса. В таком случае смены этих частей следует рассматривать как фазовые переходы. Адекватное описание всего процесса дает возможность понять управляющие им биологические механизмы и представляет несомненный интерес. Основной вопрос составляет сама возможность выявить общефанерозойскую зависимость на основе имеющихся фактических данных.

На приводимых ниже трех графиках (рис. 1–3) показаны изменения числа родов морских животных в сравнении с гиперболической и экспоненциальной аппроксимациями. Используются данные Сепкоски, предоставленные им заинтересованным исследователям в электронном виде в конце 1990-х гг. После смерти Сепкоски его работа была опубликована (Sepkoski, 2002) под редакцией Д. Яблонски (D. Jablonski) и М. Фута (M. Foote). Опубликованные данные могут незначительно отличаться от использованных здесь, что не представляет существенным для выводов данной статьи. Использовалась шкала времени, принятая Международным

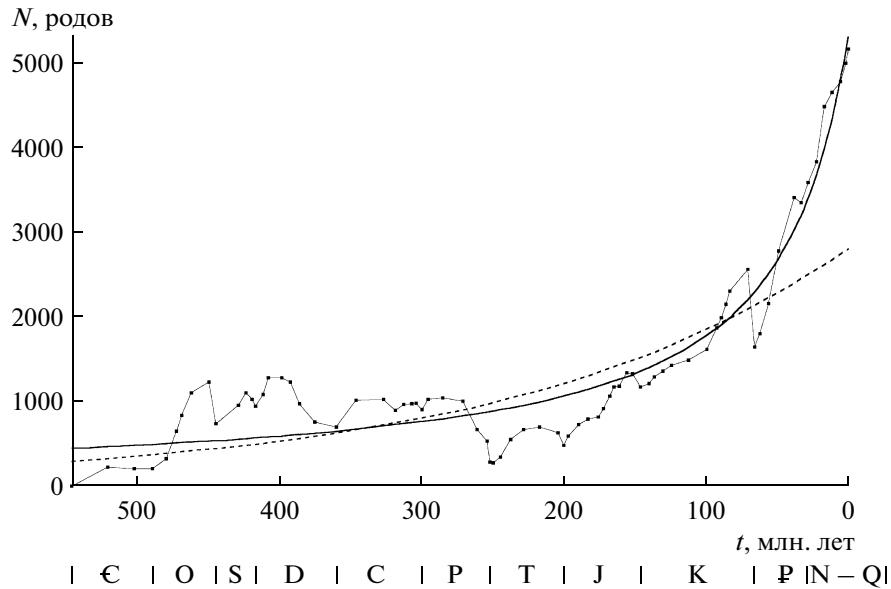


Рис. 1. Изменения разнообразия морских животных в течение фанерозоя в сравнении с гиперболической и экспоненциальной аппроксимациями: ломаная линия с точками – фактические данные; сплошная линия – гипербола $N = N_0/(1 - N_0kt)$, $N_0 = 5294$, $k = 0.00000381$; прерывистая линия – экспонента $N = N_0e^{kt}$, $N_0 = 2795$, $k = 0.00421$; N – число родов на границах геологических веков, $N_0 = N(0)$ – число современных родов, известных в ископаемом состоянии, t – возраст границы в млн. лет, k – параметр.

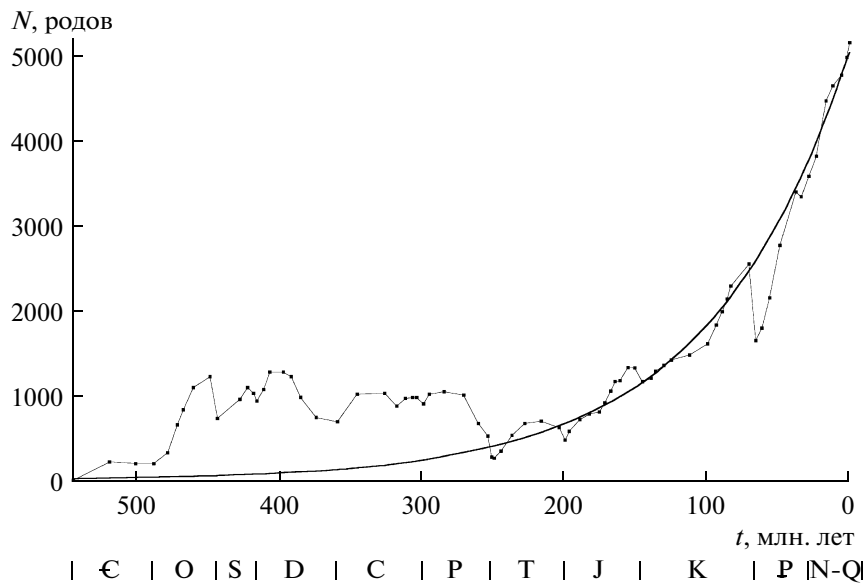


Рис. 2. Изменения разнообразия морских животных в течение фанерозоя в сравнении с экспоненциальной аппроксимацией, полученной варьированием параметров N_0 , k : ломаная линия с точками – фактические данные; сплошная линия – экспонента, $N_0 = 5045$, $k = 0.0101$.

геологическим конгрессом в 2004 г. (Gradstein et al., 2004). По оси ординат всех графиков показано число родов морских животных на границах веков. Графики на рис. 1 выявляют те же соотношения расчетных кривых и фактических данных, которые были описаны Марковым и Коротавым.

Параметры экспоненты на рис. 1 (прерывистая линия) получены из условия минимизации суммы

$$S_1 = \sum_{i=1}^n (\ln N_i - \ln N_i^*)^2$$

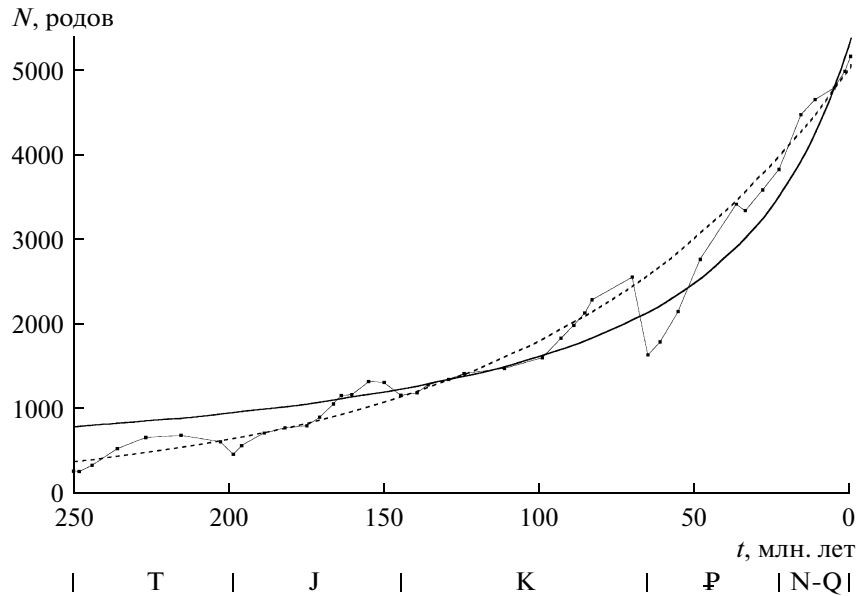


Рис. 3. Изменения разнообразия морских животных в течение мезозоя и кайнозоя в сравнении с гиперболической и экспоненциальной аппроксимациями, полученными варьированием параметров N_0, k : ломаная линия с точками — фактические данные; сплошная линия — гипербола, $N_0 = 5362, k = 0.00000426$; прерывистая линия — экспонента, $N_0 = 5048, k = 0.0102$.

(метод наименьших квадратов, звездочкой отмечено расчетное значение N_i), $\ln N_i^* = a + kt_i, a = \ln N_0$. Логарифмирование применяется для удобства вычислений, так как при этом получается простая система двух линейных уравнений. Однако в нашем случае этот метод не дает удовлетворительных результатов. $\ln X$ быстро меняется при малых значениях X и медленно при больших X . Таксономическое разнообразие в палеозое невелико по сравнению с быстро растущими позднемеловым и кайнозойским. Поэтому даже небольшая разность расчетных и фактических величин в палеозойской части кривой сильно влияет на сумму S_1 . Фактически это означает очень большие веса отклонений в левой половине графика и малые веса отклонений в его правой части при использовании метода наименьших квадратов.

Чтобы избежать нежелательного влияния логарифмирования N_i , можно оптимизировать параметры N_0, k , минимизируя сумму

$$S_2 = \sum_{i=1}^n |N_i - N_i^*|.$$

Это легко делается варьированием параметров. Экспонента, полученная таким способом, показана на рис. 2.

При сравнении экспонент на рис. 1 и 2 видно значительно лучшее соответствие второй наблюдаемым изменениям разнообразия. При сравнении с гиперболой (рис. 1, сплошная линия) различия менее выражены. Экспонента на рис. 2 проходит близ-

ко от точки пермо-триасового минимума разнообразия. Поэтому в палеозойской части графика она целиком лежит ниже фактической кривой. Гипербола сглаживает пермо-триасовый минимум и по формальным показателям несколько лучше описывает весь процесс в целом. Для оценки качества аппроксимации часто используется R^2 — квадрат коэффициента корреляции. В нашем случае $R^2 = 0.913$ для гиперболы (рис. 1) и $R^2 = 0.889$ для экспоненты (рис. 2). 95-процентный доверительный интервал для R^2 в первом случае 0.866–0.944, во втором 0.830–0.928. Доверительные интервалы перекрываются на 79% для гиперболы и на 63% для экспоненты. Отличия сравниваемых двух кривых по этому показателю не приходится считать статистически достоверными. Непосредственная оценка разности самих коэффициентов корреляции приводит к такому же заключению. Вероятность их различия равна 0.56, тогда как оно признается достоверным, если эта вероятность больше 0.95. Более информативна для сравнительной оценки гиперболы и экспоненты сумма S_2 или среднее отклонение S_2/n ($n = 76$). Для гиперболы $S_2/n = 298$, для экспоненты $S_2/n = 400$. Как хорошо видно на графиках, эта разница определяется, главным образом, отличиями кривых в палеозойской части графиков. В их послепалеозойской части экспонента явно лежит не хуже гиперболы.

На рис. 3 показано сравнение гиперболической и экспоненциальной аппроксимаций с фактической картиной изменения числа родов в течение мезозоя и кайнозоя. Количественные показатели следующие: экспонента — $R^2 = 0.966$ (0.938–0.982),

гипербола — $R^2 = 0.960$ (0.928–0.979). Перекрытие доверительных интервалов на 93 и 80% соответственно. Вероятность различия коэффициентов корреляции 0.37. Среднее отклонение $S_2/n = 164$ для экспоненты и 251 для гиперболы ($n = 43$). Обращает на себя внимание совпадение параметров для экспонент на рис. 2 и 3, тогда как оптимальные гиперболы для всего фанерозоя и отдельно мезозоя с кайнозоем различаются. Почти такие же гиперболы, как на рис. 1, 3 и экспоненты, как на рис. 2, 3 можно получить, полагая $N_0 = 5162$ (фактическая величина) и оставив только один свободный параметр k .

Совпадение экспонент для всего фанерозоя и отдельно мезокайнозоя свидетельствует об обособленности динамики палеозойской и мезокайнозойской диверсификаций, разделенных глубоким пермо-триасовым минимумом разнообразия. Экспонента для фанерозоя просто игнорирует существование палеозойской части кривой разнообразия. Резко выраженное фаунистическое различие палеозоя и мезокайнозоя было ранее количественно охарактеризовано Г.П. Леоновым (1973) и Сепкоски (Sepkoski, 1984). Различны как фауны, так и их динамика.

Как видно из вышеизложенного, проблема в том, что едва ли можно доказательно обосновать существование монотонной зависимости с двумя или тремя параметрами, описывающей всю фанерозойскую диверсификацию. Такие попытки неизбежно наталкиваются на довольно нерегулярный характер эмпирической кривой разнообразия. Вследствие этого могут быть предложены разные модели, приводящие к более или менее сходным результатам. Дополнительные затруднения появляются вследствие невозможности определить погрешности параметров, так как неизвестны погрешности данных

о числе родов. Идея не может быть опровергнута, но и подтвердить ее не удастся.

Таким образом, ответ на вопрос заглавия: “может быть”.

Работа выполнена по Программе Президиума РАН “Биологическое разнообразие”. Автор благодарен А.Г. Пономаренко за полезные советы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

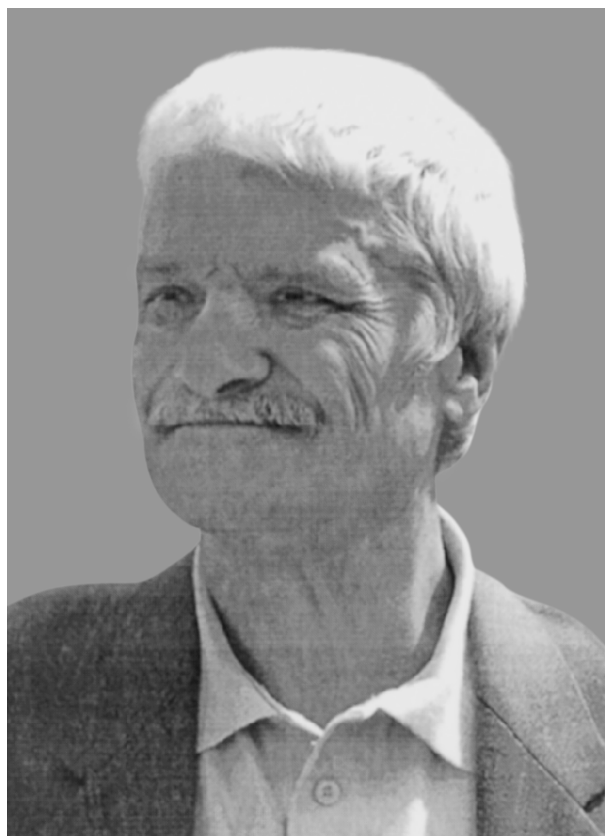
- Леонов Г.П. Основы стратиграфии. Т. 1. М.: МГУ, 1973. 530 с.
- Марков А.В., Коротяев А.В. Динамика разнообразия фанерозойских морских животных соответствует модели гиперболического роста // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 1. С. 3–18.
- Марков А.В., Коротяев А.В. Гиперболический рост в живой природе и обществе. М.: URSS, 2009. 198 с.
- Пузаченко Ю.Г. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость // Современные глобальные изменения природной среды. Т. 2. М.: Научный мир, 2006. С. 306–377.
- Benton M.J. Diversification and extinction in the history of life // Science. 1995. V. 268. № 5207. P. 52–58.
- Courtillot V., Gaudemer Y. Effects of mass extinction on biodiversity // Nature. 1996. V. 381. № 6578. P. 146–148.
- Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al. A new geologic time scale, with special reference to Precambrian and Neogene // Episodes. 2004. V. 27. № 2. P. 83–100.
- Sepkoski J.J. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity: II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // Paleobiology. 1979. V. 5. № 3. P. 222–251.
- Sepkoski J.J. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity: III. Post-Paleozoic marine families and mass extinctions // Paleobiology. 1984. V. 10. № 2. P. 246–267.
- Sepkoski J.J. Compendium of fossil marine animal genera // Bull. Amer. Paleontol. 2002. № 363. P. 1–560.

Evolution of Biodiversity: Hyperbola or Exponent?

V. Yu. Dmitriev

Two models of the evolution of biodiversity during the Phanerozoic are critically analyzed.

ВЛАДИМИР АЛЕКСАНДРОВИЧ САБЛИН (1932–2011)



29 января 2011 г. после скоротечной тяжелой болезни скончался старейший сотрудник ПИНа, замечательный скульптор и реставратор Владимир Александрович Саблин.

Владимир Александрович был неординарным человеком с широким кругом интересов. Работая сначала в одном из московских НИИ и занимаясь шлифовкой линз для различных оптических систем, он увлекся астрономией и своими руками создал телескоп. Изучение звездного неба позволило ему приобрести широкие астрономические познания, и о своих наблюдениях он мог много и содержательно рассказывать. Он увлекался также и историей. Предметом его углубленного интереса была, например, судьба Трои и раскопки, проводившиеся Шлиманом.

В Палеонтологический институт Владимир Александрович пришел в 1962 г. и трудился здесь в качестве скульптора-реставратора вплоть до последних лет. Начав освоение этой редкой профес-

сии с азов, и притом вполне самостоятельно, он скоро вырос в уникального специалиста. Трудно сомневаться в том, что им руководило ощущение своего призвания – вместе с огромным трудолюбием. Обладая пространственным воображением, эрудицией и культурой, он на основе плоских и, подчас, деформированных изображений создавал сложнейшие трехмерные реконструкции палеонтологических объектов. Более сорока бесценных экспонатов, украшающих залы позвоночных Палеонтологического музея, были отреставрированы и воссозданы благодаря таланту и самоотверженному труду Владимира Александровича.

Вспоминая о том, что им было сделано, и говоря о технике его работы, отметим только главное. Для В.А. Саблина наиболее удобным материалом для исполнения его замыслов был гипс, позволявший передавать в объеме самые тонкие детали строения скелета древних животных. Так, стремясь к максимальной точности и достоверности при восстанов-

лении черепов древних текодонтных рептилий, В.А. Саблин сначала вырезал из гипса челюсти с альвеолами, затем отдельно каждый щечный зуб и лишь затем монтировал их вместе. Достаточно вспомнить потрясающий по сложности исполнения череп древнейшего архозавра, экспонируемый в витрине “Диапсидные рептилии” в зале позднего палеозоя Палеонтологического музея. Такими же тщательными были выполненные им реконструкции черепов динозавров — диплодока и тарбозавра, а также целых скелетов древних амфибий. Наконец, вспомним о его замечательных реконструкциях млекопитающих, таких как халикотериид борисьякия, смонтированный скелет которого даже специалисты при первом взгляде принимают за натуральный. В реставрации одного из самых крупных поступлений в Палеонтологический музей за последние десятилетия — Севской коллекции ма-

монтов, значительная часть работы была также выполнена Владимиром Александровичем. В истории музейного дела в России его по праву можно назвать одним из лучших художников — реставраторов ископаемых животных.

Владимир Александрович принимал также участие во многих экспедициях нашего института.

Это был светлый человек — удивительно скромный, доброжелательный и бескорыстный. Всегда поражали его преданность любимому делу и стремление сделать свою работу как можно лучше. Для тех, кто долго знал В.А. Саблина, даже короткое общение с ним было радостью, какую дает обычно общение с близкими людьми. Память о Владимире Александровиче навсегда останется с нами.

Дирекция и сотрудники ПИН РАН