	Название статьи	Страницы	Цит.
	ЮБИЛЕЙ АЛЕКСЕЯ ЮРЬЕВИЧА РОЗАНОВА	3-5	0
	МОЛЛЮСКИ В ФАНЕРОЗОЙСКИХ МОРСКИХ СООБЩЕСТВАХ: ВЫВОДЫ ИЗ АНАЛИЗА ГЛОБАЛЬНЫХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ БАЗ ДАННЫХ Винарский М.В., Бондарев А.А., Марков А.В.	6-18	0
	НОВЫЕ РАДИОЛЯРИИ СЕМЕЙСТВА PRUNOBRACHIDAE ИЗ ВЕРХОВ ВЕРХНЕГО МЕЛА ВОСТОЧНОГО СКЛОНА ПОЛЯРНОГО УРАЛА Вишневская В.С.	19-25	4
	ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АММОНИТОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ НА РУБЕЖЕ ЮРЫ И МЕЛА Митта В.В., Ингенг Ша	26-34	2
	НОВЫЕ НАХОДКИ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ В БЕРРИАСЕВАЛАНЖИНЕ ГОРНОГО КРЫМА Аркадьев В.В., Рогов М.А., Перминов В.А.	35-40	1
	РЕВИЗИЯ СЕМЕЙСТВА EPIDEIGMATIDAE (INSECTA: GRYLLOBLATTIDA) Аристов Д.С.	41-48	0
	ИСКОПАЕМЫЕ ИХНЕВМОНИДЫ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫЙ В ЗАБАЙКАЛЬЕ (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE) Копылов Д.С.	49-54	2
	НОВЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (INSECTA, COLEOPTERA) МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ВЯЗНИКИ, ТЕРМИНАЛЬНАЯ ПЕРМЬ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ Пономаренко А.Г.	55-63	0
	НОВЫЕ ЖУКИ-ЩЕЛКУНЫ (COLEOPTERA: ELATERIDAE) ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ И КАЗАХСТАНА Алексеев А.В.	64-70	0
	ПЕРМСКИЕ АНОМОДОНТЫ: ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И РАССЕЛЕНИЕ ГРУППЫ Куркин А.А.	71-84	1
	ПЕРВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ СОВЫ (AVES: STRIGIFORMES) ИЗ ПАЛЕОГЕНА АЗИИ И ОБЗОР ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ ОТРЯДА СОВООБРАЗНЫХ Курочкин Е.Н., Дайк Г.Д.	85-97	0
	НОВЫЙ ВИД ETTINGSHAUSENIA SARBAENSIS (ANGIOSPERMAE) ИЗ СЕНОМАН ТУРОНА ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА В СВЕТЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ МЕЛОВЫХ ДИСПЕРСНЫХ ЛИСТЬЕВ ПЛАТАНОВОГО ОБЛИКА Маслова Н.П., Шилин П.В.	98-110	1
	РЕЦЕНЗИИ И НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ		
	АГАДЖАНЯН А. К. МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПЛИОЦЕН □ПЛЕ РУССКОЙ РАВНИНЫ. М.: НАУКА, 2009. 676 С Рековец Л.И., Надаховски А.	111-112	0

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 3–5

ЮБИЛЕЙ АЛЕКСЕЯ ЮРЬЕВИЧА РОЗАНОВА

18 июня 2011 года исполнилось 75 лет академику Алексею Юрьевичу Розанову, выдающемуся российскому ученому-естествоиспытателю, организатору науки, палеонтологу, биологу и геологу, академику-секретарю Отделения биологических наук РАН, члену Президиума Российской академии наук, многолетнему директору Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, профессору кафедры палеонтологии Московского государственного университета.

Свою научную деятельность А.Ю. Розанов начал в Геологическом институте АН СССР после окончания Московского геолого-разведочного института в 1958 г. Преподавателями и учителями Алексея Юрьевича были замечательные ученые В.В. Меннер, Н.С. Шатский, М.В. Муратов, Н.И. Николаев, М.С. Швецов, Е.В. Шанцер, В.А. Вахрамеев, Р.Л. Мерклин, Д.С. Соколов, Д.С. Кизивальтер, С.В. Тихомиров, Б.М. Келлер, И.Т. Журавлева, В.В. Хоментовский. Главными качествами, которые ученый может привить своим ученикам, Алексей Юрьевич считает увлеченность наукой и чувство личной ответственности за ее развитие.

Алексея Юрьевича всегда интересовали и продолжают интересовать малоизученные, слабо разработанные проблемы, особенно связанные с междисциплинарными исследованиями, для которых характерен поиск новых методов и подходов. Это справедливо и для самого начала научной работы Алексея Юрьевича, когда предметом его первых изысканий стали важнейшие для стратиграфии проблемы расчленения нижнекембрийских отложений и границы кембрия и докембрия, а также загадка появления скелетных организмов. В частности, на примере слабо изученных в те годы археоциат А.Ю. Розанов впервые при работе с палеонтологическим материалом показал возможность использования гомологических рядов Н.И. Вавилова. В результате им были выявлены последовательности и закономерности появления систематически важных признаков, объяснено возникновение большого таксономического разнообразия правильных ар-

хеоциат и создана система этого класса. Эти результаты получили общее признание и вошли во все международные справочники.

Результаты стратиграфических и палеонтологических исследований А.Ю. Розанова, изложенные в кандидатской (1964) и докторской (1971) диссертациях и серии монографий, составили основу ярусного расчленения нижнего кембрия. Разработанная им вместе с коллегами схема была принята в качестве унифицированной для Сибирской платформы и складчатых областей Сибири и всей территории СССР и широко используется в других регионах мира.

Работы Алексея Юрьевича отличаются не только научным, но и техническим новаторством. Успешность исследований по стратиграфии кембрия во многом была обеспечена внедренной А.Ю. Розановым методикой химического препарирования, которой он научился в Варшаве у профессора Р. Козловского. Благодаря этой методике в кембрии было открыто множество новых групп организмов, ныне известных как “SSF” (small shelly fossils).

С 1977 года научная школа А.Ю. Розанова переместилась в Палеонтологический институт, где он стал заместителем директора по научной работе и основал лабораторию древнейших организмов, вскоре превратившуюся в ведущий международный центр изучения ранних скелетных организмов. А.Ю. Розанов организовал большой коллектив палеонтологов и геологов из разных городов Советского Союза. Работы этого коллектива приобрели глобальный характер. Были разработаны стратиграфические схемы кембрийских отложений Восточно-Европейской платформы, Алтае-Саянской области, Южной Австралии, Канады, Монголии, ряда областей Китая, проведена их корреляция, описаны многочисленные ископаемые. Междисциплинарная направленность этих работ дала возможность привлечь, помимо палеонтологических материалов, также данные изотопных и палеомагнитных исследований, седиментологии, геохимии; это позволило А.Ю. Розанову создать максимально обоснованную картину палеогеографии кембрия. Указанные работы выдвинули А.Ю. Розанова в ряды наиболее авторитетных специалистов в изучении кембрия. Он активно работает в составе Международной подкомиссии по кембрийской системе (был председателем в течение 12 лет и является почетным членом) и рабочей группы по границе кембрия и докембрия IGCP-UNESCO. Признанием заслуг Алексея Юрьевича в международной научной и организационной деятельности стало его избрание членом Научного совета IGCP-UNESCO (1988–1994), вице-президентом Международной палеонтологической ассоциации – IPA (1992–2002), действительным членом Международного общества инженеров-оптиков – SPIE (за пионерские исследования в области изучения ранней биосферы, 2010).

Продолжением работ по проблеме происхождения скелетной фауны были исследования вопросов биоминерализации. Алексей Юрьевич стал инициатором и руководителем в Палеонтологическом институте работ по изучению микроструктуры скелетных образований различных групп ископаемых организмов. Благодаря его усилиям институтом была приобретена современная электронно-микроскопическая и аналитическая техника, организован компьютерный отдел, и Палеонтологический институт стал центром наиболее передовых методов палеонтологических исследований. В этот период в работах ПИН РАН особое значение получили междисциплинарные и мультидисциплинарные исследования, знаменующие переход палеонтологии на новый интегративный уровень. В эти же годы А.Ю. Розанов активно участвовал в создании современной экспозиции Палеонтологического музея, который в настоящее время стал центром естественнонаучного просвещения государственного значения.

В 1990-е годы академики А.Ю. Розанов и Г.А. Заварзин создали в Палеонтологическом институте новое научное направление по комплексному изучению ископаемых бактерий – бактериальную палеонтологию. Это одно из самых мультидисциплинарных направлений современной палеонтологии, в котором наиболее ярко проявляется ее интегративный характер. Исследование древнейших метаморфизованных осадочных отложений методами бактериальной палеонтологии в сочетании с геохимическими методами позволяет реконструировать условия существования земной биосферы и подойти к изучению проблем появления жизни на нашей планете. Совместно с коллегами А.Ю. Розановым проведены работы по выяснению роли бактериальных сообществ в образовании многих осадочных полезных ископаемых, описаны псевдоморфозы по микроорганизмам в метеоритах. Эти материалы получили признание за рубежом и стали одним из оснований для деятельности NATO Advanced Study Institute on Perspectives in Astrobiology. Совместные исследования в этом направлении с NASA привели к заметным успехам. По постановлению Президиума Российской академии наук в ПИН РАН была организована Межинститутская лаборатория бактериальной палеонтологии земных и внеземных объектов, разрабатывающая данное направление. Интенсивное развитие бактериальной палеонтологии сделало возможным методологически и методически достоверное изучение бактериоморфных структур в метеоритном веществе, что внесло существенный вклад в развитие экзобиологической части Программы российско-американского сотрудничества в области космической биологии и медицины. В последние годы Палеонтологический институт объединил ученых многих специальностей для

обсуждения проблем происхождения и становления жизни в самых различных аспектах и с самых разных позиций – астрофизических, астрохимических, геологических, геохимических, биохимических, микробиологических, физиологических, эволюционно-биологических, экологических и др. Начавшись с междисциплинарных коллоквиумов в 2006 году, это обсуждение продолжилось получившим широкий резонанс рабочим совещанием в 2008 году и развивается далее.

С 1992 по 2011 год А.Ю. Розанов был директором Палеонтологического института РАН. Благодаря его усилиям, за эти сложные для всей отечественной науки годы ПИН не только смог сохранить лидирующее положение в мировой палеонтологии, но и приобрел новое значение передового естественнонаучного центра, способного объединять как отдельные коллективы ученых, так и целые группы научных учреждений для реализации работ по мультидисциплинарным проблемам происхождения жизни и эволюции биосферы. В связи с интегративным характером проводимых исследований, Палеонтологический институт стал ведущим учреждением по программе Президиума РАН "Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем", которая охватывает работу более 20 институтов, обеспечивая междисциплинарное сотрудничество геологов, палеонтологов, химиков, генетиков, специалистов в области молекулярной биологии и биохимии, экологов, микробиологов, археологов и др.

Научные заслуги и организаторский талант А.Ю. Розанова по достоинству оценены научным сообществом. В 1996 году Алексей Юрьевич был избран членом-корреспондентом РАН, в 2008 – действительным членом РАН, а в 2009 – академиком-секретарем Отделения биологических наук РАН. А.Ю. Розанов удостоен ордена Дружбы, звания "Заслуженный деятель науки Российской Федерации", монгольского ордена Полярной звезды, является почетным членом Всероссийского палеонтологического общества, лауреатом нескольких научных премий.

Стремление к внедрению самых современных методов и технологий не мешает А.Ю. Розанову ревностно хранить богатые пиновские традиции. Отдавая должное выдающимся организаторским способностям и удивительному научному предвидению основателя Института академика Алексея Алексеевича Борисяка, А.Ю. Розанов добился присвоения его имени ПИН РАН в 2008 году.

Много внимания А.Ю. Розанов уделяет воспитанию кадров палеонтологов. Являясь профессором кафедры палеонтологии МГУ, он читает лекции по курсам "Биостратиграфия", "Бактериальная палеонтология", ведет семинарские занятия по палеобиогеографии и палеонтологии. В Палеонтологическом институте А.Ю. Розанов руководит подготовкой кадров высшей квалификации в аспирантуре и Научно-образовательном центре палеонтологии и биостратиграфии, а также является научным руководителем и постоянным лектором Всероссийской школы молодых ученых-палеонтологов "Современная палеонтология: классические и новейшие методы".

В число многочисленных научно-организационных обязанностей А.Ю. Розанова, помимо членства в Президиуме РАН и целом ряде комиссий, входит работа вице-президента Всероссийского палеонтологического общества, заместителя председателя Межведомственного стратиграфического комитета, председателя Научного совета по палеобиологии и эволюции органического мира РАН, члена Национального комитета Международной геосферно-биосферной программы (IGBP), главного редактора "Палеонтологического журнала", члена редколлегий многих отечественных и международных научных журналов. С 2010 года Алексей Юрьевич также является председателем организованного по его инициативе Научного совета по астробиологии РАН. Возглавляя в 2007–2010 годах Музейный совет РАН, Алексей Юрьевич добился существенного улучшения положения музеев Российской академии наук, как в правовом, так и в финансовом аспектах.

Являясь признанным лидером отечественной палеонтологии, Алексей Юрьевич отдает много сил развитию палеонтологических исследований в России, Монголии, ряде стран ближнего и дальнего зарубежья. Заботы А.Ю. Розанова как академика-секретаря Отделения биологических наук РАН распространяются на десятки научных учреждений и организаций.

Творческий потенциал Алексея Юрьевича находится в поре расцвета, он полон идей и замыслов. Вдохновение и отдачу Алексей Юрьевич находит не только в любимой работе, но и в обществе друзей, единомышленников, коллег и учеников и, конечно, в семье, где он является одновременно заботливым и внимательным супругом, отцом, тестем, зятем и трогательно любящим и нежным дедом.

Поздравляя Алексея Юрьевича с юбилеем, мы искренне желаем ему здоровья, долгих плодотворных лет, больших творческих успехов, благополучия и счастья.

Сотрудники ПИН РАН

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 6–18

УДК 56:57

МОЛЛЮСКИ В ФАНЕРОЗОЙСКИХ МОРСКИХ СООБЩЕСТВАХ: ВЫВОДЫ ИЗ АНАЛИЗА ГЛОБАЛЬНЫХ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ БАЗ ДАННЫХ

© 2011 г. М. В. Винарский*, А. А. Бондарев*, А. В. Марков**

**Омский государственный педагогический университет*

e-mail: radix.vinarski@gmail.com

***Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*

Поступила в редакцию 16.11.2010 г.

Принята к печати 03.12.2010 г.

На основе сопоставления динамики количественных параметров, получаемых при анализе глобальных палеонтологических баз данных, рассмотрена эволюционная история трех классов типа Mollusca (Bivalvia, Gastropoda и Cephalopoda) как компонентов морской биоты фанерозоя. Рассмотрены основные тенденции изменения роли моллюсков в морских экосистемах фанерозоя, взаимосвязь диверсификации данной группы и биологического разнообразия сообществ. По ряду параметров выявлено значительно сходство динамики разнообразия моллюсков и морской биоты в целом, включая сходство динамики палеоширотного распределения разнообразия. С другой стороны, выявлены глубокие различия между классами моллюсков по некоторым параметрам. Эволюционная судьба классов Bivalvia, Gastropoda и Cephalopoda оказалась различной и предопределенной, по-видимому, глубокой экологической дивергенцией еще в ходе раннепалеозойских радиаций. Двустворки и брюхоногие встали на путь медленного, но неуклонного увеличения своей роли в морских сообществах; они отличались высокой и постоянно растущей средней длительностью существования родов, высокой (и тоже растущей) встречаемостью в палеонтологических коллекциях. Головоногие характеризуются более хаотичной макроэволюционной динамикой, для них характерны сравнительно низкие значения средней продолжительности существования родов и относительной встречаемости.

Моллюски являются одной из важнейших таксономических и функциональных групп в морских сообществах. В настоящее время это второй по разнообразию после членистоногих тип животных, видовое богатство которого в современной фауне оценивается, по некоторым данным, в более чем 130 тысяч видов (Скарлато и др., 1994). Из этого числа значительная часть видов обитает в море, а ряд классов этого типа известен исключительно из морских местообитаний. Моллюски характеризуются высоким морфологическим разнообразием, наличием большого числа жизненных форм, занимают различные положения в трофических сетях и входят в состав всех типов морских сообществ (бентосного, планктонного, нектонного и т.п.). Все эти экологические особенности типа Mollusca прослеживаются также и в геологическом прошлом, причем видовое и экологическое разнообразие некоторых классов (Cephalopoda, Monoplacophora) в минувшие геологические эпохи было гораздо выше, нежели сейчас (Clarke, 1996; Lindberg, 2009). При этом и ныне Cephalopoda играют значительную роль в морских сообществах, хотя и выпали в значительной степени из геологической летописи из-за замещения форм с развитым скелетом формами с редуцированным скелетом.

В составе типа выделяется несколько классов (9–10), включая несколько вымерших (Татаринов, Шиманский, 1984), филогенетические отношения между которыми не вполне выяснены (Willmer, 1990; Sigwart, Sutton, 2007; Wägele et al., 2009). Однако сам тип Mollusca, по всей видимости, представляет собой естественную монофилетическую группу (Peterson et al., 2005; Giribet et al., 2007). При этом большинство классов в составе Mollusca, за исключением, пожалуй, только брюхоногих моллюсков, внутри себя довольно однородны в экологическом отношении. Например, двустворчатые моллюски (класс Bivalvia) в большинстве своем являются донными малоподвижными животными, питающимися взвешенными в воде частицами (Невесская, 2009), а все лопатоногие (класс Scaphopoda) – морские инфаунные беспозвоночные, питающиеся фораминиферами и другими столь же мелкими организмами (Reynolds, 2002). Будучи частью морской биоты, моллюски эволюционировали вместе с ней, отвечая на эволюционные изменения других таксонов и, в свою очередь, обусловливая преобразования других групп, являясь кормовой базой и/или потребителями для различных групп морских животных.

Развитие компьютерных технологий в последние десятилетия позволило создать масштабные палеонтологические базы данных, содержащие информацию о разнообразии морских сообществ в течение всего фанерозоя в глобальном масштабе (Benton, 1999; Alroy et al., 2001). Использование электронных баз данных о биологическом разнообразии в геологическом прошлом позволяет применять количественные методы к изучению динамики разнообразия как биоты в целом, так и отдельных таксономических (или экологических) групп организмов. В данной статье предпринята попытка изучения эволюционной динамики таксономического и экологического разнообразия моллюсков в фанерозое количественными методами аналитической палеобиологии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использовался комбинированный массив данных, подробно описанный ранее (Markov, 2009). Он представляет собой результат объединения двух баз данных, имеющих глобальный охват:

1. База данных Сепкоски (СБД), содержащая стратиграфические интервалы для более чем 35000 ископаемых морских родов (http://strata.geology.wisc.edu/jack/).

2. Палеобиологическая база данных (The Paleobiology Database, ПБД), включающая детальную информацию о примерно 75 тыс. палеонтологических коллекций со всего мира (http://paleodb.org/; Alroy et al., 2001). Каждая "коллекция" в ПБД содержит ископаемые одного возраста и из одного местонахождения и включает несколько "нахождений" (=список таксонов). Каждое "нахождение" (occurence) представляет собой зарегистрированный факт присутствия того или иного рода в данной коллекции (т.е. в слое данного возраста в данном местонахождении).

Для изучения динамики разнообразия возможны два различных подхода, использующих два основных аспекта биологического разнообразия: таксономический и экологический. В первом случае единицами для анализа являются таксоны того или иного ранга, во втором – определенные экологические группы, являющиеся единицами экологической классификации (например, жизненные формы, группы, выделенные по типу питания, степени подвижности и т.п.). В данной работе мы рассматриваем оба этих аспекта.

Основной единицей анализа динамики разнообразия на таксономическом уровне является род. Это обусловлено характером использованных баз данных, в которых сконцентрирована информация именно о родах, а не об отдельных видах. Это представляется оправданным для палеонтологического материала, сама природа которого (сохранение не всего организма, а только отдельных фоссилизирующихся частей, ограниченная возможность изучения изменчивости организмов на синтопичных выборках[1] и т.п.) делает суждения систематиков о границах выделяемых видов менее надежными, чем суждения неонтологов, использующих всю полноту признаков организмов. Соответственно, в данной статье термин "разнообразие" соответствует числу родов в конкретной выборке (временном интервале, географической зоне, сообществе, коллекции).

В результате объединения данных из двух источников (СБД и ПБД) был получен список из 16977 родов фанерозойских морских организмов (животных и протистов), в том числе 5954 родов моллюсков, данные по которым есть как в СБД, так и в ПБД (табл. 1). Моллюски присутствуют более чем в половине всех коллекций ПБД, содержащих морскую фауну; на их долю приходится 46% всех родовых нахождений и 35% от общего числа родов морских организмов в используемом массиве данных. Столь высокий уровень разнообразия и встречаемости моллюсков в палеонтологических коллекциях делает этот тип одним из наиболее важных для понимания закономерностей изменения биологического разнообразия фанерозойской морской биоты.

В качестве таксономической единицы анализа более крупного ранга был выбран класс. Мы ограничились тремя крупнейшими классами типа Mollusca, поскольку число родов других классов в объединенной БД мало (табл. 1) и на их основе сложно получить статистически корректные выводы. Кроме того, только эти три класса присутствуют в геологической летописи в течение всего фанерозоя, начиная с раннего (Bivalvia, Gastropoda) или позднего (Cephalopoda) кембрия (Willmer, 1990).

Анализ динамики таксономического разнообразия на уровне подклассов или отрядов моллюсков в настоящее время затруднен из-за отсутствия общепринятой системы всех трех рассматриваемых классов – Gastropoda (Barker, 2001; Bouchet, Rocroi, 2005), Bivalvia (Невесская, 2009) и Cephalopoda (Несис, 1996). Суждения специалистов о таксономическом положении вымерших форм основаны практически всегда на изучении только признаков раковины, что приводит к противоречиям между системами современных и ископаемых организмов одного класса (Несис, 1996). Попытки использования в таксономических целях параллельно данных морфологии и молекулярной систематики также приводят к противоречивым результатам (см. на-

[1] Синтопичной выборкой называется выборка особей, взятая в конкретное время и в конкретном местообитании. Синтопичность предполагает, что все особи жили одновременно, что делает выборку своеобразным "слепком" состояния популяции в данный момент. Исследование синтопических выборок является важным средством для систематика-неонтолога, изучающего моллюсков (Винарский, Андреева, 2007).

Таблица 1. Общая статистика используемого массива данных

Таксон	Число родов	Число коллекций	Число нахождений	Встречаемость родов (число нахождений/число родов)
Моллюски в целом	5954 (35%)	25628 (54%)	151900 (46%)	25.5
Bivalvia	1676	16666	80815	48.2
Cephalopoda	1865	8211	20451	11.0
Gastropoda	2192	9830	47194	21.5
Polyplacophora	31	79	105	3.4
Rostroconchia	25	190	211	8.4
Scaphopoda	22	1205	1463	66.5
Tentaculita	23	679	824	35.8
Прочие классы моллюсков и роды неясного таксономического положения	120	597	837	7.0
Всего по биоте	**16977**	**47398**	**330820**	**19.5**

пример Lindgren et al., 2004). Эти противоречия находят свое отражение и в использованных нами базах данных, в которых применяются несовместимые друг с другом системы одного и того же класса.

Использовались абсолютные датировки стратиграфических границ (Gradstein et al., 2004). Расчеты проводились на основе стратиграфической шкалы, используемой в СБД. Эта шкала делит фанерозой на 167 интервалов средней продолжительностью 3.25 млн. лет, большинство из которых соответствует подъярусам. Для сравнения использовалась более грубая шкала, применяемая рядом авторов для анализа данных из ПБД, которая делит фанерозой на 49 почти одинаковых по длительности интервалов (около 11 млн. лет) (Alroy et al., 2001). Как было показано нами ранее (Марков и др., 2010), графики, построенные на основе обеих шкал, оказываются сходными между собой, что свидетельствует о независимости результатов от временного масштаба рассмотрения.

Рассчитывались следующие показатели:

N (абсолютное разнообразие) – число родов данного таксона, существовавших в данном временном интервале. Род считался существовавшим в интервале, даже если реально он из этого интервала неизвестен, но известен из предыдущих и последующих. При делении N на общее число родов всей биоты мы получали **относительное разнообразие**, характеризующее вклад таксона в общее родовое богатство морской биоты;

относительная частота встречаемости моллюсков в палеонтологических коллекциях вычислялась как отношение числа родовых нахождений данного таксона к общему числу родовых нахождений для всей морской биоты для данного временного интервала;

L (продолжительность существования родов, млн. лет) вычислялась как время между первым и последним появлением рода в ископаемой летописи по методике, подробно описанной ранее; для невымерших родов на основе известных темпов вымирания в кайнозое рассчитывалась “ожидаемая” продолжительность существования (Марков, 2000, 2002; Markov, 2009).

D (среднее число родов в коллекциях, содержащих данный род) рассматривается как приблизительная оценка степени приспособленности рода к жизни в сложном (или простом) биотическом окружении, или к жизни в сообществах с высоким или низким альфа-разнообразием. Эта оценка основана на допущении, что реальное альфа-разнообразие палеосообществ является важным фактором, влияющим на таксономическое разнообразие палеонтологических коллекций (наряду с другими факторами, такими как сохранность ископаемых, исследовательское усилие, цели и методы сбора конкретной коллекции и т.д.). Аргументы в пользу правомерности данного допущения подробно обсуждались ранее (Markov, Korotaev, 2007; Markov, 2009). Величина D была вычислена для каждого из 16977 родов, сведения по которым имеются как в ПБД, так и в СБД. При вычислениях учитывались полные родовые списки для каждой коллекции ПБД, а не только те роды, для которых нашлись соответствующие записи в СБД. Среднее значение D для всех родов, существовавших в данном временном интервале, можно использовать как оценку среднего альфа-разнообразия (родового богатства) сообществ, существовавших в данное время (Markov, Korotaev, 2007; Markov, 2009). Соответственно, среднее D для всех родов данного таксона (типа или класса) в какой-то мере отражает гетерогенность

биотической среды обитания представителей таксона в течение данного геохронологического интервала.

Для анализа динамики широтного градиента разнообразия вычислялось число родов моллюсков отдельно в каждой палеоширотной зоне (шириной в 15°) в каждом интервале геохронологической шкалы из ПБД (см. выше). При этом использовалась "прямоугольная экстраполяция" данных по пространственно-временно́му распространению родов (Powell, 2009): род считался существовавшим в течение всего интервала своего существования (согласно СБД) во всех палеоширотных зонах, из которых, согласно ПБД, имеются реальные находки представителей этого рода.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Динамика родового разнообразия (N). Динамика разнообразия типа Mollusca в течение фанерозоя в целом хорошо согласуется с общебиотической тенденцией к возрастанию биоразнообразия с течением времени (рис. 1). Эта тенденция установлена аналитическими методами еще в середине 1970-х гг. и с тех пор многократно подтверждалась разными группами исследователей (Bambach, 1977; J. Sepkoski, 1978, 1979, 1984; Lane, Benton, 2003; D. Sepkoski, 2005).

Графики, основанные на геохронологических шкалах из СБД и ПБД, различающихся в три раза по длительности интервалов, мало отличаются друг от друга (рис. 1, *а*, *б*), что свидетельствует об отсутствии значительного влияния временного разрешения на получаемые результаты. Самым существенным различием является меньшая выраженность снижения N после вымирания на рубеже мела и палеогена на графике, основанном на "грубой" шкале из ПБД. Очевидно, это объясняется сравнительно быстрым восстановлением биотического разнообразия в палеогене. При грубой периодизации оказываются объединенными временные интервалы с резко различным уровнем разнообразия, дающие усредненный "сигнал".

Для типа Mollusca характерно гораздо более плавное возрастание разнообразия со временем, чем в целом для биоты. Особенно ярко это проявлялось в палеозое, когда морская биота периодически испытывала резкие колебания родового богатства. У моллюсков эти колебания выражены гораздо менее резко, пики и провалы на графиках сглажены. Это отличает моллюсков от многих других типов морских беспозвоночных, например, иглокожих, для которых установлены очень резкие колебания таксономического разнообразия в палеозое. После пермского вымирания в мезо-кайнозойское время графики динамики разнообразия биоты и типа Mollusca становятся практически изоморфными, так что резким сокращениям разнообразия биоты

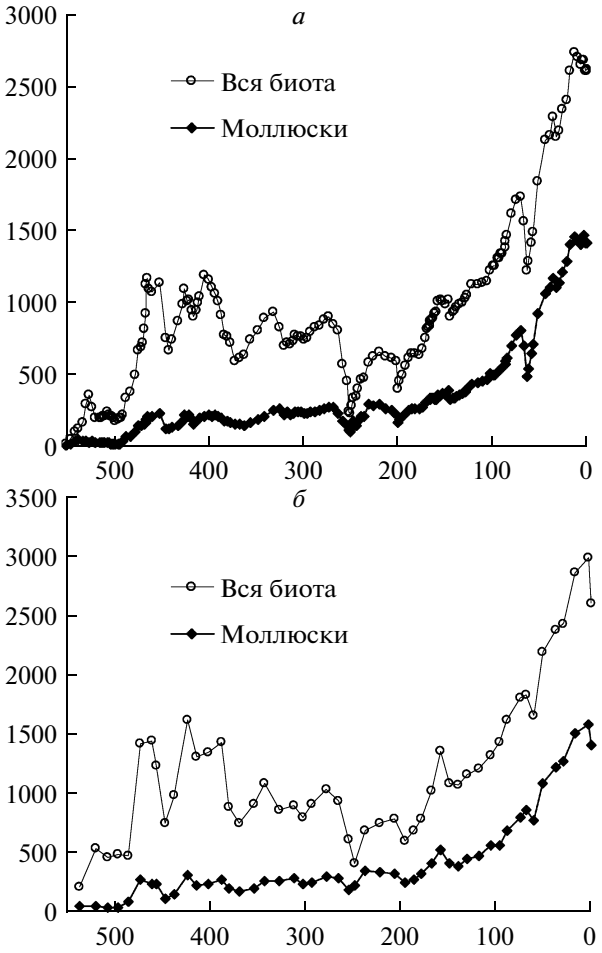


Рис. 1. Динамика абсолютного родового разнообразия моллюсков в фанерозое. По оси абсцисс – время (млн. лет назад), по оси ординат – число родов: *а* – на основе временной шкалы из СБД (средняя продолжительность интервалов 3.25 млн. лет), *б* – по шкале ПБД (средняя продолжительность интервалов 11 млн. лет).

соответствуют почти столь же резкие сокращения разнообразия моллюсков.

Таким образом, история разнообразия моллюсков в фанерозое может быть разделена на два основных этапа: до и после великого пермского вымирания. До вымирания моллюски неуклонно наращивали свое таксономическое разнообразие, но процесс этот был очень медленным. При этом для Mollusca не были характерны существенные "взлеты и падения" кривой, характерные для биоты в целом (рис. 1). В мезо-кайнозойское время динамика разнообразия Mollusca становится практически идентичной динамике разнообразия биоты в целом, причем разнообразие возрастает более высокими темпами, чем в палеозое.

Можно предполагать, что эти изменения связаны с изменениями таксономической и экологической структуры мезо-кайнозоских морских сооб-

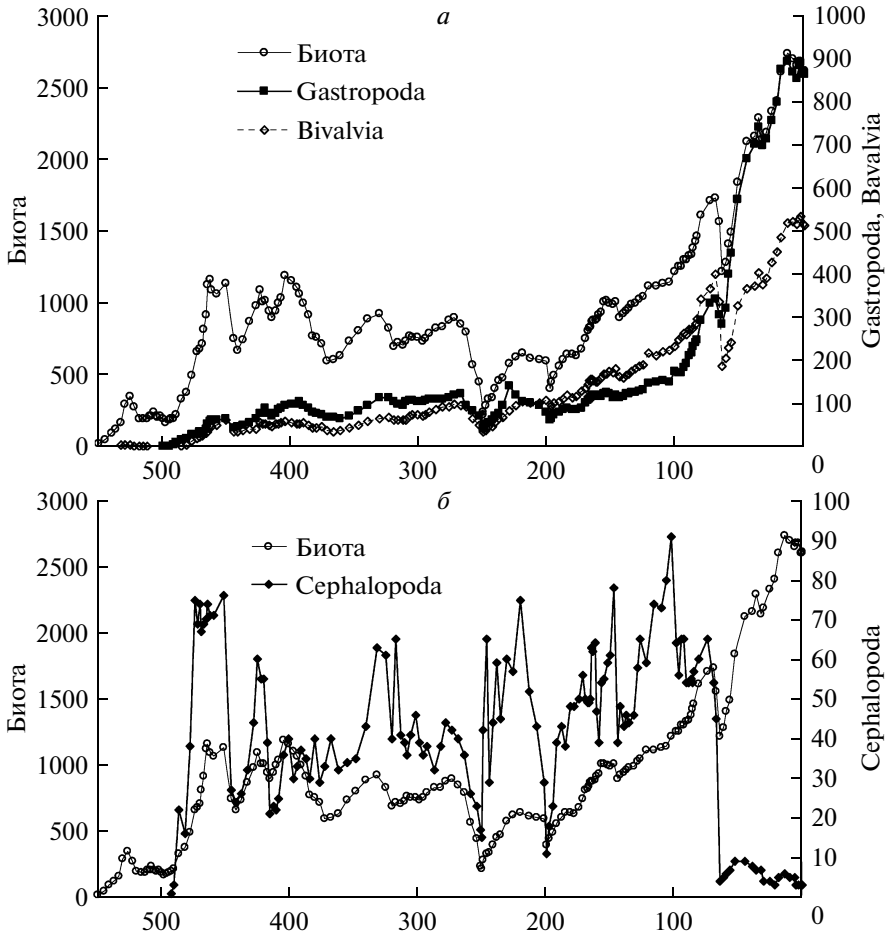


Рис. 2. Фанерозойская динамика разнообразия трех крупнейших классов типа Mollusca (Gastropoda, Bivalvia, Cephalopoda). Использована геохронологическая шкала из СБД (условные обозначения как на рис. 1).

ществ. Современная таксономическая структура типа Mollusca складывается в карбоне, когда возникает самый молодой из современных классов моллюсков – Scaphopoda (Reynolds, 2002). К этому времени вымирают малочисленные классы моллюсков, не перешедшие в мезозой (ростроконхии, тентакулиты), причем это вымирание начинается еще раньше, в девоне (Татаринов, Шиманский, 1984). То же характерно и для морской биоты в целом, таксономический состав которой на уровне типов и классов в мезо-кайнозое почти не менялся (появление в морской фауне вторичноводных тетрапод было, возможно, наиболее ярким исключением из этого правила), хотя разнообразие, обилие, экологическая значимость и таксономический состав на отрядном уровне менялись значительно. В целом, после великого пермского вымирания биота на уровне макротаксонов приобретает уже по существу современный облик.

Резкие колебания родового разнообразия морской биоты в палеозое в значительной мере связаны с периодическими вымираниями крупных и разнообразных таксонов (таких, как археоциаты, граптолиты, ряд классов палеозойских иглокожих и др.) и приходом им на смену новых. В типе Mollusca макроэволюционные процессы в палеозое происходили не столь резко, поскольку первичная радиация типа и разделение его на основные филогенетические линии, соответствующие подтипам и классам, произошла гораздо раньше, возможно, еще в конце протерозоя, в эдиакарское время (Willmer, 1990; Fedonkin, Waggoner, 1997).

Рассматривая фанерозойскую динамику разнообразия трех крупнейших классов моллюсков, можно проследить резкие различия между ними. Если двустворки и гастроподы неплохо пережили два крупнейших фанерозойских вымирания (на границе палеозоя и мезозоя и мезозоя и кайнозоя), то для головоногих моллюсков (по крайней мере для форм с хорошо сохраняющейся раковиной) кайнозой стал эпохой очевидного упадка. Динамика разнообразия этого класса в кайнозое сильно отличается от динамики разнообразия как типа Mollusca, так и биоты в целом (рис. 2). Возможные причины резкого сокращения таксономического разнообразия головоногих моллюсков в кайнозое

неоднократно обсуждались в литературе. Согласно одной из вероятных версий, уже начиная с юрского периода костистые рыбы стали успешно конкурировать с цефалоподами в морских экосистемах, постепенно захватывая их место крупных морских хищников, находящихся на вершине трофической пирамиды (Clarke, 1996). Это относится прежде всего к формам с наружной раковиной (аммониты, наутилоидеи), тогда как внутираковинные формы (осьминоги, кальмары) сохранили до наших дней относительно высокое таксономическое разнообразие и высокую численность.

Графики, отражающие динамику родового разнообразия Bivalvia и Gastropoda в фанерозое, сходны друг с другом и с графиком изменений родового разнообразия биоты в целом (рис. 2). Наши результаты согласуются с данными, полученными ранее в ходе изучения динамики родового разнообразия двустворок и гастропод в фанерозое; показано, что для обоих классов характерно возрастание родового разнообразия в течение фанерозоя, причем спады разнообразия во время крупных вымираний были менее значительными, чем в большинстве других групп морских животных (Амитров и др., 1981; Miller, Sepkoski, 1988). В частности, упадок разнообразия во время великого пермского вымирания у брюхоногих и двустворчатых моллюсков выражен слабее, чем у биоты в целом. У гастропод по сравнению с двустворками наблюдается менее значительное вымирание на рубеже мела и палеогена и более быстрый рост разнообразия в конце мела и в кайнозое, что и привело к наблюдаемому ныне превосходству гастропод над двустворками как по числу видов, так и по числу родов.

В целом эти классы можно рассматривать как пример эволюционно устойчивых таксонов, рост разнообразия которых в течение фанерозоя шел по стабильной траектории, которая у двустворок близка к экспоненте, а у гастропод напоминает гиперболу (Markov, Korotayev, 2007). Массовые вымирания оказывали на эту траекторию сравнительно небольшое влияние, состоявшее прежде всего в ускорении диверсификации в послекризисные периоды, что могло быть связано с вымиранием конкурентов и освобождением экологического пространства (Miller, Sepkoski, 1988). Результатом этого является большое число видов и родов в этих классах вследствие широкой адаптивной радиации и высокой степени экологической пластичности, свойственной им. Из всех классов моллюсков только эти два сумели проникнуть в пресные воды, а гастроподы также на сушу, где испытали взрывную таксономическую диверсификацию. Рецентная фауна наземных брюхоногих насчитывает около 35000 видов (Barker, 2001).

Для головоногих, в отличие от двустворок и гастропод, характерны очень резкие колебания родового разнообразия (рис. 2). Высокая степень сходства паттернов фанерозойской динамики разнообразия у брюхоногих и двустворчатых моллюсков в противовес головоногим отчасти может объясняться экологическими причинами. При резких различиях в способах питания (двустворки – фильтраторы, гастроподы – активные соскребатели, фитофаги или хищники), двустворки и водные брюхоногие – преимущественно бентосные и сравнительно малоподвижные организмы. Напротив, практически все головоногие – это активно плавающие хищники, преследующие добычу и имеющие в связи с этим принципиально иной, высокий уровень развития нервной системы и двигательного аппарата. Однако одним этим фактором вряд ли можно объяснить коренное отличие между классами моллюсков в их эволюционном ответе на изменяющуюся природную обстановку. Так, макроэволюционная динамика брахиопод больше похожа на таковую цефалопод, чем двустворок, хотя по своей экологии брахиоподы явно ближе к двустворкам. Макроэволюционная динамика костистых рыб, предположительно занявших в кайнозое многие ниши мезозойских наружнораковинных цефалопод, ближе к таковой двустворок и гастропод, чем головоногих (Марков, 2002). Возможно причина этих контрастных различий связана с разной степенью эволюционно-экологической “универсальности” плана строения рассматриваемых групп, что вело к различиям в среднем уровне экологической специализации родов. По-видимому, наружнораковинные цефалоподы (как и брахиоподы) из-за меньшей “универсальности” своего плана строения и более высокой (в среднем) экологической специализации были вынуждены отвечать на изменения среды в среднем более радикальными перестройками морфологии (включая строение скелета) по сравнению с двустворками и гастроподами (и костистыми рыбами), что и обусловило наблюдаемые различия в темпах обновления родового состава и амплитуде колебаний родового разнообразия.

Учитывая сходство между динамикой разнообразия классов Gastropoda и Bivalvia в дальнейшем анализе они будут рассматриваться как единая группа (Bivalvia + Gastropoda).

2. Динамика относительного разнообразия (доля моллюсков в родовом составе морской фауны). Относительное разнообразие типа Mollusca (доля моллюсков в общем родовом разнообразии биоты), несмотря на периодические резкие колебания, неуклонно возрастало в течение фанерозоя (рис. 3). В современных морских сообществах на долю моллюсков приходится более половины всех родов (считая только те таксоны, которые хорошо представлены в палеонтологической летописи и включены в использованные нами базы данных), и в наше время наблюдается максимальное относительное разнообразие моллюсков за всю историю морской биоты. Рост доли моллюсков в общем родовом разнообразии морской биоты в течение фа-

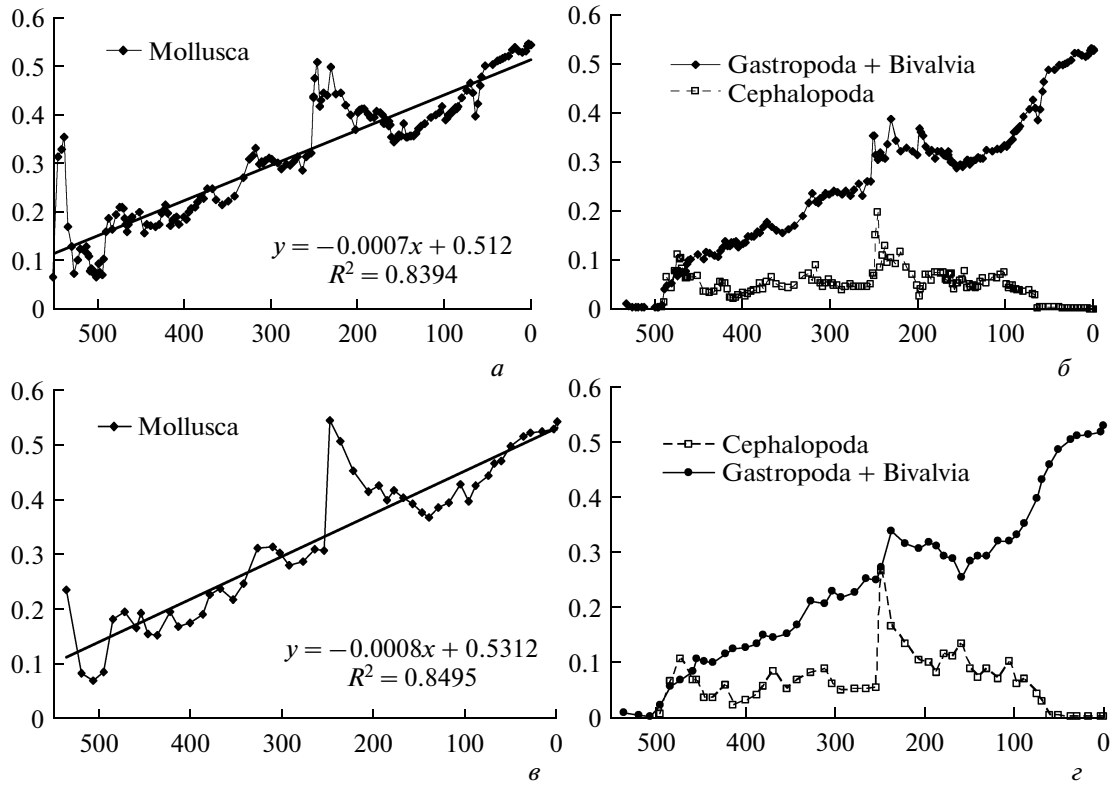


Рис. 3. Динамика относительного разнообразия моллюсков в фанерозое: *а*, *б* – по шкале СБД; *в*, *г* – по шкале ПБД. По оси абсцисс – время (млн. лет назад), по оси ординат – относительное разнообразие (число родов в данной группе, поделенное на число родов во всей морской биоте). Для графиков *а*, *в* приведены уравнения регрессии и коэффициенты достоверности аппроксимации (R^2).

нерозоя был весьма близок к линейному. Значение коэффициента корреляции Спирмена (r_S) между относительным разнообразием моллюсков и геологическим временем ($1-t$) составляет 0.89 ($p = 0.00$). Неуклонный и почти линейный рост вклада моллюсков в родовой состав фауны – от весьма низких значений в начале палеозоя, до 54% в конце кайнозоя – является одной из важнейших общих тенденций макроэволюционной динамики морской биоты фанерозоя.

Возрастание относительного разнообразия моллюсков в фанерозое происходило почти исключительно за счет двустворчатых и брюхоногих (рис. 3). Головоногие вносили наибольший вклад в разнообразие биоты в триасе (примерно 250–220 млн. лет назад). На это время приходится пик таксономического разнообразия этого класса, связанный с чрезвычайно быстрой диверсификацией отряда Ceratitida, которая началась вскоре после великого вымирания в конце перми. В дальнейшем начался спад, продолжающийся и поныне. Однако темпы роста таксономического разнообразия гастропод и двустворок в позднем мезозое – кайнозое были очень высоки и даже выше, чем раньше, что отразилось в продолжении тенденции к линейному увеличению относительного разнообразия типа Mollusca даже при резком сокращении вклада головоногих.

3. Встречаемость в коллекциях. Для родов моллюсков характерна очень высокая представленность в палеонтологических коллекциях. В среднем на один род моллюсков приходится 25.5 нахождений в коллекциях ПБД (табл. 1), что указывает на их широкую распространенность в фанерозойских морях. Это значительно более высокая представленность, чем у большинства других типов морских беспозвоночных, включая такие разнообразные таксоны, как иглокожие, членистоногие и мшанки (Марков и др., 2010). Из трех важнейших классов моллюсков самая высокая встречаемость характерна для родов двустворок (среднестатистический род этого класса присутствует в 48.2 коллекций), гастроподы встречаются реже (21.5 нахождений на род), для цефалопод характерна сравнительно низкая встречаемость (11.0 нахождений на род). Отчасти (для головоногих) характер встречаемости в коллекциях может определяться посмертным переносом раковин, обладавших хорошей плавучестью и способных дрейфовать с морскими течениями на значительные расстояния (Saunders, Landman, 2009). Дать количественную оценку влияния этого

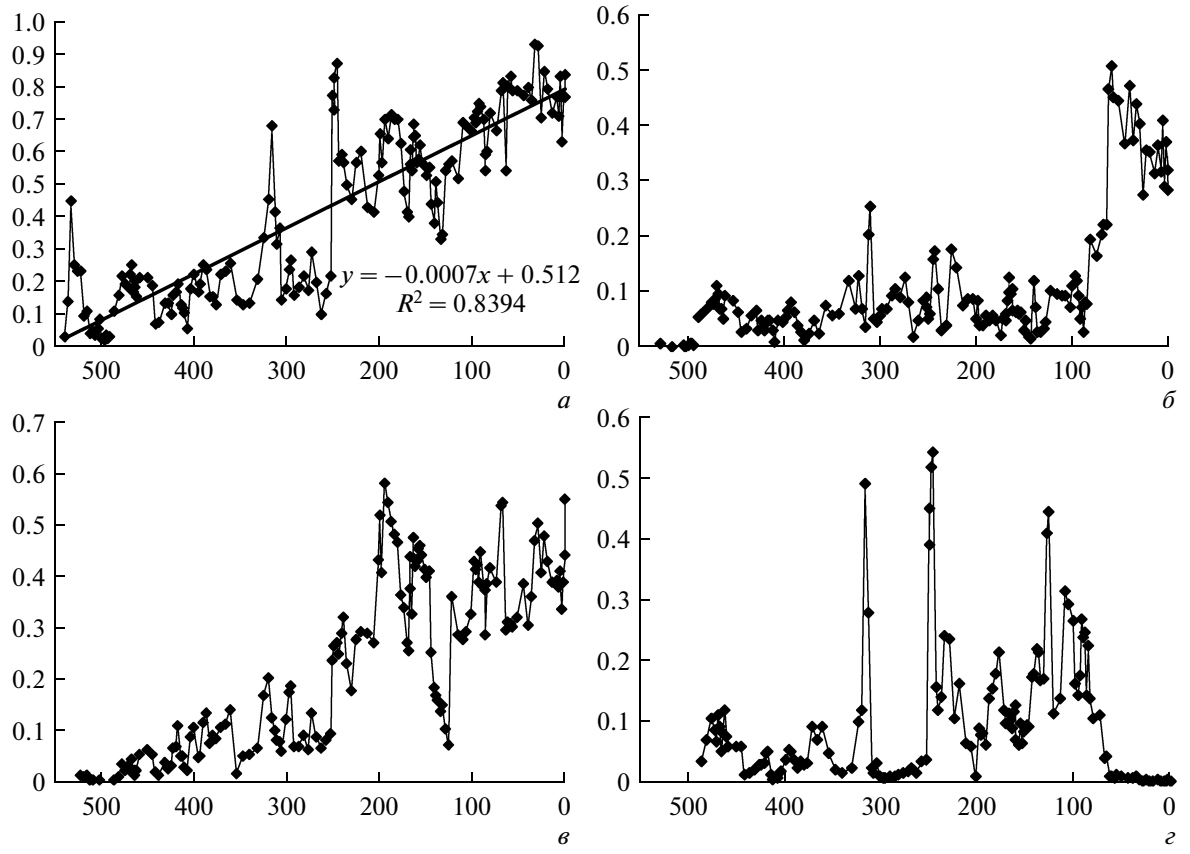


Рис. 4. Динамика относительной частоты встречамости типа Mollusca. По оси абсцисс – время, по оси ординат – величина относительной встречаемости (число нахождений отдельных таксонов моллюсков, поделенное на общее число нахождений всех морских родов) (использована шкала СБД): *а* – все моллюски, *б* – Gastropoda, *в* – Bivalvia, *г* – Cephalopoda.

фактора на таксономический состав коллекций вряд ли возможно.

Анализ динамики относительной встречаемости моллюсков (рис. 4) подтверждает полученные ранее результаты. В целом для типа Mollusca характерно неуклонное возрастание представленности в коллекциях в течение фанерозоя, причем исторического максимума этот показатель достиг в позднем палеогене, когда на долю моллюсков приходилось более 90% всех родовых нахождений морской фауны в коллекциях ПБД. При этом в течение фанерозоя наблюдались очень резкие колебания относительной встречаемости моллюсков, значительно более резкие, нежели колебания абсолютного (рис. 1, 2) и относительного (рис. 3) родового разнообразия. Амплитуда колебаний этой величины составляет более 80%. Разница в амплитуде колебаний во многом объясняется характером сравниваемых величин. При вычислении N и относительного разнообразия элементарной единицей в вычислениях является род, который считается существующим в течение всего интервала времени от самой ранней до самой поздней находки в летописи (согласно СБД), в том числе и в тех интервалах, где этот род не представлен в коллекциях ПБД. Это практически неизбежно приводит к тому, что графики получаются более сглаженными по сравнению с графиками относительной встречаемости, где элементарной единицей является отдельное нахождение рода в конкретной коллекции.

Как правило, резкий рост относительной встречаемости Mollusca в палеонтологической летописи приходится на периоды, следующие за эпохами крайнего падения этой величины. Наиболее сильное падение встречаемости моллюсков приходится на пермский период, за которым последовало бурное увеличение этого показателя в триасе, что было связано, в первую очередь, с бурной диверсификацией цератитид и отчасти двустворок вскоре после великого вымирания. Повышенная встречаемость моллюсков в послекризисные периоды, по-видимому, означает, что представители типа в среднем быстрее восстанавливали свою численность (не путать с родовым разнообразием), чем другие макротаксоны морской биоты, эффективно используя преимущества, предоставленные сокращением численности конкурирующих групп в морских сообществах.

Наблюдаются резкие различия в динамике встречаемости трех крупнейших классов моллюсков, которые сменяли друг друга на протяжении фанерозоя в качестве доминирующих групп в морских сообществах (рис. 4). Вплоть до каменноугольного периода встречаемость моллюсков была довольно низкой; в среднем карбоне резко повышается встречаемость головоногих моллюсков в коллекциях. Для данного класса характерны очень резкие колебания величины встречаемости в течение палеозоя-мезозоя. В мезозое наибольшая встречаемость среди всех классов Mollusca характерна для двустворок. Она достигает своего пика в средней юре и с тех пор остается довольно высокой вплоть до наших дней. Для этого класса также характерны серьезные колебания встречаемости, хотя и менее резкие, чем у головоногих. Встречаемость гастропод была сравнительно низкой на протяжении палеозоя и мезозоя и только в кайнозое они становятся сопоставимыми по этому показателю с двустворчатыми. Резкий рост начался с позднего мела, а максимальная встречаемость брюхоногих моллюсков в коллекциях была достигнута уже в палеоцене и затем постепенно снижалась в течение кайнозоя, хотя и оставалась сопоставимой со встречаемостью двустворчатых. Наблюдаемые изменения, вероятно, связаны с преобразованиями структуры морских фаун, следовавшими за периодами массовых вымираний, когда экологическое преимущество получали различные классы типа Mollusca.

4. Динамика средней продолжительности существования родов (L). По этому показателю для типа Mollusca в целом характерно хорошее совпадение с общебиотической тенденцией; графики практически изоморфны, за исключением интервала ранний триас–ранняя юра, когда средняя продолжительность существования рода в биоте была примерно на 50 млн. лет дольше, чем в типе моллюсков (рис. 5, *а*). Это было связано с преобладанием в это время среди моллюсков цератитид и других аммоноидей, для которых характерна очень низкая средняя продолжительность существования родов (высокий темп смены родового состава). В остальные эпохи фанерозоя средняя продолжительность существования рода у моллюсков не отличалась существенно от общебиотической (отчасти это связано с тем, что моллюски составляли в отдельные эпохи до 50% и более общего родового разнообразия морской биоты, данные о которой вошли в использованные нами базы данных).

Резкие различия в динамике показателя L характерны для отдельных классов моллюсков. Для группы Gastropoda + Bivalvia характерно плавное увеличение средней продолжительности существования родов (рис. 5, *б*), достигающее своего максимума в кайнозое (когда удельная скорость вымирания родов двустворок и гастропод стала очень низкой). Совсем другая картина характерна для класса Cephalopoda, средняя продолжительность жизни рода в котором оставалась низкой (гораздо ниже, чем в группе Gastropoda + Bivalvia) вплоть до массового вымирания аммоноидей и белемнитов в конце мезозоя. Резкое увеличение L в начале кайнозоя объясняется тем, что после великого вымирания в палеонтологической летописи присутствуют лишь отдельные представители плохо сохраняющихся групп (каракатицы, осьминоги) и немногочисленные реликтовые наружнораковинные формы (наутилоидеи), которые в кайнозое вымирали редко. Эти реликтовые роды, по-видимому, обитали в сравнительно стабильной обстановке, подобно современному Nautilus (Saunders, Landman, 2009). Вероятно, имело место выборочное вымирание короткоживущих родов (либо прекращение возникновения новых), обнажившее глубокую внутриклассовую дифференциацию по L, а не действительное увеличение данного параметра в пределах тех семейств и отрядов, для которых ранее были характерны низкие значения L.

Рассматривая временную динамику показателя D (среднее число родов в составе коллекции), мы также можем отметить почти полное совпадение этой динамики в типе Mollusca с общебиотической (рис. 5, *в*, *г*). Рост средней величины D у моллюсков показывает, что с течением времени морские сообщества, в которых обитали моллюски, становились все более сложными (обладали в среднем все более высоким родовым богатством). Эта тенденция также прослеживается при рассмотрении отдельных классов Mollusca, хотя у головоногих динамика D характеризовалась большими колебаниями этого показателя. В течение позднего палеозоя и всего мезозоя головоногие приурочены в среднем к более бедным комплексам ископаемых по сравнению с двустворками и гастроподами. Отчасти, это может быть связано с плавающим (нектонным) образом жизни цефалопод, оказывавшихся в составе тафоценозов, обедненных другими формами с твердым скелетом, и их меньшей привязанностью к конкретным бентосным экосистемам.

Для моллюсков, как и в целом для биоты (Markov, 2009), характерна положительная корреляция между величинами L и D (рис. 5, *д*, *е*). Для типа Mollusca значение коэффициента корреляции Спирмена (r_S) между L и D составляет 0.53 ($p = 0.00$), что значительно выше аналогичного показателя для остальной части морской биоты ($r_S = 0.22$; $p = 0.00$). Таким образом, именно моллюски вносят основной вклад в ранее установленную позитивную взаимосвязь между показателями L и D на уровне всей морской биоты (Markov, 2009). На протяжении фанерозоя моллюски поэтапно переходили от обитания в менее разнообразных к обитанию в более разнообразных сообществах, что не только соответствует общебиотической тенденции, но в значительной степени эту тенденцию и определяет.

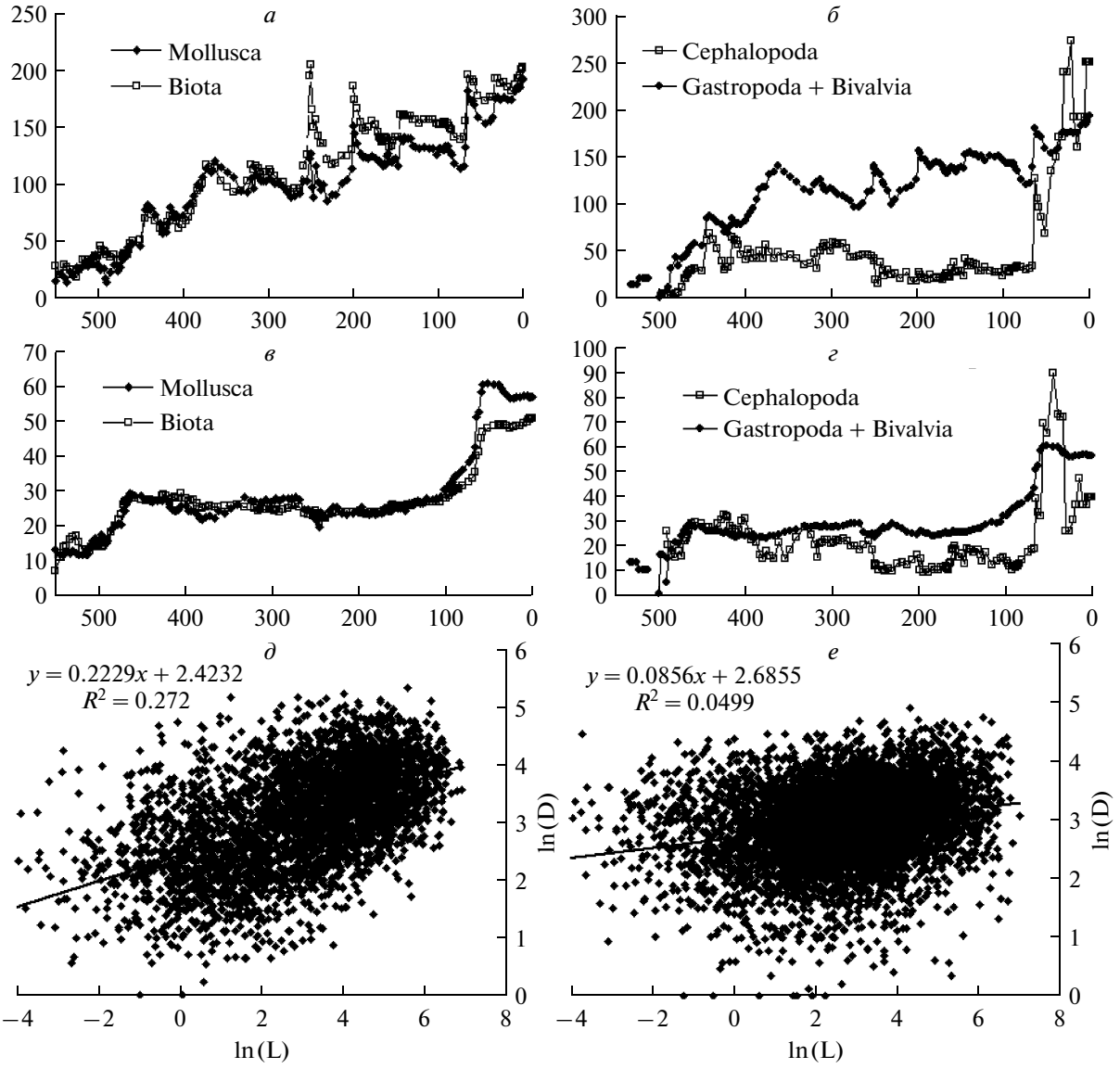


Рис. 5. Динамика показателей L (средняя продолжительность существования родов) и D (среднее родовое богатство коллекций, в которых встречен род): *а*, *б* – изменение величины L; *в*, *г* – изменение величины D; *д*, *е* – соотношение величин L и D; учтены роды, встреченные не менее чем в четырех коллекциях ПБД (3607 родов моллюсков и 5823 рода остальных морских животных и протистов).

5. Палеоширотное распределение разнообразия моллюсков в фанерозое. Как и для морской биоты в целом, для моллюсков в течение всего фанерозоя было характерно наличие широтного градиента разнообразия (рис. 6). В каждый момент времени максимальное родовое разнообразие моллюсков концентрировалось в одной палеоширотной зоне и убывало по мере удаления от этой зоны на север и на юг. Это убывание в палеозое было монотонным, а в мезозое и кайнозое наблюдался локальный вторичный максимум в южном полушарии. Зона максимального разнообразия не находилась постоянно вблизи экватора, а мигрировала с юга на север. В ордовике, силуре и девоне максимальное разнообразие моллюсков было приурочено к тропическим широтам южного полушария (15°–30° ю.ш.). В карбоне и большей части перми зона максимального разнообразия находилась несколько севернее, в приэкваториальной зоне южного полушария (0°–15° ю.ш.). С конца перми до начала юры происходило постепенное смещение зоны максимального разнообразия моллюсков в северном направлении. В конце перми эта зона перешла из южного полушария в северное, а в начале юры ее положение зафиксировалось в средних широтах северного полушария (30°–45° с.ш.). Общая динамика смещения зоны максимального разнообразия моллюсков с юга на север (рис. 6, *а*) почти не отлича-

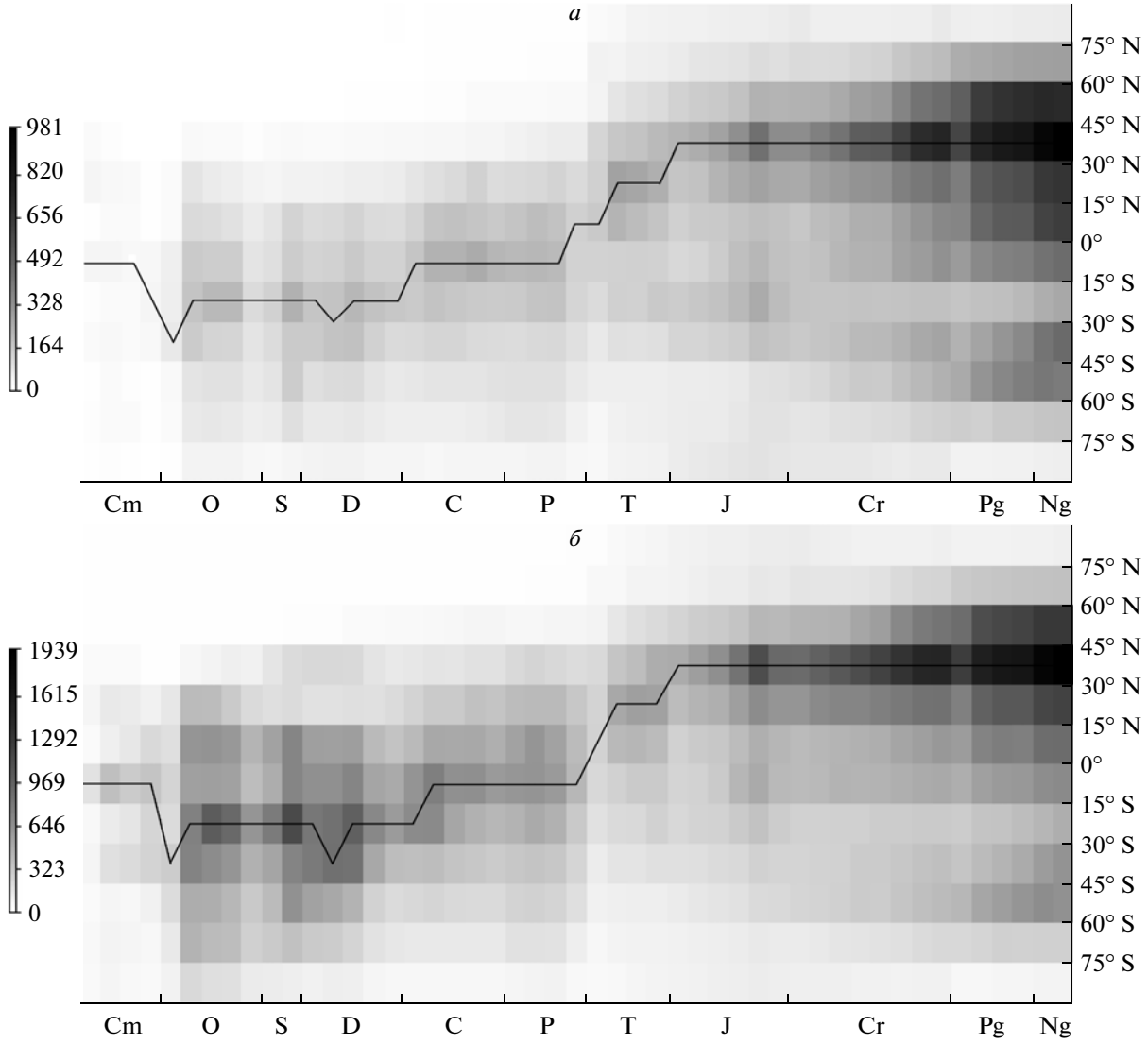


Рис. 6. Палеоширотное распределение родового разнообразия в фанерозое: *а* – моллюски, *б* – вся морская биота. По горизонтальной оси – геологическое время, по вертикальной оси – палеоширотные зоны. Оттенками серого показано родовое разнообразие в каждой 15-градусной палеоширотной зоне в каждом интервале геохронологической шкалы. Использовалась шкала из ПБД (см. "Материал и методика"). Тонкими линиями показано положение широтных зон с максимальным разнообразием.

ется от таковой для всей морской биоты (рис. 6, *б*). В конце триаса наметилась зона вторичного разнообразия моллюсков в тропиках южного полушария (15°–30° ю.ш.), которая в позднем мелу – кайнозое сместилась в южные умеренные широты (30°–60° ю.ш.). Мезокайнозойский вторичный южный максимум разнообразия был характерен и для всей морской биоты в целом, но у моллюсков он выражен более отчетливо. Наблюдаемый сдвиг зон максимального разнообразия, по-видимому, объясняется в первую очередь глобальными тектоническими процессами, ведущими к перераспределению площади континентального шельфа (Powell, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По ряду количественных параметров выявлено значительное сходство динамики разнообразия типа Mollusca и морской биоты в целом, в том числе сходство динамики палеоширотного распределения разнообразия моллюсков и прочей морской фауны. Это может быть связано с относительным единством характера эволюционного ответа моллюсков и биоты в целом на изменения экологической обстановки. К числу общих закономерностей макроэволюционной динамики морской фауны относится, по-видимому, и преобладание положительной связи между альфа-разнообразием сообществ и скоростью возникновения в них новых таксонов родового уровня (Марков и др., 2010). С

другой стороны, выявлены глубокие различия между основными классами типа моллюсков по некоторым параметрам. Эволюционная судьба классов Bivalvia, Gastropoda и Cephalopoda оказалась различной и предопределенной, по-видимому, глубокой экологической дифференциацией еще в ходе раннепалеозойских радиаций. Двустворки и брюхоногие встали на путь медленного, но неуклонного увеличения своей роли в морских сообществах, при этом представители этих двух классов сохраняли относительно невысокий и стабильный уровень организации. На протяжении своей истории они отличались высокой и постоянно растущей средней длительностью существования родов, для них характерна высокая (и тоже растущая) встречаемость в палеонтологических коллекциях. Головоногие, напротив, рано достигли требуемой их образом жизни высокой организации, а к финалу мезозоя претерпели радикальную смену таксономического состава, выраженную в распространении новых групп со значительно измененным планом строения, иными экологическими и тафономическими характеристиками. На протяжении большей части истории головоногих для них характерна невысокая, особенно в сравнении с другими классами моллюсков, продолжительность существования родов и сравнительно небольшая представленность в коллекциях (сообществах). По причине своего огромного разнообразия и численности моллюски во многом определяют выявленные ранее общебиотические закономерности изменения таксономического разнообразия: как весомый компонент совокупной статистической выборки и как один из ведущих компонентов морских сообществ.

Работа выполнена при поддержке Программ Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов” и “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем, Подпрограмма II” и РФФИ (проекты 09-05-01009 и 10-05-00342).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амитров О.В., Бланк М.Я., Горбач Л.П. и др. Класс Gastropoda. Брюхоногие моллюски // Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1981. С. 72–123.

Винарский М.В., Андреева С.И. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность // Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова. М.: КМК, 2007. С. 130–147.

Марков А.В. Возвращение Черной Королевы, или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. № 4. С. 357–370.

Марков А.В. О механизмах роста таксономического разнообразия морской биоты в фанерозое // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 3–13.

Марков А.В., Бондарев А.А., Винарский М.В. Взаимосвязь альфа-разнообразия сообществ и темпов появления новых родов в эволюции фанерозойской морской биоты // Палеонтол. журн. 2010. № 5. С. 3–14.

Невесская Л.А. Принципы систематики и система двустворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 3–13.

Несис К.Н. Система современных головоногих моллюсков: критический анализ новопредложенных усовершенствований на основе строения репродуктивных органов // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 3. С. 335–349.

Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Лобанов А.Л., Смирнов И.С. Базы данных по зоологической систематике и сведения о высших таксонах животных // Зоол. журн. 1994. Т. 73. № 12. С. 100–116.

Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. (ред.). Справочник по систематике ископаемых организмов. М.: Наука, 1984. 224 с.

Alroy J., Marshall C.R., Bambach R.K. et al. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. P. 6261–6266.

Bambach R.K. Species richness in marine benthic habitats through the Phanerozoic // Paleobiology. 1977. V. 3. P. 152–167.

Barker G.M. Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology // The biology of terrestrial molluscs. Wallingford: CABI Publishing, 2001. P. 1–146.

Benton M.J. The history of life: large databases in palaeontology // Numerical Palaeobiology. Computer-based modelling and analysis of fossils and their distributions. N. Y.: John Wiley and Sons, 1999. P. 249–283.

Bouchet P., Rocroi J.-P. (ed.). Classification and nomenclator of gastropod families. Hackenheim: ConchBooks, 2005. 397 p.

Clarke M.R. The role of cephalopods in the world’s oceans: an introduction // Phil. Trans. R. Soc. Ser. B. 1996. V. 351. P. 979–983.

Fedonkin M.A., Waggoner B.M. The Late Precambrian fossil Kimberella is a mollusc-like bilaterian organism // Nature. 1997. V. 388. № 6645. P. 868–871.

Giribet G., Dunn C.W., Edgecombe G.D., Rouse G.W. A modern look at the animal tree of life // Zootaxa. 2007. V. 1668. P. 61–79.

Gradstein F.M., Ogg J.G., Smith A.G. et al. A geologic time scale 2004. Cambridge: Univ. Press, 2004. 610 p.

Lane A., Benton M.J. Taxonomic level as a determinant of the shape of the Phanerozoic marine biodiversity curve // Amer. Natur. 2003. V. 162. № 3. P. 265–276.

Lindberg D.R. Monoplacophorans and the origin and relationships of Mollusks // Evolution: education and outreach. 2009. V. 2. P. 191–203.

Lindgren A.L., Giribet G., Nishiguchi M.K. A combined approach to the phylogeny of Cephalopoda (Mollusca) // Cladistics. 2004. V. 20. P. 454–486.

Markov A.V. Alpha diversity of Phanerozoic marine communities positively correlates with longevity of genera // Paleobiology. 2009. V. 35. № 2. P. 231–250.

Markov A.V., Korotayev A.V. Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend // Palaeoworld. 2007. V. 16. P. 311–318.

Miller A.I., Sepkoski J.J. Modeling bivalve diversification: the effect of interaction on a macroevolutionary system // Paleobiology. 1988. V. 14. № 4. P. 364–369.

Peterson K.J., McPeek M.A., Evans D.A.D. Tempo and mode of early animal evolution: inferences from rocks, Hox, and molecular clocks // Paleobiology. 2005. V. 31. Suppl. 2. P. 36–55.

Powell M.G. The latitudinal diversity gradient of brachiopods over the past 530 million years // J. Geol. 2009. V. 117. № 6. P. 585–594.

Reynolds P.D. The Scaphopoda // Molluscan radiation – lesser-known branches. Advances in marine biology. V. 42. L.: Acad. Press, 2002. P. 137–236.

Saunders W.B., Landman N.H. (eds.). Nautilus: The biology and paleobiology of a living fossil. Dordrecht: Springer, 2009. lxxvii + 632 p.

Sepkoski D. Stephen Jay Gould, Jack Sepkoski, and the "Quantitative Revolution" in American paleobiology // J. Hist. Biol. 2005. V. 38. P. 209–237.

Sepkoski J.J. A kinetic model of phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // Paleobiology. 1978. V. 4. № 3. P. 223–251.

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 families and mass extinctions // Paleobiology. 1984. V. 10. № 2. P. 246–267.

Sigwart J.D., Sutton M.D. Deep molluscan phylogeny: synthesis of palaeontological and neontological data // Proc. R. Soc. Ser. B. 2007. V. 274. P. 2413–2419.

Wägele W., Letsch H., Klussmann-Kolb A. et al. Phylogenetic support values are not necessarily informative: the case of the Serialia hypothesis (a mollusk phylogeny) // Frontiers in Zoology. 2009. V. 6. № 12 (http: // www.frontiersinzoology.com/content/6/1/12).

Willmer P. Invertebrate relationships: patterns in animal evolution. Cambridge: Univ. Press, 1990. 400 p.

Mollusks in Phanerozoic Marine Communities: Implications from the Analysis of Global Paleontological Databases

M. V. Vinarski, A. A. Bondarev, A. V. Markov

Evolutionary history of three mollusk classes (Bivalvia, Gastropoda, and Cephalopoda), regarded as components of the Phanerozoic marine biota, is discussed based on the comparison of dynamics of quantitative parameters obtained from the analysis of the global paleontological databases. The main trends in the evolution of the role of mollusks in Phanerozoic marine ecosystems and relationships between the diversification of this group and biodiversity of paleocommunities are considered. Certain parameters show similarity between the diversity dynamics of mollusks and the whole marine biota, including the paleolatitudinal distribution of diversity. At the same time, mollusk classes differ considerably in certain aspects. The evolutionary history of Bivalvia, Gastropoda, and Cephalopoda was different and determined presumably by deep ecological divergence which occurred as early as the Early Paleozoic adaptive radiation. Bivalves and gastropods followed the trend of a gradual and constant increase in their role in marine communities; they are characterized by high and constantly growing duration of genera, high (and also growing) frequency in paleontological collections. Cephalopods show more chaotic macroevolutionary dynamics, relatively low mean duration of genera and low relative frequency.

Keywords: Mollusca, bivalves, gastropods, cephalopods, Phanerozoic, diversity dynamics, Paleontological databases.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 19–25

УДК 563.14:551.763.3(571.122)

НОВЫЕ РАДИОЛЯРИИ СЕМЕЙСТВА PRUNOBRACHIDAE ИЗ ВЕРХОВ ВЕРХНЕГО МЕЛА ВОСТОЧНОГО СКЛОНА ПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2011 г. В. С. Вишневская

Геологический институт РАН

e-mail: valentina@ilran.ru

Поступила в редакцию 20.11.2010 г.
Принята к печати 06.12.2010 г.

Новые роды и виды радиолярий происходят из верхнемеловых кремнистых глин, вскрытых скважиной 22 (Полярный Урал). Дан обзор семейства Prunobrachidae Pessagno, 1975. Приведено описание двух новых родов: Pseudobrachium gen. nov., характеризующийся гантелевидной формой скелета и отсутствием патагия, и Spinibrachium gen. nov., который отличается развитием игловидных апофизов на полярных отростках и покровного патагия в центральной части раковины. Описано пять новых видов: Spinibrachium amoni, Prunobrachium kozlovae, P. boreale, Pseudobrachium gracile, P. trilobatum, которые имеют принципиальное значение для палеогеографии и стратиграфической корреляции кампанских отложений.

ВВЕДЕНИЕ

Новые радиолярии происходят из кампанских (верхний мел) трепеловидных глин (гл. 110.6–114.6 м) леплинской свиты, вскрытых скважиной 22, пробуренной в 10 км к западу от пос. Усть-Манья на восточном склоне Полярного Урала. Разрез леплинской свиты представлен трепеловидными глинами и диатомитами, в которых установлены многочисленные радиолярии (Саркисова, 2005, 2007). Комплекс радиолярий содержит более 80 видов и подвидов, принадлежащих 24 семействам и 53 родам. Э.В. Саркисовой (2005, 2007) в разрезе скважины 22 выделены нижнекампанские слои с Artostrobiidae в интервале глубин 98–115 м, в которых установлено 55 видов. Перекрывающие слои с Prunobrachium crassum – Tripodiscinus sp. (интервал 45–97 м), где определено 54 вида радиолярий, отнесены Саркисовой к верхнему кампану – маастрихту, а слои с Lophophaena mugaica (интервал 30–44 м), содержащие более 60 видов радиолярий, к нижнему палеоцену. Леплинская свита залегает с перерывом на усть-маньинской свите. В подстилающих отложениях усть-маньинской свиты, представленной преимущественно опоковидными мергелями и глинами и изученной в обнажениях по рекам Уса и Сейда, а также по скважинам в бассейне р. Харута (Амон, 2001), по радиоляриям выделены нижнесантонская зона Theocampe animula, верхнесантонская зона Prunobrachium crassum и нижнекампанская зона Prunobrachium articulatum. В среднем течении р. Сыня (в окрестностях пос. Тильтим) и в естественных обнажениях на Мужинском Урале в кремнистых глинах и опоках усть-маньинской свиты также установлены коньяк-кампанские радиолярии (Амон, 2000). Характерными видами сантон - нижнекампанского комплекса радиолярий усть-маньинской свиты являются Alievium? gallowayi (White), Phaseliforma subcarinata Pessagno, P. meganosensis Pessagno, Prunobrachium crassum (Lipman), P. articulatum (Lipman), Theocampe sibirica Lipman, Immersothorax marinae (Gorbovets), I. tetracamerata (Lipman), Theocyrtis praemugaicus Amon, T. sitnikovae Amon, Dictyomitra multicostata Zittel, D. striata Lipman, Lithostrobus rostovzevi Lipman и Xitus asymbatos (Foreman).

Радиоляриевое сообщество леплинской свиты представлено Spongotrochus polygonatus (Campbell et Clark), S. octacanthus (Lipman), S. radiatus (Lipman), Spongodiscus impressus Lipman, Porodiscus cretaceous Campbell et Clark, Stylodictya fresnoensis (Foreman), Prunobrachium articulatum (Lipman), P. mucronatum (Lipman), Phaseliforma subcarinata Pessagno, Dictyomitra multicostata Zittel, D. striata Lipman, Lithostrobus rostovzevi Lipman, Xitus asymbatos (Foreman) и др.

Описываемые здесь новые виды радиолярий происходят из нижней части (110.6–114.6 м) слоев с Artostrobiidae, в которых Саркисовой (2007) установлены Dictyophimus? orbiculiporosus Sarkisova, Pterocyrtidium porrectum Sarkisova, Lophophaena sibirica Gorbovetz. Непосредственно выше этого интервала Саркисовой (2005) отмечен прослой (103–109 м) с преобладанием “спонгуридовых форм”, где впервые появляются позднекампан-маастрихтские Myllocercion ectus (Empson-Morin) и Stylodictya fresnoensis (Foreman).

Меловые радиолярии этого региона (Полярный и Приполярный Урал), а также Западно-Сибирской низменности ранее изучались Р.Х. Липман (1962), Г.Э. Козловой и А.Н. Горбовец (1966). Они предло-

жили выделять в коньяк-кампанском березовском горизонте Западной Сибири сантон-кампанский комплекс радиолярий с Dictyomitra striata (Липман, 1962), нижнекампанский комплекс с Prunobrachium crassum и верхнекампанский комплекс с Prunobrachium articulatum (Козлова, Горбовец, 1966).

Следует заметить, что верхнесантонская зона Prunobrachium crassum, выделяемая на Урале Э.О. Амоном (2000), скорее всего, отвечает интервалу с кампанским комплексом Prunobrachium crassum (нижний кампан), предложенному для Сибири Козловой и Горбовец (1966). Комплекс Prunobrachium articulatum (верхний кампан), установленный в Западной Сибири, характерен для всех бореальных разрезов России (Вишневская, 2001, 2009, 2010). Вероятно, к этому же интервалу принадлежат слои с Artostrobiidae, выделенные Саркисовой (2007), но на Урале этот комплекс рассматривается как эквивалент зоны нижнего кампана (Амон, 2000).

Таким образом, радиоляриевый анализ указывает на достоверный кампанский возраст слоев, из которых описаны новые виды.

ОБЗОР СЕМЕЙСТВА PRUNOBRACHIDAE PESSAGNO

Радиолярии семейства Prunobrachidae Pessagno, 1975 до сих пор изучены недостаточно. Липман (1952), которая впервые описала три новых вида прунобрахид (Spongoprunum crassum Lipman, S. articulatum Lipman, S. angustum Lipman) из глинисто-терригенного разреза верхнего мела (кампан) центра Русской платформы по скважинам, пробуренным в районе г. Кузнецка Пензенской области, включила их в состав рода Spongoprunum Haeckel, 1882 семейства Sponguridae Haeckel, 1882. Позднее она описала еще пять видов прунобрахид (Amphibrachium concentricum Lipman, A. ornatum Lipman, A. mucronatum Lipman, A. spongiosum Lipman, Amphymenium sibiricum Lipman) из верхнемеловых отложений Западной Сибири (Липман, 1962), но отнесла их к родам семейства Porodiscidae Haeckel, 1881, поскольку все они имели скелет плоской формы. Тем не менее, для, например, вида Amphymenium sibiricum Lipman, она отмечала, что по внешней форме эти радиолярии сходны с ранее описанными ею видами рода Spongoprunum и могут быть с ними спутаны, поскольку отличаются только внутренним строением, а именно наличием концентрических камерных колец в центральной части скелета. Козлова (Козлова, Горбовец, 1966) обнаружила прунобрахид в комплексах радиолярий из кампанских терригенно-кремнистых отложений березовского горизонта восточного склона Урала, а также западной и центральной частей Западной Сибири. Она отметила наличие концентрических камерных оболочек в центральной части скелета Spongoprunum crassum Lipman и отнесла его к новому роду Prunobrachium Kozlova семейства Druppulidae Haeckel, 1882 (Козлова, Горбовец, 1966), которое характеризуется наличием четырех и более концентрических пористых эллипсоидальных оболочек. В дополнение, она выделила два новых вида Prunobrachium incisum Kozlova и P. coalites, но монографически описала только первый вид. Горбовец (Козлова, Горбовец, 1966) описала новый вид Amphibrachium sibiricum Gorbovetz, который, по ее мнению, отличается отсутствием концентрических колец, из-за чего граница между отростками и центральной частью не выражена.

Позднее Э. Пессаньо (Pessagno, 1975) описал еще три новых вида рода Prunobrachium – P. auklandense Pessagno, P. longum Pessagno, P. kennetti Pessagno. Первый вид установлен только в Южном полушарии в верхнекампанских отложениях южной части Тихого океана на плато Кэмпбелл к югу от Новой Зеландии (скв. 275, рейс 29, б/с “Гломар Челленджер”). Два последних найдены там же и, кроме того, в Северном полушарии (Калифорния, Грейт Вэлли, верхний кампан, свита Форбс). Кроме этого, Пессаньо идентифицировал среди радиолярий плато Кэмпбелл вид Amphymenium sibiricum Lipman, который отнес к роду Prunobrachium Kozlova на основании присутствия двух отчетливых концентрических колец в центральной части раковины. Также Пессаньо предложил род Prunobrachium Kozlova в качестве типового для нового семейства Prunobrachidae Pessagno, 1975.

Амон (2000) считает, что формы, описанные Пессаньо (Pessagno, 1975) под названием Prunobrachium sibiricum (Lipman), отвечают характеристике вида Amphibrachium sibiricum Gorbovetz, а не Amphymenium sibiricum Lipman. Уточняя видовой состав рода Prunobrachium, кроме P. articulatum (Lipman), P. auklandense Pessagno, P. crassum (Lipman), P. incisum Kozlova, P. kennetti Pessagno, P. longum Pessagno, Амон (2000) отнес к нему Prunobrachium sibiricum (Gorbovetz) из кампанских отложений Западной Сибири и P. californicum (Campbell et Clark) из кампанских и маастрихтских отложений Средней Калифорнии (свита Корраль Холлоу) (Campbell, Clark, 1944). Кроме того, он установил еще один новый вид прунобрахид Amphymenium vishnevskayae Amon, 2000.

Следовательно, представители позднемелового семейства Prunobrachidae встречаются преимущественно только в умеренных и высоких широтах, что является весьма интересным и важным для изучения особенностей палеогеографического и экостратиграфического распространения радиолярий в меловую эпоху. Ниже приводятся описания двух новых родов Pseudobrachium gen. nov., Spinibrachium gen. nov., пяти новых видов, а также типового вида Prunobrachium crassum (Lipman) и зонального вида P. articulatum (Lipman), поскольку во всех предыдущих работах изображения этих видов приводились в виде рисунков или шлифов.

Изученная коллекция хранится в Геологическом институте РАН под № 57.

Автор выражает особую благодарность В.В. Бернарду и Л.Т. Протасевичу за помощь в проведении высококачественных электронномикроскопических работ, А.С. Алексееву (МГУ), М.С. Афанасьевой и П.Ю. Пархаеву (ПИН РАН) за критические замечания и ценные советы.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ (проекты 09-05-00342 и 10-04-00143).

ОТРЯД SPUMELLARIA

СЕМЕЙСТВО PRUNOBRACHIDAE PESSAGNO, 1975

Типовой род – Prunobrachium Kozlova, 1966.

Диагноз. Веретеновидный губчатый скелет, вытянутый по одной оси, покрытый спонгодисцидной тканью – патагием или псевдопатагием. Скелет состоит из трех основных элементов: сферической центральной части, образованной несколькими концентрическими или спиральными камерными кольцами, окружающими центральную микросферу, двух полярных отростков, иногда заканчивающихся на полюсах брахиопилем (brachiopyle). Брахиопиль, если развит, свободен или оконтурен венчиком игловидных апофизов. Полярные отростки имеют форму трубок, губчатый скелет которых представлен правильной спонгодисцидной тканью. Патагий (псевдопатагий), как правило, развит в центральной части, покрывая сферическую часть скелета. В большинстве случаев он развит незначительно или рудиментарно. На отростках в отдельных случаях может быть прослежено камерное строение (chambered arms).

Сравнение. От других семейств отряда отличается наличием: хорошо развитых концентрических рядов пор в сферической части раковины, брахиопилей на полюсах губчатых трубок, псевдопатагия и отсутствием твердых полярных игл.

Состав. Пять родов: Prunobrachium Kozlova, 1966, Amphibrachium Haeckel, 1881, Amphymenium Haeckel, 1881, Pseudobrachium gen. nov., Spinibrachium gen. nov.

Распространение. Мел – палеоген, всесветно.

Род Prunobrachium Kozlova, 1966

Типовой вид – Spongoprunum crassum Lipman, 1952; Пензенская обл. России; верхний мел, нижний кампан.

Диагноз. Скелет эллипсоидальный, вытянутый по одной оси. Состоит из сферической центральной камеры, окруженной тремя и более концентрическими эллипсоидальными пористыми оболочками или одной пористой оболочкой, которые могут быть закручены в спираль. Обороты спирали (3 или более) образуют тела, близкие к эллипсоидам. Концентрические оболочки и обороты спирали соединяются многочисленными радиальными столбиками-перемычками. От центральной части скелета на обоих полюсах отходят камерные или губчатые объемные отростки. Скелет обволакивается дополнительной тканью – патагием или псевдопатагием. В полярных отростках может быть развит брахиопиль.

Видовой состав. P. articulatum (Lipman), P. crassum (Lipman), P. incisum Kozlova, P. sibiricum (Gorbovetz) из кампанских отложений Русской плиты и Западной Сибири (Липман, 1952, 1962; Козлова, Горбовец, 1966), P. californicum (Campbell et Clark) из кампанских и маастрихтских отложений Средней Калифорнии (Campbell, Clark, 1944); P. auklandense Pessagno, P. longum Pessagno, P. kennetti Pessagno из кампанских отложений южной части Тихого океана (Pessagno, 1975).

Сравнение. От всех известных родов семейства отличается слабо заостренной субконической формой отростков.

Prunobrachium articulatum (Lipman, 1952)

Табл. I, фиг. 18, 19; табл. II, фиг. 9, 10 (см. вклейку)

Spongoprunum articulatum: Липман, 1952, с. 30, табл. 1, фиг. 14, 15; 1962, с. 287, табл. 1, фиг. 2, 3.

Prunobrachium articulatum: Амон, 2000, с. 54, табл. 7, фиг. 14–16.

Голотип – № 8/6 в колл. № 6999 ЦГМ ВСЕГЕИ; Пензенская обл., г. Кузнецк; кампан.

Описание. Скелет веретеновидный, продолговато-вытянутый, с заостряющимися концами, губчатый, имеет 6–7 поперечных, несимметрично расположенных пережимов, вследствие чего представляется состоящим как бы из отдельных поясков. На одном конце располагается брахиопиль, а другой может быть снабжен одной короткой иглой (на большинстве экземпляров концы обломаны). Поры округлые, неравновеликие. Соотношение ширины скелета к длине 1 : 2.

Размеры в мкм: длина продольной оси – 230, поперечной – 115.

Сравнение. От других видов рода отличается присутствием многочисленных пережимов.

Распространение. Верхний мел, кампан Русской плиты, Западной Сибири, восточного склона Полярного Урала.

Материал. Более 30 экз.

Prunobrachium boreale Vishnevskaya, sp. nov.

Табл. I, фиг. 12, 13; табл. II, фиг. 3, 8

Prunobrachium sibiricum (Lipman): Вишневская, 2001, с.330, табл. 118, фиг. 3.

Название вида от borealis *латиниз. греч.* – северный.

Голотип – ГИН РАН, № 57-R-036; восточный склон Полярного Урала, Усть-Манья, скв. 22, глуб. 110–114 м, обр. 57; кампан, леплинская свита.

О п и с а н и е. Скелет веретеновидный, продолговато-вытянутый, с оттянутыми заостряющимися концами, губчатый, имеет два поперечных пережима. На одном конце располагается брахиопиль, а другой может быть с брахиопилем или без него. В центральной субсферической части отмечаются три и более концентрические в попечечной плоскости и эллипсоидальные в продольной плоскости пористые оболочки. Поры округлые, неравновеликие. Соотношение ширины скелета к длине 1 : 3 или несколько меньше.

Р а з м е р ы в мкм: длина продольной оси – 230, поперечной – 85.

С р а в н е н и е. От других видов рода отличается оттянутостью отростков и присутствием только двух пережимов.

М а т е р и а л. 8 экз.

Prunobrachium crassum (Lipman, 1952)

Табл. 1, фиг. 10,11

Spongoprunum crassum: Липман, 1952, с. 29–30, табл. 1, фиг. 11, 12.

Prunobrachium crassum: Козлова, Горбовец, 1966, с. 65–66, табл. 1, фиг. 5, 7; Pessagno, 1975, с. 1015, табл. 1, фиг. 13, 14; Амон, 2000, с. 53, табл. 8, фиг. 6–8.

Г о л о т и п – № 8/2 в колл. № 6999 ЦГМ ВСЕГЕИ; Пензенская обл., г. Кузнецк; кампан.

О п и с а н и е. Скелет веретеновидный, овально-эллипсоидальный, со слабо заостряющимися концами. На одном из отростков продольной оси может быть расположен брахиопиль. На месте сочленения центральной субсферической части и заостренных отростков присутствуют пережимы. Вся поверхность скелета губчатая. В центральной части имеется от трех до семи и более концентрических пористых оболочек (рис. 1, *а*, *б*). Длина центральной части скелета в два раза больше длины отростков. Соотношение ширины скелета к длине 1 : 3.

Р а з м е р ы в мкм: длина продольной оси – 240, поперечной – 85.

С р а в н е н и е. От других видов рода отличается овально-эллипсоидальной формой и плавными переходами в области пережимов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, сантон-кампан Русской плиты, Западной Сибири, восточного склона Полярного Урала.

М а т е р и а л. Более 20 экз.

Prunobrachium kozlovae Vishnevskaya, sp. nov.

Табл. I, фиг. 5–8; табл. II, фиг. 6

Prunobrachium articulatum (Lipman): Вишневская, 2001, с.330, табл. 118, фиг. 3.

Н а з в а н и е в и д а в честь специалиста по радиоляриям Г.Э. Козловой.

Г о л о т и п – ГИН РАН, № 57-R-074; восточный склон Полярного Урала, Усть-Манья, скв. 22, глуб. 110–114 м, обр. 57; кампан, леплинская свита.

О п и с а н и е. Скелет веретеновидно-эллипсоидальный, состоит из трех приблизительно равных частей: центральной субсферической и двух равной длины полярных отростков со слабо заостряющимися концами. На одном из отростков продольной оси расположен брахиопиль. На месте сочленения центральной субсферической части и заостренных концов наблюдаются слабо выраженные пережимы. Вся поверхность скелета губчато-пористая с тремя и более концентрическими эллипсоидальными пористыми оболочками (рис. 1, *в*, *г*). Поры круглые, неравновеликие, окаймлены высокими многоугольными поровыми рамками. Соотношение ширины скелета к длине 1 : 3.

Р а з м е р ы в мкм: длина продольной оси – 210, поперечной – 75. Диаметр пор – 3–8. Наблюдаются незначительные колебания в размерах скелета по продольной (190–210) и поперечной (65–85) осям.

С р а в н е н и е. От других видов рода отличается пропорциональным размером трех частей.

М а т е р и а л. Более 10 экз.

Род Pseudobrachium Vishnevskaya, gen. nov.

Т и п о в о й в и д – Pseudobrachium gracile sp. nov.

Н а з в а н и е р о д а от – pseudos *греч.* – ложный и brachium *лат.* – рука.

Д и а г н о з. Скелет гантелевидно-эллипсоидальный, вытянутый по одной оси. Состоит из относительно узкой сферической центральной части, представленной двумя–тремя концентрическими эллипсоидальными пористыми оболочками, и двух полярных субсферических отростков. Концентрические оболочки соединяются многочисленными радиальными столбиками-перемычками. От центральной части скелета к полюсам отходят камерные обручевидные кольца, опоясывающие раковину или губчатые объемные отростки. На дистальных концах (полюсах) отростков имеются субсферические утолщения. Обволакивающий патагий или псевдопатагий отсутсвуют. В одном из полярных отростков развит брахиопиль.

В и д о в о й с о с т а в. P. gracile sp. nov., P. trilobatum sp. nov.

С р а в н е н и е. От всех известных родов семейства отличается гантелевидно-эллипсоидальной формой и камерным строением губчатой ткани отростков.

Pseudobrachium gracile Vishnevskaya, sp. nov.

Табл. I, фиг. 9, 14, 15

Prunobrachium ornatum (Lipman): Вишневская, 2001, с.330, табл. 118, фиг. 9.

Н а з в а н и е в и д а от gracilis *лат.* –изящный, стройный.

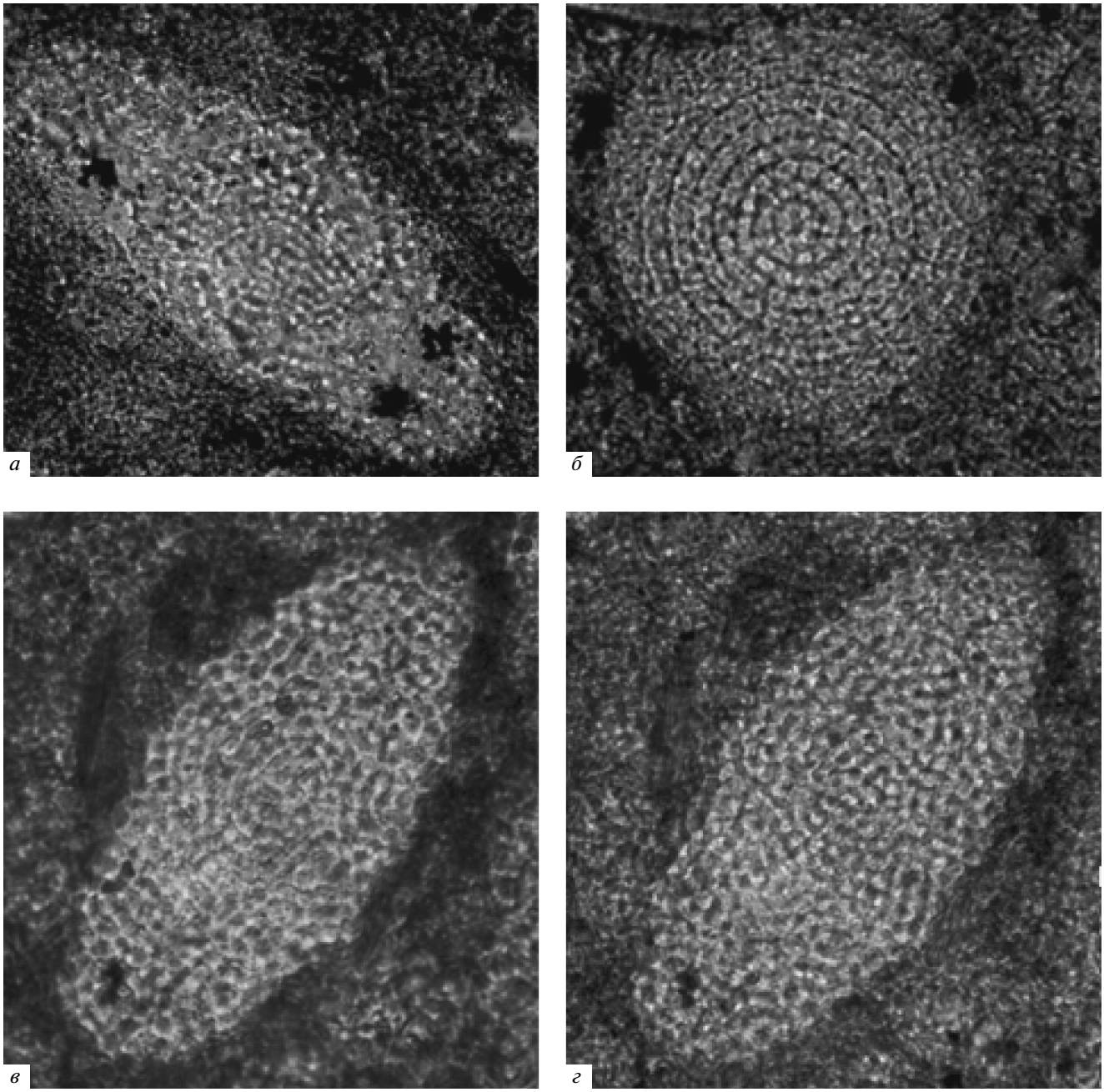


Рис. 1. Внутреннее строение прунобрахиумов (×200): *а*, *б* – Prunobrachium crassum (Lipman, 1952); *а* – продольный срез – видны эллипсоидальные ряды пор на 2-й и 3-й оболочках; *б* – поперечный срез – концентрические ряды в центральной сферической части скелета; *в*, *г* – Prunobrachium koslovae sp. nov.: *в* – строение пор верхней оболочки, *г* – видны концентрические ряды пор в центральной сферической части скелета; бассейн р. Сибирчата-Яга (Пай-Хой, побережье Карского моря), ×200.

Голотип – ГИН РАН, № 57-R-003; восточный склон Полярного Урала, Усть-Манья, скв. 22, глуб. 110–114 м, обр. 57; кампан, леплинская свита.

Описание. Скелет гантелевидно-эллипсоидальный, состоит из узкой центральной части, в которой 2–3 замкнутых концентрических тесно сближенных кольца, и из двух краевых отростков со сферическим утолщением на дистальных концах (полюсах), на поверхности которых наблюдается до 5–7 пережимов между обручевидными кольцами, опоясывающими раковину. В одном из полярных отростков развит брахиопиль.

Размеры в мкм: длина продольной оси – 210–220, поперечной – 50–60. Диаметр пор – 5–6.

Сравнение. От P. trilobatum sp. nov. отличается двудольной формой раковины без утолщения в центральной части.

Материал. 6 экз.

Pseudobrachium trilobatum Vishnevskaya, sp. nov.

Табл. I, фиг. 16–17

Название вида от tria *лат.* – три, lobatus *лат.* – лопастный.

Голотип – ГИН РАН, № 57-R-034; восточный склон Полярного Урала, Усть-Манья, скв. 22, глуб. 110–114 м, обр. 57; кампан, леплинская свита.

Описание. Скелет гантелевидно-эллипсоидальный, состоит из трех частей или долей: маленькой центральной субсферической и двух округлых слабо заостренных отростков. Центральная часть чаще всего состоит из 3–5 тесно сближенных концентрических колец. Весь скелет покрыт мелкопористой оболочкой. В местах соединения отростков с центральной частью наблюдаются слабые пережимы. На концах отростков наблюдаются субсферические утолщения. Иногда на поверхности отростков отмечается до 5 обручевидных колец, опоясывающих раковину. В одном из полярных отростков развит брахиопиль.

Размеры в мкм: длина продольной оси – 230–240, поперечной в центральной части – 65–75, ширина отростков в краевой части – 60, ширина в местах пережимов – 45–50, расстояние между концентрическими кольцами – 15–20, диаметр пор – 5–6.

Изменчивость. Изменчивы форма и размеры отдельных частей скелета. Постоянными признаками являются вытянутая форма скелета, трехчленное ее строение, присутствие концентрических колец в центральной части, мелкопористое, почти губчатое строение внешней оболочки.

Сравнение. От P. gracile sp. nov. отличается трехдольной формой раковины с утолщением в центральной части.

Материал. Более 10 экз.

Род Spinibrachium Vishnevskaya, gen. nov.

Типовой вид – Spinibrachium amoni sp. nov.

Название рода от spina *лат.* – игла и brachium *лат.* – рука.

Диагноз. Скелет сигаровидно-эллипсоидальный, вытянутый по одной оси. Состоит из выступающей цилиндрической центральной части, развитой в области сферической центральной камеры, от которой по направлению к полюсам отходят губчатые отростки, превосходящие по длине утолщенную цилиндрическую часть скелета. Центральная часть окружена одной или несколькими концентрическими эллипсоидальными пористыми оболочками, которые обволакиваются дополнительной тканью – патагием или псевдопатагием. Отростки отличаются развитием игловидных апофизов на полярных концах. В одном из отростков развит брахиопиль.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех известных родов семейства отличается развитием игловидных апофизов на полярных отростках и субцилиндрического покровного патагия в центральной части раковины.

Spinibrachium amoni Vishnevskaya, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1–4; табл. II, фиг. 1, 2, 5, 7

Prunobrachium cf. angustum (Lipman): Вишневская, 2001, с. 330, табл. 118, фиг. 4.

Название вида в честь Э.О. Амона, известного специалиста по радиоляриям Урала.

Голотип – ГИН РАН, № 57-R-014; восточный склон Полярного Урала, Усть-Манья, скв. 22, глуб. 110–114 м, обр. 57; кампан, леплинская свита.

Описание. Скелет сигаровидно-эллипсоидальный, вытянутый по одной оси. Состоит из центральной цилиндрической части, выступающей в области развития сферической центральной камеры, и двух полярных отростков, слабо заостренных на концах. Центральная сферическая часть обволакивается дополнительной тканью в виде неструктурированного патагия или псевдопатагия. Отростки отличаются развитием игловидных апофизов на полярных концах. В одном из отростков развит брахиопиль. Скелет отличается непропорциональным размером долей – центральная часть в 1.5–2 раза короче отростков.

Размеры в мкм: длина продольной оси – 270–285, поперечной – 55–75. Диаметр пор – 5–6.

Распространение. Сантон-кампан Русской плиты, Западной Сибири, восточного склона Полярного Урала.

Материал. Более 10 экз.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амон Э.О. Верхнемеловые радиолярии Урала // Матер. по стратиграф. и палеонтол. Урала. Вып. 5. Екатеринбург: Ин-т геол. и геохим. УрО РАН, 2000. С. 1–209.

Амон Э.О. Морские акватории Уральского региона в средне- и позднемеловое время // Геол. и геофиз. 2001. Т. 42. № 3. С. 471–483.

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

Вишневская В.С. Комплексы и подразделения мела Русской плиты по радиоляриям // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. М.: РАЕН, 2009. Вып. 4. С. 67–84.

Вишневская В.С. Верхнемеловые радиолярии Восточно-Европейской платформы и их биостратиграфическое значение // Стратигр. Геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 6. С. 1–28.

Козлова Г.Э., Горбовец А.Н. Радиолярии верхнемеловых и верхнеэоценовых отложений Западно-Сибирской низменности. Л.: Недра, 1966. 158 с.

Липман Р.Х. Материалы к монографическому изучению радиолярий верхнемеловых отложений Русской платформы // Палеонтология и стратиграфия. Л.: ВСЕГЕИ, 1952. С. 24–51.

Липман Р.Х. Позднемеловые радиолярии Западно-Сибирской низменности и Тургайского прогиба // Матер. по стратиграф. мезо-кайнозоя Тургайского прогиба, Сев. Приаралья и Зап.-Сибирской низменности. Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1962. Т. 77. С. 234–323.

Саркисова Э.В. Новые данные о позднемеловых (кампан – датских) радиоляриях восточного склона Северного Урала // Литосфера. 2005. № 1. С. 96–108.

Саркисова Э.В. Новые виды радиолярий из верхнемеловых – нижнепалеогеновых отложений восточного склона Северного Урала // Палеонтол. журн. 2007. № 5. С. 30–33.

Campbell A.S., Clark B.L. Radiolaria from Upper Cretaceous of Middle California // Geol. Soc. Amer. Spec. Paper. 1944. V. 57. P. 1–61.

Pessagno E.A. Upper Cretaceous Radiolaria from DSDP Site 275 // Initial Reports of DSDP. V. 29. Washington: US Gov. Print. Office, 1975. P. 1011–1029.

Объяснение к таблице I

Фиг. 1–4. Spinibrachium amoni sp. nov.: 1 – голотип ГИН, № 57-R 014, ×200; 2 – экз. ГИН, № 57-R 013, ×200; 3 – экз. ГИН, № Л 72, ×280; 4 – экз. ГИН, № 57-WS 01, ×280.

Фиг. 5–8. Prunobrachium kozlovae sp. nov.: 5 – голотип ГИН, № 57-R 074, ×285; 6 – экз. ГИН, № 57-R 068, ×285; 7 – экз. ГИН, № 57-R 037, ×300; 8 – экз. ГИН, № 57-WS 02, ×200.

Фиг. 9, 14, 15. Pseudobrachium gracile sp. nov.: 9 – экз. ГИН, № 57-WS 03, ×300; 14 – голотип ГИН, № 57-R 003, ×300; 15 – экз. ГИН, № E-FR 01, ×200.

Фиг. 10, 11. Prunobrachium crassum (Lipman, 1952): 10 – экз. ГИН, № 57-R 002, ×210; 11 – экз. ГИН, № 57-R 020, ×260.

Фиг. 12, 13. Prunobrachium boreale sp. nov.: 12 - голотип ГИН, № 57-R 036, ×215; 13 – экз. ГИН, № 57-WS 04, ×215.

Фиг. 16, 17. Pseudobrachium trilobatum sp. nov.: 16 – голотип ГИН, № 57-R 034, ×225; 17 – экз. ГИН, № Л 71, ×250.

Фиг. 18, 19. Prunobrachium articulatum (Lipman, 1952): 18 – экз. ГИН, № 57-R 05, ×225; 19 – экз. ГИН, № Л 36, ×225.

Фиг. 1, 2, 4–14, 16, 18 – восточный склон Полярного Урала, Усть-Манья, скв. 22, глуб. 110–114 м, обр. 57; леплинская свита, верхний мел, кампан; 3, 17, 19 – Саратовская обл., разрез Лысая гора, верхний мел, кампан; 15 – Ростовская обл., разрез Ефремово-Степановка, верхний мел, нерасчлененные отложения верхов верхнего кампана и нижнего маастрихта.

Объяснение к таблице II

Изображенные экземпляры радиолярий происходят из восточного склона Полярного Урала, Усть-Манья, скв. 22, глуб. 110–114 м, обр. 57; верхний мел, кампан, леплинская свита.

Фиг. 1, 2, 5, 7. Spinibrachium amoni sp. nov.; ×1000: 1, 5 – голотип ГИН, № R 014; 2 – экз. ГИН, № R 013; 7 – экз. ГИН РАН, № WS 01.

Фиг. 3, 8. Prunobrachium boreale sp. nov.; ×1000: голотип ГИН, № R 036.

Фиг. 4. Prunobrachium crassum (Lipman, 1952); экз. ГИН, № R 002; ×1000.

Фиг. 6. Prunobrachium kozlovae sp. nov.; голотип ГИН, № R 074; ×4000.

Фиг. 9, 10. Prunobrachium articulatum (Lipman, 1952); экз. ГИН, № R 05; ×1000.

New Radiolaria of the Family Prunobrachidae from the Uppermost Cretaceous of the Eastern Polar Urals

V. S. Vishnevskaya

New radiolarian genera and species from Upper Cretaceous siliceous clays of borehole 22 (Polar Urals) are described. The family Prunobrachidae Pessagno, 1975 is reviewed. The new genus *Pseudobrachium* gen. nov. has a dumbbell skeleton without a patagium and *Spinibrachium* gen. nov. has apophysis-like spines and a patagium in the central part of the skeleton. Five new species, *Spinibrachium amoni, Prunobrachium kozlovae, P. boreale, Pseudobrachium gracile*, and *P. trilobatum*, are described; they are of great importance for paleogeography and stratigraphic correlation of Campanian deposits.

Keywords: Radiolaria, new taxa, Late Cretaceous, Russia.

Таблица I

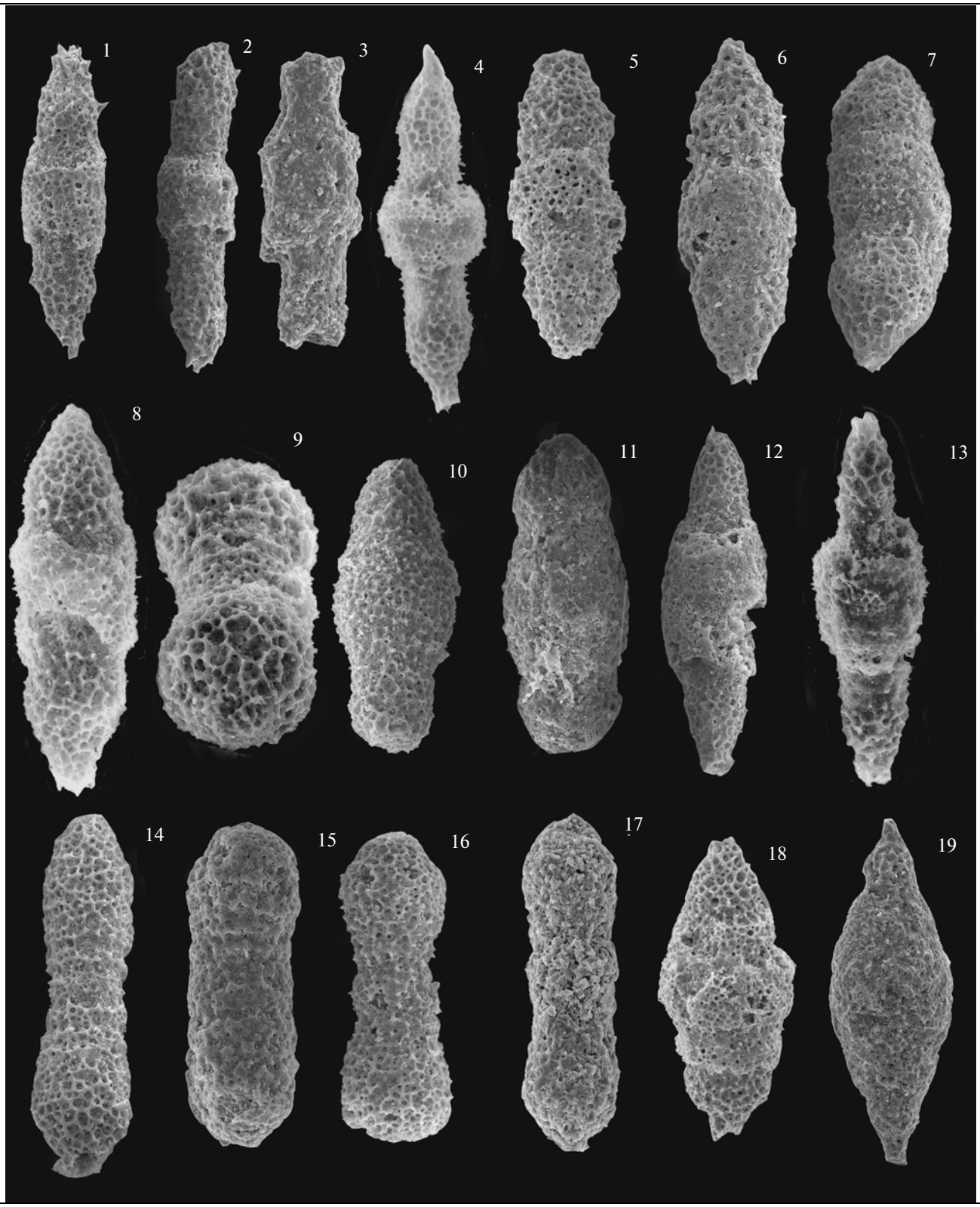
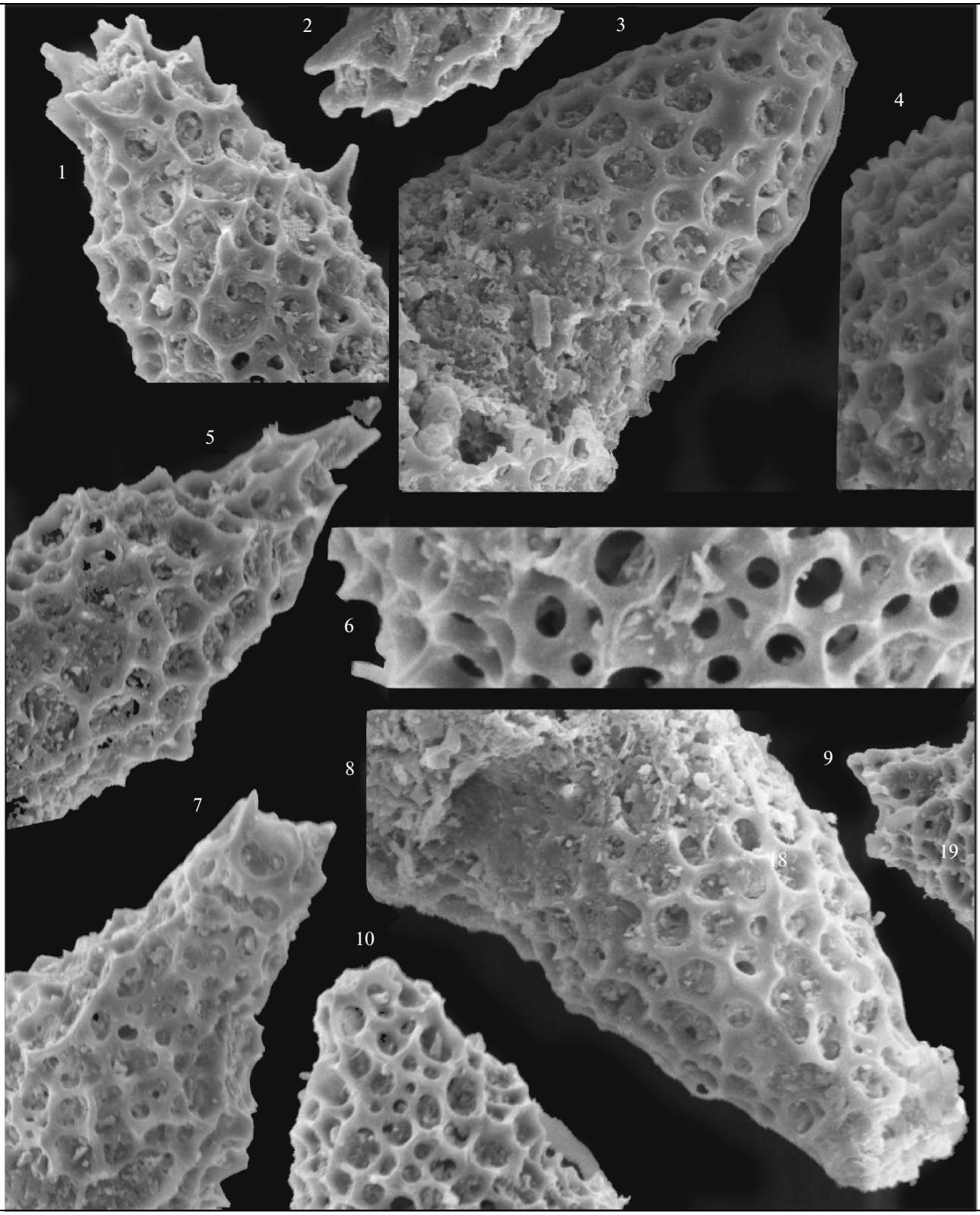


Таблица II



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 26–34

УДК 551.763.1:564.53(470.3)

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АММОНИТОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ НА РУБЕЖЕ ЮРЫ И МЕЛА

© 2011 г. В. В. Митта*, Ингенг Ша**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
e-mail: mitta@paleo.ru
**Нанкинский институт геологии и палеонтологии, Китай
e-mail: jgsha@nigpas.ac.cn

Поступила в редакцию 09.11.2010 г.
Принята к печати 20.11.2010 г.

Рассматривается распространение аммонитов в пограничных отложениях юры и мела центральной части Русской платформы. Уточнена номенклатура Craspedites nodiger (Eichwald, 1962) и Hectoroceras tolijense (Nikitin, 1881). Из нижней части зоны rjasanensis рязанского яруса описан новый вид Craspedites ultimus sp. nov. Фаунистические горизонты Hectoroceras tolijense и Hectoroceras kochi, залегающие между зонами nodiger и rjasanensis, объединены в зону kochi, располагающуюся в основании рязанского яруса. Показана ошибочность представлений о наличии перерыва между волжским и рязанским ярусами.

Бореально-тетическая корреляция была и остается одной из главных проблем биостратиграфии середины мезозоя. Разобщенность морских бассейнов в конце юры привела к формированию резко дифференцированных фаун различного происхождения, бореального и тетического (субсредиземноморского). Это представляет большие затруднения для корреляции терминальной части юры и базальной части мела. Соответственно, выделяются два параллельных яруса в конце юры – титонский в Субсредиземноморской палеогеографической области и волжский в Бореальной; и начале мела – берриасский в Субсредиземноморской и рязанский в Бореальной. Для установления надежных корреляционных реперов первоочередной задачей является изучение систематического состава и стратиграфического распределения руководящих ископаемых (прежде всего аммонитов, как архистратиграфической для этого интервала геологического времени группы) в регионах, наиболее перспективных для осуществления бореально-тетической корреляции.

Большинством исследователей биостратиграфии пограничного интервала юры и мела предполагается наличие перерыва между волжским и рязанским ярусами (Casey, 1973; Сазонова, 1977; и др.). Основанием для такого предположения послужили резкие различия в составе аммонитовых фаун в верхней волге (представленной исключительно краспедитидами бореального происхождения – Craspedites и Garniericeras) и в начале рязани (где наряду с более поздними краспедитидами распространены и аммониты тетического происхождения). Длительность этого перерыва для Русской платформы оценивается по-разному, в зависимости от представлений того или иного исследователя о сопоставлении бореальных шкал с априори непрерывной зональной последовательностью титона-берриаса. Впрочем, непрерывность последней явно не доказана – верхняя зона титона (Durangites) изучена в стратотипической местности недостаточно и до сих пор не имеет даже вида-индекса. Явно недостаточно изучены систематический состав и распространение аммонитов и в зоне jacobi, рассматривающейся в настоящее время в качестве базальной зоны берриаса[1].

К противоположной точке зрения пришел М.С. Месежников, с группой ленинградских и новосибирских специалистов проводивший в 70-е годы XX в. палеонтолого-стратиграфические исследования юрско-меловых отложений в Рязанской области. В нескольких обнажениях близ д. Кузьминское[2] в бассейне Оки группой Месежникова в маломощном (до 0.3 м) слое песчаника были обнаружены в совместном залегании поздневолжские Garniericeras subclypeiforme (Milaschevitsch) и рязанские Riasanites rjasanensis (Nikitin), R. cf. swistowianus (Nikitin) (Кейси и др., 1977; Месежников и др.,

[1] Эта зона в современном понимании объединяет зоны jacobi (ранее терминальная для титона) и grandis (базальная зона берриаса) стандартной шкалы. С учетом правила приоритета зону в новом объеме следовало бы относить к титону, а берриас начинать с зоны occitanica.

[2] Эти обнажения давно известны в геологической литературе. Однако А.П. Павлов (1894) и Н.А. Богословский (1896) указывали “Oxynoticeras” subclypeiforme и Craspedites spp. ниже слоев с Riasanites. Более развернутый исторический экскурс и схему расположения разрезов см. в Митта, 2007.

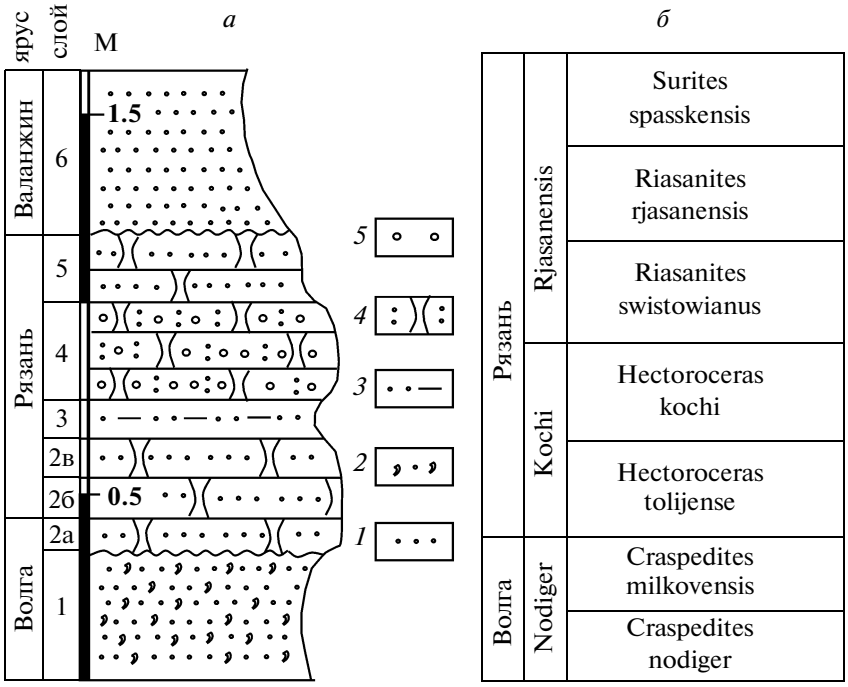


Рис. 1. Разрез пограничных отложений юры и мела под д. Кузьминское, Рязанская обл. (*а*) и биостратиграфическая шкала верхов волжского – низов рязанского ярусов по аммонитам (*б*). Цифрами обозначены: *1* – песок кварцевый, *2* – песок глауконитовый, *3* – песок глинистый, *4* – песчаник, *5* – фосфориты.

1979). В результате обобщения этих исследований нижнюю зону рязанского яруса (Riasanites rjasanensis) было предложено понимать как “гиперзону” с тремя зонами: 1. Зона rjasanensis/subclypeiforme, с Riasanites spp., Euthymiceras spp., Garniericeras subclypeiforme (Milaschevitsch), Craspedites ex gr. kaschpuricus (Trautschold); 2. Зона rjasanensis/kochi, с Hectoroceras kochi Spath, Schulginites sp., Craspedites ex gr. kaschpuricus (Trautschold), Riasanites spp., Euthymiceras spp.; 3. Зона rjasanensis/spasskensis, с Surites (Surites) spasskensis (Nikitin), S. (Caseyiceras) spp., Externiceras solovaticum (Bogoslovsky), Borealites suprasubditus (Bogoslovsky), Riasanites spp., Euthymiceras spp. (Месежников, 1984). С учетом выявленного им совместного распространения поздневолжских и рязанских аммонитов, Месежников пришел к выводу об отсутствии перерыва между этими двумя ярусами. Но его работы, прежде всего, в части изучения систематического состава аммонитов и их описания, не были продолжены, и в поздних статьях (Abbink et al., 2001; Wimbledon, 2008) между волжским и рязанским ярусами по-прежнему фигурирует некий перерыв.

В 2006 г. российскими и китайскими исследователями в рамках совместного проекта были предприняты полевые исследования рязанского яруса и подстилающих отложений в Московской и Рязанской областях. Повторные сборы в обнажениях у д. Кузьминское подтвердили выводы одного из авторов (Митта, 2006) о дискретном залегании слоев с поздневолжскими и рязанскими аммонитами. В настоящей статье рассматриваются эти и другие данные, накопленные за последние годы.

ОПИСАНИЕ РАЗРЕЗА

В нескольких раскопах, расположенных в 5–6 м друг от друга, приблизительно в 200 м выше плотины, под д. Кузьминское на правом берегу р. Ока, были вскрыты (снизу вверх, рис. 1, *а*):

1. Песок зеленовато-темно-серый, глауконитовый. Мощность видимая 0.35 м.

2. Песчаник неясно плитчатый, красновато-бурый обохренный снаружи и черный или темно-серый на сколе. Мощность 0.3 м. Слой при ближайшем рассмотрении оказывается состоящим из трех прослоев, каждый около 0.1 м мощности. В нижнем прослое (2а), сильно ожелезненном и покрытом почти сплошной пленкой окислов железа на сколе, найдены редкие Craspedites ex gr. nodiger (Eichwald) / kaschpuricus (Trautschold) (табл. III, фиг. 1, 2, см. вклейку) и Garniericeras subclypeiforme (Milaschewitch) (табл. III, фиг. 3). В среднем прослое (2б) ископаемые не найдены. В верхнем (2в) многочисленные плохой сохранности R. swistowianus (Nikitin) (табл. III, фиг. 5, 6), единичные R. cf. rjasanensis (Nikitin) и Chetaites sibiricus Schulgina (табл. III, фиг. 7), фрагмент Craspedites cf. ultimus sp. nov.

3. Песок буровато-серый и бурый, глинистый, переходящий в опесчаненную глину. Мощность 0.0–0.15 м.

4. Песчаник–конгломерат фосфоритовый, пятнисто окрашенный бурый и серый. Ископаемые обычно плохой сохранности, представлены фрагментами, найдены редкие относительно целые Riasanites rjasanensis (табл. III, фиг. 4). Мощность 0.1–0.35 м.

5. Песчаник буровато-желтый кварцевый, неплотный. Мощность 0.15–0.2 м.

6. Песок светлый и желтый, кварцевый. Мощность видимая под слоем почвы 0.45 м.

В сл. 1 предшествующими исследователями (Павлов, 1894; Богословский, 1894, 1896; Месежников и др., 1979) найдены Kachpurites, Garniericeras catenulatum (Fischer) и другие поздневолжские краспедитиды, что указывает на зону fulgens (и, возможно, зону subditus) верхневолжского подъяруса.

Сл. 2а также содержит фауну исключительно верхневолжского подъяруса, верхней части зоны nodiger. В сл. 2б нами ископаемых не найдено; возможно с этого уровня происходят Hectoroceras tolijense (Nikitin), найденные А.П. Павловым (1894) и сохранившиеся в ГГМ РАН (Митта, 2007, табл. I, фиг. 2–5). В сл. 2в преобладает Riasanites swistowianus. Вероятно из этого слоя происходят и Hectoroceras, изображенные из Кузьминского (Кейси и др., 1977; Месежников и др., 1979). Присутствие здесь единичного Chetaites sibiricus, а также различная сохранность ископаемых заставляет предположить сильную конденсацию; слой 2в предположительно соответствует интервалу фаунистических горизонтов kochi и swistowianus.

Сл. 4 (так же, как и, по-видимому, сл. 3) относится к средне-верхней части зоны rjasanensis. Сл. 5 по литологии сходен с зоной tzikwinianus рязанского яруса в разрезах ниже по течению (д. Никитино, Старая Рязань), чему соответствует и положение в разрезе. Сл. 6, по-видимому, является аналогом песков с фосфоритами валанжинского яруса, развитых ниже по течению.

Таким образом, песчаник слоя 2 разделяется на три прослоя, каждый из которых содержит своеобразный и отличный от других комплекс аммонитов. При этом нижний прослой содержит таксоны, характерные исключительно для зоны nodiger Русской платформы. На табл. III, фиг. 8, 9 приведены для сравнения изображения Craspedites и Garniericeras из окрестностей Сызрани (разрезы Кашпирской группы). Полевые результаты, полученные группой Месежникова, были ошибочны в части наблюдения совместно залегающих поздневолжских и рязанских аммонитов. Но значит ли это, что между волжским и рязанским ярусами был перерыв, и существенный?

Основным аргументом в пользу наличия такого перерыва служила полная дискретность аммонитовых фаун в верхней волге и рязани на родовом уровне. Этому способствовали и данные о резком увеличении таксономического разнообразия в рязанском ярусе, в разы превышающем таковое в поздневолжское время. Но последнему мы обязаны, прежде всего, трансгрессии моря с запада, обусловившей не только приток мигрантов тетического происхождения, но и естественным образом давшей толчок для развития местных фаун в изменившихся условиях. Что же до отсутствия таксономической преемственности, ниже из зоны rjasanensis рязанского яруса Подмосковья описывается новый вид рода, считавшегося до последнего времени исключительно волжским, – Craspedites ultimus sp. nov. Новый вид по своим морфологическим признакам настолько тесно связан с юрским C. nodiger, что больше не может быть сомнений в отсутствии сколько-нибудь существенного перерыва между зонами nodiger и rjasanensis.

Волжские Craspedites, как уже отмечалось ранее (Митта, 2010), требуют ревизии на современном уровне. Отметим здесь, что представители этого рода в верхнем подъярусе волжского яруса Русской платформы принадлежат фактически к одной филогенетической линии. Макроконхи Craspedites [C. okensis (auct.) ⟶ C. subditus (Trautschold) ⟶ C. nodiger (Eichwald)] достигают 150–200 мм в диаметре, и характеризуются выраженным трендом в сторону удлинения и далее огрубления первичных ребер, от слабо развитых умбональных бугорков до грубых ребер-складок; вторичные ребра с возрастом сглаживаются. Процесс трансформации ребер происходит постепенно, и хотя каждый из перечисленных выше макроконхов характерен для одной из трех зон верхней волги, переходные морфы нередко присутствуют и в соседней зоне. На рис. 2 изображен экземпляр C. nodiger, характерной для зоны nodiger Москвы и окрестностей сохранности (ядро в красновато-буром ожелезненном песчанике), но сохраняющий еще не сильно вздутую раковину и длинные, но не слишком грубые ребра, присущие в целом виду C. subditus.

Микроконхи Craspedites достигают вдвое меньшего диаметра и гораздо более разнообразны морфологически, чем объясняется большое количество видов, установленных по микроконхам. Тем не менее, бóльшая часть этих видов сменяет друг друга в эволюционной последовательности, хотя и составляет диморфную пару с одним и тем же макроконхом. Вероятно, в данной группе аммонитов скорость эволюционных морфологических изменений у макроконхов протекала медленнее, чем у микроконхов.

Воспользуемся случаем уточнить номенклатуру вида-индекса терминальной зоны волжского яруса. Датой установления Ammonites nodiger Eichwald считается год выхода в свет Lethaea Rossica Э.И. Эйхвальда (Eichwald, 1868). Однако есть и гораздо более ранние упоминания и описания этого вида. Впервые название Ammonites nodiger (nom. nudum) приводится в Геогнозии Эйхвальда (1846,

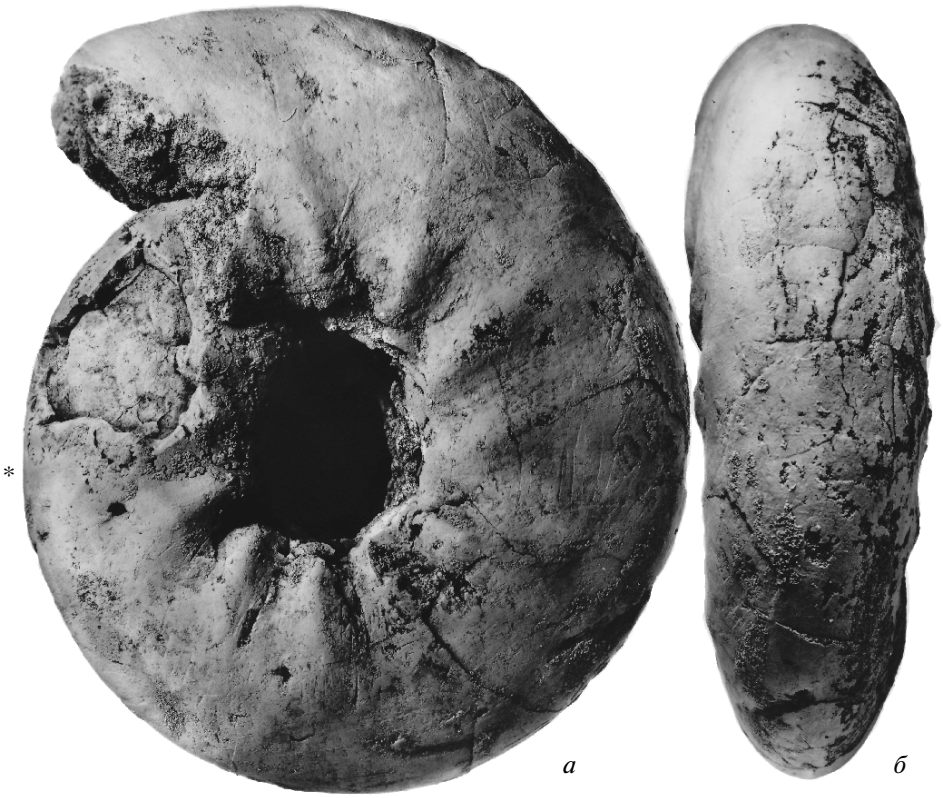


Рис. 2. Craspedites nodiger (Eichwald), экз. ПИН, № 3990/406, ×0.6: *а* – сбоку, *б* – с вентральной стороны; Москва, старые сборы, передан А.Е. Сербариновым.

с. 515). Впоследствии этот исследователь приводит описание A. nodiger, найденного в виде ядер в песчаниках Котельников под Москвой (Eichwald, 1861, с. 297; этот выпуск Бюллетеня подписан цензором к печати в январе 1862 г.), с синонимией, включающей Ammonites Koenigi Sowerby в понимании И. Ауэрбаха и Г. Фриерса (Auerbach, Frears, 1846, с. 491, табл. VI, фиг. 1–3). Различия между A. koenigi [в современной номенклатуре – Proplanulites koenigi (Sowerby), сем. Perisphinctidae, ранний келловей] и A. nodiger обсуждаются им немногим позже (Eichwald, 1862, с. 388); при этом в синонимию вида nodiger включаются и экземпляры, изображенные А. д'Орбиньи из Хорошова в Москве (d'Orbigny, 1845, табл. XXXV, фиг. 1–6)[3], как A. Koenigi. И только затем описание вида публикуется в монографии (Eichwald, 1868, с. 1126, табл. XXXVI, фиг. 3); при этом под названием Ammonites nodiger приведены зарисовки двух экземпляров, один из которых (3b) определенно не относится к этому виду и вообще к Craspedites, о чем писали все последующие исследователи, начиная с С.Н. Никитина (1885). На фиг. 3а Эйхвальдом изображен небольшой экземпляр C. nodiger, судя по разворачиванию наружного оборота и наличию выраженных вторичных ребер, микроконх (рис. 3, *в*). Изображенный Ауэрбахом и Фриэрсом аммонит (макроконх) дает гораздо более полное представление о виде (рис. 3 *а*, *б*), и может быть обозначен как лектотип[4] (однако место хранения этого оригинала неизвестно; он, вероятно, утрачен). Таким образом, правильной датой опубликования Craspedites nodiger (Eichwald) является 1862 г.

Несколько сложнее ситуация с номенклатурой вида-индекса следующего биостратиграфического подразделения, Hectoroceras tolijense (Nikitin). Датой опубликования этого вида считается 1884 г., когда Никитин (1884, с. 65, табл. II, фиг. 7) опубликовал описание и рисунок Oxynoticeras tolijense, экземпляра, обозначенного позднее И.Г. Климовой (1972, с. 202) в качестве лектотипа. Далее Р. Кейси (Casey, 1973, с. 239) установил новый род Schulginites, с типом рода Oxynoticeras tolijense Nikitin, 1884. Этот род и дата установления его типового вида были приняты всеми последующими исследователями (Сазонова, 1977; Месежников и др., 1983; Шульгина, 1985; Klein, 2006; и др.).

[3] Эти изображения относятся к Craspedites subditus (Trautschold).

[4] Я. Кляйн (Klein, 2006) указывает, что лектотип C. nodiger (Eichwald, 1868, с. 1126, табл. XXXVI, фиг. 3а) обозначен в Никитин, 1885, с. 133. Однако в данной работе Никитина приведены только синонимика и описание этого вида.

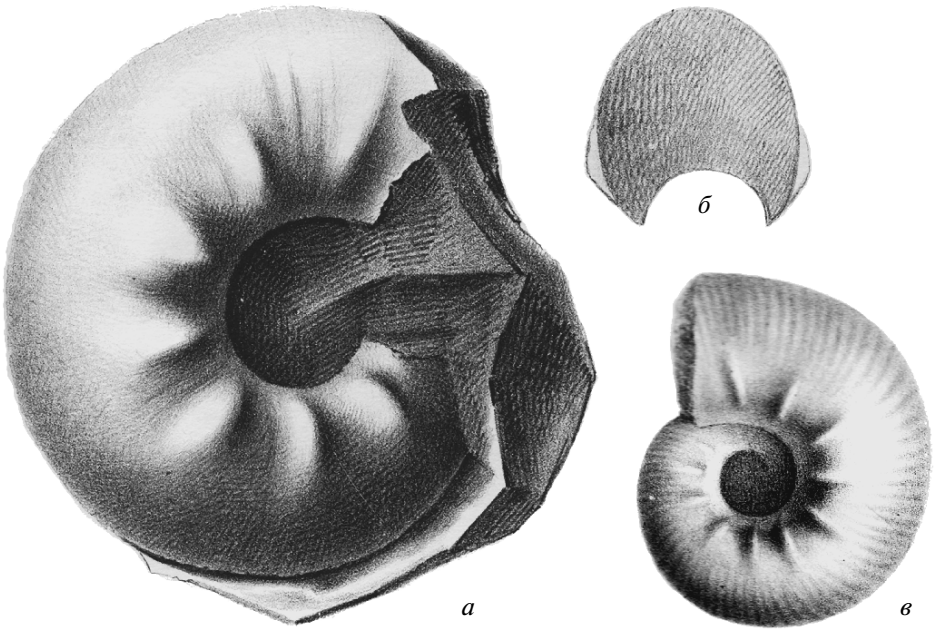


Рис. 3. Craspedites nodiger (Eichwald), первые изображения ×0.8: *а*, *б* – репродукция Ammonites Königii Sow. (из Auerbach, Frears, 1846, табл. VI, фиг. 1, 2); *в* – репродукция Am. nodiger (из Eichwald, 1868, табл. XXXVI, фиг. 3а).

В 1884 г. Никитин при описании Oxynoticeras tolijense сослался на изображение Ammonites catenulatus Eichwald, 1868 [non Fischer, 1837 =Garniericeras catenulatum (Fischer) в современной номенклатуре]. А несколькими годами ранее он же (Никитин, 1881, с. 83) при описании нового рода Neumayria[5] писал: "... аммонит северного Урала, описанный Эйхвальдом под именем catenulatus (Leth. ross. Tab. 35, fig. 4 pag. 1110), ... которому я предлагаю дать особое видовое название Toliensis по имени реки, в берегах которой были найдены столь оригинальные юрские виды, как указываемая теперь форма". И далее: "... N. Toliensis весьма плохо изображен Эйхвальдом. Рассматривая оригинал Эйхвальда, хранящийся в Горном музее, я нахожу, что ребра и заострение сифональной поверхности слишком сильно выражены на рисунке, напротив наиболее интересная особенность – полное закругление последнего оборота не выражено вовсе" (там же, с. 84). По правилам МКЗН, этого достаточно для признания пригодности названия Neumayria toliensis Nikitin, 1881.

Описание вида в 1884 г. дополнено информацией о распространении, но изложено практически теми же словами – нет сомнений в том, что речь в обоих случаях идет об одном и том же виде, описанном на одном и том же материале. По правилам МКЗН (ст. 58.13.), транскрипция полугласного *i* как *ij* считается в названиях видовой группы идентичным написанием. Учитывая укоренившееся в литературе написание названия этого вида (начиная с 1884 г.), следует идентифицировать этот таксон как Hectoroceras tolijense (Nikitin, 1881). На рис. 4 приведены репродукции первых изображений этого вида.

Следует отметить еще один момент, относительно происхождения типовой коллекции обсуждаемого вида. Месежников и др. (1983) при описании "Schulginites" tolijense приводят "точное" местонахождение и интервал находки лектотипа (р. Маурынья, зона Chetaites sibiricus). В сноске указано, что все аммониты этого вида, хранящиеся в Горном музее, доставлены экспедицией Е.С. Федорова не с р. Толья, а с ее притока р. Маурынья. Здесь явное недоразумение. Первая экспедиция Федорова на восточном склоне Урала работала в 1884–1886 гг., но, как видно из изложенного выше, Эйхвальд уже в 1868 г. описал этот вид как Ammonites catenulatus Fischer. Никитин, в свою очередь, пользовался теми же коллекциями, также до экспедиций Федорова. В 30–40 гг. XIX в. на Северном Урале работали экспедиции, возглавлявшиеся в разные годы М.И. Протасовым, Н.И. Стражевским, Э.К. Гофманом (Иловайский, 1915; и др.). Скорее всего, материалы, использованные Эйхвальдом и Никитиным, были доставлены в Горный музей одной из этих экспедиций.

Вид Hectoroceras tolijense примечателен еще и тем, что, на наш взгляд (Митта, 2007), является переходным звеном между волжскими Garniericeras и рязанскими собственно Hectoroceras группы H. kochi. У Garniericeras в той или иной степени развиты морфологические признаки, присущие

[5] Родовое название оказалось преоккупированным, и в следующей работе (Никитин, 1884) виды рода "Neumayria" отнесены к Oxynoticeras.

"шульгинитам" – закругление вентральной стороны с возрастом [G. interjectum (Nikitin)], или смена струйчатой скульптуры нитевидными ребрами [у некоторых морф G. catenulatum (Fischer)]. Род Schulginites был выделен Кейси как монотипический; позже был описан S. pseudokochi Mesezhnikov, 1983 с р. Маурынья. Последний, обладающий вдвое меньшими размерами, более широким пупком и более заметной при сходном диаметре скульптурой, вполне может являться микроконхом Hectoroceras tolijense.

Документированными находками H. tolijense с Русской платформы можно считать только упомянутую выше коллекцию проф. А.П. Павлова из Кузьминского. Учитывая малое число видов в родах Hectoroceras и Schulginites, и несомненную принадлежность их к одной филетической линии, мы рассматриваем Schulginites как младший субъективный синоним Hectoroceras.

Вид-индекс следующего подразделения, Hectoroceras kochi, распространен шире и известен в гораздо бóльшем числе экземпляров. Описанный Л.Ф. Спэтом первоначально из Восточной Гренландии (Spath, 1947), этот вид был найден позже в Сибири (Шульгина, 1972), Англии (Casey, 1973), Центральной России (Кейси и др., 1977). Тем не менее, изученность его оставляет пока желать лучшего; не все опубликованные изображения пригодны для идентификации видовой принадлежности из-за отсутствия изображений формы сечения или вентральной стороны оборотов, или данных о размерах и их отношениях. Мы относим к виду H. kochi Spath только те среднерусские экземпляры из нашей коллекции, которые происходят из маломощного (до 0.05 м) слоя черного песчаника под базальным песчаником зоны rjasanensis Московской области. Это уплощенные раковины с узким пупком и относительно тонкими ребрами (табл. IV, фиг. 1, см. вклейку; см. также Митта, 2007, табл. I, фиг. 6–8). В песчанике зоны rjasanensis встречаются раковины другого типа (табл. IV, фиг. 2), для них характерны более толстые обороты, заметно более широкий пупок, более грубые ребра. Подобные находки из этого же интервала разреза ранее определялись как Hectoroceras cf. kochi (Митта, 2005, табл. I, фиг. 3; 2007, табл. I, фиг. 10). Вероятнее всего, это уже другой, еще неописанный вид этого рода. Но ограниченность имеющегося материала и отсутствие экземпляра для обозначения полноценного голотипа не позволяют нам в настоящее время дать ему видовое название. Кроме того, остаются все же некоторые сомнения – теоретически не исключено, что это микроконх H. kochi, хотя все экземпляры из зоны rjasanensis нашей коллекции имеют одинаковый морфотип.

Тем не менее, выяснение приуроченности слоев с H. tolijense и слоев с несомненными H. kochi к интервалу под собственно зоной rjasanensis, позволяет дать название этой "неназванной" (Митта, Богомолов, 2008; Mitta, Sha, 2009) зоне. Соответственно,

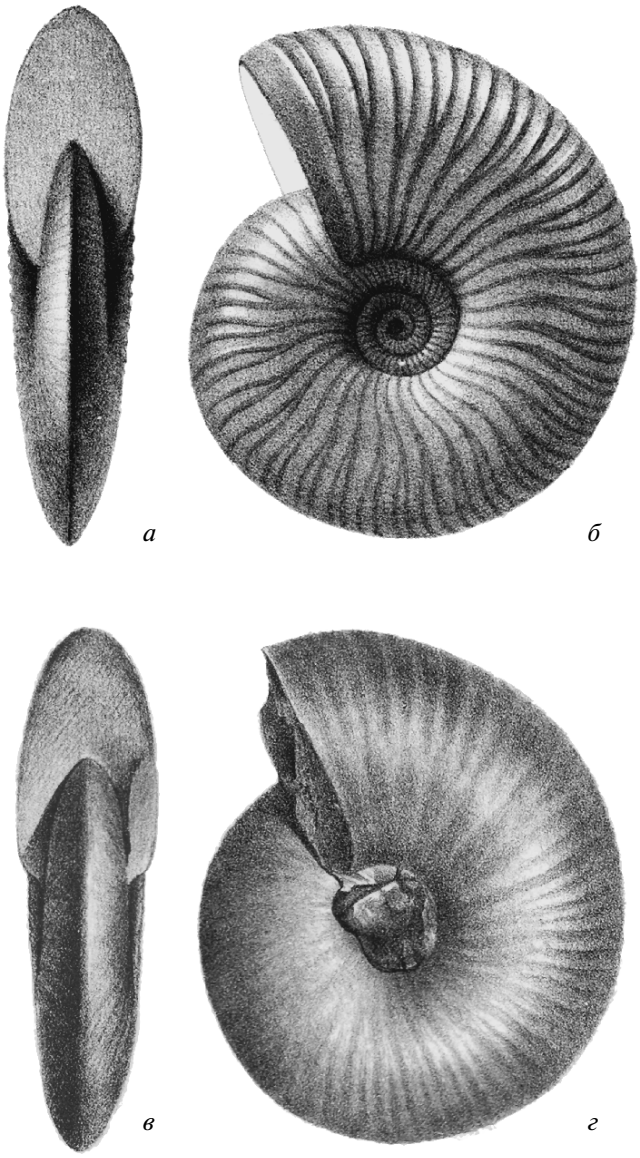


Рис. 4. Hectoroceras tolijense (Nikitin), первые изображения: *а*, *б* – репродукции Ammonites catenulatus (по Eichwald, 1868, табл. XXXV, фиг. 3 a, b), *в*, *г* – репродукции Oxynoticeras tolijense (по Никитин, 1884, табл. II, фиг. 7).

между зонами nodiger и rjasanensis Русской платформы выделяется зона Hectoroceras kochi, в объеме установленных ранее фаунистических горизонтов H. tolijense и H. kochi (рис. 1, *б*). Эта зона является приблизительным эквивалентом одноименных зон Восточной Гренландии и Англии и, вероятно, севера Сибири. Распространение аммонитов в пограничных отложениях юры и мела последнего региона нуждается в существенной ревизии, и является предметом отдельной работы. Зона kochi Русской платформы располагается в пограничном интервале между волжским и рязанским ярусами, и исторически не относится к этим ярусам. Учитывая, что в

других регионах Бореальной области зона kochi отнесена к т.н. “бореальному берриасу”, мы располагаем ее в шкале Русской платформы в основании рязанского яруса. Однако окончательное отнесение этого интервала к юре или мелу зависит от того, где именно будет проведена граница между системами в стандартной шкале.

ОПИСАНИЕ АММОНИТОВ

СЕМЕЙСТВО CRASPEDITIDAE SPATH, 1924

Род Craspedites Pavlow, 1892

Craspedites ultimus Mitta et Sha, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3–5

Название вида ultimus *лат.* – последний.

Голотип – ПИН, № 3990/315; Московская обл., карьер № 12-2 Лопатинского фосфоритного рудника; рязанский ярус, зона Riasanites rjasanensis, фаунистический комплекс Riasanites swistowianus.

Описание. Раковина крупного размера (фрагмокон превышает в диаметре 100 мм). Взрослые обороты средней толщины (ранние обороты уплощены или слабо вздуты), округло-трапециевидного сечения, с наибольшей толщиной в припупковой части; к закругленной вентральной стороне раковина сужается. Пупок умеренно широкий; довольно круто спадающая на молодых оборотах пупковая стенка с возрастом становится более пологой. Жилая камера неизвестна.

На ранних оборотах (Д 20–40 мм) наблюдаются тонкие равномерно рельефные двух-трехраздельные субрадиальные ребра, с точкой ветвления в нижней трети боков. С возрастом умбональные части ребер приподнимаются, трансформируясь в утолщенные первичные ребра, достигающие середины боков. При этом ветви ребер ослабевают и на ядре плохо заметны; но на участках с сохранившейся раковиной у крупных экземпляров на вентральной стороне сохраняются тонкие нитевидные ребра. С возрастом число вторичных ребер меняется: коэффициент ветвления постепенно увеличивается с 2.5 на ранних оборотах до 4.5 на поздних.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
3990/317	100	39	37	28	0.39	0.37	0.28
	83	34	29	22	0.41	0.35	0.27
3990/407	78	30	29	24	0.38	0.37	0.31
Голотип 3990/315	56	22	23	17	0.39	0.41	0.3
	44	19	18	13	0.43	0.41	0.29
3990/316	35	15	17	10	0.43	0.2	0.29
	29	13	13	8	0.45	0.45	0.28

Изменчивость. Выражается прежде всего в степени крутизны пупковой стенки и колебаниях в густоте вторичных ребер. Среди описываемого материала выделяются также экземпляры с более высоким, близким к овальному, сечением и более густыми ребрами.

Сравнение. Описываемый вид наиболее близок по форме раковины и скульптуре к C. subditus (Trautschold) и C. nodiger (Eichwald) – видам-индексам двух последовательных зон в кровле верхней волги. От этих таксонов новый вид отличается формой сечения и более широким пупком; бóльшим коэффициентом ветвления ребер на взрослых оборотах.

Замечания. По всей вероятности, новый вид представляет собой связующее звено между юрскими (поздневолжскими) Craspedites и меловыми (рязанскими) Pseudocraspedites. В диапазон изменчивости описываемого вида включены экземпляры с относительно высоким сечением и более густой скульптурой, напоминающие P. bogomolovi Mitta, но еще не имеющие характерных для последнего вида пережимов.

Распространение. Центральная Россия, рязанский ярус, нижняя часть зоны Riasanites rjasanensis.

Материал. 28 экз. различной сохранности из типового местонахождения; 1 экз. происходит из подошвы зоны rjasanensis в овраге у с. Свистово Рязанской обл.; еще несколько экз. из различных местонахождений бассейна р. Оки отнесены к этому виду условно из-за недостаточной сохранности.

* * *

В полевых работах принимали участие геолог А.В. Ступаченко (Москва), проф. Ван Сяочао и проф. Ярун Йин (Пекин). Помощь в исторических изысканиях оказала историк палеонтологии И.А. Стародубцева (Москва). Фотографии выполнены В.Т. Антоновой (ПИН РАН). При подготовке рукописи к печати учтены рекомендации Т.Б. Леоновой и А.П. Расницына (ПИН РАН). Полевые работы 2006 г. финансировались проектом № 04-05-39022 РФФИ–ГФЕН Китая; камеральные работы выполнены при поддержке программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем”, проект “Геобиологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богословский Н.А. Волжские, верхне-титонские и неокомские отложения в Рязанской губернии // Матер. для геол. России. 1895. Т. 17 (отд. отт. 1893 [1894]). С. 97–103.

Богословский Н.А. Рязанский горизонт. Фауна, стратиграфические отношения и вероятный возраст этого горизонта // Матер. для геол. России. 1897 (1896). Т. 18. С. 1–157.

Иловайский Д. Ляпинский край. Очерк географии его и геологии. М.: Типограф. А.И. Мамонтова, 1915. 59 с.

Кейси Р., Месежников М.С., Шульгина Н.И. Сопоставление пограничных отложений юры и мела Англии, Русской платформы, Приполярного Урала и Сибири // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1977. № 7. С. 14–33.

Климова И.Г. Аммониты Западной Сибири // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972. С. 194–204.

Месежников М.С. Зональное подразделение рязанского горизонта // Пограничные ярусы юрской и меловой систем. М.: Наука, 1984. С. 54–66.

Месежников М.С., Алексеев С.Н., Климова И.Г. и др. О развитии некоторых Craspeditidae на рубеже юры и мела // Мезозой советской Арктики. Новосибирск: Наука, 1983. С. 103–125.

Месежников М.С., Захаров В.А., Шульгина Н.И., Алексеев С.Н. Стратиграфия рязанского горизонта на р. Оке // Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск: Наука, 1979. С. 71–81.

Митта В.В. Новые данные о возрасте подошвы рязанского яруса // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 51–59.

Митта В.В. Аммониты рода Garniericeras в рязанском ярусе – конец мифа? // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Саратов: СО ЕАГО, 2006. С. 98–99.

Митта В.В. Аммонитовые комплексы базальной части рязанского яруса (нижний мел) Центральной России // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 2. С. 80–92.

Митта В.В. Поздневолжские Kachpurites Spath (Craspeditidae, Ammonoidea) Русской платформы // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 25–33.

Митта В.В., Богомолов Ю.И. Подразделение рязанского яруса Русской платформы // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 126–129.

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

Никитин С.Н. Общая геологическая карта России. Лист 56 // Тр. Геол. ком-та. 1884. Т. 1. № 2. 153 с.

Никитин С. Общая геологическая карта России. Лист 71 // Тр. Геол. ком-та. 1885. Т. 2. № 1. 218 с.

Павлов А.П. О мезозойных отложениях Рязанской губернии. Отчет о геол. экскурсии, предпринятой летом 1893 г. // Учен. зап. Моск. ун-та, отд. естеств.-ист. 1894. Вып. 11. 32 с.

Сазонова И.Г. Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы // Тр. ВНИГНИ. 1977. Вып. 185. 97 с.

Шульгина И.И. Аммониты севера Средней Сибири // Граница юры и мела и берриасский ярус в Бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972. С. 137–175.

Шульгина И.И. Бореальные бассейны на рубеже юры и мела. Л.: Недра, 1985. 163 с.

Эйхвальд Э.И. Полный курс геологических наук преимущественно в отношении к России. Часть II. Геогнозия. СПб., 1846. 572 с.

Abbink O.A., Callomon J.H., Riding J.B. et al. Biostratigraphy of Jurassic–Cretaceous boundary strata in the Terschelling basin, the Netherlands // Proc. Yorksh. Geol. Soc. 2001. V. 53. Pt. 4. P. 275–302.

Auerbach J., Frears H. Notices sur quelques passages de l'ouvrage de MM. Murchison, E. de Verneuil et le Comte A. de Keyserling: "Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural" // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1846. V. 19. № 2. P. 486–500.

Casey R. The ammonite succession at the Jurassic-Cretaceous boundary in eastern England // The Boreal Lower Cretaceous/ Eds R. Casey, P.F. Rauson. Liverpool: Seel House Press, 1973. P. 193–266 (Geol. J. Spec. Issue. № 5).

Eichwald E. v. Der Grünsand in der Umgegend von Moskwa // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1861 (1862). T. 34. № 3. P. 278–313.

Eichwald E. v. Die vorweltliche Fauna und Flora des Grünsandes der Umgegend von Moskwa // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1862. T. 35. № 2. P. 355–410.

Eichwald E. d'. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Second Vol. Seconde Sect. de la Periode moyenne. Stuttgart, 1868. P. 641–1304.

Klein J. Lower Cretaceous ammonites II. Perisphinctaceae II: Polyptichitidae // Fossilium catalogus I: Animalia. Leiden: Backhuys Publ., 2006. P. 1–186.

Mitta V.V., Sha Jingeng. Late Jurassic ammonite evolution and paleoenvironment of the Russian platform // Sci. China, Ser. D – Earth Sci. 2009. V. 52. № 12. P. 2024–2028.

Orbigny A. d'. Mollusques. Systéme Jurassique (Étage Oxfordien). Terrain secondaire // Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural. V. II. Paléontologie. Terrain second. Systéme Jurassique. Mollusques. Paris, 1845. P. 419–511.

Spath L.F. Additional observations on the invertebrates (chiefly ammonites) of the Jurassic and Cretaceous of East Greenland, 1. The Hectoroceras fauna of S.W. Jameson-Land // Medd. Grønland. 1947. V. 132. № 3. 69 p.

Wimbledon W.P. The Jurassic-Cretaceous boundary: an age-old enigma // Episodes. 2008. V. 31. № 4. P. 423–428.

Объяснение к таблице III

Все изображения натуральной величины, звездочкой (*) отмечено начало жилой камеры.

Фиг. 1. Craspedites nodiger (Eichwald), фрагмокон, экз. ПИН, № 3990/295: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны;

Фиг. 2. Craspedites nodiger (Eichwald), фрагмокон, экз. ПИН, № 3990/296: 2а – сбоку, 2б – со стороны устья.

Фиг. 3, 9. Garniericeras subclypeiforme (Milaschewitch): 3 – фрагмокон, экз. ПИН, № 3990/297, вид сбоку; 9 – фрагмокон, экз. ПИН, № 3990/302: 9а – сбоку, 9б – со стороны устья.

Фиг. 4. Riasanites rjasanensis (Nikitin), фрагмокон с полуоборотом жилой камеры сбоку, экз. ПИН, № 3990/299.

Фиг. 5, 6. Riasanites swistowianus (Nikitin): 5 – фрагмокон макроконха с началом жилой камеры сбоку, экз. ПИН, № 3990/298; 6 – фрагмокон микроконха сбоку, экз. ПИН, № 3990/393.

Фиг. 7. Chetaites sibiricus Schulgina, фрагмокон с частью жилой камеры, экз. ПИН, № 3990/300: 7а – сбоку, 7б – с вентральной стороны.

Фиг. 8. Craspedites parakaschpuricus Gerasimov, фрагмокон с полуоборотом жилой камеры, экз. ПИН, № 3990/301: 8а – сбоку, 8б – с вентральной стороны.
1–7: Рязанская обл., берег р. Ока под д. Кузьминское; 1–3: волжский ярус, зона nodiger; 4–7: зона rjasanensis; 8, 9 – Ульяновская обл., берег р. Сызранка, овраг у дд. Марьевка и Репьевка; волжский ярус, зона nodiger; сб. В.В. Митта и А.В. Ступаченко.

Объяснение к таблице IV

Все изображения натуральной величины.
Фиг. 1. Hectoroceras kochi Spath, экз. ПИН, № 3990/394, слепок фрагмокона по отпечатку: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны.
Фиг. 2. Hectoroceras sp. nov., фрагмокон, колл. А.В. Ступаченко, экз. ABC/1070: 2а – сбоку, 2б – с вентральной стороны.
Фиг. 3–5. Craspedites ultimus sp. nov., фрагмоконы: 3 – голотип ПИН, № 3990/315: 3а – сбоку, 3б – внутренние обороты сбоку, 3в – они же со стороны устья; 4 – экз. ПИН, 3990/317: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; 5 – экз. ПИН, 3990/316: 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны.
Все: Московская обл., карьер Лопатинского фосфоритного рудника № 12-2; 1 – зона kochi, фаунистический горизонт kochi; 2–5 – зона и подзона rjasanensis, фаунистический горизонт swistowianus; сб. В.В. Митта и А.В. Ступаченко.

Ammonite Distribution across the Jurassic–Cretaceous Boundary in Central Russia

V. V. Mitta, Jingeng Sha

The distribution of ammonites across the Jurassic–Cretaceous boundary of the central Russian Platform is discussed. The nomenclature of *Craspedites nodiger* (Eichwald, 1962) and *Hectoroceras tolijense* (Nikitin, 1881) is updated. A new species, *Craspedites ultimus* sp. nov., is described from the basal horizons of the *rjasanensis* Zone (Ryazanian Stage). The *Hectoroceras tolijense* and *Hectoroceras kochi* faunal horizons lying between the *nodiger* and *rjasanensis* zones are united in the *kochi* Zone of the basal Ryazanian. Previous opinions suggesting a hiatus between the Volgian and Ryazanian stages are reviewed and rejected.

Keywords: ammonites, *Craspedites*, *Hectoroceras*, Ryazanian Stage, Volgian Stage, Russian platform.

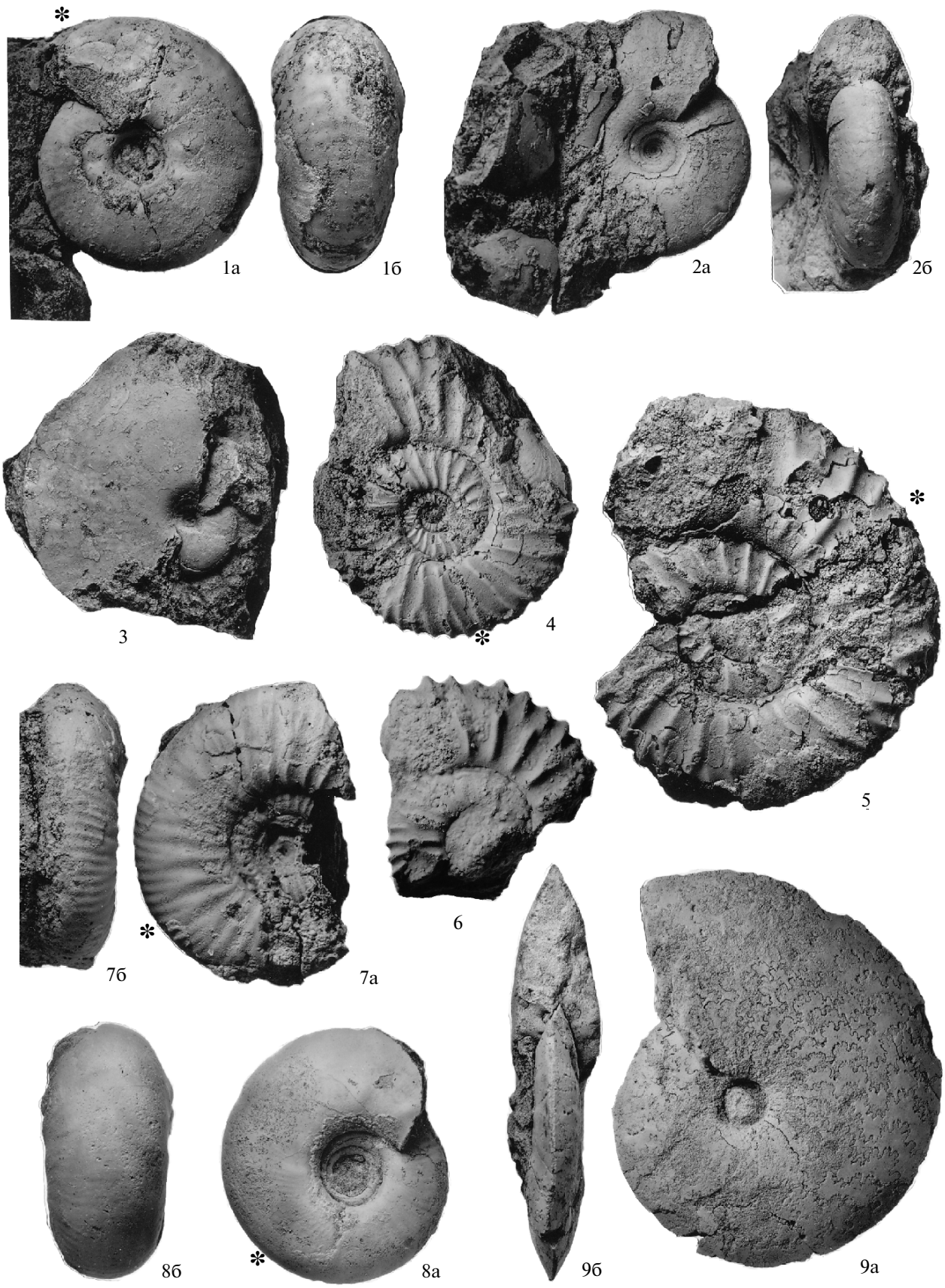
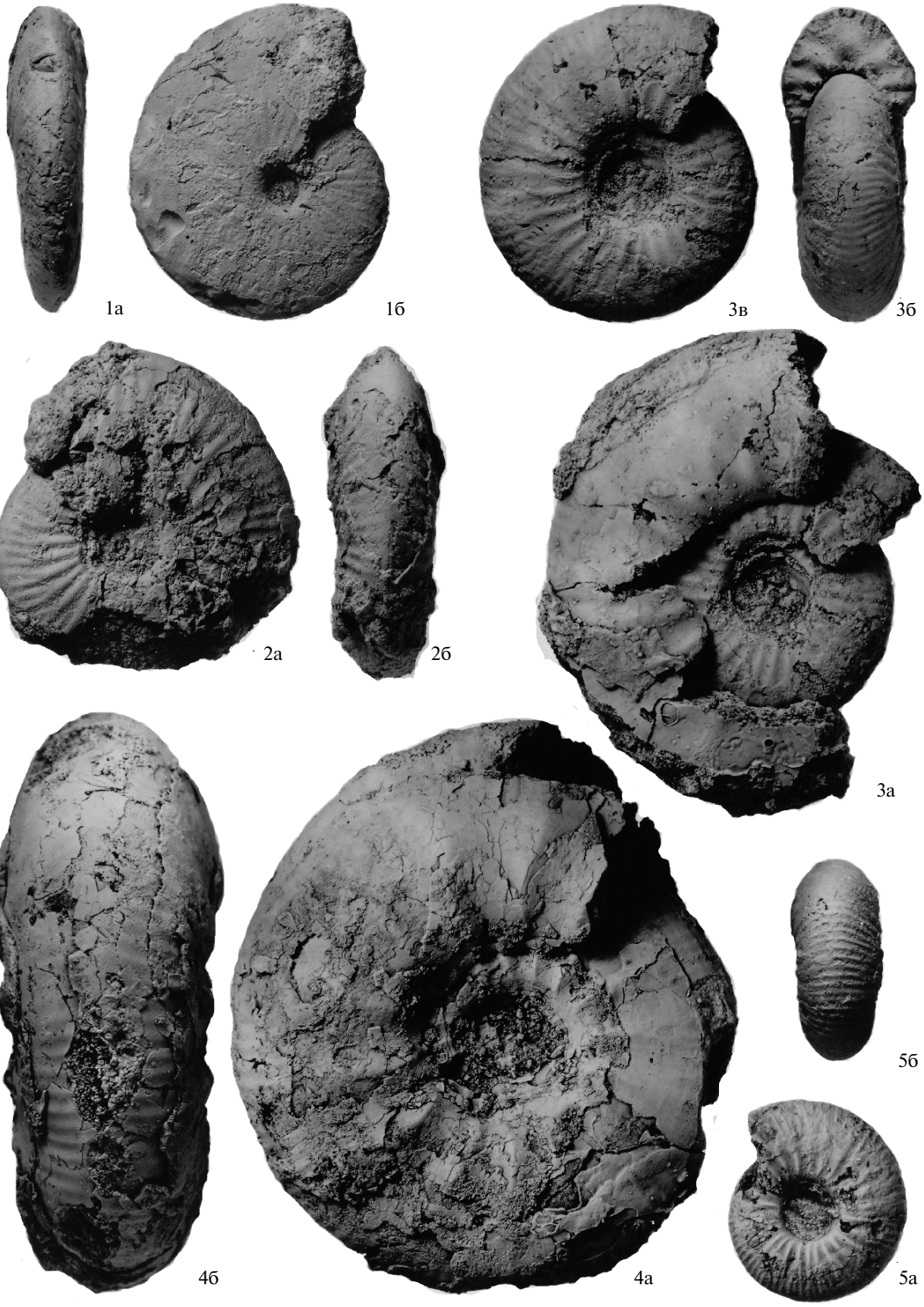

1а
1б
2а
2б
3
4
5
6
7б
7а
8б
8а
9б
9а

Таблица IV



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 35–40

УДК 564.5:551.76(477.9)

НОВЫЕ НАХОДКИ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ В БЕРРИАСЕ–ВАЛАНЖИНЕ ГОРНОГО КРЫМА

© 2011 г. В. В. Аркадьев*, М. А. Рогов, В. А. Перминов*****

*Санкт-Петербургский государственный университет
e-mail: arkad@GG2686.spb.edu
**Геологический институт РАН
e-mail: rogov_m@rambler.ru
***Центр эколого-натуралистического творчества учащейся молодежи "Интеллект", г. Феодосия, Украина
e-mail: formula162@mail.ru

Поступила в редакцию 15.10.2010 г.
Принята к печати 15.11. 2010 г.

Из нижнего берриаса Восточного Крыма описан новый вид Bochianites (?) ambiguus sp. nov. Вместо B. levis Arkadiev, 2008 предложено использовать название, являющееся старшим омонимом и синонимом, B. laevis Liu, 1988. Впервые с территории СНГ описывается представитель рода Leptoceras из верхнего берриаса – нижнего валанжина. Обсуждаются проблемы диагностики гетероморфных аммонитов при условии фрагментарной сохранности, особенности географического распространения и фациальной приуроченности гетероморфных аммонитов семейства Bochianitidae.

Гетероморфы редко встречаются в аммонитовых сообществах берриаса–валанжина Горного Крыма. Публикации по этой группе организмов почти отсутствуют, хотя еще О. Ретовский (Retowski, 1893, с. 237, табл. 14, фиг. 5) изобразил фрагмент Protancyloceras gracile (=Bochianites (?) cf. ambiguus sp. nov.) из "титона" (=зоны jacobi берриаса) Восточного Крыма. Лишь недавно В.В. Аркадьевым (2008) были впервые описаны берриасские виды рода Bochianites из этого региона, и им же найден экземпляр представителя рода Leptoceras.

Географическое распространение рода Bochianites почти космополитное (Аркадьев, 2008; Рогов, Игольников, 2009) – Западная и Восточная Европа, Африка, Мадагаскар, Северная и Южная Америка, Антарктида, Индонезия, Новая Гвинея, Горный Крым, Пакистан, Тибет, Восточная Гренландия, Северная Сибирь, шельф Баренцева моря и север европейской части России. Стратиграфический диапазон рода охватывает преимущественно берриас – нижний готерив, хотя отдельные виды известны из титона и из нижнего баррема. Самые древние, позднетитонские бохианитесы достоверно известны из Индонезии и Непала (Boehm, 1904; Enay, 2009). Раннеберриасские бохианитесы распространены значительно более широко, встречаясь в Тунисе (Memmi, Salaj, 1975), Крыму (Аркадьев, 2008), Антарктиде (Thomson, 1979), Калифорнии (Imlay, Jones, 1970), на севере Сибири (Рогов, Игольников, 2009). Наиболее широкого географического распространения бохианитесы достигают в валанжине. В то же время существует сложность с отнесением прямых фрагментов титон-валанжинских хорошо скульптированных аммонитов к родам Protancyloceras или Bochianites. Многие из таких аммонитов (Protancyloceras passendorferi Wierzbowski, P. africanus Tate, Bochianites thieuloidis Cantu Chapa, B. xizangensis Liu, B. zigzag Etayo-Serna) установлены по фрагментам прямой части раковины, а облик ранних частей раковины этих видов неизвестен. Значительное число описанных в литературе экземпляров также представлено небольшими прямыми фрагментами раковин, что затрудняет их отнесение к тому или иному роду.

Стратиграфический диапазон рода Leptoceras ограничен, в основном, верхним берриасом – нижним валанжином. Лептоцерасы известны из Европы, Северной Африки и Центральной Америки.

Все описанные в настоящей статье экземпляры бохианитесов найдены В.А. Перминовым в Восточном Крыму в окрестностях г. Феодосия (рис. 1), на мысе Святого Ильи, и приурочены к пачке феодосийских мергелей нижнеберриасской зоны jacobi (подзоны grandis) (Аркадьев и др., 2008). Единственный экземпляр Leptoceras studeri (Ooster) найден Аркадьевым в 2010 г. в Восточном Крыму у с. Султановка (Южное) в толще глин, выполняющих ядро султановской синклинали и традиционно считающихся нижнемеловыми на основании находок белемнитов и аптихов. В нижней части разреза здесь выделяются султановская свита (берриас) и наниковская толща (валанжин) (Астахова и др., 1984; Аркадьев, 2007). Валанжинский возраст наниковской толщи обоснован находками нижневалан-

Рис. 1. Местонахождения гетероморфных аммонитов (расположены на выделенном прямоугольником участке возле Феодосии): Феодосия, мыс Святого Ильи (координаты 45°01′27″ с.ш., 35°24′89″ в.д.), с. Султановка (координаты 45°00′10″ с.ш., 35°17′38″ в.д.), с. Наниково (координаты 45°00′03″ с.ш., 35°12′38″ в.д.).

жинских аммонитов Kilianella roubaudiana (d'Orbigny), верхневаланжинских аммонитов Neocomites neocomiensis (d'Orbigny) и аптихов Didayilamellaptychus didayi (Coquand). Определимых находок аммонитов из султановского разреза до настоящего времени сделано не было. Кроме Leptoceras studeri, в этом же разрезе стратиграфически ниже Аркадьевым были найдены Spiticeras sp. и Fauriella sp. Данный комплекс в целом может указывать на позднеберриасский – поздневаланжинский возраст пород.

Понимание систематического положения родов Bochianites, Leptoceras и Protancyloceras у разных исследователей отличается. В последнем издании Treatise..., посвященного меловым аммонитам (Wright et al., 1996), Leptoceras и Protancyloceras рассматриваются в составе подсемейства Protancyloceratinae Breistroffer, 1947, а Bochianites – в составе подсемейства Bochianitinae Spath, 1922 семейства Bochianitidae Spath, 1922. Другой системы придерживается Дж. Вермел (Vermeulen, 2006), который помещает род Protancyloceras в семейство Protancyloceratidae Breistroffer, 1947, род Leptoceras – в семейство Leptoceratoididae Thieuloy, 1966, тогда как Bochianitidae им рассматриваются как отдельное семейство. Авторы настоящей статьи считают, что нет достаточных оснований для включения Protancyloceras, Bochianites и Leptoceras в состав разных семейств, а в семействе Leptoceratoididae, следуя предложению З. Вашичка и Й. Видмана (Vašíček, Wiedmann, 1994), предлагается оставить лишь верхнеготеривских–барремских аммонитов, как это было сделано Я. Кляйном с соавторами (Klein et al., 2007).

Все описанные в статье экземпляры хранятся в ЦНИГРмузее (г. Санкт-Петербург, коллекция № 13217). Ввиду того, что имеющиеся в коллекции экземпляры бохианитесов представлены фрагментами прямых отрезков раковины, а общепринятой системы измерения таких аммонитов нет, предлагается измерять их длину (L), высоту (Wh) и ширину (Wb) раковины, а также частоту ребер на 1 см раковины (n) и угол их наклона α (рис. 2, *а*).

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 09-05-00456, 11-05-00405 и 10-05-00276. Авторы признательны А. Канту Чапа (A. Cantú-Chapa, Мексика), Я. Кляйну (J. Klein, Нидерланды), с которыми обсуждались некоторые вопросы систематики бохианитид. Они также предоставили важные сведения по бохианитидам, в том числе описания, изображения и данные по стратиграфическому распространению некоторых видов. Некоторые редкие публикации были также предоставлены коллегами с Интернет-форума Groupe de Recherche en Paleobiologie et Biostratigraphie des Ammonites – Д. Бертом (D. Bert, Франция), Б. Матрионом (B. Matrion, Франция) и А. Пикте (A. Pictet, Швейцария).

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

СЕМЕЙСТВО BOCHIANITIDAE SPATH, 1922

Род Bochianites Lory, 1898

Типовой вид – Baculites neocomiensis d'Orbigny, 1842; валанжин Франции.

Диагноз. Раковина прямая, гладкая или ребристая, с округленно-овальным сечением, несколько вытянутым в вентро-дорсальном направлении. Простые ребра на боковой стороне наклонены вперед, переходят через вентральную сторону с дугообразным изгибом вперед, на дорсальной стороне ослабевают и почти исчезают. Иногда присутствуют вставные ребра. Для некоторых видов характерны пережимы. В лопастной линии отчетливо выделяются три главные слаборассеченные лопасти – V, L, D и дополнительные лопасти на вершинах седел.

Видовой состав. Bochianites (?) ambiguus sp. nov., берриас (зона jacobi подзона grandis) Крыма; B. ambikyensis Collignon, 1962, валанжин Мадагаскара; B. baculitoides Arnould-Saget, 1953, титон–берриас Туниса; B. crymensis Arkadiev, 2008, берриас (зона jacobi) Крыма; B. demissus Bodylevsky, 1960, валанжин Северной Сибири; B. glaber Kitchin, 1908, валанжин, готерив (?) Южной Африки; B. glennensis Anderson, 1945, титон (?) Калифорнии, берриас (зона kochi) севера Сибири; B. gracilis Thomson, 1974, берриас о-ва Александра I (Антарктида); B. goubechensis Mandov, 1971, берриас (зона jacobi) Крыма, верхний валанжин Болгарии, Англии, Франции; ?B. kiliani Lori in Turner, 1962, готерив Франции; B. laevis Liu, 1988 (=B. levis Arkadiev, 2008), берриас (зона boissieri, слои с Euthymiceras и Neocosmoceras) Крыма, берриас Туниса, валанжин Чехии и Тибета, верхний валанжин – нижний готерив Болгарии, Австралии, Швейцарии, о-ва Майорка; B. neocomiensis (d'Orbigny, 1842), берриас Крыма, валанжин Чехии, верхний валанжин Польши, Болгарии, Германии, Англии, Испании, Фран-

ции, Австрии, шельфа Баренцева моря, Восточной Гренландии, севера Сибири, верхний валанжин – нижний готерив Швейцарии, Кавказа (?); B. nodosocostatus Mandov, 1971, верхний валанжин Болгарии; B. paskentaensis Anderson, 1938, берриас (?), валанжин Калифорнии; B. renevieri (Ooster, 1860), нижний баррем Швейцарии; B. thieuloides Cantu-Chapa, 1976, верхний валанжин Мексики; B. versteeghi Boehm, 1904, берриас (?) островов Сулу (Индонезия), о-ва Александра I (Антарктида); B. weteringi Boehm, 1904, верхний титон островов Сулу (Индонезия); B. xizangensis Liu, 1988, валанжин Тибета; B. zigzag Etayo-Serna, 1985, валанжин Колумбии.

Сравнение. От родов Kabylites, Janenschites, Baculina, сходных по форме раковины, Bochianites отличается строением лопастной линии.

Замечания. Фрагментарные экземпляры Bochianites трудно диагностировать и легко перепутать с другими гетероморфными нижнемеловыми аммонитами (например, Protancyloceras), от которых Bochianites отличается прямой раковиной и отсутствием вентрального перерыва ребер. Очевидно, по этой причине в состав рода Bochianites Кляйн с соавторами (Klein et al., 2007) включил такие виды, как B. africanus (Tate) и B. gerardianus (Stoliczka). У первого вида наблюдается отчетливый перерыв ребристости, у второго – искривленная раковина. По мнению авторов статьи, оба вида должны быть отнесены к роду Protancyloceras. Для некоторых видов Bochianites характерна значительная внутривидовая изменчивость. Так, у экземпляров B. neocomiensis из валанжина Франции, как отмечает С. Ребуле (Reboulet, 1995, с. 179), наблюдается постепенный переход от хорошо скульптированных к лишенным ребристости. Это еще больше усложняет диагностику изолированных находок бохианитесов.

Вид B. levis Arkadiev, 2008 является младшим омонимом и, видимо, младшим синонимом B. laevis Liu, 1988, описанного из валанжина Тибета. Оба вида обладают гладкой раковиной и, в отличие от валанжин-готеривского B. oosteri Sarasin et Schondelmayer, 1902, имеют более рассеченную лопастную линию. Поэтому предлагается для крымских аммонитов использовать название B. laevis Liu.

Bochianites (?) ambiguus Arkadiev, Rogov et Perminov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1–3 (см. вклейку)

cf. Ancyloceras gracile: Retowski, 1893, с. 273, табл. XIV, фиг. 5.

Bochianites goubechensis: Аркадьев, 2008, с. 22, табл. III, фиг. 6.

Название вида ambiguus *лат.* – неясный, загадочный.

Голотип – ЦНИГРмузей, № 1/13217; Восточный Крым, г. Феодосия, мыс Святого Ильи; берриас, зона jacobi, подзона grandis.

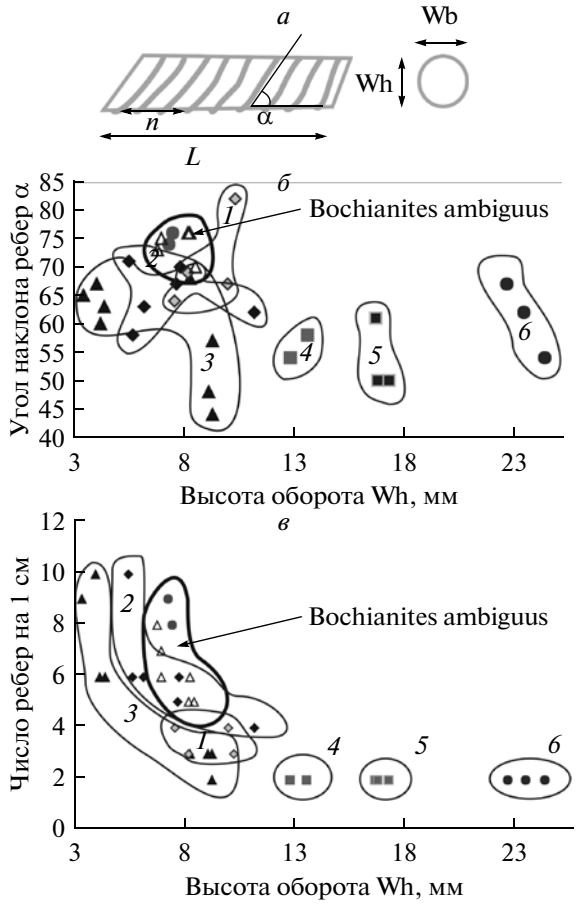


Рис. 2. Измерения гетероморфных аммонитов, используемые в работе (*а*) и сравнение Bochianites (?) ambiguus sp. nov. с другими скульптированными титон-валанжинскими бохианитидами с прямыми раковинами (*б*, *в*). Цифрами обозначены виды: *1* – Bochianites thieuloidis Cantu Chapa (Cantú Chapa, 1976, табл. III, фиг. 4, 10; табл. VI, фиг. 14); *2* – Protancyloceras passendorferi Wierzbowski (Wierzbowski, 1990, табл. 2, фиг. 4, 5, 7); *3* – Bochianites cf. neocomiensis (d'Orbigny) (Reboulet, 1995, табл. 26, фиг. 9; Alsen, 2006, табл. 39, фиг. U; Fischer, 2006, табл. 9, фиг. 4 (лектотип); Рогов, Игольников, 2009, табл. 1, фиг. 7); *4* – Protancyloceras africanus (Tate) (Tate, 1967, табл. VII, фиг. 5); *5* – Bochianites xizangensis Liu (Liu, 1988, табл. 12, фиг. 1); *6* – Bochianites sp. (Enay, 2009, табл. 51, фиг. 7)

Форма. Сохранившиеся фрагменты раковин прямые или очень слабоизогнутые (экз. № 1/13217), но последнее, возможно, является результатом деформации. Экземпляр № 2/13217 слегка расширяется в сторону устья. Сечение эллиптическое, сжатое с боков (очевидно, также деформированное).

Скульптура. Боковые стороны покрыты резкими частыми одиночными ребрами, слабо наклоненными вперед, и пережимами. У экземпляра № 1/13217 наблюдаются три пережима, расстояние между которыми 25–30 мм, а число ребер между пе-

режимами 15–17. Ребра прерываются на вентральной стороне едва заметной полоской.

Размеры в мм:

Экз. №	L фрагмента	Wh	Wb
Голотип 1/13217	89.0	6.3 (в начале)	–
		9.1 (в конце)	
2/13217	69.5	8.0	–
3/13217	28.0	7.4	5.0

Сравнение. От близкого вида B. goubechensis Mandov отличается более грубыми и более равномерно расположенными ребрами, а также более часто расположенными пережимами. От других грубоскульптированных бохианитесов (B. neocomiensis (d'Orb.), B. thieuloidis Cantu Chapa, B. xizangensis Liu), новый вид отличается несколько более частыми ребрами при сходной высоте и большим углом наклона ребер (рис. 2, *б*, *в*). Вместе с B. (?) ambiguus sp. nov. встречаются также слабо скульптированные и полностью лишенные скульптуры формы (B. neocomiensis (d'Orb.), B. crimensis Arkadiev, B. laevis Liu), однако они не образуют непрерывного ряда изменчивости. Кроме того, от этих видов B. (?) ambiguus отличается наличием хорошо выраженных пережимов. От других видов бохианитесов, для которых характерно наличие пережимов (B. demissus Bodylevski, B. versteeghi Boehm, B. weteringi Boehm), новый вид отличается значительно более грубой скульптурой. Он очень близок к Bochianites sp. из верхнего титона Непала (Enay, 2009, табл. 51, фиг. 7). "Bochianites cf. gerardianus" из берриаса Пакистана (Fatmi, 1977, с. 262), по устному сообщению Я. Кляйна, имеет ребра, пересекающие вентральную сторону под углом 45°, что хорошо отличает его от B. (?) ambiguus.

Замечания. Фрагментарность типового материала и отсутствие данных по ранним стадиям онтогенеза не позволяют с уверенностью отнести новый вид к роду Bochianites. Очень близки к B. (?) ambiguus по характеру скульптуры некоторые ранне-среднетитонские Protancyloceras (рис. 2, *б*, *в*) – P. passendorferi Wierzbowski и P. gracile (Oppel) (Wierzbowski, 1990, табл. 1, фиг. 10; табл. 2, фиг. 1–15). Именно эта группа протанцилоцерасов является предковой для Bochianites, и отсутствие данных о строении начальных частей раковины позднетитонских и раннеберриасских грубоскульптированных Bochianites не позволяет уверенно провести границу между этими родами.

Распространение. Берриас (зона jacobi, подзона grandis) Горного Крыма.

Материал. Восточный Крым: 4 экз. из окрестностей г. Феодосия, мыс Святого Ильи, сборы Перминова; 1 экз. из разреза у с. Наниково, сборы Богдановой.

Род Leptoceras Uhlig, 1883

Типовой вид – Ancyloceras brunneri Ooster, 1860; берриас Швейцарии.

Диагноз. Раковина небольшая, с криоконическим или хористоконическим навиванием, жилая камера развернутая. Ребра простые, направленные перпендикулярно умбиликальному краю или отклоненные в сторону от устья, пересекают вентральную сторону без перерыва или ослабления. Бугорки отсутствуют. Лопастная линия с широкими седлами, с отчетливо трехраздельной на ранних оборотах первой боковой лопастью, которая в дальнейшем становится асимметричной (см. Thieuloy, 1966, фиг. 3).

Видовой состав. L. brunneri (Ooster, 1860), верхний берриас–нижний валанжин Швейцарии, Франции, Испании и Румынии; L. hubachi (Royo, 1945), берриас Колумбии; L. studeri (Ooster, 1860) (=Protoleptoceras jelevi Nikolov), верхний берриас–нижний валанжин Швейцарии, Франции, Испании, Румынии, Марокко, верхний берриас Болгарии и Польши, нижний валанжин Австрии, Мексики и Крыма.

Сравнение. От близкого рода Protancyloceras отличается более свернутой на начальных оборотах раковиной и отсутствием вентрального перерыва ребер. От рода Bochianites отличается свернутой раковиной и отсутствием пережимов.

Замечания. Род очень близок к некоторым барремским аммонитам из семейства Leptoceratoididae, особенно к Karsteniceras, от которого отличается более рассеченной лопастной линией и отсутствием пережимов. Аммониты этих двух родов долгое время путали друг с другом и, к примеру, в "Основах палеонтологии" (Друщиц, Эристави, 1958, с. 105; здесь приведено единственное русскоязычное описание рода) род Leptoceras рассматривается как барремский и его диагноз соответствует таковому барремских Leptoceratoididae. Роды Leptoceras и Protancyloceras филогенетически связаны между собой. Переходной формой между ними, вероятно, является вид Protancyloceras hondense (Imlay), первоначально отнесенный к роду Leptoceras (Imlay, 1942). Дж. Тьёло (Thieuloy, 1966) выстраивает в одну линию виды Protancyloceras guembeli – P. hondense – Leptoceras studeri. Действительно, два последних вида морфологически очень близки друг другу. Нижневаланжинский ?Leptoceras ubalaense Haas из Колумбии (Haas, 1960, с. 4, фиг. 6) имеет очень частую скульптуру, и скорее должен быть отнесен к роду Protancyloceras.

Имеющийся в коллекции авторов экземпляр Leptoceras (L. studeri, табл. V, фиг. 4а, 4б) происходит из верхнего берриаса-нижнего валанжина Восточного Крыма. Он представлен деформированной эволютной раковиной с несоприкасающимися оборотами (криокон) и слабовыпуклыми боковыми сторонами. Боковые стороны покрыты простыми

одиночными ребрами, начинающимися у умбиликального перегиба. Ребра прямые в начальной части раковины и слабоизогнутые в сторону от устья на последнем обороте. При диаметре около 20 мм число ребер на обороте достигает 32. От близкого L. brunneri этот вид отличается более высокими оборотами с более плотным навиванием, более частыми ребрами и тем, что на внешних оборотах у L. brunneri ребра не имеют изгиба или наклона в сторону от устья.

ОБСУЖДЕНИЕ

Возникнув в самом начале титона в эпиконтинентальных морях Западной Европы, гетероморфные аммониты из семейства Bochianitidae к концу титона широко распространились в надобласти Тетис-Панталасса, а в начале берриаса появились и в Панбореальной надобласти. При этом их находки характерны для относительно глубоководных частей бассейнов, связанных с континентальным склоном, где обычно в большом количестве присутствуют другие океанические аммоноидеи – филло- и литоцератиды. Быстрое и широкое расселение ранних бохианитид вместе с их "мозаичным" распространением позволили предположить, что протанцилоцерасы вели эпипланктонный образ жизни, а их расселение было связано с распространением плавающих водорослей (Barthel, Geyssant, 1973; Wierzbowski, 1990).

Распространение раннеберриасских бохианитид преимущественно в восточной части Неотетис (Крым, Тибет, Индонезия) может быть связано с тем, что ареалы этих полупланктонных аммонитов контролировались, в первую очередь, характером поверхностных океанических течений, и к западу от Крыма, где северная окраина океана достаточно резко заворачивала к северу, эти аммониты проникнуть не могли.

Связь увеличения обилия и разнообразия гетероморфных аммонитов с быстрыми трансгрессиями и увеличением площади пелагической части бассейнов хорошо известна (Михайлова, Барабошкин, 2009). Не случайно в валанжине, где фиксируется несколько значительных по масштабу трансгрессий, обилие и разнообразие гетероморфных аммонитов заметно увеличилось, а ареал бохианитид достиг своего максимума. В валанжине бохианитиды впервые в значительном количестве проникли в глубоководные части эпиконтинентальных морей. В это же время немногочисленные Leptoceras достигли наиболее восточной части своего ареала (Крым). Их дальнейшему продвижению на восток, видимо, могли помешать те же особенности океанической циркуляции, которые способствовали расселению там бохианитесов, распространявшихся в направлении восток-запад.

Присутствие гетероморфных аммонитов в берриасе-нижнем валанжине Крыма хорошо согласуется с представлениями о том, что эти отложения формировались на глубинах свыше 200 м на континентальном склоне (Аркадьев и др., 2006; Аркадьев, 2008).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аркадьев В.В. Расчленение на свиты берриасских отложений Горного Крыма // Вестн. СПб. ун-та. Сер. 7. Геология. География. 2007. Вып. 2. С. 27–43.

Аркадьев В.В. Представители семейства Bochianitidae (Ammonoidea) из нижнего мела Горного Крыма // Палеонтол. журн. 2008. № 5. С. 18–26.

Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Лобачева С.В. и др. Берриас Горного Крыма: зональное расчленение и корреляция // Стратигр. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 4. С. 57–80.

Аркадьев В.В., Федорова А.А., Савельева Ю.Н., Тесакова Е.М. Биостратиграфия пограничных отложений юры и мела Восточного Крыма // Стратигр. Геол. корреляция. 2006. Т. 14. № 3. С. 84–112.

Астахова Т.В., Горак С.В., Краева Е.Я. и др. Геология шельфа УССР. Стратиграфия (шельф и побережье Черного моря). Киев: Наук. думка, 1984. 184 с.

Друщиц В.В., Эристави М.С. Надсемейство Ancyloceratataceae // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. II. Аммоноидеи (цератиты и аммониты), внутираковинные / Ред. Луппов Н.П., Друщиц В.В. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит-ры по геол. и охр. недр, 1958. С. 104–106.

Михайлова И.А., Барабошкин Е.Ю. Эволюция гетероморфных и мономорфных раннемеловых аммонитов подотряда Ancyloceratina Wiedmann // Палеонтол. журн. 2009. № 5. С. 51–60.

Рогов М.А., Игольников А.Е. Аммониты рода Bochianites из нижнего мела Панбореальной надобласти и их значение для палеобиогеографических реконструкций // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия / Ред. Леонова Т.Б., Барсков И.С., Митта В.В. М.: ПИН РАН, 2009. С. 124–126.

Alsen P. The Early Cretaceous (Late Ryazanian – Early Hauterivian) ammonite fauna of North-East Greenland: taxonomy, biostratigraphy, and biogeography // Fossils & Strata. 2006. V. 53. 229 p.

Barthel K.W., Geyssant J.R. Additional Tethydian ammonites from the lower Neuburg formation (Middle Tithonian, Bavaria) // N. Jb. Geol. Paläontol., Monatsh. 1973. H. 1. S. 18–36.

Boehm G. Beiträge zur Geologie von Niederländish-Indien. I Abt. Die Südküsten der Sula-Inseln Taliabu und Mangoli. 1 Abs. Grenzschichten zwischen Jura und Kreide // Palaeontogr. 1904. Suppl. 4. Lief.1. S. 1–46.

Cantú Chapa A. El contacto Jurásico-Cretácico, la estratigraphía del Neocomiano, el hiato Hauteriviano Superior – Eoceno Inferior y las Ammonites del Pozo Bejuco 6 (Centro-Este de México) // Bol. Soc. Geol. Mexicana. 1976. T. 37. P. 60–83.

Enay R. Les faunes d'ammonites de l'Oxfordien au Tithonien et la biostratigraphie des Spiti-shales (Callovien

supérieur-Thitonien) de Thakkhola, Népal central // Doc. Lab. Géol. Lyon. 2009. № 166. P. 1–350.

Fatmi A.N. Neocomian ammonites from northern areas of Pakistan // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1977. V. 28. № 4. P. 257–296.

Fischer J.-C. (Ed.) Révision critique de la paléontologie française, Volume IV, Céphalopodes Crétacés. Leiden: Backhuys Publishers, 2006. 292 p.

Haas O. Lower Cretaceous Ammonites from Colombia, South America // Amer. Museum Novit. 1960. № 2005. P. 1–62.

Imlay R.W. Late Jurassic fossils from Cuba and their economic significance // Bull. Geol. Soc. Amer. 1942. V. 53. № 10. P. 1417–1478.

Imlay R.W., Jones D.L. Ammonites from the Buchia Zones in Northwestern California and Southwestern Oregon // US Geol. Surv. Prof. Paper. 1970. № 647-B. 59 p.

Klein J., Busnardo R., Company M. et al. Fossilium Catalogus I: Animalia. P. 144. Lower Cretaceous Ammonites III. Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea. Leiden: Backhuys Publ., 2007. 381 p.

Liu G. Upper Jurassic and Lower Cretaceous ammonites from Yamzho Yumco area Xizang (Tibet) // Tectonic evolution of the lithosphere of the Himalayas / Eds. Liu G., Jin Ch., Wang F. et al. Beijing: Geol. publ. house, 1988. P. 66–122.

Memmi L., Salaj J. Le Berriasien de Tunisie. Succession de faunes d'Ammonites, de Foraminifères et de Tintinnioïdiens // Colloque sur la limite Jurassique – Crétacé. Lyon, Neuchâtel, 1973. P. 58–67. (Mém. B.R.G.M. 1975. № 86).

Reboulet S. L'évolution des Ammonites du Valanginien-Hauterivien inférieur du basin vocontien et de la plateforme provencale (Sud-Est de la France) // Doc. Lab. Géol. Lyon. 1995. № 137. 371 p.

Retowski O. Die tithonischen Ablagerungen von Theodosia // Bull. Soc. Natur. Moscou. N. sér. 1893. V. 7. № 2–3. P. 206–301.

Tate R. On some secondary fossils from South Africa // Quart. J. Geol. Soc. 1867. V. 23. P. 139–175.

Thieuloy J.-P. Leptoceras berriasiens du massif de la Grande-Chartreuse // Trav. Lab. Géol. Grenoble. 1966. V. 42. P. 281–295.

Thomson M.R.A. Upper Jurassic and Lower Cretaceous ammonite faunas of the Ablation Point Area, Alexander Island // Brit. Antarct. Surv. Sci. Rep. 1979. № 97. P. 1–37.

Vašíček Z., Wiedmann J. The Leptoceratoidinae: small heteromorph ammonites from the Barremian // Palaeontology. 1994. V. 37. Pt. 1. P. 203–239.

Vermeulen J. Nouvelle classification à fondement phylogénétique des ammonites hétéromorphes du Crétacé inférieur // Ann. Mus. Hist. Natur. Nice. 2006. № 21. P. 137–178.

Wierzbowski A. The taxonomy and phylogenetic significance of Early Tithonian ammonites of the genus Protancyloceras Spath from the Pieniny Klippen Belt (Carpathians, Poland) // Atti II Conv. Int. F.E.A. Pergola, 1987. Com. Cent. Raffaele Piccinini, 1990. P. 479–489.

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Revised. V. 4: Cretaceous Ammonoidea. Boulder: Kansas Univ. Press, 1996. 362 p.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–3. Bochianites (?) ambiguus sp. nov.: 1 – экз. № 2/13217 сбоку (1а – ×1, 1б – ×2); 2 – экз. № 3/12217 сбоку (2а – ×1, 2б – ×2); 3 – голотип № 1/13217 сбоку (3а – ×1, 3б – ×2); Восточный Крым, окрестности г. Феодосия, мыс Святого Ильи, двуякорная свита, пачка феодосийских мергелей; берриас, зона jacobi, подзона grandis; сб. В.А. Перминова.

Фиг. 4. Leptoceras studeri (Ooster), экз. № 5/13217 сбоку (4а – ×1, 4б – ×3); Восточный Крым, окрестности г. Коктебель, с. Султановка; верхний берриас – нижний валанжин (?); сб. В.В. Аркадьева.

New Occurrences of Heteromorph Ammonites in the Berriasian–Valanginian of the Crimean Mountains

V. V. Arkadiev, M. A. Rogov, V. A. Perminov

A new species, *Bochianites (?) ambiguus* sp. nov., is described from the Lower Berriasian of the Eastern Crimea. It is proposed that the name *B. laevis* Liu, 1988 be used instead of *B. levis* Arkadiev, 2008, as the former is a senior synonym and homonym. For the first time a species of the genus *Leptoceras* is described from the Upper Berriasian–Lower Valanginian of the former Soviet Union. Problems in the identification of heteromorph ammonites when they are partially preserved are discussed, and the geographical distribution and facial affinities of the heteromorph ammonite family Bochianitidae are considered.

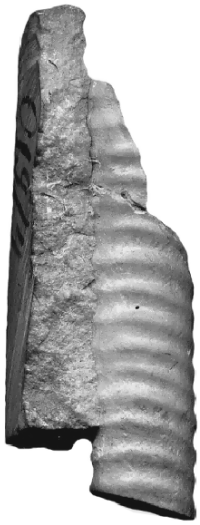
Keywords: new species, heteromorphy ammonites, family Bochianitidae, Berriasian–Valanginian, Crimean Mountains.

Таблица V

1б

1а

2а

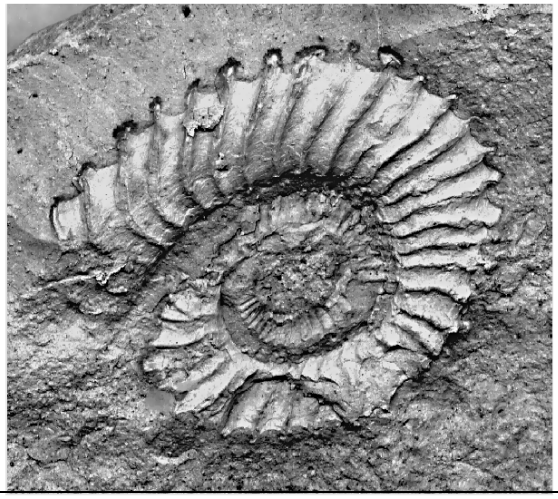


2б

3а

3б

4а



4б

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 41–48

УДК 595.73:551.736.1(470)

РЕВИЗИЯ СЕМЕЙСТВА EPIDEIGMATIDAE (INSECTA: GRYLLOBLATTIDA)

© 2011 г. Д. С. Аристов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: danil_aristov@mail.ru

Поступила в редакцию 23.04.2010 г.
Принята к печати 19.05.2010 г.

Ревизовано семейство Epideigmatidae. Описаны новые представители семейства из нижней перми России: Vilvaptera permyakovae gen. et sp. nov. (местонахождение Вильва, артинский ярус Пермского края) и Tshekardeigma rasnitsyni gen. et sp. nov. (местонахождение Чекарда, кунгурский ярус Пермского края). Переописан Paraphenopterum unicolor Storozhenko, 1992 (местонахождение Сояна, казанский ярус Архангельской обл.). Семейство Stenoneuritidae сведено в синонимы к Epideigmatidae; роды Fayoliella Meunier, 1908 (верхний карбон Франции), Fabreciella Carpenter, 1934 (верхний карбон США) и Turbopterum Kukalová, 1964 (нижняя пермь Чехии) перенесены в Epideigmatidae. Fabreciella allegheniensis Carpenter, 1934 сведен в синонимы к F. pennsylvanica Carpenter, 1934.

Семейство Epideigmatidae Handlirsch, 1911 было установлено для Epideigma elongata Handlirsch, 1911 из верхнекарбонового местонахождения Мэзон-Крик (США, Иллинойс, округ Гранди; демойнский ярус, свита Карбондейл, сланцы Фрэнсис-Крик). Семейство было включено в отряд Protorthoptera (Handlirsch, 1911), где и оставалось до недавнего времени (Carpenter, 1992). В 2007 г. Epideigma elontata был переописан, а семейство Epideigmatidae перенесено в отряд Archaeorthoptera (Béthoux, 2007). Кроме типового рода, в семейство были включены также монотипные роды Paraphenopterum Storozhenko, 1992 из среднепермского местонахождения Сояна (Россия, Архангельская обл., Мезенский р-н; казанский ярус, нижнеказанский подъярус, ивагорские слои) и Laurentiaupterum Béthoux, Nel, Lapeyrie et Gand, 2005 из верхнекарбонового местонахождения Комментри (Франция, департамент Алье; (стефанский ярус B–C), верхняя угленосная толща бассейна Комментри), ранее составляющие семейство Paraphenopteridae.

Такие признаки, как наличие параноталий, SC, заканчивающаяся на C, десклеротизованная MP и CuA, разделенная на CuA_1 и CuA_2, и другие позволяют отнести Epideigmatidae к отряду Grylloblattida (sensu Storozhenko, 2002). Для типового рода семейства наиболее характерно сочетание широких костального и интеррадиального полей, смена знака RS, MA, MP дистальной ветви CuA_1 с выпуклого на вогнутый, а также CuA, разделенная на CuA_1 и CuA_2, CuA_1, начинающая ветвиться в дистальной трети и образующая короткий гребень ветвей. Эти же признаки характерны и для Laurentiaupterum и Paraphenopterum (у последнего рода ветви RS, MA, MP и дистальная ветвь CuA_1 остаются выпуклыми, но располагаются на вогнутых участках мембраны). Для рода Phenopte-rum Carpenter, 1950 из нижнепермского местонахождения Эльмо (США, Канзас; леонардский ярус, свита Веллингтон), также отнесенного к Epideigmatidae (Béthoux, 2007), характерно узкое костальное поле и длинный гребень на CuA_1. По этим признакам он гораздо больше похож на Sylvaphlebia Martynov, 1940 из нижнепермского местонахождения Чекарда (Россия, Пермский край, Суксунский р-н; кунгурский ярус, иреньский горизонт, кошелевская свита), чем на Epideigma. Поэтому род Phenopterum следует оставить в семействе Sylvaphlebiidae (Aristov, 2004), а не переносить в Epideigmatidae. Кроме Epideigma, Paraphenopterum и Laurentiaupterum, широкие костальное и прерадиальное поля в сочетании со сменой знака RS, MA, MP и дистальной ветви CuA_1 и с поздно ветвящейся CuA_1, образующей короткий гребень ветвей, характерны и для некоторых других карбоновых и пермских триллоблаттидовых. Это касается, в частности, Stenoneurites Handlirsch, 1906 из местонахождения Комментри, относящегося к семейству Stenoneuritidae (Béthoux et al., 2005). Из-за отсутствия существенных отличий от Epideigma этот род переносится в Epideigmatidae, в синонимы к которому сводится семейство Stenoneuritidae. Сходными признаками обладает также Fayoliella Meunier, 1908 из местонахождения Комментри. Описанный как таракан (Meunier, 1908), этот род был перенесен в семейство Hadentomidae отряда Protorthoptera (Carpenter, 1992). Fayoliella отличается от остальных эпидеигматид в основном небольшими размерами и в данной работе переносится в Epideigmatidae. Здесь также из Hadentomidae в Epideigmatidae переносится род Fabriciella Carpenter, 1934 из верхнего карбона Пенсильвании (угольная шахта Саут-Гуд-Спринг, демойнский ярус верхнего карбона США). Этот род отличается от остальных эпидеигматид ветвями RS, выходящими на передний край крыла, и правильным гребнем ветвей CuA_1 (Carpenter, 1934). Из пермских форм к Epideigma-

tidae в данной работе отнесен род Turbopterum Kukalová, 1964 из нижнепермского местонахождения Обора (Чехия, Моравия, Босковицкий Грабен, сакмарский ярус, свита Летовице), отличающийся выраженной M_5 и небольшими размерами. Род был описан в составе семейства Liomopteridae, от представителей которого он отличается сменой знаков на RS и MA, признаком не указанным в первоописании (Kukalová, 1964). Кроме перечисленных родов, ниже описывается два новых представителя семейства из нижней перми России – Vilvaptera gen. nov. (Пермский край, Чусовской р-н, местонахождение Вильва; артинский ярус) и Tshekardeigma gen. nov. (местонахождение Чекарда).

Таким образом, семейство Epideigmatidae насчитывает девять монотипных родов из верхнего карбона США и Европы и нижней и средней перми Европы и России.

Материал, включая типы, хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), музее Карнеги, Питтсбург, США (CM); музее Пибоди, Йельский университет, Нью-Хэйвен, США (PMYU); Национальном музее естественной истории, Париж, Франция (MNHN); коллекции кафедры палеонтологии, Карлов университет, Прага, Чехия (DPCU).

Автор признателен А.П. Расницыну (ПИН) за ценные замечания и предоставленные оригинальные рисунки Epideigma elegans, Stenoneurites maximi и С.Ю. Стороженко (БПИ ДВО РАН) за ценные замечания. Работа поддержана грантами РФФИ №№ 09-04-01241, 10-04-01713 и программой Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”.

СЕМЕЙСТВО EPIDEIGMATIDAE HANDLIRSCH, 1911

Epideigmatidae: Handlirsch, 1911, с. 356; 1919, с. 52; 1920, с. 160; 1922, с. 104; Carpenter, 1992, с. 124; Béthoux, 2007, с. 41.

Stenoneuritidae: Lameere, 1917, с. 173; Handlirsch, 1922, с. 86; Carpenter, 1992, с. 129; Béthoux et al., 2005, с. 128 (syn. nov.).

Paraphenopteridae: Béthoux, Nel, Lapeyrie et Gand, 2005, с. 133 (сведено в синонимы к Epideigmatidae: Béthoux, 2007, с. 41).

Диагноз. Пронотум с параноталиями. В переднем крыле костальное поле у основания RS шире субкостального, максимальная ширина прерадиального поля больше ширины интеррадиального поля. Стволы RS, MA, MP и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной половине или трети крыла (MP в базальной трети крыла) либо меняют знак с выпуклого на вогнутый (Epideigma, Stenoneurites, Fayoliella, Turbopterum, Laurentiaupterum и Vilvaptera), либо при сохранении выпуклого знака располагаются на вогнутом участке мембраны (Paraphenopterum и Tshekardeigma). M разделяется на MA и MP перед основанием RS. CuA разделяется на CuA_1 и CuA_2, CuA_1 ветвится в дистальной трети, образуя короткий гребень ветвей, CuA_2 простая. Поперечные жилки образуют два, а чаще более, рядов ячеек или архедиктий.

Состав. Девять монотипных родов: Epideigma Handlirsch, 1911 (верхний карбон США), Stenoneurites Handlirsch, 1906, Fayoliella Meunier, 1908 (верхний карбон Франции), Fabreciella Carpenter, 1934 (верхний карбон США), Turbopterum Kukalová, 1964 (нижняя пермь Чехии), Paraphenopterum Storozhenko, 1992 (средняя пермь России), Laurentiaupterum Béthoux, Nel, Lapeyrie et Gand, 2005 (верхний карбон Франции), Vilvaptera gen. nov. и Tshekardeigma gen. nov. (нижняя пермь России).

Сравнение. По широкому костальному полю и поздно ветвящейся CuA_1, образующей гребень ветвей, Epideigmatidae сходно с семейством Raaschiidae из артинских отложений США, от которого отличается неправильным ветвлением короткого гребня CuA_1 и поперечными жилками, образующими два и более рядов ячеек. У Raaschiidae CuA_1 образует длинный, правильный гребень ветвей, поперечные жилки простые (Beckemeyer, 2004). От семейства Sylvaphlebiidae из сакмарских отложений Чехии, артинских отложений США и кунгурских России, сходного по наличию гребня ветвей на CuA_1 и поперечным жилкам, образующим двойной ряд ячеек, Epideigmatidae отличаются широким костальным полем. У Sylvaphlebiidae костальное поле узкое (Aristov, 2004). Более всего по строению тела и жилкованию семейство Epideigmatidae сходно с Protoblattinidae Meunier, 1909 из верхнего карбона Франции (Béthoux et al., 2005) и средней перми России (см. ниже), от которого отличается только CuA, рано разделяющейся на CuA_1 и CuA_2. У Protoblattinidae CuA ветвится поздно, не разделена на CuA_1 и CuA_2 (Béthoux et al., 2005).

Определительная таблица видов семейства Epideigmatidae

1 (4) Поперечные жилки простые и образуют двойной ряд ячеек.

2 (3) Костальное поле у основания RS в 3 раза шире субкостального, SC заканчивается сразу за серединой крыла.....Turbopterum finum Kukalová, 1964

3 (2) Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла.....Vilvaptera permyakovae gen. et sp. nov.

4 (1) Поперечные жилки местами образуют архедиктий.

5 (6) Дистальные ветви RS выходят на передний край крыла.....Fabreciella pennsylvanica Carpenter, 1934

6 (5) Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла.

7 (10) В дистальной половине крыла ветви RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 выпуклые, расположены на вогнутых складках мембраны.

8 (9) SC заканчивается в дистальной трети крыла. Поперечные жилки образуют архедиктий, реже два ряда ячеек.....Paraphenopterum unicolor Storozhenko, 1992

9 (8) SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Поперечные жилки простые и образуют два–три ряда ячеек.....Tshekardeigma rasnitsyni gen. et sp. nov.

10 (7) В дистальной половине крыла ветви RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 вогнутые.

11 (12) SC заканчивается перед дистальной третью крыла.....Fayoliella elongata Meunier, 1908

12 (11) SC заканчивается в дистальной трети крыла.

13 (14) Костальное поле у основания RS в 1.5 раза шире субкостального.....Epideigma elongata Handlirsch, 1911

14 (13) Костальное поле у основания RS более чем в 3 раза шире субкостального.

15 (16) Передний край крыла прямой. MA сближена с RS, MP простая, поперечные жилки в интеррадиальном поле простые, частые.....Stenoneurites maximi (Brongniart, 1893)

16 (15) Передний край крыла выпуклый. MA не сближена с RS, MP ветвится, поперечные жилки в интеррадиальном поле образуют архедиктий.....Laurentiaupterum elegantissimum (Meunier, 1921)

Род Epideigma Handlirsch, 1911

Epideigma: Handlirsch, 1911, с. 356; 1919, с. 52; 1920, с. 160; 1922, с. 160; Carpenter, 1992, с. 124; Béthoux, 2007, с. 41.

Типовой вид – E. elongata Handlirsch, 1911.

Диагноз. Пронотум округлый, сравним по величине с головой, параноталии широкие. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.5 раза шире субкостального, SC достигает дистальной трети крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла меняют знак на вогнутый. A_2 беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два и более рядов ячеек.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона США.

Замечание. Голотип E. elongata был переописан (Béthoux, 2007), но в переописании отсутствовало описание строения тела. В данной работе использован ориг. рис. А.П. Расницына с изменениями (рис. 1, *а*).

Epideigma elongata Handlirsch, 1911

Epideigma elongata: Handlirsch, 1911, с. 356, рис. 34; 1919, с. 52; 1920, с. 160, рис. 111; 1922, с. 104; Carpenter, 1992, с. 124, рис. 71.2; Béthoux, 2007, с. 41, рис. 1, 2.

Голотип – PMYU, № 45, отпечаток целого насекомого; США, Иллинойс, округ Гранди, местонахождение Мэзон-Крик; верхний карбон, демойнский ярус, свита Карбондейл, сланцы Фрэнсис-Крик.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 27.

Род Stenoneurites Handlirsch, 1906

Stenoneura: Brongniart, 1893, с. 430, Meunier, 1911, с. 124; 1912, с. 14; Handlirsch, 1920, с. 158.

Stenoneurites: Handlirsch, 1906, с. 153; 1919, с. 40; 1922, с. 86; Carpenter, 1992, с. 129; Storozhenko, 2002, с. 279; Béthoux et al., 2005, с. 128.

Типовой вид – Stenoneura maximi Brongniart, 1893.

Диагноз. Пронотум округлый, сравним по величине с головой, параноталии широкие. Передний край крыла прямой. Костальное поле у основания RS в 4 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной трети крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла меняют знак с выпуклого на вогнутый. A_2 беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два и более рядов ячеек, в интеррадиальном поле простые, частые.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона Франции.

Замечание. Голотип S. maximi был переописан (Béthoux et al., 2005), но в переописании отсутствовало описание строения тела. В данной работе использован ориг. рис. А.П. Расницына (рис. 1, *б*).

Stenoneurites maximi (Brongniart, 1893)

Stenoneura maximi: Brongniart, 1893, с. 430; Meunier, 1911, с. 124, рис. 9; 1912, с. 14, табл. VIII, фиг. 2, 2a; Lameere, 1917, с. 173.

Stenoneurites maximi: Handlirsch, 1906, с. 153; 1919, с. 40, рис. 51; 1922, с. 86; Carpenter, 1992, с. 129; Storozhenko, 2002, с. 279; Béthoux et al., 2005, с. 128, рис. 4.

Голотип – MNHN, № DHT-R51291, отпечаток головы, пронотума и переднего крыла; Франция, департамент Алье, местонахождение Комментри; верхний карбон, стефанский ярус B–C, верхняя угленосная толща бассейна Комментри.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 34.7.

Род Fayoliella Meunier, 1908

Fayoliella: Meunier, 1908, с. 247; 1909, с. 149; Handlirsch, 1919, с. 48; Carpenter, 1992, с. 105.

Типовой вид – F. elongata Meunier, 1908.

Диагноз. Передний край крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 4 раза шире

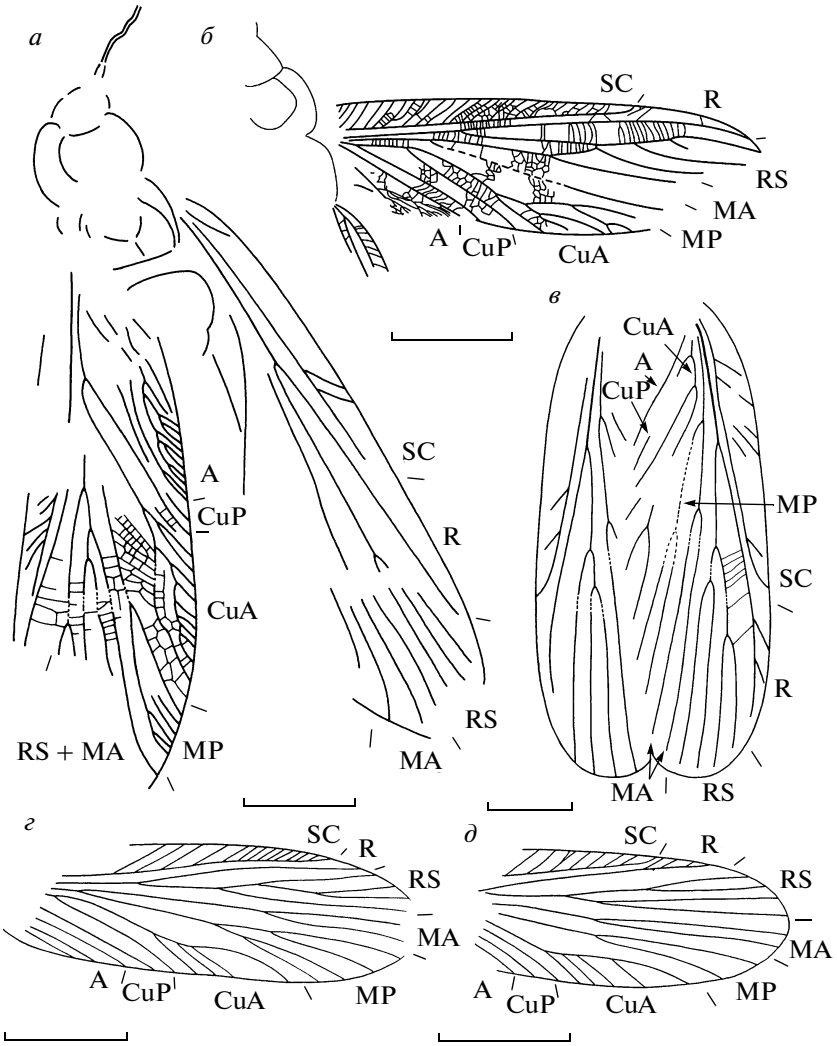


Рис. 1. Карбоновые представители Epideigmatidae: *а* – Epideigma elongata Handlirsch, 1911, голотип PMYU, № 45, общий вид; местонахождение Мэзон-Крик, демойнский ярус верхнего карбона Иллинойса, США (ориг. рис. А.П. Расницына с изменениями); *б* – Stenoneurites maximi (Brongniart, 1893), голотип MNHN, № DHT-R51291, общий вид (ориг. рис. А.П. Расницына); *в* – Fayoliella elongata Meunier, 1908, голотип, общий вид (ориг. рис. по: Meunier, 1909, табл. V, фиг. 5); местонахождение Комментри, стефанский ярус B–C верхнего или верхнего карбона Алье, Франция; *г*, *д* – Fabreciella pennsylvanica Carpenter, 1934: *г* – голотип CM, № 4032/6896, переднее крыло, *д* – экз. CM, № 4032/6897, переднее крыло; угольная шахта Саут-Гуд-Спринг, демойнский ярус верхнего карбона Пенсильвании, США (из Carpenter, 1934). Длина масштабной линейки на рис. 1, *в* соответствует 2 мм, на рис. 1, *а*, *б*, *г*, *д* – 5 мм.

субкостального, SC заканчивается перед дистальной третью крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. MA сближена с RS, MP простая. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла меняют знак с выпуклого на вогнутый. Поперечные жилки в интеррадиальном поле частые и простые.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона Франции.

Fayoliella elongata Meunier, 1908

Fayoliella elongata: Meunier, 1908, с. 247, рис. 3; 1909, с. 149, рис. 21, табл. V, фиг. 5а; Handlirsch, 1919, с. 48, рис. 55; Carpenter, 1992, с. 105, рис. 59.4.

Голотип – MNHN, отпечаток передних крыльев; Франция, департамент Алье, местонахождение Комментри; верхний карбон, стефанский ярус B–C, верхняя угленосная толща бассейна Комментри.

Описание (рис. 1, *в*). SC и R с простыми передними ветвями, SC заканчивается за серединой крыла. RS начинается в базальной трети крыла, ветвится у его середины, с тремя–четырьмя длинными ветвями. MA и MP с двумя ветвями каждая, ветвятся перед первым развилком RS. Ветви RS и MA меняют знак с выпуклого на вогнутый за серединой крыла. CuA_1 ветвится за своей серединой, дистальная ветвь достигает начала дистальной трети крыла, A_1 простая.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 26.

Замечание. На CuA_1 сохранилось только три ветви, но, учитывая расстояние между ними, вероятно, CuA_1 образует гребень ветвей, часть из которых не сохранилась.

Род Fabreciella Carpenter, 1934

Fabreciella: Carpenter, 1934, с. 327; 1992, с. 105.

Типовой вид – F. pennsylvanica Carpenter, 1934.

Диагноз. Передний край крыла прямой. Костальное поле у основания RS в 2.5 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла, дистальные ветви RS выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. A_2 с двумя–тремя ветвями. Поперечные жилки образуют архедиктий (Carpenter, 1934, с. 328; на рис. в первоописании архедиктий не изображен).

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона США.

Fabreciella pennsylvanica Carpenter, 1934

Fabreciella pennsylvanica: Carpenter, 1934, с. 328, рис. 2; 1992, с. 105, рис. 59.2.

Fabreciella allegheniensis: Carpenter, 1934, с. 328, рис. 3 (syn. nov.).

Голотип – CM, № 4032/6896, отпечаток переднего крыла; США, Пенсильвания, окр. г. Тремонт, угольная шахта Саут-Гуд-Спринг; верхний карбон, демойнский ярус, угольная жила Маммот, пачка Фрипорт свиты Аллегени.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 11.

Замечание. F. allegheniensis описан из того же местонахождения, что и F. pennsylvanica, и отличается от последнего количеством окончаний MP и CuA_1 (Carpenter, 1934). Подобные отличия укладываются в рамки индивидуальной изменчивости, в связи с чем F. allegheniensis сводится в синонимы к F. pennsylvanica.

Род Turbopterum Kukalová, 1964

Turbopterum: Kukalová, 1964, с. 52; Стороженко, 1998, с. 145.

Типовой вид – T. finum Kukalová, 1964.

Диагноз. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 3 раза шире субкостального, SC заканчивается сразу за серединой крыла. Основание RS расположено перед серединой крыла. M_5 выражена. Стволы RS, MA в дистальной трети вогнутые. A_2 с двумя ветвями. Поперечные жилки простые и образуют двойной ряд ячеек.

Видовой состав. Типовой вид из нижней перми Моравии.

Turbopterum finum Kukalová, 1964

Turbopterum finum: Kukalová, 1964, с. 53, рис. 7, табл. III, фиг. l; Carpenter, 1992, с. 111; Стороженко, 1998, с. 145, рис. 332.

Голотип – DPCU, № 70/1963; отпечаток переднего крыла; Чехия, Моравия, Босковицкий Грабен, местонахождение Обора; нижняя пермь, сакмарский ярус, свита Летовице.

Размеры в мм: длина переднего крыла – 10.

Род Paraphenopterum Storozhenko, 1992

Paraphenopterum: Storozhenko, 1992, с. 218; Стороженко, 1998, с. 79; Béthoux, 2007, с. 41.

Типовой вид – P. unicolor Storozhenko, 1992.

Диагноз. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 2.5 раза шире субкостального, SC заканчивается у дистальной трети крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети выпуклые, расположены на вогнутых участках мембраны. A_2 беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки в основном образуют архедиктий, реже два ряда ячеек.

Видовой состав. Типовой вид из казанских отложений Архангельской обл.

Paraphenopterum unicolor Storozhenko, 1992

Табл. VI, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Paraphenopterum unicolor: Storozhenko, 1992, с. 218, рис. 19, 20; Стороженко, 1998, с. 79, рис. 180; Béthoux et al., 2005, с. 133; Béthoux, 2007, с. 42.

Голотип – ПИН, № 3353/331, прямой и обратный отпечаток переднего крыла; Россия, Архангельская обл., Мезенский р-н, правый берег р. Сояна в 56–60 км от устья, местонахождение Сояна; средняя пермь, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, ивагорские слои.

Описание (рис. 2, *б*, *в*). Передние ветви SC и R простые и дихотомические, прямые и изогнутые S-образно. SC заканчивается перед дистальной третью крыла. RS начинается за базальной третью крыла, беспорядочно ветвится в дистальной его трети, с шестью ветвями. MA может быть сближена у середины крыла с RS, простая или дихотомирующая в дистальной трети крыла. MP десклеротизована посередине, ветвится в дистальной трети крыла, гребенчатая назад или дихотомическая. CuA_1 образует беспорядочный гребень из шести–семи основных ветвей, заканчивающийся в дистальной трети крыла. RS и MA переходят на вогнутый участок мембраны в дистальной трети крыла, MP и часть дистальной ветви CuA_1 – у его середины. Интеркубитальное поле расширено в основании, CuP и A_1 простые

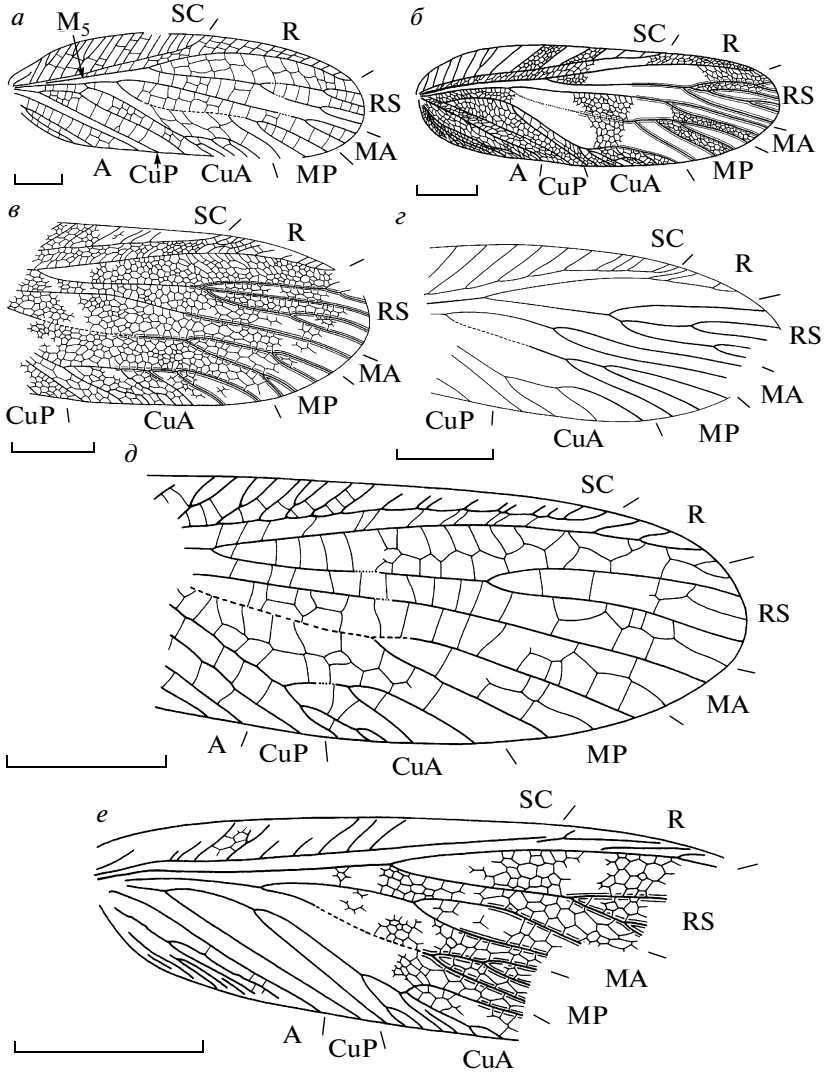


Рис. 2. Карбоновый и пермские представители Epideigmatidae, передние крылья: *а* – Turbopterum finum Kukalová, 1964, голотип DPCU, № 70/1963; местонахождение Обора, сакмарский ярус нижней перми Моравии, Чехия (ориг. реконстр. на основе Kukalová, 1964, рис. 7, табл. III, фиг. 1); *б*, *в* – Paraphenopterum unicolor Storozhenko, 1992: *б* – голотип ПИН, № 3353/331 (из Storozhenko, 1992), *в* – экз. ПИН, № 117/84; местонахождение Сояна, казанский ярус средней перми Архангельской обл., Россия; *г* – Laurentiaupterum elegantissimum (Meunier, 1921), голотип MNHN, № DHT-R51181, схема жилкования; местонахождение Комментри, касимовский или гжельский ярус среднего или верхнего карбона Алье, Франция (ориг. рис. по: Bethoux et al., 2005, рис. 10); *д* – Vilvaptera permyakovae sp. nov., голотип ПИН, № 1205/1; местонахождение Вильва, артинский ярус нижней перми Пермского края, Россия; *е* – Tshekardeigma rasnitsyni sp. nov., голотип ПИН, № 1700/711; местонахождение Чекарда, кунгурский ярус нижней перми Пермского края, Россия. Длина масштабной линейки на рис. 2, *а* соответствует 1 мм, на рис. 2, *б*–*е* – 5мм.

и прямые, A_2 беспорядочно ветвится, с пятью основными ветвями.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 30.

Замечания. Переизучение экз. ПИН, № 3353/346, обозначенного как паратип P. unicolor (Storozhenko, 1992), показало, что CuA у этого экземпляра ветвится в дистальной трети, что не характерно для Epideigmatidae. Широкое костальное поле, поздно и беспорядочно ветвящаяся CuA, не разделенная на CuA_1 и CuA_2, смена знака на RS, MA, MP и дистальной ветви CuA_1 и поперечные жилки, образующие архедиктий, характерны для семейства Protoblattinidae Meunier, 1909 из верхнего карбона Франции (Béthoux et al., 2005). Экз. ПИН, № 3353/346, вероятно, принадлежит к неописанному представителю этого семейства, ранее не известного из местонахождения Сояна.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 117/84, неполное переднее крыло из того же местонахождения.

Род Laurentiaupterum Béthoux, Nel, Lapeyrie et Gand, 2005

Laurentiaupterum: Béthoux et al., 2005, с. 133.

Типовой вид – Polyetes elegantissimus Meunier, 1921.

Диагноз. Передний край крыла выпуклый. Костальное поле у основания RS в 3.5 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Основание RS расположено в базальной трети крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла меняют знак с выпуклого на вогнутый. Поперечные жилки простые и образующие два и более ряда ячеек, в интеррадиальном поле образуют архедиктий.

Видовой состав. Типовой вид из верхнего карбона Франции.

Laurentiaupterum elegantissimum (Meunier, 1921)

Polyetes elegantissimus: Meunier, 1921, с. 74, рис. 9.

Laurentiaupterum elegantissimum: Béthoux et al., 2005, с. 133, рис. 10.

Голотип – MNHN, № DHT-R51181, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Франция, департамент Алье, местонахождение Комментри; верхний карбон, стефанский ярус B–C, верхняя угленосная толща бассейна Комментри.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 26.

Род Vilvaptera Aristov, gen. nov.

Название рода от местонахождения Вильва и pteron *греч.* – крыло. Род женский.

Типовой вид – V. permyakovae sp. nov.

Диагноз. Передний край крыла прямой. Костальное поле у основания RS в 2 раза шире субкостального, SC заканчивается в дистальной четверти крыла. Основание RS расположено в базальной четверти крыла. Стволы RS, MA и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной половине крыла вогнутые. CuA_1 образует короткий неправильный гребень ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два ряда ячеек.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Vilvaptera permyakovae Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 3

Название вида в честь Е.В. Пермяковой.

Голотип – ПИН, № 1205/1, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Россия, Пермский край, Чусовской р-н, левый берег р. Вильва в 6 км севернее станции Чусовая, местонахождение Вильва; нижняя пермь, артинский ярус.

Описание (рис. 2, *д*). SC с простыми и дихотомирующими прямыми передними ветвями, заканчивается в дистальной четверти крыла. R с двумя простыми вогнутыми передними ветвями. RS начинается в базальной трети крыла, ветвится в дистальной трети крыла, с двумя ветвями. MA простая, MP десклеротизована посередине, у середины крыла разделяется на две ветви. CuA_1 с пятью ветвями, образующими неправильный гребень. У середины крыла ствол RS меняет знак с выпуклого на вогнутый, MA и MP меняют знак с нейтрального на вогнутый. Дистальная дихотомирующая ветвь CuA_1 у основания меняет знак с выпуклого на вогнутый, остальные ветви CuA выпуклые.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 22.

Материал. Голотип.

Род Tshekardeigma Aristov, gen. nov.

Название рода от местонахождения Чекарда и рода Epideigma. Род женский.

Типовой вид – Tsh. rasnitsyni sp. nov.

Диагноз. Передний край крыла слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 2.5 раза шире субкостального, SC заканчивается у дистальной четверти крыла. Основание RS расположено перед серединой крыла. Дистальные ветви RS не выходят на передний край крыла. M_5 не выражена. Ветви RS, MA, MP и дистальная ветвь CuA_1 в дистальной трети крыла выпуклые, расположены на вогнутых участках мембраны. A_2 беспорядочно ветвится, с большим количеством тесно сближенных ветвей. Поперечные жилки простые и образуют два–три ряда ячеек.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. См. определительную таблицу.

Tshekardeigma rasnitsyni Aristov, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4

Название вида в честь палеоэнтомолога А.П. Расницына.

Голотип – ПИН, № 1700/711, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Россия, Пермский край, Суксунский р-н, левый берег р. Сылва у устья р. Чекарда, местонахождение Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, иреньский горизонт, кошелевская свита.

Описание (рис. 2, *е*). SC с простыми и дихотомирующими передними ветвями, заканчивается перед дистальной четвертью крыла. Передние ветви R могут быть очень длинными. RS начинается у середины крыла, с тремя или более ветвями. MA ветвится за основанием RS, сближена с RS после развилка, двумя или более ветвями. MP десклеротизована посередине, с тремя ветвями. CuA_1 с семью или более ветвями. Ветви RS переходят на вогнутые участки мембраны на первом развилке в дистальной

четверти крыла, MA и MP – в дистальной трети. Из всех ветвей CuA_1 на вогнутой мембране расположена только вершина простой дистальной ветви. CuP и A_1 прямые и простые.

Размеры в мм: длина переднего крыла – около 20.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.

Aristov D.S. The fauna of grylloblattid insects (Grylloblattida) of the Lower Permian locality of Tshekarda // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. 80–145.

Beckemeyer R. J. Raaschiidae (Grylloblattida: Protoperlina), a new insect family from the Lower Permian Wellington Formation of Noble County, Oklahoma // J. Kansas Entomol. Soc. 2004. V. 77. № 3. P. 215–221.

Béthoux O. Emptying the Paleozoic wastebasket for insects: members of a Carboniferous "protorthopterous family" assigned to natural group // Alavesia. 2007. V. 1. P. 41–48.

Béthoux O., Nel A., Lapeyrie J., Gand G. New data of Paleozoic grylloblattid insects (Neoptera) // J. Paleontol. 2005. V. 79. № 1. P. 125–138.

Brongniart C. Recherches pour server à l'histoire des insects fossils des temps primaries precédes d'une tude sur la nervation des ailes des insects // Bull. Soc. Industr. Min. Saint-Etienne. 1893. V. 3. № 7. P. 124–615.

Carpenter F.M. Carboniferous insects from Pennsilvania in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology // Ann. Carnegie Mus. 1934. V. 21. P. 323–341.

Carpenter F.M. Superclass Hexapoda // Treatise on invertebrate paleontology. Part R, Arthropoda 4, 3/4. Boulder, Colorado: Geol. Soc. America, Univ. Kansas, 1992. P. 1–655.

Handlirsch A. Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen: Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig: Engelmann, 1906–1908. 1430 s.

Handlirsch A. New Paleozoic insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois // Amer. J. Sci. 1911. V. 31. P. 297–377.

Handlirsch A. Revision der Paläozoischen Insekten // Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 1919. Bd 96. P. 1–82.

Handlirsch A. Handbuch der Entomologie .Vol. III. Paläontologie. Jena: Fischer, 1920. 451 p.

Handlirsch A. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Pars 16: Insecta palaeozoica. Berlin: W. Junk, 1922. 230 p.

Kukalová J. Permian insects of Moravia. Pt. 2. Liomopteridae // Sbor. geol. věd paleontol. 1964. T. 3. P. 39–118.

Lameere A. Révision sommaire des insectes fossiles du Stéphanien de Commentry // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1917. V. 23. P. 141–200.

Meunier F. Quatrième note sur de nouveaux insectes de Stéphanien de Commentry // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1908. V. 14. P. 244–249.

Meunier F. Insectes du Stéphanien de Commentry (Sixieme note) // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1909. V. 15. № 1. P. 40–49.

Meunier F. Nouveaux insectes du houiller de Commentry // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 1911. V. 17. № 3. P. 117–127.

Meunier F. Nouvelles recherches sur les insectes du terrain houiller de Commentry (Allier). Deuxième partie // Ann. Paléontol. 1912. V. 7. P. 3–19.

Meunier F. Nouvelles recherches sur les insectes du bassin houiller de Commentry // Ann. Paléontol. 1921. V. 10. P. 59–168.

Storozhenko S.Yu. Permian fossil insects of North-East Europe: new Liomopterids (Grylloblattida: Liomopteridae and Phenopteridae) // Dtsch. entomol. Z. 1992. Bd 39. H. 1–3. P. 209–220.

Storozhenko S.Yu. Order Grylloblattida Walker, 1914 // History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 278–281.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1, 2. Paraphenopterum unicolor Storozhenko, 1992: 1 – голотип ПИН, № 3353/331, 2 – экз. ПИН, № 117/84, передние крылья; местонахождение Сояна, казанский ярус средней перми Архангельской обл., Россия. Длина масштабной линейки на фиг. 1–4 соответствует 5 мм.

Фиг. 3. Vilvaptera permyakovae sp. nov., голотип ПИН, № 1205/1, переднее крыло; местонахождение Вильва, артинский ярус нижней перми Пермского края, Россия.

Фиг. 4. Tshekardeigma rasnitsyni sp. nov., голотип ПИН, № 1700/711, переднее крыло; местонахождение Чекарда, кунгурский ярус нижней перми Пермского края, Россия.

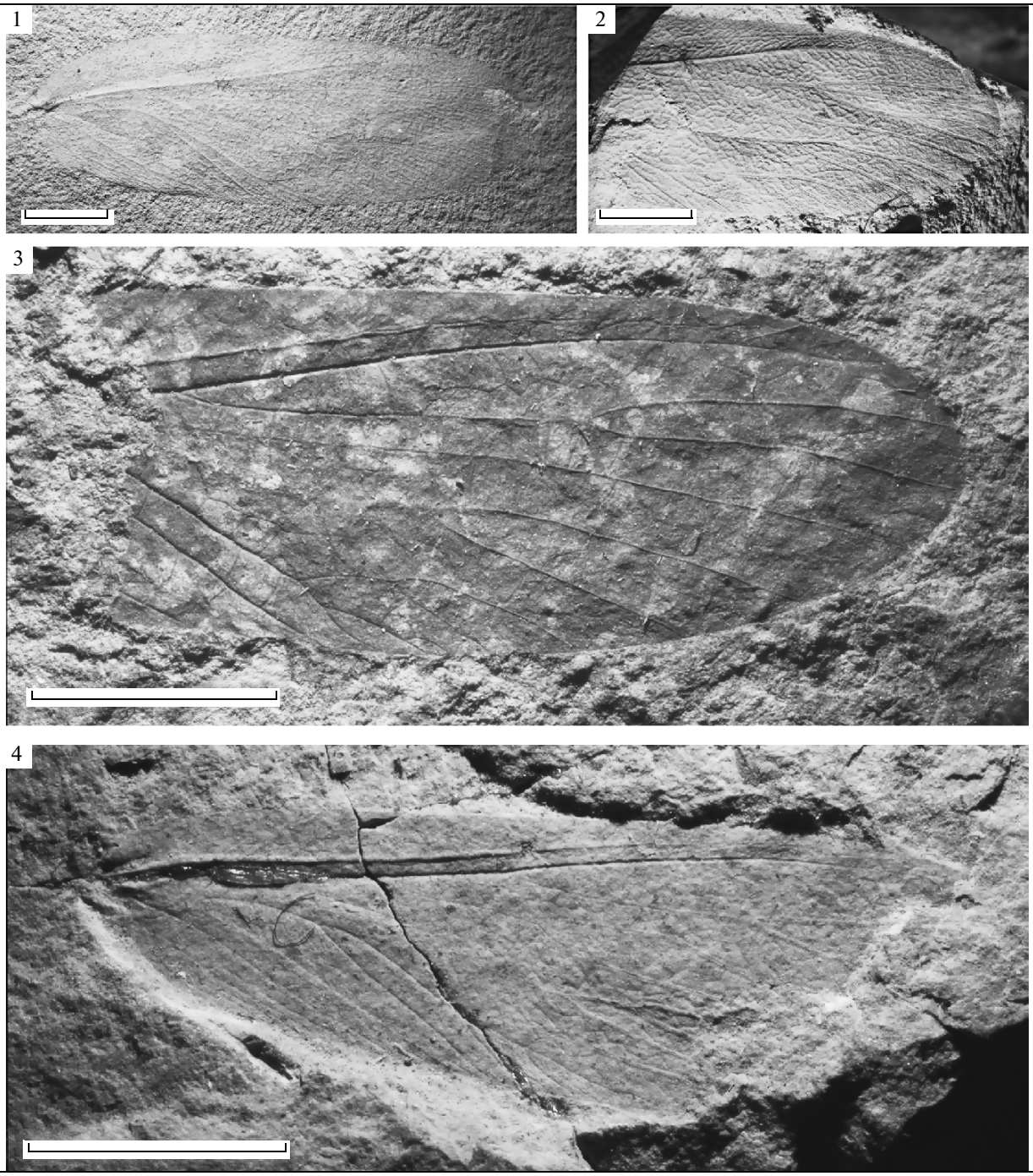
Revision of the Family Epideigmatidae (Insecta: Grylloblattida)

D. S. Aristov

The family Epideigmatidae is revised. New members of this family from the Lower Permian of Russia: *Vilvaptera permyakovae*, gen. et sp. nov. (Vilva locality, Artinskian Stage, Perm Region) and *Tshekardeigma rasnitsyni*, gen. et sp. nov. (Chekarda locality, Kungurian Stage, Perm Region) are described. *Paraphenopterum unicolor* Storozhenko, 1992 (Soyana locality, Kazanian Stage, Arkhangelsk Region) is redescribed. The family Stenoneuritidae is regarded as a synonym of Epideigmatidae; the genera *Fayoliella* Meunier, 1908 (Upper Carboniferous of France), *Fabreciella* Carpenter, 1934 (Upper Carboniferous of the USA), and *Turbopterum* Kukalová, 1964 (Lower Permian of the Czech Republic) are transferred to Epideigmatidae. *Fabreciella allegheniensis* Carpenter, 1934 is synonimized under *F. pennsylvanica* Carpenter, 1934.

Keywords: Insecta, Grylloblattida, Epideigmatidae, new taxa, Carboniferous, Permian.

Таблица VI



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 49–54

УДК 565.79: 551.763.12 (571.54)

ИСКОПАЕМЫЕ ИХНЕВМОНИДЫ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫЙ В ЗАБАЙКАЛЬЕ (HYMENOPTERA, ICHNEUMONIDAE)

© 2011 г. Д. С. Копылов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: aeschna@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.01.2010 г.
Принята к печати 12.01.2011 г.

Из нижнего мела Бурятии (местонахождение Хасуртый) в подсем. Tanychorinae описаны один новый род и четыре новых вида наездников-ихневмонид: Amplicella mininae sp. nov., A. shcherbakovi sp. nov., A. bashkuyevi sp. nov. и Khasurtella buriatica gen. et sp. nov. Вид Tanychora sinensis Zhang, 1991 перенесен в новый род Khasurtella. Сходство комплексов ихневмонид Хасуртыя и китайских местонахождений Исянь и Лайянь свидетельствует о близком возрасте этих местонахождений. Дан определительный ключ родов и видов Tanychorinae.

Местонахождение Хасуртый располагается в Закаменском районе Бурятии. Точной датировки его отложений в настоящее время нет, но по предварительным данным, возраст пород оценивается как базальный мел (А.П. Расницын, Д.Е. Щербаков, личн. сообщ., 2010). Первые насекомые из Хасуртыя были найдены в 2003 г. экспедиционным отрядом Бурятгеологии под руководством О.Р. Мининой. На следующий год экспедиция ПИН РАН под руководством Д.Е. Щербакова собрала около 2000 образцов насекомых, в т.ч. семь представителей сем. Ichneumonidae (колл. ПИН, № 5026). Еще пять образцов ихневмонид были собраны отрядом ПИН РАН (начальник отряда Д.С. Копылов) в 2009 г. (коллекция ПИН, № 5340).

Ископаемые представляют собой отпечатки преимущественно целых насекомых в тонкослоистой глине. Сохранность материала в целом очень хорошая, на некоторых образцах удается разглядеть тончайшие структуры, например хетом крыла. В то же время, объемные структуры, такие как швы груди и проподеума, различимы далеко не всегда.

Все найденные наездники принадлежат к подсемейству Tanychorinae, занимающему базальное положение в системе ихневмонид (Расницын, 1980). Ранее представители этого подсемейства уже были найдены в неокоме Китая (местонахождения Исянь и Лайян: Zhang, 1991; Zhang, Rasnitsyn, 2003), Забайкалья (Байса, Заза, Романовка: Townes, 1973; Расницын, 1975; Копылов, 2010), в неокоме и апте Монголии (Анда-Худук, Бон-Цаган: Zhang, Rasnitsyn, 2003; Копылов, 2010).

В настоящей работе используется номенклатура жилкования по Дж. Юберу и М. Шарки (Huber, Sharkey, 1993), русские названия некоторых жилок и ячеек – по Д.Р. Каспаряну (1981). Весь изученный материал хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

Автор выражает глубокую признательность А.П. Расницыну, оказавшему неоценимую помощь в подготовке работы, О.Р. Мининой, открывшей местонахождение и способствовавшей его дальнейшему изучению, Д.Е. Щербакову, организовавшему первую палеоэнтомологическую экспедицию и помогавшему в организации второй. Автор благодарен К.Ю. Еськову, Е.Д. Лукашевич, А.С. Башкуеву, А.С. Шмакову, Д.С. Аристову, А.А. Загоринскому и А.В. Храмову, принимавшим активное участие в сборе материала. Работа поддержана экспедиционным грантом Х. Раусинга (руководитель Д.С. Копылов), полевым грантом Президиума академии наук (руководитель Д.С. Копылов), грантом РФФИ № 09-04-10131-к (руководитель Д.Е. Щербаков), программой Президиума РАН “Происхождение и эволюция геобиологических систем”.

СЕМЕЙСТВО ICHNEUMONIDAE LATREILLE, 1802

ПОДСЕМЕЙСТВО TANYCHORINAE RASNITSYN, 1980

Род Amplicella Kopylov, 2010

Типовой вид – Tanychora sessilis Townes, 1973.

Диагноз. Имаго. В переднем крыле 1Rs+M хорошо развита; 2Rs+M отсутствует; зеркальце длинное (длина превышает ширину не менее чем в 2.5 раза), шестиугольное, доходит до 1Rs+M и 1m-cu, 2Rs больше или равна 3Rs; на анальной жилке базальнее 1cu-a имеется рудимент поперечной анальной жилки a_1–a_2. Длина переднего крыла известных представителей 3.0–5.7 мм.

Видовой состав. A. sessilis (Townes, 1973), A. exquisita (Zhang et Rasnitsyn, 2003), A. beipiaoensis (Zhang et Rasnitsyn, 2003), A. spinata (Zhang et Ras-

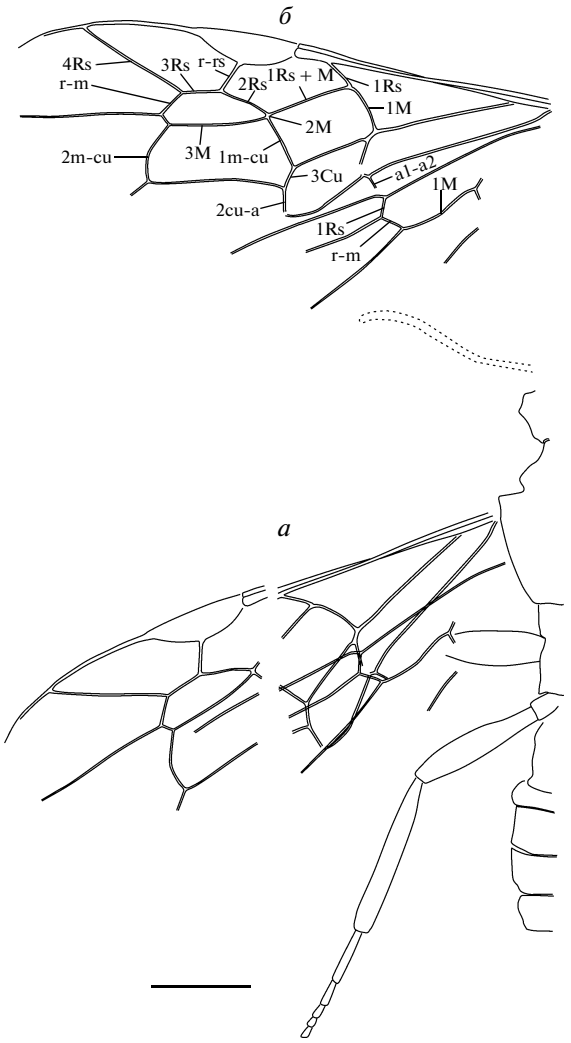


Рис. 1. Amplicella mininae sp. nov., голотип ПИН, № 5026/780; *а* – общий вид; *б* – реконструкция крыльев: здесь и далее обозначения жилок на рисунках соответствуют таковым в тексте. Длина масштабного отрезка на всех рисунках соответствует 1 мм.

nitsyn, 2003), A. mininae sp. nov., A. shcherbakovi sp. nov., A. bashkuyevi sp. nov. из неокома Забайкалья, Монголии и Северо-Восточного Китая (Хасуртый, Исянь, Байса).

Сравнение. Отличается от других родов подсемейства наличием хорошо развитого рудимента поперечной жилки a_1–a_2 (кроме Megachora Kopylov, 2010) и наличием шестиугольного зеркальца, достигающего 1Rs+M и 1m-cu (кроме описанного ниже Khasurtella gen. nov.). От Megachora, Tanychorella Rasnitsyn, 1975 и Paratanychora Zhang et Rasnitsyn, 2003 отличается наличием хорошо развитого 1Rs+M.

Замечания. В связи с описанием новых видов первоначальный диагноз рода (Копылов, 2010) в настоящей работе несколько расширен. Из диагноза исключен признак о соотношении длин 3Cu и 2cu-a, также расширен диапазон размеров известных представителей.

Amplicella mininae Kopylov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида в честь О.Р. Мининой.

Голотип – ПИН, № 5026/780, прямой отпечаток имаго, пол неизвестен. Голова, мезосома и метасома сохранились не полностью; границы между члениками антенны неразличимы; яйцеклад не сохранился. Хорошая сохранность переднего и заднего крыльев, одной задней ноги. Качество отпечатков крыльев не позволяет с уверенностью судить о положении просветов на жилках. Хасуртый; нижний мел.

Описание (рис. 1). Голова, антенны, мезосома, метасома и задние бедра очень темные; жилки крыльев и ноги (кроме задних бедер) светлые. В переднем крыле 1Rs+M и r-rs прямые; зеркальце резко расширяющееся от основания, его длина в 3 раза больше ширины; 2Rs с легким изгибом в первой трети, в 1.5 раза длиннее 3Rs, которая субпараллельна дистальной половине 3M и равна r-rs; 3M слегка дуговидно изогнута назад; r-m немного короче 3Rs; 4Rs прямая; 1m-cu более чем в 2 раза длиннее 3Cu; 2cu-a не короче 3Cu. В заднем крыле 1Rs немного короче r-m; 1M сильно s-образно изогнута (по сравнению с другими Tanychorinae).

Размеры в мм: длина переднего крыла 5.2.

Сравнение. Отличается от всех других видов рода очень длинной 1m-cu (более чем в 2 раза длиннее 3Cu). Также отличается от A. sessilis более короткой 2Rs, прямой 4Rs и крупными размерами крыльев. Отличается от A. exquisita прямыми 1Rs+M и r-rs, параллельными 3Rs и 3M, соотношением 3Cu и cu-a. Отличается от A. beipiaoensis соотношением r-rs и 3Rs, 2Rs и 3Rs, 3Cu и 2cu-a в переднем крыле и крупными размерами. Отличается от A. spinata резко расширяющимся от основания зеркальцем, субпараллельными 3Rs и дистальной половиной 3M, направлением изгиба 3M, соотношением 3Cu и 2cu-a в переднем крыле.

Материал. Голотип.

Amplicella shcherbakovi Kopylov, sp. nov.

Табл. VII, фиг. 2

Название вида в честь Д.Е. Щербакова.

Голотип – ПИН, № 5026/781, прямой отпечаток имаго, пол неизвестен. Голова, вершина метасомы, антенны и ноги не сохранились; мезосома сильно повреждена, структуру швов на проподеуме реконструировать не удалось; первые три сегмента метасомы видны хорошо, на первом из них различимы продольные валики. Хорошая сохранность одного переднего крыла и передней части заднего. Хасуртый; нижний мел.

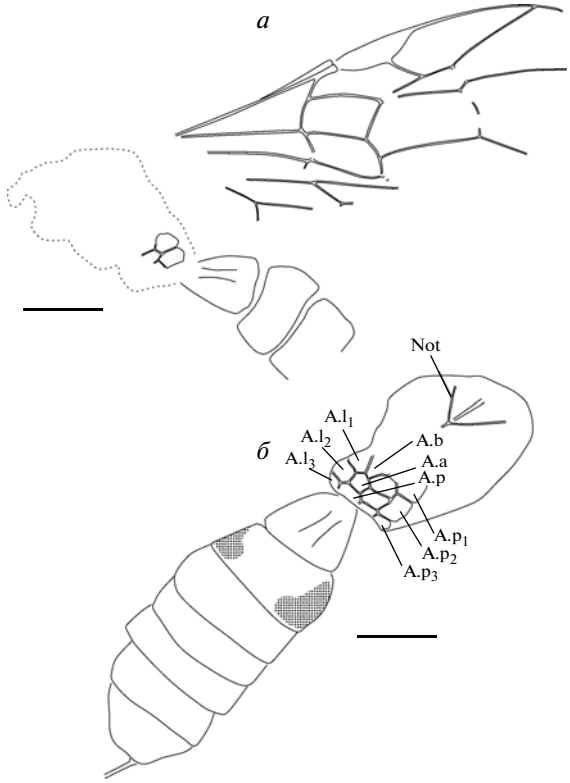


Рис. 2. Amplicella shcherbakovi sp. nov., *а* – голотип ПИН, № 5026/781; *б* – паратип ПИН, № 5026/775 (только тело): Not – нотаули; поля проподеума: A.b – базальное, A.a – ареола, A.p – апикальное, $A.l_1$ – первое латеральное, $A.l_2$ – второе латеральное, $A.l_3$ – третье латеральное, $A.p_1$ – первое плевральное, $A.p_2$ – второе плевральное, $A.p_3$ – третье плевральное.

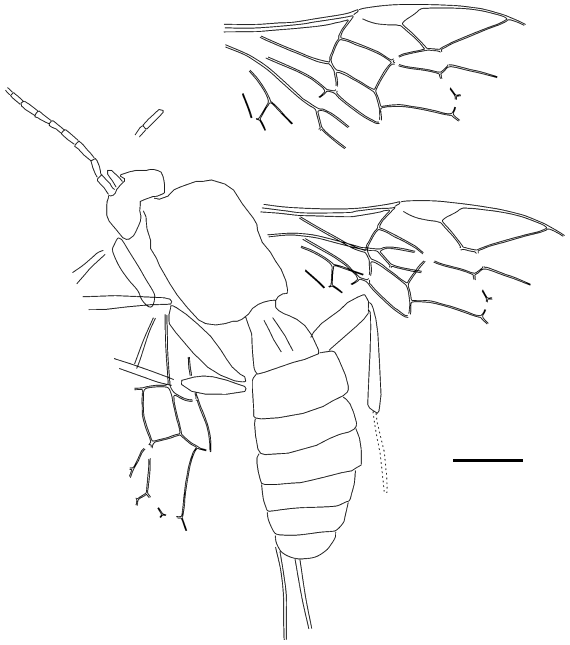


Рис. 3. Amplicella bashkuyevi sp. nov., голотип ПИН, № 5340/6.

О п и с а н и е. Мезосома черная; метасома и жилки крыльев несколько светлее. Нотаули соединяются в середине мезонотума, между ними различима слабая продольная линия. В переднем крыле 1Rs+M и r-rs слегка изогнуты; зеркальце очень узкое у основания, его длина в 3.5 раза больше ширины; 2Rs прямая, в 1.4 раза длиннее 3Rs, которая не параллельна дистальной половине 3M и незначительно короче r-rs; 3M изогнута вперед; r-m несколько короче 3Rs; 4Rs изогнута очень слабо; 1m-cu в 1.5 раза длиннее 3Cu; 2m-cu несколько короче 3Cu. В заднем крыле 1M почти прямая. Базальное поле проподеума сильно суженное кзади; апикальное поле шире ареолы. Первый сегмент метасомы с парой мощных продольных дорсальных килей. Яйцеклад не короче ширины метасомы.

Р а з м е р ы в мм: длина мезосомы 2.5, метасомы 4.2, сохранившейся части яйцеклада 1.0; длина переднего крыла 5.2–5.7.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов (кроме A. spinata) узким, слабо расширяющимся от основания зеркальцем. Отличается от A. spinata прямой 2Rs, соотношением 3Rs и r-m, 2m-cu и 3Cu, 3Cu и 2cu-a. Также отличается от A. sessilis более короткой 3Rs, направлением изгиба 3M, не параллельными 3Rs и 3M. Отличается от A. beipiaoensis более короткой 3Rs и более длинной r-rs. Отличается от A. exquisita соотношением 3Cu и 2cu-a. Отличается от A. mininae дуговидной 1Rs+M, не параллельными 3Rs и 3M, соотношением 1m-cu и 3Cu. Также отличается от A. sessilis, A. beipiaoensis и A. spinata более крупными размерами.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, паратип ПИН, № 5026/775 (рис. 2, *б*), самка, немного мельче голотипа; хорошая сохранность тела (особенно проподеума и швов мезонотума), виден рисунок на метасоме; сохранность крыльев плохая.

Amplicella bashkuyevi Kopylov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1 (см. вклейку)

Н а з в а н и е в и д а в честь А.С. Башкуева.

Г о л о т и п – ПИН, № 5340/6, прямой и обратный отпечатки имаго, самка. Голова и мезосома сильно повреждены, антенны и ноги обломаны; метасома хорошей сохранности, со швами на первом сегменте, яйцеклад и его ножны обломаны; хорошая сохранность двух передних крыльев, заднее крыло сохранилось не полностью. Хасуртый; нижний мел.

О п и с а н и е (рис. 3). Тело черное; антенны, ноги, яйцеклад и жилки крыльев светлее. В переднем крыле 1Rs+M дуговидная; r-rs прямая, в 2 раза длиннее 3Rs; зеркальце резко расширяющееся от основания, его длина в 2 раза больше ширины; 2Rs изогнутая, в 2 раза длиннее 3Rs; r-m длиннее 3Rs; 4Rs прямая; 3M почти прямая, параллельна

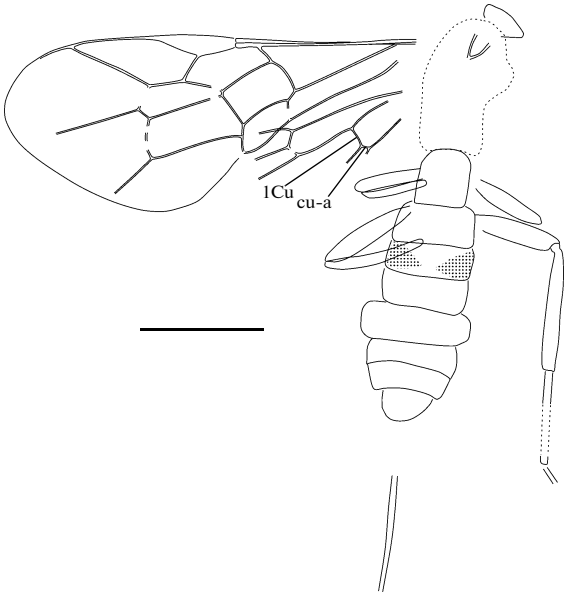


Рис. 4. Khasurtella buriatica sp. nov., голотип ПИН, № 5026/779.

3Rs; 1m-cu в 1.7 раз длиннее 3Cu; 3Cu длиннее 2cu-a; посередине 2m-cu отходит короткая интеркалярная жилка. В заднем крыле 1Cu более чем вдвое длиннее cu-a. Первый сегмент метасомы с парой продольных дорсальных килей. Яйцеклад не короче ширины метасомы.

Размеры в мм: длина головы с мезосомой 2.8, метасомы 3.5, сохранившейся части ножен яйцеклада 2.0; длина переднего крыла 5.0.

Сравнение. Отличается от других видов рода наличием интеркалярной жилки на 2m-cu, а также (кроме A. sessilis и A. beipiaoensis) короткой 3Rs. Отличается от A. sessilis длинной r-rs, прямой 4Rs. Отличается от A. spinata и A. shcherbakovi резко расширяющимся от основания зеркальцем. Отличается от A. exquisita более длинной 1m-cu. Отличается от A. mininae соотношением 3Cu и 2cu-a. Заметно крупнее A. sessilis и A. beipiaoensis.

Замечания. Интеркалярная жилка, отходящая от середины 2m-cu, не является признаком примитивности или атавизмом. Ни у одного предка ихневмонид нет жилок, которые можно было бы с ней гомологизировать. Эта структура, видимо, является случайной аберрацией. Стоит отметить, что подобные выросты на 2m-cu иногда встречаются и среди современных ихневмонид, например, у отдельных экземпляров Ichneumon extensorius L. (собственные данные).

Материал. Голотип.

Род Khasurtella Kopylov, gen. nov.

Название рода от местонахождения Хасуртый. Род женский.

Типовой вид – K. buriatica sp. nov.

Диагноз. В переднем крыле 1Rs+M полностью развита; зеркальце шестиугольное, доходит до 1Rs+M (2Rs+M нет); анальный рудимент (a_1–a_2) не развит. Длина переднего крыла известных представителей 2.4–5.5 мм.

Видовой состав. K. buriatica sp. nov. (Хасуртый), K. sinensis (Zhang, 1991), comb. nov. (нижний мел, местонахождение Лайянь в Китае).

Сравнение. Отличается от Amplicella и Megachora отсутствием a_1–a_2. Отличается от Tanychora, Tanychorella и Paratanychora отсутствием 2Rs+M (зеркальце доходит до 1Rs+M). Отличается от Megachora, Tanychorella и Paratanychora полноценной 1Rs+M.

Замечания. На протяжении нижнего мела в жилковании представителей Tanychorinae наблюдается ряд направлений прогрессивных преобразований: утрата a_1–a_2, уменьшение зеркальца с появлением 2Rs+M, редукция 1Rs+M. По состоянию этих признаков новый род занимает промежуточное положение между более продвинутым родом Tanychora и более примитивным Amplicella. У представителей Khasurtella уже нет анального рудимента a_1–a_2, но еще не появилась 2Rs+M.

Khasurtella buriatica Kopylov, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 2

Название вида от Бурятии.

Голотип – ПИН, № 5026/779, прямой и обратный отпечатки имаго, самка. Голова и метасома разрушены, структуру проподеума реконструировать не удалось, различимы нотаули; антенны и передние ноги не сохранились, средние и задние ноги сохранились частично; идеальная сохранность переднего и заднего крыльев; метасома и яйцеклад частично разрушены. На 3-м сегменте метасомы различим рисунок. Хасуртый; нижний мел.

Описание (рис. 4). Тело и ноги темные, жилки крыльев несколько светлее; на 3-м сегменте метасомы рисунок в виде темных треугольников. В переднем крыле 1Rs почти прямая; 1M дуговидная, в 2 раза длиннее 1Rs; 1Rs+M изогнута слабо; длина зеркальца в 3 раза больше ширины, 2Rs равна 3Rs; r-rs прямая, немного короче 3Rs; 3M прямая на всем протяжении; 2cu-a длиннее 3Cu, 3Cu&2cu-a без излома. В заднем крыле 1Rs соединяется с r-m под тупым углом. Яйцеклад незначительно короче метасомы.

Размеры в мм: длина тела 3.0–3.5, яйцеклада 2.0, переднего крыла 2.5–3.4.

С р а в н е н и е. Отличается от K. sinensis прямой 3M, более широким зеркальцем, более длинной 3Rs, мелкими размерами

З а м е ч а н и я. По числу находок (10 экз.) K. buriatica является самым массовым видом ихневмонид нижнего мела. Ни на одном из образцов не удалось различить структуру проподеума, хотя наличие швов для танихорин является нормой.

М а т е р и а л. Голотип ПИН, № 5026/779 (самый крупный экземпляр в серии, переднее крыло 3.4 мм); паратип ПИН, № 5026/776 (прямой и обратный отпечатки, пол неизвестен, переднее крыло 3.3 мм); паратип ПИН, № 5026/777 (прямой и обратный отпечатки, самка, переднее крыло 3.0 мм); паратип ПИН, № 5026/778 (прямой и обратный отпечатки, пол неизвестен, переднее крыло 2.5 мм); паратип ПИН, № 5026/784 (прямой и обратный отпечатки, пол неизвестен, переднее крыло 2.5 мм); паратип ПИН, № 5026/785 (прямой и обратный отпечатки, самка, переднее крыло сохранилось не полностью); паратип ПИН, № 5026/786 (прямой и обратный отпечатки, пол неизвестен, переднее крыло 2.5 мм); паратип ПИН, № 5340/1 (прямой и обратный отпечатки, самка, переднее крыло 3.3 мм); паратип ПИН, № 5340/3 (прямой отпечаток, пол неизвестен, переднее крыло 2.9 мм). По-видимому к этому виду также относится образец плохой сохранности ПИН, № 5340/7 (прямой и обратный отпечатки, самка, переднее крыло 2.8 мм), не включенный в типовую серию.

Определительная таблица родов и видов подсемейства Tanychorinae

1 (20). Зеркальце достигает 1m-cu (2Rs+M не развита).

2 (17). Анальный рудимент a1-a2 есть.

3 (16). 1Rs+M развита как полноценная жилка, зеркальце шестиугольное, 3Rs не длиннее 2Rs. Род Amplicella Kopylov

4 (5). 2Rs длиннее 3Rs более чем в 3 раза.....A. sessilis (Townes)

5 (4). 2Rs длиннее 3Rs не более чем в 2 раза.

6 (7). 2m-cu с интеркалярной жилкой.....A. bashkuyevi sp. nov.

7 (6). 2m-cu без интеркалярной жилки.

8 (13). 3Cu длиннее 2cu-a минимум в 1.5 раза.

9 (10). Жилка r-rs равна 3Rs. Зеркальце слабо расширяется от основания, его длина превосходит ширину более чем в 3.5 раза. Яйцеклад длиннее переднего крыла.....A. spinata (Zhang et Rasnitsyn)

10 (9). Жилка r-rs длиннее 3Rs. Зеркальце сильно расширяется от основания, его длина превосходит ширину менее чем в 3.5 раза. Яйцеклад короче переднего крыла.

11 (12). Переднее крыло длиннее 4.5 мм. Жилка r-rs выгнута вперед. Длина 1-го флагелломера в 7 раз больше ширины.....A. exquisita (Zhang et Rasnitsyn)

12 (11). Переднее крыло короче 3.5 мм. Жилка r-rs прямая. Длина 1-го флагелломера в 5 раз больше ширины .....A. beipiaoensis (Zhang et Rasnitsyn)

13 (8). 3Cu равна или короче 2cu-a.

14 (15). 3M выгнута назад. Зеркальце резко расширяется от основания. 1m-cu более чем в 2 раза длиннее 3Cu.....A. mininae sp. nov.

15 (14). 3M выгнута вперед. Зеркальце слабо расширяется от основания. 1m-cu менее чем в 2 раза длиннее 3Cu.....A. shcherbakovi sp. nov.

16 (3). 1Rs+M на большом протяжении спектральная, зеркальце пятиугольное, 3Rs длиннее 2Rs. Род Megachora Kopylov.....M. sibirica Kopylov

17 (2). Анального рудимента a1-a2 нет. Род Khasurtella gen. nov.

18 (19). Зеркальце широкое, 3Rs равна 2Rs, 3M прямая. Переднее крыло менее 4 мм.....K. buriatica sp. nov.

19 (18). Зеркальце узкое, 3Rs короче 2Rs, 3M изогнута вперед. Переднее крыло более 5 мм.....K. sinensis (Zhang)

20 (1). Зеркальце не достигает 1m-cu (2Rs+M развита).

21 (24). Зеркальце длиннее 2Rs+M более чем в 10 раз. 1Rs+M в виде полноценной жилки. Род Tanychora Townes

22 (23). 1Rs короче 1M. В заднем крыле 1Cu длиннее cu-a.....T. petiolala Townes

23 (22). 1Rs длиннее 1M. В заднем крыле 1Cu короче cu-a.....T. loki Kopylov

24 (21). Зеркальце длиннее 2Rs+M в 2–5 раз. 1Rs+M очень бледная или частично утрачена.

25 (26). 1Rs+M ослаблена, но не спектрализована. Род Paratanychora Zhang et Rasnitsyn.....P. mongolensis Zhang et Rasnitsyn

26 (25). 1Rs+M спектрализована на большей части своей длины. Род Tanychorella Rasnitsyn

27 (28). 1cu-a интерстициальная. Переднее крыло короче 2 мм.....T. parvula Rasnitsyn

28 (29). 1cu-a постфуркальная. Переднее крыло длиннее 5 мм.....T. dubia Zhang et Rasnitsyn

Ихневмонофауна местонахождения Хасуртый

Из 15 изученных экземпляров ихневмонид из Хасуртыя для 14 удалось установить видовую принадлежность, еще один экземпляр плохой сохранности определен как Amplicella sp. Всего выявлено четыре вида, принадлежащих к роду Amplicella, из которых три описаны как новые для науки (еще

один не описан из-за плохой сохранности), и род Khasurtella с одним новым видом.

Род Amplicella известен из трех нижнемеловых местонахождений: Байса в Забайкалье, Хасуртый в Бурятии и Исянь в Китае. По жилкованию наездники из Хасуртыя сходны с китайскими: A. mininae схож с A. exquisita и A. beipiaoensis, A. shcherbakovi – с A. spinata. В то же время, A. sessilis из Байсы одинаково далек как от бурятских, так и от китайских представителей рода. Возможно, A. sessilis нуждается в выделении в отдельный род, но за неимением дополнительного материала о такой ревизии говорить рано.

Род Khasurtella известен только из Хасуртыя и китайского местонахождения Лайянь. При этом K. buriatica представлен в коллекции 10 образцами (что составляет две трети всего известного материала по ихневмонидам из данной точки) и, таким образом, является самым массовым наездником нижнего мела (все прочие виды ихневмонид нижнего мела представлены самое большее двумя экземплярами).

Исходя из общего для Хасуртыя и Лайяня рода Khasurtella, неизвестного из других отложений, и морфологического сходства ряда видов Amplicella из Хасуртыя с видами из Исяня и Лайяня, можно предположить, что Хасуртый в Бурятии и Исянь и Лайянь в Китае имеют близкий возраст отложений. Байса, которая содержит уже два подсемейства (Tanychorinae и Palaeoichneumoninae) и пять родов ихневмонид (см. Копылов, 2010), очевидно, имеет более молодой возраст.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Каспарян Д.Р. Семейство Ichneumonidae – Ихневмониды. Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. Т.3.: Перепончатокрылые. Ч.3 / Ред. Г.С. Медведев. Л.: Наука, 1981. С. 7–32.

Копылов Д.С. Настоящие наездники подсемейства Tanychorinae (Insecta: Hymenoptera: Ichneumonidae) из нижнего мела Забайкалья и Монголии // Палеонтол. журн. 2010. № 2. С. 174–180.

Расницын А.П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975. 136 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 147).

Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980. 192 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174.).

Huber J.T., Sharkey M.J. Structure // Hymenoptera of the World: an identification guide to families. Ottawa, Ontario: Minister of Supply and Services Canada, 1993. P. 13–59.

Townes H. Two ichneumonids (Hymenoptera) from the Early Cretaceous // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1973. V. 75. № 2. P. 216–219.

Zhang H., Rasnitsyn A.P. Some ichneumonids (Insecta, Hymenoptera, Ichneumonoidea) from the Upper Mesozoic of China and Mongolia // Cret. Res. 2003. V. 24. P. 193–202.

Zhang J. A new species of Tanychora Townes (Hymenoptera, Ichneumonidae) // Acta palaeontol. sin. 1991. V. 30. № 4. P. 502–504.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1. Amplicella mininae sp. nov., голотип ПИН, № 5026/780.
Фиг. 2. Amplicella shcherbakovi sp. nov., голотип ПИН, № 5026/781.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1. Amplicella bashkuyevi sp. nov., голотип ПИН, № 5340/6.
Фиг. 2. Khasurtella buriatica sp. nov., голотип ПИН, № 5026/779.

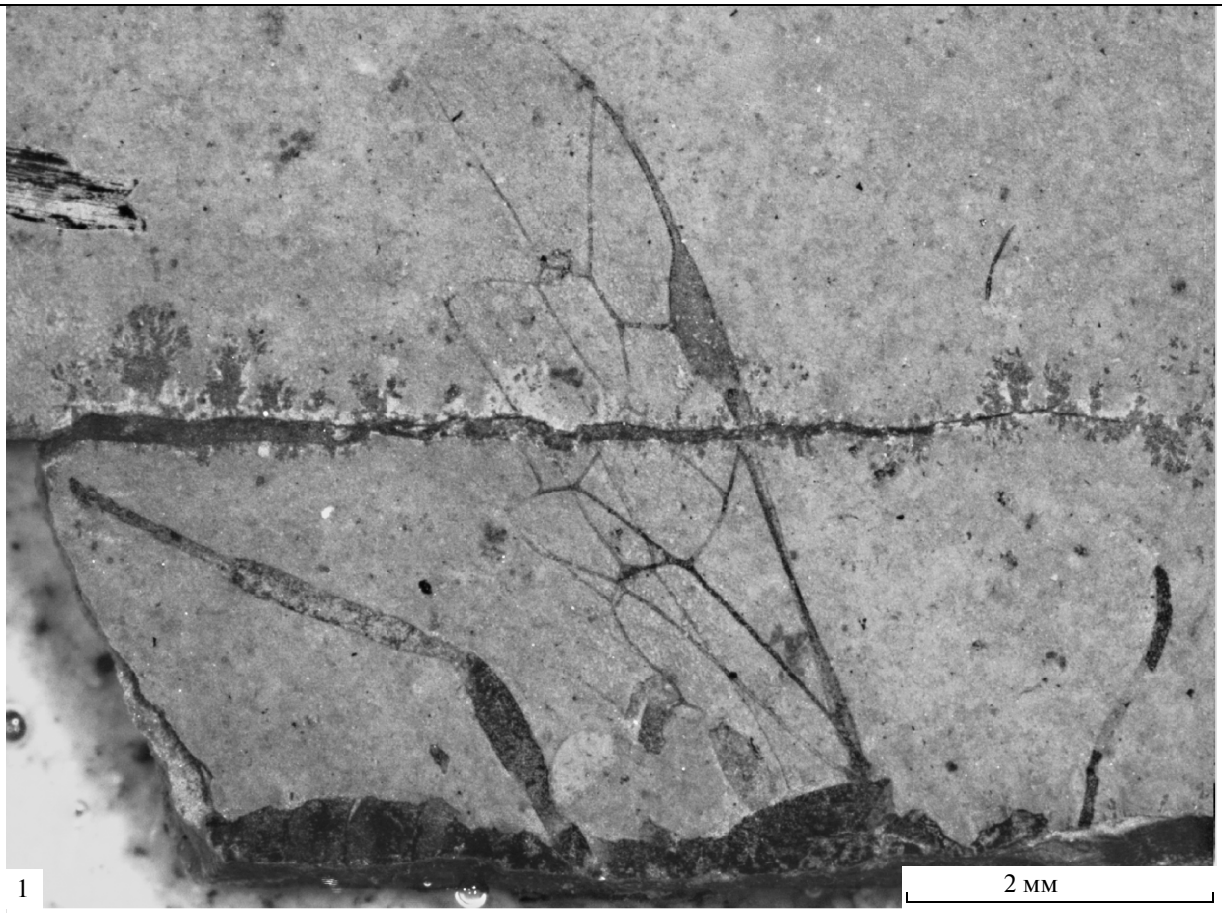
Ichneumon Wasps of the Khasurty Locality in Transbaikalia (Insecta, Hymenoptera, Ichneumonidae)

D. S. Kopylov

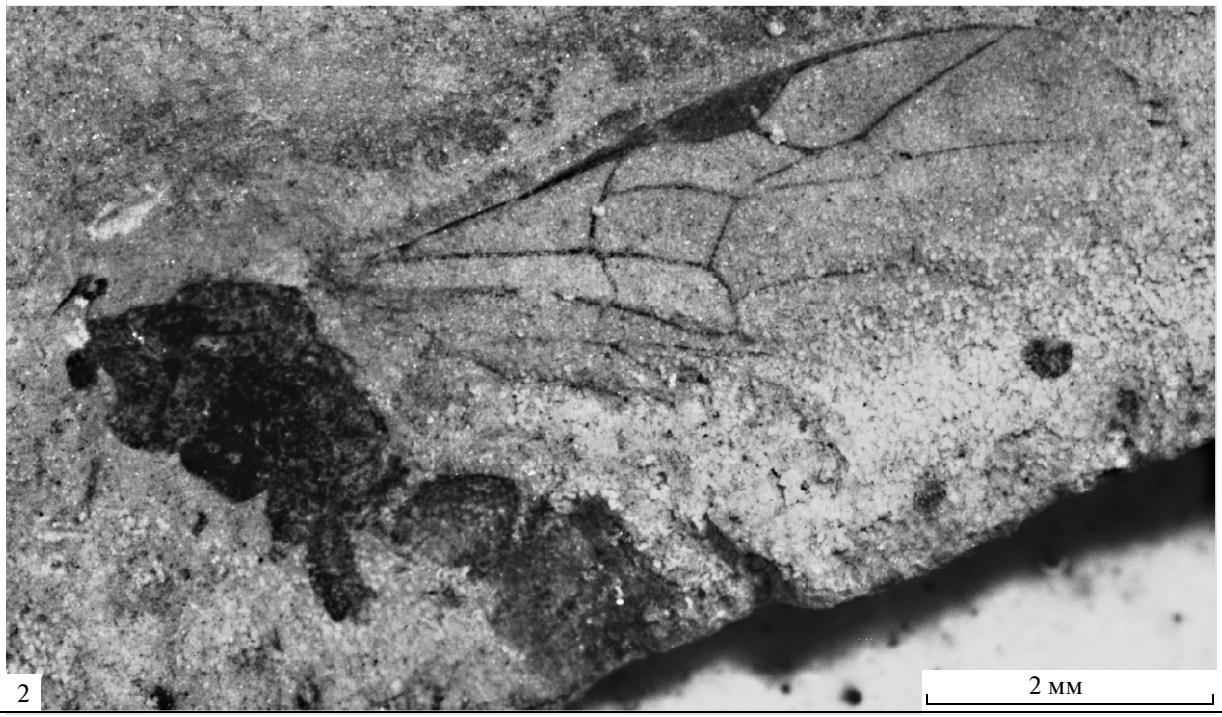
One new genus and four new species of ichneumon wasps are described from the Lower Cretaceous of Buryatia (Khasurty locality): *Amplicella mininae*, sp. nov., *A. shcherbakovi*, sp. nov., *A. bashkuyevi*, sp. nov., *Khasurtella buriatica*, gen. et sp. nov. The species *Tanychora sinensis* Zhang, 1991 is transferred to the new genus *Khasurtella*. Similarity of the ichneumonid faunas of Khasurty and the Chinese localities Yixian and Laiyang indicates the age similarity between these localities. Identification key to genera and species of Tanychorinae is given.

Keywords: ichneumon wasps, Transbaikalia, Lower Cretaceous, new taxa.

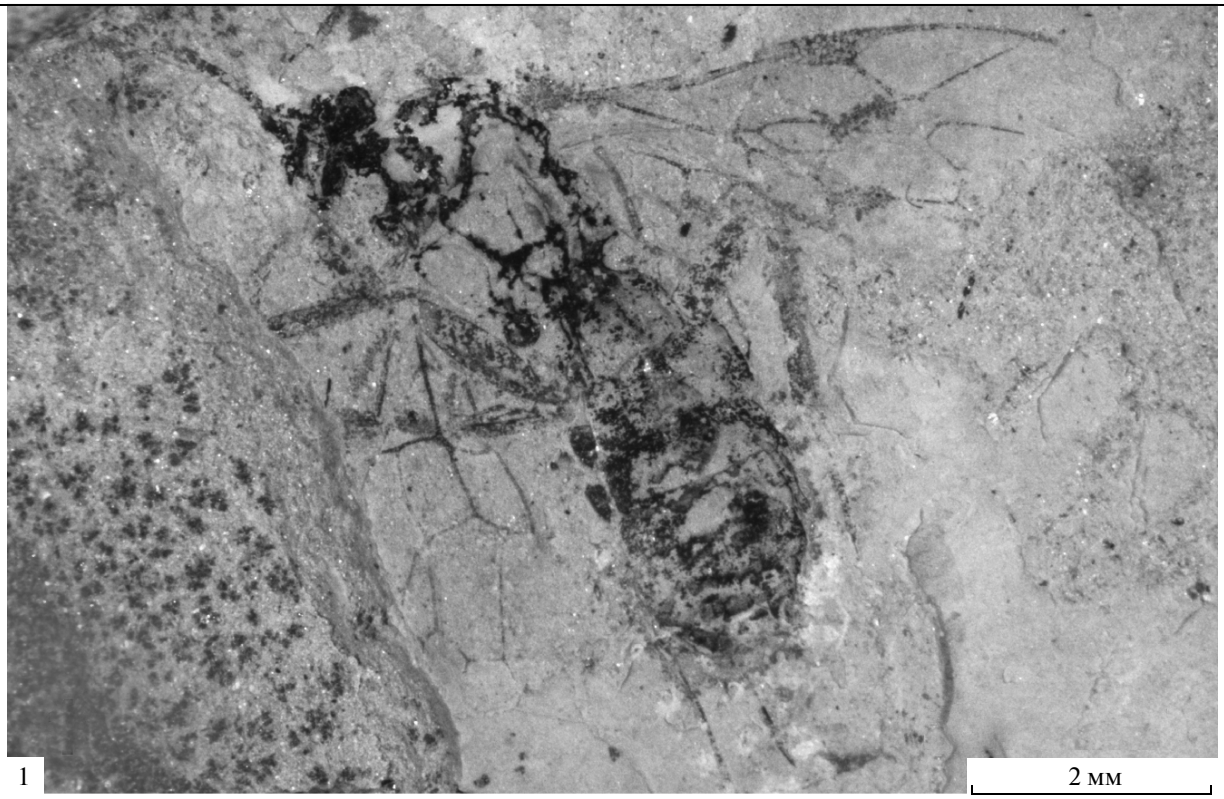
Таблица VII



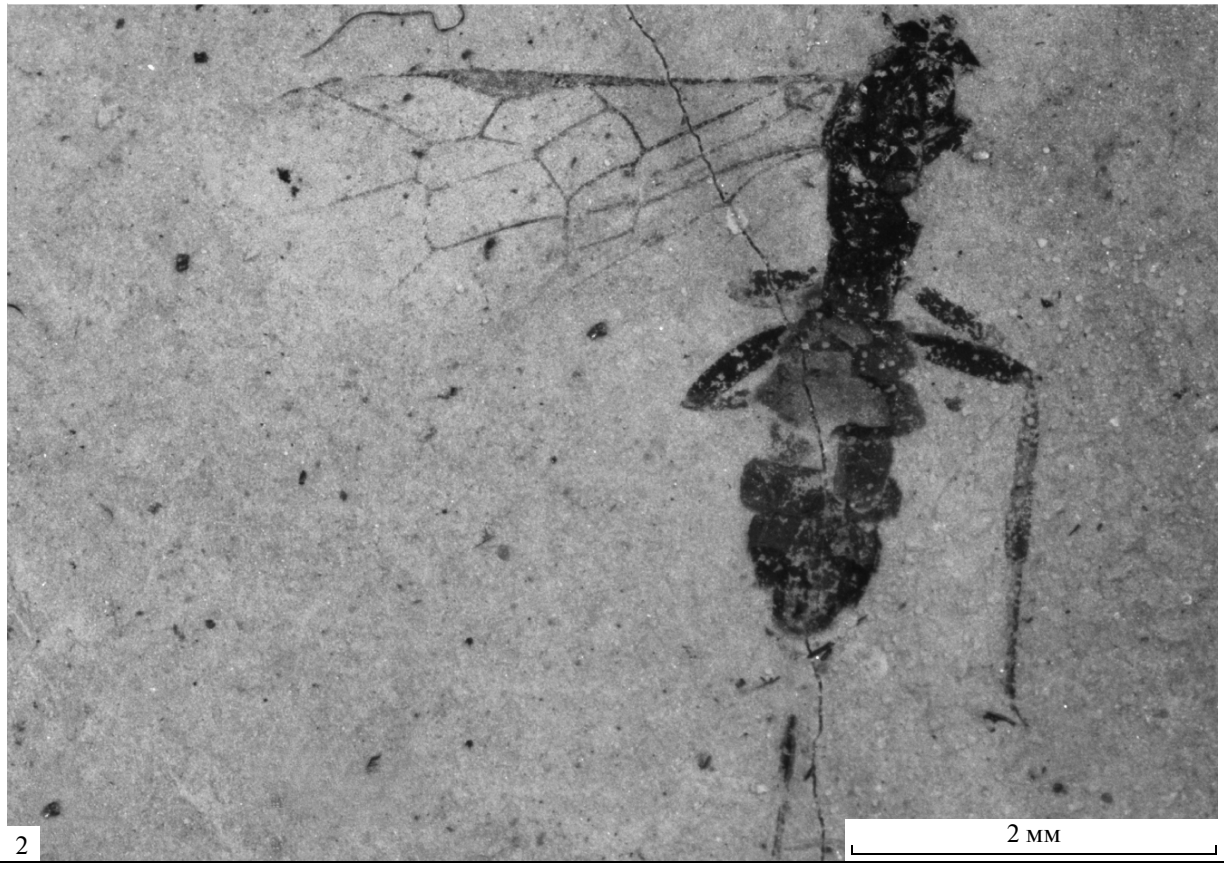
1



2



1



2

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 55–63

УДК: 595.76:551.736.3(470.314)

НОВЫЕ ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ (INSECTA, COLEOPTERA) МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ВЯЗНИКИ, ТЕРМИНАЛЬНАЯ ПЕРМЬ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2011 г. А. Г. Пономаренко

Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН

e-mail: aponom@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.10.2010 г.
Принята к печати 10.12.2010 г.

Из терминального для перми Европейской России местонахождения Вязники описываются собранные за последнее время остатки жуков из семейств Asiocoleidae, Rhombocoleidae, Schizocoleidae и Permosynidae. Находки представляют собой изолированные надкрылья, положение которых в естественной системе часто не может быть установлено, и они описываются в рамках формальной. Доминируют в ориктоценозе схизоколеиды и пермосиниды, которые в самом конце перми начинают играть важную роль. Среди них могут быть и представители адефаг и полифаг, основных групп мезо-кайнозойских жуков. Остальные два семейства представлены единственными экземплярами.

Местонахождение Вязники в последнее время привлекает особенно большое внимание, поскольку оно является терминальным среди местонахождений пермских насекомых Европейской России и в этом местонахождении найдены не только насекомые и другие водные беспозвоночные, но и остатки позвоночных, среди которых присутствуют самые древние псевдозухии. Первые найденные в местонахождении остатки жуков оказались принадлежащими к формальному семейству Permosynidae, которое, в отличие от всех остальных пермских жуков, имеет надкрылья с узкими бороздками. Такое строение надкрылий имеют большинство современных жуков. В Европейской России эти жуки известны еще только из верхневятского местонахождения Аристово (Пономаренко, 2003). В известных нижнетриасовых местонахождениях они не встречаются, вновь появляются как редкие формы с анизия и становятся обычными в карнии-нории. Впервые такие надкрылья были описаны из местонахождения Бельмонт (терминальная для австралийской перми серия Ньюкасл; Tillyard, 1924), где они доминируют среди жуков. Особенно обильны они в местонахождении Бабий Камень (мальцевская свита Кузбасса). Возраст этого местонахождения одни исследователи считают раннетриасовым, другие – позднепермским, третьи проводят границу в разрезе этого местонахождения. Из-за отсутствия находок пермосинид в раннем триасе предпочтительным представляется пермский возраст. Менее обильны они в ерунаковских отложениях Кузбасса (Родендорф, 1961). Самый древний представитель пермосинид найден в южнокитайской формации Ипин. Прежде эти отложения считались учапинскими, теперь они рассматриваются как терминально среднепермские (Lin et al., 2010). Пермосиниды быстро распространились по всем территориям, где известны находки жуков конца перми. Кроме перечисленных местонахождений, они найдены еще в формации Нормандиен, Южная Африка, и местонахождении Яман-Ус, Южная Монголия. Формальное семейство Schizocoleidae предложено для надкрылий пермских жуков с гладкой поверхностью и характерным коротким продольным вдавлением вдоль наружного края (schiza- щель). У некоторых современных водных жуков на этом месте расположен внутренний выступ, который сцепляет надкрылье с боковым краем брюшка, запирая содержащийся под надкрыльем воздух, когда жук находится под водой. На наружной поверхности надкрылья эта структура видна не всегда, поэтому в семейство помещаются и гладкие надкрылья без нее. Схизоколеиды в Вязниках весьма разнообразны. Здесь присутствует и типично пермский Uscatocoleus, и характерный для низкоразнообразных местонахождений нижнего триаса Pseudochrysomelites, и ранее не известный до среднего триаса Metrorhynchites.

Присутствие ромбоколеид довольно неожиданно, они характерны для уржумских и северодвинских местонахождений, а в других вятских не найдены. Азиоколеида, напротив, вполне ожидаема. Найденный род Tetracoleus описан из анизия Северного Урала, но неописанный вид присутствует в Аристово, и похожее надкрылье найдено в Бельмонте.

Местонахождение Вязники состоит из нескольких изолированных обнажений. Насекомые, в том числе и жуки, найдены только в двух – Соковке и Балымотихе, в последнем собрано подавляющее большинство жуков, но они худшей сохранности.

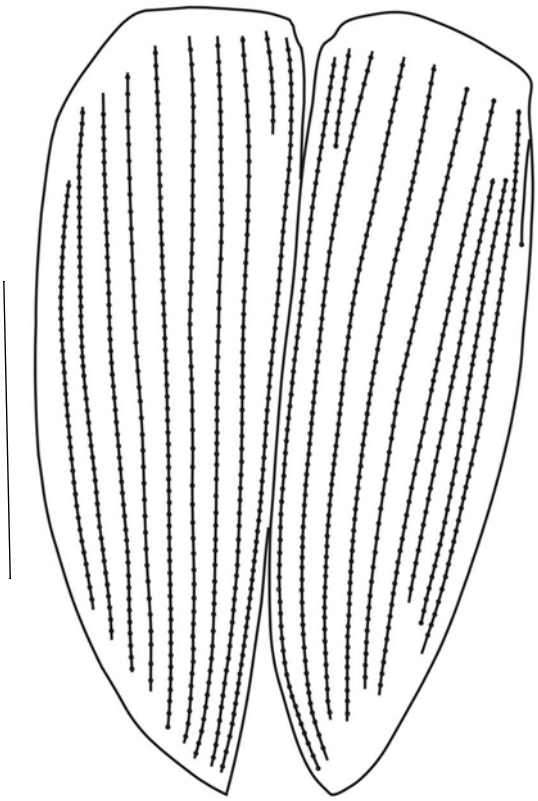


Рис. 1. Hydrobiites tillyardi sp. nov., голотип ПИН, № 5103/265, Балымотиха. Длина масштабных отрезков на всех рисунках соответствует 1 мм.

Поскольку все описываемые материалы происходят из одного местонахождения, в описательной части опущена большая часть его адреса: центр Европейской России, Владимирская обл., г. Вязники; верхняя пермь, вятский ярус, вязниковский горизонт, зона Archosaurus rossicus, и указаны только конкретные точки сбора. Описание местонахождения дано ранее (Newell et al., 2010; Сенников, Голубев, 2010). Среди собранных здесь остракод присутствуют типично триасовые (Лозовский, Кухтинов, 2007) и найдены древнейшие остатки псевдозухий, хотя общий облик комплекса еще остается пермским.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем” и гранта РФФИ 09-04-01241.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

СЕМЕЙСТВО PERMOSYNIDAE TILLYARD, 1924

Формальное объединение изолированных ископаемых надкрылий жуков, удовлетворяющее следующему диагнозу: надкрылья с 11–14 продольными точечными бороздками, считая короткую щитиковую бороздку и бороздки, окаймляющие края. Первая от шовного края[1] борозда составная из щитковой и следующей за ней, основание которой сохраняется в виде короткой борозды, впадающей в составную, или слепо оканчивающейся в базальной части надкрылья, составная борозда доходит до вершины надкрылья. Одна–три борозды, следующие за укороченной, впадают в борозду, обходящую шовный край или слепо заканчиваются в полях между бороздами. Остальные борозды впадают в вершину надкрылья или в обходящую передне-вершинный край борозду.

Жуки, надкрылья которых описаны в этом формальном таксоне, могут принадлежать к любому из подотрядов. Этому диагнозу удовлетворяют надкрылья многих тысяч видов современных жуков. Представляется, что род Permosyne следует разделить на несколько формальных родов, хотя это требует пересмотра систематического положения других, помещенных в семейство, форм. Более подробно положение семейства рассмотрено ранее (Пономаренко, 2003).

Род Hydrobiites Heer, 1865

В этот род, рассматриваемый как формальный, помещаются ископаемые изолированные надкрылья жуков, отвечающие следующему диагнозу: надкрылье с 9–11 точечными бороздами, в пришовной части отсутствуют слепо заканчивающиеся укороченные борозды, кроме короткой щитиковой. Щитиковая слепая или заканчивается на пришовной борозде. Большая часть борозд изгибается вдоль шовного края и впадает в наружный край перед вершиной.

Надкрылья такого типа впервые указываются из перми, в мезозое они довольно обычны, они свойственны большинству мезозойских водолюбов.

Hydrobiites tillyardi Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида в память выдающегося палеоэнтомолога Р. Тильярда, описавшего первых пермских жуков.

Голотип – ПИН, № 5103/265, прямой отпечаток парных надкрылий; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание (рис. 1). Надкрылье выпуклое, его длина в 2.7 раза больше ширины, округло сужено за серединой; вершина косо срезана, этот участок занимает менее десятой части длины надкрылья, край надкрылья здесь гладкий; шовный край изогнут в вершинной трети, окантованный. Эпиплевральная

[1] Вопреки мнению Р. Тильярда (Tillyard, 1924), борозды все же лучше нумеровать от шовного края, так как часть полей наружного края могут быть смяты в складку, и номер одной и той же борозды может меняться в зависимости от сохранности.

кайма отсутствует, эпиплевра не широкая. Точечные борозды узкие, поля между бороздами широкие, плоские с крупными точками, расположенными не реже, чем точки в бороздах, поперек поля умещается 3–4 точки. Все жилки независимо выходят на срезанный наружный край надкрылья в его вершинной части.

Размеры в мм: длина надкрылья 2.4–2.7, ширина около 0.8.

Сравнение. Ближе всего к Permosyne dentata Ponomarenko, 2003, отличается отсутствием зубчиков на наружном крае надкрылья в его задней части.

Материал. Голотип; паратип ПИН, № 5103/277, немного меньшее левое надкрылье плохой сохранности из обнажения Балымотиха; паратип ПИН, № 5102/12, основание левого надкрылья из обнажения Соковка.

Hydrobiites vladimiri Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 3

Название вида от имени Владимир.

Голотип –ПИН, № 5103/266, прямой и обратный отпечатки левого надкрылья; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание (рис. 2). Надкрылье выпуклое, его длина в 2.8 раза больше ширины, расширено от основания и сужено за серединой, в вершинной четверти косо срезано, край надкрылья здесь гладкий, шовный край выпуклый, окантованный. Эпиплевральная кайма отсутствует, эпиплевра не широкая. Точечные борозды узкие, поля между бороздами широкие, плоские с крупными точками, расположенными не реже, чем точки в бороздах. Все жилки независимо выходят на срезанный наружный край надкрылья в его вершинной части.

Размеры в мм: длина надкрылья 3.3–3.5, ширина 1.2–1.3.

Сравнение. Сходен с выше описанным видом, отличается большими размерами, наружным краем надкрылья, срезанным в вершинной четверти.

Материал. Голотип и паратип ПИН, № 5103/1, несколько большее левое надкрылье плохой сохранности со слабо различимыми бороздками из того же обнажения.

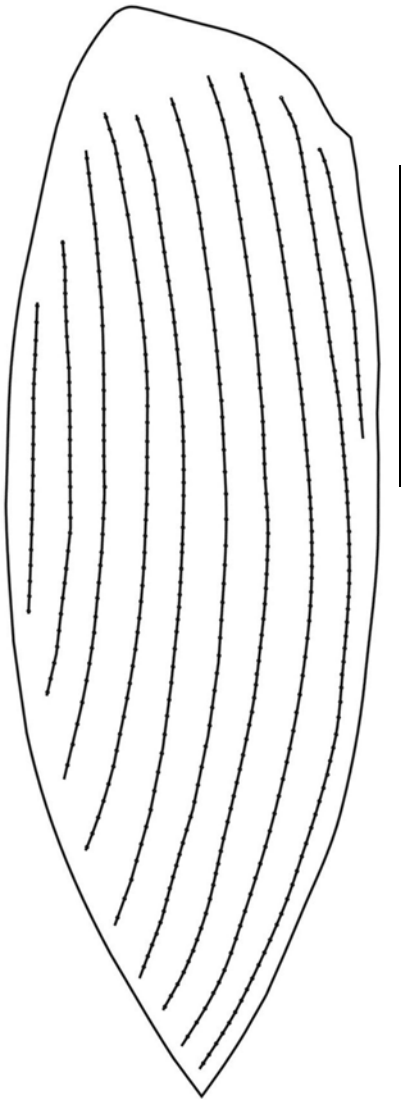


Рис. 2. Hydrobiites vladimiri sp. nov., голотип ПИН, № 5103/266, Балымотиха.

Род Permosyne Tillyard, 1924

Тильярд (Tillyard, 1924) при описании рода поместил в него четыре вида, из которых целесообразно оставить только типовой; сюда же относятся два вида, описанные из местонахождения Аристово (Пономаренко, 2003). Для рода предлагается измененный диагноз: надкрылье с 9–13 бороздами, имеется короткая щитиковая бороздка и укороченная борозда, следующая за пришовной, она оканчивается слепо или впадает в борозду, ближайшую к шовному краю. Часть борозд изгибаются вдоль шовного края и впадают в наружный край перед вершиной.

Permosyne rasnitsyni Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 4, 5

Название вида в честь палеоэнтомолога А.П. Расницына.

Голотип – ПИН, № 5103/264, правое надкрылье без основания; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание (рис. 3). Надкрылье слабо выпуклое, широкое, его расчетная длина в 2.6 раза превышает ширину, расширено от основания в базальной пятой, дистальнее сужено, шовный край окантован. Эпиплевральная кайма отсутствует, эпиплевра не широкая. 13 точечных борозд, они тонкие, поля между бороздами плоские. Укороченная бороздка

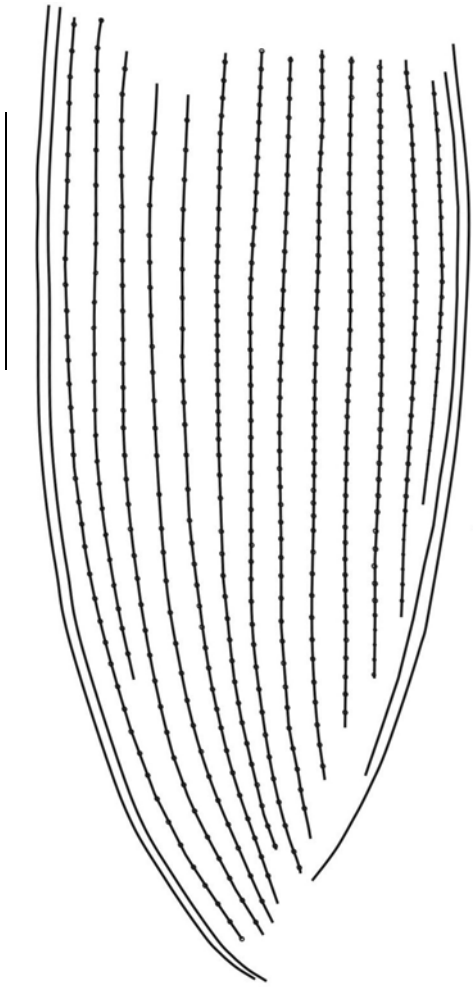


Рис. 3. Permosyne rasnitsyni sp. nov., голотип ПИН, № 5103/264, Балымотиха.

не доходит до вершинной трети надкрылья, оканчивается слепо. Точки крупные, расстояния между точками заметно больше точек. Большая часть борозд выходят на наружный край надкрылья в его вершинной части.

Размеры в мм: длина сохранившейся части надкрылья 3.7, ширина – 1.6.

Сравнение. Отличается от типового вида очень широкими надкрыльями и ближайшей ко шву бороздкой, не выходящей на задний край.

Замечание. Основание надкрылья не сохранилось, так что щитиковая бороздка не видна, но судя по расширенному к основанию надкрылья второму от шва полю, она была короткой и оканчивалась слепо.

Материал. Голотип и паратип ПИН, № 5103/267, вершина левого надкрылья из того же местонахождения.

СЕМЕЙСТВО ASIOCOLEIDAE ROHDENDORF, 1961 = TRICOLEIDAE PONOMARENKO, 1969, SYN. NOV.

Описанные ниже жуки обнаружили столь значительное разнообразие жилкования, что хиатус между семействами Asiocoleidae Rohdendorf, 1961 и Tricoleidae Ponomarenko, 1969 оказался недостаточным для того, чтобы считать их отдельными. Семейство Tricoleidae Ponomarenko, 1969 следует считать младшим субъективным синонимом Asiocoleidae Rohdendorf, 1961.

Род Tetracoleus Ponomarenko, 2009

Род был описан из триаса Северного Предуралья. В верхневятском местонахождении Аристово найден неполный остаток надкрылья, сохранившиеся черты которого не противоречат отнесению к этому роду. Судя по фотографии, присланной Г. Битти (G. Beattie), сходное надкрылье найдено в позднепермской серии Ньюкасл Австралии. Оно, скорее всего, принадлежит к иному виду, чем остатки из Аристова и Вязников. Описанный ниже вид помещен в этот род из-за многочисленности рядов ячей (четыре в большей части поля и пять близ его середины).

Tetracoleus sennikovi Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 6

Название вида в честь палеонтолога А.Г. Сенникова, одного из организаторов комплексного изучения местонахождения Вязники.

Голотип – ПИН, № 5102/6, правое надкрылье без базальной части; Соковка; верхняя пермь.

Описание (рис. 4). Надкрылье вытянутое, его длина более чем втрое больше ширины, сужено в вершинной половине, вершина симметричная, несильно оттянута в широкий “хвостик”, шовный край выпуклый, окантованный. Эпиплевральная кайма узкая, эпиплевра расширена в передней половине. Передний край надкрылья с зубчиками и насечками. В ряду около 50 ячей, ячеи округлые. Бугорки, окаймляющие ячейки, явственные. Все основные жилки свободные. Наружное поле с четырьмя, перед вершинной третью с пятью, следующее с четырьмя, остальные с тремя рядами ячей. Ячеи надкрылий чередуются, не образуют правильных поперечных рядов.

Размеры в мм: длина сохранившейся части надкрылья 6.5, ширина – 2.2.

Сравнение. Отличается от других видов 4–5 рядами ячей в наружном поле, оба поля перед швом имеют три ряда ячей, передним краем надкрылья с зубчиками.

Материал. Голотип.

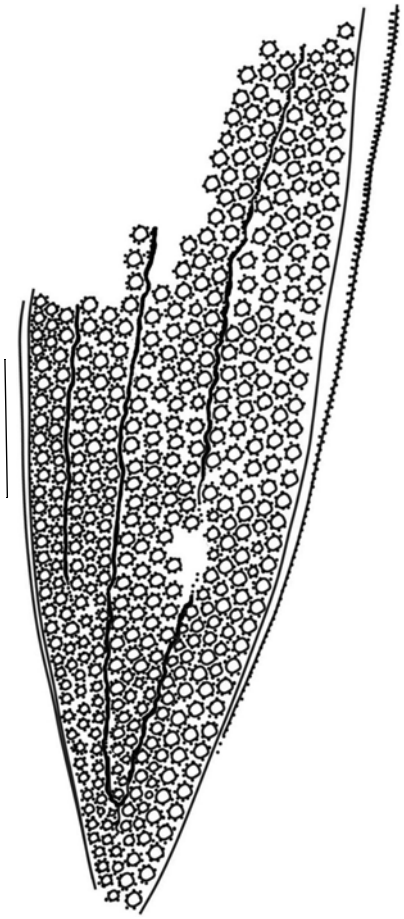


Рис. 4. Tetracoleus sennikovi sp. nov., голотип ПИН, № 5102/6, Соковка.

СЕМЕЙСТВО RHOMBOCOLEIDAE ROHDENDORF, 1961

Род Erunakicupes Rohdendorf, 1961

Описанный ниже вид помещен в данный род по присутствию “схизы”, правильных рядов точек и коротких дополнитеьных рядов точек близ основания надкрылья.

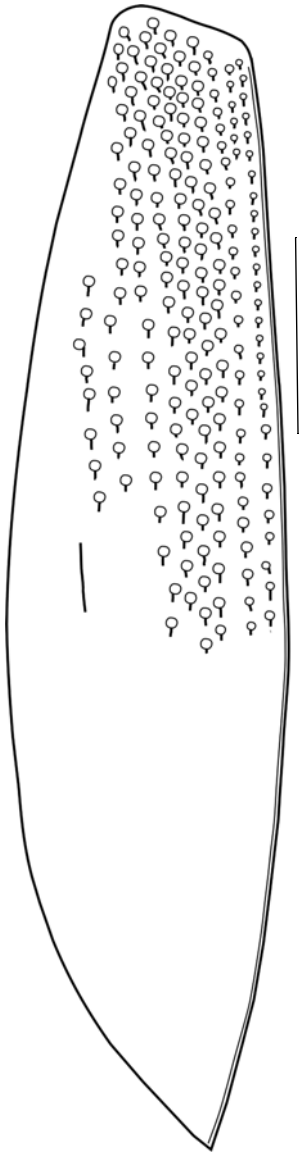


Рис. 5. Erunakicupes angustus sp. nov., голотип ПИН, № 5103/268, Балымотиха.

Erunakicupes angustus Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 7

Название вида angustus *лат.* – узкий.

Голотип – ПИН, № 5103/268, правое надкрылье; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание (рис. 5). Надкрылье выпуклое, почти вдвое расширено от основания к середине, шире всего в дистальной трети, дистальнее округло сужено; длина надкрылья более, чем в четыре раза больше ширины; основание очень узкое, косое; вершина острая, слегка асимметричная, сдвинута к шовному краю; шовный край почти прямой, окантованный. Эпиплевральная кайма узкая. “Борозда” короткая, в длину равна десятой части надкрылья, расположена за серединой надкрылья близко к наружному краю. Поверхность надкрылья в базальной половине с крупными неглубокими точками в слабых бороздах. Дополнительные точечные бороздки в базальной части надкрылья очень короткие, состоят всего из нескольких точек, почти не выходят на диск надкрылья. Точечные борозды в пришовной области параллельны шовному краю.

Размеры в мм: длина надкрылья 6.0, ширина – 1.4.

Сравнение. Отличается от всех видов характерной формой с очень узким основанием и расширенной вершинной третью, от большинства видов еще очень короткими дополнительными бороздками в базальной части надкрылья.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО SCHIZOCOLEIDAE ROHDENDORF, 1961

Семейство было предложено для изолированных надкрылий, не несущих на диске борозд или рядов крупных точек. Почти всегда имеется короткая вдавленная бороздка, обозначенная автором таксона как “schiza”. Р.А. Кроусон обратил мое внимание на то, что на этом месте у некоторых водных жуков на внутренней поверхности надкрылья имеется выступ, сцепляющийся с краем брюшка и препятствующий подниманию надкрылий пузырем воздуха, когда жук находится под водой. Так она и интерпретировалась впоследствии. Из-за жесткости эта структура обычно видна и на верхней поверхности ископаемых надкрылий, но иногда она отсутствует на остатках, очень похожих на надкрылья со “схизой” во всех остальных отношениях. Возможно, она просто не видна из-за условий захоронения. Поверхность надкрылья может быть гладкой, поперечно-морщинистой или пунктированной. Иногда бывают видны небольшие кольцевидные структуры, по-видимому, срезы внутренних столбиков – колумелл, соединяющих верхнюю и нижнюю поверхности надкрылья. Внешний вид надкрылья сильно зависит от условий захоронения.

Для классификации подобных ископаемых остатков практически не остается признаков, кроме внешних очертаний, которые сильно зависят от положения надкрылья в момент захоронения. Одно и то же надкрылье, лежавшее при захоронении косо, будет иметь иную форму, чем надкрылье, лежавшее параллельно плоскости напластования. Надкрылья, сохранившиеся сцепленными или на остатках тела, часто имеют другую форму, чем изолированные. Тем самым, система схизоколеид, даже рассматриваемая как формальная, оказывается весьма ненадежной, и ей приходится пользоваться только за неимением другой, поскольку анализ изменений надкрылий во времени оказывается весьма содержательным. Так, из нижнего триаса известны только остатки схизоколеид.

Род Uskatocoleus Rohdendorf, 1961

Описанные ниже новые виды помещены в род Uskatocoleus ввиду соответствия диагнозу последнего: довольно широкое выпуклое надкрылье, заметно расширенное к середине и равномерно суженное в вершинной половине. Длина надкрылья превышает ширину менее, чем в четыре раза.

Uskatocoleus rhynchophorus Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 8, 9

Название вида rhynchophorus *греч.* – клювоносный.

Голотип – ПИН, № 5103/271, прямой и обратный отпечатки правого надкрылья; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание. Надкрылье вытянутое, шире всего близ середины, дистальнее сужено, вершина клювообразно оттянута назад, длина надкрылья в 3.3 раза больше ширины, основание округлое, косое, шовный край в базальной половине почти прямой, дистальнее слабо изогнут, наружный край изогнут почти от основания, так что надкрылье было сильно выпуклым. “Борозда” довольно длинная, около четверти надкрылья, расположена немного проксимальнее средины надкрылья в самой широкой его части близь наружной трети. Поверхность надкрылья в густых мелких бугорках.

Размеры в мм: длина надкрылья 3.3, ширина – 1.0.

Сравнение. По размерам и клювообразной форме более всего похоже на U. striatus Rohdendorf, 1961, отличается полным отсутствием продольных борозд и рядов точек и прямым в базальной части шовным краем.

Материал. Голотип и паратип ПИН, № 5103/272.

Uskatocoleus eurypygus Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 10

Название вида eurypygus *греч.* – широкозадый.

Голотип – ПИН, № 5103/270, прямой и обратный отпечатки правого надкрылья; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание. Надкрылье уплощенное и широкое, шире всего в вершинной трети. Здесь оно почти вдвое шире, чем на основании, дистальнее округло сужено; вершина симметричная; длина надкрылья в 2.8 раза больше ширины; основание прямое; наружный и шовный края изогнуты почти симметрично, окаймленные. “Борозда” плохо заметная, довольно короткая, расположена немного дистальнее средины надкрылья перед самой широкой его частью близко к наружному краю. Поверхность надкрылья в густых мелких бугорках.

Размеры в мм: длина надкрылья 3.3, ширина – 1.2.

Сравнение. По форме широкого надкрылья с сильно сдвинутой дистально наиболее широкой частью отличается от всех видов рода.

Материал. Голотип.

Род Pseudochrysomelites Handlirsch, 1906

Pseudochrysomelites: Handlirsch, 1906, c. 400.

Типовой вид – Pseudochrysomelites rothenbachi Handlirsch, 1906, кейпер Швейцарии, по первоначальной монотипии.

Диагноз. Изолированные надкрылья мелких жуков. Надкрылье широкое, наружный край в вершинной трети лишь слегка выпуклый, чаще срезан

по прямой линии. Вершина надкрылья асимметричная, шовный край почти прямой. Поверхность надкрылья гладкая, без крупных точек, лишь с мелкой пунктировкой. "Схиза" чаще не видна.

Видовой состав. Кроме типового вида, в род следует помещать описанные, но не названные "виды" 5, 23, 25 из анизия северо-восточной Франции (Papier et al., 2005), подобную форму надкрылья имеет и "вид" 2, но на его диске описаны тонкие бороздки. В этот же род следует перевести Palademosyne ovum Ponomarenko, 2004, P. elongatum Ponomarenko, 2004, P. latum Ponomarenko, 2004. Эти формы ранее описывались как представители рода Palademosyne Rohdendorf, 1961, однако они значительно отличаются от типового вида этого рода почти прямым шовным краем и смещенной к нему вершиной. Надкрылья такой формы особенно характерны для жуков раннего триаса.

Сравнение. Отличается от других родов почти прямым задним краем, из-за чего вершина надкрылья кажется асимметричной.

Pseudochrysomelites major Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 11

Название вида major *лат.* – больший.

Голотип – ПИН, № 5103/276, вершина правого надкрылья; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание. Надкрылье уплощенное в вершинной части, сужено дистально, перед вершиной сужено заметно сильнее, так что наружный край имеет характерный для рода перегиб; вершина заостренная, шовный край широко окантованный. Поверхность надкрылья в грубых густых точках, промежутки между ними образуют косые валики.

Размеры в мм: длина вершинной части надкрылья почти 4, ширина – 2, полная длина более 10.

Сравнение. Полноценное сравнение нельзя дать из-за неполной сохранности, но размеры надкрылья, в несколько раз превышающие размеры его у остальных видов, не позволяют сомневаться в принадлежности его жуку нового вида.

Материал. Голотип.

Род Metrorhynchites Tillyard, 1916

Metrorhynchites: Tillyard, 1916, c. 45.

Типовой вид – Metrorhynchites sydneiensis Tillyard, 1916, триас Австралии, по первоначальной монотипии.

Диагноз. Изолированные надкрылья вытянутых жуков. Надкрылье узкое, его длина более, чем вчетверо превосходит ширину, наружный край выпуклый, шовный менее выпуклый или почти прямой. Вершина надкрылья обычно симметричная. Поверхность надкрылья гладкая, без крупных точек, лишь с мелкой пунктировкой или с тремя продольными ребрами над местом прохождения трахей. Иногда видны коллумеллы. "Схиза" обычно видна.

Видовой состав. Кроме типового вида, автор рода впоследствии отнес к нему M. grandis Tillyard, 1918. В род следует помещать также Elaterium angustum Tillyard, 1918, описанный из той же формации Эшфилд. Возможно, что к этому же роду должен принадлежать жук, надкрылье которого описано из австралийской формации Вианоматта как Mesorhynchophora dunstani Tillyard, 1916. Из жуков, описанных из ленинской свиты Кузбасса, в род следует поместить Uskatocoleus angustior Rohdendorf, 1961, U. angustus Rohdendorf, 1961 и U. longus Rohdendorf, 1961. Ниже описываются еще два вида.

Сравнение. Отличается от других родов сильно вытянутой формой надкрылья, которое не менее, чем вчетверо больше в длину, чем в ширину.

Замечания. Все триасовые жуки этого рода довольно большого размера, их надкрылья длиннее 10 мм. Все пермские представители много меньше триасовых.

Metrorhynchites baculum Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 12

Название вида baculum *греч.* – палочка.

Голотип – ПИН, № 5103/269, прямой отпечаток левого надкрылья; Балымотиха; верхняя пермь.

Описание. Надкрылье вытянутое, от основания до середины почти не расширено, шире всего близ середины, дистальнее округло сужено, вершина острая симметричная, длина надкрылья в 4.3 раза больше ширины, основание прямое, наружный и шовный края почти симметричные. "Борозда" довольно короткая, около десятой части надкрылья, расположена на средине его длины близ наружной четверти. Поверхность надкрылья в густых мелких бугорках.

Размеры в мм: длина надкрылья 5.4, ширина – 1.4.

Сравнение. От мезозойских видов отличается гораздо меньшими размерами, от пермских несколько большими размерами и слабо расширенным в базальной половине надкрыльем, кроме того от M. angustior (Rohdendorf, 1961) и M. longus (Rohdendorf, 1961) симметричной вершиной надкрылья.

Материал. Голотип.

Metrorhynchites elongatus Ponomarenko, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 13

Название вида elongatus *лат.* – удлиненный.

Г о л о т и п – ПИН, № 5103/274, прямой отпечаток правого надкрылья; Балымотиха; верхняя пермь.

О п и с а н и е. Надкрылье вытянутое, от основания до середины заметно расширено, шире всего перед серединой, дистальнее округло сужено, вершина затупленная симметричная, длина надкрылья в 4.5 раза больше ширины, основание косое, наружный и шовный края окаймленные, почти симметричные. “Борозда” довольно короткая, около десятой части надкрылья, расположена перед серединой близ наружной четверти. Поверхность надкрылья в густых мелких бугорках.

Р а з м е р ы в мм: длина надкрылья 3.5, ширина – 0.8.

С р а в н е н и е. От мезозойских видов отличается гораздо меньшими размерами, от пермских – затупленной вершиной надкрылья, по форме надкрылья больше всего похоже на M. angustior (Rohdendorf, 1961), от которого отличается более короткой “бороздой”.

М а т е р и а л. Голотип.

* * *

Кроме описанных видов в коллекции имеются две вершины надкрылий Schizocoleidae inc. sed., которые по размерам и пропорциям не удается отнести к определенному виду: экз ПИН, №№ 5103/273 (табл. IX, фиг. 14) и 5103/275.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лозовский В.Р., Кухтинов Д.А. Вязниковский ярус – самое молодое подразделение верхней перми Европейской России // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 2007. Т. 82. Вып. 6. С. 17–26.

Пономаренко А.Г. Первая находка остатков жуков (Permosynidae, Coleoptera) в верхнетатарских отложениях европейской части России // Палеонтол. журн. 2003. № 2. С. 65–68.

Родендорф Б.Б. Отряд Coleoptera. Жесткокрылые или жуки // Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 393–469 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 85).

Сенников А.Г., Голубев В.К. Пограничные отложения перми и триаса района гг. Вязники и Гороховец (Владимирская область) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса северной Евразии. Матер. V Междунар. конф. посвящ. 159-летию со дня рождения В.П. Амалицкого (1860-1917). М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2010. С. 102–107.

Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. Leipzig: Engelmann, 1906. S. 1–800.

Lin Qi-bin, Nel A., Huang Di-Ying. The first agetopanorpine mecopteroid insect from Middle Permian of China (Insecta: Mecoptera: Permochoristidae) // Ann. Soc. Entomol. France (n.s.). 2010. T. 46. № 1–2. P. 62–66.

Newell A.J., Sennikov A.G., Benton M.J. et al. Disruption of playa–lacustrine depositional systems at the Permo-Triassic boundary: evidence from Vyazniki and Gorokhovets on the Russian Platform // J. Geol. Soc. London. 2010. V. 167. P. 695–716.

Papier F., Nel A., Grauvogel-Stamm L., Gall J.-C. La diversité des Coleoptera (Insecta) du Trias dans le nord-est de la France // Geodiversitas. 2005. V. 27. P. 181–199.

Tillyard R.J. Mesozoic and Tertiary Insects of Queensland and New South Wales // Queensl. Geol. Surv. Publ. 1916. V. 253. P. 1–49.

Tillyard R.J. Upper Permian Coleoptera and a new order from the Belmont beds, New South Wales // Proc. Linn. Soc. N.S.W. 1924. V. 49. P. 429–435.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1, 2. Hydrobiites tillyardi sp. nov.: 1 – голотип ПИН, № 5103/265 (×25.7), Балымотиха; 2 – паратип ПИН, № 5102/12 (×50), Соковка.

Фиг.3. Hydrobiites vladimiri sp. nov., голотип ПИН, № 5103/266 (×60), Балымотиха.

Фиг. 4, 5. Permosyne rasnitsyni sp. nov.: 4 – голотип ПИН, № 5103/264 (×27); 5 – паратип ПИН, № 5103/267 (×52); Балымотиха.

Фиг. 6. Tetracoleus sennikovi sp. nov., голотип ПИН, № 5102/6 (×18.6), Соковка.

Фиг. 7. Erunakicupes angustus sp. nov., голотип ПИН, № 5103/268 (×17.5), Балымотиха.

Фиг. 8, 9. Uskatocoleus rhynchophorus sp. nov.: 8 – голотип ПИН, № 5103/271 (×16.6); 9 – паратип ПИН, № 5103/272 (×13.6); Балымотиха.

Фиг. 10. Uskatocoleus eurypygus sp. nov., голотип ПИН, № 5103/270 (×16.5), Балымотиха

Фиг. 11. Pseudochrysomelites major sp. nov., голотип ПИН, № 5103/276 (×20), Балымотиха.

Фиг. 12. Metrorhynchites baculum sp. nov., голотип ПИН, № 5103/269 (×19.1), Балымотиха.

Фиг. 13. Metrorhynchites elongatus sp. nov., голотип ПИН, № 5103/274 (×29.4), Балымотиха.

Фиг. 14. Schizocoleidae incertae generis, экз. ПИН, № 5103/273 (×13.3), Балымотиха.

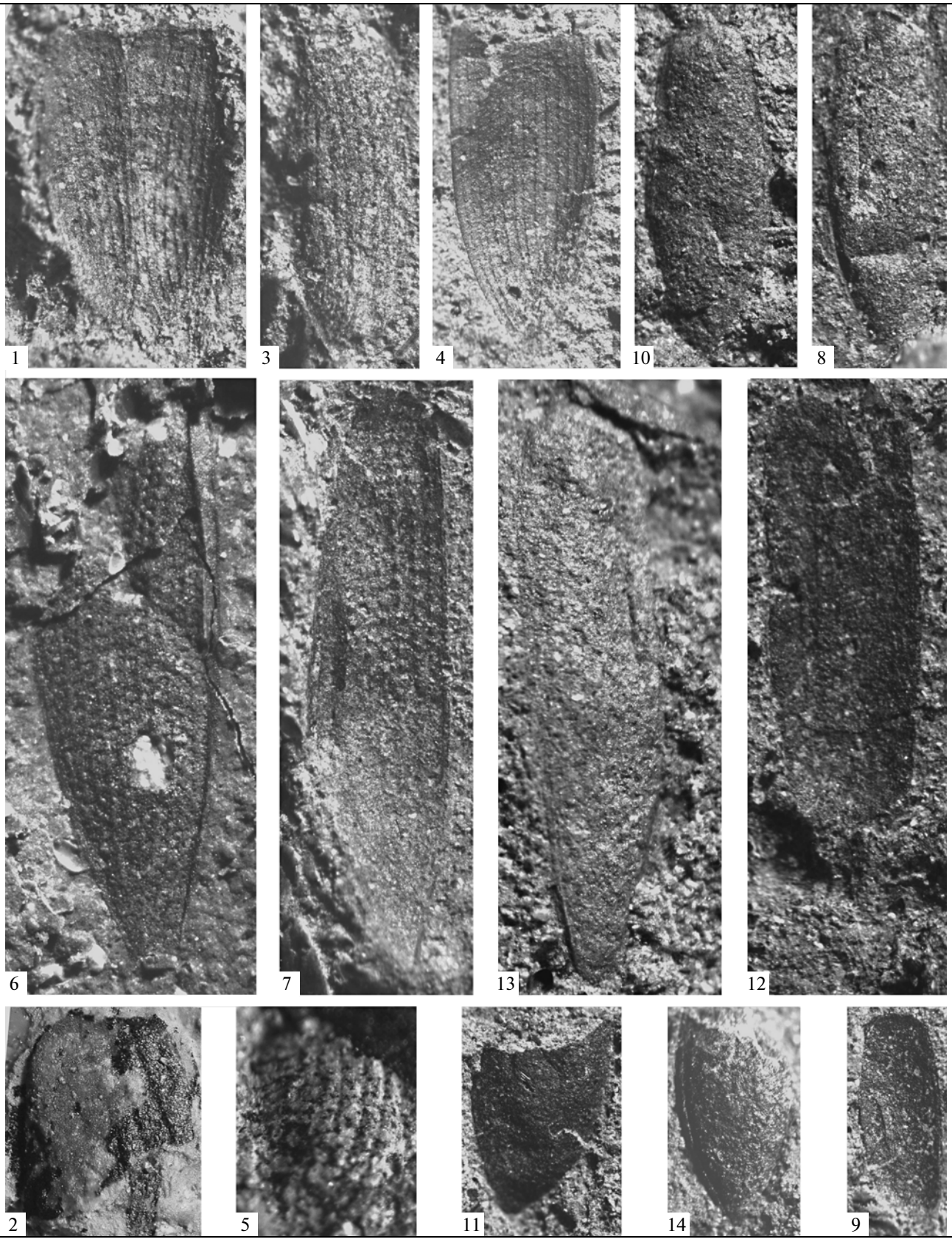
New Beetles (Insecta, Coleoptera) from Vyazniki Locality, Terminal Permian of European Russia

A. G. Ponomarenko

Recently collected fossil beetles from the families Asiocoleidae, Rhombocoleidae, Schizocoleidae, and Permosynidae are described from the locality Vyazniki, terminal for the Permian of European Russia. The findings are represented by isolated elytra, the position of which in the natural system it is often impossible to establish; they are, therefore, described in a formal system. The oryctocenosis is dominated by schizocoleids and permosynids, which start to play an important role at the very end of the Permian. They probably include members of Adephaga and Polyphaga, the principal groups of Mesozoic–Cenozoic beetles. Each of the other two families is represented by a single specimen.

Keywords: Coleoptera, Permian, European Russia, Permian–Triassic crisis.

Таблица IX



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 64–70

УДК 565.765.4:551.763(571.5+574.5)

НОВЫЕ ЖУКИ-ЩЕЛКУНЫ (COLEOPTERA: ELATERIDAE) ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РОССИИ И КАЗАХСТАНА

© 2011 г. А. В. Алексеев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: lab@palaeoentomolog.ru

Поступила в редакцию 08.02.2010 г.
Принята к печати 02.11.2010 г.

Описаны новая триба, два новых рода и семь новых видов щелкунов – Pollostelaterini trib. nov., Pollostelater baissensis gen. et sp. nov. из нижнего мела Забайкалья (местонахождение Байса) и пять новых видов в роде Cryptocoelus Dolin et Nel: C. sinitshenkovae sp. nov. (местонахождение Романовка), C. shcherbakovi sp. nov., C. baissensis sp. nov., C. lukashevichae sp. nov., C. dolini sp. nov. (все из местонахождения Байса), а также новый род и вид Turonelater giganteus gen. et sp. nov. из турона Южного Казахстана (местонахождение Кзыл-Джар).

Материалы коллекции Палеонтологического института РАН (ПИН) по щелкунам обрабатывал известный специалист В.Г. Долин из Киева, который сначала целиком сосредоточился на юрских щелкунах бывшего СССР, опубликовал ряд статей (Долин, 1973, 1975, 1976) и заключительную фундаментальную работу по щелкунам верхней юры Каратау (Долин, 1980). Переходя к обработке меловых щелкунов, он отобрал материал из забайкальского нижнемелового местонахождения Байса, но сначала описал два рода и три вида из Китая (местонахождение Чаомидянь, Бейпяо, пров. Ляонин; нижний мел, свита Исянь) (Dolin, Nel, 2002). В связи с внезапной кончиной Долина материалы из Байсы остались необработанными и были возвращены в ПИН. При первом же знакомстве с этими материалами обнаруживается их сходство с китайскими по присутствию видов рода Cryptocoelus Dolin et Nel, 2002, отнесенного авторами к подсемейству Agrypninae. Позднее из отложений свиты Исянь был описан еще один вид этого рода (Chang et al., 2007). В Байсе этот род представлен значительным числом новых видов. Долин и Нель отнесли Cryptocoelus к трибе Cryptocardiini, выделенной по одному роду и виду Cryptocardius mirabilis Dolin, 1980, который, кроме контура тела, отличается от Cryptocoelus, как и описанного ниже рода Turonelater gen. nov., по целому ряду признаков, включая, прежде всего, не сердцевидный щиток.

Триба Pollostelaterini trib. nov. выделяется в составе подсемейства Protagrypninae по межпластинным бороздкам переднегрудки, сильно сближенным с пронотостернальными швами, и по очень сильно расширенной центральной пластине переднегрудки, а также по очень сильно раздвинутым передним тазикам. Кроме того, Pollostelater gen. nov. самый маленький из описанных мезозойских щелкунов, в длину не достигающий 3 мм.

Несколько замечаний по поводу измерения длины жуков-щелкунов. Долин в рубрике “Размеры в мм” указывает только “длину”, что означает, что длина отпечатка и жука одинаковые. В действительности, это не всегда так. Если жук деформирован, то брюшко может заметно выступать за вершину надкрылий, и измерение отпечатка только до вершины брюшка не даст правильного представления о размере жука. Поэтому в случае целого отпечатка длину жука нужно измерять от переднего края головы до вершины надкрылья. Если же жук сохранился распавшимся на фрагменты (обычно – на голову с переднеспинкой, надкрылья и брюшко), его длину следует измерять как сумму длины головы, переднеспинки и надкрылья, а длину переднеспинки следует измерять от ее переднего края до вершины дуговидной вогнутости в боковой трети ее заднего края.

Изученный материал, включая типы, хранится в коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН.

Автор приносит свою глубокую благодарность А.П. Расницину и А.Г. Пономаренко (ПИН) за консультацию и помощь в подготовке иллюстраций.

СЕМЕЙСТВО ELATERIDAE LEACH, 1815

ПОДСЕМЕЙСТВО PROTAGRYPNINAE DOLIN, 1975

Триба Pollostelaterini Alexeev, trib. nov.

Типовой род – Pollostelater gen. nov.

Диагноз. Мелкие удлиненно-овальные жуки. Голова маленькая, поперечная. Переднеспинка поперечная, довольно сильно суженная вперед, с оттянутыми назад задними углами, с килями, идущими вдоль ее боковых краев, сближающимися с ними

вперед. Переднегрудка с прямыми, параллельными межпластинными бороздками, очень сильно сближенными с пронотостернальными швами, так что центральная пластина занимает почти всю ее поверхность (в 7 раз шире боковых пластин). Передние тазики маленькие, круглые и очень сильно раздвинуты. Средние тазики круглые, большие. Задние тазики довольно длинные. Тазиковые покрышки сильно укорочены вбок. Надкрылья в центральной части очень слабо сужаются назад, в задней трети плавно дуговидно сужены к угловатым вершинам.

Состав. Типовой род.

Сравнение. От всех известных мезозойских триб отличается по очень маленьким и очень сильно раздвинутым передним тазикам, расстояние между которыми в 6 раз больше их диаметра (у видов других триб подсемейства не более 3 раз), а также по очень сильно сближенным межпластинным бороздкам с пронотостернальными швами, в результате чего боковые пластины переднегрудки стали в 7 раз уже центральной. Кроме того, она отличается от трибы Desmatini формой и меньшей длиной бедренных покрышек задних тазиков, внутренняя часть которых не более чем в 1.5 раза длиннее тазика (у Desmatini не менее чем вдвое длиннее), от Protagrypnini закрытыми по всей длине пронотостернальными швами (у Protagrypnini швы открыты не менее чем на 0.5 их длины), а от Hypnomorphini соотношением ширины центральной и боковых пластин переднегрудки (боковые не более чем втрое уже центральной).

Род Pollostelater Alexeev, gen. nov.

Название рода от pollostos *греч.* – один из многих, и рода Elater. Род мужской.

Типовой вид – P. baissensis sp. nov.

Диагноз. Тело удлиненно-овальное. Переднеспинка поперечная, с довольно сильно оттянутыми назад задними углами, довольно сильно суженная вперед, с прямолинейными боковыми краями от задних углов до ее передней 1/8. Щиток маленький, круглый. Надкрылья в 4.0 раза длиннее ширины посередине, с угловатыми вершинами. Переднегрудь с замкнутыми, продольными, параллельными, вдавленными швами и бороздками. Передние тазики раздвинуты на расстояние шести их диаметров. Расстояние между средними тазиками равно их диаметру.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Габитуально схож с некоторыми видами родов Codemus, Adiagnostus, Litholacon, Ageratus и особенно Acheonus, но резко отличается от всех известных мезозойских видов подсемейства строением переднегрудки, имеющей очень суженные боковые пластины и очень расширенную центральную, а также очень маленькими и очень сильно раздвинутыми передними тазиками (на расстояние, равное шести их диаметров).

Pollostelater baissensis Alexeev, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида по реке Байса.

Голотип – ПИН, № 3064/7100, прямой и обратный отпечатки очень маленького жука без ног, с оторванной и немного сдвинутой вперед переднегрудью; Бурятия, Еравненский р-н, левый берег р. Витим ниже устья р. Байса (местонахождение Байса); нижний мел, ?валанжин–готерив, зазинская свита, сл. 31 (Мартинсон, 1961; Zherikhin et al., 1999).

Описание (рис. 1, *а*, *б*). Длина жука в 2.8 раза больше ширины. Глаза маленькие. Антенны пильчатые. Переднеспинка в 1.4 раза шире ее длины посередине, задние углы довольно сильно оттянуты назад, с килями вдоль ее боковых сторон, приближающимися к ним вперед. Надкрылья от передней 1/8 до задней трети очень слабо сужающиеся назад, с почти прямолинейными боковыми сторонами, в задней трети равномерно сужены к угловатой вершине. Продольных точечных бороздок 9, точки небольшие, расстояние между ними равно двум-трем их диаметрам.

Размеры в мм: длина жука – 2.8, ширина – 1.0, длина надкрылья – 1.95, ширина посередине – 0.5.

Материал. Голотип.

SUBFAMILY INCERTAE SEDIS

Cryptocoelus и описываемый ниже новый род не могут быть отнесены ни к одному из существующих подсемейств щелкунов по причинам, сформулированным в работе Чан с соавт. (Chang et al., 2007). Ими же указаны причины, по которым выделение нового подсемейства представляется преждевременным, именно, что доступный ископаемый материал не позволяет увидеть необходимые диагностические признаки.

Род Cryptocoelus Dolin et Nel, 2002

Cryptocoelus: Dolin, Nel, 2002, c. 341.

Типовой вид – C. buffoni Dolin et Nel, 2002.

Диагноз. Удлиненно-овальные жуки от небольших до крупных размеров. Голова небольшая, не поперечная или слабо поперечная. Глаза не очень большие или большие. Переднеспинка одинаковой длины и ширины, редко ширина незначительно больше, ее боковые края в передних 1/3–1/2 дуговидно выгнутые, в задних 1/3–1/2 дуговидно вогнутые, задние углы с килями, сильно оттянутые назад и вбок. Щиток удлиненно-овальный или слегка округленно-треугольный, не сердцевидный. Надкрылье, слегка расширяющееся к задней 1/2, далее суживается к задней трети и, сильнее, к очень узко

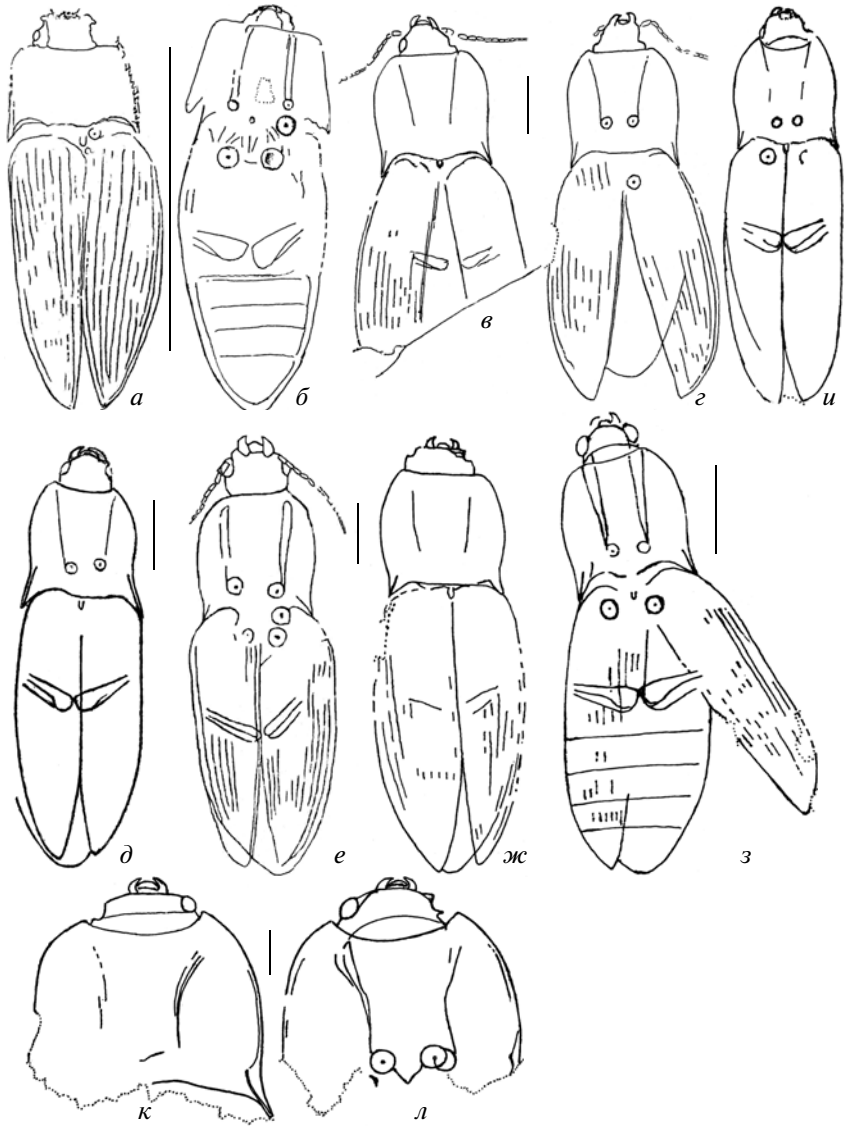


Рис. 1. Ископаемые жуки-щелкуны: *а*, *б* – Pollostelater baissensis sp. nov., голотип ПИН, № 3064/7100, прямой и обратный отпечатки; *в*, *г* – Cryptocoelus sinitshenkovae sp. nov., голотип ПИН, № 3002/2, прямой (неполный) и обратный отпечатки; *д* – C. shcherbakovi sp. nov., голотип ПИН, № 4210/6417; *е*, *ж* – C. baissensis sp. nov., голотип ПИН, № 1989/2636, прямой и обратный отпечатки; *з* – C. lukashevichae sp. nov., голотип ПИН, № 3064/7102; *и* – C. dolini sp. nov., голотип ПИН, № 4210/6420; *к*, *л* – Turonelater giganteus sp. nov., голотип ПИН, № 2383/252, голова с переднегрудью, прямой и обратный отпечатки. Местонахождение Байса, нижний мел (*а*–*и*); местонахождение Кзыл-Джар, верхний мел, турон (*к*, *л*). Длина масштабной линейки соответствует 2 мм.

закругленной вершине. Продольных бороздок 9. Передние тазики круглые, средние круглые, немного крупнее и иногда слабо овальные. Задние тазики короткие, бедренные покрышки с середины очень сильно укорочены вбок.

Видовой состав. C. buffoni Dolin et Nel, 2002, C. major Dolin et Nel, 2002, C. giganteus Chang, Ren et Shih, 2007 из нижнего мела Китая (формация Исянь) и пять новых видов из нижнего мела Забайкалья.

Замечания. Признаки и систематическое положение рода обсуждают Чан с соавт. (Chang et al., 2007), с выводами которых я согласен. По их мнению, Cryptocoelus далек от трибы Cryptocardiini Dolin, 1980, куда он был первоначально отнесен и от которой он отличается по целому ряду признаков, включая прежде всего не сердцевидный щиток. Род отличается от всех щелкунов, как современных, так и вымерших, длинными острыми мандибулами и, вероятно, заслуживает выделения, по крайней ме-

ре, в отдельную трибу, но на нынешнем уровне изученности это представляется преждевременным.

Ключ для определения видов рода Cryptocoelus

1 (14) Длина жука менее 20 мм.

2 (7) Длина жука в 2.5–2.8 раза больше ширины.

3 (4) Длина надкрылья в 3.4 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 5.0 раз меньше ее длины.....C. ?buffoni Dolin et Nel, 2002 (паратип R52230, вероятно, особый вид)

4 (3) Длина надкрылья в 3.6–4 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 3.8–4.5 раз меньше ее длины.

5 (6) Длина надкрылья (9.7 мм) в 3.6 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 4.5 раз меньше ее длины.....C. lukashevichae sp. nov.

6 (5) Длина надкрылья в 3.9–4 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 3.8–4.3 раза меньше ее длины.....C. buffoni Dolin et Nel, 2002

7 (2) Длина жука в 3–3.3 раза больше ширины.

8 (9) Длина надкрылья (8 мм) в 3.6–3.7 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 5.0 раз меньше ее длины.....C. sinitshenkovae sp. nov.

9 (10) Длина надкрылья в 3.9–4.4 раза больше ширины.

10 (11) Длина килей в задних углах переднеспинки в 2.8 раза меньше ее длины; длина надкрылья (8 мм) в 4.4 раза больше ширины.....C. shcherbakovi sp. nov.

11 (10) Длина килей в задних углах переднеспинки в 3.8–6.0 раз меньше ее длины; длина надкрылья в 3.9–4.4 раза больше ширины.

12 (13) Длина надкрылья (8 мм) в 4.2 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 5.7 раза меньше ее длины.....C. dolini sp. nov.

13 (12) Длина надкрылья (8 мм) в 3.9–4 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 6 раз меньше ее длины.....C. baissensis sp. nov.

14 (1) Длина жука более 20 мм.

15 (16) Длина жука (22.1 мм) в 3 раза больше ширины, длина надкрылья в 4.1 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 4.5 раза меньше ее длины.....C. major Dolin et Nel, 2002

16 (15) Длина жука (27.0 мм) в 3.8 раза больше ширины, длина надкрылья в 3.6 раза больше ширины, длина килей в задних углах переднеспинки в 4 раза меньше ее длины.....C. giganteus Chang, Ren et Shih, 2007.

Cryptocoelus sinitshenkovae Alexeev, sp. nov.

Табл. X, фиг. 2

Название вида в честь палеоэнтомолога Н.Д. Синиченковой.

Голотип – ПИН, № 3002/2, прямой и обратный отпечатки жука без ног, прямой – с отломанной задней третью жука; Бурятия, Сосново-Озерский район, в 2 км от села Романовка, вниз по реке Витим (местонахождение Романовка); нижний мел, ?валанжин–готерив, зазинская свита.

Описание (рис 1, *в*, *г*). Жук средней величины, в 3.0 раза больше в длину, чем в ширину. Голова небольшая, слабо поперечная, глаза не очень большие. Переднеспинка одинаковой длины и ширины, с сильно оттянутыми назад и вбок задними углами с килями, которые в 5.0 раз короче переднеспинки. Щиток не просматривается. Надкрылье в 3.6 раза длиннее наибольшей ширины посередине, до середины с дуговидно слабо выгнутым боковым краем, затем постепенно круче сужается к угловатой вершине. Переднегрудка расширена вперед в 1.6 раза. Пронотостернальные швы не раздвоенные. Передние и средние тазики круглые, диаметр средних в 1.3 раза больше, чем у передних. Расстояние между передними в 1.2 раза больше их диаметра. Задние тазики короткие, тазиковые покрышки сильно укорочены вбок.

Размеры в мм: длина жука – 13.0, ширина – 4.5; длина надкрылья – 8.0, ширина надкрылья – 2.2.

Сравнение. От C. shcherbakovi и C. dolini отличается более широким телом (в 3, а не в 3.3 раза больше в длину, чем в ширину), более широким надкрыльем (в 3.7 раза, а не, соответственно, в 4.4 и 4.2 раза меньше в ширину, чем в длину) и более короткими килями в задних углах переднеспинки (в 5 раз, а не, соответственно, в 2.8 и 5.7 раз короче переднеспинки). От C. baissensis и C. lukashevichae отличается сомкнутыми пронотостернальными швами и более широким телом (соответственно в 3.2 и 2.5 раза больше в длину, чем в ширину). От C. buffoni отличается более узким надкрыльем (в 3.6, а не в 3 раза длиннее ширины), от C. major и C. giganteus – меньшей длиной тела (13, а не 22.1 и 27.0 мм, соответственно).

Материал. Голотип.

Cryptocoelus shcherbakovi Alexeev, sp. nov.

Табл. X, фиг. 3

Название вида в честь палеоэнтомолога Д.Е. Щербакова.

Голотип – ПИН, № 4210/6417, обратный отпечаток жука без антенн и ног; Бурятия, местонахождение Байса; нижний мел, ?валанжин–готерив, зазинская свита, сл. 31 (Мартинсон, 1961; Zherikhin et al., 1999).

О п и с а н и е (рис. 1, *д*). Длина жука в 3.2 раза больше ширины. Голова поперечная. Глаза небольшие. Переднеспинка с дуговидно вогнутыми боковыми краями в задних 2/3, с килями в задних углах, сильно оттянутых назад и вбок. Кили в 2.8 раза короче переднеспинки. Надкрылья слегка расширены к задней половине, откуда довольно плавно сужены к очень узко закругленной (может быть, угловатой) вершине. Длина надкрылья в 4.4 раза больше ширины. Пронотостернальные швы нераздвоенные. Переднегрудка слабо расширена вперед, впереди в 1.4 раза шире, чем сзади, а длина ее в 1.1 раза больше ширины впереди. Передние тазики маленькие, круглые, расстояние между ними в 1.4 раза больше их диаметра.

Р а з м е р ы в мм: длина жука – 12.0, ширина – 3.7; длина надкрылья – 8.0, ширина – 1.7.

С р а в н е н и е. Отличается от C. sinitshenkovae и C. dolini пропорциями надкрылья (в 4.4 раза, а не, соответственно, в 3.7 и 4.2 раза больше в длину, чем в ширину); от C. baissensis и C. lukashevichae сомкнутыми пронотостернальными швами и пропорциями тела (в 3.3 раза, а не, соответственно, в 3.2 и в 2.5 раза больше в длину, чем в ширину); более длинными килями в задних углах переднеспинки (в 2.8 раз короче переднеспинки, а не соответственно в 6 и в 4.5 раза), от C. major и C. giganteus – более коротким телом (12, а не 22.1 и 27.0 мм, соответственно).

М а т е р и а л. Голотип.

Cryptocoelus baissensis Alexeev, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1 (см. вклейку)

Н а з в а н и е в и д а по названию реки Байса.

Г о л о т и п – ПИН, № 1989/2636, прямой и обратный отпечатки удлиненно-овального жука средней величины, с частью антенн и без ног; Бурятия, местонахождение Байса; нижний мел, ?валанжин–готерив, зазинская свита, слой 31 (Мартинсон, 1961; Zherikhin et al., 1999).

О п и с а н и е (рис. 1, *е*, *ж*). Длина жука в 3.2 раза больше ширины. Голова слабо поперечная, глаза не очень большие. Переднеспинка с не очень сильно дуговидно вогнутыми боковыми краями в ее задней половине, с килями в довольно слабо оттянутых назад и вбок ее задних углах; кили в 5 раз короче переднеспинки. Надкрылья в центральной части почти с прямолинейными боковыми краями, немного сужены назад, в задней трети слабо дуговидно сужены к угловатой вершине. Длина надкрылья в 3.9 раза больше ширины. Переднегрудка с раздвоенными, но не раскрытыми пронотостернальными швами. Переднегрудка расширена вперед, впереди в 1.2 раза шире, чем в основании. Передние тазики круглые, в 1.4 раза меньше средних. Задние тазики короткие, тазиковые покрышки укорачиваются вбок.

Р а з м е р ы в мм: длина жука – 13.0, ширина – 5.2; длина надкрылья – 8.0, ширина – 2.2.

С р а в н е н и е. Отличается от всех видов рода, кроме C. lukashevichae, раздвоенными пронотостернальными швами, а от него пропорциями надкрылья (в 3.9, а не в 3.6 раза больше в длину, чем в ширину); длиной килей в задних углах переднеспинки, которые в 6, а не в 4.5 раза короче переднеспинки: от C. major и C. giganteus – более коротким телом (13, а не 22.1 и 27.0 мм, соответственно).

М а т е р и а л. Голотип.

Cryptocoelus lukashevichae Alexeev, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 2

Н а з в а н и е в и д а в честь палеоэнтомолога Е.Д. Лукашевич.

Г о л о т и п – ПИН, № 3064/7102, прямой отпечаток удлиненно-овального жука средней величины, без антенн и ног; Бурятия, местонахождение Байса; нижний мел, ?валанжин–готерив, зазинская свита, сл. 31 (Мартинсон, 1961; Zherikhin et al., 1999).

О п и с а н и е (рис. 1, *з*). Длина жука в 2.5 раза больше ширины. Голова поперечная, глаза очень большие. Задние углы переднеспинки с довольно сильно оттянутыми назад и слабее вбок задними углами, в них с довольно короткими килями, которые в 4.5 раза короче переднеспинки. Боковые края переднеспинки в задней половине слабо дуговидно вогнутые. Щиток маленький, удлиненно-овальный, продольный. Надкрылье в центральной части с почти прямыми краями, почти неявственно суженное назад, с очень узко закругленной вершиной. Переднегрудка с прямыми, раздвоенными, довольно сильно расходящимися вперед пронотостернальными швами. Ее длина в 1.6 раза больше ширины впереди, которая в 1.6 раза больше ширины в основании. Передние тазики маленькие, круглые, промежуток между ними в 1.3 раза больше их диаметра. Средние тазики круглые, в 1.3 раза больше передних; промежуток между ними в 1.3 раза больше их диаметра. Задние тазики довольно длинные, тазиковые покрышки во внешней половине очень сильно укорочены. Первый стернит брюшка в 1.3 раза длиннее второго, второй в 1.16 раза длиннее третьего, четвертый равен второму, последний округленно-треугольный, равен по длине первому.

Р а з м е р ы в мм: длина жука – 15.0, ширина – 5.9; длина надкрылья – 9.7, ширина 2.7.

С р а в н е н и е. Отличается от C. baissensis и других видов рода из Байсы большей длиной тела, очень крупными глазами, раздвоенными, расходящимися вперед пронотостернальными швами, самым широким телом и длиной килей в задних углах

переднеспинки. От C. major и C. giganteus отличается более коротким телом (15, а не 22.1 и 27.0 мм, соответственно).

Материал. Голотип.

Cryptocoelus dolini Alexeev, sp. nov.

Табл. X, фиг. 4

Название вида в память палеоэнтомолога В.Г. Долина.

Голотип – ПИН, № 4210/6420, прямой отпечаток удлиненно-овального жука средней величины, без антенн и ног; Бурятия, местонахождение Байса; нижний мел, ?валанжин–готерив, зазинская свита, сл. 31 (Мартинсон, 1961; Zherikhin et al., 1999).

Описание (рис. 1, *и*). Жук средней величины, в 3.3 раза больше в длину, чем в ширину, без антенн и ног. Голова слабо поперечная, глаза небольшие. Задние углы переднеспинки не очень сильно оттянутые назад и вбок, с килями, которые в 5.7 раза короче переднеспинки. Боковые края переднеспинки в задней половине слабо дуговидно вогнутые. Щиток продольный, овальный. Длина надкрылья в 4.2 раза больше его ширины посередине, надкрылье в передней половине очень слабо расширено назад, с почти прямолинейным боковым краем, в задней половине, по-видимому, плавно сужено к довольно узко закругленной вершине. Переднегрудка с сомкнутыми пронотостернальными швами.

Размеры в мм: длина жука – 12.1, ширина – 3.6; длина надкрылья – 8.0, ширина – 1.8.

Сравнение. Отличается от всех видов рода, кроме C. sinitshenkovae и C. shcherbakovi, сомкнутыми пронотостернальными швами, очень короткими килями (в 5.7 раза короче переднеспинки) и очень узкими (в 4.2 раза длиннее ширины) надкрыльями, от C. major и C. giganteus – меньшей длиной тела (12.1, а не 22.1 и 27.0 мм, соответственно).

Материал. Голотип.

Род Turonelater Alexeev, gen. nov.

Название рода от туронского яруса и рода Elater. Род мужской.

Типовой вид – T. giganteus sp. nov.

Диагноз. Крупные жуки, известные по изолированной переднегруди с головой без антенн, глаза небольшие. Переднеспинка в передней части сужена вперед, в задней со слабо дуговидно вогнутыми боковыми сторонами, вдоль бокового края с бороздкой. Задние углы сильно оттянуты назад и вбок, с килями в задних углах. Переднегрудка с раздвоенными, но не раскрытыми пронотостернальными швами в их передних 4/5, изгибы которых придают ей форму вазы. Передние тазики круглые, расставленные приблизительно на их диаметр.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Близок к роду Cryptocoelus Dolin et Nel, 2002, от которого отличается пропорциями переднегрудки, формой напоминающей вазу, и бороздками вдоль бокового края переднеспинки; от большинства видов отличается также большими размерами.

Turonelater giganteus Alexeev, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 3

Название вида giganteus *лат.* – гигантский.

Голотип – ПИН, № 2383/252, прямой и обратный отпечатки изолированной головы без антенн и переднегруди без ног; Казахстан, Кзыл-Ординская область, сев.-зап. отроги хр. Каратау (местонахождение Кзыл-Джар); верхний мел, турон.

Описание (рис. 1, *к*, *л*). Голова крупная, поперечная. Глаза довольно маленькие. Переднеспинка в 1.2 раза больше в ширину, чем в длину, в передней 1/3 сильно сужена вперед, с дуговидно выгнутым боковым краем, в средней 1/3 почти неявственно сужена вперед, с почти прямым боковым краем, в задней трети не очень сильно дуговидно вогнутым; вдоль бокового края с бороздкой, выклинивающейся к его передней 1/5. Задние углы переднеспинки очень сильно оттянуты назад, с не очень длинными килями, которые в 4.1 раза короче переднеспинки. Передние тазики довольно крупные, расстояние между ними в 1.2 раза больше их диаметра.

Размеры в мм: длина обратного отпечатка – 9.8, ширина – 10.3; длина переднеспинки – 9.0, ширина – 10.1; вероятная длина жука – около 30–32.

Замечание. Длина жука определена по наименьшему соотношению длины тела с длиной переднеспинки, как у известных мезозойских видов подсемейства Agrypninae.

Материал. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Долин В.Г. Ископаемые формы жуков-щелкунов (Elateridae, Coleoptera) из нижней юры Средней Азии // Фауна и биология насекомых Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1973. С. 71–82.

Долин В.Г. К систематике мезозойских жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) // Палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 51–62.

Долин В.Г. Ископаемые жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae) подсемейств Negastriinae и Cardiophorinae из верхней юры Каратау // Вестн. зоол. 1976. № 2. С. 68–75.

Долин В.Г. Жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae) из верхней юры Каратау // Ископаемые насекомые мезозоя. Киев: Наук. Думка, 1980. С. 17–82.

Мартинсон Г.Г. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии // Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР. 1961. Т. 19. С. 1–332.

Dolin V., Nel A. Trois nouveaux Elateridae fossiles du Mésozoïque supérieur de Chine (Coleoptera) // Bull. Soc. entomol. France. 2002. T. 107. P. 341–346.

Chang Huali, Ren Dong, Shih Chungkun. New fossil elaterid (Coleoptera: Polyphaga: Elateridae) from Yixian Formation of western Liaoning, China // Progr. Nat. Sci. 2007. V. 17. P. 1244–1249.

Zherikhin V.V., Mostovski M.B., Vršanský P. et al. The unique Lower Cretaceous locality of Baissa and other contemporaneous insect-bearing sites in the North and West Transbaikalia // Proc. 1st Paleoentomol. Conf., Moscow, 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 185–192.

Объяснение к таблице X

Все отпечатки из местонахождения Байса, нижний мел.

Фиг. 1. Pollostelater baissensis sp. nov., голотип ПИН, № 3064/7100: прямой (1а) и обратный (1б) отпечаток.

Фиг. 2. Cryptocoelus sinitshenkovae sp. nov., голотип ПИН, № 3002/2: прямой (2а) и обратный (2б) отпечаток.

Фиг. 3. Cryptocoelus shcherbakovi sp. nov., голотип ПИН, № 4210/6417.

Фиг. 4. Cryptocoelus dolini sp. nov., голотип ПИН, № 4210/6420.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1. Cryptocoelus baissensis sp. nov., голотип ПИН, № 1989/2636, прямой (1а) и обратный (1б) отпечаток; местонахождение Байса, нижний мел.

Фиг. 2. Cryptocoelus lukashevichae sp. nov., голотип ПИН, № 3064/7102; местонахождение Байса, нижний мел.

Фиг. 3. Turonelater giganteus sp. nov., голотип ПИН, № 2383/252, обратный (3а) и прямой (3б) отпечаток; местонахождение Кзыл-Джар, верхний мел, турон.

New Click Beetles (Coleoptera: Elateridae) from the Cretaceous of Russia and Kazakhstan

A. V. Alexeev

A new tribe, two new genera, and seven new species of click beetles are described: Pollostelaterini, trib. nov., *Pollostelater baissensis*, gen. et sp. nov. from the Lower Cretaceous of Transbaikalia (Baisa locality), five new species in the genus *Cryptocoelus* Dolin et Nel *C. sinitshenkovae*, sp. nov. (Romanovka locality), *C. shcherbakovi*, sp. nov., *C. baissensis*, sp. nov., *C. lukashevichae*, sp. nov., *C. dolini*, sp. nov. (all from Baisa locality), and *Turonelater giganteus*, gen. et sp. nov. from the Turonian of Southern Kazakhstan (Kzyl-Dzhar locality).

Keywords: Coleoptera, Elateridae, Cretaceous, Transbaikalia, Kazakhstan, click beetles, new taxa.

Таблица X

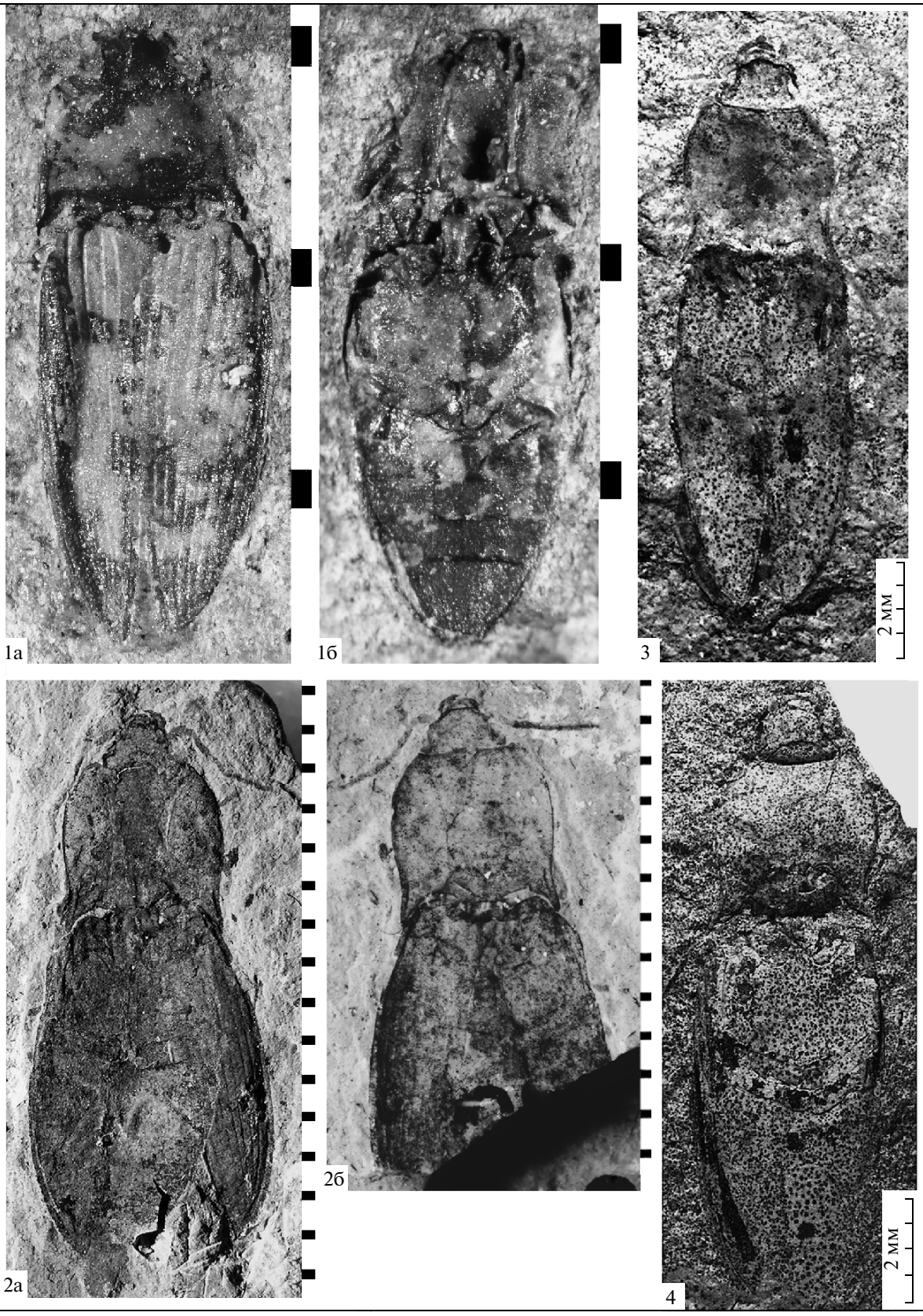
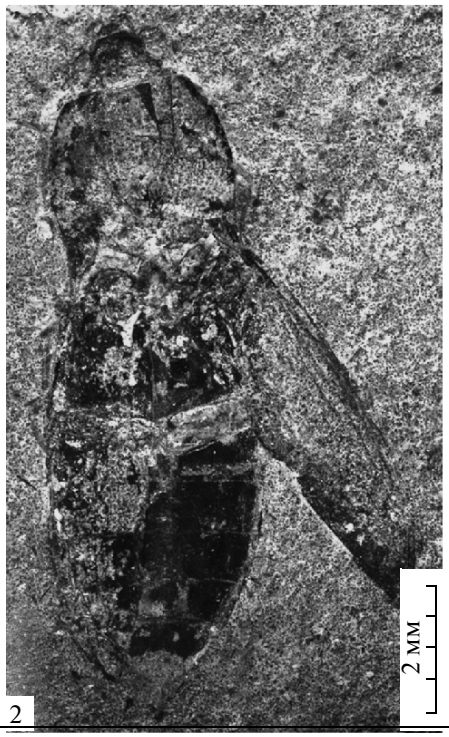


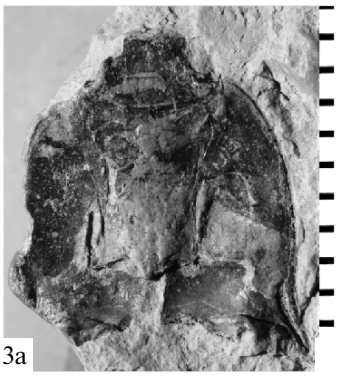
Таблица XI

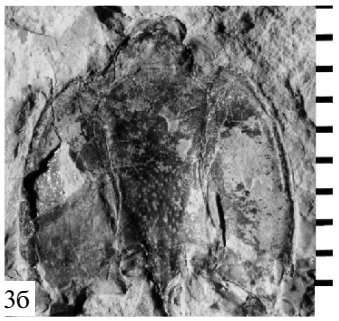
1а

2а



2


3а


3б

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 71–84

УДК 567.95:551.73(470.57)

ПЕРМСКИЕ АНОМОДОНТЫ: ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И РАССЕЛЕНИЕ ГРУППЫ

© 2011 г. А. А. Куркин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: kaa@paleo.ru

Поступила в редакцию 29.06.2010 г.
Принята к печати 05.09.2010 г.

В поздней перми высшие аномодонты – дицинодонты приобретают почти всемирное распространение. Широкое распространение делает представителей группы важным инструментом в биостратиграфии верхней перми. Проанализированы три палеобиогеографические гипотезы мест происхождения и путей распространения основных групп аномодонтов. Наиболее многочисленны остатки этих животных в Южной Африке, однако представители группы также широко представлены в Восточной Европе, Китае и Индии, интересные находки сделаны в Западной Европе, на Мадагаскаре, в Центральной Африке и Южной Америке. Анализ биогеографического распределения аномодонтов поддерживает гипотезу о двух этапах в появлении и расселении аномодонтов. На первом этапе примитивные аномодонты эволюционировали в Северном и Южном полушариях, образуя систематические группы с высоким уровнем эндемизма. На втором этапе появившиеся в Южном полушарии дицинодонты быстро эволюировали; некоторые группы, заселяя приэкваториальные области, дали вторую волну радиации, с появлением представителей ауденодонтид и дицинодонтид, которые вторично освоили высокие широты Южного полушария, проникли в Северное полушарие и образовали там новые эндемичные группы на уровне подсемейств.

Утвердилось мнение, что центр формообразования аномодонтов находился в Южной Африке (Rubidge, 1995b; Modesto et al., 1999; Modesto, Rybczynski, 2000; Modesto, Rubidge, 2000; Liu et al., 2010). Действительно, именно здесь сделаны находки, возможно, наиболее примитивных из аномодонтов и первых дицинодонтов. Из самых примитивных аномодонтов наилучшим образом сохранился Patranomodon Rubidge et Hopson, 1990. Обладая хорошим озублением обеих челюстей без заметной дифференциации и без клыка, широко открытыми снизу хоанами, очень короткой небной частью предчелюстной кости, крупными таблитчатыми костями и пр., патраномодон, несомненно, близок к дромазаврам. Б. Рубидж и Дж. Хопсон (Rubidge, Hopson, 1990) отмечали, что у патраномодона нет характерного для высших аномодонтов "открытого" челюстного сустава, позволяющего осуществлять переднезаднюю подвижность челюсти (Rubidge, Hopson, 1990). Anomocephalus Modesto, Rubidge et Welman, 1999 представляет собой еще одного недавно описанного примитивного аномодонта из Южной Африки. Этот самый крупный из известных примитивных аномодонтов тем не менее имеет уровень организации, близкий к дромазаврам, что отражено в гомодонтности озубления (правда, с увеличенными первыми резцами), сохранении достаточно крупных латеральных флангов крыловидных костей и в ряде других морфологических особенностей (Modesto et al., 1999; Modesto, Rubidge, 2000). Galechirus Broom, 1907, Galepus Broom, 1910 и Galeops Broom, 1912 часто относили к одной группе – дромазаврам (Brinkman, 1981), однако в последнее время Galeops принято выделять из этой группы и сближать с дицинодонтами (Rubidge, Hopson, 1990; Modesto et al., 1999; Modesto, Rybczynski, 2000; Kammerer, Angielczyk, 2009). Eodicynodon Barry, 1974, видимо, представляет собой самого примитивного представителя высших аномодонтов – дицинодонтов. Эта форма обладает целым рядом типично дицинодонтовых черт, таких как "открытый" челюстной сустав, отсутствие зубов на предчелюстной кости, наличие клыков или клыковидных выростов и т.д. с большим количеством примитивных особенностей: не сросшиеся предчелюстные кости, заклыковое озубление в челюстях, слабая степень поднятия скуловой дуги и ряд других черт (Barry, 1974; Rubidge, 1984, 1985, 1987; Rubidge, Oelofsen, 1981; Rubidge et al., 1994). Colobodectes Modesto et al., 2003 – примитивный дицинодонт, которого авторы считают по ряду черт строения более продвинутым, чем эодицинодон (Modesto et al., 2003). Таким образом, Patranomodon, Anomocephalus, Galechirus, Galepus из Гондваны и, возможно, Suminia getmanovi Ivakhnenko, 1994 (см. ниже) из Лавразии представляют собой самый примитивный "дромазавровый" уровень развития аномодонтов Южного полушария и, вероятно, могут быть объединены в одну систематическую группу. Eodicynodon и, возможно, Colobodectes – самые примитив-

ные среди дицинодонтов, и могут быть противопоставлены остальным как сестринская ветвь.

Параллельно с описанием новых примитивных аномодонтов Гондваны многие таксоны, описанные в Восточной Европе, Китае и на других территориях, прежде всего, дицинодонты, сводятся в синонимы к южноафриканским родам (King, 1988; Lucas, 1998, 2001, 2005a,b; Li, Sun, 2008). Однако существуют факты, плохо укладывающиеся в эту концепцию. Примитивные аномодонты обитали не только в Южной Африке, но и в Восточной Европе (Ефремов, 1940а, б; Чудинов, 1960, 1964, 1983; Ивахненко, 1994, 1996; Ивахненко и др., 1997) и, возможно, в Китае (Liu et al., 2009, 2010). Давно известные роды аномодонтов семейств Venyukoviidae Efremov, 1940 и Ulemicidae Ivachnenko, 1996 – Otsheria Tchudinov, 1960, Venyukovia Amalitzky, 1922, Ulemica Ivakhnenko, 1996 – хорошо изучены и, видимо, представляют собой древнюю эндемичную для Восточной Европы ветвь аномодонтов. Подчеркивая их своеобразие и высокий уровень специализации, М.Ф. Ивахненко выделяет эти семейства в отряд Ulemicia, противопоставляя их южноафриканской ветви отряда Dicynodontia (Ivakhnenko, 2008). Учитывая, что эти аномодонты найдены в отложениях низов средней перми (Очерский фаунистический комплекс), что, вероятно, приблизительно соответствует отложениям зоны Eodicynodon в Южной Африке, т.е. времени появления первых аномодонтов в Южном полушарии, и высокий уровень специализации представителей этих таксонов, можно предположить, что группа появляется в Северном полушарии в конце ранней перми, никак не позже, чем в Южной Африке. С другой стороны, в последних работах по разнообразию верхнепермских дицинодонтов Восточной Европы обосновывается морфологическая и систематическая обособленность некоторых форм (Куркин, 1999, 2001, 2006; Angielczyk, Kurkin, 2003b), в том числе, на уровне триб и подсемейств (Куркин, 2010), хотя ранее предполагалась их близость южноафриканским формам (Amalitzky, 1922; Sushkin, 1926; Петухов, 1992).

К сожалению, точное сопоставление биозон с характерными фаунами тетрапод Восточной Европы и Южной Африки затруднено, и обычно уверенно сопоставляется граница между зонами “Tapinocephalus” и “Pristerognathus” в Южной Африке, с одной стороны, и “Ulemosaurus svijagensis” и “Deltavjatia vjatkensis” в Восточной Европе, с другой (Голубев, 1996; Golubev, 2000, 2005). В это время в Восточной Европе происходит значительная смена таксономического состава сообществ тетрапод и появляется большое количество таксонов близких южноафриканским. Обычно это трактуется как инвазия южноафриканских форм в Восточную Европу, сопровождающаяся вымиранием многих эндемиков этого региона (Куркин, 1998; Golubev, 2000, 2005). Действительно, в это время (местонахождение Порт Котельнич) в Восточной Европе появляются первые высшие аномодонты – дицинодонты, представленные оуденодонтидами – Australobarbarus kotelnichi Kurkin, 2000 и A. platycephalus Kurkin, 2000, – формами морфологически весьма близкими к южноафриканскому роду Tropidostoma Seeley, 1889 (Kurkin, 2000). В это же время в Восточной Европе появляется Suminia Ivakhnenko, 1994 – аномодонт, которого, вопреки распространенному мнению о принадлежности к венюковиидам (Rybczynski, 2000; Fröbisch, 2008, 2009; Kammerer, Angielczyk, 2009), видимо, все-таки следует считать дромазавром, близким к южноафриканским. Общая гомодонтность озубления сближает суминию с Patranomodon (и другими дромазаврами) и особенно с Anomocephalus, у которого, как и у суминии, увеличены резцы и зубы имеют следы интенсивного стирания (Modesto et al., 1999). Если сравнить время появления морфологически близких форм австралобарбаруса и тропидостомы в комплексах тетрапод Восточной Европы и Южной Африки (Rubidge, 1995a) соответственно, окажется, что тропидостома появляется не раньше, до времени предполагаемой инвазии южноафриканской фауны в Восточную Европу, и даже не в пределах биозон во временном промежутке предполагаемого контакта фаун, а выше на целую зону – в биозоне “Tropidostoma” (рис. 1). Похожая картина окажется и при сопоставлении близких форм рода Dicynodon в Южной Африке и Восточной Европе соответственно (Lucas, 2006). Так, если в Восточной Европе эти формы появляются в зоне “Scutosaurus karpinskii”, а, возможно, и раньше – в зоне “Proelginia permiana” (Куркин, 2010), то в Южной Африке род надежно отмечен только в зоне “Dicynodon” (Rubidge, 1995a), терминальной для верхней перми Южной Африки. Вообще, если основываться на сравнении только аномодонтов в комплексах тетрапод Восточной Европы и Южной Африки, соответствие границы зон “Ulemosaurus svijagensis” и “Deltavjatia vjatkensis” скорее соответствует зонам “Tropidostoma” – “Pristerognathus”. По всей видимости, это подтверждается и сравнением возраста соответствующих пород (Catuneanu et al., 2005; Golubev, 2005) (рис. 2). Следует отметить, что даже в этом случае соответствующие группы дицинодонтов появляются в Южном и Северном полушариях практически одновременно. Иными словами, мы дважды в истории развития аномодонтов наблюдаем одновременное появление близких, но морфологически и, видимо, систематически обособленных групп сначала примитивных, а затем и продвинутых форм в Южной Африке и Восточной Европе.

Т. Кэмп предложил гипотезу, объясняющую географическую обособленность местонахождений ископаемых фаун нижнепермских пеликозавров и средне- и верхнепермских терапсид, увязав этот факт с данными по палеоклиматическим изменениям в перми и предполагаемыми морфофизиоло-

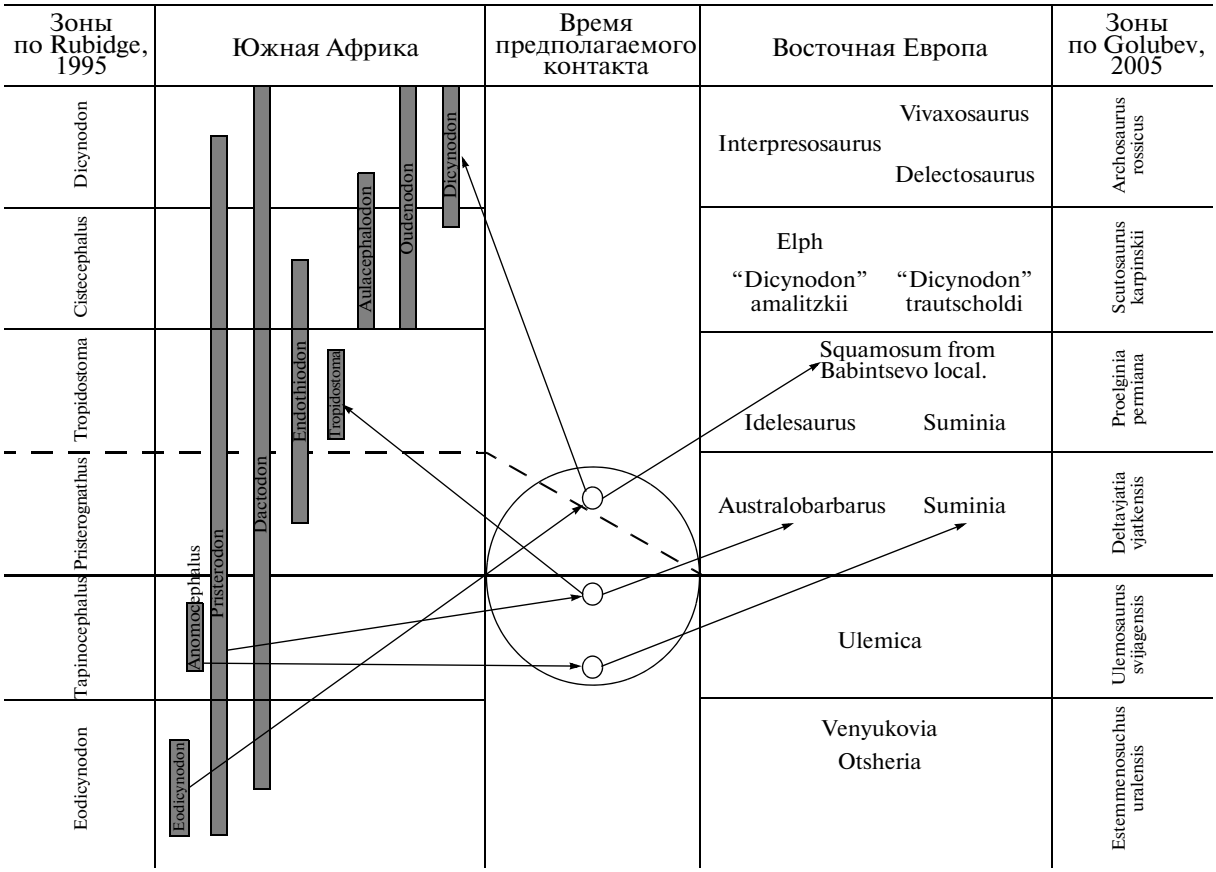


Рис. 1. Схема соответствия тетраподных зон средней – верхней перми Южной Африки и Восточной Европы. Стрелками показаны связи родственных групп. Прерывистая черта – предполагаемая граница времени контакта гондванской и лавразийской фаун.

гическими адаптациями пеликозавров и терапсид (Kemp, 2006). Следуя его логике, палеогеографическое расположение большинства местонахождений раннепермских пеликозавров соответствует экваториальному влажному и не подверженному сезонным изменениям климату, что сопрягается с примитивной рептилийной физиологией большинства пеликозавров. Расположение большинства местонахождений терапсид в более высоких широтах Южного (Южная Африка) и Северного (Восточная Европа) полушарий соответствует аридному и подверженному сезонным колебаниям климату, что сопрягается изменениями в физиологии потомков пеликозавров – терапсид. Иными словами, появление терапсид происходит в результате освоения потомками пеликозавров высоких широт, характеризующихся сезонным и зачастую засушливым климатом. Механизм такого появления терапсид можно, видимо, сравнить с упрощенной схемой появления двух новых видов в краевых зонах ареала материнского вида с последующей миграцией и формированием собственных обособленных ареалов. Таким образом, появление первых примитивных терапсид следует ожидать в приэкваториальных областях Пангеи (Северная Африка и Западная Европа), которые, по мере формирования новых "ареалов" в высоких широтах, должны были становиться экологическими и климатическими барьерами (Sidor et al., 2005) для эволюционирующих групп терапсид, со временем усиливающих уровень их эндемизма, соответственно, в Южном и Северном полушариях.

Первый сценарий появления и расселения групп аномодонтов в средней и поздней перми (рис. 3) отражает распространенные представления о Южной Африке как центре появления всех основных групп примитивных и высших аномодонтов – дицинодонтов (Rubidge, 1995b; Modesto et al., 1999). Сценарий предполагает появление примитивных групп аномодонтов, всех групп дицинодонтов уровня семейства и их радиацию в Южной Африке. В дальнейшем группы мигрировали в Северную Африку и Западную Европу, а затем осваивали Восточную Европу и Азию. Как отмечалось выше, этот сценарий плохо согласуется с находками древних примитивных и одновременно специализированных аномодонтов в средней перми Восточной Европы и сравнительно ранним или одновременным, относительно южноафриканского сообщества тетрапод,

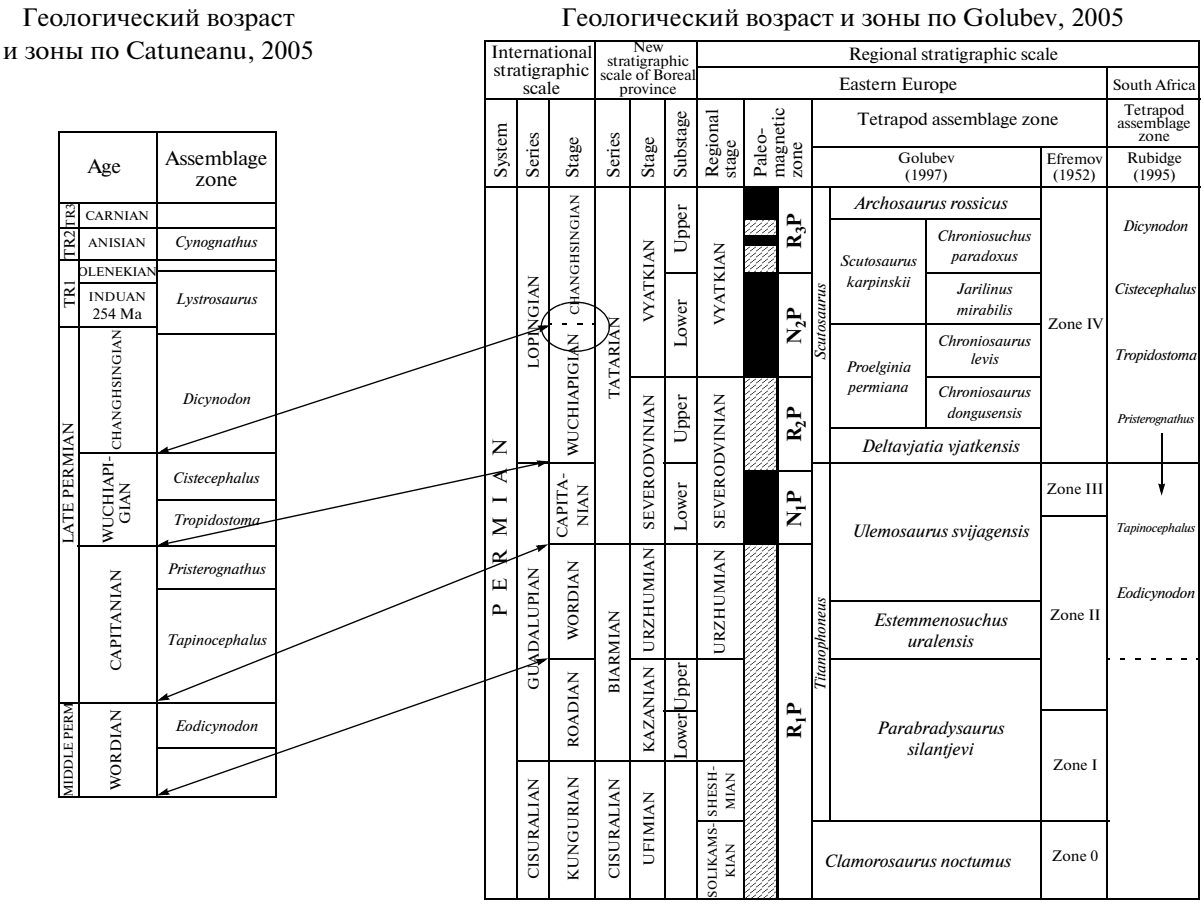


Рис. 2. Соответствие биостратиграфических зон и геологических подразделений. Стрелками показаны соответствия объемов геологических подразделений по двум схемам и предполагаемое изменение соответствия тетраподных зон Южной Африки и Восточной Европы.

появлением некоторых групп дицинодонтов в поздней перми Восточной Европы. Подобный подход к оценке событий основывается на отсутствии или очень низком уровне эндемизма пермских аномодонтов в Восточной Европе и Китае, и сведении в синонимы к южноафриканским родам многих форм Северного полушария (King, 1988; Lucas, 1998, 2001, 2005a,b; Li, Sun, 2008). По-видимому, это противоречит реально наблюдаемому уровню эндемизма аномодонтов Восточной Европы (Amalitzky, 1922; Sushkin, 1926; Ивахненко, 1994, 1996, 2008; Каландадзе, Куркин, 2000; Куркин, 1999, 2001, 2006, 2010; Kurkin, 2000; Ivakhnenko, 2008).

Основываясь на гипотезе Кэмпа, можно предложить еще два сценария появления и расселения групп аномодонтов в средней и поздней перми. Второй сценарий (рис. 4) предполагает независимое формирование групп аномодонтов в Южной Африке и Восточной Европе. Согласно гипотезе Кэмпа (см. выше), ранняя радиация терапсид могла происходить в приэкваториальных областях, что, видимо, можно сказать и об аномодонтах. Основные группы примитивных аномодонтов и дицинодонтов появляются в низких широтах, а затем осваивают высокие широты обоих полушарий. Это хорошо подтверждается известными фактами в отношении примитивных форм уровня дромазавров и улемицид (sensu Ivakhnenko, 2008), но плохо согласуется с появлением и морфологическим разнообразием высших аномодонтов – дицинодонтов. Действительно, ни в Восточной Европе, ни в Китае не известны представители многих групп, распространенных в поздней перми Южной Африки. Так, в Северном полушарии неизвестны эндотиодонтиды, цистецефалиды, миозавриды, эмидопиды, пристеродоны, многие группы “криптодонтид”, робертии, широко распространенные в южном полушарии, а дииктодон представлен одной находкой в Китае из неустановленного местонахождения (см. ниже). Кроме того, именно в Южной Африке найден, видимо, наиболее примитивный дицинодонт – Eodicynodon.

Третий сценарий (рис. 5, 6) объединяет факты по морфологическому и систематическому разнообразию аномодонтов в обоих полушариях и предполагаемое время появления этих групп. Первый этап

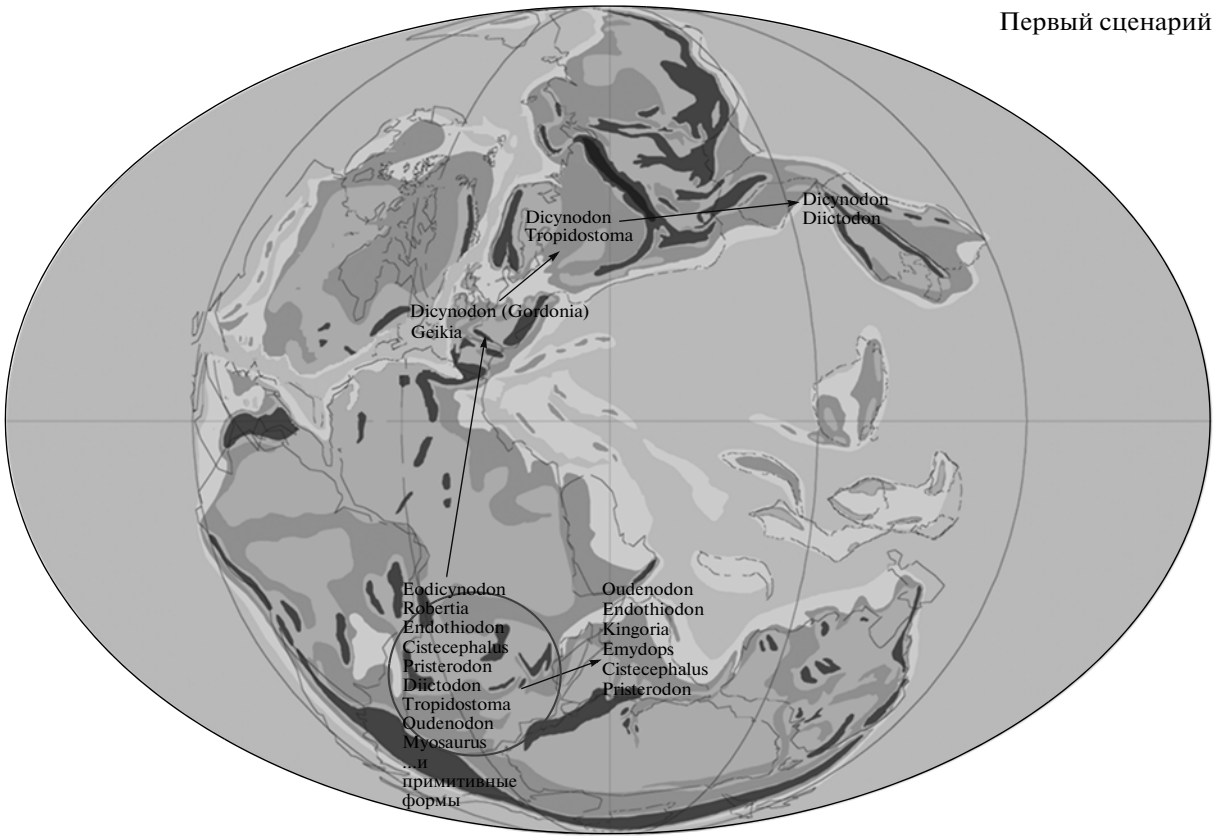


Рис. 3. Первый сценарий появления и расселения аномодонтов. Пояснения см. в тексте.

(рис. 5) предполагает появление примитивных аномодонтов или их предков в приэкваториальных областях Пангеи в ранней перми. В дальнейшем группа расселяется в высокие широты, формируя обособленные ареалы и постепенно наращивая уровень эндемизма. В результате в средней перми можно наблюдать две обособленные и малопохожие друг на друга фауны примитивных аномодонтов с высоким уровнем эндемизма в Южной Африке (Patranomodon, Anomocephalus, дромазавры) и Восточной Европе (Otsheria, Venyukovia, Ulemica) соответственно. На втором этапе (рис. 6) в Южной Африке происходит формирование специфического и в будущем весьма успешного морфологически и экологически морфотипа высших аномодонтов – дицинодонтов, характеризующегося прогрессирующей потерей зубов, переднезадней подвижностью нижней челюсти, консолидацией костей нижней челюсти, специфическими изменениями костей неба, кератинизацией покровов челюстей и рядом других морфологических особенностей. Это приводит к формированию большого разнообразия дицинодонтов в Южной Африке, часть из которых, повидимому, имея морфологическое развитие не выше уровня Eodicynodon, иммигрируют в приэкваториальные области Пангеи и, формируя там специфические морфотипы, характерные для оуденодонтид и дицинодонтид в узком смысле, преодолевают экологический и климатический барьеры исходного для предков терапсид ареала. Это позволяет новым группам расселиться в Северном полушарии и обусловливает позднее, по сравнению с другими группами в Южной Африке, их появление в Южном. Пока остается неясной природа происхождения высших дицинодонтов и почему их появление происходит в Южном, а не Северном полушарии. Особенности палеоэкологических и палеоклиматических условий формирования высших аномодонтов требуют дальнейшего изучения.

Предлагаемая гипотеза появления и распространения основных морфотипов аномодонтов может быть верифицирована путем сравнения фаун аномодонтов из областей, граничащих с двумя основными центрами разнообразия – Южной Африкой и Восточной Европой. Для Южной Африки это, соответственно, местонахождения в Центральной Африке, Индии, Мадагаскаре и Южной Америке, а для Восточной Европы – Западная Европа и Китай. Так, в первой группе, Южного полушария, следует ожидать широкого распространения южноафриканских родов, отсутствующих в Северном полушарии и отсутствие или позднее появление оудено-

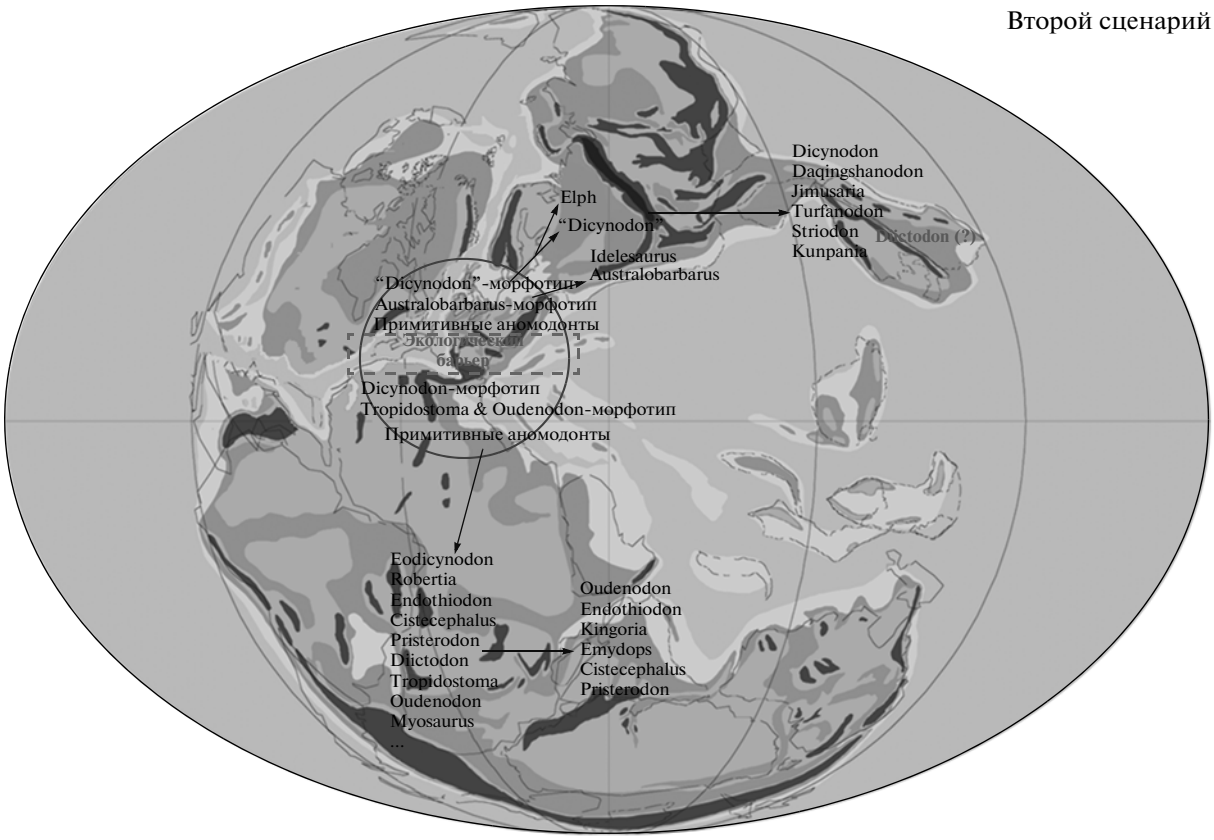


Рис. 4. Второй сценарий появления и расселения аномодонтов. Пояснения см. в тексте.

донтид и дицинодонтид в узком смысле. Также следует ожидать отсутствия групп с предполагаемым высоким уровнем эндемизма в Восточной Европе. Во второй группе, Северного полушария, следует ожидать отсутствия южноафриканских родов, распространения эндемичных для Восточной Европы групп и широкого распространения преимущественно оуденодонтид и дицинодонтид в узком смысле. Соответственно собственный эндемизм аномодонтов внутри этих групп местонахождений должен быть очень низким, возможно, не выше уровня родов или триб, а вероятность обнаружения одних и тех же видов должна быть высокой.

Богатая фауна аномодонтов южной группы местонахождений описана из Индии. Наиболее широко представлены в верхнепермской фауне Индии эндотиодонтиды. В 1972 г. Т.С. Кути был кратко описан эндотиодонтид из долины Прангита-Годавари, а также сообщалось о находке черепа мелкого дицинодонта (Kutty, 1972). Позже находки дицинодонтов из формации Кундарам были описаны С. Рэем (Ray, 2000) как известный из Южной Африки вид Endothiodon uniseries Owen, 1876 и новый вид E. mahalanobisi Ray, 2000. В 2003 г. Рэй с соавтором дают описание и определение верхнепермским дицинодонтам из местонахождений в долине Пронгита–Годовари (формация Кундарам) (Ray, Bandyopadhyay, 2003). Кроме описанных в 2000 г. эндотиодонов, они отмечают присутствие южноафриканских родов и видов Emydops platycephalus Broom et Haughton, 1917, Cistecephalus microrhinus Owen, 1876 и Pristerodon mackayi Huxley, 1868, а также плохой сохранности фрагмент затылка и теменной области, отнесенный ими к роду Kingoria sp. и очень неполный фрагмент затылка, предварительно под вопросом отнесенный к роду Oudenodon sp. Таким образом, фауна имеет отчетливый южноафриканский облик, точнее, это просто южноафриканские виды, за исключением одного эндотиодона – Endothiodon mahalanobisi. По возрасту Рэй соотносит эту фауну с фаунами южноафриканских зон "Tropidostoma" и "Cistecephalus", что вполне допускает присутствие оуденодонтид. Однако, даже если считать определение настолько плохо сохранившегося и фрагментарного материала надежным, на фоне многочисленных эндотиодонтид и примитивных пристеродонов и эмидопсов единичная находка оуденодона может свидетельствовать о редкости и более позднем появлении этого рода в Индии. По-видимому, эти данные хорошо согласуются с гипотезой о южноафриканском облике аномодонтовой фауны Индии, низком уровне эндемизма и позднем

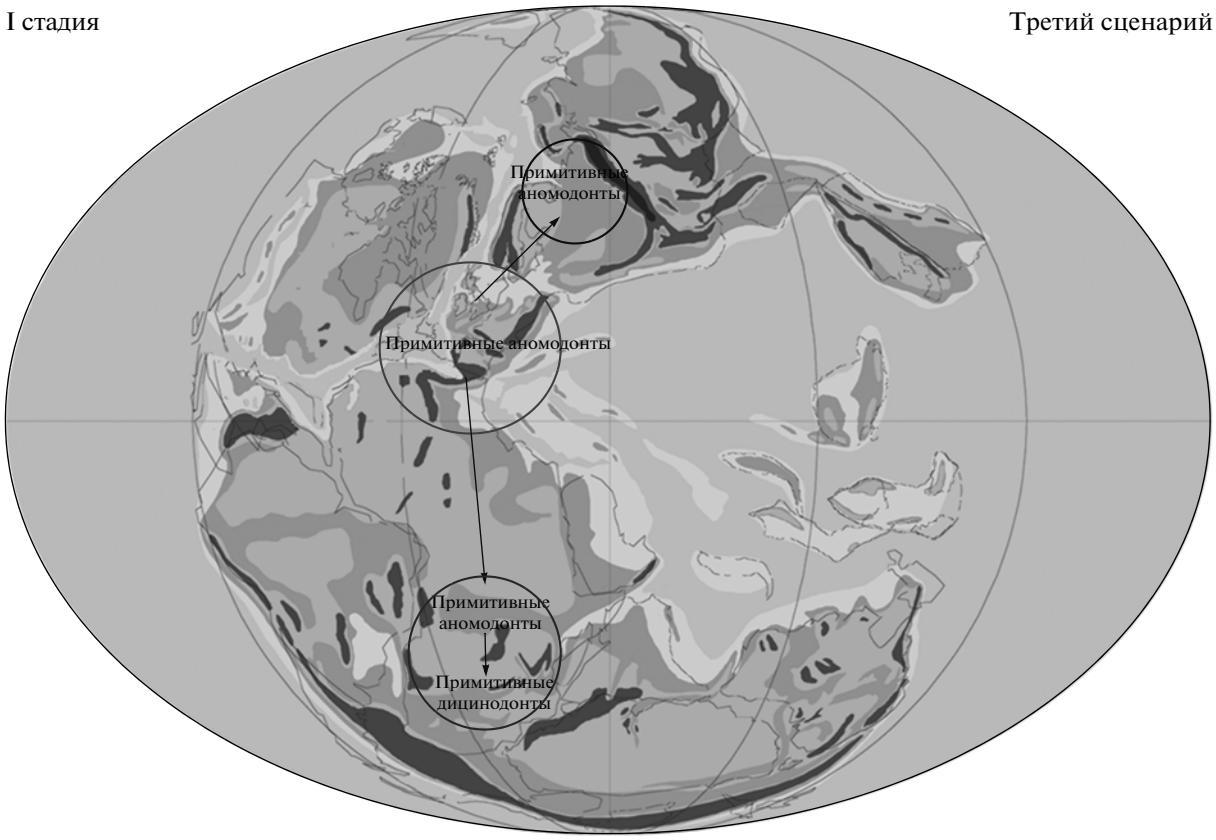


Рис. 5. Третий сценарий появления и расселения аномодонтов. Первая стадия – расселение примитивных аномодонтов. Пояснения см. в тексте.

появлении или отсутствии таких групп, как ауденодонтиды и дицинодонтиды в узком смысле.

Остатки верхнепермских дицинодонтов в отложениях Мадагаскара и Южной Америки пока весьма немногочисленны. Из Мадагаскара описан Oudenodon sakamenensis Mazin et King, 1991 по фрагментам черепа без важных с точки зрения морфологии и систематики преорбитальных, верхнечелюстных и небных частей (Mazin, King, 1991). Точное местонахождение сделанной еще в 1948 г. находки не известно. Предполагается, что череп был найден в южной части Мадагаскара, в районе между Раногира и Бененитра. Возможно, находка относится к нижней части формации Сакамена, т.е. к самым верхам перми. Среднюю часть этой формации относят уже к триасу. Пока единственной остается и находка верхнепермского дицинодонта в Южной Америке. По сообщению К. Вега, это эндотиодон из местонахождения в штате Парана в Южной Бразилии (Barberena, Araujo, 1975; Vega, 2009). Таким образом, южноамериканские и мадагаскарские верхнепермские дицинодонты имеют отчетливый южноафриканский облик, дицинодонтиды в узком смысле не найдены, а ауденодонтиды, если и присутствуют, то относятся к самым поздним пермским отложениям.

В Центральной Африке определимые остатки верхнепермских дицинодонтов найдены в Малави, Замбии, Зимбабве и Танзании (Cox, 1972; Latimer et al., 1995; Maisch, 2003, 2004, 2009; Maisch, Gebauer, 2005; Jacobs et al., 2005; Angielczyk, 2007). В Малави это две находки Oudenodon baini Owen, 1860 хорошей сохранности. Оба черепа подробно описаны в работе Л. Якобса с соавторами, где отмечена их близость южноафриканским формам (Jacobs et al., 2005). В этой работе оба черепа рассматриваются как один вид, формальное описание которому не дано – Oudenodon sp. Оба черепа происходят из верхнего костеносного слоя отложений Чивета на севере Малави и, судя по приводимым в работе рисункам (Jacobs et al., 2005, фиг. 3), отложения относятся к верхам перми, непосредственно перекрываясь триасовыми отложениями. В работе отмечается, что экз. MAL 129 имеет дорсовентральные деформации. К сожалению, не приводятся изображения черепа сбоку, и оценить степень деформаций невозможно. Однако материал из местонахождения Семин Овраг из Восточной Европы по близкому роду Idelesaurus Kurkin, 2006 показывает, что, по крайней

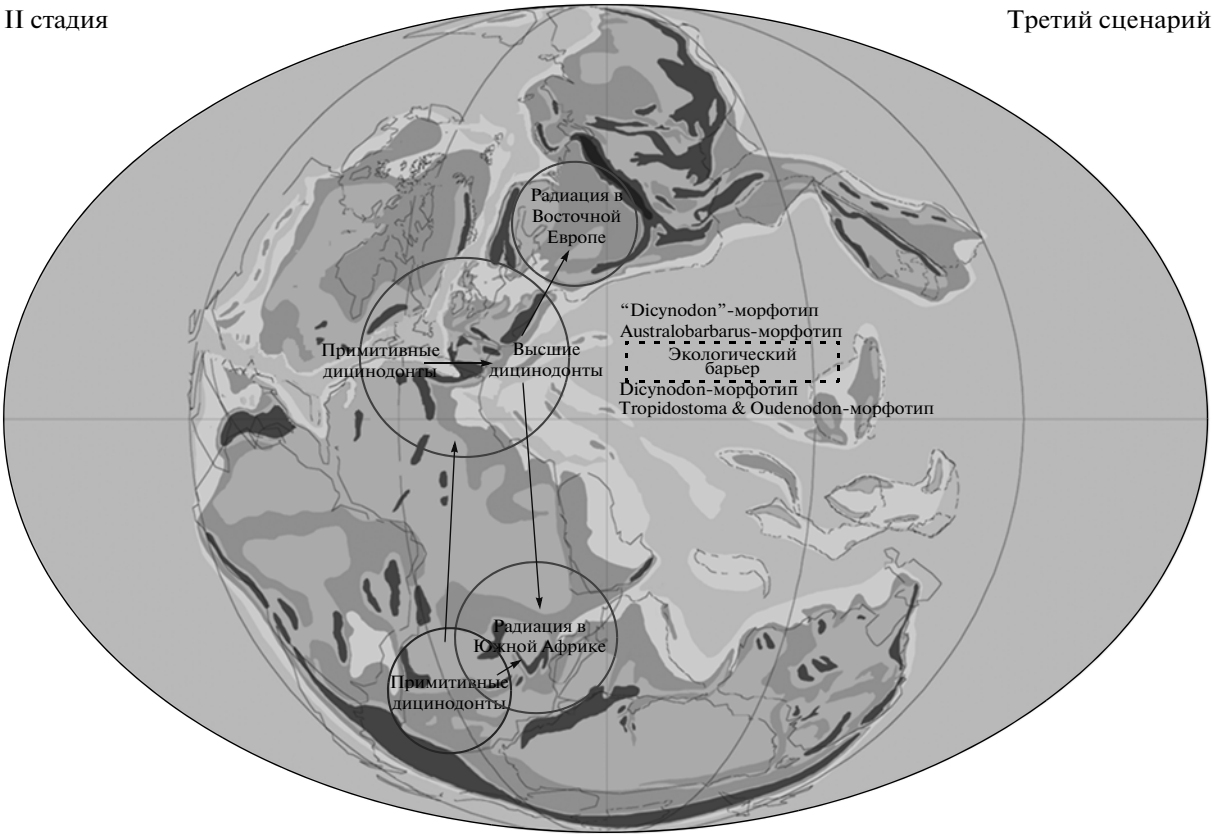


Рис. 6. Третий сценарий появления и расселения аномодонтов. Вторая стадия – расселение высших аномодонтов – дицинодонтов. Пояснения см. в тексте.

мере, иногда дорсовентральное сжатие черепа не приводит к существенным изменениям в пропорциях черепа во фронтальной плоскости. Так, типовой экземпляр ПИН, № 156/114 не имеет существенных деформаций, а экземпляр из коллекции Санкт-Петербургского университета существенно сдавлен сверху. При этом при взгляде сверху пропорции и абрис черепа практически не изменены. Обращает на себя внимание высокая степень сходства общих пропорций черепа Idelesaurus и Oudenodon sp. MAL 129 в горизонтальной (фронтальной) плоскости и, возможно, это сходство – не результат деформаций. Совместно с дицинодонтами упоминается и подробно описывается биармозухид, для которого авторы отмечают высокую степень специализации, что также может косвенно свидетельствовать о достаточно позднем появлении оуденодонтид в Малави (Jacobs et al., 2005). В целом, эта фауна относится авторами к зоне Cistecephalus (Jacobs et al., 2005). Для этих же отложений, но из более нижних слоев отмечалась находка фрагментов Endothiodon (Haughton, 1926), место хранения которых в настоящее время не известно (Jacobs et al., 2005). Остатки дицинодонтов, отнесенных также к роду Endothiodon, были описаны из провинции Ньяса в Мозамбике (Latimer et al., 1995) и района Сибунгве в Зимбабве (Cox, 1964; Bond, 1973). Также сообщалось о находке в Зимбабве дицинодонта рода Tropidostoma Seeley, 1889 (Bond, 1973). При движении на север разнообразие и эндемизм найденных дицинодонтов возрастает. Разнообразные дицинодонты описаны из Замбии (Kemp, 1975; King, 1981, 1988; King, Jenkins, 1997; Angielczyk, 2002; Botha, Angielczyk, 2007). Дицинодонты найдены в известняках Мадумабиса и наиболее примечательна находка Lystrosaurus Cope, 1870 совместно с представителями верхнепермских южноафриканских родов, на основании чего Дж. Кинг и И. Дженкинс делают вывод, что эти слои соответствуют терминальной перми и даже моложе, чем соответствующие отложения зоны Dicynodon в Южной Африке (King, Jenkins, 1997). Кроме листрозавра, из этих отложений описаны различные виды Dicynodon, в том числе, Dicynodon trigonocephalus (King, 1981), Aulacephalodon baini (King, 1988), Oudenodon baini (Botha, Angielczyk, 2007), Tropidostoma sp. (Keyser, 1973a, b; Botha, Angielczyk, 2007), Odontocyclops (Angielczyk, 2002), Pristerodon mackayi (Keyser, 1993), Rhachiocephalus, Emydops, Cistecephalus (Fröbisch, 2009) и Diictodon (Gale, 1988). Как видно из приведенного списка, в этих отложениях доминируют дицинодонтиды и оуденодонтиды, в

том числе и близкий к оуденодонтидам род Odontocyclops (Botha, Angielczyk, 2007), что и следует ожидать в терминальных отложениях перми. На первый взгляд, удивляет присутствие тропидостомы – рода, отличающегося рядом примитивных черт, в том числе наличием заклыковых зубов. В Южной Африке присутствие этого рода характеризует более древние отложения. В подробной работе, посвященной сравнительному морфологическому анализу родов Tropidostoma и Oudenodon, Дж. Бота и К. Анжельчик приходят к выводу о близком родстве обоих родов и возможной ошибочности их определения при находке остатков тропидостом, где не сохранились зубы (Botha, Angielczyk, 2007). Таким образом, остатки, отнесенные к Tropidostoma, могут оказаться Oudenodon. Впрочем, отложения могут представлять собой ряд последовательно сменявших друг друга фаун. Так, было предложено выделять три костеносных слоя – наиболее древние, содержащие остатки Diictodon feliceps, Tropidostoma microtrema, Endothiodon uniseries, Oudenodon baini, Pristerodon mackayi и Emydops sp., средние с Cistecephalus microrhinus и Emydops sp., и самые молодые, терминальные слои верхней перми с Aulacephalodon baini, Cistecephalus microrhinus, Dicynodon lacerticeps, "D." vanhoepeni, "D." roberti, Emydops sp., Odontocyclops whaitsi, Oudenodon baini, O. luangwanensis, Rhachiocephalus magnus, "Dicynodon" trigonocephalus, Lystrosaurus cf. curvatus (Drysdall, Kitching, 1963; Fröbisch, 2009). Более специфической и отличающейся от Южной Африки фауной аномодонтов характеризуются находки из долины Рухуху в Танзании и из Руанды (Haughton, 1932; Cox, 1964, 1972; Maisch, 2000, 2003, 2004, 2009; Maisch, Gebauer, 2005; Angielczyk, 2007; Botha, Angielczyk, 2007). Более древние слои формации Рухуху содержат остатки двух южноафриканских видов эндотиодонов: Endothiodon bathystoma, E. uniseries (Cox, 1964) и эндемичного рода Pachytegos Haughton, 1932 (Haughton, 1932; Cox, 1964). Более молодые, обычно соотносимые с зоной Dicynodon, слои формации Кавинга содержат остатки эндемичного рода цистецефалид Kawingasaurus Cox, 1972 (Cox, 1972), Rhachiocephalus, отнесенного к южноафриканскому виду R. magnus (Maisch, 2000, 2003, 2004), Geikia locusticeps (Maisch, Gebauer, 2005), Oudenodon baini (Botha, Angielczyk, 2007), Kingoria nowacki, несколько видов рода Dicynodon (Fröbisch, 2009), Platypodosaurus robustus (Maisch, 2004) и очень специфичный, недавно описанный род-эндемик Танзании, Katumbia Angielczyk, 2007 (Angielczyk, 2007; Maisch, 2009). Многочисленные виды Megacyclops и Neomegacyclops ныне рассматриваются как синонимы Rhachiocephalus (King, 1988). Остатки, отнесенные к Geikia Newton, 1893, изначально описывались как Dicynodon locusticeps (von Huene, 1942), однако в дальнейшем была принята близость этого вида к гейкиидам, а последних к оуденодонтидам (Rowe, 1980), и М. Маиш и Е. Гебауэр признали его синонимом Geikia. Из этих же отложений был описан Pelanomodon tuberosus (von Huene, 1942). Маиш и Гебауэр установили, что Geikia locusticeps является ювенильной особью Pelanomodon tuberosus и, таким образом, последнего также следует признавать Geikia locusticeps (Maisch, Gebauer, 2005). Большой интерес представляет собой недавно описанный новый дицинодонт Katumbia parringtoni (Angielczyk, 2007). Этот дицинодонт изначально описывался как Cryptocynodon parringtoni (von Huene, 1942), затем его относили к Pristerodon (King, 1988) и Diictodon (Maisch, 1995), однако Анжельчик показал, что этот материал не может быть отнесен ни к одному из этих родов и должен быть выделен в новый род. Это некрупный дицинодонтид, целым рядом черт напоминающий представителей эндемичного для Восточной Европы подсемейства Elphinae (Куркин, 2010). Прежде всего, это резко укороченная преорбитальная часть черепа с некрупным клыком, расположенным на уровне передней трети глазницы. Тем не менее, этот дицинодонт, несомненно, представляет собой отдельную, хотя, возможно, и близкую к Elph Kurkin, 1999 форму; различия в строении нижней челюсти подтверждают это (Куркин, 2010). Анжельчик не определил точного положения этого рода в общей системе, хотя в кладистическом анализе он занимает положение рядом с такими родами из Восточной Европы, как Elph и Interpresosaurus Kurkin, 2001, и все три рода занимают позицию сестринских таксонов по отношению к дицинодонтидам и оуденодонтидам в широком смысле (Куркин, 2010). В более поздних работах Анжельчик оставляет положение рода неопределенным (Kammerer, Angielczyk, 2009). Возможно, все три рода (Elph, Interpresosaurus и Katumbia) представляют собой естественную группу специфических дицинодонтов семейственного уровня наравне с дицинодонтидами и оуденодонтидами. Platypodosaurus robustus, к сожалению, представлен только постраниальными остатками, но, по мнению Маиша, не является рахиоцефалидом (Maisch, 2004).

Из приведенного краткого обзора верхнепермских дицинодонтов Центральной Африки хорошо видно, что наиболее древние слои, как правило, содержат типичных южноафриканских эндотиодонтид с возможным эндемичным, но близким родом в наиболее удаленных на север областях (Pachytegos из Руанды). Более молодые слои содержат дицинодонтид и разнообразных оуденодонтид, причем в некоторых случаях можно с большой долей вероятности считать, что они присутствуют в терминальных слоях верхней перми. Разнообразие оуденодонтид оказывается чуть ли не большим, чем в Южной Африке, а уровень эндемизма возрастает по мере удаления на север. При этом в фаунах всегда присутствуют типично южноафриканские дицинодонты, такие как Diictodon, Emydops или цистецефалиды. Наконец, наиболее северная, хорошо изученная, фауна дицинодонтов южного полушария из

Танзании содержит большое количество дицинодонтид и разнообразных оуденодонтид, при этом имеет общий род с Западной Европой (Geikia), и специфического некрупного дицинодонтида (Katumbia), возможно, близкого к Восточноевропейским формам. Изложенные факты хорошо соответствуют обсуждаемой гипотезе расселения аномодонтов.

Количество находок пермских аномодонтов в Западной Европе невелико, и все они сосредоточены в Шотландии в отложениях в провинции Элгин. Прежде всего, это своеобразная форма Geikia elginensis. Первое описание было дано И. Ньютоном, и тогда же высказана идея о близости гейкии к листрозавру (Ptychognathus) (Newton, 1893). Затем, однако, утвердилось мнение о родстве Geikia elginensis с криптодонтидами (Rowe, 1980) или аулацефалодонтидами, а не листрозавридами (Cruickshank, Keyser, 1984). Вторая описанная из песчаников Элгин форма – Gordonia Newton, 1893; было выделено четыре вида (Newton, 1893), в дальнейшем сведенных в синонимы к G. traquairi, который был отнесен в род Dicynodon (King, 1988). В недавней работе Н. Кларка приведено изображение дицинодонта из песчаников Элгин, полученное методом томографирования (Clark, 1999). Хотя работа посвящена методам томографирования, а не морфологии дицинодонтов, приведенное изображение, по-видимому, дает представление об общей морфологии недеформированного черепа из этих отложений. Обращает на себя внимание субтреугольная форма черепа во фронтальной плоскости, относительно небольшая длина преорбитальной части черепа и в значительной степени ориентированные вперед глазницы. Эти особенности характерны для Australobarbarus и, возможно, свидетельствуют о том, что перед нами близкая форма, относящаяся к оуденодонтидам в широком смысле. В работе эта форма определена как Dicynodon sp., что при существующей путанице в классификации видов рода и неоднозначности его диагноза (Angielczyk, Kurkin, 2003a), практически ничего не дает в определении истинного положении формы в системе дицинодонтов. Интересно отметить, что Кинг допускала возможность отнесения одной из описанных Ньютоном форм, лишенной клыков, к роду Oudenodon (King, 1988). Отложения в районе Элгин, как правило, относят к самым верхам перми (Walker, 1973; Rowe, 1980; Benton, Walker, 1984) и, таким образом, нам ничего не известно об облике и составе ранних фаун аномодонтов в Западной Европе.

К настоящему времени богатая фауна аномодонтов описана из Китая. Обращает на себя внимание, что разнообразие аномодонтов в Китае отчасти напоминает таковое Восточной Европы. Из Китая описан очень примитивный аномодонт Biseridens Li et Cheng, 1997, изначально описанный как эотитанозухид (Li, Cheng, 1997; Li, 2001; Li, Sun, 2008), с некоторыми чертами, напоминающими представителей восточноевропейских улемицид. Здесь отсутствуют примитивные дицинодонты, даже уровня тропидостомы, и достаточно разнообразны высшие дицинодонты. К настоящему времени были описаны несколько эндемичных родов (Jimusaria Sun, 1963, Turfanodon Sun, 1973, Kunpania Sun, 1978, Stryodon Sun, 1978, Daqingshanodon Zhu, 1989) и два вида Dicynodon (D. tienshanensis Sun, 1973, D. suanensis Li, Cheng et Li, 2000). В дальнейшем эти роды последовательно сводились в синонимы рода Dicynodon: сначала Jimusaria и Turfanodon (King, 1988), затем Kunpania и Stryodon (Lucas, 2001) и, наконец, Daqingshanodon (Lucas, 1998, 2001, 2005a). Как уже упоминалось выше, объем и диагноз рода Dicynodon в настоящее время настолько размыты, что отнесение этих форм к Dicynodon никак не проясняет картину, а скорее, наоборот, запутывает ее. В последней сводке по ископаемым рептилиям Китая сохранен родовой статус Daqingshanodon, Kunpania и Stryodon (Li, Sun, 2008). По-видимому, впредь до полной ревизии рода Dicynodon стоило бы сохранить родовой статус и остальных описанных форм, что существенно облегчает их использование в работе. Так, например, Jimusaria имеет определенное сходство по форме и пропорциям черепа с оуденодонтидами в широком смысле и, возможно, имеет более близкие связи с восточноевропейскими формами. А. Сан допускал более тесную связь как минимум северных районов Китая с восточноевропейскими фаунами верхней перми (Sun, 1980). Отдельного внимания заслуживает D. tienshanensis (Sun, 1973), ныне рассматриваемый как другой род и вид, тот же, что и в Южной Африке – Diictodon feliceps (Angielczyk, Sullivan, 2008; Li, Sun, 2008). Это тем более удивительно, что в целом фауна аномодонтов Китая хорошо укладывается в предлагаемую гипотезу: отсутствуют типично южноафриканские формы, многочисленны и разнообразны дицинодонтиды и, возможно, оуденодонтиды, угадываются определенные черты сходства с восточноевропейской фауной примитивных и продвинутых аномодонтов. Присутствие в Китае не просто южноафриканского рода, но даже вида, пока представляет неразрешимую задачу. Диктодоны широко распространены в Южном полушарии (Гондвана) и, обычно, легко определимы, в том числе, по очень характерной вырезке на верхнечелюстной кости. Их появление в Китае с необходимостью требует присутствия и, как минимум, в Восточной Европе, где, возможно, они не попадают в палеонтологическую летопись, например, из-за редкости типичных местообитаний или вытеснения их из привычных экологических ниш сходными по размеру и, возможно, биологии эльфинами. По крайней мере, в Танзании, где найден, возможно, близкий к эльфинам род Katumbia, диктодоны также не обнаружены, хотя широко распространены не только в Южной, но и Центральной Африке (например, в Замбии). Другим объяснением этому факту могло бы

быть предположение, что китайский дииктодон происходит из той части континентального Китая, который в перми представлял собой часть Гондваны, а не Лавразии. Однако достаточно северное положение местонахождения этого вида, кажется, противоречит этому. Впрочем, надо отметить, что точное местонахождение и горизонт неизвестны (Li, Sun, 2008, с. 383), т.е. вопрос этот может быть решен только повторными находками дииктодона на территории Китая.

В завершение, необходимо упомянуть о находках дицинодонтов в Лаосе. Ныне эти находки определяются как Dicynodon sp. (Battail, 2009) и, видимо, относятся к самым верхам перми, особенно учитывая то, что ранее их считали принадлежащими Lystrosaurus.

Во время написания этой работы из печати вышла статья Дж. Фрёбиша, посвященная анализу стратиграфического и биогеографического распределения фаун аномодонтов в мире с помощью математических методов анализа (Fröbisch, 2009). В настоящее время, это наиболее полный обзор аномодонтовых фаун с обширным списком литературы. Анализ не ограничивается только пермскими, но включает в себя и триасовые фауны. В некоторых случаях выводы автора соответствуют принятой в настоящей работе гипотезе происхождения и распространения аномодонтов. Так, например, подтверждается высокая степень близости южноафриканской и индийской аномодонтовых фаун, обособленность аномодонтов в Танзании, определенная схожесть танзанийской и западноевропейской фауны, высокий уровень эндемизма восточноевропейской фауны и ряд других заключений (Fröbisch, 2008, 2009). При том, и это признает Фрёбиш, значительное, если не решающее, значение при математическом анализе имеет четкая и хорошая проработанность системы и ясное понимание объема и соподчиненности всех используемых таксонов. Значительное влияние может оказывать включение в анализ слабоизученных фаун с единичными таксонами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных по разнообразию, палеобиогеографическому распределению и относительному возрасту пермских аномодонтов поддерживает гипотезу об их независимой эволюции в средней перми в Южном и Северном полушариях. Южная Африка является наиболее вероятным регионом происхождения и ранней радиации многих групп дицинодонтов. Появление двух групп высших дицинодонтов – дицинодонтид и ауденодонтид связано с высокими широтами, и их инвазия в высокие широты Северного и Южного полушарий происходит одновременно. При этом уровень эндемизма на протяжении верхней перми в этих группах растет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубев В.К. Наземные позвоночные // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 381–389.

Ефремов И.А. О составе северодвинской фауны пермских амфибий и рептилий из раскопок В.П. Амалицкого // Докл. АН СССР. 1940а. Т. 27. № 8. С. 893–896.

Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940б. Т. 10. Вып. 2. 156 с.

Ивахненко М.Ф. Новый позднепермский дромазавр (Anomodontia) из Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1994. № 1. С. 77–84.

Ивахненко М.Ф. Примитивные аномодонты-венюковии поздней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 77–84.

Ивахненко М.Ф. Подкласс Theromorpha // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 101–184.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. С. 1–216 (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).

Каландадзе Н.Н., Куркин А.А. Новый пермский дицинодонт и проблема происхождения каннемейероидей // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 60–68.

Куркин А.А. Аномодонты в комплексах наземных тетрапод поздней перми Восточной Европы // Геология и геоэкология Урала и Поволжья. Тез. докл. Межд. научн. конф. Саратов: Гос. учебн.-научн. центр “Коледж”, 1998. С. 33–34.

Куркин А.А. Новый дицинодонтид из раскопок на Малой Северной Двине // Палеонтол. журн. 1999. № 3. С. 87–92.

Куркин А.А. Новые позднепермские дицинодонты вязниковского комплекса наземных тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2001. № 1. С. 53–60.

Куркин А.А. Новый дицинодонт (Anomodontia, Eotheriapsida) из верхнепермских отложений Татарстана // Палеонтол. журн. 2006. № 4. С. 81–84.

Куркин А.А. Позднепермские дицинодонты Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 72–80.

Петухов С.В. Первая находка остатков дицинодонта рода Daptocephalus в пограничных отложениях перми и триаса Московской синеклизы // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1992. Т. 67. Вып. 3. С. 131.

Чудинов П.К. Верхнепермские терапсиды Ежовского местонахождения // Палеонтол. журн. 1960. № 4. С. 81–94.

Чудинов П.К. Надсемейство Venyukoviidae // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринов. М.: Наука, 1964. С. 287–288.

Чудинов П.К. Ранние терапсиды // Тр. Палеонтол. ин-та АНСССР. 1983. Т. 202. С. 1–230.

Amalitzky V. Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian on North Dvina // Изв. Росс. акад. наук. 1922. Т. 25. № 6. С. 1–12.

Angielczyk K.D. Redescription, phylogenetic position, and stratigraphic significance of the dicynodont genus Odonto-

cyclops (Synapsida: Anomodontia) // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 6. P. 1047–1059.

Angielczyk K.D. New specimens of Tanzanian dicynodont "Cryptocynodon" parringtoni von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny // J. Vertebr. Paleontol. 2007. V. 27. № 1. P. 116–131.

Angielczyk K.D., Kurkin A.A. Has the utility of Dicynodon for Late Permian terrestrial biostratigraphy been overstated? // Geology. 2003a. V. 31. № 4. P. 363–366.

Angielczyk K.D., Kurkin A.A. Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaean biogeography // Zool. J. Linn. Soc. 2003b. V. 139. P. 157–212.

Angielczyk K.D., Sullivan C. Diictodon feliceps (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a pangaean distribution // J. Vertebr. Paleontol. 2008. V. 287. № 3. P. 788–8021.

Barberena M.C., Araujo D.C. Tetrapods fosiles de Sudamerica y deriva continental // Tacuman Actas. 1975. V. 1. P. 497–504.

Barry T.H. A new dicynodont ancestor from the Upper Ecca (Lower Middle Permian) of South Africa // Ann. S. Afr. Mus. 1974. V. 64. P. 117–136.

Battail B. Late Permian dicynodont fauna from Laos // Geol. Soc. London. Spec. Publ. 2009. V. 315. P. 33–40.

Benton M.J., Walker A.D. Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo-Triassic reptiles from Elgin, north-east Scotland // Palaeontology. 1984. V. 28. Pt. 2. P. 207–234.

Bond G. The palaeontology of Rhodesia // Bull. Geol. Surv. Rhodesia. 1973. V. 70. P. 1–121.

Botha J., Angielczyk K.D. An integrative approach to distinguishing the Late Permian dicynodont species Oudenodon baini and Tropidostoma microtrema (Therapsida: Anomodontia) // Palaeontology. 2007. V. 50. Pt. 5. P. 1175–1209.

Brinkman D. The structure and relationships of the dromasaurs (Reptilia: Therapsida) // Breviora. 1981. № 465. P. 1–34.

Catuneanu O., Wopfner H., Eriksson P.G. et al. The Karoo basins of south-central Africa // J. Afr. Earth Sci. 2005. V. 43. P. 211–253.

Clark N.D.L. The Elgin Marvel // OUGS J. 1999. V. 20. № 2. P. 16–18.

Cox C.B. On the palate, dentition, and classification of the fossil reptile Endothiodon and related genera // Amer. Mus. Novit. 1964. № 2171. P. 1–25.

Cox C.B. A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania // Studies in vertebrate evolution / Eds. K.A. Joysey, T.S. Kemp. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1972. P. 173–189.

Cruickshank A.R.I., Keyser A.W. Remarks on the genus Geikia Newton, 1893, and its relationships with other dicynodonts (Reptilia: Therapsida) // Trans. Geol. S. Afr. 1984. V. 87. № 1. P. 35–39.

Drysdall A.R., Kitching J.W. A re-examination of the Karoo succession and fossil localities of part of the Upper Luangwa Valley // Mem. Geol. Surv. North Rhodesia. 1963. V. 1. P. 1–62.

Gale T.M. Comments on a "nest" of juvenile dicynodont reptiles // Modern Geol. 1988. V. 13. P. 119–124.

Golubev V.K. The faunal assemblages of Permian terrestrial vertebrates from Eastern Europe // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 211–224.

Golubev V.K. Permian tetrapod stratigraphy // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 2005. № 30. P. 95–99.

Fröbisch J. Global taxonomic diversity of anomodonts (Tetrapoda, Therapsida) and the terrestrial rock record across the Permian-Triassic boundary // Plos One. 2008. V. 3. P. 1–14.

Fröbisch J. Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas // Earth-Sci. Rev. 2009. V. 95. P. 119–157.

Haughton S.H. On the Karoo vertebrates from Nyasaland // Trans. Geol. Soc. S. Afr. 1926. V. 29. P. 69–83.

Haughton S.H. On a collection of Karroo vertebrates from Tanganyika Territory // Quart J. Geol. Soc. London. 1932. V. 88. P. 634–671.

Huene F. von. Die Anomodontier des Ruhuhu-Gebietes in der Tübinger Sammlung // Palaeontogr. Abt. A. 1942. Bd 94. S. 154–184.

Ivakhnenko M.F. Cranial morphology and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 9. P. 859–995.

Jacobs L.L., Winkler D.A., Newman K.D. et al. Therapsids from the Permian Chiweta beds and age of the Karroo supergroupe in Malawi // Palaeontol. Electronica. 2005. V. 8. № 1. 23 p.

Kammerer C.F., Angielczyk K.D. A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids // Zootaxa. 2009. № 2018. P. 1–24.

Kemp T.S. Vertebrate localities in the Karroo System of the Luangwa Valley, Zambia // Nature. 1975. V. 254. P. 415–416.

Kemp T.S. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis // J. Evol. Biol. 2006. V. 19. № 4. P. 1231–1247.

Keyser A.W. A re-evaluation of the genus Tropidostoma Seeley // Palaeontol. Afr. 1973a. V. 16. P. 25–33.

Keyser A.W. A preliminary study of the type area of the Cistecephalus zone of the Beaufort series, and a revision of the anomodont family Cistecephalidae // Dep. Mines Geol. Surv. 1973b. Mem. 62. P. 1–66.

Keyser A.W. A re-evaluation of the smaller Endothiodontidae // Mem. Geol. Surv. S. Afr. 1993. V. 82. P. 1–53.

King G.M. The functional anatomy of a Permian dicynodont // Phil. Trans. Roy. Soc. London B. 1981. V. 291. № 1050. P. 243–322.

King G.M. Anomodontia // Encyclopedia of Paleoherpetology. Stuttgart, N.Y.: G. Fischer Verl., 1988. P. 1–174.

King G.M., Jenkins I. The dicynodont Lystrosaurus from the Upper Permian of Zambia: evolutionary and stratigraphical implications // Palaeontology. 1997. V. 40. Pt. 1. P. 149–156.

Kurkin A.A. New dicynodonts from the Upper Permian of the Vyatka Basin // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 203–210.

Kutty T.S. Permian reptilian fauna from India // Nature. 1972. V. 237. № 5356. P. 462–463.

Latimer E., Gow C.E., Rubidge B.S. Dentition and feeding niche of Endothiodon (Synapsida: Anomodontia) // Palaeontol. Afr. 1995. № 32. P. 75–82.

Li J. The most primitive lower tetrapod fauna in China // Sci. China. Ser. D. 2001. V. 44. № 1. P. 47–51.

Li J.-L., Cheng Z.W. First discovery of eotitanosuchian (Therapsida, Synapsida) of China // Vertebr. PalAsiat. 1997. V. 35. № 4. P. 268–282.

Li J., Sun A. Subclass Synapsida // The Chinese fossil reptiles and their kin / Eds. J. Li, X. Wu, F. Zhang. Beijing: Sci. Press, 2008. P. 379–409.

Liu J., Rubidge B., Li J. New basal synapsid supports Laurasian origin for therapsids // Acta Palaeontol. Pol. 2009. V. 54. № 3. P. 393–400.

Liu J., Rubidge B., Li J. A new specimen of Biseridens qilianicus indicates its phylogenetic position as the most basal anomodont // Proc. R. Soc. London. Ser. B. 2010. V. 277. P. 285–292.

Lucas S.G. Toward a tetrapod biochronology of the Permian // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 1998. № 12. P. 71–91.

Lucas S.G. Chinese Fossil Vertebrates. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001. 375 p.

Lucas S.G. Age and correlation of Permian tetrapod assemblages from China // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 2005a. № 30. P. 187–191.

Lucas S.G. Dicynodon (Reptilia: Therapsida) from the Upper Permian of Russia: biochronologic significance // New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull. 2005b. № 30. P. 192–196.

Lucas S.G. Global Permian tetrapod biostratigraphy and biochronology // Geol. Soc. London. Spec. Publ. 2006. V. 265. P. 65–93.

Maisch M.W. Taxonomic revision of Cryptocynodon parringtoni v. Huene 1942 (Therapsida, Dicynodontia) from the Late Permian of Tanzania // N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh. 1995. V. 10. P. 594–604.

Maisch M.W. Observation on Karroo vertebrates. Part 1. The taxonomic status of Rhachiocephalus usiliensis (von Huene, 1942) (Therapsida, Dicynodontia) from the Upper Permian Kawinga formation of Tanzania // N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh. 2000. V. 1. P. 15–28.

Maisch M.W. Lower jaw morphology and jaw adductor musculature of giant Permian dicynodont Rhachiocephalus Seeley, 1898 (Therapsida) from the Late Permian of Tanzania // Geol. et Palaeontol. 2003. № 37. P. 89–106.

Maisch M.W. Postcranial morphology of Rhachiocephalus Seeley, 1898 (Therapsida: Dicynodontia) from the Late Permian of Tanzania and the status of Platypodosaurus robustus Owen, 1880 // Geol. et Palaeontol. 2004. V. 38. P. 161–175.

Maisch M.W. The small dicynodont Katumbia parringtoni (von Huene, 1942) (Therapsida: Dicynodontia) from the Upper Permian Kawinga Formation of Tanzania as gorgonopsian prey // Palaeodiversity. 2009. V. 2. P. 279–282.

Maisch M.W., Gebauer E.V.I. Reappraisal of Geikia locusticeps (Therapsida: Dicynodontia) from the Upper Permian of Tanzania // Palaeontology. 2005. V. 48. Pt. 2. P. 309–324.

Mazin J.M., King G.M. The first dicynodont from the Late Permian of Malagasy // Palaeontology. 1991. V. 34. Pt. 4. P. 837–842.

Modesto S., Rubidge B. A basal anomodont therapsid from the Lower Beaufort group, Upper Permian of South Africa // J. Vertebr. Paleontol. 2000. V. 20. № 3. P. 515–521.

Modesto S., Rubidge B., Vissr I., Welman J. A new basal dicynodont from the Upper Permian of South Africa // Palaeontology. 2003. V. 46. Pt. 1. P. 211–223.

Modesto S., Rubidge B., Welman J. The most basal anomodont therapsid and primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts // Proc. R. Soc. London. 1999. V. 266. P. 331–337.

Modesto S.P., Rubidge B.S., Welman J. A new dicynodont therapsid from lowermost Beaufort Group, Upper Permian of South Africa // Can. J. Earth Sci. 2002. V. 39. P. 1755–1765.

Modesto S., Rybczynski N. The amniote faunas of the Russian Permian: implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography // The age of dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 17–34.

Newton E.T. On some new reptiles from the Elgin sandstones // Phil. Trans. R. Soc. London B. 1893. V. 184. P. 431–503.

Ray S. Endothiodont dicynodonts from the Late Permian Kundaram formation, India // Palaeontology. 2000. V. 43. Pt. 2. P. 375–404.

Ray S., Bandyopadhyay S. Late Permian vertebrate community of the Pranhita – Godavari valley, India // J. Asian Earth Sci. 2003. V. 21. P. 643–654.

Rowe T. The morphology, affinities and age of the dicynodont reptile Geikia elginensis // Aspects of vertebrate history: Essays in honor of Edwin Harris Colbert / Ed. L.L. Jacobs. Flagstaff: Mus. North. Arizona Press, 1980. P. 269–294.

Rubidge B.S. The cranial morphology and palaeoenvironment of Eodicynodon Barry (Therapsida: Dicynodontia) // Navors. Nasion Mus. Bloemfontein. 1984. V. 4. Pt. 14. P. 325–402.

Rubidge B.S. The first record of a complete snout of the primitive dicynodon Eodicynodon oosthuzeni, Barry 1974 (Therapsida: Dicynodontia) // Navors. Nasion Mus. Bloemfontein. 1985. V. 4. Pt. 17. P. 501–509.

Rubidge B.S. South Africa's oldest land-living reptiles from the Ecca-Beaufort transition in the southern Karoo // Suid-Afrik. Tydskr. Wetenskap. 1987. V. 83. P. 165–166.

Rubidge B.S. Biostratigraphy of the Beaufort group (Karoo supergroupe) // Geol. Surv. S. Afr. Biostratigr. Ser. 1995a. № 1. P. 1–46.

Rubidge B.S. Did mammals originate in Africa? // Sidney Haughton Memor. Lect. 1995b. № 4. P. 4–5.

Rubidge B.S., Hopson J.A. A new anomodont therapsid from South Africa and its bearing on the ancestry of Dicynodontia // Suid-Afrik. Tydskr. Wetenskap. 1990. V. 86. P. 43–45.

Rubidge B.S., King G.M., Hancox P.J. The postcranial skeleton of the earliest dicynodont synapsid Eodicynodon from the Upper Permian of South Africa // Palaeontology. 1994. V. 37. Pt. 2. P. 397–408.

Rubidge B.S., Oelofsen B.W. Reptilian fauna from Ecca rocks near Prince Albert, South Africa // S. Afr. J. Sci. 1981. V. 77. P. 425–426.

Rybczynski N. Cranial anatomy and phylogenetic position of Suminia getmanovi, a basal anomodont (Amniota: Therapsida) from the Late Permian of Eastern Europe // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 130. P. 329–373.

Sidor C.A., O'Keefe F.R., Damiani R. et al. Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea // Nature. 2005. V. 434. P. 886–889.

Sun A. A new species of Dicynodon from Sinkiang // Vertebr. PalAsiat. 1973. V. 11. № 1. P. 52–58.

Sun A. Late Permian and Triassic terrestrial tetrapods of North China // Vertebr. PalAsiat. 1980. V. 18. № 2. P. 100–110.

Sushkin P.P. Notes on the pre-jurassic tetrapoda from Russia // Palaeontol. Hung. 1926. V. 1. P. 323–344.

Vega C. Dicynodonts of South America: an overview of morphology and cladistic relationships // J. Vertebr. Paleontol. 2009. V. 29. Suppl. № 3. P. 195A.

Walker A.D. The age of Cuttie's Hillock Sandstone (Permo-Triassic) of the Elgin area // Scott. J. Geol. 1973. V. 9. № 3. P. 177–183.

Permian Anomodonts: Paleobiogeography and Distribution of the Group

A. A. Kurkin

In the Late Permian, higher anomodonts, dicynodonts, reached an almost global distribution. The wide distribution makes this group an important tool in Upper Permian biostratigraphy. Three paleobiogeographic hypotheses for the center of the origin and migration pathways of the major anomodont groups are analyzed. Remains of these animals are most abundant in South Africa; however, they are also widespread in Eastern Europe, China, and India; interesting materials come from Western Europe, Madagascar, Central Africa, and South America. Biogeographic distribution of anomodonts supports the hypothesis of two stages in the origin and distribution of anomodonts. At the first stage, primitive anomodonts evolved in the Northern and Southern Hemispheres, forming high-rank endemic groups. At the second stage, dicynodonts, which appeared in the Southern Hemisphere, evolved rapidly; some groups inhabiting equatorial regions gave rise to the second wave of adaptive radiation, with the emergence of oudenodontids and dicynodontids, which secondarily adapted to high latitudes of the Southern Hemisphere, penetrated into the Northern Hemisphere, and formed there new endemic groups of subfamily rank.

Keywords: anomodonts, dicynodonts, Middle Permian, Upper Permian, palaeobiogeography.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 85–97

УДК 568.2+97: 551.781.41 (517.3)

ПЕРВЫЕ ИСКОПАЕМЫЕ СОВЫ (AVES: STRIGIFORMES) ИЗ ПАЛЕОГЕНА АЗИИ И ОБЗОР ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ ОТРЯДА СОВООБРАЗНЫХ

© 2011 г. Е. Н. Курочкин*, Г. Дж. Дайк**

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*

e-mail: enkur@paleo.ru

***Университетский колледж Дублина, Белфилд, Ирландия*

e-mail: gareth.dyke@ucd.ie

Поступила в редакцию 30.06.2010 г.
Принята к печати 19.11.2010 г.

Палеонтологическая летопись отряда сов (Strigiformes) – одна из самых обширных среди неорнисовых птиц (Neornithes), но в то же время она ограничена в основном Европой и Северной Америкой. Разнообразные ископаемые совы известны от палеоцена до современности. В статье представлено первое описание палеогеновых сов из Азии – двух новых форм из эоцена и олигоцена Монголии. Анатомия Heterostrix tatsinensis gen. et sp. nov. (Heterostrigidae fam.nov.), представленной полным тарзометатарзусом из нижнего олигоцена, проливает свет на эволюцию схватывающих адаптаций лапы у этих птиц и увеличивает их семейственное разнообразие. Eostrix tsaganica sp. nov. из нижнего эоцена расширяет известный ареал рода Eostrix (Protostrigidae) в Азию, ранее другие виды этого рода были известны из Европы и с запада США. Обзор палеонтологической летописи сов, несмотря на отсутствие находок из мезозоя, предполагает позднемеловую радиацию совообразных, так как их палеонтологическая летопись в палеогене достаточно разнообразна и полна, в противоположность многим другим кладам птиц.

ВВЕДЕНИЕ

В отряде Strigiformes чаще всего выделяются шесть семейств, из которых два (Strigidae и Tytonidae) включают современные и ископаемые формы этих преимущественно ночных хищных птиц (Sibley, Ahlquist, 1990). Четыре других – Palaeoglaucidae, Sophiornithidae, Protostrigidae и Ogygoptyngidae составляют основную массу известных вымерших таксонов (Sieradzki et al., 2007). Среди наиболее древних находятся раннеэоценовые формы, группируемые в семействе Protostrigidae, включающем роды Eostrix, Minerva и Oligostrix (sensu Mourer-Chauviré, 1983), а также семейство Ogygoptyngidae, содержащее единственный известный палеоценовый таксон Ogygoptynx wetmorei Vickers Rich et Bohaska, 1976 из штата Колорадо, США (табл. 1).

Несмотря на таксоны, основанные главным образом на изолированных элементах, ископаемые совы удивительно морфологически разнообразны (Mayr, 2005a; Sieradzki et al., 2007), и этот отряд в палеонтологической летописи птиц один из самых обширных. Хотя систематическое положение Strigiformes внутри Neornithes остается противоречивым, особенно на основе морфологических признаков (напр., Ford, 1967; Mayr, Clarke, 2003; Mayr, 2005b; Livezey, Zusi, 2007), все согласны, что эта линия представляет относительно продвинутую часть так называемой группировки “высших наземных птиц” (“higher-land-bird assemblage”) (Olson, 1985; Mayr et al., 2003) внутри клады Neoaves некоторых авторов (Mayr, Clarke, 2003; Cracraft et al., 2004; Mayr, 2005b; Livezey, Zusi, 2007). В свете того, что время и масштабы эволюционной радиации неорнисовых птиц остаются дискуссионными (т.е. сформировались ли линии современных птиц до конца мела или нет; см. Kurochkin, 1995; Feduccia, 1999; Kurochkin et al., 2002; Clarke et al., 2005), обширная и хорошо документированная летопись, подобная известной для Strigiformes (табл. 1), предоставляет нам возможность количественно оценить (по Bleiweiss, 1998) вероятный возраст этой ключевой линии в эволюции птиц.

Будучи разнообразной во времени, известная ныне палеонтологическая летопись совообразных ограничена географически преимущественно территориями Северной Америки и Европы. В этой статье описываются первые палеогеновые таксоны сов из Азии: из нижнего эоцена (свита наран-булак, пачка бумбан, местонахождение Цаган-Хушу; Бадамгарав, Решетов, 1985) и нижнего олигоцена (свита шанд-гол, местонахождение Тациин-Гол: Девяткин, 1994; Hock et al., 1999), собранные Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией в 1970-х гг. (рис. 1). Олигоценовая находка упоминалась прежде в обзорных публикациях (Kurochkin, 1976; Mayr, 2005a). Эти новые ископае-

Таблица 1. Палеонтологическая летопись отряда Snrigiformes, 1860–2011

	Род	Вид	Семейство	Эпоха	Страна	Автор и год
1	Aegolius	funereus	Strigidae	Поздний плиоцен	Польша	Jánossy, 1974
2	Alasio	collongensis	Strigidae	Средний миоцен	Франция	(Ballmann, 1972)
3	Asio	brevipes	Strigidae	Поздний плиоцен	США	Ford, Murray, 1967
4	Asio	flammeus	Strigidae	Поздний плиоцен	Польша	Jánossy, 1974
5	Asio	longaevus	Strigidae	Поздний миоцен	Украина	Уманская, 1979
6	Asio	priscus	Strigidae	Поздний плейстоцен	США	Howard, 1964
7	Asio	pygmaeus	Strigidae	Ранний плиоцен	Украина	Серебровский, 1941
8	Athene	angelis	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré et al., 1997
9	Athene	cretensis	Strigidae	Поздний плейстоцен	Греция	Weesie, 1982
10	Athene	cunicularia	Strigidae	Средний плейстоцен	США	Feduccia, 1970
11	Athene	megalopeza	Strigidae	Поздний плиоцен	США	Ford, 1966
12	Athene	noctua	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1975
13	Athene	trinacriae	Strigidae	Средний плейстоцен	Италия	Pavia, Mourer-Chauviré, 2002
14	Basityto	rummeli	Tytonidae	Ранний миоцен	Германия	Mlíkovský, 1998
15	Berruornis	halbedeli	Sophiornithidae	Поздний палеоцен	Германия	Mayr, 2007
16	Berruornis	orbisantiqui	Sophiornithidae	Поздний палеоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1994
17	Bubo	binagadensis	Strigidae	Поздний плейстоцен	Азербайджан	Бурчак-Абрамович, 1965
18	Bubo	bubo	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1975
19	Bubo	florianae	Strigidae	Поздний миоцен	Венгрия	Kretzoi, 1957
20	Bubo	insularis	Strigidae	Поздний плейстоцен	Италия	Mourer-Chauviré, Weesie, 1986
21	Bubo	leakeyae	Strigidae	Ранний плейстоцен	Танзания	Brodkorb, Mourer-Chauviré, 1984
22	Bubo	osvaldoi	Strigidae	Плейстоцен	Куба	Arredondo, Olson, 1994
23	Bubo	perpasta	Strigidae	Поздний миоцен	Италия	Ballmann, 1976
24	Eostrix	martinellii	Protostrigidae	Ранний эоцен	США	Martin, Black, 1972
25	Eostrix	mimica	Protostrigidae	Ранний эоцен	США	Wetmore, 1938
26	Eostrix	tsaganica	Protostrigidae	Ранний эоцен	Монголия	Курочкин, Дайк, 2011
27	Eostrix	vinsenti	Protostrigidae	Ранний эоцен	Англия	Harrison, 1980
28	Glaucidium	explorator	Strigidae	Поздний плиоцен	США	Emslie, 1998
29	Glaucidium	baranensis	Strigidae	Поздний плиоцен	Венгрия	Kessler, 2010
30	Glaucidium	passerinum	Strigidae	Ранний плейстоцен	Румыния	Čapek, 1917
31	Grallistrix	auceps	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
32	Grallistrix	erdmani	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
33	Grallistrix	geleches	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
34	Grallistrix	orion	Strigidae	Голоцен	США, Гавайи	Olson, James, 1991
35	Heterostrix	tatsinensis	Heterostrigidae	Ранний олигоцен	Монголия	Курочкин, Дайк, 2011
36	Intulula	brevis	Strigidae	Ранний миоцен	Германия	(Ballmann, 1969)
37	Intulula	tinnipara	Strigidae	Ранний миоцен	Чехия	Mlíkovský, 1998
38	Mascarenotus	grucheti	Strigidae	Голоцен	о. Реюньон	Mourer-Chauviré et al., 1994
39	Mascarenotus	murivorus	Strigidae	Голоцен	Маврикий	Milne-Edwards, 1873
40	Mascarenotus	sauzieri	Strigidae	Голоцен	Маврикий	Newton, Gadow, 1983
41	Minerva	antiqua	Protostrigidae	Средний эоцен	США	(Shufeldt, 1913)
42	Minerva	californiensis	Protostrigidae	Поздний эоцен	США	(Howard, 1965)
43	Minerva	leptosteus	Protostrigidae	Средний эоцен	США	(Marsh, 1871)
44	Minerva	lydekkeri	Protostrigidae	Средний эоцен	США	Shufeldt, 1913
45	Minerva	saurodosis	Protostrigidae	Средний эоцен	США	Wetmore, 1921
46	Mioglaux	debellatrix	Strigidae	Ранний миоцен	Чехия	Mlíkovský, 1998
47	Mioglaux	poirrieri	Strigidae	Ранний миоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1863)
48	Necrobyas	arvernensis	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1863)
49	Necrobyas	edwardsi	Tytonidae	Поздний олигоцен	Франция	Gaillard, 1939
50	Necrobyas	harpax	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Milne-Edwards, 1892

Таблица 1. Окончание

	Род	Вид	Семейство	Эпоха	Страна	Автор и год
51	Necrobyas	medius	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
52	Necrobyas	minimus	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
53	Necrobyas	rossignoli	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Milne-Edwards, 1892
54	Nocturnavis	incerta	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1892)
55	Nyctea	scandiaca	Strigidae	Средний плейстоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1975
56	Ogygoptynx	wetmorei	Ogygoptyn-gidae	Поздний палеоцен	США	Vickers Rich, Bohaska, 1976
57	Oligostrix	rupelensis	Protostrigidae	Средний олигоцен	Германия	Fischer, 1983
58	Oraristrix	brea	Strigidae	Поздний плейстоцен	США	(Howard, 1933)
59	Ornimegalonyx	acevedoi	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
60	Ornimegalonyx	gigas	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
61	Ornimegalonyx	minor	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
62	Ornimegalonyx	oteroi	Strigidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1982
63	Otus	scops	Strigidae	Поздний плиоцен	Испания	Sondaar et al., 1995
64	Otus	wintershofensis	Strigidae	Ранний миоцен	Германия	Ballmann, 1969
65	Otus	guildayi	Strigidae	Средний плейстоцен	США	Brodkorb, Mour.-Chauviré, 1984
66	Palaeobyas	cracrafti	Sophiorni-thidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
67	Palaeoglaux	artophoron	Palaeoglau-cidae	Средний эоцен	Германия	Peters, 1992
68	Palaeoglaux	perriensis	Palaeoglau-cidae	Поздний эоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
69	Palaeotyto	cadurcensis	Sophiorni-thidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
70	Prosybris	antiqua	Tytonidae	Ранний миоцен	Франция	Milne-Edwards, 1869
71	Pulsatrix	arredondoi	Strigidae	Плейстоцен	Куба	Brodkorb, 1969
72	Selemornis	henrici	Tytonidae	Эоцен или олигоцен	Франция	(Milne-Edwards, 1892)
73	Selemornis	steendorpensis	Tytonidae	Ранний олигоцен	Бельгия	Mayr, 2009
74	Sophiornis	quercynus	Sophiorni-thidae	Эоцен или олигоцен	Франция	Mourer-Chauviré, 1987
75	Strix	aluco	Strigidae	Средний плейстоцен	Венгрия	Jánossy, 1972
76	Strix	dakota	Strigidae	Ранний миоцен	США	Miller A., 1944
77	Strix	edwardsi	Strigidae	Средний миоцен	Франция	(Ennouchi, 1930)
78	Strix	ignota	Tytonidae	Миоцен	Франция	Milne-Edwards, 1871
79	Strix	intermedia	Strigidae	Ранний плейстоцен	Чехия	Jánossy, 1972
80	Surnia	capeki	Strigidae	Ранний плейстоцен	Чехия	Jánossy, 1972
81	Surnia	robusta	Strigidae	Поздний плиоцен	Венгрия	Jánossy, 1977
82	Tyto	alba	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Мальта	Lydekker, 1891
83	Tyto	balearica	Tytonidae	Поздний плиоцен	Испания	Mourer-Chauviré et al., 1980
84	Tyto	campiterrae	Tytonidae	Поздний миоцен	Венгрия	Jánossy, 1991
85	Tyto	cavatica	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Пуэрто-Рико	Wetmore, 1920
86	Tyto	gigantea	Tytonidae	Ранний плиоцен	Италия	Ballmann, 1973
87	Tyto	letocarti	Tytonidae	Голоцен	Новая Каледония	Balouet, Olson, 1989
88	Tyto	mourerchau-vireae	Tytonidae	Средний плейстоцен	Италия	Pavia, 2004
89	Tyto	neddi	Tytonidae	Поздний плейстоцен	о. Барбуда	Steadman, Hilgartner, 1999
90	Tyto	noeli	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1972
91	Tyto	ostologa	Tytonidae	Голоцен	Гаити	Wetmore, 1922
92	Tyto	pollens	Tytonidae	Голоцен	Багамские о-ва	Wetmore, 1937
93	Tyto	riveroi	Tytonidae	Поздний плейстоцен	Куба	Arredondo, 1972
94	Tyto	robusta	Tytonidae	Ранний плиоцен	Италия	Ballmann, 1973
95	Tyto	sanctialbani	Tytonidae	Средний миоцен	Франция	(Lydekker, 1893)
96	Tyto	jinniushanensis	Tytonidae	Поздний плейстоцен	КНР	Hou, 1993

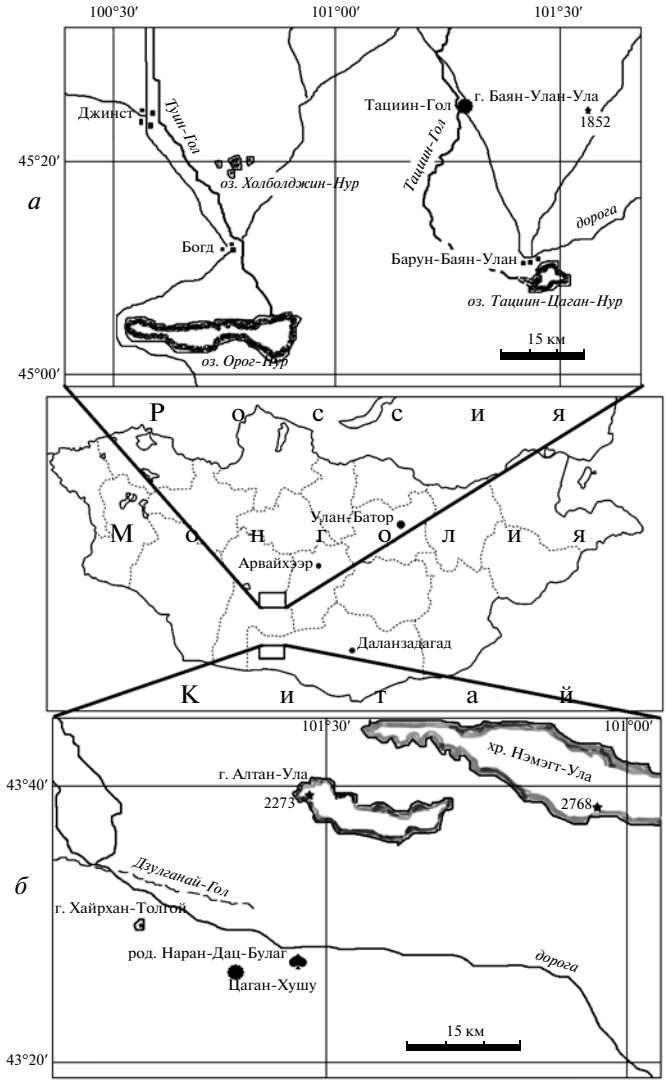


Рис. 1. Карты расположения местонахождений на территории Монголии: *а* – Тациин-Гол; *б* – Цаган-Хушу.

мые имеют большое значение не только потому, что заметно расширяют известное географическое распространение ископаемых совообразных, но также вследствие особенностей их морфологии. Оба таксона, обладая отчетливыми синапоморфиями совообразных (Mayr, 2005a; Livezey, Zusi, 2007), в то же время демонстрируют ряд новых анатомических признаков, не встречавшихся ранее у других современных и ископаемых таксонов сов. Эти новые формы расширяют наше понимание эволюции лапы совообразных и их схватывающих адаптаций, а наиболее древняя из них составляет часть разнообразной ассоциации птиц из палеоцен-эоценового местонахождения Цаган-Хушу (Kurochkin, 1976), которая является объектом нашего постоянного исследования.

Анатомическая номенклатура дается по главе “Остеология” (Baumel, Witmer, 1993) в “Handbook of Avian Anatomy”, за исключением нескольких новых терминов, обозначенных в тексте в скобках как nom. nov.

Сокращения названий музейных коллекций: ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва; AMNH – Американский музей естественной истории, Нью-Йорк; BMNH A – Музей естественной истории, коллекции отдела палеонтологии, Лондон; KMNH – Музей естественной истории Университета Канзаса, Лоуренс; USNM – Национальный музей Соединенных Штатов, Смитсоновский институт, Вашингтон; YPM – Йельский музей им. Пибоди, Йельский университет, Нью-Хейвен.

Авторы благодарны Н.В. Зеленкову за предоставленные фотографии Eostrix mimica и полезные замечания. Мы также очень благодарны А.В. Лопатину, рецензия которого помогла нам значительно улучшить статью. Исследования Е.Н. Курочкина были поддержаны грантом РФФИ № 10-04-00575 и Программой Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”.

ОТРЯД STRIGIFORMES

СЕМЕЙСТВО PROTOSTRIGIDAE WETMORE, 1933

Род Eostrix Brodkorb, 1971

Eostrix tsaganica Kurochkin et Dyke, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1–15 (см. вклейку)

Название вида от цаган *монг.* – белый и названия местонахождения Цаган-Хушу.

Голотип – ПИН, № 3104/129, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса с частью стержня; Монголия, Южно-Гобийский аймак, около 6 км западнее родника Наран-Дац-Булаг, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан.

Описание (рис. 2). Самый маленький из известных видов, помещаемый в новый вид рода по следующим определяющим признакам: trochlea metatarsi II параллелен trochlea metatarsi III в дистальной проекции; плантарные медиальный и латеральный выступы trochlea metatarsi III выдаются почти одинаково в дистальной проекции; в дистальной проекции латеральная и медиальная поверхности trochlea metatarsi III параллельны соответствующим поверхностям trochlea metatarsi II и trochlea metatarsi IV; плантарная поверхность дистальной части тарзометатарзуса в проксимальном направлении ровная (не образует желоба), на плантарной стороне trochlea metatarsi III переходит плавно на дистальную часть стержня; в проксимальном эпифизе тарзометатарзуса вырезка между гипотарзальными гребнями (sulcus hypotarsi) узкая и имеет профиль близкий к треугольному в проксимальной проекции; cotyla medialis слегка наклонена плантар-

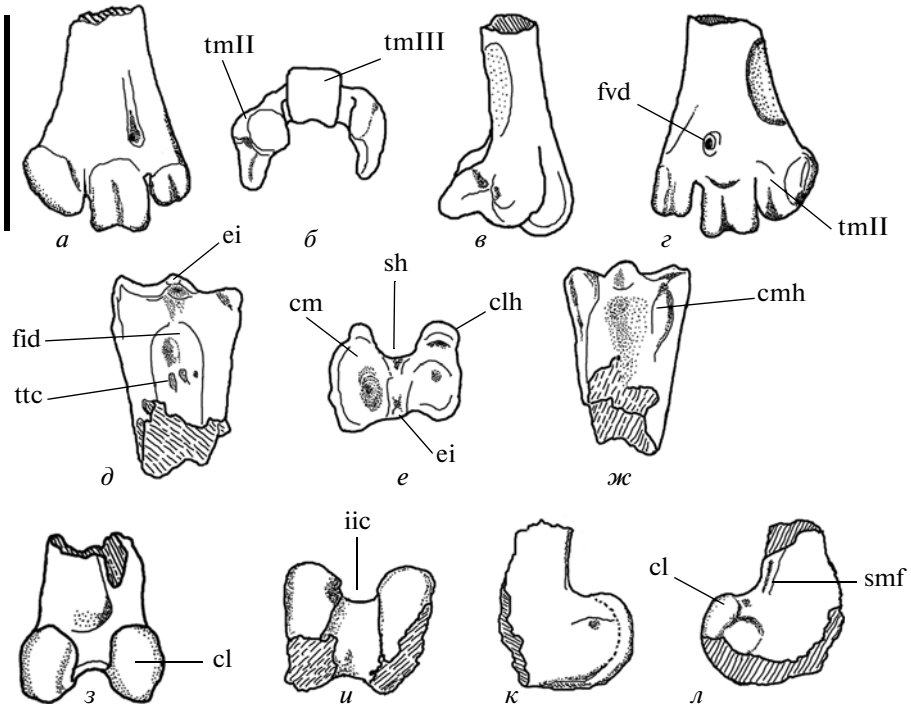


Рис. 2. Eostrix tsaganica sp. nov.; Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак: *а–г* – голотип ПИН, № 3104/129, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса: *а* – дорсально, *б* – дистально, *в* – медиально, *г* – плантарно; *д–ж* – экз. ПИН, № 3104/147, проксимальный эпифиз левого тарзометатарзуса: *д* – дорсально, *е* – проксимально, *ж* – плантарно; *з–л* – экз. ПИН, № 3104/801, дистальный эпифиз левого тибиотарзуса: *з* – краниально, *и* – дистально, *к* – медиально, *л* – латерально. Обозначения: cl – condylus lateralis, cm – cotyla medialis, clh – crista lateralis hypotarsi, cmh – crista medialis hypotarsi, ei – eminentia intercotylaris, fid – fossa infracotylaris dorsalis, fvd – foramen vasculare distale, iic – incisura intercondylaris, smf – sulcus m. fibularis, sh – sulcus hypotarsi, tmII – trochlea metatarsi II, tmIII – trochlea metatarsi III, ttc – ? tuberositas m. tibialis cranialis. Масштабная линейка 10 мм.

ной стороной дистально, а cotyla lateralis приподнята плантарной стороной проксимально, но в целом обе сочленовные фасетки расположены почти в горизонтальной плоскости; fossa infracotylaris dorsalis маленькая и неглубокая; латеральный и медиальный мыщелки дистального эпифиза тибиотарзуса одинаково выдаются краниально и дистально; ширина incisura intercondylaris равна ширине латерального и медиального мыщелков в краниальной и дистальной проекциях.

Общая сохранность голотипа (тарзометатарзус) хорошая, лишь плантарные выступы trochlea metatarsi II и trochlea metatarsi IV немного эродированы. Проксимальный эпифиз тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147 сохранился без повреждений. В дистальном эпифизе тибиотарзуса экз. ПИН, № 3104/801 дистальные и каудальные области обоих мыщелков сильно эродированы.

Р а з м е р ы в мм. Голотип: наибольшая ширина дистального эпифиза тарзометатарзуса через блоки – 7.8; ширина trochlea metatarsi III – 2.6; дорсоплантарный диаметр trochlea metatarsi III – 2.9; общая длина сохранившегося фрагмента дистального эпифиза – 10.3. Проксимальный эпифиз тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147: наибольшая ширина проксимального эпифиза – 6.1; дорсоплантарная глубина cotyla lateralis, включая основание гипотарзального гребня – 4.5; дорсоплантарная глубина cotyla medialis, включая основание гипотарзального гребня – 5.0; общая длина сохранившегося фрагмента проксимального эпифиза – 9.4. Дистальный эпифиз тибиотарзуса экз. ПИН, № 104/801: наибольшая ширина дистального эпифиза – 6.3; краниокаудальный диаметр латерального мыщелка ~5.6; краниокаудальный диаметр медиального мыщелка ~5.5; краниокаудальная глубина через incisura intercondylaris – 3.2; общая длина сохранившегося фрагмента дистального эпифиза – 7.2.

Эта маленькая сова сравнима по размерам с современным Athene cunicularia (кроличья сова) и меньше представителя протостригид Oligostrix rupelensis, который считался самой маленькой из палеогеновых сов с шириной дистального эпифиза тибиотарзуса – 7 мм.

С р а в н е н и е. Trochlea metatarsi III у экз. ПИН, № 3104/129 заметно выступает дистально за концы trochleae metatarsi II и IV (табл. XII, фиг. 3; рис. 2, *а*, *в*), как и у других известных видов рода Eostrix. У E. tsaganica сагиттальные плоскости всех трех бло-

ков почти параллельны друг другу в дистальной проекции, у E. mimica сагиттальная плоскость trochlea metatarsi IV расположена под некоторым углом к таковой trochlea metatarsi III, в то время как у E. martinellii сагиттальная плоскость trochlea metatarsi II лежит под углом по отношению к таковой trochlea metatarsi III. Дистальное сосудистое отверстие у E. tsaganica с дорсальной стороны глубокое, овоидной формы, но не удлиняется проксимально, как у E. mimica, и отличается от состояния у E. martinellii, где проксимально от отверстия идет глубокая вырезка. Trochlea metatarsi IV сходно удлинен дистально у E. tsaganica и E. martinellii. Сглаженная без заметной продольной флексорной борозды плантарная поверхность дистальной части стержня тарзометатарзуса у E. tsaganica отличается от корытообразного углубления здесь у E. martinellii. Тарзометатарзус экз. ПИН, № 3104/129 приблизительно на одну треть меньше, чем у североамериканского вида (ширина дистального эпифиза у E. martinellii 9.8 мм; Martin, Black, 1972).

Проксимальная часть левого тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147 имеет мелкие сочленовные фасетки, хорошо выраженную eminentia intercotylaris и низкие медиальный и латеральный гипотарзальные гребни (табл. XII, фиг. 6–10; рис. 2, *д–ж*). В деталях морфологии этот элемент сходен с таковым у E. vincenti (BMNH A5173) из нижнего эоцена формации Лондон-Клей Великобритании (Harrison, 1980)[1]. Однако, в противоположность E. vincenti, вырезка между гипотарзальными гребнями заметно более узкая, а fossa infracotylaris dorsalis заметно меньше у E. tsaganica; эта ямка охватывается широкими латеральным и медиальным краями стержня, в ее дистальной части имеются два слабых косых рубца (?tuberositas m. tibialis cranialis), а очень маленькое сосудистое отверстие представлено в проксимальной части ямки.

Дистальный эпифиз левого тибиотарзуса экз. ПИН, № 3104/80, относимый к E. tsaganica, лишен pons supratendineus, его латеральный и медиальный мыщелки приблизительно одинаковы по размерам и расположены под одним углом в плоскости параллельной сагиттальной плоскости стержня (как у E. mimica, экз. USNM 15156) (табл. XII, фиг. 14–15; рис. 2, *з–л*). В краниальной проекции медиальный мыщелок выходит слегка дистальнее, чем латеральный; оба мыщелка плоские с боков, имеют овальную форму и, вероятно, выступали гребнями на каудальную сторону. На латеральном мыщелке развита гладкая (без вырезки) sulcus m. fibularis, depressio epicondylaris lateralis только слегка намечена. Дистальный эпифиз тибиотарзуса E. tsaganica отличается от такового E. mimica (экз. USNM 15156) сходной шириной incisura intercondylaris и медиального и латерального мыщелков в дистальной проекции; E. mimica имеет более широкие incisura intercondylaris и медиальный мыщелок. Оба мыщелка краниально проецируются одинаково у E. tsaganica, в то время как у E. mimica медиальный мыщелок проецируется краниальнее латерального в дистальной проекции.

З а м е ч а н и я. Дистальный эпифиз тарзометатарзуса маленьких сов семейства Protostrigidae характеризуется более дистальным выступанием trochlea metatarsi III по отношению к trochlea metatarsi II (Mourer-Chauviré, 1987); однако тонкая структура trochlea metatarsi II и его плантарное удлинение, замеченное нами, также наблюдается у некоторых Strigidae. У Protostrigidae trochlea metatarsi IV тоньше и trochlea metatarsi II хорошо развит, хотя он короче, чем trochlea metatarsi III у известных палеогеновых видов родов Necrobyas (Tytonidae: Necrobyinae), Paleobyas (Sophiornithidae) и Palaeoglaux (Tytonidae: Palaeoglaucinae) (Mourer-Chauviré, 1987). С другой стороны, род Eostrix характеризуется узким стержнем тарзометатарзуса и постепенным его расширением к эпифизам соответственно в проксимальном и дистальном направлениях (Wetmore, 1933, 1938; Rich, 1982), что также наблюдается у E. tsaganica.

У E. tsaganica в дистальной проекции латеральная и медиальная поверхности trochlea metatarsi III параллельны соответствующим поверхностям trochlea metatarsi II и trochlea metatarsi IV, в противоположность современным Strigidae, Tytonidae и палеоценовой Ogygoptynx (Vickers Rich, Bohaska, 1976, 1981). Относительно Protostrigidae (включая Minerva) С. Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1987) заметила, что плантарная сторона trochlea metatarsi III у Eostrix асимметрична по сравнению с симметричным состоянием у Minerva. Легкая асимметрия отмечается также у E. tsaganica. Кроме того, trochlea metatarsi III проецируется заметно дистальнее у Eostrix по отношению к дистальному концу trochlea metatarsi II, чем у родов Strigidae, а у Ogygoptynx trochlea metatarsi II, наоборот, проецируется дистальнее, чем trochlea metatarsi III (Vickers Rich, Bohaska, 1976, 1981), как наблюдается у Tytonidae (включая Phodilinae) (Mourer-Chauviré, 1987). У Strigidae trochleae metatarsi II и III выступают дистальнее на одном или почти на одном уровне (Mourer-Chauviré, 1983; наши наблюдения). Trochlea metatarsi IV у эо-

[1] В работе “Original literature describing the entire order of Strigiformes (extant and fossil genera, species and subspecies) 1758–2007” (Sieradzki et al., 2007), доступной на вебсайте SAPE – Общества палеонтологии и эволюции птиц (http://www2.nrm.se/ve/birds/sape/GlobalOwlProject/Fossil_owls/Fossil.html), таксон Eostrix vincenti помещен среди ископаемых сов, которые “не полностью верифицированы (или не могут быть полностью верифицированы) и в настоящее время остаются Incertae sedis”. Й. Мликовский (Mlikovský, 2002) также отнес этот вид к категории Aves incertae sedis, в то время как П. Хойд и С. Олсон (Houde, Olson, 1992) выразили сомнения об отнесении этого экземпляра к совообразным. Следует учитывать, что голотипом E. vincenti служит единственная базальная фаланга третьего пальца лапы, но К. Харрисон (Harrison, 1980) отнес к этому виду также проксимальную часть тарзометатарзуса BMNH A5173. Следовательно, эти экземпляры нуждаются в переизучении.

ценовых Palaeoglaux и Necrobyas так же, как у современных Strigidae и Tytonidae, выдается более плантарно, чем trochlea metatarsi II, а у E. tsaganica наблюдается обратная картина.

Морфология дистальной части тарзометатарзуса E. tsaganica очень сходна с таковой E. mimica (экз. USNM 14874), хотя первый имеет меньшие размеры; однако у E. mimica trochlea metatarsi IV короче. Также было отмечено, что очертания trochlea metatarsi IV в латеральной проекции более округлые у Protostrigidae (в частности, у E. mimica), в то время как IV блок более уплощенный и только слегка округлый у Ogygoptynx и современных Strigidae (Vickers Rich, Bohaska, 1976). У E. tsaganica дистальный край этого блока почти уплощенный, а у E. mimica (экз. USNM 14874) его округлая форма может быть следствием разрушения дистоплантарной части trochlea metatarsi IV. Размеры и форма гипотарзальных гребней у E. tsaganica также отличаются от таковых у Ogygoptynx wetmorei, у монгольского вида углубление между гребнями более узкое и глубокое.

Два дополнительных костных фрагмента из местонахождения Цаган-Хушу показывают сходство с соответствующими элементами известных видов Eostrix. Это проксимальный эпифиз левого тарзометатарзуса экз. ПИН, № 3104/147, и дистальный эпифиз левого тибиотарзуса экз. ПИН, № 3104/80. Хотя они не были сочленены друг с другом, мы полагаем, что они относятся к E. tsaganica, потому что они очень сходны с костными элементами, относимыми к известным видам рода Eostrix (см. Сравнение выше), а также они соответствуют по относительным размерам голотипу E. tsaganica.

Проксимальная часть тарзометатарзуса E. tsaganica отличается от таковой у Strigidae, Ogygoptyngidae и Heterostrigidae более мелкими сочленовными фасетками и низкими латеральным и медиальным гребнями гипотарзуса (табл. XII, фиг. 6; рис. 2, *е*, *ж*). Ширина и очертания вырезки между гипотарзальными гребнями у E. tsaganica сходны с таковыми у нового таксона Heterostrigidae, который мы описываем ниже, но вырезка заметно уже, чем таковая у Strigidae и Ogygoptyngidae. Также медиальный гипотарзальный гребень у E. tsaganica ниже и короче в сравнении с большинством существующих сов. На середине проксимальной поверхности eminentia intercotylaris имеется заметное углубление, также характерное для других Protostrigidae и Strigidae. Fossa infracotylaris dorsalis заметно мельче и меньше у E. tsaganica по сравнению с E. vincenti и у известных ископаемых и современных Strigidae, Tytonidae, Eostrigidae, Ogygoptyngidae и Heterostrigidae, но у палеогеновых Sophiornithidae и Selenornithinae эта ямка такая же мелкая и маленькая (Mourer-Chauviré, 1987; Mayr, 2009).

Отсутствие окостеневающего надсухожильного мостика в дистальной части тибиотарзуса E. tsaganica – характерный признак сов, который Г. Майр (Mayr, 2005b) считает синапоморфией линии Messelasturidae + Strigiformes (Mayr, 2005b, рис. 6). У более поздней (ранний олигоцен) протостригидной совы Oligostrix rupelensis, известной только по дистальной части тибиотарзуса (Fischer, 1983), каудальные края медиального и латерального мыщелков образуют острые углы с сагиттальной плоскостью стержня кости, но у E. tsaganica и E. mimica стержень и проксимокаудальный край латерального мыщелка образуют мягкий переход. В дистальной проекции Oligostrix и Eostrix отличаются относительными размерами мыщелков: по крайней мере, у Oligostrix condylus medialis заметно больше, что также характерно для экземпляров YPM 861 и YPM 833, отнесенных к Minerva antiqua (Shufeldt, 1913) Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1983, 1987). С другой стороны, у ископаемых сипуховых (т.е. у Necrobyas и Selenornis), condylus lateralis слегка шире, чем condylus medialis (Mourer-Chauviré, 1987; Mayr, 2009).

Семейство Protostrigidae первоначально включало роды Protostrix и Eostrix (Brodkorb, 1971). Однако позднее Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1983) свела род Protostrix Wetmore, 1933 в синонимы рода Minerva Shufeldt, 1913 и, таким образом, следуя данной ревизии, североамериканские средне- и позднеэоценовые совы, относившиеся к роду Protostrix (т.е., P. antiqua Shufeldt, 1913, P. lydekkeri Shufeldt, 1913, P. leptosteus Marsh, 1871, P. saurodosis Wetmore, 1921 и P. californiensis Howard, 1965), теперь относятся к роду Minerva. Следовательно, Protostrigidae сейчас включают роды Eostrix, Minerva и Oligostrix.

М а т е р и а л. В дополнение к голотипу из типового местонахождения имеются экз. ПИН, № 3104/147, проксимальная часть левого тарзометатарзуса, и экз. ПИН, № 3104/801, дистальная часть левого тибиотарзуса.

СЕМЕЙСТВО HETEROSTRIGIDAE KUROCHKIN ET DYKE, FAM. NOV.

Т и п о в о й р о д – Heterostrix gen. nov., нижний олигоцен Монголии.

Д и а г н о з. Eminentia intercotylaris тарзометатарзуса очень низкая и сдвинутая латерально; cristae medialis et lateralis hypotarsi низкие и нешироко раздвинутые; crista medialis hypotarsi несколько более массивный, чем crista lateralis; в проксимальной половине дорсальной поверхности стержня тарзометатарзуса развит срединный гребень (crista medianus, nom. nov.); sulcus flexorius глубокий, узкий и одинаковой ширины вдоль всей плантарной поверхности стержня, только слегка сужается в дистальной области; основная часть trochlea metatarsi II загнута крючком в латеральную сторону к trochlea metatarsi III; дополнительный блок второй метатарзалии (trochlea accessoria metatarsi II, nom. nov.) удлиненный, заостренный и ориентирован дисто-

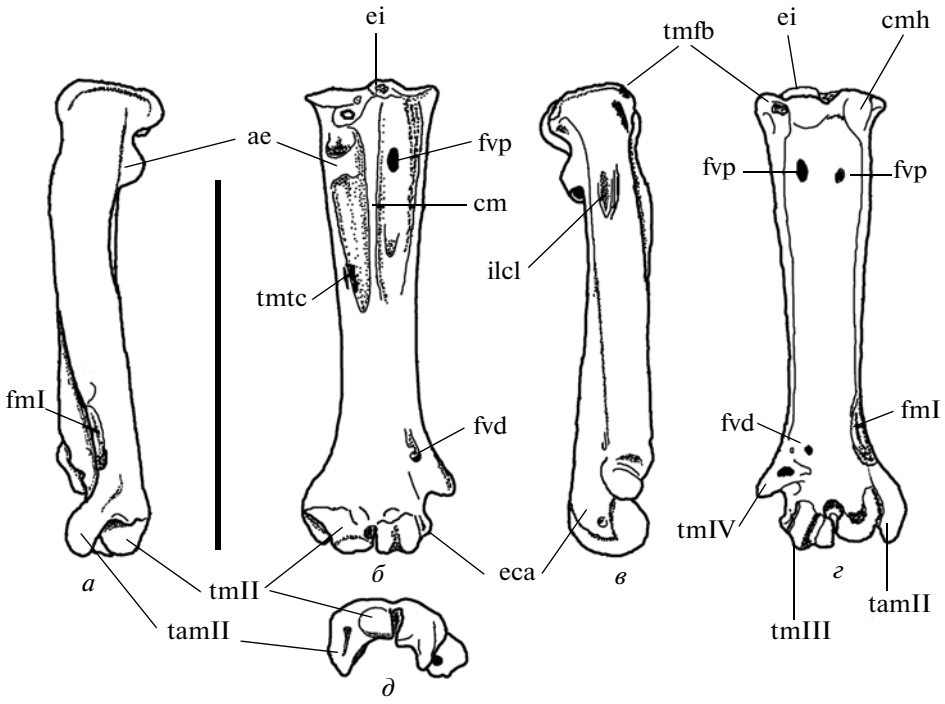


Рис. 3. Heterostrix tatsinensis gen. et sp. nov.; Монголия, Увэр-Хангайский аймак, местонахождение Таациин-Гол; нижний олигоцен, свита шанд-гол; голотип ПИН, № 3211/35, левый тарзометатарзус: *а* – медиально, *б* – дорсально, *в* – латерально, *г* – плантарно, *д* – дистально. Обозначения: ae – arcus extensorius, cm – crista medianus, cmh – crista medialis hypotarsi, eca – epicondylus accessorius tr. metatarsi III, ei - eminentia intercotylaris, fmI – fossa metatarsi I, fvd – foramen vasculare distale, fvp – foramen vasculare proximale, ilcl – impressio lig. collateralis lateralis, tamII – trochlea accessoria metatarsi II, tmII – trochlea metatarsi II, tmIII – trochlea metatarsi III, tmIV – trochlea metatarsi IV, tmfb – tuberculum m. fibularis peronei brevis, tmtc – tuberositas m. tibialis cranialis. Масштабная линейка 20 мм.

плантарно; дорсальная поверхность trochlea metatarsi III находится на одном уровне с дорсальной поверхностью стержня.

С о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. Очень низкая eminentia intercotylaris у Heterostrigidae сдвинута латерально, в противоположность более высокому и центрально расположенному выступу у современных и других ископаемых сов. Heterostrigidae так же, как Protostrigidae и Selenornithinae, имеют низкие и сближенные cristae medialis et lateralis hypotarsi, в противоположность Sophiornithidae, Strigidae и Tytonidae, которые имеют широко расставленные и высокие гребни гипотарзуса и особенно высокий crista medialis. Ogygoptyngidae имеют широкораздвинутые, но низкие гипотарзальные гребни. Костная петля (arcus extensorius) очень хорошо выражена у Heterostrigidae, причем она у них выдвинута дорсально над боковыми сторонами стержня тарзометатарзуса, ограничивающими fossa infracotylaris dorsalis (табл. XII, фиг. 17, 19; рис. 3, *а*, *в*); подобная костная петля развита у современных Strigidae, неизвестна в других семействах совообразных, но у Strigidae она погружена в fossa infracotylaris dorsalis. Два проксимальных сосудистых отверстия, хорошо выраженные у Heterostrigidae, имеются у всех современных и ископаемых совообразных, за исключением E. tsaganica. У всех современных и ископаемых сов нет хорошо развитого срединного гребня (crista medianus), который представлен посередине дорсальной поверхности в проксимальной части стержня тарзометатарзуса у Heterostrigidae. Новое ископаемое семейство характеризуется также очень глубоким sulcus flexorius, проходящим по всей длине плантарной стороны стержня тарзометатарзуса; в такой степени глубины этот sulcus не встречается у других совообразных.

Сильный латеральный изгиб trochlea metatarsi II отличает Heterostrigidae от всех других совообразных так же, как и развитие длинного, заостренного и дистально направленного trochlea accessoria metatarsi II. Дорсальная поверхность trochlea metatarsi III у Heterostrigidae расположена на одном уровне с дорсальной поверхностью стержня, в противоположность всем другим совообразным, у которых дорсальная сторона этого trochlea поднята дорсально над уровнем стержня. Плантарная сторона trochlea metatarsi III характерно и сильно асимметрична, так как латеральный выступ выходит далеко плантарно за уровень медиального выступа (рис. 3, *г*, *д*). Сходное строение плантарной части этого trochlea наблюдается у некоторых Strigidae

(напр., Glaucidium, Surnia), но у всех других известных и ископаемых сов эта асимметрия выражена лишь в умеренной степени.

З а м е ч а н и я. Новое семейство Heterostrigidae характеризуется следующими аутапоморфными признаками тарзометатарзуса в сравнении с другими известными ископаемыми и современными совообразными: (1) eminentia intercotylaris только слегка приподнятое (в плантарной и дорсальной проекциях) и сдвинуто латерально; (2) в проксимальной половине на дорсальной поверхности стержня развит срединный гребень (crista medianus); (3) латеральный и медиальный гребни гипотарзуса низкие и почти одинаковой высоты, дистально эти гребни переходят в хорошо развитые и высокие латеральный и медиальный плантарные гребни, заключая очень глубокую sulcus flexorius; (4) в дорсальной проекции дистальный конец trochlea metatarsi III выдается немного дистальнее по отношению к trochlea metatarsi II (см. Mourer-Chauviré, 1983); (5) дорсальная сторона trochlea metatarsi III лежит в одной плоскости с дорсальной поверхностью стержня; (6) trochlea metatarsi II имеет две хорошо выраженные сочленовные части, отделенные одна от другой заметной выемкой, из них основная часть trochlea metatarsi II крючковидная – завернутая латерально в сторону медиального края trochlea metatarsi III, а дополнительная часть – trochlea accessoria metatarsi II – направлена дистоплантарно, удлинена и заострена. Эта специфическая конструкция тарзометатарзуса с хорошо выделенными двумя сочленовными частями на trochlea metatarsi II, разделенными глубокой выемкой, только слегка выражена у некоторых ископаемых и современных сов и несет некоторое сходство с состоянием trochlea metatarsi II, наблюдающимся у некоторых ископаемых Coliidae (Zelenkov, Dyke, 2008) и у современных трогонов (Trogoniformes).

Род Heterostrix Kurochkin et Dyke, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от heteros *греч.* – различный, и strix *греч.* – смеющаяся сова, а также от уникальной семизигодактильной лапы этой птицы, сходной с гетеродактильной лапой современных трогонов.

Т и п о в о й в и д – Heterostrix tatsinensis sp. nov.

Д и а г н о з. См. диагноз семейства.

С о с т а в. Типовой вид.

Heterostrix tatsinensis Kurochkin et Dyke, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 16–21

Н а з в а н и е в и д а от названия местонахождения Тациин-Гол.

Г о л о т и п – ПИН, № 3211/35, полный левый тарзометатарзус с разрушенным плантарным выступом trochlea metatarsi IV; Монголия, Увэр-Хангайский аймак, левый борт долины р. Тациин-Гол, местонахождение Тациин-Гол; нижний олигоцен, свита шанд-гол.

О п и с а н и е (рис. 3). Tuberositas m. tibialis cranialis расположен в средней части стержня на дорсальной поверхности между медиальным краем стержня и crista medianus. Сагиттальная плоскость trochlea metatarsi III образует острый угол с сагиттальной плоскостью стержня. Хорошо выраженный дополнительный epicondylus accessorius (nom. nov.) развит на латеральной стороне trochlea metatarsi III. Фасетка для первой метатарзалии широкая и хорошо выделенная, расположена на медиоплантарном углу стержня вблизи основания trochlea metatarsi II. Foramen vasculare distale маленький, без проксимальной бороздки, но с узким отверстием для сухожилия разгибателя, развитым на дистальной стенке этого сосудистого отверстия.

У экз. ПИН, № 3211/35 хорошо развита костная петля (arcus extensorius). Под этой петлей расположено маленькое медиальное проксимальное сосудистое отверстие, второе проксимальное отверстие крупнее и расположено на том же уровне в латеральной половине стержня. Кроме того, хорошо выраженный маленький бугорок с отчетливым отпечатком для прикрепления сухожилия представлен на дорсальной стороне cotyla medialis. Ямка для прикрепления сухожилия m. fibularis peronei brevis лежит на вершине crista lateralis hypotarsi. Impressio lig. collateralis lateralis хорошо выражено в проксимальной 1/5 латеральной поверхности стержня. На дорсальной вершине eminentia intercotylaris развита маленькая ямка. В целом весь проксимальный конец тарзометатарзуса сильно отклонен дорсально (краниально).

Р а з м е р ы в мм: общая длина тарзометатарзуса – 24; наибольшая ширина проксимального эпифиза– 7.3; дорсоплантарная глубина латеральной сочленовной фасетки, включая гипотарзальный гребень – 5.0; дорсоплантарная глубина медиальной сочленовной фасетки, включая гипотарзальный гребень – 5.5; минимальная ширина стержня – 4.4; наибольшая ширина дистального эпифиза через блоки ~8.8; ширина trochlea metatarsi III – 3.2; дорсоплантарный диаметр trochlea metatarsi III – 4.4.

Общие размеры Heterostrix tatsinensis, очевидно, были очень маленькие, сравнимые с таковыми современного Glaucidium cuculoides (азиатская полосатая сова).

М а т е р и а л. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Э в о л ю ц и я с т о п ы у с о в. Морфология описанных новых форм из палеогена Монголии раскрывает пути и детали эволюции схватывающей лапы совообразных. Лапа современных сов, называемая “семизигодактильной” (напр., Raikow, 1985),

позволяет им отводить IV палец назад при схватывании и манипуляциях с жертвой (Mourer-Chauviré, 1994). Однако похоже, что некоторые группы ископаемых сов имели еще более подвижную лапу. Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1994) заметила, что морфология стопы палеоценовой Ogygoptynx указывает на повышенную подвижность также II пальца, в результате чего как II, так и IV пальцы были способны широко раздвигаться в стороны. Она предположила, основываясь на дополнительных экземплярах софиорнитид, что среди Strigiformes, начиная от Sophiornithidae через Protostrigidae, Palaeoglaucidae, Necrobyinae и до современных Strigidae, Tytoninae и Phodilinae эволюция лапы шла в направлении более и более семизигодактильного строения IV пальца, отводимого все больше назад. В то же самое время trochlea metatarsi II, сильно развитый у Sophiornithidae и Protostrigidae, становился попорционально меньше, а крыло этого блока (tr. accessoria metatarsi II), ориентированное первоначально у Sophiornithidae преимущественно внутрь, занимало более заднюю ориентацию у других семейств. С функциональной точки зрения это объяснялось или развитием продвинутых обхватывающих адаптаций лапы, или лучшей ее адаптацией для ловли жертвы (Mourer-Chauviré, 1994, с. 347). Монгольские раннеэоценовая Eostrix tsaganica и раннеолигоценовая Heterostrix tatsinensis дают дополнительные аргументы в пользу гипотезы прогрессивной эволюции лапы сов для совершенствования ее адаптаций при схватывании жертвы с высокоподвижным II пальцем. Однако мы предполагаем, что такая эволюция происходила независимо в различных семействах Strigiformes, так как высокая подвижность II пальца отмечается у них в различное геологическое время и в различных семействах сов. К сожалению, оценить степень подвижности IV пальца у H. tatsinensis невозможно, поскольку trochlea metatarsi IV сильно разрушен.

Как у трогонов и у некоторых птиц-мышей (Zelenkov, Dyke, 2008) строение trochlea metatarsi II у H. tatsinensis позволяло поворот II пальца в полностью заднее положение, а конструкция проксимального эпифиза тарзометатарзуса давала возможность высокой степени вращения тарзометатарзуса вокруг продольной оси. В результате этого число степеней свободы в движениях всей лапы и II пальца, в частности, было крайне высоким у H. tatsinensis. Эта сова должна была иметь подвижность II пальца, сходную с имеющейся у современных гетеродактильных трогонов. В противоположность H. tatsinensis, эоценовый род Eostrix и E. tsaganica, в частности, включают сов очень примитивной линии, у которых схватывающие способности лап были развиты слабо. Такой вывод основывается на симметричном строении проксимального и дистального эпифизов тарзометатарзуса у E. tsaganica, низком межсочленовном поднятии (eminentia intercotylaris), низких гипотарзальных гребнях, неглубоких дорсальной экстензорной и плантарной флексорной бороздах, маленькой и неглубокой дорсальной межсочленовной ямке и симметричном строении метатарзальных блоков.

Всестороннего филогенетического анализа отряда Strigiformes, включая ископаемые формы, не проводилось (Mayr, 2005a), но если, как кажется наиболее вероятным, Heterostrix, Eostrix и их родственники представляют раннюю дивергенцию совообразных по отношению к группе современных сов, тогда морфология их стопы предполагает заметно более широкое разнообразие обхватывающих и схватывающих адаптаций у палеогеновых сов (как предполагалось: Mourer-Chauviré, 1994). Хотя такой анализ открыт для будущих исследований, он усложняется неполной сохранностью большинства ископаемых экземпляров.

Оценка палеонтологической летописи сов. Новые монгольские материалы позволяют расширить известную палеонтологическую летопись Strigiformes (табл. 1). До настоящего времени единственной описанной ископаемой совой из Азии была Tyto jinniushanensis Hou, 1993, установленная по правому тарзометатарзусу из плейстоценовой формации Дашицяо (Dashiqiao) в провинции Ляонин Китая (Hou, 1993; Li et al., 2008). Неопределенные Strigidae указывались из миоцена Китая и Таиланда (Hou, 1987; Cheneval et al., 1991). Asio aff. otus из нижнего плиоцена Монголии (Курочкин, 1985), как теперь выясняется, к совам не относится. О необычном тацингольском тарзометатарзусе из олигоцена свиты шанд-гол, описываемом в этой статье, кратко сообщалось ранее (Kurochkin, 1976; Mayr, 2005b). Фаланга пальца лапы крупной совы указывалась Л.А. Несовым (Nessov, 1992) из верхнего палеоцена Казахстана, которая, по мнению Морер-Шавире (Mourer-Chauviré, 1994), вследствие больших размеров, могла бы соответствовать роду Berruornis, известному из верхнего палеоцена Франции.

Используя стратиграфическое распространение известных находок (n = 96), мы постарались оценить: (1) тренд в накоплении материалов по ископаемым совам за последние 150 лет и (2) вероятность более раннего появления клады Strigiformes, чем поздний палеоцен, откуда происходит самая ранняя известная находка совы – Ogygoptynx wetmorei Vickers Rich et Bohaska, 1976 (57.9–61.0 млн. лет). Такие оценки для совообразных оказываются возможными благодаря достаточно широкой их представленности в палеонтологической летописи, в то время как для многих линий Neornithes подобная качественная оценка палеонтологической летописи невозможна из-за ограниченности находок или их неравномерного распределения во времени.

Методика оценки времени возникновения клады методом анализа просчетов прогнозирования (gap analysis), основанном на стратиграфическом

Таблица 2. Обобщенный стратиграфический анализ по методу просчетов прогнозирования с использованием описанных палеонтологических находок для избранных эволюционных линий птиц

Отряд	Число ископаемых таксонов	Максим. возраст (млн лет)	95% доверительный интервал (млн лет)	Макс. возраст w/дов. интервал (млн лет)
Anseriformes	135	68.2	5.6	73.8
Apodiformes	24	55.5	13.2	68.7
Columbiformes	17	32.9	13	45.9
Piciformes	42	51.9	10	61.9
Pelecaniformes	113	57.9	3.7	61.6
Procellariiformes	56	68.2	7.7	75.9
Strigiformes	96	63.3	5.3	68.6

распространении ископаемых находок, была разработана Р. Блейвейсом (Bleiweiss, 1998) на ограниченной базе данных по стрижам, совам и козодоеобразным. Но он не нашел оснований для заключения о возникновении Strigiformes в меловом периоде. Одна предполагаемая мезозойская находка этих птиц (Harrison, Walker, 1975), как было показано, оказалась ошибочной (Olson, 1985; Naish, Dyke, 2004).

Наша база данных по ископаемым совам охватывает возрастной интервал от ~60 млн. лет до плейстоцена (табл. 1). Наблюдающееся распределение находок совообразных во времени не случайно ($P > 0.05$) и, таким образом, данные по ископаемым находкам за все время их изучения могут быть использованы для оценки разнообразия и эволюции отдельных клад по стандартным методикам (напр., Fountaine et al., 2005). Хотя первые ископаемые совы были описаны в 1860-х гг., темп накопления находок заметно увеличился в 1970–1980-х гг. и отчетливо вышел на плато около 2000 г. (рис. 4). Форма этой кривой предполагает, что в целом мы получили достоверную картину роста общего ископаемого разнообразия, и осталось немного неоткрытых дополнительных таксонов из всего разнообразия группы. Это не значит, однако, что географическое распространение находок не будет расширено (что подтверждает и данная статья), как раз обоснованное в целом хорошо документированной летописью сов, в противоположность данным по мезозойским птицам М. Фонтейна и др. (Fountaine et al., 2005). Аккумуляционная кривая, показанная на рис. 4, также предполагает, что использовать порядок стратиграфического распространения ископаемых сов для оценки более глубокой радиации этой линии вполне правомерно. Многие другие линии современных птиц не имеют настолько полной палеонтологической летописи (табл. 2).

Применение методики анализа просчетов прогнозирования (Bleiweiss, 1998) к нашей дополненной палеонтологической базе данных (табл. 1) предполагает, что максимальный возраст клады Strigiformes может быть увеличен до 68.6 млн. лет с вероятностью 95% (табл. 2). Такая оценка расходится с подобной для других линий “higher-landbirds” (Piciformes, Columbiformes) с относительно обширными палеогеновыми находками, которые очевидно не такие древние (табл. 2). На сегодня единственные убедительные и таксономически ограниченные ископаемые находки неорнисовых птиц из мела описаны только для отрядов Anseriformes, Procellariiformes, Gaviiformes, Pelecaniformes и Charadriiformes (Hope, 2002; Kurochkin et al., 2002; Clarke et al., 2005). Элементарный анализ палеогеновой летописи ясно предполагает, что много меловых ископаемых неорнисовых групп птиц остаются пока неизвестными.

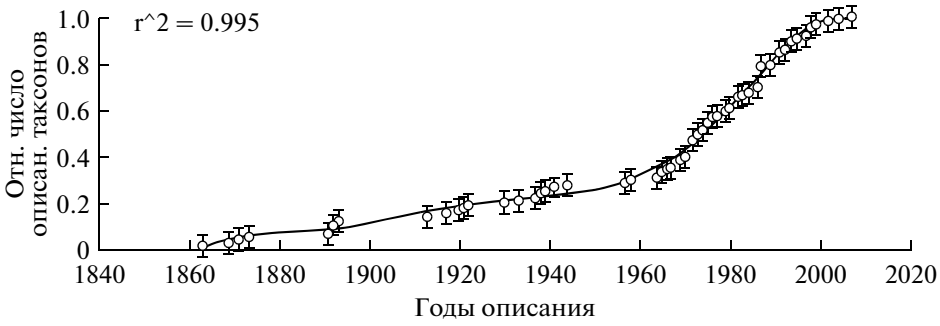


Рис. 4. График роста числа находок ископаемых сов за время их изучения.

* * *

Новые ископаемые совы из палеогена Монголии относятся к двум вымершим семействам современного отряда Strigiformes. Это первые описанные доплейстоценовые таксоны сов из Азии. Они расширяют до Азии ареал палеогеновых совообразных и проливают свет на эволюцию их стопы от почти генерализованного анизодактильного типа у раннеэоценовой Eostrix tsaganica до гетеродактильной лапы у раннеолигоценовой Heterostrix, со степенями свободы в подвижности стопы, не встречавшимися прежде у известных ископаемых и современных сов, с очень высокой подвижностью второго пальца. Обзор палеонтологической летописи Strigiformes, выполненный на основе анализа прогнозируемых ошибок, указывает на происхождение этого отряда в меловом периоде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр. Совм. Сов. –Монг. палеонтол. экспед. Т. 25).

Девяткин Е.В. Магнитостратиграфическая схема кайнозоя Монголии // Стратигр. Геол. корреляция. 1994. Т. 2. № 2. Р. 33–45.

Курочкин Е.Н. Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 120 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 26).

Baumel J.J., Witmer L.M. Osteologia // Handbook of avian anatomy: Nomina anatomica avium. 2nd ed. Cambridge, MA: Publ. Nuttall Ornithol. Club. № 23. 1993. P. 45–132.

Bleiweiss R. Fossil gap analysis supports early Tertiary origin of trophically diverse avian orders // Geology. 1998. V. 26. № 4. P. 323–326.

Brodkorb P. Catalogue of fossil birds. Pt 4 (Columbiformes through Piciformes) // Bull. Florida State Museum. 1971. V. 15. № 4. P. 163–266.

Cheneval J., Ginsburg L., Mourer-Chauviré C., Ratanasthien B. The Miocene avifauna of the Li Mae Long locality, Thailand: systematics and paleoecology // J. Southeast Asian Earth Sci. 1991. V. 6. № 2. P. 117–126.

Clarke J.A., Tambussi C.P., Noriega J.I. et al. Definitive fossil evidence for extant avian radiation in the Cretaceous // Nature. 2005. V. 433. № 7023. P. 305–308.

Cracraft J., Barker F.K., Braun M.J. et al. Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life // Assembling the tree of life / Ed. J. Cracraft, M.J. Donoghue. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2004. P. 468–489.

Feduccia A. The origin and evolution of birds. New Haven, L.: Yale Univ. Press, 1999. 466 p.

Fischer K. Oligostrix rupelensis n. gen., n. sp., eine neue Ureule (Protostrigidae, Strigiformes, Aves) aus dem marinen Mitteloligozän des Weisselsterbeckens bei Leipzig (DDR) // Z. geol. Wiss. Berlin. 1983. Bd 11. № 4. S. 483–487.

Ford N.L. A systematic study of the owls based on comparative osteology. Ph.D. Zoology. Univ. Michigan. 1967. 128 p.

Fountaine M.R., Benton M.J., Dyke G.J., Nudds R.L. The quality of the fossil record of Mesozoic birds // Proc. R. Soc. Lond. B. 2005. V. 272. № 1560. P. 289–294.

Harrison C.J.O. A small owl from the lower Eocene of Britain // Tert. Res. 1980. V. 3. № 2. P. 83–87.

Harrison C.J.O., Walker C.A. The Bradycnemidae, a new family of owls from the upper Cretaceous of Romania // Palaeontology. 1975. V. 18. № 3. P. 563–570.

Höck V., Daxner-Höck G., Schmid H.P. et al. Oligocene-Miocene sediments, fossils and basalts from the Valley of Lakes (Central Mongolia) – an integrated study // Mitt. Österr. Geol. Ges. 1999. Bd 90. P. 83–125.

Hope S. The Mesozoic radiation of Neornithes // Mesozoic birds. Above the heads of dinosaurs / Ed. L.M. Chiappe, L.M. Witmer. Berkeley, Los Angeles: Univ. Calif. Press, 2002. P. 339–388.

Hou L. The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu – 6. Aves // Vertebr. PalAsiat. 1987. V. 25. № 1. P. 57–68.

Hou L. Avian fossil of Pleistocene of Zhoukoudian // Mem. Inst. Vertebr. Palaeontol. Palaeoanthropol., Acad. Sin. 1993. V. 19. P. 165–296.

Houde P., Olson S.L. A radiation of coly-like birds from the Eocene of North America (Aves: Sandcoleiformes New Order) // Natur. History Museum Los Angeles Co. Sci. Ser. 1992. № 36. P. 137–160.

Kurochkin E.N. A survey of the Paleogene birds of Asia // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1976. № 27. P. 75–86.

Kurochkin E.N. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // Archaeopteryx. 1995. V. 13. P. 47–66.

Kurochkin E.N., Dyke G.J., Karhu A.A. A new presbyornithid bird (Aves, Anseriformes) from the Late Cretaceous of Southern Mongolia // Amer. Museum Novit. 2002. № 3396. P. 1–11.

Li J., Wu X., Zhang F. (eds). The Chinese fossil reptiles and their kin. 2nd ed. Beijing: Sci. Press, 2008. 473 p.

Livezey B.C., Zusi R.L. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves): Neornithes based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion // Zool. J. Linn. Soc. 2007. V. 149. № 1. P. 1–95.

Martin L.D., Black C.C. A new owl from the Eocene of Wyoming // Auk. 1972. V. 89. № 4. P. 887–888.

Mayr G. Paleogene fossil record of birds in Europe // Biol. Rev. 2005a. V. 80. P. 515–542.

Mayr G. The postcranial osteology and phylogenetic position of the Middle Eocene Messelastur gratulator Peters, 1994 – a morphological link between owls (Strigiformes) and falconiform birds? // J. Vertebr. Paleontol. 2005b. V. 25. № 3. P. 635–645.

Mayr G. A small loon and a new species of large owl from the Rupelian of Belgium (Aves: Gaviiformes, Strigiformes) // Paläontol. Z. 2009. V. 83. № 2. P. 247–254.

Mayr G., Clarke J. The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // Cladistics. 2003. V. 19. № 6. P. 527–553.

Mayr G., Manegold A., Johansson U.S. Monophyletic groups within "higher land birds" – comparison of morphological and molecular data // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2003. V. 41. № 4. P. 233–248.

Mlikovský J. Cenozoic birds of the World. Part 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.

Mourer-Chauviré C. Minerva antiqua (Aves, Strigiformes), an owl mistaken for an edentate mammal // Amer. Museum Novit. 1983. № 2773. P. 1–11.

Mourer-Chauviré C. Les Strigiformes (Aves) des phosphorites du Quercy (France): systematique, biostratigraphie et paléobiogeographie // Docum. Lab. Géol. Lyon. 1987. № 99. P. 89–135.

Mourer-Chauviré C. A large owl from the Palaeocene of France // Palaeontology. 1994. V. 37. Pt. 2. P. 339–348.

Naish D.W., Dyke G.J. Heptasteornis was no ornithomimid, troodontid, dromaeosaurid or owl: the first alvarezsaurid (Dinosauria: Theropoda) from Europe // N. Jb. Geol. Palaeontol. 2004. Bd 7. P. 385–401.

Nessov L.A. Mesozoic and Paleogene birds of the USSR and their paleoenvironments // Natur. History Museum Los Angeles Co. Sci. Ser. 1992. № 36. P. 465–478.

Olson S.L. The fossil record of birds // Avian biology. V. 8 / Ed. D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes. N.Y.: Acad. Press, 1985. P. 79–238.

Raikow R.J. Locomotor system // Form and function in birds. V. 3 / Ed. A.S. King, J. McLelland. L.: Acad. Press, 1985. P. 57–147.

Rich P.V. Tarsometatarsus of Protostrix from the mid-Eocene of Wyoming // Auk. 1982. V. 99. № 2. P. 576–579.

Shufeldt R.W. Further studies on fossil birds with description of new and extinct species // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1913. V. 32. Art. 16. P. 285–306.

Sibley C.G., Ahlquist J.E. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1990. 976 p.

Sieradzki A.E., Johnson D.H., Radley P. et al. Original literature describing the entire order of Strigiformes (extant and fossil genera, species and subspecies) 1758–2007. 2007. http: // www2.nrm.se/ve/birds/sape/GlobalOwlProject/Fossil_owls/Fossil.html.

Vickers Rich P., Bohaska D.J. The World's oldest owl: a new strigiform from the Paleocene of Southwestern Colorado // Smithson. Contrib. Paleobiol. 1976. № 27. P. 87–93.

Vickers Rich P., Bohaska D.J. The Ogygoptyngidae, a new family of owls from the Paleocene of North America // Alcheringa. 1981. V. 5. № 2. P. 95–102.

Wetmore A. The status of Minerva antiqua, Aquila ferox, and Aquila lydekkeri as fossil birds // Amer. Museum Novit. 1933. № 680. P. 1–4.

Wetmore A. Another fossil owl from the Eocene of Wyoming // Proc. US Nat. Museum. 1938. V. 85. № 3031. P. 27–29.

Zelenkov N.V., Dyke G.J. The fossil record and evolution of mousebirds (Aves: Coliiformes) // Palaeontology. 2008. V. 51. Pt. 6. P. 1403–1418.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–15. Eostrix tsaganica sp. nov., местонахождение Цаган-Хушу, Южно-Гобийский аймак, Монголия, нижний эоцен: 1–5 – голотип ПИН, № 3104/129, дистальный эпифиз левого тарзометатарзуса: 1 – медиально, 2 – дорсально, 3 – латерально, 4 – плантарно, 5 – дистально; 6–10 – экз. ПИН, № 3104/147, проксимальный эпифиз левого тарзометатарзуса: 6 – проксимально, 7 – плантарно, 8 – медиально, 9 – дорсально, 10 – латерально; 11–15 – экз. ПИН, № 3104/801, дистальный эпифиз левого тибиотарзуса: 11 – дистально, 12 – каудально, 13 – медиально, 14 – краниально, 15 – латерально. Масштабная линейка 10 мм.

Фиг. 16–21. Heterostrix tatsinensis gen. et sp. nov., местонахождение Таациин-Гол, Увэр-Хангайский аймак, Монголия, нижний олигоцен; голотип ПИН, № 3211/35, левый тарзометатарзус: 16 – медиально, 17 – дорсально, 18 – проксимально, 19 – латерально, 20 – плантарно, 21 – дистально. Масштабная линейка 25 мм.

The First Fossil Owls (Aves: Strigiformes) from the Paleogene of Asia and a Review of the Fossil Record of Strigiformes

E. N. Kurochkin, G. J. Dyke

The fossil record of owls (Strigiformes) is one of the most extensive among the neornithine birds, yet at the same time largely restricted geographically to Europe and North America. Various fossil owls are known from the Paleocene (ca. 60 Ma) to Recent. Here we present the first taxonomic description of new species of Paleogene owls from Asia, two new taxa from the Eocene and Oligocene of Mongolia. The anatomy of *Heterostrix tatsinensis* gen. et sp. nov., represented by a complete Early Oligocene tarsometatarsus, sheds light on the evolution of perching adaptations in these birds and expands the family diversity of this order. *Eostrix tsaganica* sp. nov. from the Early Eocene extend the known range of the protostrigid genus *Eostrix* into Asia (the other known species come from Europe and western North America). The paper also provides a review of the fossil record of owls, which gives evidence for the Late Cretaceous evolutionary radiation of this lineage. In spite of the absence of specimens from the Mesozoic, fossil owl collector-effort (since the 1860s) suggests that, in contrast to many other avian clades, the fossil record of these birds is complete enough for biological signal to be extracted.

Keywords: Strigiformes, Eostrigidae, *Eostrix tsaganica* sp. nov., Heterostrigidae fam. nov., *Heterostrix tatsinensis* gen. et sp. nov., Paleogene, Mongolia, Asia, Fossil record of owls.

Таблица XII

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 98–110

УДК 561.5:551.763

НОВЫЙ ВИД ETTINGSHAUSENIA SARBAENSIS (ANGIOSPERMAE) ИЗ СЕНОМАН – ТУРОНА ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА В СВЕТЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ МЕЛОВЫХ ДИСПЕРСНЫХ ЛИСТЬЕВ ПЛАТАНОВОГО ОБЛИКА

© 2011 г. Н. П. Маслова*, П. В. Шилин**

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*

e-mail: paleobotany_ns@yahoo.com

***Институт Ботаники и фитоинтродукции МОН РК, Алматы*

Поступила в редакцию 19.10.2010 г.
Принята к печати 01.11.2010 г.

На основе морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков листа приводится описание нового вида Ettingshausenia sarbaensis из сеноман-турона Западного Казахстана. Впервые для ископаемых листьев платанового облика показано уникальное строение эпидермы – комбинация энциклоцитного, латероцитного и парацитного типов устьичных аппаратов и наличие трихом, развивающихся на одной или от двух до семи эпидермальных клетках. На основании вариаций морфологических и эпидермальных признаков выделено два морфотипа, соответствующих группам световых и теневых листьев. Обсуждается целесообразность рассмотрения меловых дисперсных листьев платанового облика в рамках морфологической классификации листьев.

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия появились принципиально новые данные, касающиеся часто встречающихся в меловых умеренных флорах Северного полушария дисперсных листьев платанового облика. В силу этого вопрос о таксономической принадлежности этих ископаемых остатков все чаще обсуждается специалистами.

По сложившейся традиции, начиная с первых палеоботанических описаний в работах Л. Лекере, Дж. Ньюберри, И. Веленовского, О. Геера и других европейских и американских палеоботаников XIX в., такие листья на основании сходства общей морфологии листовых пластинок определяли современным родом Platanus L., однако, такой подход неоднократно подвергался критике (Wolfe, 1973; Красилов, 1976; Маслова, 2001, 2002). Позднее было показано, что листья платанового облика, наряду с существенным варьированием комбинаций морфологических признаков, также демонстрируют значительную изменчивость кутикулярно-эпидермальных признаков. На основе анализа этих данных выявлено, что все известные комбинации морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков, присущих представителям Platanaceae, у таких листьев укладываются в пределы изменчивости у современного рода Platanus (Маслова, 2008). Кроме того, есть указания, что такие листья, наряду с практически идентичной современному роду морфологией, могут характеризоваться и принципиально "не платановой" эпидермой (Rüffle, 1968; Krassilov, Shilin, 1995). Учитывая также тот факт, что случаи ассоциации листьев платанового облика с различными репродуктивными структурами уже достаточно многочисленны и известны из различных временных интервалов (см. анализ в Maslova, 2008), путь наименования таких ископаемых дисперсных листьев родом морфологической (независимой от естественной) классификации кажется наиболее приемлемым. Этот подход к решению вопроса был обоснован в статье Н.П. Масловой с соавт. (2005). Работа по ревизии подобных находок уже начата (Kvaček, Váchová, 2006; Моисеева, 2008, 2010); ряд авторов (Narita et al., 2008; Shilin, 2008), принимая концепцию использования рода морфологической классификации, определяют новые находки листьев платанового облика родом Ettingshausenia Stiehler в понимании Масловой с соавт. (2005). Существует и критическое отношение к предложенному подходу (Tschan et al., 2008).

Описанные в настоящей статье листья ранее упоминались как ассоциирующие с тычиночными соцветиями рода Sarbaia Krassilov et Shilin (Krassilov, Shilin, 1995). За недостаточностью материала в этой статье была приведена краткая характеристика морфологии листьев и эпидермы нижней поверхности листовой пластинки. Авторы обратили внимание на специфичность эпидермальных признаков, проявляющих ряд черт, сходных с таковыми у рода Quercus L. (Fagaceae). Впоследствии в палеоботанических коллекциях Института ботаники и фитоинтродукции МОН РК (г. Алматы) был обнаружен дополнительный материал, позволивший более детально описать морфологию и особенности кутикулярно-эпидермального строения этих листьев и выделить новый вид Ettingshausenia sarbaensis.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 11-05-01104.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал происходит из толщи серых глин сеноман–туронского возраста в Сарбайском карьере недалеко от г. Рудный (Западный Казахстан). Коллекция растительных остатков была собрана и частично определена П.В. Шилиным (1986). В составе этой флоры им были установлены Asplenium dicksonianum Heer, Gleichenia sp., Sphenopteris sp., Sequoia heterophylla Velen., Cedrus sp., Platanus pseudoguillelmae Krass., P. cuneiformis Krass., Dalbergites simplex (Newb.) Sew., Ilex sp. Позднее (Frumin, Friis, 1996, 1999) представление о флоре местонахождения Сарбай было значительно расширено. Среди покрытосеменных были определены представители Ranunculales, Urticales, Rosales, Myrtales, Celastrales, Platanaceae, Illiciaceae и Magnoliaceae.

Остатки листьев платанового облика присутствуют в коллекции обильно, большей частью в виде фрагментов, относительно целые листья встречаются реже, но по имеющемуся материалу возможно реконструировать форму листовых пластинок и диагностировать их принадлежность к двум морфологическим типам (Platanus pseudoguillelmae и P. cuneiformis в понимании Шилина, 1986).

Для изучения деталей жилкования высоких порядков фрагменты породы с инкрустациями помещались в сканирующий микроскоп (СЭМ) без предварительной обработки. Кутикулярно-эпидермальное строение листьев изучалось на немацерированных углистых фитолеймах, предварительно очищенных от породы плавиковой кислотой, а также кутикулах после мацерации углистых фитолейм смесью Шульце и щелочью. Кутикулы после мацерации исследовались в проходящем свете под световым микроскопом (СМ) Axioplan-2 и при помощи СЭМ. Фотографии отпечатков листьев сделаны при помощи цифровой камеры Nikon Coolpix 8700. Микрофотографии выполнены на СЭМ CamScan.

Коллекции № 417, 419 хранятся в Институте ботаники и фитоинтродукции МОН РК (г. Алматы). Образец № 5266/3 хранится в Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова, Москва, коллекция № 5266.

СИСТЕМАТИКА

КЛАСС MAGNOLIOPSIDA

ГРУППА PLATANOFOLIA KRASSILOV, 1979

Род Ettingshausenia Stiehler, 1857

Ettingshausenia sarbaensis N. Maslova et Shilin, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1–8; табл. XIV, фиг. 1–10 (см. вклейку)

Название вида от карьера Сарбай.

Голотип – № 417/33; лист; Западный Казахстан, местонахождение Сарбай, жиркиндекская свита, сеноман – турон (рис. 1, *а*; 3, *а*).

Diagnosis. Leaf lamina entire or slightly lobed, rhomboid. Leaf base widely wedge-shaped, decurrent, occasionally peltate. Leaf blade apex acuminate. Lobes small, triangular. Leaf margin and sinuses between the lobes toothed. Teeth usually small, triangular, concave-concave to convex-concave, with rounded glandules. Venation palinactinodromous, craspedodromous. Secondary veins weakly arching, three to four pairs, their endings often angulate. Short veins are inserted between secondary veins. Basal veins alternate or opposite. Infrabasal veins up to two pairs. Tertiary veins angulate, orthogonally reticulate, scalariform or branching scalariform.

Leaves hypostomous. Cells of the costal zone in longitudinal rows, from square to strongly elongate. Cuticle of upper leaf surface relatively thick, finely folded, with radial folds diverging from trichome bases. Ordinary epidermal cells of upper leaf surface polygonal, isodiametric or slightly oblong. Anticlinal walls straight, frequently sinuous. Ordinary epidermal cells of lower leaf surface polygonal, usually oblong, anticlinal walls sinuous. Stomata widely broadly oval or circular, encyclocytic, incomplete amphicyclocytic, laterocytic, or, rarely, paracytic. Subsidiary cells specialized, smaller than ordinary epidermal cells, radial, with strongly cutinized periclinal walls, which often fuse into continuous rim folded perpendicular to long axis of stoma. Trichomes develop on one or from two to five ordinary epidermal cells. Trichome bases quite cutinized, round or oval in plan.

Описание (рис. 1; 2, *б*, *в*; 3–5). Листья простые, цельные или с небольшими боковыми лопастями. Выделяется два морфологических типа листьев. К первому морфотипу относятся листья с широко ромбической листовой пластинкой, где ширина пластинки превышает ее длину, а максимальная ширина приходится на верхнюю половину пластинки (рис. 3, фиг. *а–в*). Ко второму – листья, имеющие правильно ромбическую пластинку, где длина превышает ширину, а максимальная ширина пластинки наблюдается на середине пластинки или чуть ниже (рис. 3, *и*, *к*). Имеется ряд переходных морфотипов (рис. 3, *г–е*). Листовая пластинка с широко клиновидным, низбегающим, иногда пельтатным основанием, верхушка заостренная. Боковые лопасти отсутствуют или небольшие, треугольной формы. Край листа зубчатый. Бухты между лопастями зубчатые. Зубцы большей частью мелкие (более крупные зубцы развиваются иногда на окончаниях вторичных жилок), треугольные, вогнуто-вогнутые или вогнуто-выпуклые, с округлыми железками на вершинах (рис. 2, *б*). Жилкование палинактинодромное, краспедодромное. Вторичные жилки в числе трех–четырех пар, дуговидные, концы их часто слегка угловатые. Между вторичными жилками нередки короткие вставочные жилки, заканчивающиеся серией анастомозов с третичными жилками. Базальные жилки очередные или супротивные, дуговидные. По толщине базальные жилки не отличаются от ближайших вторичных жилок, имеют до трех акроскопических и до пяти базиско-

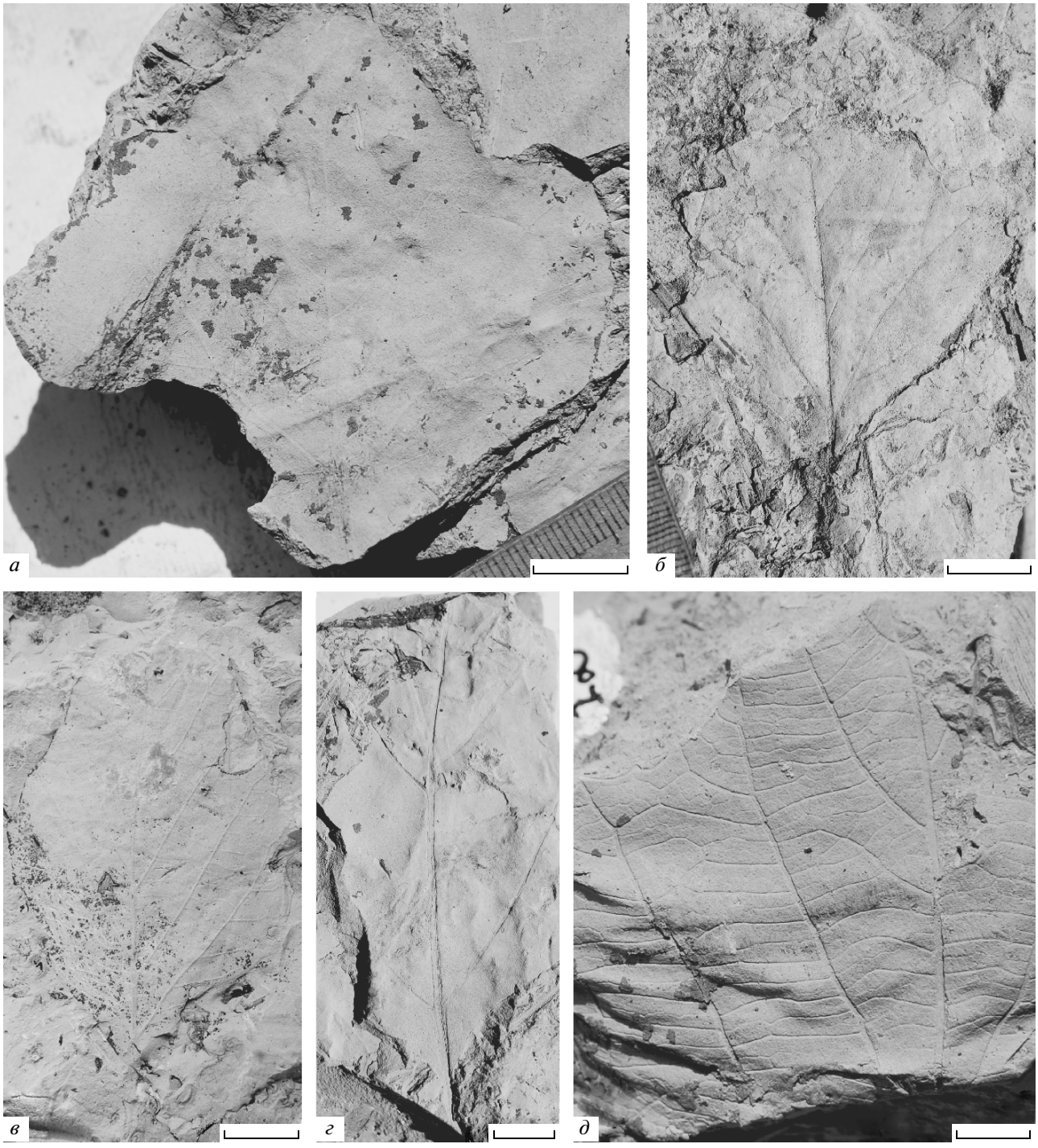


Рис. 1. Морфология листьев Ettingshausenia sarbaensis sp. nov.: *а* – голотип № 417/33; *б* – экз. № 417/18; *в* – экз. № 417/10; *г* – экз. № 417/22; *д* – экз. № 417/12. Длина масштабной линейки 1 см.

пических ответвлений. Инфрабазальные жилки в числе до двух пар, развиты в различной степени. Третичное жилкование от ортогонально-сетчатого до лестничного и ветвисто-лестничного. Третичные жилки угловатые, создают сеть анастомозов. Жилки более высоких порядков образуют сеть полигональных ячей диаметром от 250 до 500 мкм, в более крупных ячеях заканчиваются короткие конечные жилки (рис. 2, *в*).

Листья гипостоматные. Кутикула клеток костальной зоны довольно мощная, мелкоскладчатая, складки ориентированы вдоль продольной оси клеток. Клетки костальной зоны располагаются продольными рядами вдоль жилки, по форме от почти

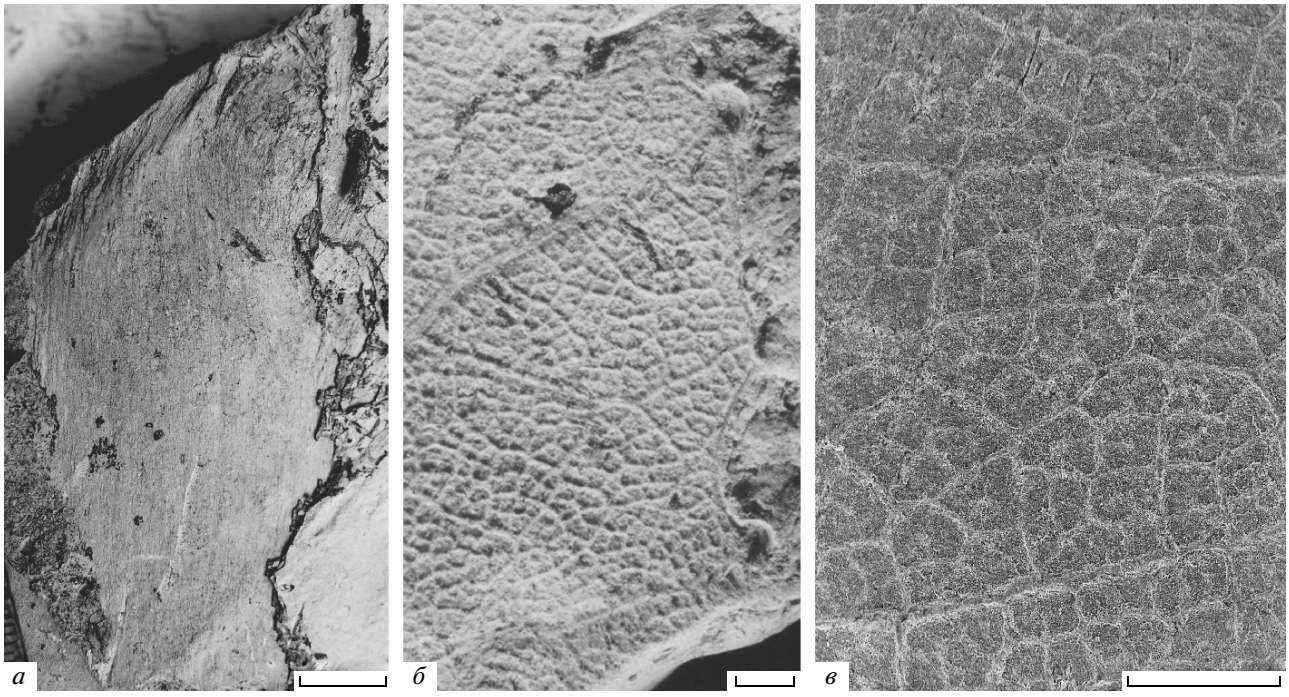


Рис. 2. Ettingshausenia sarbaensis sp. nov. и фрагмент ассоциирующей коры: *а* – экз. № 417/39, фрагмент коры; *б* – экз. № 5266/3, зубцы с железками; *в* – экз. 417/18, детали жилкования высоких порядков, СЭМ. Длина масштабной линейки: *а* – 1 см; *б* – 1 мм; *в* – 1000 мкм.

квадратных до сильно вытянутых, длиной от 10 до 35 мкм, шириной около 10 мкм (табл. XIII, фиг. 1, 2).

Кутикула верхней поверхности листа довольно мощная, ее наружная поверхность мелкоскладчатая, складки располагаются беспорядочно или параллельно длинной оси клетки (табл. XIII, фиг. 4–6). Отчетливо выражены радиально расположенные кутикулярные складки, расходящиеся от сильно кутинизированных оснований трихом (табл. XIII, фиг. 4). Основные клетки эпидермы верхней поверхности листа полигональные, изодиаметрические или слегка вытянутые, длиной от 15 до 45 мкм, шириной от 15 до 35 мкм (табл. XIII, фиг. 7, 8; рис. 4, *а*, *б*). Антиклинальные стенки клеток большей частью прямые, реже извилистые.

Основания трихом округлые или овальные, диаметром от 25 до 50 мкм, в числе один–три на 100 мкм^2, сильно кутинизированные, толщина кутинового кольца достигает 10 мкм, окружены отчетливо выраженными радиально расходящимися кутикулярными складками, развиваются на контакте от трех до семи основных клеток эпидермы (табл. XIII, фиг. 4–6; рис. 4 *а*, *б*).

Кутикула нижней поверхности листа более тонкая, чем на верхней поверхности, с мелкой продольной складчатостью, ориентированной вдоль длинной оси основных клеток эпидермы (рис. 5, *д*). Основные клетки эпидермы нижней поверхности листа полигональные, большей частью вытянутые, 10–20 мкм шириной и 15–35 мкм длиной, с отчетливо выраженными извилистыми антиклинальными стенками (табл. XIV, фиг. 1–8; рис. 4, *в*, *г*). Амплитуда извилистости в отдельных случаях достигает одной трети ширины клетки (рис. 4, *в*).

Эпидерма нижней поверхности листа несет устьица и трихомы (табл. XIV, фиг. 1–8; рис. 4, *в*, *г*; 6). Устьица ориентированы беспорядочно, они широко овальные или округлые, размером 15 (18) × × 18 (20) мкм, в числе до шести на 100 мкм^2 поверхности листа, энциклоцитные (табл. XIV, фиг. 7), неполно амфициклоцитные (табл. XIV, фиг. 8), латероцитные (табл. XIV, фиг. 9) или, реже, парацитные (табл. XIV, фиг. 10). Встречаются переходные от энциклоцитного к латероцитному типы. Побочные клетки специализированные, преимущественно в числе шести, узкие, длиной до 15 мкм, шириной 5–6 мкм, расположены радиально, с сильно кутинизированными складчатыми периклинальными стенками. Утолщенные периклинальные стенки клеток нередко сливаются в сплошной околоустьичный валик, шириной 4–7 мкм, имеющий частые перпендикулярные длинной оси устьица складки (рис. 4, *г*; 5, *ж*). Наружные апертуры устьиц эллиптические.

Трихомы частые, в числе до восьми на 100 мкм^2 поверхности листа, развиваются на одной клетке (XIV, фиг. 6), или на контакте от двух до семи основных клеток эпидермы (табл. XIV, фиг. 2–8; рис. 4, *в*, *г*). Основания трихом сильно кутинизированы, в плане округлые или, чаще, овальные, диаметром от

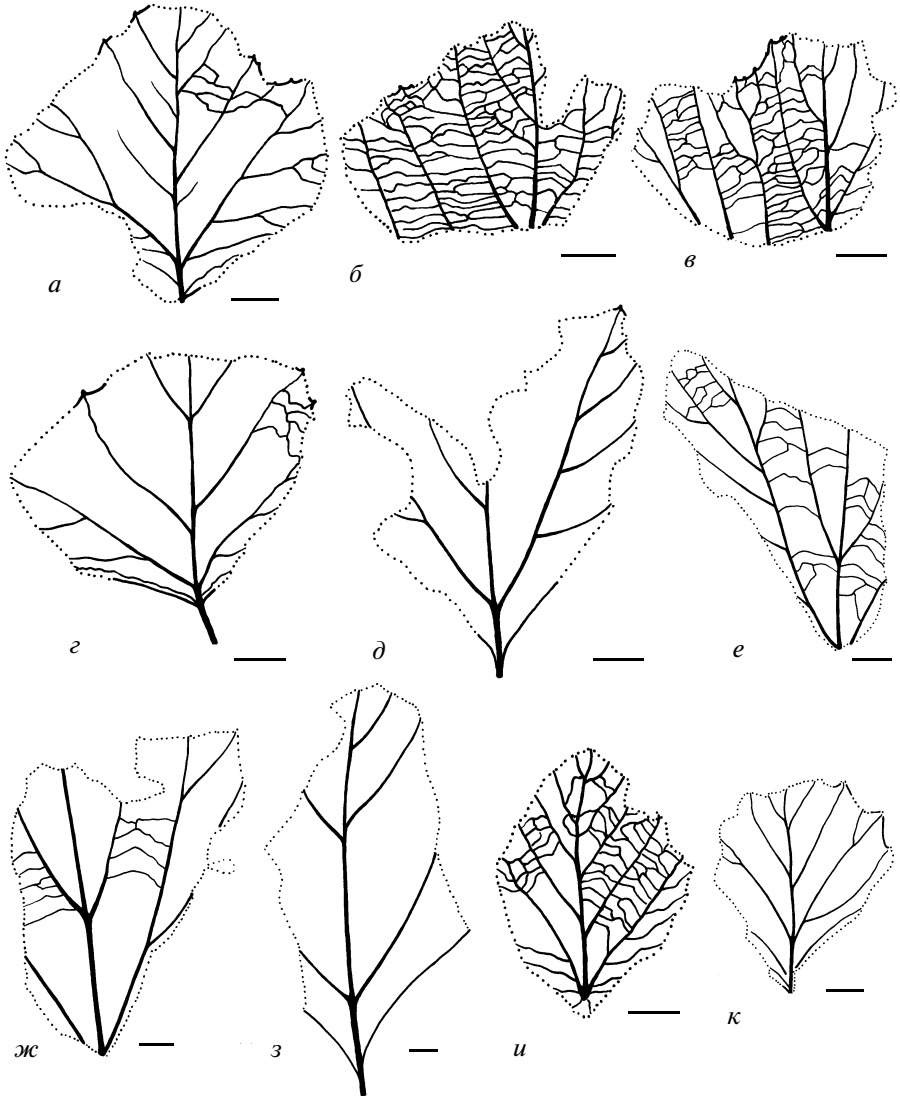


Рис. 3. Морфология листьев Ettingshausenia sarbaensis sp. nov.: *а* – голотип № 417/33; *б* – экз. № 417/12; *в* – экз. № 417/2; *г* – экз. № 417/41; *д* – экз. № 419/2; *е* – экз. № 417/34; *ж* – экз. № 417/5; *з* – экз. № 417/22; *и* – экз. № 417/10; *к* – экз. № 417/18. Длина масштабной линейки 1 см.

10 до 20 мкм. Верхняя часть трихом чаще обломана, но оставшиеся фрагменты достигают длины 30 мкм (рис. 5, *в*, *г*). Трихомы располагаются более или менее равномерно по всей поверхности листа и вблизи жилок, часто окружают устьица.

С р а в н е н и е. По общей морфологии листовой пластинки новый вид наиболее сходен с Ettingshausenia cuneifolia (Bronn) Stiehler из сеномана Чехии (Kvaček, Váchová, 2006) и E. louravetlanica (Herman et Shczepetov) Herman et Moiseeva из сеномана района бухты Угольной, Северо-Восток России (Моисеева, 2010). Основным отличительным морфологическим признаком E. sarbaensis sp. nov. является доминирование ортогонально-сетчатого третичного жилкования, а также наличие коротких вставочных вторичных жилок. Кутикулярно-эпидермальные признаки известны для E. cuneifolia и E. laevis (Velenovský) Kvaček et Váchová (Kvaček, Váchová, 2006). Отличительными эпидермальными признаками нового вида являются преимущественно энциклоцитный, реже неполно амфициклоцитный (типы, не встречающиеся у представителей Platanaceae) и латероцитный типы устьичного аппарата, слияние сильно кутинизированных периклинальных стенок узких побочных клеток с образованием околоустьичного валика, имеющего поперечную складчатость (рис. 5).

З а м е ч а н и я. Краткая характеристика морфологии и эпидермы этих листьев дана в работе В.А. Красилова и П.В. Шилина (Krassilov, Shilin, 1995). Этими авторами отмечена уникальность эпидермальных признаков, во многом сходных с неко-

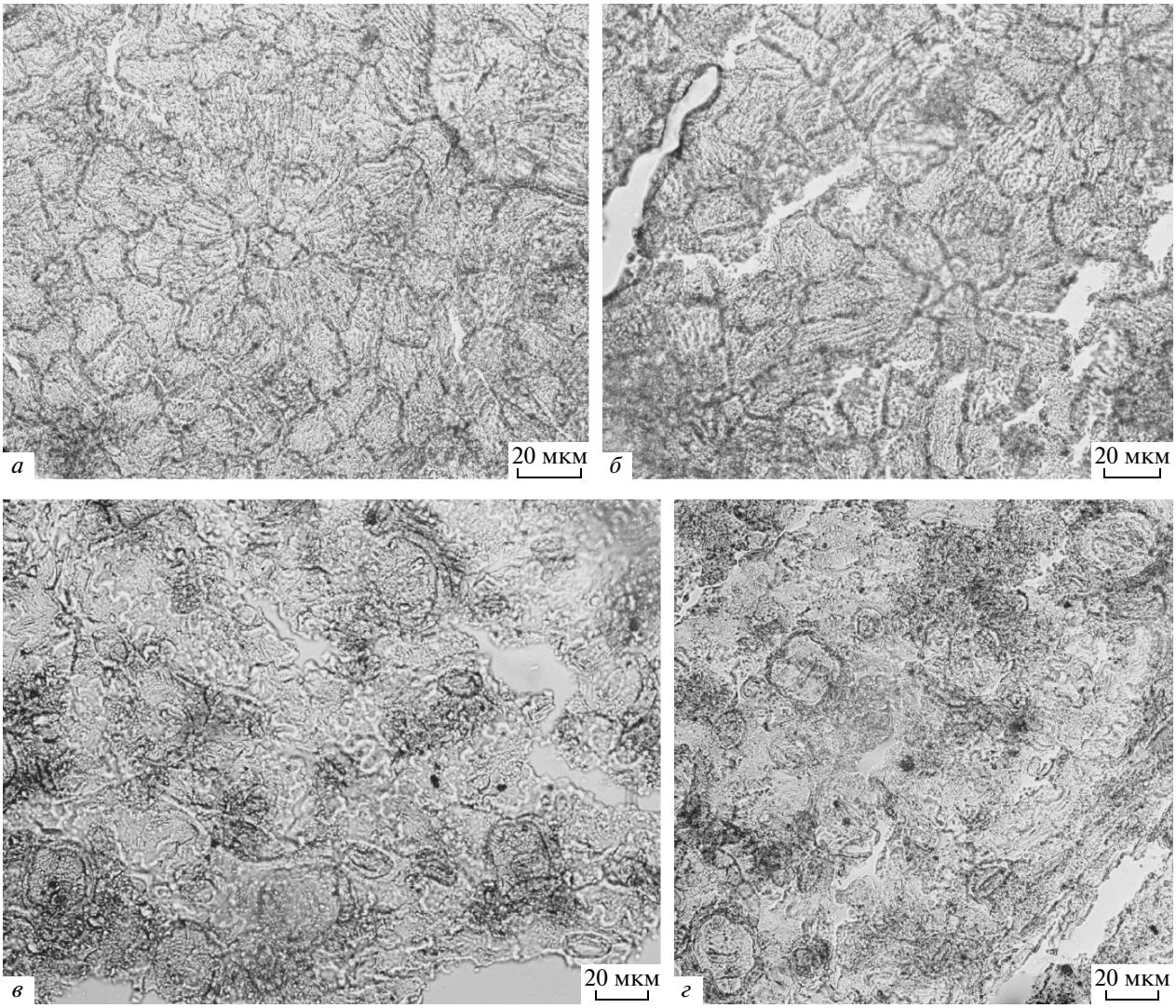


Рис. 4. Особенности эпидермального строения Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., СМ: *а* – экз. № 417/2, морфотип I, кутикула верхней поверхности листа; *б* – экз. № 417/34, морфотип II, кутикула верхней поверхности листа; *в* – экз. № 417/2, морфотип I, кутикула нижней поверхности листа; *г* – экз. № 417/34, морфотип II, кутикула нижней поверхности листа.

торыми представителями Fagaceae. Однако за неимением достаточного материала не была установлена систематическая принадлежность листьев, авторы ограничились лишь указанием на ассоциацию с платаноидными тычиночными соцветиями рода Sarbaia, а также на сходство их морфологии с платановыми, а эпидермы – с представителями Platanaceae и Fagaceae. В ассоциации с этими листьями недавно было описано уникальное соплодие рода Sarbaicarpa N. Maslova, характеризующееся мозаичным сочетанием признаков семейств Platanaceae и Hamamelidaceae (Maslova, 2009).

Листья E. sarbaensis sp. nov. встречены в ассоциации с фрагментами коры (рис. 2, *а*), сходной с таковой у современного платана. Совместное нахождение листьев и фрагментов коры в одном слое, на одних и тех же штуфах породы позволяет предположить принадлежность этих находок одному растению. Фрагменты коры различны по внешним очертаниям и величине. Продольный рельефный рисунок на коре практически идентичен таковому у современного платана.

М а т е р и а л. Более 30 отпечатков листьев различной сохранности из типового местонахождения и пять фрагментов коры.

ОБСУЖДЕНИЕ

В монографии Шилина (1986) из толщи серых глин Сарбайского карьера были определены два вида рода Platanus – P. pseudoguillelmae и P. cuneiformis. Как известно, эти виды были выделены исключи-

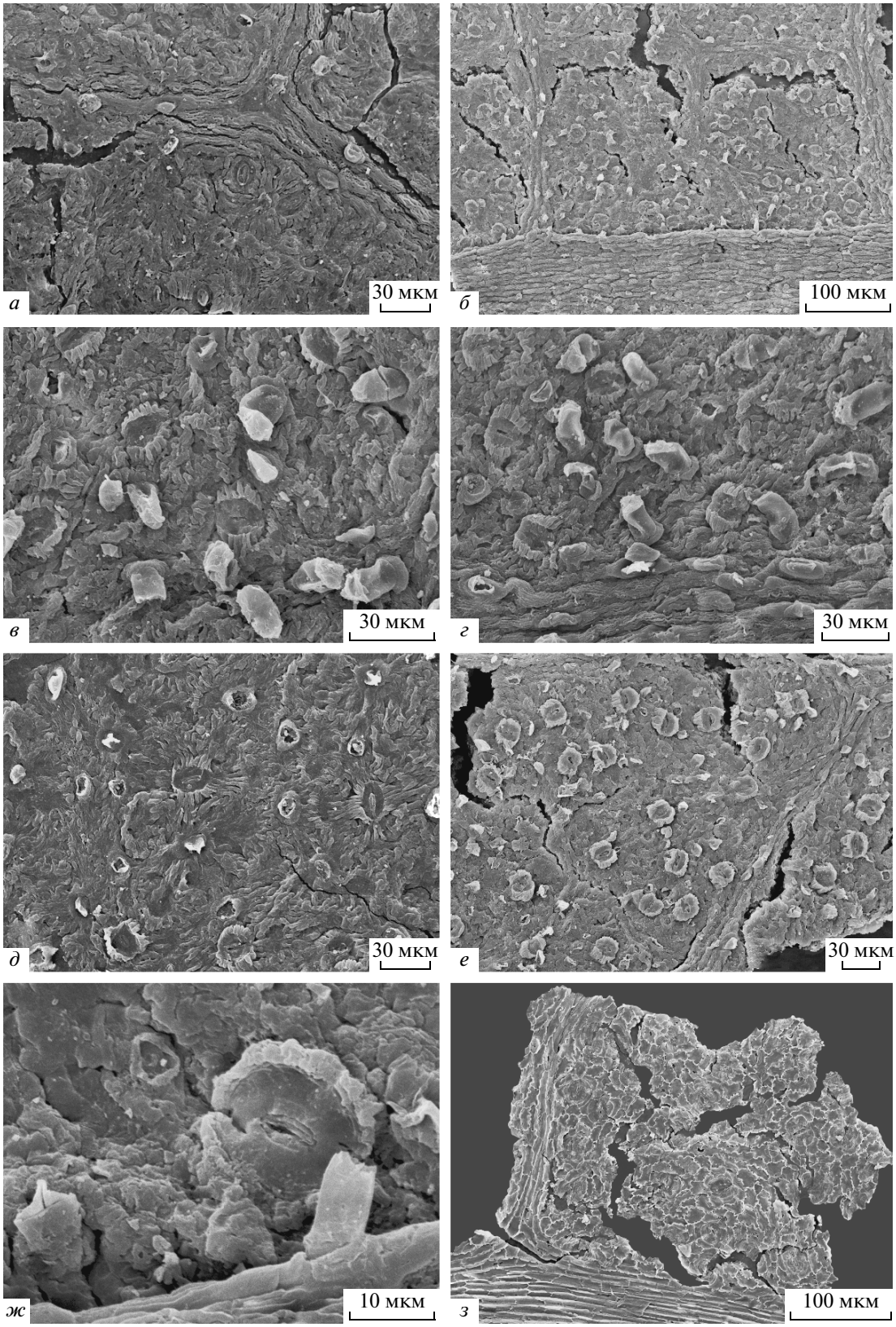


Рис. 5. Особенности эпидермального строения нижней поверхности листа Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., СЭМ: *а* – экз. № 417/10; *б, в* – экз. № 419/2; *г, е–з* – голотип № 417/33; *д* – экз. № 417/22. *а–ж*: фитолеймы после очистки в плавиковой кислоте, вид снаружи; *з* – кутикула после мацерации, вид изнутри.

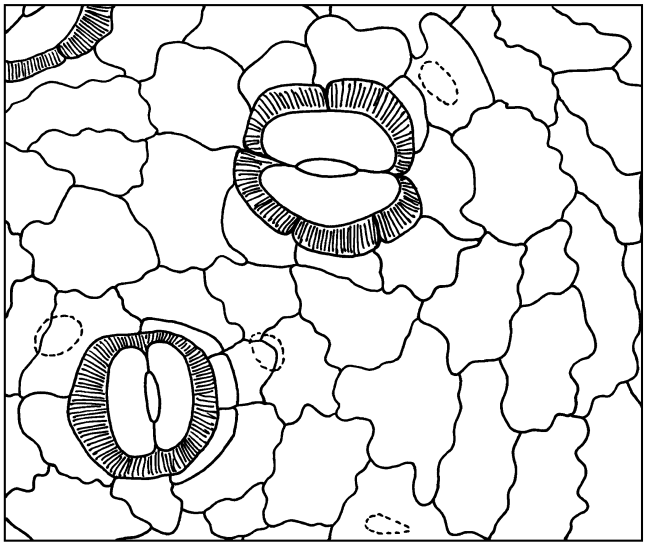


Рис. 6. Фрагмент эпидермы нижней поверхности листа Ettingshausenia sarbaensis sp. nov.; прорисовка табл. XIV, фиг. 3.

тельно по общей морфологии листа, кутикулярно-эпидермальные признаки для них неизвестны. Листья P. pseudoguillelmae отличаются широко ромбическими листовыми пластинками, максимум ширины пластинки приходится на ее верхнюю половину. Отношение длины листовой пластинки к ее ширине у P. pseudoguillelmae менее единицы. Листья P. cuneiformis имеют правильно ромбическую пластинку, где максимальная ширина наблюдается на середине пластинки или чуть ниже. Отношение длины листовой пластинки к ширине у P. cuneiformis более единицы. Таким образом, по признакам формы листовой пластинки и отношению ее длины к ширине виды P. pseudoguillelmae и P. cuneiformis хорошо различимы.

Проведенный нами анализ морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков сарбайских листьев позволил выделить два типа листовых пластинок, соответствующих в принятом понимании видам P. pseudoguillelmae (морфотип I) и P. cuneiformis (морфотип II), которые объединяются переходными формами в один вариационный ряд. Единые для обоих морфотипов достаточно специфичные кутикулярно-эпидермальные признаки дали основания для объединения этих находок в один новый вид Ettingshausenia sarbaensis sp. nov. Схема типов устьичных аппаратов, характерных для нового вида, приведена на рис. 7.

В монографии Шилина (1986) не приводится сведений о кутикулярно-эпидермальных признаках сарбайских листьев. Как показали более поздние (Krassilov, Shilin, 1995) и настоящие исследования, признаки строения эпидермы оказались принципиально новыми для листьев платанового облика. Энциклоцитный тип устьичного аппарата (термин предложен А.Я. Штромбергом (1956), позднее (Stace, 1965) этот тип был назван циклоцитным) с образованием сплошного поперечноскладчатого околоустьичного валика у листьев обоих морфологических типов (P. pseudoguillelmae и P. cuneiformis sensu Шилин, 1986) не был известен для ископаемых платаноидных листьев. Красиловым и Шилиным (Krassilov, Shilin, 1995) отмечалось сходство описанной эпидермы с таковой у ряда представителей Fagaceae. Действительно, подобные устьичные аппараты (где специализированные побочные клетки энциклоцитных аппаратов сливаются в сплошной околоустьичный валик, имеющий радиальную штриховку) известны у современных дубов Quercus wislizeni A. DC. и Q. ilex L. Кроме этого, практически идентичные устьичные аппараты встречены в эпидерме миоценового Quercus sp. (Алексеенко, Красилов, 1980).

У современных представителей семейства Platanaceae энциклоцитные устьица также не известны. И. Фринс-Клэссенс и В. Ван Котем (Fryns-

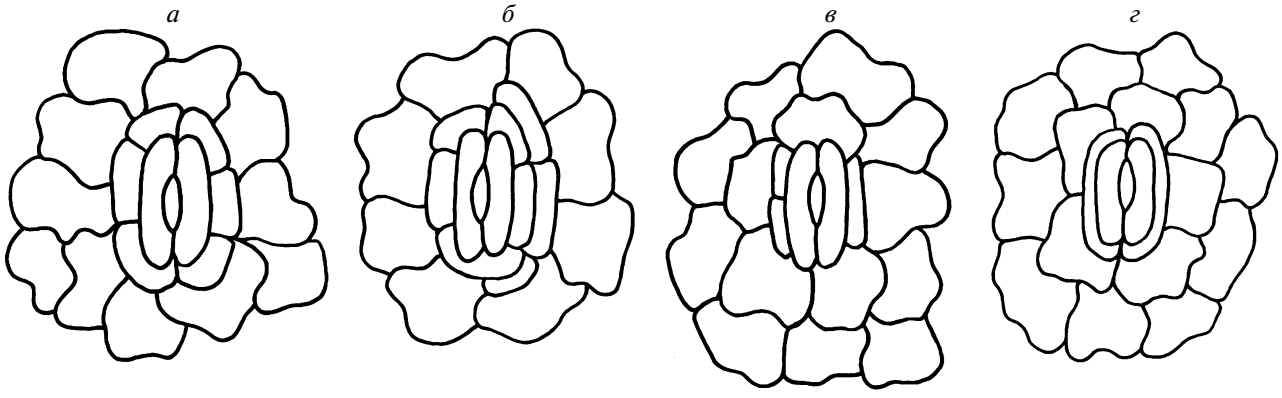


Рис. 7. Схемы типов устьичных аппаратов, обнаруженных в эпидерме листьев Ettingshausenia sarbaensis sp. nov.: *а* – энциклоцитный; *б* – неполно амфициклоцитный; *в* – латероцитный; *г* – парацитный.

Claessens, Van Cotthem, 1973) отнесли устьица Platanus kerrii Gagnep., описанные П. Баасом (Baas,1969), к циклоцитному типу, однако, по приведенным в работе Бааса изображениям невозможно сделать такой вывод. Энциклоцитные (циклоцитные) устьица характеризуются замкнутым кольцом специализированных побочных клеток, в то время как на изображениях Бааса отчетливо видно, что это кольцо разомкнуто в районе полярных областей устьица. Такой тип устьичного аппарата принято называть латероцитным. Более того, также видны переходные к аномоцитному типы устьичных аппаратов.

Энциклоцитные устьичные аппараты отмечены у современных родов подсемейств Exbucklandioideae и Rhodoleioideae семейства Hamamelidaceae (Pan et al., 1990), однако, их побочные клетки образуют характерное кольцо без слияния их периклинальных стенок в сплошной околоустьичный валик. Практически идентичное с современными представителями рода Exbucklandia R.W. Brown строение эпидермы (энциклоцитные устьичные аппараты) описано у плиоценового вида E. tengchongensis J.Y. Wu et B.N. Sun, провинция Юньнань, Юго-Западный Китай (Wu et al., 2009).

Наряду с энциклоцитными устьицами в эпидерме нижней поверхности листа Ettingshausenia sarbaensis sp. nov. обнаружены также неполно амфициклоцитные, латероцитные и редкие парацитные устьичные аппараты. Комбинация энциклоцитного и латероцитного типов в пределах одного листа описана, например, для представителей семейств Celastraceae, Buxaceae, Chloranthaceae, Balanopaceae и Hamamelidaceae (Hartog, Baas, 1978; Баранова, 1980, 1981, 1986; Baranova, 1983, 1992), но никогда не была показана для представителей Platanaceae. Что касается парацитных устьиц, то их присутствие в эпидерме платаноидных листьев отмечено уже с альба (Upchurch, 1981, 1984), однако, в комбинации с энциклоцитными и латероцитными устьицами до настоящего момента известно не было.

Устьичные аппараты рода Platanus преимущественно классифицируются как аномоцитные (Kvaček et al., 2001; Carpenter et al., 2005; и др.). Р. Карпентер с соавт. (Carpenter et al., 2005) показали, что виды современного Platanus характеризуются комбинациями аномоцитного, латероцитного, а также иногда парацитного типов устьичных аппаратов. При этом в эпидерме современного платана аномоцитные устьица доминируют, а латероцитные и парацитные устьица встречаются относительно реже. Процентное соотношение различных типов устьичных аппаратов (энциклоцитного и латероцитного) у сеноман-туронского вида E. sarbaensis sp. nov. примерно одинаково, т. е., нет оснований говорить о доминировании какого-то одного типа устьиц. Тенденция уменьшения числа типов устьичных аппаратов, встречающихся в пределах одного листа у покрытосеменных растений, прослеженная с раннего мела и поныне, была выявлена Г. Апчерчем (Upchurch, 1981). Отметим, что в эпидерме E. sarbaensis sp. nov. не встречен характерный для платана аномоцитный тип устьиц, что в сочетании с традиционной в общих чертах для современного рода морфологией листа дает основание для обособленного положения нового вида в ряду ископаемых платаноидных листьев, а также среди видов современного рода Platanus.

Анализ морфологических и эпидермальных признаков E. sarbaensis sp. nov. позволяет предположить, что морфологические типы, соответствующие ранее (Шилин, 1986) определенным на этом материале видам P. pseudoguillelmae (морфотип I) и P. cuneiformis (морфотип II), на самом деле являются разновидностями световых и теневых листьев нового вида. Начиная с исследований В.Р. Заленского (1904), стало очевидно, что морфологические и кутикулярно-эпидермальные признаки растений могут в значительной степени варьировать и зависят от микроклиматических условий, в которых развивается лист, особенно в развитых кронах крупных деревьев и кустарников. Такие данные в последнее время стали известны как для современных (например, Strauss-Debenetti, Berlyn, 1994; Kürschner, 1997; Sun et al., 2003; Маслова и др., 2008а, б; и др.), так и для ископаемых (например, Barbacka, van Konijnenburg-van Cittert, 1998; Guignard et al., 2001; Denk, Velitzelos, 2002; Kvaček, Manchester, 2004; Wu et al., 2009; и др.) растений.

Общеизвестно, что теневые листья покрытосеменных древесных растений по сравнению со световыми, как правило, имеют более крупные, тонкие, менее опушенные листовые пластинки с менее плотной сетью жилкования. Кутикула таких листьев более тонкая, основные клетки эпидермы более крупные, антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые, устьица более крупные по размерам, но малочисленные. Напротив, световые листья мелкие, с плотной сетью жилкования, более опушены. Кутикула световых листьев более мощная, основные клетки эпидермы мельче, антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые, устьица мелкие, многочисленные (Шенников, 1950; Горышина, 1979; Лотова, 2000; и др.).

По нашему мнению, к морфотипу I принадлежат световые, а к морфотипу II – теневые листья вида E. sarbaensis sp. nov. Подтверждением этому могут служить соответствующие морфологические и эпидермальные признаки. Так, листья морфотипа I характеризуются широко ромбическими листовыми пластинками с максимумом ширины пластинки, приходящимся на ее верхнюю половину. При этом, как правило, ширина пластинки листа превышает ее длину. Листья морфотипа II имеют правильно ромбическую пластинку, а максимальная ширина отмечается на середине или чуть ниже пластинки.

Кроме этого, длина пластинки у листьев этого морфотипа больше, чем ее ширина. На примере современного вида Platanus acerifolia Willd. (Маслова и др., 2008а) нами было показано, что лопастные листья различаются по отношению длины пластинки к ее ширине, и их расположение в кроне дерева подчиняется определенной закономерности. В центральной части кроны располагаются лопастные листья (теневые), у которых длина листовой пластинки превышает ее ширину, а внешнюю поверхность кроны (световые) составляют листья, у которых ширина в той или иной степени превышает их длину. По аналогии с этими данными, полученными на материале современного вида платана, можно предположить, что листья платанового облика E. sarbaensis sp. nov. морфотипа I (ширина превышает длину листовой пластинки) располагались по периферии кроны и являлись световыми, тогда как листья морфотипа II (длина превышает ширину листовой пластинки) находились внутри кроны и были теневыми. Это предположение поддерживают также и другие морфологические признаки листа. Так, среди листьев E. sarbaensis sp. nov. нами встречены как формы с отчетливыми вторичными и частыми ветвисто-лестничными третичными жилками (морфотип I), так и формы с более тонкими вторичными и более редкими неотчетливыми ортогонально-сетчатыми третичными жилками (морфотип II). Как отмечалось выше, эти признаки также указывают на возможную принадлежность первого морфотипа к группе световых, а второго морфотипа – к группе теневых листьев.

Кутикулярно-эпидермальный анализ листьев этих двух морфотипов показал, что они характеризуются уникальным для платаноидных листьев общим эпидермальным строением, что указывает на их принадлежность к одному виду. В то же время на основании определенных вариаций в строении эпидермы эти морфологические типы листьев могут быть рассмотрены в качестве групп световых и теневых листьев, располагающихся в различных частях кроны дерева и, соответственно, существующие в различных микроклиматических условиях. Различные комбинации абиотических факторов (разная интенсивность светового фона, водоснабжения, иссушение воздушными потоками) провоцируют определенные вариации в строении покровных тканей растений. Эпидерма предположительно световых листьев E. sarbaensis sp. nov. (морфотип I, рис. 4, *а*, *в*) составлена более мелкими основными клетками, устьица и трихомы здесь более многочисленные, основания трихом несколько мельче, чем у листьев морфотипа II. Основные клетки эпидермы предположительно теневых листьев (морфотип II, рис. 4, *б*, *г*) в целом несколько более крупные, число устьиц и трихом на единицу площади листовой пластинки меньше, чем у световых листьев, основания трихом в целом крупнее. При этом степень извилистости антиклинальных стенок основных клеток эпидермы и размеры устьичных аппаратов у листьев двух морфотипов E. sarbaensis sp. nov. существенно не различаются, однако процент клеток с извилистыми антиклинальными стенками у листьев морфотипа II несколько выше.

Изучение платаноидных листьев из местонахождения Сарбай вновь возвращает нас к необходимости рассмотрения вопроса правомерности определения дисперсных листьев платанового облика современным родом Platanus. Эта проблема обсуждалась нами ранее (Маслова и др., 2005; Маслова, 2008; Maslova, 2010 и др.), и на сегодняшний день является также дискуссионной. Как уже было неоднократно показано на примере ископаемых листьев, внешне похожих на листья современного платана, их исключительно макроморфологическое сходство не всегда сопровождается предполагаемой идентичностью в строении эпидермы, а примеры ассоциации таких листьев с различными репродуктивными структурами (отличными от таковых у современного платана и отнесенными к иным семействам) дают повод сомневаться в правомерности суждения о широком существовании современных таксонов в меловом периоде (Rüffle, 1968; Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2004, 2006; Maslova et al., 2005; Maslova, 2009 и др.). Мы вправе лишь констатировать факт появления в мелу определенных морфологических типов листьев и сохранения их стандартной макроморфологии в течение значительного периода вплоть до настоящего времени. Поэтому применение в практике определения сходных по макроморфологии с современными родами меловых дисперсных листовых остатков морфологической системы, независимой от естественной системы цветковых растений, представляется наиболее верным путем.

Целесообразность применения морфологической классификации при идентификации ископаемых дисперсных листовых остатков была обоснована Красиловым (1979). Им был предложен вариант такой системы для ископаемых листьев покрытосеменных, который впоследствии обсуждался и дорабатывался (Мейен, 1987; Красилов, 1989 и др.). С одной стороны, такой подход может быть интересен в связи с выяснением времени возникновения/исчезновения определенного морфологического типа листа в геологической летописи и соотношения отдельных морфотипов листьев в определенных временных интервалах. С другой, этот путь кажется на сегодняшний день единственным приемлемым для наименования таких палеоботанических объектов.

В недавней статье Г. Чана с соавт. (Tschan et al., 2008) предложенный подход наименования дисперсных ископаемых листьев платанового облика родом Ettingshausenia (Маслова и др., 2005), классифицируемым по морфологической системе, под-

вергся критике. Как нам представляется, авторами не до конца была понята сама идея использования морфологической системы (Красилов, 1979, 1989; Мейен, 1987 и др.) для классификации меловых дисперсных листьев, морфологически неотличимых от соответствующих морфотипов у современных таксонов. Основной претензией этих исследователей является тот факт, что диагноз рода Ettingshausenia не несет информации о кутикулярно-эпидермальном строении листьев. Однако мы, следуя принципам организации морфологической системы, намеренно отошли от привлечения кутикулярно-эпидермальных признаков и выбрали род, характеризующийся сходной с Platanus морфологией листа и не имеющий данных по строению эпидермы. Широко известно, что не все роды, выделенные по листьям на ископаемом материале, имеют диагнозы, включающие информацию о строении эпидермы. Часто палеоботаники имеют дело с отпечатками листьев, лишенными фитолейм, и диагностируют их исключительно по признакам макроморфологии. Такие находки, например, составляют большой процент в меловых флорах Северо-Востока России и ряда других. В отсутствие знаний об эпидермальном строении, на основе одной только морфологии листа неправомерно утверждать о принадлежности ископаемого материала к современному роду. Прекрасной иллюстрацией к сказанному является находка E. sarbaensis sp. nov., где сходная с таковой у современного рода морфология сочетается с принципиально иным, не "платановым" строением эпидермы. Комбинация энциклоцитного и латероцитного типов устьичных аппаратов не встречается у современного рода и никогда ранее не была известна у ископаемых листьев платанового облика. Более того, эти листья встречены совместно с тычиночными соцветиями Sarbaia (Krassilov, Shilin, 1995), отнесенными к семейству Platanaceae, но отличными от таковых у Platanus, а также с соплодиями рода Sarbaicarpa, характеризующимися мозаичным сочетанием признаков семейств Platanaceae и Hamamelidaceae (Maslova, 2009).

Примеров ассоциации листьев платанового облика и разнообразных, отличных от таковых у рода Platanus, репродуктивных структур уже немало (например, Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2004, 2006; Maslova et al., 2005; Maslova, 2009). На основании микроструктурных особенностей строения эти репродуктивные структуры не могут быть отнесены к современному роду Platanus. Безусловно, мы не можем с полной уверенностью считать совместно захороненные, но не обнаруженные в органической связи листья и репродуктивные структуры принадлежащими одному и тому же растению. Однако такая вероятность довольно высока, учитывая уже имеющийся опыт и статистику случаев совместно захороненных органов растений. Можно более или менее уверенно предполагать принадлежность одному растению различных органов в случае, например, когда находки получены из одного слоя, располагаются на одном штуфе породы, и при этом в изучаемой флоре отсутствуют какие-либо иные остатки, морфологически сходные с исследуемыми.

По выражению Чана с соавт. (Tschan et al., 2008, с. 231), род Ettingshausenia в понимании Масловой с соавт. (Маслова и др., 2005) представляет собой "мусорную корзину" для сброса разнообразных листьев неизвестной систематической принадлежности ("Ettingshausenia would become a "garbage can" genus for possibly unrelated taxa"). Заметим, что на основании принципов морфологической системы Ettingshausenia является родом, куда могут попасть листья, возможно, относящиеся не только к разным родам, но и к разным семействам естественной системы растений. В составе рода могут оказаться как листья типичной "платановой" морфологии, имеющие характерные для платана эпидермальные признаки, так и подобные листья, не несущие информации о структуре эпидермы или отличающиеся противоречивыми эпидермальными характеристиками. Такая эклектичность рода является вынужденной необходимостью, а не изначальным стремлением образовать "мусорную корзину". Думается, что в действительности практика выделения новых родов на основании отдельных отпечатков листьев, характеризующихся различными комбинациями известных признаков эпидермы (количественных и размерных), приводит к образованию "мусорной корзины" на уровне семейства. Возрастающее при этом число родов, вероятнее всего, не отражает действительное таксономическое разнообразие древних платаноидов. Таксоны, входящие в эту "корзину", при более широком анализе и изучении изменчивости кутикулярно-эпидермальных признаков на больших монотопных выборках могли бы быть сведены к нескольким (одному?) родам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Т.М., Красилов В.А. Строение эпидермиса и систематическое положение дубов с лопастными листьями из миоцена Приморья // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 118–124.

Баранова М.А. Сравнительно-стоматографическое исследование семейств Buxaceae и Simmondsiaceae // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 68–75.

Баранова М.А. О латероцитном типе устьичного аппарата у цветковых // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 179–185.

Баранова М.А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. Chloranthaceae // Проблемы палеоботаники / Ред. А.Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1986. С. 12–19.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.

Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевск. политехн. ин-та. 1904. Т. 4. 209 с.

Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.

Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 528 с.

Маслова Н.П. Меловые – палеогеновые платановые и гамамелидовые Дальнего Востока и Сибири: морфология, систематика, филогения // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ПИН, 2001. 24 с.

Маслова Н.П. Меловые платаны: реальность или заблуждение? // Памяти чл.-корр. АН СССР В.А. Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 177–179.

Маслова Н.П. Морфология, систематика и филогения ископаемых платаноидов и гамамелид // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ПИН, 2008. 48 с.

Маслова Н.П., Волкова Л.Д., Горденко Н.В. Морфологическая изменчивость листьев Platanus acerifolia Willd. (Platanaceae) и подходы к определению меловых дисперсных листьев платанового облика // Ботан. журн. 2008а. Т. 93. № 6. С. 825–839.

Маслова Н.П., Герман А.Б. Новые находки ископаемых Hamamelidales и проблема филогенетических взаимоотношений платановых и гамамелидовых // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 94–105.

Маслова Н.П., Герман А.Б. Совместная находка соплодий Friisicarpus nom. nov. (Platanaceae) и листьев платанового облика в сеномане Западной Сибири // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 103–106.

Маслова Н.П., Горденко Н.В., Волкова Л.Д. Особенности строения эпидермы листьев Platanus acerifolia Willd. (Platanaceae) и значение кутикулярного анализа для определения меловых листьев платанового облика // Ботан. журн. 2008б. Т. 93. № 7. С. 982–995.

Маслова Н.П., Моисеева М.Г., Герман А.Б., Квачек И. Существовали ли платановые в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98–110.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

Моисеева М.Г. Новые покрытосеменные из маастрихта района лагуны Амаам (Северо-Восток России) // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 92–105.

Моисеева М.Г. Новые данные о сеноманской флоре района бухты Угольной (Северо-Восток России) // Палеонтол. журн. 2010. № 2. С. 100–110.

Шенников А.П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.

Шилин П.В. Позднемеловые флоры Казахстана: Систематический состав, история развития, стратиграфическое значение. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.

Штромберг А.Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений // Сб. тр. Тбилисск. н.-и. хим.-фарм. ин-та. Вып. VIII. Тбилиси: Тбилисск. н.-и. хим.-фарм. ин-т, 1956. С. 51–67.

Baas P. Comparative anatomy of Platanus kerrii Gagnep. // Bot. J. Linn. Soc. 1969. V. 62. P. 413–421.

Baranova M.A. On the laterocytic stomatotype in angiosperms // Brittonia. 1983. V. 35. P. 93–102.

Baranova M.A. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants // Bot. Rev. 1992. V. 58. № 1. P. 49–99.

Barbacka M., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. Sun and shade leaves in two Jurassic species of Pteridosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. V. 103. P. 209–221.

Carpenter R.J., Hill R.S., Jordan G.J. Leaf cuticular morphology links Platanaceae and Proteaceae // Int. J. Plant Sci. 2005. V. 166. № 5. P. 843–855.

Denk T., Velitzelos D. First evidence of epidermal structures of Ginkgo from the Mediterranean Tertiary // Rev. Palaeobot. Palynol. 2002. V. 120. P. 1–15.

Frumin S., Friis E.M. Liriodendroid seeds from the Late Cretaceous of Kazakhstan and North Carolina, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. V. 94. P. 39–55.

Frumin S., Friis E.M. Magnoliid reproductive organs from the Cenomanian-Turonian of north-western Kazakhstan: Magnoliaceae and Illiciaceae // Plant. Syst. Evol. 1999. V. 216. P. 265–288.

Fryns-Claessens E., Van Cotthem W. A new classification of the ontogenetic types of stomata // Bot. Rev. 1973. V. 39. P. 71–138.

Guignard G., Boka K., Barbačka M. Sun and shade leaves? Cuticle ultrastructure of Jurassic Komlopteris nordenskioeldii (Nathorst) Barbacka // Rev. Palaeobot. Palynol. 2001. V. 114. P. 191–208.

Hartog R.M., Baas P. Epidermal characters of the Celastraceae sensu lato // Acta Bot. Neerl. 1978. V. 27. P. 355–388.

Krassilov V.A., Shilin P.V. New platanoid staminate heads from the Mid – Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 85. P. 207–211.

Kürschner W.M. The anatomical diversity of recent and fossil leaves of the Durmast Oak (Quercus petraea Lieblein/Q. pseudocastanea Goeppert) – implications for the use as biosensors of paleoatmospheric CO levels // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. V. 96. P. 1–30.

Kvaček J., Váchová Z. Revision of platanoid foliage from the Cretaceous of the Czech Republic // J. Nat. Mus. Natur. Hist. 2006. V. 175. № 3–4. P. 77–89.

Kvaček Z., Manchester S.R. Vegetative and reproductive structures of the extinct Platanus neptuni from the Tertiary of Europe and relationships within the Platanaceae // Plant Syst. Evol. 2004. V. 244. P. 1–29.

Kvaček, Z., Manchester S.R., Guo Shuang-xing. Trifoliolate leaves of Platanus bella (Heer) comb. n. from the Paleocene of North America, Greenland, and Asia and their relationships among extinct and extant Platanaceae // Int. J. Plant Sci. 2001. V. 162. № 2. P. 441–458.

Maslova N.P. Association of reproductive organs of platanoids (Angiospermae): significance for systematics and phylogeny // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 12. P. 1393–1404.

Maslova N.P. A new taxon of infructescence Sarbaicarpa gen. nov. (Hamamelidales) from the Cenomanian-Turonian of the Western Kazakhstan // Paleontol. J. 2009. V. 43. № 10. P. 1281–1297.

Maslova N.P. Systematics of fossil platanoids and hamamelids // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 11. P. 1379–1466.

Maslova N.P., Golovneva L.B., Tekleva M.V. Infructescences of Kasicarpa gen. nov. (Hamamelidales) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym-Enisey depression, western Siberia, Russia // Acta Palaeobot. 2005. V. 45. № 2. P. 121–137.

Narita A., Yamada T., Matsumoto M. Platanoid leaves from Cenomanian to Turonian Mikasa Formation, Northern Japan and their mode of occurrence // Paleontol. Res. 2008. V. 12. № 10. P. 81–88.

Pan K.Y., Lu A.M., Wen J. Characters of leaf epidermis in Hamamelidaceae (s. l.) // Acta Phytotaxon. Sin. 1990. V. 28. № 1. P. 10–26.

Rüffle L. Merkmalskomplexe bei alteren Angiospermen – Bluttern und die Kutikula von Credneria Zenker (Menispermaceae) // Palaeontogr. Abt. B. 1968. Bd 123. Liefg. 1–6. S. 123–145.

Shilin P.V. Upper Cretaceous flora of Karakumzholy, northeastern Aral Region // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 12. P. 1405–1409.

Stace C.A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Bot. 1965. V. 4. P. 1–78.

Strauss-Debenetti S., Berlyn G.P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status // Amer. J. Bot. 1994. V. 81. P. 1582–1591.

Sun B.N., Dilcher D.L., Beerling D.J. et al. Variation in Ginkgo biloba L. leaf characters across a climatic gradient in China // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 7141–7146.

Tschan G.F., Denk T., Von Balthazar M. Credneria and Platanus (Platanaceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Quedlinburg, Germany // Rev. Palaeobot. Palynol. 2008. V. 152. P. 211–236.

Upchurch G.R. "Evolution of the cuticle in early Angiosperm leaves from the Lower Cretaceous Potomac Group (Atlantic Coastal Plain, U.S.A)". 1981. Faculty Publications-Biology. Paper 9. http: // ecommons.txstate.edu/biolfacp/9

Upchurch G.R. Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland // Ann. Miss. Bot. Gard. 1984. V. 71. P. 522–550.

Wolfe J.A. Fossil forms of Amentiferae // Brittonia. 1973. V. 25. № 4. P. 334–355.

Wu J., Sun B., Liu Y.S. et al. A new species of Exbucklandia (Hamamelidaceae) from the Pliocene of China and its paleoclimatic significance // Rev. Palaeobot. Palynol. 2009. V. 155. P. 32–41.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–8. Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., кутикула нижней (фиг. 1–3) и верхней (фиг. 4–8) поверхности листа, СЭМ: 1, 3 – экз. № 419/2, кутикула костальной зоны, вид снаружи; 2 – экз. № 419/2, кутикула костальной зоны, вид изнутри; 4 – экз. № 419/2; 5 – экз. № 417/2; 6 – экз. № 417/34; 7 – экз. № 417/2, вид изнутри; 8 – экз. № 417/34, вид изнутри. Фиг. 1–4 – переходные формы; фиг. 5, 7 – морфотип I; фиг. 6, 8 – морфотип II.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–10. Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., кутикула нижней поверхности листа, вид изнутри; фиг. 1 – 5, 7, 9 – морфотип I; фиг. 6, 8, 10 – морфотип II, СЭМ: 1 – экз. № 417/2; 2 – экз. № 417/12; 3, 4 – экз. № 417/33; 5 – экз. № 417/12; 6 – экз. № 417/34; 7 – экз. № 417/2, энциклоцитный устьичный аппарат; 8 – экз. № 417/22, неполно амфициклоцитный устьичный аппарат; 9 – экз. № 417/33, латероцитный устьичный аппарат; 10 – экз. № 417/22, парацитный устьичный аппарат.

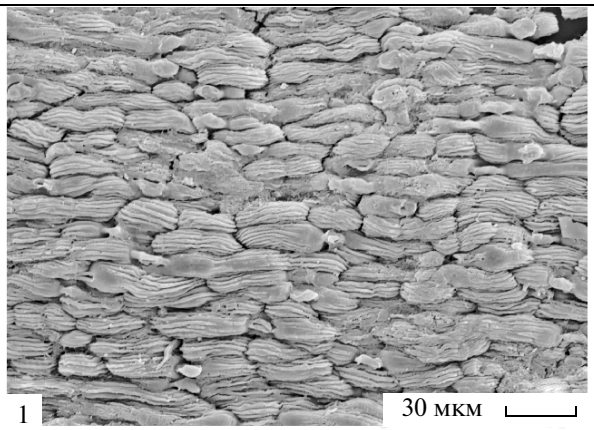
The New Species *Ettingshausenia sarbaensis* (Angiospermae) from the Cenomanian–Turonian of Western Kazakhstan in Light of the Problem of Classification of Dispersed Cretaceous *Platanus*-like Leaves

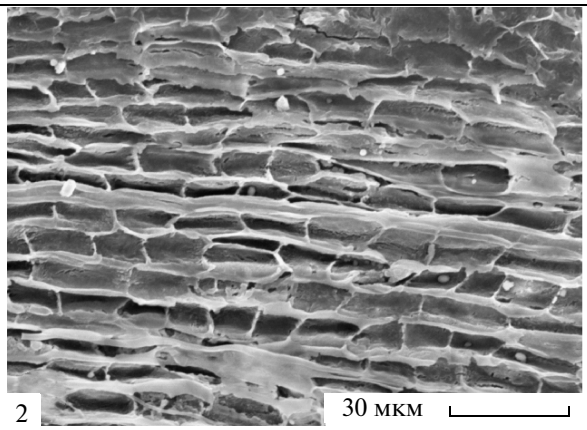
N. P. Maslova, P. V. Shilin

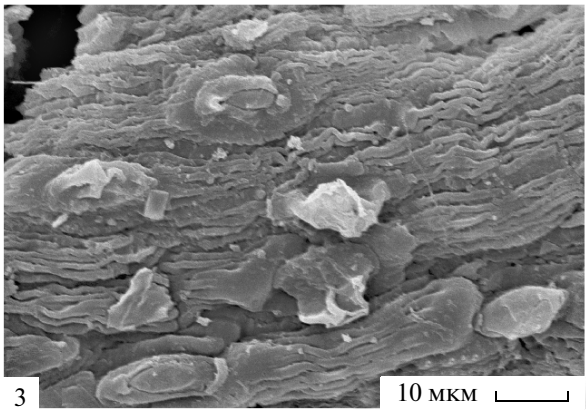
Based on morphological and epidermal characters of the leaf, a new species, *Ettingshausenia sarbaensis* sp. nov., from the Cenomanian–Turonian of western Kazakhstan is described. In fossil *Platanus*-like leaves, the unique epidermal structure, with the combination of encyclocytic, laterocytic, and paracytic stomata and the presence of trichomes on one or from two to seven epidermal cells, is shown for the first time. Based on variations in morphological and epidermal characters, two morphotypes corresponding to groups of sun and shade leaves are recognized. The expediency of consideration of dispersed Cretaceous *Platanus*-like leaves within the framework of morphological classification of leaves is discussed.

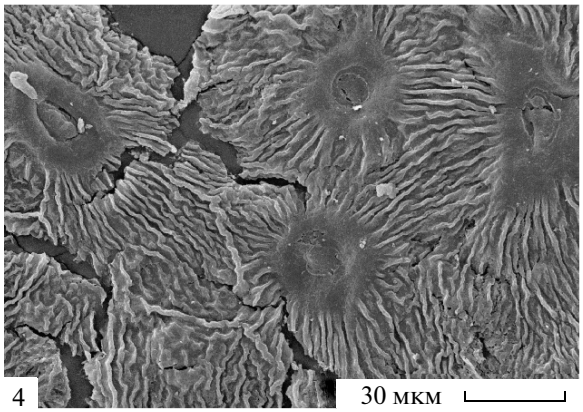
Keywords: *Ettingshausenia*, morphology and epidermal structure of leaves, morphological system, Cenomanian–Turonian.

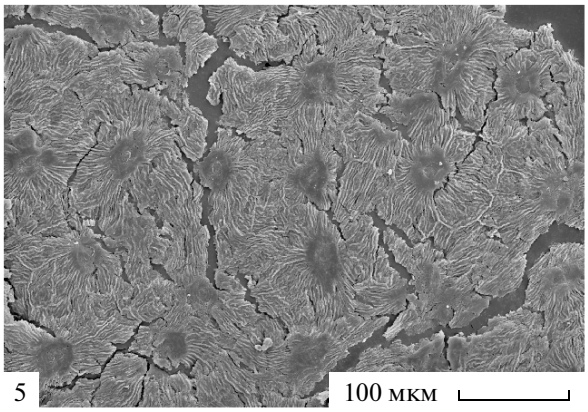
Таблица XIII

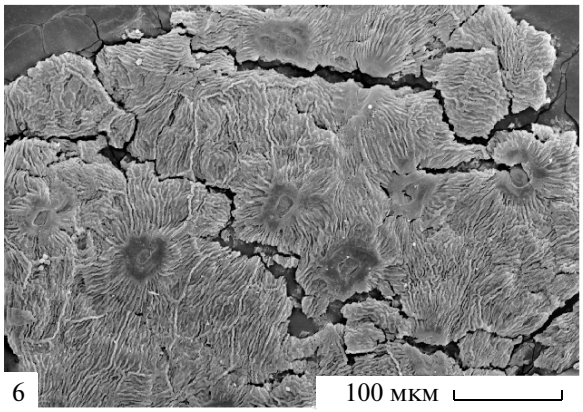


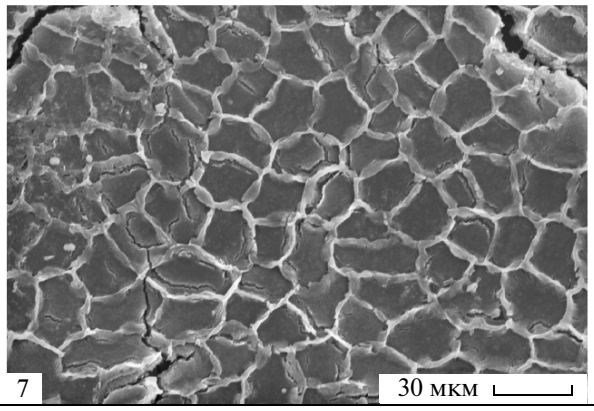












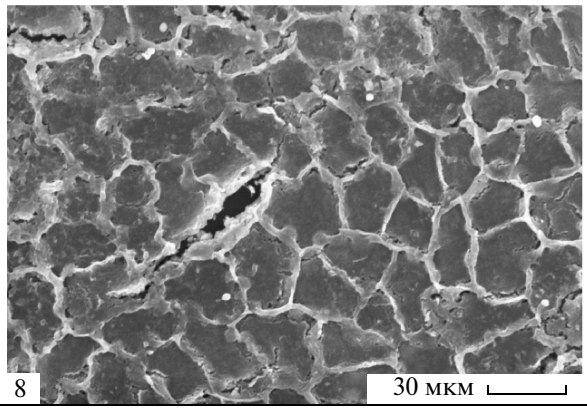
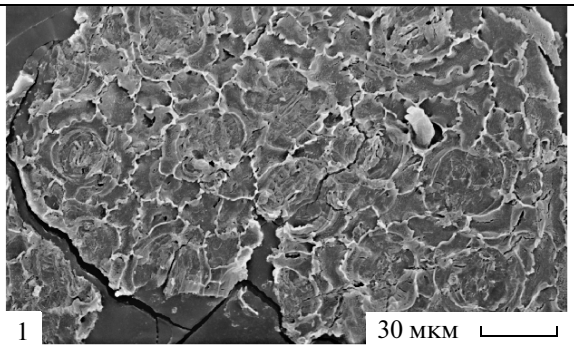
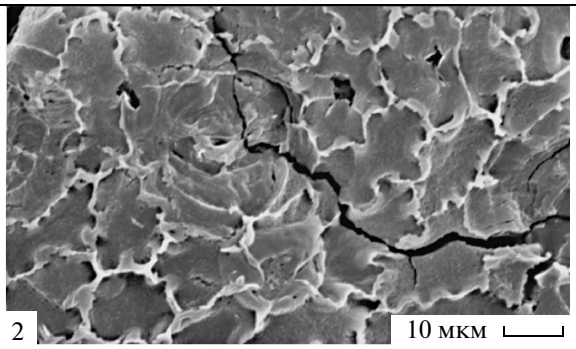
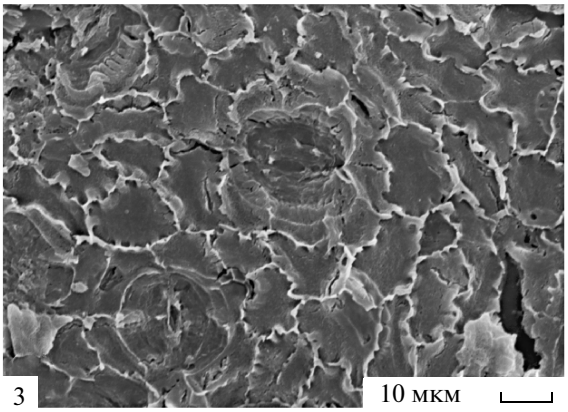
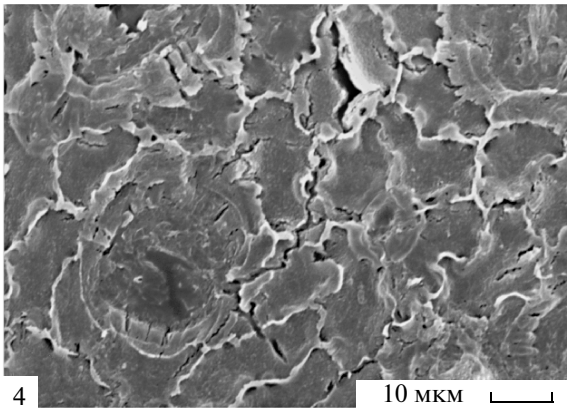


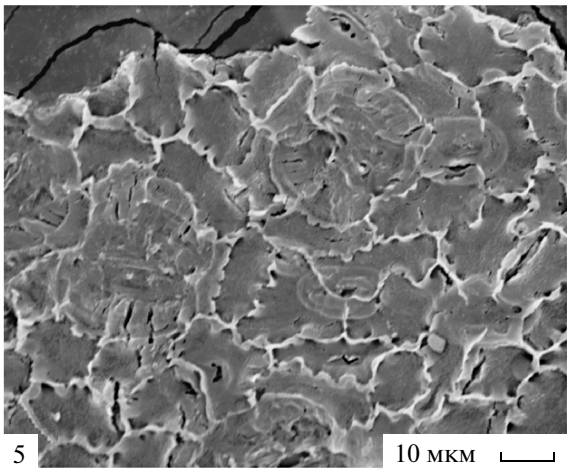
Таблица XIV

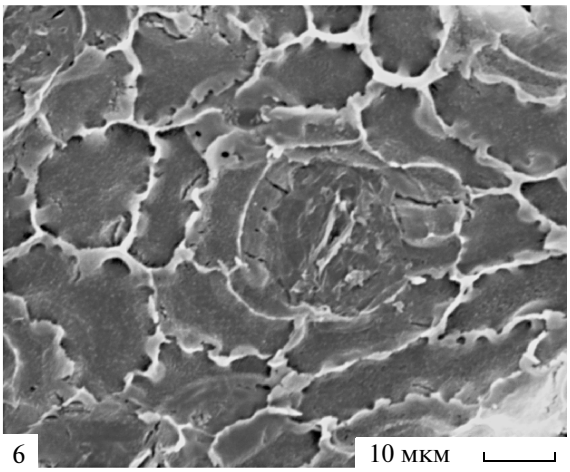

1
30 мкм

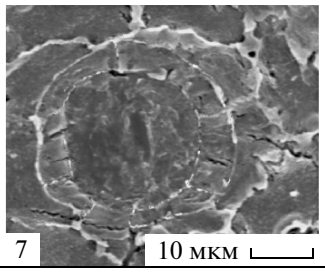

2
10 мкм

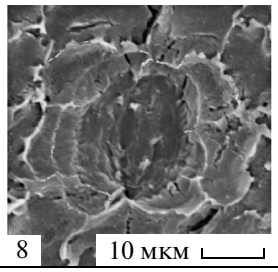

3
10 мкм

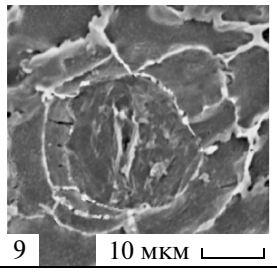

4
10 мкм

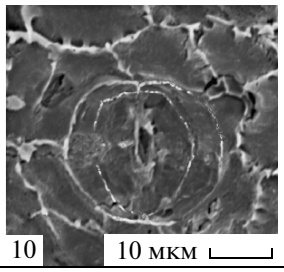

5
10 мкм


6
10 мкм


7
10 мкм


8
10 мкм


9
10 мкм


10
10 мкм

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 4, с. 111–112

РЕЦЕНЗИИ И НАУЧНЫЕ ДИСКУССИИ

АГАДЖАНЯН А. К. МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПЛИОЦЕН–ПЛЕЙСТОЦЕНА РУССКОЙ РАВНИНЫ. М.: НАУКА, 2009. 676 С.

Представленная специалистам и заинтересованному кругу читателей монография А.К. Агаджаняна, опубликованная в 2009 году в Трудах ПИН РАН, стала итогом многолетних исследований известного автора, посвященных широкому кругу проблем исторической фаунистики, таксономии, систематики и эволюции преимущественно мелких млекопитающих неогена и антропогена Восточной Европы. Предшествующий этап работ на эту тему приходится в основном преимущественно на вторую половину XX в., когда в Советском Союзе наиболее интенсивно проводились исследования под общим руководством проф. И.М. Громова, а позже В.А. Топачевского.

Полученными выводами автор, несомненно, продвинул данное научное направление вперед в сравнении с результатами, опубликованными отечественными авторами в основополагающих сводках И.Г. Пидопличко (1951) и И.М. Громова (1961, 1977), монографиях В.П. Сухова (1970), Л.П. Александровой (1976), В.С. Зажигина (1980), А.К. Марковой (1982), Л.И. Рековца (1985, 1994), Л. Рековца и А. Надаховского (1995), А.С. Тесакова (2004), А.И. Крохмаля и Л.И. Рековца (2010) и цикла монографических работ В.А. Топачевского, А.Ф. Скорик, В.А. Несина.

Особое значение имеет раздел „Общие вопросы эволюции мелких млекопитающих....", раскрывающий проблемы истории таксонов, эволюции сообществ, а также вопросы возможного моделирования этих процессов. Раздел включает аналитические данные о трансформации отдельных таксонов полевковых грызунов, о морфологических особенностях таксонов в сравниваемых между собой близких и отдаленных регионах (включая островные), а также данные о различных факторах, способствующих такой широкой их дивергентной эволюции.

Существенной представляется попытка автора увязать эти вопросы, а также вопросы закрепления в филогенезе динамичных и доминирующих во времени морфотипов зубов (фенотипов) с данными популяционно-генетических исследований современных форм. На этой основе автором в достаточном объеме проанализированы процессы проявления морфологических параллелизмов у грызунов, что, собственно, подтверждает основы закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова. Отмеченные характеристики увязаны автором с особенностями проявления климатических факторов, миграциями видов, действием изолирующих механизмов, особенностями адаптациогенеза.

В сумме это отразилось на характере видообразования и особенностях центров формирования таксонов Arvicolidae с последующим их расселением в экологические зоны оптимального существования, что затем повлияло на динамику фаун в плиоцене–плейстоцене Восточной Европы. При этом автором выделены наиболее ярко выраженные рубежи смены фаун во времени и на этой основе определены и обоснованы этапы их развития. Общепризнанными критериями такой дифференциации являются появление, доминирование и исчезновение (через вымирание или путем трансформации) таксонов или целых экологических групп (ассоциаций, комплексов) во времени. Такая качественная смена фаун отражает их последовательность и динамику, а также характеризует преемственность во времени, что служит надежной основой для биостратиграфических построений.

Эволюционно-систематические положения и выводы автора целиком и полностью основаны на данных сравнительно-морфологического и функционального изучения особенностей признаков, направлений и уровней их специализации у различных видов Insectivora, Lagomorpha и Rodentia. Выделены также морфологические и наиболее функционально значимые признаки, маркирующие основные филогенетические линии представителей семейства Arvicolidae, охарактеризована изменчивость доступных для изучения признаков и их корреляционные зависимости. В этом отношении на первом месте выступает комплексная оценка проявления признаков и их функциональности как единой целостной структуры в системе "организм – признак – среда", что отвечает пониманию сути эволюционной морфологии В.О. Ковалевского и И.И. Шмальгаузена.

Общей закономерностью в эволюции почти всех групп грызунов, особенно Arvicolidae, является усложнение жевательных структур зубов, что коррелятивно связано с морфологическими преобразованиями жевательного аппарата в целом. Автор детально анализирует эти изменения и обоснованно выделяет определенные стадии морфологической эволюции у сгруппированных им таксонов Arvicolidae, например, в линии Promimomys – Mimomys – Arvicola. На этой основе представлены линии фило-

гении (филиации) основных групп Arvicolidae на уровне триб и более низких таксонов. Положительным представляется также подобный анализ и для североамериканских форм Arvicolidae с выделением сравнительно-морфологических трансформаций в отдельных линиях, например, Pliopotamys, Proneofiber, Ondatra.

Адаптациогенез Arvicolidae был тесно связан с совершенствованием зеленоядности на различных этапах их эволюции, особенно в мио-плиоцене, когда происходило параллельное становление полевкозубости в различных филогенетических линиях Cricetidae s.str. Возникшие на этой основе морфологические параллелизмы в переходных группах Cricetidae – Arvicolidae, особенно появление полевкозубых Cricetidae, привели к формированию их большого таксономического разнообразия на рубеже миоцена-плиоцена. Это в значительной степени затрудняет задачу исследователей по определению предковой для Arvicolidae (или переходной Cricetidae – Arvicolidae) группы. Как утверждает автор (с. 576): “Именно в конце миоцена – начале плиоцена выделяется базальная группа (или группы), такая как Ischymomys, ставшая основанием последующей радиации большинства триб полевковых”. С этим положением автора можна дискутировать. Есть доводы на то, что Ischymomys является боковой вымершей ветвью в эволюции Cricetidae, и мы склонны принимать именно эту точку зрения.

В монографии большой раздел посвящен сравнительно-морфологическому описанию представителей отрядов Insectivora (9 видов), Lagomorpha (1 вид) и Rodentia (почти 60 видов). Автор использует унифицированную систему описания таксонов (материал, местонахождение, возраст, размеры, описание, сравнение, замечания, распространение), что в значительной степени упрощает восприятие и оценку материала. Описание видов из различных местонахождений плиоцена и плейстоцена сопровождается таблицами промеров, хорошо выполненными иллюстрациями и текстовым сопоставлением признаков, что позволило автору составить сравнительные определительные таблицы для отдельных вымерших групп, например, Beremendia – Blarinoides, Sorex – Drepanosorex, Sorex – Neomys, а также некоторых внутриродовых таксонов.

Описание материала проведено в основном в сравнении с таковым из местонахождений ныне существующей умеренной климатической зоны, зачастую исключая при этом данные по южным регионам Восточной Европы, например, по видам трибы Lagurini. Такой зональный подход имеет положительный эффект для работ историко-фаунистического содержания, но не может быть полезен при проведении систематических ревизий.

Характеристика таксонов представлена в сравнительном и зачастую дискуссионном плане, особенно это касается представителей Arvicolidae, с привлечением (по возможности) цитогенетических данных по филогенетически близким современным формам. Примером может быть дискуссия вокруг вымерших групп Stachomys – Ungaromys – Pliomys и современных близких таксонов Prometheomys, Clethrionomys, Alticola.

Особо следует подчеркнуть глубину и значимость морфологического анализа группы Polonomys – Promimomys – Mimomys, которой свойственны морфологические параллелизмы, например, появление цемента, исчезновение неадаптивных признаков (марка, мимомисная складка), высокая степень морфологической дифференциации. Эта группа является центральной в эволюции семейства Arvicolidae и имеет ряд неразрешенных и дискуссионных вопросов, связанных с определением ее значения в процессе становления современных таксонов.

В анализируемой монографии автор сознательно уходит от систематической ревизии исследованных им групп мелких млекопитающих и использует наиболее выгодную для характеристики вымершей фауны Восточной Европы систему полевковых, предложенную Громовым (1977). Безусловно, за прошедшее время (более 30 лет) систематика этой и других групп претерпела существенные изменения. Однако А.К. Агаджанян, как и каждый исследователь, вправе придерживаться той системы, которая по его мнению наиболее приемлема для обоснования полученных им результатов.

Монография Агаджаняна содержит большое количество новой важной научной информации о микротериофауне плиоцен–плейстоцена Восточной Европы, включая данные о геологии и тафономии местонахождений, качественном и количественном составе фаун, морфологии различных групп. Полученные результаты обобщены автором в заключительных разделах монографии, которые содержат глубокий эволюционный анализ вымерших мелких млекопитающих Палеарктики.

В заключительной части работы очень недостает стратиграфической и корреляционной схемы с указанием положения изученных автором местонахождений. Многие выводы автора, например, о положении в системе Ischymomys, статусе и составе таксона Terricola, подродовом делении рода Microtus и другие, могут вызывать серьезную дискуссию у специалистов, что полностью оправдано, поскольку работы подобного плана должны не только подводить итог определенного этапа исследований и решать проблемы данного научного направления, но и ставить новые проблемы и задачи, определяя тем самым направления и перспективы будущих исследований.

© 2011 г. *Л.И. Рековец,*
А. Надаховски