| | Название статьи | Страницы | Цит. |
|---|---|---|---|
| | НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ<br>Татаринов Л.П. | 5-10 | 0 |
| | НОВЫЕ КРУПНЫЕ ФОРАМИНИФЕРЫ ИЗ ЭОЦЕНА КРЫМА (УКРАИНА) И МАНГЫШЛАКА (ЗАПАДНЫЙ КАЗАХСТАН)<br>Закревская Е.Ю. | 11-20 | 0 |
| | ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПЕРМСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ<br>Бяков А.С. | 21-27 | 1 |
| | НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ PRAEGLYPHIOCERAS (PRAEGLYPHIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)<br>Николаева С.В. | 28-36 | 0 |
| | СЕМЕЙСТВО COELOTUBULIPORIDAE FAM. NOV. И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В ЭВОЛЮЦИИ МШАНОК<br>Горюнова Р.В. | 37-49 | 0 |
| | НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ МШАНОК РОДА NEOTREMATOPORA MOROZOVA И ЕГО НОВЫЕ ВИДЫ ИЗ ДЕВОНА САЛАИРСКОГО КРЯЖА И РУДНОГО АЛТАЯ (РОССИЯ)<br>Мезенцева О.П. | 50-60 | 1 |
| | НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ GRYLLOBLATTIDA (INSECTA) ИЗ МЕЖТРАППОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ТУНГУССКОГО БАССЕЙНА СИБИРИ<br>Аристов Д.С. | 61-68 | 0 |
| | НОВЫЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ СЕМЕЙСТВА ARCHEGOCIMICIDAE (HEMIPTERA: HETEROPTERA) ИЗ ВЕРХНЕЙ ЮРЫ МОНГОЛИИ<br>Рыжкова О.В. | 69-75 | 0 |
| | НОВЫЕ ВЕСНЯНКИ (INSECTA: PERLIDA=PLECOPTERA) ИЗ ПОЗДНЕМЕЗОЗОЙСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫЙ, ЗАБАЙКАЛЬЕ<br>Синиченкова Н.Д. | 76-81 | 2 |
| | НОВЫЙ ВИД РОДА ORCHESIA LATR. ИЗ ПОЗДНЕГО ЭОЦЕНА (COLEOPTERA, MELANDRYIDAE)<br>Никитский Н.Б. | 82-84 | 0 |
| | НОВЫЙ ВИД КОНОДОНТОВ РОДА PELEKYSGNATHUS ИЗ ФАМЕНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОКА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ<br>Пазухин В.Н., Гатовский Ю.А. | 85-88 | 0 |
| | К МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ ПОЛОЖЕНИЮ UNGULASPIS ARCTOA (OSTEOSTRACI, AGNATHA) ИЗ НИЖНЕГО ДЕВОНА АРХИПЕЛАГА СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ<br>Афанасьева О.Б. | 89-93 | 3 |
| | ARDEA SYTCHEVSKAYAE SP. NOV. НОВЫЙ ВИД ЦАПЛИ (AVES: ARDEIDAE) ИЗ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА МОНГОЛИИ<br>Зеленков Н.В. | 94-101 | 3 |
| | РОД CALLIXYLON ZALESSKY (ARCHAEOPTERIDOPHYTA): ОСНОВНЫЕ КРИТЕРИИ ВЫДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И РЕВИЗИЯ ЕГО ВИДОВОГО СОСТАВА<br>Орлова О.А., Юрина А.Л. | 102-109 | 2 |
| | К ЮБИЛЕЮ АЛЕКСАНДРА ПАВЛОВИЧА РАСНИЦЫНА | 110-112 | 0 |

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 5–10

УДК 596/599

# НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

**© 2011 г. Л. П. Татаринов**

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

*e-mail: vg@paleo.ru*

Поступила в редакцию 28.01.2010 г.
Принята к печати 17.09.2010 г.

Впервые родственные с предками позвоночных группы животных были исследованы А.О. Ковалевским в 1865–1867 гг. Это были ланцетник (Branchiostoma) и туникаты (Ascidia). После разделения К. Гроббеном (Grobben, 1908) "над-кишечнополостных" многоклеточных на первичноротых и вторичноротых поиски отдаленных родичей позвоночных сосредоточилось на вторичноротых. Подходящими предками позвоночных и хордовых в целом долго считались кишечнодышащие. На смену пришла гипотеза происхождения хордовых от абберантных вторичноротых с кальцитовым скелетом, которых называли Stylophora или Calcichordata (Jeffries, 1983). В.В. Малахов (2006), базируясь на данных о гомеобоксных генах, предположил, что хордовые могли приобрести признаки вторичноротости независимо от иглокожих. Особняком стоит теория Е.К. Сеппа (1959), выступившего с теорией происхождения позвоночных от "дупликатуры" морских кольчатых червей. Самые примитивные современные позвоночные – круглоротые – имеют гипофиз, заключенный в необычно длинный канал, проходящий под мозгом и открывающийся отверстием непосредственно впереди мозга. Вместе с палеозойскими панцирными рыбообразными круглоротые образуют самую примитивную группу позвоночных – Agnatha.

Название для группы, объединяющей позвоночных животных, ланцетников и туникат впервые ввел в науку под именем Chordonia Э. Геккель (Haeckel, 1874). Это название вскоре было заменено на более благозвучное – Chordata (Balfour, 1880), которое и стало общепринятым.

До создания Геккелем теории гастреи (Haeckel, 1874) судить о филогении типов многоклеточных животных было очень трудно. Но человек издавна интересовался причинами многообразия животного и растительного мира. Еще до появления дарвинизма ученым было хорошо известно имя Ламарка. Было известно о длившейся более 20 лет дискуссии Ж. Кювье и Э. Жоффруа Сент-Илера, которая окончилась только в 1830–1832 гг. поражением Сент-Илера. Напомним, что Кювье утверждал о наличии в природе всего четырех типов животных, каждый из которых имеет свой план строения, а Сент-Илер настаивал на единстве плана строения для всего мира животных в целом, из которого можно вывести (путем эволюции?) все разнообразие жизни. К слову сказать, Сент-Илер даже предлагал рассматривать насекомое как "положенное на спину позвоночное" (Лункевич, 1950; Gould, 1977).

Крупный прорыв в исследовании вопроса о происхождении позвоночных сделал А.О. Ковалевский (1865; Kowalevsky, 1867a, b), который, исследуя эмбриональное развитие сначала ланцетника (Branchiostoma), а затем и асцидии (Tunicata), показал близость или принадлежность этих форм к предкам позвоночных. После этих работ популярность Ковалевского в лаборатории Геккеля и в Йене необычно возросла. На вечеринках там в честь Ковалевского исполнялась песня, посвященная развитию ланцетника. Эта песня начиналась с описания, как "мадам Амфиоксус" искала место, в котором она могла бы отложить яйцо (напомню, что амфиоксус – один из синонимов ланцетника).

Еще при жизни Ч. Дарвина французский эмбриолог Э. Серрес (Serres, 1860), бывший горячим сторонником учения Сент-Илера о единстве плана строения всех животных, выступил с идеей о связи позвоночных с кольчатыми червями. Серрес обратил особое внимание на сходство выделительной системы олигомерных кольчатых червей типа Dinophilus и позвоночных. В обеих группах выделительная система имеет сегментальный метанефридиальный тип строения, но у позвоночных выводные каналы нефридий объединяются в общий проток, который имеет эктодермальное происхождение. Серрес указал, далее, что ротовое отверстие у позвоночных имеет вторичное происхождение. У зародыша ланцетника, например, оно закладывается сначала на левой стороне тела, а потом перемещается вперед. Несмотря на отличия, идею Серреса о происхождении позвоночных от кольчатых червей энергично поддержал А. Дорн (Dhorn, 1875). Сам Дорн больше известен работами по скелету рыб и, особенно, как создатель принципа смены функций. Согласно этому принципу, органы, закладывающиеся у эмбриона, зачастую еще не способны выполнять функцию, которую орган выполняет у взрослой особи. Поэтому их формирование сопровожда-

ется сменой функций. Сходный процесс смены функций совершается и в филогенезе.

## ВЕРОЯТНОСТЬ РОДСТВА ХОРДОВЫХ С ДРУГИМИ ВТОРИЧНОРОТЫМИ МНОГОКЛЕТОЧНЫМИ

Хордовых объединяет с иглокожими необычная структура гаструлы и процесс гаструляции в целом (Grobben, 1908). Гроббен считал, что у них на месте бластопора образуется анальное отверстие, а рот формируется почти на противоположном конце зародыша. Из-за этой особенности иглокожие и хордовые вместе объединяются в группу вторичноротых (Deuterostomata). У остальных "над-кишечнополостных" многоклеточных ротовое отверстие образуется на месте бластопора, а анальное отверстие образуется вторично на другом конце эмбриона. Эти животные, называемые первичноротыми (Protostomata), объединяют червей, моллюсков, членистоногих и большую часть других типов многоклеточных. Вместе с вторичноротыми они образуют группу Bilateria (Grobben, 1908). Причины появления различий между первичноротыми и вторичноротыми остаются неясными, вызывает сомнение и генетическое единство каждой из групп. Но как бы ни было, эта система многоклеточных животных до сих пор остается самой распространенной, хотя и считать ее общепринятой, мягко говоря, не приходится.

Остановимся, в основном, на многочисленных сомнениях по поводу филогенетического единства вторичноротых (Шимкевич, 1923; Иванов, 1937; Беклемишев, 1952). По эмбриологическим данным, к вторичноротым, кроме иглокожих и хордовых, обычно относят также и хетогнат. Одно время считалось возможной принадлежность к вторичноротым также и брахиопод, но теперь это отвергается всеми морфологами.

П.П. Иванов (1937) подчеркивает, что поразительное сходство иглокожих с предполагаемыми предками позвоночных – кишечнодышащими – обнаруживается только на стадии ранних личинок, называемых торнариями. В отличие от иглокожих и кишечнодышащих, у которых вторичные полости происходят от кишечника и образуют полости амбулакральной системы, у настоящих хордовых (позвоночных) мезодерма инвагинирует рядом с эндодермой и, не входя в кишечник, образует трубку осевой мезодермы. В этом отношении "настоящие" хордовые (позвоночные) сближаются с кольчатыми червями и другими первичноротыми Bilateria со спиральным дроблением яйца. Бластопор у настоящих хордовых (позвоночных) остается чисто эмбриональным образованием, не связанным с кишечником. Неясным остается происхождение хорды и значение эмбриональной связи заднего конца кишечника с надхордовым каналом, что характерно для ланцетника и примитивных позвоночных. Зачаток возможной хорды появляется у кишечнодышащих (Enteropneusta) в виде небольшого переднего отростка кишечника, занимающего верхнее положение. Этот отросток, в отличие от настоящей хорды, не может служить механической опорой всего тела животного. Тело зрелой торнарии состоит из трех сегментов – хоботок, воротник и удлиненное тело. Рот находится на брюшной стороне, анальное отверстие находится сзади. Передний (хоботковый) целом непарный, но он может открываться двумя порами. От правого хоботкового целома обособляется зачаточное сердце.

Но прежде всего, нужно указать, что положение ротового и анального отверстий у различных первичноротых и у их личинок может варьировать. Например, у немертины Oerstedia на месте бластопора открывается анальное отверстие, а рот возникает на новом месте и ведет в среднюю кишку (Беклемишев, 1952). В особом положении открывается рот у трохофорных кольчатых червей, а также у моллюсков (Иванов, 1937). Х. Дельсман (Delsman, 1922) выступил с новой теорией происхождения хордовых от трохофорных личинок кольчатых червей через промежуточную стадию форм, подобных трехчленистым кишечнополостным (Enterocoelia). Он указывает, что при образовании нервной трубки, которую он считает бывшим пищеводом, она у зародыша спереди открывалась нейропором, а сзади этот бывший пищевод посредством невро-энтерического анастомоза связан с кишечником. Затем прежний пищевод отшнуровывается от основной части кишечника и утрачивает свои прежние функции. Сливаясь с бывшей брюшной нервной цепочкой, бывший пищевод становится основой центральной нервной системы, хотя свойственные пищеводу мерцательные реснички сохраняются на внутренней поверхности нервной трубки. Около нейропора у хордовых возникает ротовое отверстие.

Но построения Дельсмана имеют и сомнительные моменты. Укажем прежде всего, что пищевод, по Дельсману, через основание невро-энтерического анастомоза, минуя основную часть кишечника, ведет непосредственно в анальное отверстие. Затем кишечник, по Дельсману, должен был круто изгибаться вперед и на своем конце образовывать новое ротовое отверстие по соседству с нейропором. Спасти основные построения Дельсмана можно, если принять, что не пищевод, а задняя кишка должна была слиться с брюшной нервной цепочкой. Может быть, самолюбие сторонников Дельсмана устроит факт, что не только нейропор, но и новое ротовое отверстие находились на морфологически переднем конце тела этого гипотетического предка хордовых.

## ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ХОРДОВЫХ ОТ ДУПЛИКАТУРЫ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ

Е.К. Сепп (1959) не относит кишечнодышащих к иглокожим и не присоединяет их к хордовым, а выделяет в особый тип, так как он не считает возможным приравнивать "хорду" кишечнодышащих к настоящей хорде позвоночных, у которых хорда образует основу осевого скелета. У кишечнодышащих "хорда", в отличие от хордовых, представляет собой передний вырост кишечной трубки с облитерированной полостью. У взрослых кишечнодышащих "хорда" выполняет функцию скелета сердца. Задняя стенка сердца у них и образована этой зачаточной "хордой" (Jeffries, 1986). Кстати, у ланцетника настоящего сердца нет, но многие сосуды способны к самостоятельным пульсациям (Проссер, 1978).

Нервная трубка у личинок кишечнодышащих (баланоглосс) закладывается, возможно, в передней части воротника в виде эпителиального желоба, который вскоре сворачивается в трубку (Хлопин, 1950). Жаберные щели имеются не только у первичноводных позвоночных и у кишечнодышащих, но также у аберрантных иглокожих, которых раньше относили не к иглокожим, а к пельматозоям, и выделяли их особый класс Carpoidea (Jaekel, 1901). Впоследствии их выделяли в новый подкласс иглокожих Calcichordates, а теперь разделили на отряды Cornutes и Mitrates (Jeffries, 1986).

Новую теорию происхождения позвоночных от "дупликатуры" кольчатых червей (аннелид) предложил отечественный невролог Сепп (1959). Аннелидные предки, по мнению Сеппа, обитали в Y-образных ямках в морском дне, из которых они выбирались для поисков пищи. В этих ямках аннелидные предки находились в согнутом положении передним концом наружу. Укажем, что Y-образные укрытия в морском дне используют и кишечнодышащие. Термин "дупликатура" означает у Сеппа, что аннелидные предки хордовых, чтобы стать хордовыми, должны были сложиться пополам – передняя половина, которая высовывалась наружу и лежала "сверху", должна была прирасти к задней, расположенной "снизу". Кишечнодышащих Сепп не относил к хордовым. Туникат Сепп специально не рассматривает, начиная описание своей гипотезы с ланцетника.

Свое название хордовые получили от упругого продольного стержня, расположенного над кишечником. Немногие авторы допускают, что хорда возникла, возможно, путем сворачивания в трубку листка эктодермы (Хлопин, 1946), хотя Б. Гатшек (Hatshek, 1881) и Р. Джеффрис (Jeffries, 1983) убеждены в ее эндодермальном происхождении. У ланцетника хорда сохраняется пожизненно, а у настоящих позвоночных хорда служит основой для развития позвоночника – процесс, который остается не вполне завершенным у многих низших рыб и части примитивных амфибий. Но основное, хотя и отнюдь недостаточное, подтверждение гипотеза дупликатуры имеет, пожалуй, в строении закладки кишечника у эмбрионов хордовых, который образует петлю на заднем конце тела из спинной и брюшной частей. Верхняя часть кишечной петли не имеет кишечной функции, но служит основой для развития спинного мозга и кончается спереди остатками нейропора. На переднем конце брюшной части кишечной части кишечника заново образуется ротовое отверстие, а на заднем, также заново, анальное отверстие. У хордовых образуются парные целомические полости. Верхние парные полости, по сторонам от бывшей верхней кишечной петли, образует миоцели, а нижние парные полости, по сторонам от кишечника, образуют спланхоцели. Уже указывалось, что в спланхоцели у позвоночных образуется сердце, а так называемое "квазисердце" кишечнодышащих образуется дорсально от "хорды", представляющей собой дорсальный вырост передней части кишечника. Позднее у эмбрионов позвоночных образуется зачаток хвоста, формирующийся над концом кишечной трубки. В него врастает задний конец хорды вместе с зачатками хвостовых позвонков и хвостовыми миоцелями.

## СТИЛОФОРЫ, ИЛИ КАЛЬЦИХОРДАТЫ, ПТЕРОБРАНХИИ, КИШЕЧНОДЫШАЩИЕ И ДРУГИЕ "ХОРДОВООБРАЗНЫЕ"

Построения Сеппа очень интересны, хотя гипотеза дупликатуры аннелид представляется слишком мудреной, чтобы походить на правду. Но в научной полноценности гипотезу Сеппа намного превосходит только новый труд Джеффриса (Jeffries, 1983), основанный на всесторонних исследованиях "хордовообразных" вторичноротых, включая новую группу Stylophora, птеробранхий, а также примитивных настоящих хордовых, в том числе ланцетников, туникат и даже современных бесчелюстных рыбообразных и частично акул. Стилофор Джеффрис считает не иглокожими, а хордовыми с кальцитовым скелетом. Из их числа Mitrates обладают сравнительно длинным хвостом.

Теория Джеффриса выделяет кишечнодышащих и птеробранхий в особый тип примитивных вторичноротых – Hemichordata, а иглокожих и настоящих хордовых Джеффрис выделяет в монофилетическую группу (надтип?) Dexiothetica. Джеффрис работал над проблемой происхождения хордовых и связи с ними иглокожих и других вторичноротых не менее 20 лет. Вклад Джеффриса в решение этой проблемы можно смело назвать выдающимся, хотя некоторые вопросы и ему не удалось разрешить.

Кроме собственно кишечнодышащих (Balanoglossus и Saccoglossus), Джеффрис относит к Hemichordata также сидящих птеробранхид с щупальцами на головном сегменте (роды Cephalodiscus, Atubaria и Rhabdopleura), которых он описывает с большой тщательностью. У птеробраний, так же,

как у кишечнодышащих, тело состоит из трех сегментов, передний целом также непарный. В головном сегменте у Cephalodiscus, как и у кишечнодышащих, имеется сердце, расположенное впереди зачаточной "псевдохорды", или стомохорды, за ней следует кишечный мезентерий, подстилаемый первичной почкой. Остатки бластопора, возможно, вместе с гонопором открываются у Atubaria у основания задней щупальцы. Рот лежит в самом начале переднего туловищного сегмента, ниже рта в расширении глотки расположена единственная жаберная щель (Cephalodiscus, Atubaria). У очень мелкой Rhabdopleura (длина менее 1 мм) жаберной щели нет. Ниже рта на специальном отростке, в который заходит метацелом и который более длинный у Atubaria, расположена прикрепительная присоска. Она расположена против довольно объемистого желудка на заднем конце тела. От желудка кишечник круто заворачивается вперед и кончается анальным отверстием, расположенным позади последнего из головных щупалец.

Остановимся также на нервной системе Cephalodiscus, в которой при некоторой фантазии можно увидеть прообраз еще не обращенной в брюшную сторону центральной нервной системы. В ней выделяется только один ганглий, расположенный у основания одного из медиальных щупалец. Этот ганглий дает начало трем нервным стволам. Передний дорсальный нерв снабжает органы головного целома, меньший по размерам задний дорсальный нерв снабжает основное число головных щупалец. А самый длинный вентральный нерв, в котором можно видеть прообраз спинного мозга, тянется через все тело к базальной присоске. В глоточной части этот нерв образует циркумфарингеальную петлю.

Calcichordata Джеффрис относит непосредственно к хордовым. К ним принадлежат Cornutes, резко асимметричные, с хвостоподобным придатком, и Mitrates, с более развитой двусторонней симметрией. Calcichordata существовали со среднего кембрия по средний девон. У всех кальцихордат головной щит массивного известкового наружного скелета переходит непосредственно в хвост, служащий локомоторным органом. Головной щит покрывает полость тела и все внутренние органы, включая глотку с жаберными отверстиями, кишечник с расположенным впереди ртом и анальным отверстием, смещенным влево в конце головного щита. Сердце расположено в правом переднем целоме несколько левее заднего конца глотки, но нет оснований считать сердце кальцихордат смещенным на брюшную сторону тела. У многих Cornutes головной щит имеет два или три передних придатка, это делает голову обычно не вполне симметричной. Рот у многих резко смещен вправо. У Mitrates головной щит обычно более симметричный. У Cornutes жаберные щели открываются, по-видимому, только с левой стороны головы. Число жаберных щелей составляет у Cothunocystis 14, у Nevadaecystis – 7. У Mitrates жаберные щели открываются также с правой стороны, но число их с левой стороны, обычно, не столь велико. У Placocystites число их с обеих сторон 14.

Хвост кальцихордат состоит из трех частей и с самого начала резко обособлен от головы, что позволяет предполагать его подвижность. Средний отдел (стилокон) состоит из двух несколько удлиненных полуцилиндрических косточек известковой природы. Основной (задний) отдел хвоста состоит из коротких полуцилиндров, узкий просвет между которыми допускает предположение о нахождении в нем сосудов и нервов, а по идее Джеффриса – даже и зачаток хорды. Последнее мне кажется крайне сомнительным. Джеффрис полагает далее, что от разных митрат независимо произошли различные ветви хордовых. Ланцетник и все Acraniata, по его мнению, произошли от форм, сходных с Lagynocystis и Pikaria, туникаты – от форм, сходных с Anatifopsis, а позвоночные – от форм, сходных с Placocystis или Mitrocystella. Все эти предположения, кроме, возможно, первого, касающегося акраниат, нуждаются в дополнительных доказательствах. Кстати, оболочники имеют тонкостенное сердце, лишенное клапанов, которое гонит кровь то в одном направлении, то в противоположном, изменяя характер сокращений (Проссер, 1978).

Lagynocystis и Pikaria, как и современный ланцетник, имеют усложненные трехраздельные жаберные щели, срединную вентральную атриопору, возможный нефридий в заднем целоме. Сердца у них нет, глаз тоже нет. В мозге Lagynocystis не удалось обнаружить тригеминального и ушного ганглиев, ямки Гатчека в предротовом отделе также нет. Напомню, что ямкой Гатчека у позвоночных и у ланцетников называют смещенный несколько назад правый самый передний (премандибулярный) целом. Возможный нотохорд имеется лишь в хвосте Lagynocystis.

## ПРИМИТИВНЫЕ ХОРДОВЫЕ И НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ О БЕСПАНЦИРНЫХ РЫБООБРАЗНЫХ

Много вопросов остается и в отношении происхождения ланцетника, особенно по поводу морфологии предротового отдела его головы. Хорда только у акраниат развита до самого конца предротового отдела, парус и предротовые щупальца практически не известны у других хордовых, кроме акраниат. Под дном мозга непосредственно позади его переднего отдела обнаружена маленькая группа железистых клеток, сравнимых, возможно, с гипофизом (Meves, 1973). Два рода акраниат – Asymmetron и Heteropleuron – отличаются несимметричным развитием половых органов только на правой стороне.

В.В. Малахов (1977, 2006) насчитывает шесть признаков, отличающих, по его мнению, хордовых от вторичноротых, а по ряду признаков – и от всех

Bilateria. Все эти признаки имеют важное значение, но они менее универсальны, чем, по-видимому, заключает Малахов. В отношении некоторых признаков, как положение бластопора, это оговаривает и сам Малахов. У меня сложилось впечатление, что когда речь идет о размерах самых передних премандибулярных целомов, дело идет больше об асимметрии (левый целом расположен впереди правой ямки Гатчека), чем о размерах. При обсуждении тезиса о положении сердца на брюшной стороне у всех хордовых, надо отметить, что у примитивных представителей хордовых сердца нет, а у туникат из-за изменения формы о положении сердца относительно брюха трудно судить. Больше впечатляют рассуждения Малахова о гомеобоксных генах, которые, теоретически рассуждая, могут участвовать в инверсии сторон тела у предков хордовых. Но вопрос этот слишком мало изучен, чтобы о такой возможности можно было сказать нечто более конкретное.

Современные бесчелюстные позвоночные (Cyclostomata, или Agnatha) имеют ряд необычных признаков. (1) Хорда кончается впереди уровня мозжечка под средним отделом головного мозга. (2) Центральная нервная система (головной и спинной мозг), как и у ланцетников, расположена над хордой. (3) Предротовой отдел головы усложнен, он несколько напоминает предротовой отдел головы ланцетника, но относительно не такой большой и устроен намного проще последнего. У Myxine он вооружен с каждой стороны двумя краевыми зубами, у Lampetra зубы смещены несколько внутрь, ближе к язычным зубам. (4) Круглоротые имеют чрезвычайно длинный назо-гипофизарный канал, огибающий снизу мозг и кончающийся отверстием выше переднего конца головного мозга. (5) У миног непарные, связанные с мозгом, глазки (пинеальный и парапинеальный) выходят на длинном стебельке на поверхность мозга и оканчиваются перед передним краем большого мозга. У миксин непарные глазки не развиты и их место занимает хабенулярный ганглий, выходящий на поверхность между промежуточным мозгом и большими полушариями. (6) Внутреннее ухо имеет только два полукружных канала.

Сочетание этих признаков несколько необычно. Они, кроме миксин, у которых непарные глазки недоразвиты, свойственны всем круглоротым, и потому почти не возникает сомнений в единстве этой группы. Малахов (2006) добавляет к этому перечню ссылку на направление кровотока по магистральным сосудам всех хордовых – по спинному сосуду назад, а по брюшному – вперед. Но, как мы уже указывали, это неправильно в отношении туникат. Далее, ссылку на положение сердца у хордовых осторожней было бы убрать, поскольку сердца нет у ланцетника.

Исключение представляют странные особенности обонятельного нерва основной группы круглоротых – миног. Непосредственно впереди обонятельных луковиц оба обонятельных нерва проходят через очень широкую хрящевую капсулу, в которой они, по-видимому, распадаются на отдельные волокна, самостоятельно следующие к обонятельным органам. Рисунок к работе Э. Гудрича (Goodrich, 1909) не дает оснований предполагать, что при этом происходит перераспределение волокон между обоими нервами. Смысл подобного перераспределения так же, как возможные причины появления этой капсулы впереди обонятельных луковиц, остается неясным. Но Ф. Жанвье (Janvier, 1978, 1981) на основании сопоставления этого рисунка с данными по ископаемым Agnatha пришел к выводу о целесообразности отделения миксин от других бесчелюстных, которых он объединяет в группу Myopterygii. Л.И. Новицкая (2006) находит, что внешне непарный носовой мешок имелся не только у миног, но и у палеозойских остеострак, но ее утверждение, что у остеострак и миног орган обоняния был связан с гипофизом и у них имелось назо-гипофизарное отверстие, нуждается в дополнительном подтверждении. Во всяком случае, у миноги Lampetra гипофиз непосредственно не был связан с органом обоняния, хотя “назо-гипофизальное” отверстие и открывается вплотную к обонятельной капсуле, но не сливается с ним (Goodrich, 1909; Marinelli, Strenger, 1954).

Вообще, идея об объединении органа обоняния и гипофиза в орган с некой общей функцией мне кажется сомнительной. Обонятельный нерв и сопутствующие сосуды обслуживают органы обоняния, расположенные на переднем крае головы. Гипофиз – мультифункциональный орган внутренней секреции, действующий и через кровеносное русло, и частично через мозг. Гипофиз состоит из двух частей различного происхождения (Jarvik, 1980). Задняя часть гипофиза (нейрогипофиз, или гипоталамус) закладывается на участке дна промежуточного мозга непосредственно позади перекрестка зрительного нерва. Передняя часть гипофиза, или аденогипофиз, имеет внемозговое (эктодермальное) происхождение и на конце практически включает область нейропора. Топографическая близость выводного канала гипофиза с носовым отверстием в черепной коробке скорее всего не имеет прямой связи с функцией гипофиза. Но в любом случае обе части гипофиза не имеют прямого отношения к обонянию.

За многие полезные замечания автор искренне благодарен С.В. Рожнову (ПИН РАН).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Ч. 1. М.: Наука, 1952. 432 с.

*Иванов П.П.* Общая сравнительная эмбриология. М., Л.: Биомедгиз, 1937. 809 с.

*Ковалевский А.О.* История развития ланцетника Amphioxus lanceolatus или Branchiostoma lumbricum. СПб.: Тип. Н. Тиблена и Комп. (Н. Неклюдова), 1865. 47 с.

*Лункевич В.В.* От Гераклита до Дарвина. Т. 2. М.: Учпедгиз, 1950. 547 с.

*Малахов В.В.* Проблемы основного плана строения в различных группах вторичноротых // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 4. С. 485–499.

*Малахов В.В.* Происхождение хордовых – старые и новые идеи // Проблемы эволюционной морфологии животных. Тез. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения акад. А.В. Иванова. СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 73–76.

*Новицкая Л.И.* О результатах применения онтогенетического подхода. К исследованию проблемы происхождения челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) // Проблемы эволюционной морфологии животных. Тез. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения акад. А.В. Иванова. СПб.: ЗИН РАН, 2006. С. 84–85.

*Проссер П.* Сравнительная физиология животных. Т. 3. М.: Мир, 1978. 653 с.

*Сепп Е.К.* История развития нервной системы позвоночных. М.: Медгиз, 1959. 428 с.

*Хлопин Н.Г.* Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. М.: АН СССР, 1946. 492 с.

*Шимкевич В.М.* Биологические основы зоологии. Т. 1. М., Петроград, 1923. 361 с.

*Balfour F.M.* A treatise on comparative embryology. V. 1. L.: Macmillan and Co, 1880. 492 p.

*Delsman H.C.* The ancestry of vertebrates. Amersfoort: Valkoff and Co, 1922. 236 p.

*Dhorn A.* Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels: Genealogische Skizzen. Leipzig: W. Engelmann, 1875. XV + 87 p.

*Goodrich E.S.* The Vertebrata Craniata (cyclostomes and fishes) // Treatise on zoology. V. 91. / Ed. E.R. Lankester. L.: A. and C. Black, 1909. XVI + 518 p.

*Gould S.J.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.

*Grobben K.* Die systematische Einteilung des Tierreiches // Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 1908. Bd 58. S. 491–511.

*Haeckel E.* Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Klassification des Tierreiches und die Homologie der Keimblatter // Jena. Z. Natur. 1874. Bd 8. S. 1–88.

*Hatschek B.* Studien uber die Entwicklung des Amphioxus // Arch. Zool. Inst. Univ. Wien. 1981. Bd 4. S. 1–88.

*Jaekel O.* Über Carpoideen, eine neue Klasse von Pelmatozoen // Z. Deut. Geol. Ges. 1901. Bd 53. S. 651–677.

*Janvier P.* Les nageoires paires des osteostracés et la position systématique des céphalaspidomorphes // Ann. Paléontol. 1978. V. 64. P. 113–142.

*Janvier P.* The phylogeny of the Craniata, with particular reference to the significance of the fossil agnathans // J. Vertebr. Paleontol. 1981. V. 1. № 2. P. 121–159.

*Jarvik E.* Basic structure and evolution of Vertebrates. V. 2. L. et al.: Acad. Press, 1980. 337 p.

*Jeffries R.P.S.* The ancestry of the vertebrates. L.: British Museum (Natural History), 1986. 376 p.

*Kowalevsky A.O.* Entwicklüngsgeschichte de einfache Ascidien // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg. Ser. 7. 1867a. Bd 10 (15). S. 1–19.

*Kowalevsky A. O.* Entwicklüngsgeschichte des Amphioxus lanceolatus // Mém. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg. Ser. 7. 1867b. Bd 11 (4). S. 1–17.

*Marinelli W., Strenger A.* Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. Bd 1. Lfg. 1. Lampetra fluviatilis L. Wien: Deuticke, 1954. 80 S.

*Meves A.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen uber die Zytoarchitektur des Gehirns von Branchiostoma lanceolatum // Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 1973. Bd 139. S. 511–532.

*Serres E.R.A.* Principes d'embriogenie, de zoogenie et de teratogenie // Mém. Acad. Sci. Paris. 1860. T. 25. P. 1–943.

## Some Problems of the Origin of the Vertebrata

**L. P. Tatarinov**

A.O. Kowalevsky was the first to examine in 1865–1867 the groups related to ancestors of vertebrates. They were represented by lancelet (*Branchiostoma*) and tunicates (*Ascidia*). As Grobben (1908) divided metazoans which are more advanced than coelenterates into protostomes and deuterostomes, searching for remote relatives of vertebrates was performed among deuterostomes. For a long time, enteropneusts were considered to be probable ancestors of vertebrates and chordates as a whole. Subsequently, this concept was replaced by the hypothesis that chordates evolved from aberrant deuterostomes with a calcitic skeleton, which were named Stylophora or Calcichordata (Jeffries, 1986). Based on the data on the homeobox genes, Malakhov (2006) proposed that chordates could have acquired characters of deuterostomes independently of echinoderms. A separate position is occupied by the theory of Sepp (1959), who proposed that vertebrates appeared as a result of "duplication" of marine annelids. The most primitive living vertebrates, Cyclostomata, have a hypophysis which is enclosed in an unusually long canal under the brain and opens in an aperture just anterior to the brain. Cyclostomata, along with Paleozoic armored fishlike forms, compose the most primitive vertebrate group, Agnatha.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 11–20

УДК 563.12:551.781(477.75)

# НОВЫЕ КРУПНЫЕ ФОРАМИНИФЕРЫ ИЗ ЭОЦЕНА КРЫМА (УКРАИНА) И МАНГЫШЛАКА (ЗАПАДНЫЙ КАЗАХСТАН)

**© 2011 г. Е. Ю. Закревская**

*Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН*

*e-mail: zey@sgm.ru*

Поступила в редакцию 09.11.2010 г.
Принята к печати 22.12.2010 г.

Дано развернутое описание двух новых видов нуммулитов и одного подвида орбитоклипеусов из эоцена Крыма и Мангышлака. Nummulites alexisi sp. nov. и Orbitoclypeus munieri major subsp. nov. найдены в верхнеипрских отложениях, тогда как Nummulites ninikae sp. nov. приурочен к нижнему–среднему лютету. Дискутируется филогенетическое положение новых таксонов.

## ВВЕДЕНИЕ

При изучении нуммулитид Горного Крыма в известняках симферопольской свиты (г. Сувлу-Кая, карьеры г. Инкермана, плато Ак-Кая) обнаружены мелкие нуммулиты, отнесенные к филогенетической группе Nummulites praelucasi. Они обладают более сжатой спиралью и меньшим протоконхом по сравнению с видом N. praelucasi Douv., появляющимся раньше, что не укладывается в обычную схему филогенеза нуммулитов (Немков, 1967; Schaub, 1981). Второй вид этой же группы (Nummulites ninikae), ранее определенный как N. atacicus Leym. (Бархатова, Немков, 1965), распространен в верхах чатской свиты Мангышлака (рис. 1), слагая зону N. atacicus в разрезе урочища Суллу-Капы. В отечественной литературе к N. atacicus отнесены нуммулиты из нижнего–верхнего эоцена с большим диапазоном изменчивости (Немков, 1967; Мревлишвили, 1978), тогда как в типовой местности (Франция) и в Испании его распространение ограничено низами ипрского яруса (Schaub, 1981).

В отличие от ребристых форм дискоциклин, описанных или изображенных из новопавловской свиты Юго-Западного и Центрального Крыма (Портная, 1974; Закревская, Портная, 1987; Less, 1987; Zakrevskaya, 2004), присутствие ребристых орбитоклипеусов – O. bayani (Munier-Chalmas), O. furcatus (Rüt.) было только отмечено автором в разрезе Насыпкойской балки Восточного Крыма (Бугрова и др., 2002). В разрезе “Пролом” Центрального Крыма впервые обнаружен вид Orbitoclypeus munieri Schlum. с необычайно крупным эмбрионом. Эта находка позволяет допол-

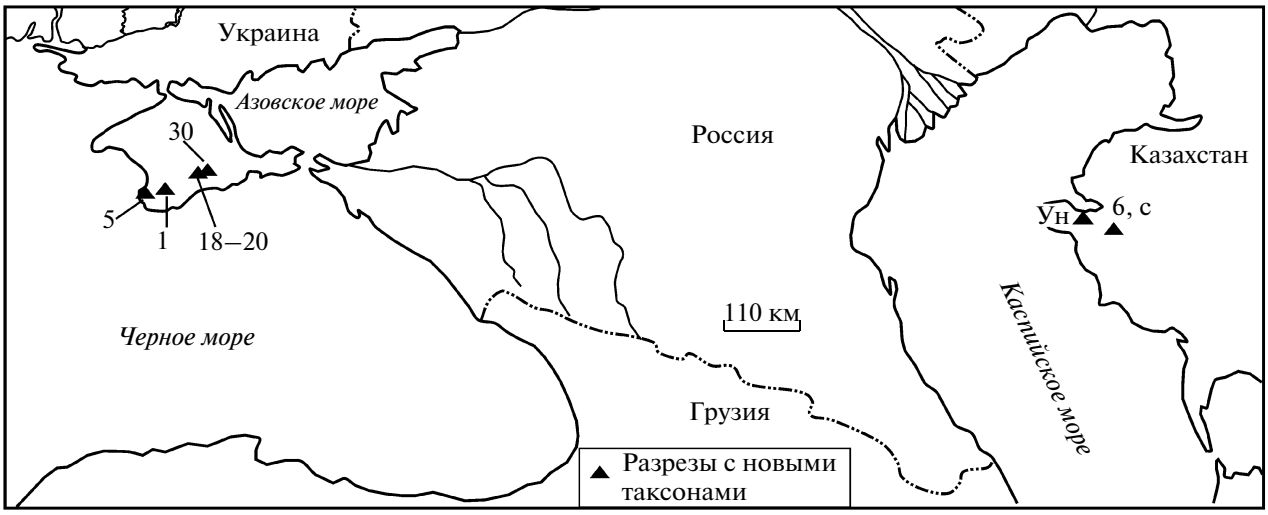



**Рис. 1.** Схема расположения разрезов Крыма и Мангышлака с новыми таксонами крупных фораминифер: 1 – Сувлу-Кая, 5 – Инкерман, 18–20 – Ак-Кая, 30 –Пролом, 6 и с – Суллу-Капы, Ун – Унгоза.

нить эволюционный ряд O. munieri новым верхнекюизским подвидом.

## СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ НОВЫХ ТАКСОНОВ

Послойное описание разрезов верхнего ипра – нижнего лютета Крыма (г. Сувлу-Кая, г. Инкерман, с. Пролом) и верхнего ипра – среднего лютета урочища Суллу-Капы Мангышлака с местоположением и нумерацией образцов дается в работе автора (Zakrevskaya, 2004). Нумерация образцов из разреза Суллу-Капы дана в соответствии с полевыми номерами авторов коллекций: Б.Т. Голева (обр. 1с–7с) и О.С. Вялова (обр. 6-4с–6-7а). Обоснование возраста эоценовых свит Крыма и Мангышлака имеется в ряде работ (Закревская, 1993, 2005; Зернецкий и др., 2003; Zakrevskaya, 2004). Краткое описание разреза палеогена на плато Ак-Кая приведено ниже.

*Разрез Ак-Кая.* Разрез расположен на южных склонах плато с вершиной Ак-Кая примерно в центре и имеет блоковое строение. Эоценовые отложения залегают на породах маастрихтского или датского яруса и представлены в основном симферопольской свитой. Бахчисарайская свита здесь не выделяется, а отложения, соответствующие ей по стратиграфическому положению, отнесены к бахчисарайскому горизонту. В западной части плато нуммулитовые известняки симферопольской свиты залегают на глинистых известняках маастрихта (разрез 18). В следующем к северо-востоку блоке протяженностью около 150 м (разрез 18в), появляются отложения датского яруса и бахчисарайского горизонта мощностью до 2 м, которые с размывом перекрываются известняками зоны Nummulites nemkovi симферопольского горизонта. Восточнее (разрезы 20, 20а) датская песчано-карбонатная толща опущена относительно таковой в предыдущем блоке и перекрыта водорослево-мшанковыми известняками, которые образуют линзовидное тело и отнесены к верхам датского яруса (Бугрова и др., 2002). Мшанковые известняки с размывом перекрыты известняками бахчисарайского горизонта, которые меняются по мощности, содержат остатки палеоценовых моллюсков, обломки датских песчаников и постепенно переходят в симферопольские известняки. В наиболее восточном блоке Ак-Кая поверхность маастрихтских отложений неровная, что обусловливает линзообразную форму датских песчаников. Бахчисарайский горизонт здесь также не выдержан. Наиболее полный его разрез у г. Аджилар (разрез 19), представлен нуммулитово-дискоциклиновыми известняками мощностью 2.5 м.

Симферопольская свита на плато Ак-Кая делится на зоны Nummulites nemkovi, N. distans, N. polygyratus. В отличие от разрезов Юго-Западного Крыма, симферопольские известняки содержат повышенное количество глауконита и сокращены по мощности до 7–10 м. Комплекс нуммулитид отличается уменьшением числа ассилин.

## МЕТОДИКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ

У нуммулитов и орбитоклипеусов изучались поверхность раковины, экваториальные и осевые сечения в естественных сколах. Для нуммулитов была применена видовая классификация Г. Шауба (Schaub, 1981), для ортофрагминид – классификация Г. Леша (Less, 1987, 1998). На основании качественных параметров (форма септ, камер, спирали и скульптура раковины) определялась принадлежность нуммулитов к филогенетической группе. При их видовой диагностике использовались количественные параметры: средний поперечный диаметр протоконха (P) и число оборотов на радиус раковины, а также число септ в обороте, толщина спиральной полосы, высота и длина камер (рис. 2). Характеристика элементов раковины дана в соответствии с принятой в мировой практике. Так, для камер отмечается их длина и высота, для спиральной полосы (краевой хорды в экваториальном сечении) – ее толщина, для протоконха – диаметр, для нуклеоконха – его тип. Согласно классификации Леша (Less, 1987), роды ортофрагминид разделены на виды по качественным признакам (скульптура раковины, форма эмбриона, форма околоэмбриональных камерок, характер циклов экваториальных камерок). Типы эмбриона, околоэмбриональных камерок, розеток боковых камерок, характерные для видов и родов ортофрагминид, рассматриваются во многих работах (Портная, 1974; Less, 1987; Less et al., 2007). Параметры, важные при родовой и видовой диагностике нового таксона (типы розеток и эмбрионов ортофрагминид) приведены на рис. 2. Большинство видов разделено на подвиды по количественным признакам, которые меняются во времени. Среди последних, в силу наиболее направленной изменчивости во времени, важным является размер дейтероконха (его поперечный внешний диаметр – *d*). При овальной или неправильной форме эмбриона замеряется и продольный диаметр (*D*). Данная классификация низших таксонов ортофрагминид, предложенная Лешем (Less, 1987), была применена при разработке ортофрагминовой зональной шкалы (Less, 1998; Özcan et al., 2007). Ее использование позволило перевести ортофрагминид в разряд руководящих ископаемых, которые в 1970-х годах таковыми не считались. В отечественной литературе эта классификация применена автором при ревизии ортофрагминид Перитетиса (Закревская, 2005). Для нового подвида орбитоклипеусов были измерены и другие параметры: продольный и поперечный диаметр протоконха (*P*, *p*), число и размер околоэмбриональных камерок (*N*), размер эк-

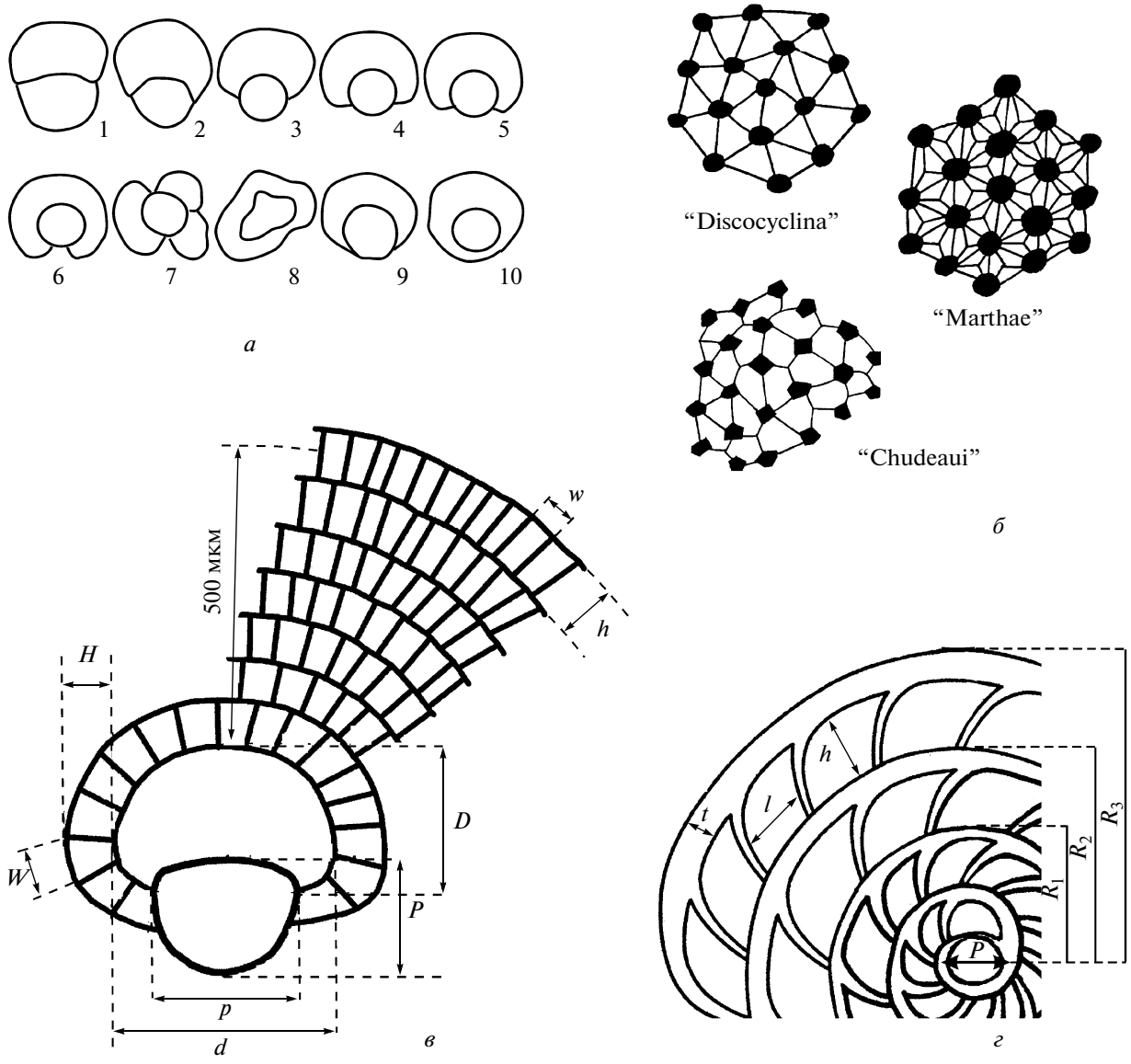



**Рис. 2.** Морфология ортофрагминид и нуммулитов: *а* – типы эмбриона ортофрагминид (Less et al., 2007): 1 – изолепидиновый, 2 – семи-изолепидиновый, 3 – нефролепидиновый, 4 – семи-нефролепидиновый, 5 – триблиолепидиновый, 6 – умбиликолепидиновый, 7 – мультилепидиновый, 8 – центрилепидиновый, 9 – эвлепидиновый, 10 – эксцентрилепидиновый; *б* – типы розеток боковых камер ортофрагминид (Less et al., 2007); *в* – система измерений раковин ортофрагминид (генерация А) (Less et al., 2007, с дополнениями): *P* – продольный внешний диаметр протоконха, *D* – продольный внешний диаметр дейтероконха, *p* – поперечный внешний диаметр протоконха, *d* – поперечный внешний диаметр дейтероконха, *H* – высота околоэмбриональных камерок, *W* – ширина околоэмбриональных камерок, *h* – высота экваториальных камерок, *w* – ширина экваториальных камерок, *N* – число околоэмбриональных камерок, *n* – число экваториальных циклов в первых 500 мкм от дейтероконха; *г* – система замеров раковин нуммулитов (генерация А): *P* – поперечный средний диаметр протоконха, $R_1$, $R_2$, $R_3$ – радиусы оборотов, *l* – длина камер, *h* – высота камер, *t* – толщина спиральной полосы.

ваториальных камерок (рис. 2). Для нуммулитов дан статистический анализ количественных параметров, для орбитоклипеусов подобный анализ не проводился из-за недостаточного числа экземпляров раковин нового подвида. Коллекция к работе хранится в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского РАН (ГГМ) под № 1334/БП100.

**СЕМЕЙСТВО NUMMULITIDAE DE BLAINVILLE, 1827**

**Род Nummulites Lamarck, 1801**

**Nummulites alexisi Zakrevskaya, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 1–9 (см. вклейку)

Название вида по имени мужа и геолога Алексея Борисовича Шарова.

**Таблица 1.** Параметры строения раковин Nummulites alexisi sp. nov. (генерация А)

| № обр. | $N_p$ | $P$ (мкм) | | $R_2$ (мм) | | $R_3$ (мм) | | $R_4$ (мм) | $N_c$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | диапазон | среднее | диапазон | среднее | диапазон | среднее | среднее | среднее |
| 1091 (Сувлу-Кая) | 4 | 60–75 | 69.0 ± 3.2 | 0.25–0.45 | 0.38 ± 0.04 | 0.45–0.75 | 0.63 ± 0.06 | 0.78 | 7.3, 14, 18.6, 23 |
| 511 (Инкерман) | 3 | 55–90 | 68.3 ± 11.1 | 0.25–0.45 | 0.33 ± 0.06 | 0.45–0.75 | 0.58 ± 0.09 | 0.65 | 6, 10, 12, 16 |
| 513 (Инкерман) | 4 | 60–90 | 76.3 ± 6.2 | 0.4–0.5 | 0.46 ± 0.02 | 0.65–0.75 | 0.68 ± 0.025 | 1.0 | 7.2, 14, 20.3, 24 |
| 1906 (Ак-Кая) | 2 | 70–75 | 72.5 | 0.4–0.5 | 0.45 | 0.7–0.8 | 0.75 | | 8, 13.5, 18 |
| 1808 (Ак-Кая) | 1 | | 60 | | 0.5 | | 0.75 | | 8, 12, 18 |
| 2008 (Ак-Кая) | 1 | | 75 | | 0.5 | | 0.7 | | 7, 12, 19 |
| 1091, 511, 513, 1906, 1808, 2008 | 15 | 55–90 | 71.07 ± 2.7 | 0.25–0.50 | 0.42 ± 0.02 | 0.45–0.80 | 0.66 ± 0.03 | 0.81 | 7.3, 12.6, 17.6, 21 |

Обозначения: $N_p$ – число замеренных раковин; $P$ – средний поперечный диаметр протоконха; $R_2$–$R_4$ – радиусы второго, третьего, четвертого оборотов; $N_c$ – число септ в обороте, начиная с первого; диапазон – диапазон изменчивости значений; среднее – среднеарифметическое значение.

**Таблица 2.** Параметры строения раковин Nummulites alexisi sp.nov. (генерация В)

| № обр. | $N_p$ | $R_4$ (мм) | | $R_5$ (мм) | | $R_6$ (мм) | | $R_7$ | $N_c$ | $h/l$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | диапазон | среднее | диапазон | среднее | диапазон | среднее | среднее | среднее | 6-й оборот |
| 1091 Бахчисарай | 2 | 0.7–0.8 | 0.75 | 1.0–1.1 | 1.05 | 1.35–1.45 | 1.4 | | 6, 6, 6.5 | 0.35/0.25 |
| 511 Инкерман | 1 | | 0.7 | | 1.0 | | 1.2 | | 5, 6, 8 | 0.25/0.25 |
| 1906 Ак-Кая | 2 | 0.76–0.8 | 0.78 | 1.0–1.2 | 1.1 | 1.4–1.6 | 1.5 | 1.8 | 6, 7, 8, 8 | 0.30/0.25 |
| 1091, 511, 1906 | 5 | 0.7–0.8 | 0.74 | 1.0–1.2 | 1.05 | 1.2–1.6 | 1.38 | 1.8 | 5.7, 6.3, 7.5, 8 | 0.30/0.25 |

Обозначения: $N_p$ – число замеренных раковин; $R_3$–$R_7$ – радиусы третьего, четвертого, пятого, шестого, седьмого оборотов; $N_c$ – число септ в 1/4 оборота, начиная с 4-го; $h/l$ – отношение высоты и длины камер; диапазон – диапазон изменчивости значений; среднее – среднеарифметическое значение.

Голотип – ГГМ, № 1334/БП10014 (генерация В); Юго-Западный Крым, разрез Сувлу-Кая; верхнеипрский подъярус (средний кюиз), симферопольская свита, местная зона Nummulites distans; обр. 1091.

Описание. Раковина маленькая, линзовидная, выпуклая, с радиальными слабоизогнутыми септальными линиями и наклонными септами, сжатой спиралью, маленьким протоконхом.

*Мегасферическая генерация (А)* (табл. I, фиг. 3–7, 9). Раковина выпуклая, иногда с бугорком в центре, с радиальными, утолщенными в краевой части септальными линиями. Край заостренный. Спираль сжатая, правильная, состоит из 3–4 оборотов. Спиральная полоса средней толщины, септы наклонные, слабоизогнутые, слегка утолщенные в основании. Камеры ромбовидные, изометричные. Нуклеоконх изолепидинового типа.

Размеры в мм: диаметр раковины 1.1–1.9, толщина 0.6–1.0; три оборота приходятся на радиус 0.45–0.8, четыре – на 0.65–1.0; диаметр протоконха 0.055–0.09; число септ в первом обороте – 6–8, во втором – 10-14, в третьем – 12–21, в четвертом – 16–24; толщина спиральной полосы – 0.07–0.1; высота камер в последнем обороте в 1.1 раза превышает их длину.

*Микросферическая генерация (В)* (табл. I, фиг. 1, 2, 8). Раковина линзовидная, вздутая, с бугорком в центре, радиальными, слабоизогнутыми септальными линиями и заостренным краем. Спираль сжатая, правильная. Септы изогнутые и слабо наклонные. Камеры серповидные, более развиты в высоту.

Размеры в мм: диаметр раковины – 2.5–3.2, толщина – 1.2–1.6; три оборота приходятся на радиус 0.45–0.5, четыре – на 0.7–0.8, пять – на 1.0–1.2, шесть – на 1.2–1.6, семь – на 1.8; число септ в 1/4 четвертого оборота – 5–6, пятого – 6–7, шесто-

**Таблица 3.** Параметры строения раковин Nummulites ninikae sp. nov. (генерация А)

| № обр. | $N_p$ | $P$ (мкм) | | $R_3$ (мм) | | $R_4$ (мм) | | $R_5$ (мм) | $N_c$ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | диапазон | среднее | диапазон | среднее | диапазон | среднее | среднее | среднее |
| 6с (Суллу-Капы) | 16 | 200–250 | 228.1 ± 4.4 | 1.2–1.45 | 1.33 ± 0.02 | 1.5–1.85 | 1.68 ± 0.03 | 2.1 | 7, 14, 22.6, 26 |
| 6–5в', 7 с (Суллу-Капы) | 10 | 220–250 | 239.0 ± 3.8 | 1.3–1.55 | 1.4 ± 0.03 | 1.6–1.9 | 1.77 ± 0.027 | | 7, 16, 23.5, 31 |
| 6с, 6–5в' (Суллу-Капы) | 26 | 200–250 | 233.5 ± 3.0 | 1.2–1.55 | 1.37 ± 0.018 | 1.5–1.9 | 1.73 ± 0.02 | 2.1 | 7.1, 15.5, 23, 28.5 |

Объяснения см. табл. 1.

го – 6–8, седьмого – 8; толщина спиральной полосы – 0.08–0.12; высота камер в последнем обороте в 1.2–1.4 раза превышает их длину.

Изменчивость. Наиболее изменчивыми у данного вида являются шаг спирали у форм мегасферической генерации и частота септ.

Онтогенез. В ходе роста слабо увеличивается шаг спирали, толщина спиральной полосы, высота камер.

Сравнение. N. alexisi sp. nov. имеет сходство с N. praelucasi Douv., 1924, N. pernotus Schaub, 1951 и N. praediscorbinus Schaub, 1981. Первый вид описан из нижнего и низов верхнего ипра Южной Франции, Испании, Швейцарии, Италии, Болгарии, Крыма, второй – из нижнего ипра Швейцарии, Южной Франции, Испании, Италии, Турции, Австрии, Польши, Туниса, Крыма, третий – из верхнего ипра (верхнего кюиза) – нижнего лютета Ливии, Южной Франции, Испании, Словении, Венгрии. В Крыму N. praediscorbinus обнаружен нами в верхнем ипре – низах лютета (Zakrevskaya, 2004). От N. praelucasi новый вид отличается более выпуклой раковиной, более сжатой спиралью и мелким протоконхом, от N. pernotus – более сжатой спиралью и мелким протоконхом, более высоким стратиграфическим положением, от N. praediscorbinus (табл. I, фиг. 10) – меньшим числом оборотов спирали, более изогнутыми и наклонными септами, более мелким протоконхом.

Замечания. Данный вид по форме септ относится нами к группе N. praelucasi, являясь боковой ветвью эволюционного ряда N. mouratovi – N. praelucasi – N. leupoldi. Основная проблема в установлении филогенетической позиции нового вида заключается в том, что, появляясь позже видов N. praelucasi и N. leupoldi, он характеризуется более древними чертами, т.е. имеет более сжатую спираль и мелкий протоконх. На позднеипрском (средневерхнекюизском) уровне до сих пор было отмечено появление только одного вида негранулированных нуммулитов с радиальными септальными линиями, маленькой раковиной и сжатой спиралью – N. praediscorbinus (предковая форма линии N. discorbinus). Очевидно, что выделенный вид является предковой формой средне-верхнеэоценовой группы мелких негранулированных нуммулитов N. incrassatus. Потомком нового вида, вероятно, является Nummulites beatus Golev, 1971, найденный в Крыму в самых верхах ипра – подошве лютета.

Распространение. Юго-Западный и Центральный Крым, средний-верхний кюиз, симферопольская свита, местные зоны N. distans и N. polygyratus, зоны SBZ11-12 тетисной шкалы по крупным фораминиферам (Serra-Kiel et al., 1998).

Материал. Около 30 раковин мегасферической и 7 раковин микросферической генерации.

**Nummulites ninikae Zakrevskaya, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 11, 13–17

Nummulites atacicus: Бархатова, Немков, 1965, с. 62, табл. XI, фиг. 1–7 (ген. А, В).

Nummulites atacicus: Немков, 1967, с. 205, табл. XXVI, фиг. 9, 10 (ген. А), фиг. 16, 17 (ген. В), non фиг. 11–14, табл. XXVII, фиг. 1, 2 (ген. В).

Nummulites aff. leupoldi: Zakrevskaya, 2004, с. 352, 355, табл. 3, фиг. 1–3, non табл. 2, фиг. 3–5 (ген. А, В).

Название вида от имени и отчества Нины Николаевны Бархатовой – исследователя нуммулитов Мангышлака.

Голотип – ГГМ, № 1334/БП 10026 (генерация В); Мангышлак, Южное Актау, ур. Суллу-Капы; среднелютетский подъярус, чатская свита, обр. 7 с.

Описание. Раковина средних размеров, линзовидная, слабовыпуклая, с синусоидными радиальными септальными линиями и слабо наклонными септами, свободной спиралью и небольшим протоконхом.

*Мегасферическая генерация (А)* (табл. I, фиг. 16, 17). Раковина линзовидная, слабовыпуклая, с радиальными слабоизогнутыми септальными линиями. Край слабо заостренный. Спираль относительно свободная, правильная, содержит 3–5 оборотов. Спиральная полоса тонкая, септы наклонены и сла-

**Таблица 4.** Параметры строения раковин Nummulites ninikae sp.nov. (генерация B)

| № обр. | $N_p$ | $R_6$ (мм) | | $R_7$ (мм) | | $R_8$ (мм) | | $R_9$ (мм) | | $R_{10}$ | $N_c$ | *h/l* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | диапазон | среднее | диапазон | среднее | диапазон | среднее | диапазон | среднее | среднее | среднее | 8-й оборот |
| 6с (Суллу-Капы) | 6 | 2.05–2.5 | 2.2 | 2.75–3.5 | 3.0 | 3.5–4.5 | 3.9 | 4.25–5.2 | 4.67 | | 6.5, 7, 9, 11, 15, 16 | 0.7/0.38 |
| 6–5в', 7с (Суллу-Капы) | 9 | 2.25–3.0 | 2.5 | 3.0–4.0 | 3.28 | 3.3–5.1 | 4.1 | 4.25–6.0 | 4.99 | 5.9 | 6, 7, 11, 12, 17.5, 17, 22 | 0.75/0.38 |
| 6с, 7с, 6–5в' (Суллу-Капы) | 15 | 2.05–3.0 | 2.35 | 2.75–4.0 | 3.14 | 3.3–5.1 | 4.0 | 4.25–6.0 | 4.84 | 5.9 | 6.3, 7, 10, 11.5, 16.3, 16.5, 22 | 0.73/0.38 |

Объяснения см. табл. 2.

бо изогнуты. Камеры серповидные, высокие. Раковина инволютная. Нуклеоконх изолепидинового типа.

Размеры в мм: диаметр раковины – 3.0–3.5, толщина 0.7–1.0; два оборота приходятся на радиус 0.75–0.85, три – на радиус 1.2–1.45, четыре–на радиус 1.5–1.8, пять – на радиус 2.1; диаметр протоконха – 0.2–0.25. Число септ в первом обороте – 6–8, во втором – 13–16, в третьем – 20–25, в четвертом – 26–31. Толщина спиральной полосы – 0.1–0.15. Высота камер в последнем обороте в 1.2–1.4 раза превышает их длину.

*Микросферическая генерация (B)* (табл. I, фиг. 11, 13–15). Раковина линзовидная, уплощенная, крупная, с радиальными, закрученными в центре слабоизогнутыми септальными линиями и заостренным краем. Спираль свободная, правильная. Септы слабо наклонные или прямые внизу, сильноизогнутые в верхней трети спирального канала. Камеры серповидные, высокие. Спиральная полоса толстая, раковина инволютная.

Размеры в мм: диаметр раковины 9–11.5, толщина – 2.2–4.0; три оборота приходятся на радиус 0.5–0.6, четыре – на 1.0–1.1, пять – на 1.6–1.9, шесть – на 2.1–2.9, семь – на 2.75–4.0, восемь – на 3.5–4.9, девять – на 4.25–6.0, десять – на 5.8–6.0; число септ в 1/4 четвертого оборота – 6–7, пятого – 7, шестого – 9–11, седьмого – 11–13, восьмого – 15–18, девятого 16–18; толщина спиральной полосы в шестом – восьмом оборотах 0.2–0.35; высота камер в последних оборотах в 2 раза больше их длины.

Изменчивость. Наиболее изменчивыми у данного вида являются частота септ, форма и высота камер в последних оборотах, толщина спиральной полосы. У форм микросферической генерации отчетливо выделяется два морфотипа с более свободной и сжатой спиралью и, соответственно, с более прямыми и изогнутыми септами. Формы с более сжатой спиралью наиболее близки N. aff. leupoldi, тогда как формы со свободной спиралью характеризуются формой септ как у филума N. planulatus и более закрученными септальными линиями. Так как эти формы найдены совместно, а изменчивость их признаков у мегасферической генерации незначительна, мы рассматриваем данные морфотипы как один вид.

Онтогенез. В ходе роста увеличиваются толщина спиральной пластины, высота камер, а септы становятся более прямыми.

Сравнение. Вид Nummulites ninikae sp. nov. имеет сходство с N. atacicus Leym., 1846, N. biarritzensis d'Archiac et Haime, 1853, N. aff. leupoldi Schaub, 1981 и N. boulangeri Schaub, 1981. N. atacicus был выделен в нижнем ипре (среднем илерде) Южной Франции, описан также из илерда Северной Испании (Schaub, 1981; Tosquella, Serra-Kiel, 1998). От этого вида N. ninikae отличается более мелкой раковиной, меньшим числом оборотов спирали, в среднем более свободной спиралью и высокими камерами у генерации B и более сжатой спиралью у генерации A, меньшим размером протоконха, отсутствием типично меандриформных септальных линий и значительно более высоким стратиграфическим положением. От N. biarritzensis из верхнего лютета – бартона Южной Франции и Испании (Schaub, 1981) отличается более свободной спиралью у генерации B и более сжатой спиралью, менее толстой спиральной полосой и меньшим протоконхом у ген. A. От N. aff. leupoldi, формы переходной от N. leupoldi к N. biarritzensis и отмеченной Г. Шаубом (Schaub, 1981) из нижнего–среднего лютета Италии и Южной Франции, а также найденной в Крыму (табл. I, фиг. 12) в новопавловской свите (Zakrevskaya, 2004), отличается в среднем более свободной спиралью и прямыми септами. По форме

спирали, септ и камер морфотип нового вида со свободной спиралью сходен с видом N. boulangeri, который описан из бартона–приабона Франции и Италии (Schaub, 1981) и, возможно, присутствует в среднем эоцене Венгрии и Грузии. От последнего отличается более толстой спиральной полосой у обеих генераций, более наклонными септами и высокими камерами у генерации А.

З а м е ч а н и я. В зоне N. atacicus Южного Актау выделяются две литологические пачки: нижняя представлена нуммулитовыми известковистыми песчаниками (обр. 6с), верхняя – рыхлыми ожелезненными песчаниками и песками с нуммулитами (обр. 6–5b', 7с). В нижней пачке преобладают формы мегасферической генерации нового вида, в верхней – обильны микроформы. Так как переход между морфотипами генерации В с более изогнутыми (табл. I, фиг. 15) и более прямыми септами (табл. I, фиг. 13, 14) постепенный, а мегаформы представлены одним морфотипом (все формы имеют утолщения в основании септ), мы включаем новый вид в филогенетическую группу N. praelucasi. Стратиграфическое положение N. ninikae sp. nov. определяется в ур. Суллу-Капы нижним–средним лютетом по комплексу дискоциклин (D. pratti montfortensis и D. pratti pratti), найденных соответственно под зоной N. atacicus и в ее верхней пачке вместе с единичными планктонными фораминиферами Globigerinatheca index зоны Hantkenina alabamensis.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Мангышлак, Южное Актау (ур. Суллу-Капы), г. Унгоза (верхи чатской свиты), возможно Северное Приаралье (Бархатова, Немков, 1965); нижний–средний лютет, зоны SBZ13-15 Тетисной шкалы по крупным фораминиферам.

М а т е р и а л. Около 50 раковин мегасферической генерации и около 40 раковин микросферической генерации из трех образцов.

### СЕМЕЙСТВО ORBITOCLYPEIDAE BRÖNNIMANN, 1946

### Род Orbitoclypeus Silvestri, 1907

#### Orbitoclypeus munieri (Schlumberger, 1904)

Orthophragmina munieri: Schlumberger, 1904, с. 125, табл. 3, фиг. 12.

Orbitoclypeus munieri munieri: Özcan et al., 2007, с. 30, фиг. 14 l-p (ген. А).

Л е к т о т и п – экземпляр, изображенный Ш. Шлюмберже (Schlumberger, 1904, табл. 3, фиг. 12), Горная школа, Париж; Юго-Западная Франция, Сент-Коломбе (Sainte-Colombe); ипрский ярус.

О п и с а н и е. Уплощенная раковина средних и крупных размеров (3–12 мм) с центральным бугорком диаметром 1–2 мм, от которого отходят 7–9 толстых ребер, раздваивающихся к краю раковины. Часто в межреберном пространстве есть дополнительные ребра. Размер гранул от 0.03 до 0.1 мм (в центре), розетка боковых камер по типу “marthae”. Формы микросферической генерации в 2–3 раза крупнее мегасферических. Внутреннее строение изучено только для мегаформ. Эмбрион эксцентрилепидинового типа, с поперечным диаметром протоконха 0.125–0.26 мм, поперечным диаметром дейтероконха от 0.220 до 0.525 мм. Околоэмбриональные камерки по типу “varians”, их число равно 30–40, высота (H) 0.035–0.05 мм, ширина (W) 0.025–0.045 мм, высота экваториальных камерок (h) 0.030–0.115 мм, ширина (w) 0.025–0.035 мм. Циклы экваториальных камерок по типу “varians” отчетливо ундулируют. В осевом сечении высота эмбриона 0.15–0.2 мм, размер боковых камерок 0.035 × 0.06 мм.

С о с т а в. Три подвида: O. munieri munieri, O. munieri ponticus Less et Özcan, 2007, O. munieri major subsp. nov. К O. munieri munieri относятся формы со средним внешним диаметром дейтероконха, превышающим 220 мкм (Less, Covács, 2009). Ко второму подвиду отнесены мелкие формы со сходными с O. munieri s. str. признаками скульптуры, более мелким эмбрионом эвлепидинового типа (диаметр дейтероконха менее 220 мкм), меньшим числом и меньшими размерами околоэмбриональных камерок и слабо ундулирующими циклами (Less et al., 2007). Третий подвид O. munieri major subsp. nov. описан ниже.

С р а в н е н и е. Среди ребристых орбитоклипеусов, кроме O. munieri, выделено два вида со сходной формой эмбриона: O. bayani (Munier-Chalmas, 1891) и O. furcatus (Rütimeyer, 1850). Вид O. bayani обычно характеризуется астероидной формой раковины, большим относительным размером бугорка, нечеткими ребрами, небольшим эмбрионом и распространен в илерде – раннем кюизе. Он был найден нами в Восточном Крыму, в разрезе Насыпкой-ской балки. Отчетливо бифуркирующие ребра имеет вид O. furcatus. Однако скульптура его раковины более грубая, а бифуркация ребер начинается раньше по сравнению с наблюдаемой у O. munieri, экваториальные камерки менее высокие. Кроме того, размер эмбриона данного вида в среднем меньше, чем у O. munieri. Так, диаметр дейтероконха наиболее древнего позднеипрского подвида O. furcatus около 200 мкм, а его приабонского подвида около 500 мкм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний танет – средний илерд Северной Италии и Северной Турции (O. munieri ponticus), нижний – низы среднего кюиза Южной Франции и Центральной Турции (O. munieri munieri), верхний кюиз Центрального Крыма (O. munieri major).

#### Orbitoclypeus munieri major Zakrevskaya, subsp. nov.

Табл. II, фиг. 1–5 (см. вклейку)

Н а з в а н и е п о д в и д а major *лат.* – большой.

Г о л о т и п – ГГМ, №1334/БП 10035 (генерация А); Центральный Крым, карьер в с. Пролом;

верхнеипрский подъярус (верхний кюиз), симферопольская свита, местная зона Nummulites polygyratus; обр. 3009.

О п и с а н и е. Раковина крупная, дисковидная, уплощенная, с бугорком в центре и бифуркирующими ребрами, розеткой по типу "marthae". Эмбрион эксцентрилепидиновый, крупный. Околоэмбриональные камерки промежуточного типа между "archiaci" и "varians", циклы экваториальных камерок ундулирующие, тип их роста "varians".

*Мегасферическая генерация (A)* (табл. II, фиг. 2–5). Раковина уплощенная, крупная, с небольшим центральным бугорком, широким и тонким воротничком. Ребра отчетливые, широкие, отходят от бугорка, раздваиваются с середины или ближе к краю раковины, увеличиваясь в числе от центра к периферии от 9 до 14–15. Дополнительные ребра редки. Мелкие гранулы распространены на бугорке и ребрах и редко очень мелкие гранулы встречаются в межреберном пространстве. Вокруг гранул находятся 6–9 боковых камер ромбической формы, образуя розетку по типу "marthae".

Э к в а т о р и а л ь н о е  с е ч е н и е (обозначения параметров см. на фиг. 2). Очень крупный эмбрион эксцентрилепидинового типа. Протоконх и дейтероконх эллипсовидной формы. Околоэмбриональные камерки прямоугольные, изометричные или больше развиты в высоту. Экваториальные камерки прямоугольные или слабо гексагональные, начиная с 4, 5-го цикла становятся высокими и узкими. Примерно с 6–8-го цикла наблюдается их ундуляция. Изгибы (волны) циклов совпадают с положением ребер на поверхности раковины.

О с е в о е  с е ч е н и е. Изучено на единичных сколах. Протоконх и дейтероконх эллипсовидные, низкие. Боковые камерки прямоугольные в центре раковины, квадратные по краю. Число рядов боковых камерок уменьшается от 15 в центре раковины до 3 по краю.

Р а з м е р ы  в  м м: диаметр раковины – 11–12, толщина – 0.6 в центре и 0.15 – по краю; диаметр бугорка – 1, ширина ребер – 0.7; диаметр гранул на бугорке – 0.12–0.15, на ребрах – 0.075, в межреберном пространстве – 0.05; продольный диаметр протоконха (*P*) – 0.45, поперечный (*p*) – 0.6; продольный диаметр дейтероконха (*D*) – 0.8, поперечный (*d*) – 0.9; высота околоэмбриональных камерок (*H*) – 0.08–0.12, ширина (*W*) – 0, 06–0.08, их число (*N*) – 48–50; высота и ширина экваториальных камерок в первых циклах такая же, как у околоэмбриональных; после 10-го цикла высота экваториальных камерок (h) – 0.15–0.2, ширина (*w*) – 0.05; число экваториальных циклов на 0.5 мм (*n*) – 4–5.

*Микросферическая генерация (B)* (табл. II, фиг. 1). К этой генерации условно отнесена единственная (что не позволило изучить ее внутреннее строение) очень крупная раковина. Раковина дисковидная, с расплывчатым бугорком в центре, от которого отходят пять основных ребер. Пять дополнительных ребер появляются между основными вблизи бугорка. Основные ребра бифуркируют один раз иди дважды, гранулы покрывают бугорок и ребра.

Р а з м е р ы  в  м м: диаметр раковины – 36, толщина меняется от 3 в центре до 0.3 по краю; диаметр бугорка 3, ширина лучей 1.2 в центре, 0.5 – по краю; диаметр гранул 0.1.

С р а в н е н и е. Новый подвид имеет наибольшее сходство с O. munieri munieri, от которого отличается более крупной раковиной, гораздо более крупным эмбрионом, большим числом околоэмбриональных камерок, более узкими и высокими экваториальными камерками. Форма, описанная как Actinocyclina munieri (Schlum., 1904) (Портная, 1974) из новопавловской свиты Бахчисарайского разреза Крыма, не имеет отчетливой бифуркации ребер, ее систематическое положение трудно определить из-за отсутствия данных о внутреннем строении.

З а м е ч а н и я. Ребристые формы орбитоклипеусов в Северном Перитетисе встречаются в небольшом количестве. Более распространенными среди них являются O. bayani и O. furcatus (Восточный Крым, Северный Кавказ). Вид O. munieri является наименее распространенным не только в Перитетисе, но и в Тетических бассейнах, до сих пор отсутствует описание его микросферической генерации. Так как нам тоже не удалось изучить экваториальное сечение его микросферической генерации, которое значительно отличается у дискоциклинид и орбитоклипеид, новый таксон отнесен к роду Orbitoclypeus на основании отсутствия кольцевых столонов, эксцентрилепидинового типа эмбриона, типа розетки и формы экваториальных камерок, характерных для орбитоклипеусов.

Ревизия внутреннего строения O. munieri (Özcan et al., 2007) показала, что этот вид имеет наибольший размер эмбриона на верхнеипрском уровне среди ребристых орбитоклипеусов. Максимальный диаметр дейтероконха у форм из среднего кюиза Южной Франции составляет около 500 мкм (Less, 1998; Less, Covács, 2009). Новый подвид найден на более высоком стратиграфическом уровне (в верхнем кюизе), обладает самым большим эмбрионом (900 мкм), и может считаться потомком O. munieri munieri.

М а т е р и а л. Четыре раковины мегасферической генерации и одна раковина предположительно микросферической генерации из двух образцов из типового местонахождения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Бархатова Н.Н., Немков Г.И.* Крупные фораминиферы Мангышлака и Северного Приаралья и их стратиграфическое значение. М.: Наука, 1965. 96 с.

*Бугрова Э.М., Закревская Е.Ю., Табачникова И.П.* Новые данные по биостратиграфии палеогена Восточного Крыма // Стратигр. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 1. С. 83–93.

*Закревская Е.Ю.* Ассилины, оперкулины и раникоталии Крыма и их биостратиграфическое значение. М.: Наука, 1993. 112 с.

*Закревская Е.Ю.* Стратиграфическое распространение крупных фораминифер в палеогене Северо-Восточного Перитетиса // Стратигр. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 1. С. 66–86.

*Закревская Е.Ю., Портная В.Л.* Новые орбитоиды из бодракского яруса Крыма // Палеонтол. журн. 1987. № 4. С. 106–110.

*Зернецкий Б.Ф., Люльева С.А., Рябоконь Т.С.* Анализ бахчисарайского стратотипа палеогена Украины с позиций современной зональной биостратиграфии // Геол. журн. ИГН НАН Укр. 2003. № 3. С. 98–108.

*Мревлишвили Н.И.* Нуммулиты Грузии и их стратиграфическое значение. Тбилиси: Изд-во ТГУ, 1978. 240 с.

*Немков Г.И.* Нуммулитиды Советского Союза и их биостратиграфическое значение. М.: Наука, 1967. 312 с.

*Портная В.Л.* Дискоциклиниды эоценовых отложений Крыма и их биостратиграфическое значение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 175 с.

*Less G.* Az Europai Orthophragminak oslenytana es retegtana // Geol. Hung. Ser. Palaeontol. 1987. Fasc. 511. P. 1–373.

*Less G.* The zonation of the Mediterranean Upper Paleocene and Eocene by Orthophragminae // Dela Slov. Akad. Znan. Umetn. 1998. (4) V. 34. P. 21–43.

*Less G., Kovács L.Ó.* Typological versus morphometric separation of orthophragminid species in single samples – a case-study from Horsarrieu (upper Ypresian, SW Aquitaine, France) // Rev. Micropaléontol. 2009. V. 52. P. 267–288.

*Less G., Özcan E., Báldi-Beke M., Kollányi K.* Thanetian and early Ypresian orthophragmines (Foraminifera: Discocyclinidae and Orbitoclypeidae) from the central Western Tethys (Turkey, Italy and Bulgaria) and their revised taxonomy and biostratigraphy // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2007. V. 113. P. 419–448.

*Özcan E., Less G., Kertész B.* Late Ypresian to Middle Lutetian orthophragminid record from Central and Northern Turkey: taxonomy and remarks on zonal scheme // Turk. J. Earth Sci. 2007. V. 16. № 3. P. 281–318.

*Schaub H.* Nummulites et Assilines de la Tethys Paleogene. Taxonomie, phylogenese et biostratigraphie // Schweiz. Paläontol. Abh. 1981. Bd 104/106. P. 1–238.

*Schlumberger C.* Quatriéme note sur les Orbitoides // Bull. Soc. Géol. France. 1904. V. 4. P. 119–136.

*Serra-Kiel J., Hottinger L., Caus E. et al.* Larger foraminiferal biostratigraphy of the Tethyan Paleocene and Eocene // Bull. Soc. Géol. France. 1998. V. 169. P. 281–299.

*Tosquella J., Serra-Kiel J.* Los nummulitidos (Nummulites y Assilina) del Paleoceno Superior – Eoceno Inferior de la Cuenca Pirenaica: Sistematica // Acta Geol. Hisp. 1998. V. 31. № 1–3. P. 37–159.

*Zakrevskaya E.Yu.* Distribution of larger foraminifera near the Lower-Middle Eocene boundary in the Northeastern Peritethys // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2004. V. 234. P. 335–360.

## Объяснение к таблице I

Фиг. 1–9. Nummulites alexisi sp. nov.: 3–7, 9 – генерация А; 1–2, 8 – генерация В; 1, 5, 6 – верхний кюиз, г. Белогорск, г. Ак-Кая; 2–4 – средний кюиз, г. Сувлу-Кая; 7–9 – средний кюиз, г. Инкерман: 1 – экз. ГГМ, № 1334/БП10014 (обр. 1906), экваториальное сечение; 2 – голотип ГГМ, № 1334/БП10015 (обр. 1091), экваториальное сечение и поверхность; 3 – экз. ГГМ, № 1334/БП 10016 (обр. 1091), экваториальное сечение; 4 – экз. ГГМ, № 1334/БП10017 (обр. 1091), экваториальное сечение; 5 – экз. ГГМ, № 1334/БП10018 (обр. 1808), экваториальное сечение и поверхность; 6 – экз. ГГМ, № 1334/БП10019 (обр. 2008), экваториальное сечение; 7 – экз. ГГМ, № 1334/БП10020 (обр. 513), экваториальное сечение и поверхность; 8 – экз. ГГМ, № 1334/БП10021 (обр. 511), экваториальное сечение; 9 – экз. ГГМ, № 1334/БП10022 (обр. 511), экваториальное сечение.

Фиг. 10. Nummulites praediscorbinus Schaub, 1981, генерация А; экз. ГГМ, № 1334/БП 10023 (обр. 1098), экваториальное сечение; верхний кюиз, г. Сувлу-Кая.

Фиг. 11, 13–17. Nummulites ninikae sp. nov.; средний лютет, ур. Суллу-Капы, Мангышлак; 11, 13–15 – генерация В, 16–17 – генерация А: 11 – экз. ГГМ, № 1334/БП10024 (обр. 7с), поверхность; 13 – голотип ГГМ, № 1334/БП10026 (обр. 7с), экваториальное сечение; 14 – экз. ГГМ, № 1334/БП10027 (обр. 6–5в'), экваториальное сечение; 15 – экз. ГГМ, № 1334/БП 10028 (обр. 7с), экваториальное сечение; 16 – экз. ГГМ, № 1334/БП10029 (обр. 7с), экваториальное сечение; 17 – экз. ГГМ, № 1334/БП10030 (обр. 6с), поверхность.

Фиг. 12 – Nummulites aff. leupoldi Schaub, 1951, генерация А; экз. ГГМ, № 1334/БП10025 (обр. 534), экваториальное сечение; основание лютета, г. Инкерман, Юго-Западный Крым.

Фиг. 3 – ×15, фиг. 11 – ×5, остальные фиг. – ×10.

## Объяснение к таблице II

Фиг. 1–5. Orbitoclypeus munieri major subsp. nov.: 1 – генерация В, 2–5 – генерация А; верхний кюиз, с. Пролом, Крым: 1 – экз. ГГМ, № 1334/БП10031 (обр. 3009): 1а – поверхность, ×3; 1б – поверхность, центр раковины, ×7; 1в – поверхность, гранулы на ребрах, ×35; 2 – экз. ГГМ, № 1334/БП10032 (обр. 3009), слегка пришлифованная раковина – видны розетки по типу "marthae", ×35; 3 – экз. ГГМ, № 1334/БП10033 (обр. 3010), экваториальное сечение – видны ундулирующие циклы экваториальных камерок, ×20; 4 – экз. ГГМ, № 1334/БП10034 (обр. 3010), поверхность – видны бифуркирующие ребра, ×5; 5 – голотип ГГМ, № 1334/БП10035 (обр. 3009): 5а – раковина, сколотая по экваториальному сечению в центре – видны ребра (основные и дополнительные) и эмбрион эксцентрилепидинового типа, ×10; 5б – видны околоэмбриональные и экваториальные камерки, ×20.

# New Larger Foraminifers from the Eocene of the Crimea (Ukraine) and Mangyshlak (Western Kazakhstan)

**E. Yu. Zakrevskaya**

Two new species of *Nummulites* and one subspecies of *Orbitoclypeus* from the Eocene of the Crimean Mountains and Mangyshlak Peninsula are described in detail. *Nummulites alexisi* sp. nov. and *Orbitoclypeus munieri major* subsp. nov. come from the Upper Ypresian, while *Nummulites ninikae* sp. nov. is from the Lower–Middle Lutetian. The phylogenetic position of new taxa is discussed.

*Keywords*: *Nummulites, Orbitoclypeus*, new taxa, Eocene, Crimea (Ukraine), Mangyshlak (Kazakhstan).

Таблица I

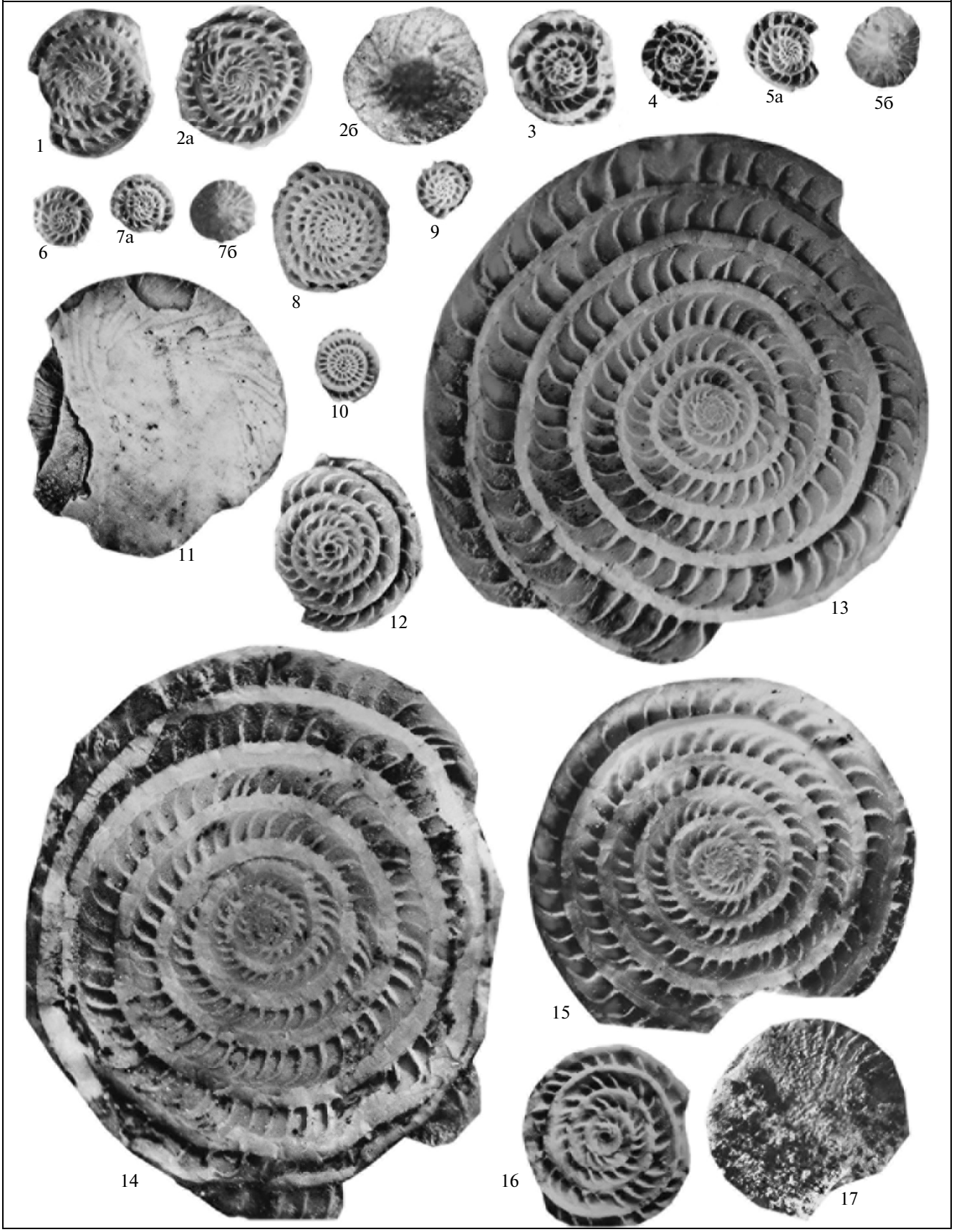
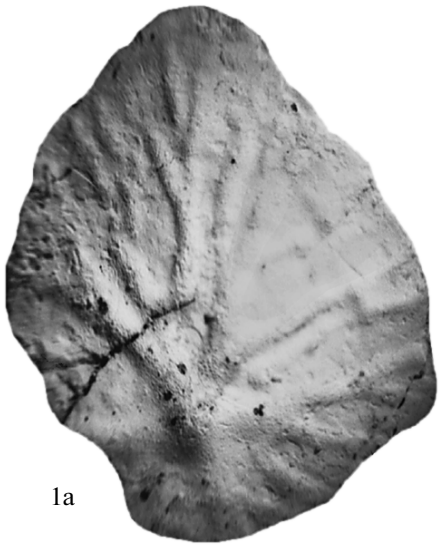
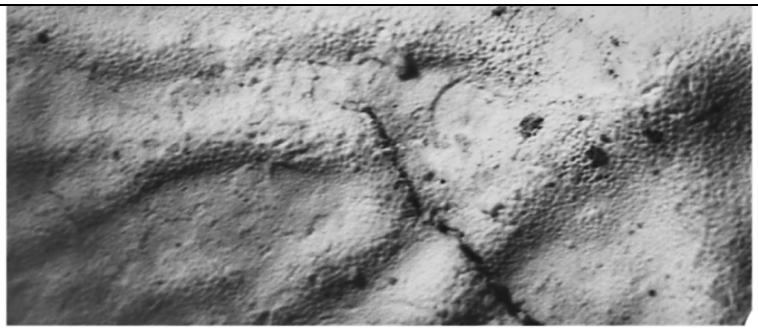


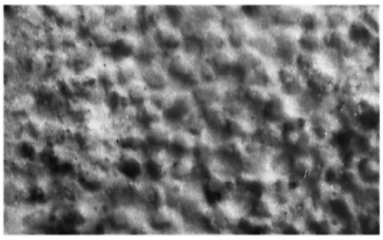
Таблица II



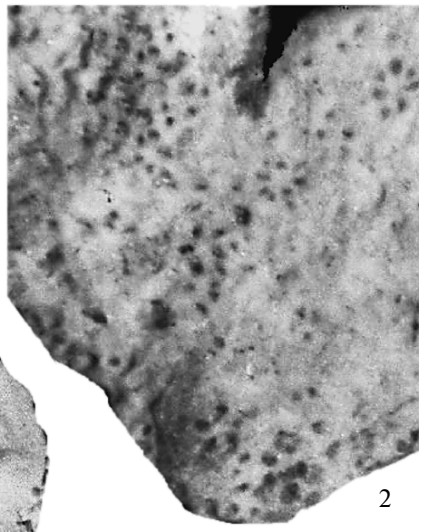
1а



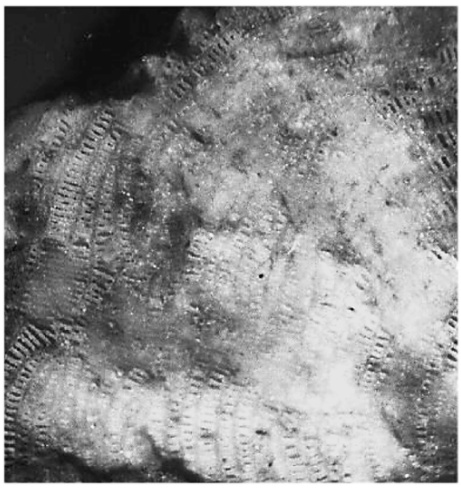
1б



1в



2



3

4

5а

5б

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 21–27

УДК 564.1:551.736(571.56+571.65)

# ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ПЕРМСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

**© 2011 г. А. С. Бяков**

*Северо-Восточный комплексный научно-исследовавтельский институт ДВО РАН, Магадан*

*e-mail: abiakov@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.11.2010 г.
Принята к печати 24.12.2010 г.

В развитии пермских двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии могут быть выделены пять крупных этапов: ассельско-среднеартинский, позднеартинско-кунгурский, роудско-вордский, кептенско-ранневучапинский и поздневучапинско-чансинский. Рубежи этапов приурочены к крупным биотическим событиям и в большинстве случаев отмечены резким изменением видового разнообразия двустворок. На протяжении пермского периода происходит постепенное вытеснение двустворчатыми моллюсками брахиопод, чему способствовали неоднократные резкие изменения окружающей среды.

## ВВЕДЕНИЕ

Ранее другими исследователями (Муромцева, Гуськов, 1984; Астафьева, Астафьева-Урбайтис, 1988; Астафьева, 1998) предпринимались попытки рассмотрения этапности развития пермских двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии, но они были основаны на неполных палеонтологических материалах, нередко неверной стратиграфической корреляции разрезов и ошибочной интерпретации геологического возраста. Так, например, М.М. Астафьева (1998) в истории пермских двустворок Бореальной области устанавливает три этапа: ассельско-артинский, кунгуро-уфимский и казанский. Если с выделением первого этапа в целом можно согласиться, то обоснование следующих двух выглядит неубедительно. Прежде всего, не ясно, куда же исчезли морские аналоги татарского отдела (тогда выделявшегося еще в ранге яруса), а ведь с этим временем были связаны крайне важные события исторического развития двустворок Северо-Восточной Азии (см. ниже, а также Бяков, 2008).

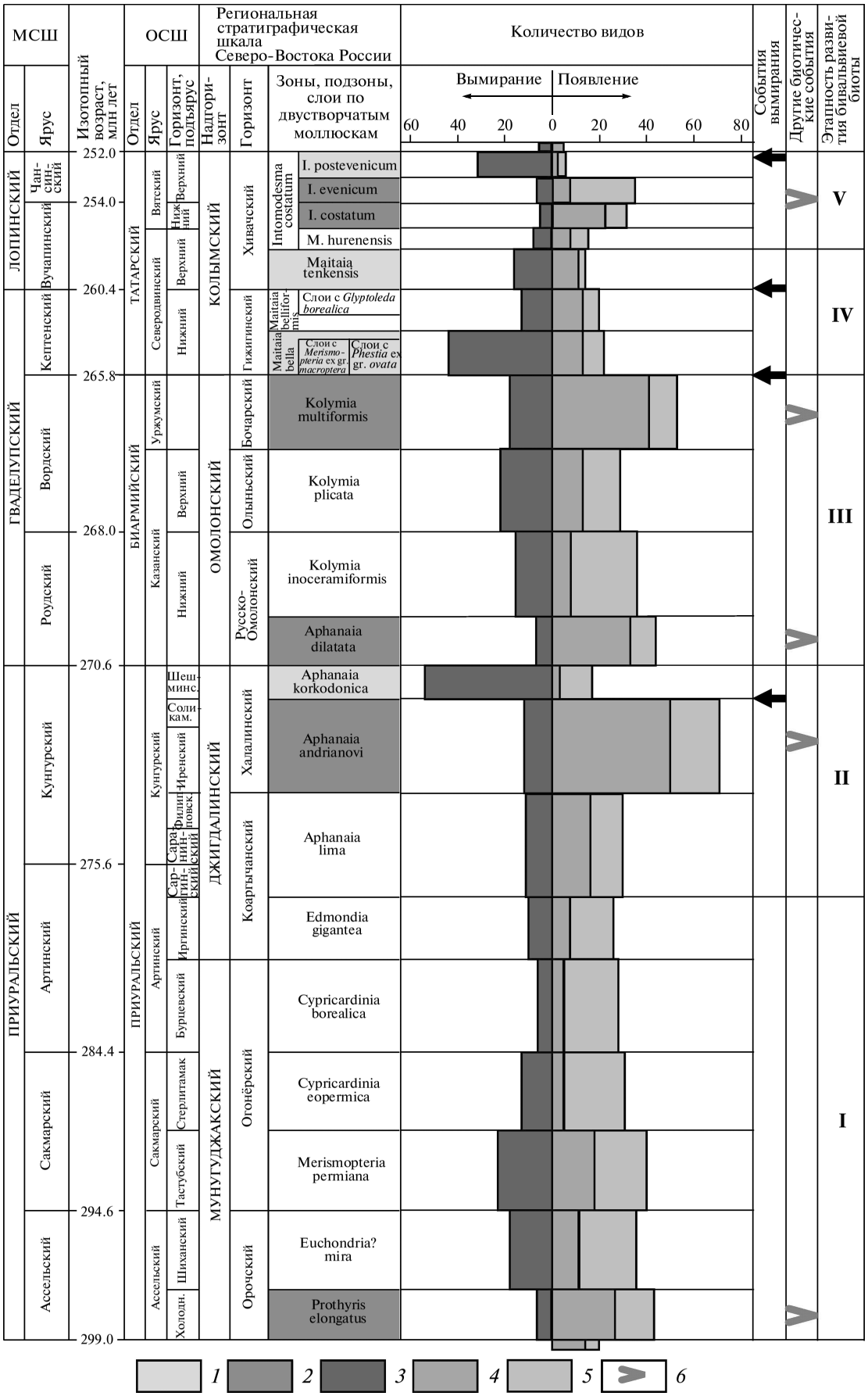
В ряде работ автор (Бяков, 1995, 2002; Biakov, 2006 и др.) также рассматривал этапность и историю развития двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии. Основные итоги этих исследований и приведены в настоящей статье.

История развития пермских двустворок так же, как и других групп организмов, тесно связана с эволюцией эколого-палеогеографических обстановок в системе бассейнов Северо-Востока Азии (Ганелин, 1973) и различными геологическими событиями, особенно ярко проявившимися, начиная с конца раннепермской эпохи. Реконструкция этой истории в совокупности с анализом динамики видового разнообразия двустворчатых моллюсков на протяжении пермского периода, проведенная автором, позволяет выделить в их развитии пять больших этапов (рис. 1). Рубежи этапов приурочены к крупным биотическим событиям и в большинстве случаев отмечены резким изменением видового разнообразия двустворок.

## АССЕЛЬСКО-СРЕДНЕАРТИНСКИЙ (МУНУГУДЖАКСКО-РАННЕДЖИГДАЛИНСКИЙ) ЭТАП

Начало этого этапа и, соответственно, граница карбона и перми, фиксируется существенным увеличением таксономического разнообразия двустворчатых моллюсков, среди которых появляются 27 новых видов и 5 новых родов: Vorkutella, Astartila, Undulomya, Dyasmya и Myophossa; вымирающих родов нет. В дальнейшем в течение первого этапа появляются еще шесть родов двустворок: Stutchburia, Omolonopecten, Fasciculiconcha, Verchojanogramyssia, Undulomya и Pleurikodonta. В то же время, на протяжении этапа вымирает ряд каменноугольных и раннепермских родов: Pleurophorella, Parenia, Sanguinolites, Dyasmya, Pteronites, Merismopteria, Myophossa, Omolonopecten, Verchojanogramyssia, Cosmomya, Undulomya, Pleurikodonta, Astartila, Vorkutella. Общее количество видов в течение этапа колеблется от 43 до 26, уменьшаясь к его концу.

Мунугуджакско-раннеджигдалинский этап характеризуется значительным числом каменноугольных элементов, что специфично и для других групп биоты (Ганелин, 1984). Сообщества двустворок этого времени так же, как и другой фауны, весьма своеобразны и относятся к так называемому верхоянскому типу, характеризующемуся, по В.Г. Ганелину (1973), существенным эндемизмом и сложившемуся еще в среднем карбоне. Двустворча-


МСШ
Отдел
Ярус
Изотопный возраст, млн лет
ОСШ
Отдел
Ярус
Горизонт, подъярус
Региональная стратиграфическая шкала Северо-Востока России
Надгоризонт
Горизонт
Зоны, подзоны, слои по двустворчатым моллюскам
Количество видов
Вымирание
Появление
60 40 20 0 20 40 60 80
События вымирания
Другие биотические события
Этапность развития бивальвиевой биоты
ЛОПИНСКИЙ
Чансинский
Вучапинский
ГВАДЕЛУПСКИЙ
Кептенский
Вордский
Роудский
ПРИУРАЛЬСКИЙ
Артинский
Сакмарский
Ассельский
ТАТАРСКИЙ
Вятский
Верхний
Нижний
Северодвинский
Верхний
Нижний
БИАРМИЙСКИЙ
Уржумский
Казанский
Верхний
Нижний
ПРИУРАЛЬСКИЙ
Кунгурский
Артинский
Сакмарский
Ассельский
Шешминс.
Соликам.
Иренский
Филипповск.
Сарайнинский
Сакмарский
Иргинский
Бурцевский
Стерлитамак
Тастубский
Шиханский
Холодн.
КОЛЫМСКИЙ
ОМОЛОНСКИЙ
ДЖИГДАЛИНСКИЙ
МУНУГУДЖАКСКИЙ
Хивачский
Гижигинский
Бочарский
Ольньский
Русско-Омолонский
Халалинский
Коаргычанский
Огонёрский
Орочский
Intomodesma costatum
I. postevenicum
I. evenicum
I. costatum
M. hurenensis
Maitaia tenkensis
Maitaia bellifor-mis
Слои с Glyptoleda borealica
Maitaia bella
Слои с Merismo-pteria ex gr. macroptera
Слои с Phestia ex gr. ovata
Kolymia multiformis
Kolymia plicata
Kolymia inoceramiformis
Aphanaia dilatata
Aphanaia korkodonica
Aphanaia andrianovi
Aphanaia lima
Edmondia gigantea
Cypricardinia borealica
Cypricardinia eopermica
Merismopteria permiana
Euchondria? mira
Prothyris elongatus
252.0
254.0
260.4
265.8
268.0
270.6
275.6
284.4
294.6
299.0
V
IV
III
II
I
1 2 3 4 5 6

тые моллюски имеют подчиненную по сравнению с брахиоподами роль. В то же время следует отметить, что степень эндемизма сообществ двустворок Северо-Восточной Азии была, очевидно, не столь велика, как у брахиопод. Общий облик бивальвиевой биоты имеет много сходства с одновозрастными сообществами Западной (Dickins, 1963) и Восточной (Runnegar, 1969) Австралии, Новой Зеландии (Waterhouse, 1969), и характеризуются преобладанием представителей родов Schizodus, Solemya, Oriocrassatella, Pyramus, Myophossa, Cosmomya, Wilkingia, Palaeocosmomya, Vacunella, Astartella, Cypricardinia. В то же время, здесь отсутствует такой характернейший гондванский род, как Eurydesma. Еще одна примечательная черта сообществ двустворок этого времени – широкое развитие представителей родов, обитавших в мелководных обстановках (шизодусы, астартеллы, стреблоптерии, вакунеллы, пирамусы, ориокрассателлы, солемии и некоторые другие).

Первый этап довольно отчетливо может быть подразделен на три подэтапа – ассельский (время elongatus–mira), сакмарско-раннеартинский (время permiana–borealica) и среднеартинский (время gigantea), каждому из которых присущи свои доминанты сообществ двустворок. Начало каждого подэтапа отмечено появлением значительного количества новых родов и видов и обычно сопровождается ростом таксономического разнообразия (см. рис. 1).

Для ассельского подэтапа свойственна отчетливая связь с каменноугольными сообществами (известно 17 средне-позднекаменноугольных видов), которая значительно ослабевает к концу этапа в результате исчезновения многих древних элементов. На протяжении этапа вымирают семь родов двустворок, в том числе – четыре рода, известных еще с карбона (Pleurophorella, Parenia, Dyasmya, Sanguinolites).

Сакмарско-раннеартинский подэтап характеризуется существенным обновлением сообщества двустворок благодаря появлению новых родов среди авикулопектинид, птеринеид и граммизиид, постепенным исчезновением к концу этапа древних пектиноидных, расцветом пирамусов. В начале подэтапа появляются 16 новых видов и 4 рода – Omolonopecten, Merismopteria, Verchojanogramyssia и Fasciculiconcha, чуть позже – Acanthopecten. Первые три вымирают к концу подэтапа так же, как и большинство ассельско-раннеартинских видов.

Среднеартинский подэтап отмечен усилением роли гондванских (штучбурии, плеврикодонты) и теплолюбивых (птеронитесы, миалины) форм. К концу этапа вымирает ряд доминантов мунугуджакских сообществ: Stutchburia ex gr. costata (Morris), Myophossa subarbitrata (Dickins), Praeundulomya urbajtisae Muromzeva.

## ПОЗДНЕАРТИНСКО-КУНГУРСКИЙ (ДЖИГДАЛИНСКИЙ) ЭТАП

Этап соответствует джигдалинскому надгоризонту (без зоны gigantea). Начало этапа характеризуется существенной экосистемной перестройкой, начавшейся, по-видимому, еще в конце предыдущего этапа. На смену сообществам верхоянского типа приходит фауна печоро-колымского типа, характерной чертой которой является значительная общность с урало-печорской биотой за счет взаимного обмена фауной (Ганелин, 1973). Наиболее важное событие этого этапа – появление и бурное развитие группы иноцерамоподобных форм, представители которой буквально сразу же становятся породообразующими организмами, формируя слои известняков-ракушечников.

До сих пор остаются неясными причины такого резкого увеличения биопродуктивности сообществ колымиид. Ганелин (1997) выдвинул идею о хемотрофном источнике их питания. В то же время можно предполагать симбиотрофность колымиид, например, с зооксантеллами, увеличивающую карбонатообразование, по В.Г. Кузнецову (1983) в 20–30 раз, или с другими микроорганизмами, в частности, водорослями и бактериями. Примеры такой симбиотрофности для перми известны из бассейнов Тетиса для ряда групп брахиопод (Lyttoniidae и Richthofenidae) и некоторых фузулинид (Cowen, 1970; Tappan, 1982).

В дальнейшем на протяжении всей пермской истории иноцерамоподобные двустворки играли главенствующую роль в сообществах бентоса. Доминантами второго этапа являются, прежде всего, различные представители иноцерамоподобных двустворок – Aphanaia, Cigarella, Costatoaphanaia, Praekolymia, а также Phestia, Parallelodon, Solemya, Kolymopecten, Undopecten, Streblopteria, Palaeolima, Cypricardinia, Pyramus, Myonia, Praeundulomya, Astartella, Schizodus.

В течение рассматриваемого этапа впервые в позднем палеозое (и, вероятно, впервые в геологической истории региона) на Северо-Востоке Азии

**Рис. 1.** Динамика видового разнообразия, основные биотические события и этапы развития двустворчатых моллюсков перми Северо-Востока Азии. *1* – Зональные интервалы массовых вымираний; *2* – зональные интервалы значительного увеличения биоразнообразия; *3–5* – динамика видового разнообразия двустворчатых моллюсков: *3* – количество вымерших видов, *4* – количество появившихся видов; *5* – общее количество видов; *6* – события увеличения биоразнообразия и появления инноваций. Продолжительность веков по International Permian Time Scale, 2010. МСШ – Международная стратиграфическая шкала пермской системы, ОСШ – Общая (Восточно-Европейская) стратиграфическая шкала.

формируются глубоководные сообщества, обитавшие в пределах континентального склона и его подножия (Бяков, 2006). Основу этих сообществ образуют нукулиды, а с роудского века (начало омолонского времени) к ним присоединяются иноцерамоподобные двустворки и гастроподы-страпаролусы. Таксономическое разнообразие двустворок в середине кунгура (время andrianovi) достигло абсолютного максимума в перми – 72 вида 40 родов. Это биотическое событие прослеживается и по ряду других групп фауны практически повсеместно (Левен и др., 1996; Чувашов, 1997; Леонова, 1999; Shen, Shi, 2002). Интересно, что именно с рассматриваемого времени наблюдается значительный рост родового разнообразия морских двустворчатых моллюсков, прослеженный для всего мира (Дмитриев, Невесская, 2006).

В Верхояно-Охотских бассейнах, по данным А.Г. Клеца (2005), с начала рассматриваемого этапа двустворки начинают преобладать над брахиоподами. В относительно мелководных фациях системы колымо-омолонских бассейнов, по авторским оценкам, доля двустворок и брахиопод становится примерно одинаковой.

Конец второго этапа (время korkodonica) ознаменовался крупным событием вымирания, когда исчезло около 78% видов и 50% родов двустворчатых моллюсков. Новых родов двустворок здесь не появилось, известны лишь реликтовые раннепермские формы. Рассматриваемое событие может быть зафиксировано по значительному уменьшению таксономического разнообразия во всех группах фауны в бассейнах различных климатических зон (Zhou et al., 1996; Котляр и др., 2004), а также в континентальных фациях на Восточно-Европейской платформе (Наугольных, 1992).

## РОУДСКО-ВОРДСКИЙ (ОМОЛОНСКИЙ) ЭТАП

В это время формируется так называемый омолонский тип бентосных сообществ (Ганелин, 1973), характерной чертой которого является доминирование среди двустворок (да и всей биоты) представителей семейства Kolymiidae. Начало этапа знаменует крупный рубеж в развитии биоты и фиксируется значительным ростом таксономического разнообразия двустворок, появляются 32 новых вида и 8 родов. В течение рассматриваемого этапа в относительно мелководных бассейнах Колымо-Омолонского региона колымииды были представлены несколькими родами – Kolymia, Praekolymia, Aphanaia, Cigarella, Maitaia и являлись породообразующими организмами, формируя слои известняков-ракушечников. В верхояно-охотских бассейнах в начале этапа интенсивно развивались также представители эндемичного рода Cyrtokolymia, а в конце этапа – Okhotodesma и Evenia, а также более редкие Taimyrokolymia. Кроме колымиид, доминантами омолонских сообществ являются Phestia, Kolymopecten, Streblopteria, а в конце этапа – “Heteropecten”, Myonia и Pachymyonia.

Начиная с омолонского времени, двустворчатые моллюски постепенно вытесняют брахиопод с исторической сцены. Таксономическое разнообразие двустворок в течение этапа было неравномерным – от 43 видов 26 родов в начале этапа (третье в течение перми событие увеличения биоразнообразия), снизившись в его середине (время plicata) до 29 видов и вновь увеличившись до 53 видов 29 родов в его конце (четвертое в течение перми событие увеличения биоразнообразия). По сравнению с предыдущим этапом наблюдается определенное упрощение структуры сообществ двустворок (особенно в середине этапа), в которых зачастую доминируют 2–3 вида.

С точки зрения этапности развития пермских двустворок, рассматриваемый этап представляется единым, но состоящим из двух подэтапов, примерно отвечающих роудскому и вордскому ярусам среднего отдела пермской системы международной шкалы.

Доминантами роудского подэтапа были прежде всего колымииды, представленные двумя вновь появившимися родами (Kolymia и Cyrtokolymia) и продолжавшими существовать Praekolymia, Aphanaia и Cigarella. Примечательно также появление Septimyalina, Vnigripecten, Biarmopecten, Cyrtorostra и Pachymyonia, многие из которых явились вселенцами из тетических и западнобореальных бассейнов вследствие крупной раннероудской трансгрессии. В конце этапа вымирают последние афанайи, преколымии и циртоколымии, а также септимиалины, псевдомонотисы, биармопектены и шизодусы.

Первая половина вордского этапа отмечена появлением среди колымиид рода Maitaia, одного из доминантов средне-позднепермских сообществ. Характерен расцвет иноцерамоподобных форм, составляющих две трети от общего видового состава комплексов раннего ворда. Роль представителей других таксонов в значительной степени подавлена. Вторая половина вордского подэтапа характеризуется значительным увеличением биоразнообразия двустворок. Здесь появляются три новых рода колымиид – Okhotodesma, Taimyrokolymia и Evenia (последние, вероятно – за счет вселения из западнобореальных бассейнов), значительно увеличивается разнообразие пектинид, вакунеллид, мегадесматид.

## КЕПТЕНСКО-РАННЕВУЧАПИНСКИЙ (ГИЖИГИНСКО-РАННЕХИВАЧСКИЙ) ЭТАП

Начало этапа отмечено крупным биотическим кризисом, вероятно, отвечающим первой фазе великого пермо-триасового вымирания. На этом рубеже вымерло 85% видов двустворчатых моллюс-

ков, в том числе и доминанты предыдущего этапа – род Kolymia s.s., а также ряд других родов колымиид – Taimyrokolymia, Cigarella, Evenia и Okhotodesma. Всего здесь вымирают 11 родов (73%) и 45 видов (85%) двустворок, среди которых представители таких древних типично палеозойских таксонов, как Solemya, Parallelodon, Oriocrassatella, Vacunella.

Рассматриваемое событие затронуло все группы фауны и проявилось далеко за пределами Северо-Восточной Азии, особенно в Бореальной надобласти (Schafer, Fois-Ericson, 1986; Erwin, 1995; Zhou et al., 1996; Голубев, 1999; Леонова, 1999; Молостовский и др., 2002). С этим рубежом связаны и крупные абиотические события, как глобальные [смена полярности магнитного поля, негативный экскурс изотопа $\delta^{13}C$ (Zakharov et al., 2005; Retallack et al., 2006)], так и проявившиеся в региональном масштабе [изменение характера седиментогенеза (Котляр, 2001; Бяков, 2008)].

Бивальвиевые сообщества этого времени так же, как и другой фауны, имеют дискретный характер распространения. На огромных пространствах Северо-Восточной Азии, за исключением восточной части Омолонского бассейна, двустворки практически отсутствуют в этом интервале разреза. Спорадически встречаются лишь представители иноцерамоподобных (род Maitaia), нукулиды и мионии, а в относительно мелководных обстановках Омолонского бассейна – Merismopteria, Streblopteria, Pachymyonia и Cypricardinia (в начале этапа) и Myonia. Для батиальных сообществ Верхояно-Охотского региона характерны Phestia и Glyptoleda. В течение всего этапа таксономическое разнообразие двустворок было очень низким, составляя от 14 (время tenkensis – минимум для всей перми) до 23 видов.

Следует отметить, что с начала рассматриваемого этапа двустворчатые моллюски начинают заметно преобладать над брахиоподами и в мелководных сообществах, что особенно характерно для верхояно-охотской системы бассейнов, где брахиоподы нередко почти полностью отсутствуют в сообществах бентоса. Вероятно, это было связано с резким сокращением мелководных биотопов в начале кептенского века.

На время tenkensis (начало вучапинского века) приходится очередное крупное вымирание, являющееся, по-видимому, второй фазой великого пермо-триасового вымирания и фиксируемое во многих разрезах мира (Ingavat-Helmcke, Helmcke, 1986; Shi et al., 1999; Котляр и др., 2004; Racki, Wignall, 2005 и др.).

## ПОЗДНЕВУЧАПИНСКО-ЧАНСИНСКИЙ (ПОЗДНЕХИВАЧСКИЙ) ЭТАП

Этот этап отвечает завершающей стадии развития пермских двустворчатых моллюсков Северо-Востока Азии. Начало этапа было связано с некоторым обмелением системы бассейнов Северо-Восточной Азии, благодаря чему наметился рост биотического разнообразия практически во всех группах фауны, в том числе и двустворчатых моллюсков. В середине этапа таксономическое разнообразие двустворок приблизилось к предкризисному (вордскому) уровню (36 видов 22 родов). Вполне вероятно, что этому биотическому событию резкого увеличения таксономического разнообразия во всех группах фауны соответствует вятский этап развития фауны на Восточно-Европейской платформе, также характеризующийся существенным ростом таксономического разнообразия биоты (Молостовский и др., 2002).

Позднехивачские сообщества двустворок характеризуются преобладанием, особенно в песчано-глинистых и глубоководных фациях, представителей рода Intomodesma, насчитывающего восемь видов. Многочисленны и Maitaia, представленные пятью видами. В относительно глубоководных терригенных фациях часто встречаются также Phestia и реже – Cunavella, Australomya, Pachymyonia. Для мелководных обстановок характерны многочисленные пектиноидные формы – Vnigripecten, Streblopteria, Guizhoupecten, Cyrtorostra, Fasciculiconcha, а также Nuculopsis, Myonia, Praeundulomya, Wilkingia, Conocardium.

Заключительная фаза пермской истории (время postevenicum), отвечающая самому концу позднехивачского века, связана с быстрой элиминацией всех пермских сообществ. В это время существовали лишь отдельные представители двустворчатых моллюсков родов Intomodesma, Cunavella, Australomya и единичные тетические иммигранты Claraioides. Очевидно, рассматриваемое событие отвечает глобальному событию вымирания конца пермского периода, которому посвящено огромное количество публикаций (Erwin, 1994; Hallam, Wignall, 1997 и др.).

В течение поздневучапинско-чансинского этапа двустворки в значительной степени вытесняют брахиопод и в мелководных биоценозах Омолонского бассейна. Интересно отметить, что сходные тенденции были недавно установлены М. Клэфэмом и Д. Боттьером для удаленных от берега шельфовых обстановок в Тетисе (Clapham, Bottjer, 2007), когда в течение лопинского этапа резко возросла роль двустворок в сообществах бентоса (до 65.4% от общей доли видов). Некоторые исследователи (Зезина, 1986) связывают замещение брахиопод двустворчатыми моллюсками в шельфовых биоценозах с появлением и последующим доминированием в мезокайнозое фитопланктонных организмов, обладавших утолщенными стенками клеток, которыми не могли питаться замковые брахиоподы. По нашему мнению, немаловажную роль сыграло и то, что двустворки оказались более “пластичной” в экологи-

ческом отношении группой, чем брахиоподы. Они первыми освоили глубоководные биотопы и более успешно сумели противостоять неоднократным стрессовым воздействиям, знаменовавшим заключительную часть пермской истории.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, установлено, что в развитии сообществ двустворок Северо-Востока Азии можно выделить пять крупных этапов, границы между которыми фиксируются в большинстве случаев резким изменением таксономического разнообразия и имеют событийный характер. Граница между мунугуджакско-раннеджигдалинским и джигдалинским этапом не сопровождается резким изменением численности видов двустворок и характеризуется изменением структуры сообществ за счет вселения и быстрого расцвета иноцерамоподобных форм, т.е. также событийна по природе.

На протяжении пермского периода происходит постепенное вытеснение двустворчатыми моллюсками брахиопод, чему способствовали неоднократные резкие изменения окружающей среды. Впервые в геологической истории Северо-Восточной Азии возникают глубоководные сообщества бентоса, в которых двустворки резко доминируют. Начиная с конца средней перми (кептен) двустворки преобладают над брахиоподами и в мелководных сообществах, что является спецификой североазиатских бассейнов по сравнению с тетическими и гондванскими.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проекты 08-05-00100; 09-05-98518-р_восток; 11-05-00053 и 11-05-0950.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Астафьева М.М.* История развития пермских морских Bivalvia Бореальной области // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 27–34.

*Астафьева М.М., Астафьева-Урбайтис К.А.* Этапность в развитии пермских двустворчатых моллюсков Бореальной области // Пермская система: Вопросы стратиграфии и развития органического мира. Казань: Казан. гос. ун-т, 1988. С. 3–11.

*Бяков А.С.* Основные этапы развития пермских иноцерамоподобных двустворок Северо-Востока Азии и детальная корреляция пермских отложений Бореальной области // Проблемы эволюции пермской морской биоты. Тез. докл. междунар. симпоз. М.: ПИН РАН, 1995. С. 11–13.

*Бяков А.С.* Этапность развития и экосистемные перестройки сообществ пермских двустворок Северо-Востока Азии // Проблемы биохронологии в палеонтологии и геологии. Тез. докл. 48 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2002. С. 12–13.

*Бяков А.С.* Глубоководный бентос древних морей: свидетельства из перми Северо-Востока Азии // Современная палеонтология: классическая и нетрадиционная. Тез. докл. 52 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2006. С. 32–34.

*Бяков А.С.* Пермские двустворчатые моллюски Северо-Востока Азии: зональная стратиграфия, событийная корреляция, палеобиогеография. Автореф. дисс. ... докт. г.-м. наук. СПб.: ВСЕГЕИ, 2008. 42 с.

*Ганелин В.Г.* Биостратиграфия и брахиоподы верхнепалеозойских отложений Колымо-Омолонского массива. Автореф. дис. ... к.г.- м.н. М.: ГИН АН СССР, 1973. 31 с.

*Ганелин В.Г.* Таймыро-Колымская подобласть // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. С. 111–142.

*Ганелин В.Г.* Бореальная бентосная биота в структуре Мирового океана // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 29–42.

*Голубев В.К.* Биостратиграфия верхней перми Европейской России по наземным позвоночным и проблемы межрегиональных корреляций пермских отложений // Докл. Междунар. симпоз. “Верхнепермские стратотипы Поволжья”. М.: ГЕОС, 1999. С. 228–240.

*Дмитриев В.Ю., Невесская Л.А.* Таксономическая диверсификация нормально-морских двустворчатых моллюсков в фанерозое // Палеонтол. журн. 2006. № 3. С. 22–29.

*Зезина О.Н.* Моллюски и брахиоподы в биологическом фильтре современных и древних морей // Биодифференциация осадочного вещества в морях и океанах. Ростов-на-Дону: Ростовский гос. ун-т, 1986. С. 156–162.

*Клец А.Г.* Верхний палеозой окраинных морей Ангариды. Новосибирск: Гео, 2005. 240 с.

*Котляр Г.В.* Среднетатарское событие // Использование событийно-стратиграфических уровней для межрегиональной корреляции фанерозоя России. СПб.: ВСЕГЕИ, 2000. С. 53–55.

*Котляр Г.В., Коссовая О.Л., Журавлев А.В.* Межрегиональная корреляция основных событийных рубежей пермской системы // Тихоокеанск. геол. 2004. Т. 23. № 4. С. 25–42.

*Кузнецов В.Г.* Некоторые черты эволюции рифообразования в истории Земли // Эволюция осадочного процесса в океанах и на континентах. М.: Наука, 1983. С. 162–173.

*Левен Э.Я., Богословская М.Ф., Ганелин В.Г. и др.* Перестройка морской биоты в середине раннепермской эпохи // Стратигр. Геол. корреляция. 1996. Т. 4. № 1. С. 61–70.

*Леонова Т.Б.* Об этапности развития и биогеографии пермских аммоноидей // Стратигр. Геол. корреляция. 1999. Т. 7. № 6. С. 53–65.

*Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В., Миних М.Г.* К реконстукции общей стратиграфической шкалы верхнего отдела пермской системы // Изв. ВУЗов. Геол. и разведка. 2002. № 1. С. 8–20.

*Муромцева В.А., Гуськов В.А.* Пермские морские отложения и двустворчатые моллюски Советской Арктики. Л.: Недра, 1984. 208 с.

*Наугольных С.В.* Экологическая катастрофа в пермском периоде? // Природа. 1992. № 4. С. 64–66.

*Чувашов Б.И.* Кунгурский ярус пермской системы (проблемы выделения и корреляции) // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 3. С. 10–28.

*Biakov A.S.* Permian bivalve mollusks of Northeast Asia // J. Asian Earth Sci. 2006. V. 26. № 3–4. P. 235–242.

*Clapham M.E., Bottjer D.J.* Permian marine paleoecology and its implications for large-scale decoupling of brachiopod and bivalve abundance and diversity during the Lopingian (Late Permian) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2007. V. 252. P. 21–36.

*Cowen R.* Analogies between the Recent bivalve Tridacna and the fossil brachiopods Lyttoniacea and Richthofenacea // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1970. V. 8. № 4. P. 329–344.

*Dickins J.M.* Permian pelecypods and gastropods from Western Australia // Bull. Bur. Miner. Res. Geol. Geophys. Australia. 1963. № 63. 203 p.

*Erwin D.H.* The Permo-Triassic extinction // Nature. 1994. V. 367. P. 231–236.

*Erwin D.H.* Permian global bio-events // Global events and stratigraphy in the Phanerozoic / Ed. Walliser O.H. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer, 1995. P. 251–264.

*Ingavat-Helmcke R., Helmcke D.* Permian fusulinacean faunas of Thailand – event controlled evolution // Global bio-events / Ed. Walliser O.H. Berlin, Heidelberg: Springer, 1986. P. 240–248.

International Permian Time Scale // Permophiles. 2010. Is. № 55. P. 33.

*Hallam A., Wignall P.B.* Mass extinctions and their aftermath. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 320 p.

*Racki G., Wignall P.B.* Late Permian double-phased mass extinction and volcanism: an oceanographic perspective // Understanding Late Devonian and Permian-Triassic biotic and climatic events: Towards an integrated approach / Eds. D.J. Over, J.R. Morrow, P.B. Wignall. Elsevier, 2005. P. 263–297.

*Runnegar B.* The Permian faunal succession in eastern Australia // Geol. Soc. Australia Spec. Publ. 1969. № 2. P. 73–98.

*Schafer P., Fois-Ericson E.* Triassic Bryozoa and the evolutionary crisis of Paleozoic Stenolaemata // Global bio-events / Ed. Walliser O.H. Berlin, Heidelberg: Springer, 1986. P. 251–255.

*Shen S., Shi G.R.* Paleobiogeographical extinction patterns of Permian brachiopods in the Asian – western Pacific region // Palaeobiology. 2002. V. 28. № 4. P. 449–463.

*Shi G.R., Shen S., Tong J.N.* Two discrete, possibly unconnected, Permian marine mass extinctions // Pangaea and the Paleozoic – Mesozoic transition. Proc. of the Intern. Conf. Beijing: China Univ. of Geoscienses Press, 1999. P. 148–150.

*Tappan H.* Extinction or survival: Selectivity and causes of Phanerozoic crises // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1982. № 190. P. 265–275.

*Waterhouse J.B.* The Permian bivalve genera Myonia, Megadesmus, Vacunella and their allies, and their occurrences in New Zealand // New Zealand Geol. Surv. Palaeontol. Bull. 1969. № 41. 141 p.

*Zakharov Y.D., Biakov A.S., Baud A., Kozur H.* Significance of Caucasian sections for working out carbon-isotope standard for Upper Permian and Lower Triassic (Induan) and their correlation with the Permian of North-Eastern Russia // J. China Univ. of Geosci. 2005. V. 16. № 2. P. 141–151.

*Zhou Z., Glenister B.F., Furnish W.M., Spinosa C.* Multi-episodal extinction and ecological differentiation of Permian ammonoids // Permophiles. 1996. № 29. P. 52–62.

## Developmental Stages of Permian Bivalves of Northeast Asia

**A. S. Biakov**

In the development of Permian bivalves of northeastern Asia, the following five large stages have been recognized: Asselian–Middle Artinskian, Late Artinskian–Kungurian, Roadian–Wordian, Capitanian–Early Wuchiapingian, and Late Wuchiapingian–Changhsingian. The boundaries between stages correspond to great biotic events and frequently display a sharp change in species diversity of bivalves. During the Permian, brachiopods were gradually replaced by bivalves; this was promoted by repeated sharp changes in the environment.

*Keywords*: Bivalvia, Permian, northeastern Asia.

*ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 28–36*

*УДК 564.533.1:551.734(574.11)*

# НОВЫЕ ДАННЫЕ О РОДЕ PRAEGLYPHIOCERAS (PRAEGLYPHIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)

**© 2011 г. С. В. Николаева**

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

*e-mail: 44svnikol@mail.ru*

Поступила в редакцию 03.02.2011 г.
Принята к печати 09.02.2011 г.

Приведены данные по истории выделения фаменского рода Praeglyphioceras Wedekind, 1908 и классификации преглифиоцератид. Впервые изучен отногенез лопастной линии этого рода. Показано, что преглифиоцератиды – группа высокого таксономического ранга, в своем происхождении, вероятно, связанная с примитивными Prionoceratoidea. Описан новый вид Praeglyphioceras korobkovi sp. nov. из генозоны Prolobites-Platyclymenia (зона delphinus) Актюбинской области Казахстана.

Praeglyphioceras Wedekind, 1908 – типовой род семейства Praeglyphioceratidae Ruzhencev, 1957, ограниченного в своем распространении хембергским подъярусом фамена (UD III-IV). Преглифиоцератиды занимают особое место среди девонских аммоноидей, благодаря их необычной трехраздельной вентральной лопасти в сочетании с боковой лопастью. До сих пор ранг и систематическое положение этой группы являются предметом дискуссий. Их рассматривали в ранге семейства (Korn, Klug, 2002), надсемейства (Furnish et al., 2009), подотряда (Руженцев, 1957, 1960; Богословский, 1971; Богословская и др., 1990) и отряда (Leonova, 2002; Шевырев, 2006). Такое расхождение в систематике является следствием недостатка публикаций по этой группе, в особенности данных по онтогенетическому развитию лопастной линии. Материал из Актюбинской области Казахстана (фаменские местонахождения в бассейне р. Ойсыл-Кара и руч. Кара-Джар) представляют уникальную возможность изучить ранний онтогенез лопастной линии Praeglyphioceras и оценить возможности применения новых сведений в классификации семейства Praeglyphioceratidae.

Материал происходит из Актюбинской области Казахстана (руч. Кара-Джар, другое название "Черный Яр"), вероятнее всего, из одного из двух известных обнажений фаменских известняков, изученных Б.И. Богословским (1969, 1971) и обозначенных им как "обн. 1б" = "обн. 4б" и "обн. 3". Эти же местонахождения Николаева и Богословский (2005) обозначили как "Шийли-Сай 2" и "Орнектотас-Сай", соответственно (рис. 1). Возможно, разрезы Шийли-Сай 2 и Орнектотас-Сай соответствуют обнажениям 858 и 583 Н.В. Кинд (1944), соответственно. Коллекции хранятся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН под №№ 1048 (сборы И.В. Хворовой, 1950 и 1957 гг.), 1447 (сборы Богословского, 1957 г.), 2688 (сборы Богословского, 1966 г.; В.Ф. Коробкова, 1971 г.). Разрезы "Шийли-Сай 2" и "Орнектотас-Сай" находятся на расстоянии примерно 100 м друг от друга, в бортах притоков руч. Кара-Джар, и подробно описаны Николаевой и Богословским (2005). Возраст находок определяется как зона delphinus = UD III-C (генозона Prolobites-Platyclymenia, хембергский подъярус фамена), что соответствует конодонтовой зоне Palmatolepis trachytera и фораминиферовой зоне Quasiendothyra communis на основании совместных сборов аммоноидей, конодонтов и фораминифер (Ахметшина и др., 2004) (рис. 2).

Род Praeglyphioceras с типовым видом Sporadoceras pseudosphaericum Frech, 1902 был выделен Р. Ведекиндом (Wedekind, 1908) на материале из разреза Энкенберг близ Брилона (Германия). Слои с Praeglyphioceras относятся к хембергскому подъярусу фамена (зона delphinus) (см. Korn, Ziegler, 2002). На зарисовке Ф. Фреха (Frech, 1902, с. 81, рис. 35а) показаны две линии с сильно рассеченной вентральной лопастью. Рисунок Фреха очень маленький, но трехраздельная вентральная лопасть ясно видна. Ведекинд (Wedekind, 1908, с. 599, табл. XXXIX, фиг. 10–13, табл. XLI, фиг. 7) дал более полное описание вида на основании 17-ти дополнительных экземпляров из того же местонахождения. Этот исследователь впервые привел размеры раковины и указал, что его зарисовки лопастной линии сделаны с экземпляра с Д = 30.6 мм, В = 19.4 мм, Ш = 18.5 мм. На четырех рисунках Ведекинда видно постепенное заложение зубцов в сторонах вентральной лопасти и последующее их углубление. К сожалению, эти рисунки мелкомасштабные, и детали строения лопастной линии на них видны нечетко.

В.Е. Руженцев (1957) в составе отряда гониатитид выделил подотряд Praeglyphioceratina с единственным надсемейством Praeglyphioceratа-

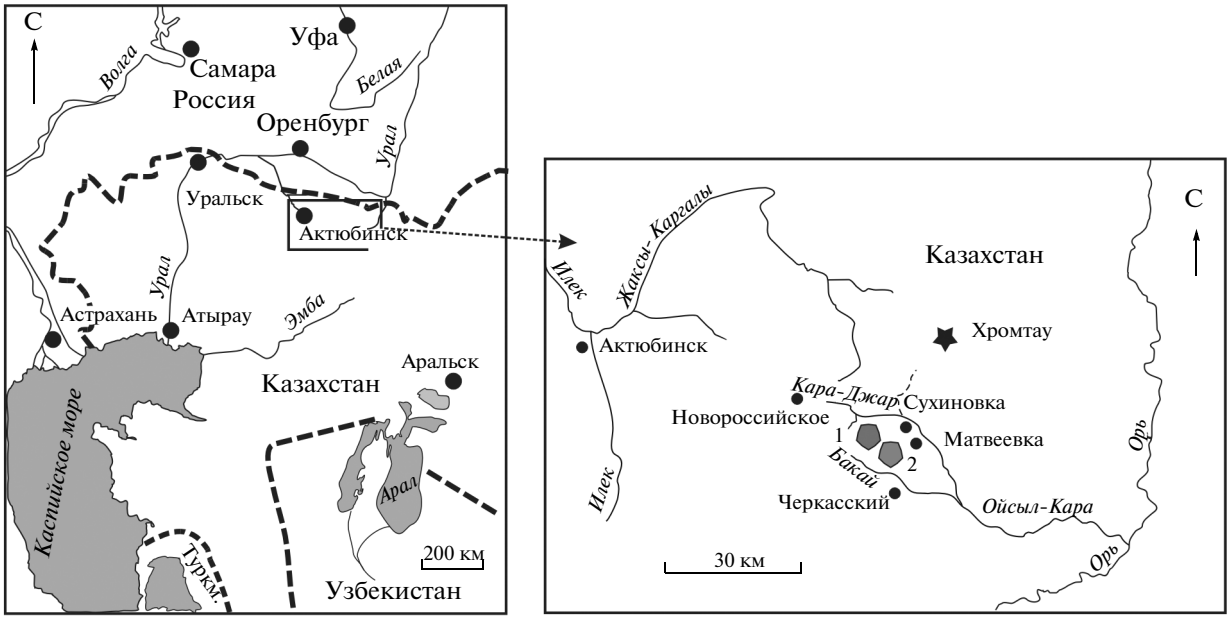



**Рис. 1.** Карта местонахождений в басс. р. Ойсыл-Кара (руч. Кара-Джар). Цифрами обозначены местонахождения: 1 – Шийли-Сай 2; 2 – Орнектотас-Сай.

сеа и двумя семействами – Praeglyphioceratidae Ruzhencev и Karagandoceratidae Librovitch. Богословский (1957) отнес к Praeglyphioceratidae, помимо типового рода, и выделенный им род Lagowites [замещающее название для alpha-Oma-dimeroceras (Praeglyphioceras) Sobolew, 1914] с типовым видом alpha-Oma-dimeroceras (Praeglyphioceras) niwae Sobolew, 1914 из фамена Польши. Кроме польского вида, Богословский отнес к этому роду выделенный им вид Lagowites rhipaeus из Западного Казахстана (р. Арал-Тюбе-Бакай). В работе 1971 г. Богословский отметил, что при меньших размерах польский вид имеет значительно более развитую вентральную лопасть с обособленными зубцами. Р. Беккер (Becker, 1993) добавил в состав рода L. lagowiensis (Sobolew, 1914) из Польши и L. schindewolfi (Matern, 1931) из Германии. Е. Дзик (Dzik, 2006) описал новый монотипический род Ostrovkites из фамена Польши с типовым видом O. numismalis Dzik, 2006, в составе семейства Tornoceratidae. У O. numismalis отчетливо трехраздельная вентральная лопасть. Дзик отметил схожесть лопастных линий O. numismalis и Lagowites niwae, но посчитал, что O. numismalis следует относить к Tornoceratidae на основании присутствия развитых выступов в приустьевой части. Тем не менее, лопастная линия Ostrovkites указывает на принадлежность этого рода к преглифиоцератидам.

Тенденция к рассмотрению преглифиоцератид как отдельного крупного таксона объясняется признанием строения перегородки, а в особенности вентральной лопасти, ключевым признаком в эволюции аммоноидей. Такой подход оправдан несомненным адаптивным значением этого признака, поскольку строение вентральной лопасти связано со строением и эволюцией сифона – важнейшего элемента гидростатического аппарата раковины. Положение сифона в раковине и строение структур, окружающих сифон, – признаки, пригодные для выделения крупных таксонов, что признано всеми ведущими палеонтологами нескольких поколений (см. Шевырев, 2006).

Уже на первом обороте раковины у большинства палеозойских аммоноидей вентральная лопасть углубляется и расширяется, и у ряда таксонов начинается ее разделение. Трехраздельная вентральная лопасть существовала и у некоторых девонских агониатитов: например, в подотряде Auguritina (Auguritesи Celaeceras) в сочетании с омнилатеральной лопастью, и в подотряде Gephuroceratina (Manticoceras, Triainoceras, Pharciceras, Devonopronorites, Eomanticoceras, Mesobeloceras, Beloceras и др.) в сочетании с умбональной лопастью/лопастями (Богословский, 1969). Трехраздельная вентральная лопасть с сочетании с боковой лопастью, зародившейся при вершине первого наружного седла, встречается только у преглифиоцератид и карагандоцератид. Однако, как будет показано ниже, разделение вентральной лопасти в онтогенезе у преглифиоцератид и карагандоцератид идет по-разному.

Лопастная линия изученных видов рода Praeglyphioceras состоит из восьми лопастей. Формула лопастной линии взрослой раковины ($V_2V_1V_2$) LU:ID. Онтогенез лопастной линии рода Lagowites до сих пор не изучен. Богословский (1971) изобразил лопастную линию взрослого экземпляра L. rhipaeus, у которого вентральная лопасть гораздо

| Ярус | Генозона | | Зоны Рейнского бассейна (Becker, House, 2000; Becker et al., 2002) | Генозоны (Becker, 1993; Becker, House 2000) | Зоны Рейнского бассейна (Korn, 1981, 1986) | Зоны Рейнского бассейна (Korn, 1999; Korn, Ziegler, 2002) | Зоны Казахстана и Южного Урала |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Фамен | Kalloclymenia-Wocklumeria VI | VI-F | Acutimitoceras (S.) prorsum | Acutimitoceras | prorsum | prorsum | |
| | | VI-E | Cymaclymenia nigra | Cymaclymenia | верхняя paradoxa | nigra | |
| | | VI-D-2 | Wocklumeria sphaeroides: Epiwocklum. applanata | Wocklumeria | | sphaeroides | sphaeroides |
| | | VI-D-1 | Wocklumeria sphaeroides: Wocklum. sphaeroides | | | | |
| | | VI-C-2 | Parawocklumeria paradoxa | Parawocklumeria | нижняя paradoxa | paradoxa | nucleus |
| | | VI-C-1 | Kamptoclymenia endogona | | | endogona | |
| | | VI-B | Balvia lens | Balvia | верхняя subarmata | lens | |
| | | VI-A | Kosmoclymenia (M.) sublaevis | Linguaclymenia | нижняя subarmata | parundulata | frechi-corpulenta |
| | | | | | | sublaevis | |
| | Clymenia-Gonioclymenia V | V-C | Piriclymenia piriformis | Kalloclymenia | piriformis | piriformis | |
| | | V-B | Ornatoclymenia ornata | Ornatoclymenia | ornata | ornata | ornata |
| | | V-A | Clymenia laevigata | Clymenia | acuticostata | laevigata | laevigata |
| | Prolobites-Platyclymenia IV | IV-C | Protoxyclymenia (F.) serpentina | Pachyclymenia | serpentina | serpentina | serpentina + dunkeri + annulata |
| | | IV-B | Protoxyclymenia (P.) dunkeri | Protoxyclymenia | верхняя annulata | dunkeri | |
| | | IV-A | Platyclymenia (P.) annulata | Prionoceras | нижняя annulata | annulata | |
| | Prolobites-Platyclymenia III | III-C | Prolobites delphinus | Prolobites | delphinus | delphinus | delphinus |
| | | III-B | Pseudoclymenia pseudogoniatites | Pseudoclymenia | sandbergeri | pseudogoniatites | pseudogoniatites + dorsatum |
| | | III-A | Pernoceras dorsatum | Pernoceras | | dorsatum | |
| | Cheiloceras | II | Dimeroceras mamilliferum | Dimeroceras | | | |

Praeglyphioceras

Шийли-Сай 1

Орнектотас-Сай

Шийли-Сай 2

**Рис. 2.** Схема зонального расчленения фамена с указанием уровня находок рода Praeglyphioceras.

короче боковой, а ее боковые отделы представляют собой выступы, но не зубцы.

Вентральная лопасть Praeglyphioceras разделена на три отдела, причем разделение начинается на первых оборотах раковины. У вида Praeglyphioceras pseudosphaericum (экз. № 1048/15) зубцы закладываются на внешней стороне ветвей вентральной лопасти при Д = 5.5 мм в виде небольших прогибов, и эти прогибы увеличиваются при Д = 6.1 мм, Ш = 5.8 мм. При Д = 9.5 мм, Ш = 7.4 мм прогибы приобретают отчетливую форму округленных в основании зубцов. Вторичные седла высокие, равномерно округленные, заметно шире зубцов. При Д = 15.7 мм, В = = 8.6 мм зубцы хорошо сформированы – они узкие, угловатые в основании, с более прямой внешней стороной. Боковая лопасть наблюдается с самых ранних стадий, во всяком случае, при Д = 5.5 мм она уже развита, имеет чашеобразную форму, которая с возрастом становится бокаловидной. Приведенное описание онтогенеза лопастной линии сделано по зарисовке с экз. ПИН, № 1048/15, выполненной Богословским, впервые публикуемой в этой работе (рис. 3, *а–в*). Взрослая лопастная линия этого же экземпляра приведена в "Основах Палеонтологии" (Богословский и др., 1962, с. 364, рис. 131) и впоследствии переизображена Богословским (1971, рис. 66). В этой работе она показана на рис. 3, *г*. Еще одна взрослая лопастная линия (экз. №1447/2535) изображена на рис. 3, *д*.

Описание онтогенеза лопастной линии P. korobkovi sp. nov. приводится при описании вида. Последовательность заложения элементов у P. korobkovi такая же, как и у типового вида, но разделение вентральной лопасти идет быстрее, и при Ш = 9.0 мм зубцы у нового вида лучше сформированы, а у взрослой раковины зубцы почти равны по величине разделяющим их вторичным седлам.

Ниже рассмотрены различные варианты деления вентральной лопасти карагандоцератид (Bartzsch, Weyer, 1988; Work, Manger, 2002; Becker, Weyer, 2004).

(1) У Bartzschiceras mirandum Becker et Weyer, 2004 из верхов нижнего турне Тюрингии, Германия (зона Gattendorfia patens = зона LC ID) (Bartzsch, Weyer, 1988, рис. 66-2; Becker,Weyer, 2004, рис. 4) слабые выступы на сторонах вентральной лопасти голотипа наблюдаются при Д = 11 мм, при полноценно развитой, приостренной в основании боковой лопасти. Вентральная лопасть в целом узкая, с небольшими боковыми выступами, в основном развивается центральный зубец. В онтогенезе B. mirandum форма вентральной лопасти не претерпевает значительных изменений, а дополнительные выступы остаются слаборазвитыми и при Д = 26.5 мм, и при Д = 30 мм.

(2) У более молодого вида Masonoceras bradfori Manger, 1971 (см. Manger, 1971, с. 36, рис. 3с) из среднего турне Огайо, США (генозона Pericyclus = = LC II-C) при Д = 17.1 мм вентральная лопасть широкая, боковые зубцы глубже центрального, а при Д = 40 мм все зубцы одинаково глубокие.

(3) У еще более молодого вида M. kentuckiense Work et Manger, 2002 (см. Work, Manger, 2002, с. 575, рис. 2) из низов верхнего турне Кентукки, США (нижний осейж, генозона Muensteroceras = LC II-C) деление вентральной лопасти начинается раньше, чем у Bartzschiceras. При Д около 6.2 мм в боковых частях уже довольно широкой вентральной лопасти начинается развитие зубцов, при этом центральный зубец гораздо более развит. При Д = 10.5 мм вентральная лопасть широкая, боковые зубцы вентральной лопасти углубляются, но сохраняют подчиненное значение. У более взрослых раковин (Д = 17.1 мм) боковые зубцы заметно глубже центрального.

(4) У Karagandoceras galeatum Librovitch, 1940 (см. Либрович, 1940, рис. 31) из среднего турне Акбастау, Карагандинская обл., Казахстан (предположительно генозоны Prodromites и "Muensteroceras medium" = = LC II-B) развитые боковые зубцы вентральной лопасти наблюдаются при Д = 20 мм, но они короче центрального зубца.

Изучение онтогенеза лопастной линии видов рода Praeglyphioceras показало, что вентральная ло-

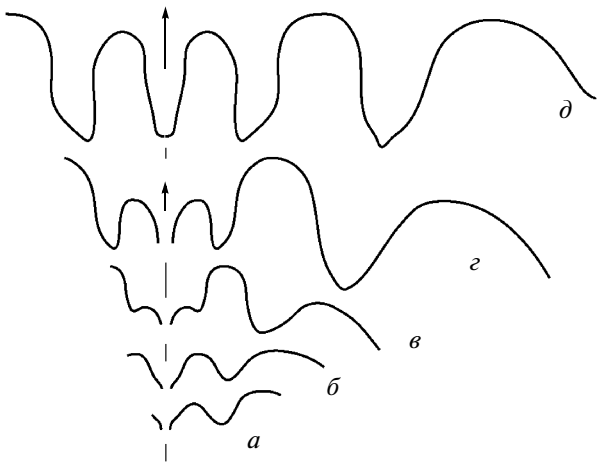



**Рис. 3.** Лопастная линия Praeglyphioceras pseudosphaericum (Frech, 1902) (рис. Б.И. Богословского): *а–г* – экз. ПИН, № 1048/15 (×3.75): *а* – при Д = 5.5 мм; *б* – при Д = 6.1 мм, Ш = 5.8 мм; *в* – при Д = 9.5 мм, Ш = 7.4 мм; *г* – при Д = 15.7 мм, В = 8.6 мм, *д* – экз. ПИН, № 1447/2535 (×2.9) при Ш = 20.0 мм, В = 14.8 мм; Казахстан, Актюбинская обл., басс. р. Ойсыл-Кара, притоки руч. Кара-Джар (Черный Яр); фамен, генозона Prolobites-Platyclymenia, зона delphinus.

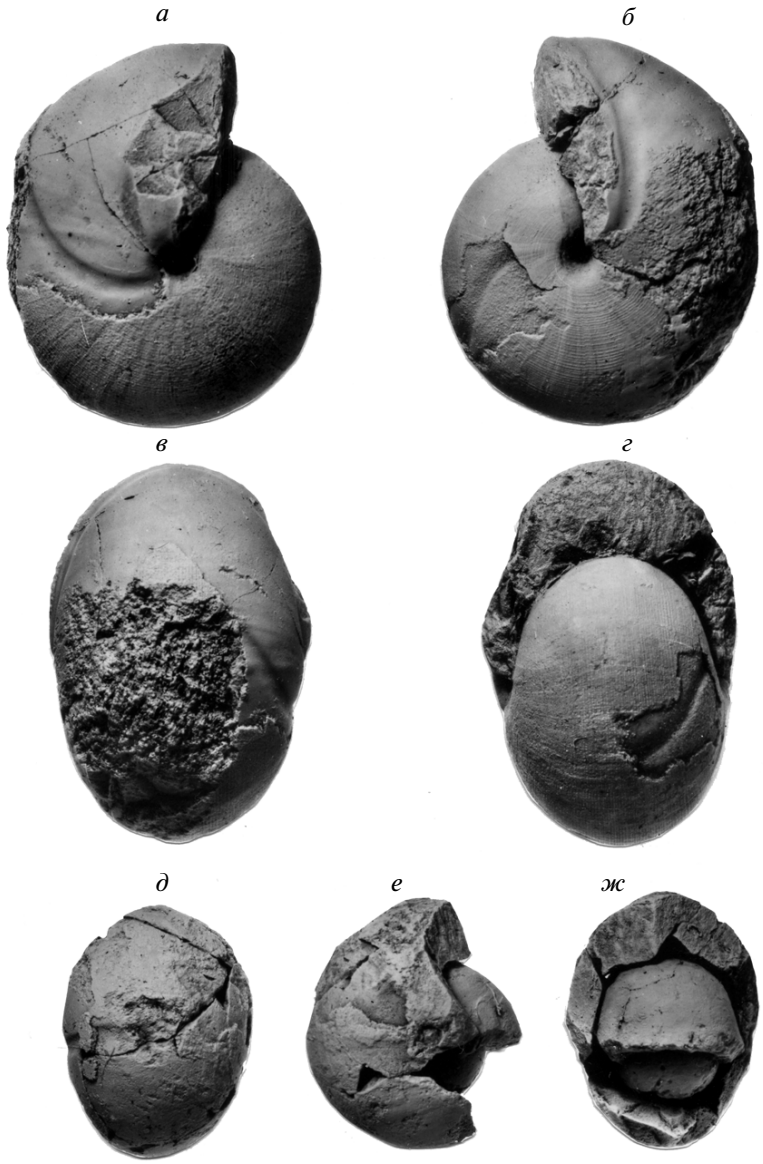



**Рис. 4.** Praeglyphioceras korobkovi sp. nov. (×1.5): *а–г* – голотип ПИН, № 2688/84011, *д–ж* – паратип ПИН, № 2688/84021.

пасть расширяется на самых ранних стадиях развития, и тогда же начинается ее деление на три части. Боковые зубцы вентральной лопасти закладываются в нижней трети ее сторон на стадии, когда боковая лопасть уже хорошо развита. Известные виды этого рода происходят из генозоны Prolobites-Platyclymenia (зона delphinus = UD III-C). Из этой же генозоны, но, возможно, с более низкого уровня, происходит род Lagowites (Польша, Западный Казахстан). Оба рода преглифиоцератид имеют пахиконовую раковину, с инволютными оборотами. Исходя из формы раковины и очертания лопастной линии, корни преглифиоцератид следует искать среди прионоцератоидей и, скорее всего, в семействе Cheiloceratidae. Хейлоцератиды – морфологически и таксономически разнообразное семейство, близкое к преглифиоцератидам по параметрам раковины, представители которого встречаются практически повсеместно, в том числе в Польше, Германии и Западном Казахстане. К похожему выводу пришел Богословский (1971, с. 42), который предположил, что Lagowites и Praeglyphioceras происходят от Torleyoceras Wedekind, 1918 или Paratorleyoceras Bogoslovsky, 1957 (Prionoceratoidea, Cheiloceratidae; фаменский ярус, генозона Cheiloceras = UD II). По этому поводу можно заметить, что между последними представителями Torleyoceras и Paratorleyoceras, с одной стороны, и Lagowites и Praeglyphioceras, с другой, имеется промежуток в две зоны (UD IIIA и UD IIIB). Кроме того, имеются существенные от-

личия в онтогенетическом развитии перегородки предполагаемых предков и потомков (ср. Богословский, 1971, с. 123). Помимо этого, систематика Torleyoceras и Paratorleyoceras нуждается в доработке, поскольку у этих родов наблюдаются отличия в форме начальных оборотов, а этому признаку придается все большее значение в систематике палеозойских аммоноидей. Д. Корн (в Korn, Klug, 2002) посчитал, что эти роды имеют разное происхождение, выделил в составе семейства Cheiloceratidae новое подсемейство Nehdenitinae (хейлоцератиды с инволютными начальными оборотами) и отнес к нему род Torleyoceras. Род Paratorleyoceras Корн оставил в подсемействе Cheiloceratinae (хейлоцератиды с эволютными начальными оборотами). Учитывая, что у раковины Praeglyphioceras внутренние обороты инволютные, можно предположить, что преглифиоцератиды имели общего предка с какими-то хейлоцератинами, но эта проблема нуждается в дальнейшем изучении.

Вопрос с потомками Praeglyphioceras в настоящее время более ясен. Богословский (1971) предположил, что потомками преглифиоцератид могут быть карагандоцератиды. Тем не менее, между самыми поздними находками преглифиоцератид и первыми карагандоцератидами существует значительный интервал (от верхней половины хембергского подъяруса до конца воклюмского подъяруса = = генозоны Clymenia–Gonioclymenia и Kalloclymenia–Wocklumeria = 14 видовых зон шкалы Рейнского бассейна). Кроме того, как показано выше, вентральная лопасть у преглифиоцератид и карагандоцератид развивается по-разному.

Р. Беккер и Д. Вайер (Becker, Weyer, 2004) изучили аммоноидей из низов карбона Монтань-Нуар (Франция) и Тюрингии (Германия). Эти исследователи не рассматривали преглифиоцератид (в их работе обсуждались только раннекаменноугольные таксоны), но рассмотрели проблему происхождения карагандоцератид. Хотя они и высказались за отнесение карагандоцератид к прионоцератоидеям, они не назвали преглифиоцератид в числе возможных предков. По мнению Беккера и Вайера, в эволюции турнейских аммоноидей рассечение вентральной лопасти возникало неоднократно и независимо в разных таксонах на базе примитивной, неразделенной, лопасти прионоцератоидей. Последнее утверждение требует дополнительного изучения онтогенезов раковины и лопастной линии карагандоцератид, но уже сейчас ясно, что карагандоцератиды не происходят от преглифиоцератид, что может служить аргументом против объединения преглифиоцератид и карагандоцератид в одно надсемейство. Сочетание трехраздельной вентральной и развитой боковой лопастей у преглиофиоцератид напоминает строение лопастной линии взрослых карагандоцератид (роды Karagandoceras, Bartzschiceras, Masonoceras). Тем не менее, это сходство не отражает родственных связей. У Praeglyphioceras вентральная лопасть начинает делиться значительно раньше в онтогенезе, чем у карагандоцератид, и форма ее зубцов совершенно иная. Древние карагандоцератиды имели узкую вентральную лопасть, со слабыми выступами. У юных раковин изученных преглифиоцератид вентральная лопасть значительно шире, чем на аналогичных стадиях у карагандоцератид, а боковые зубцы развиваются на более ранних оборотах. Карагандоцератиды, скорее всего, связаны в своем происхождении с имитоцератидами с их довольно мелкими вентральными лопастями. Это мнение разделяется рядом специалистов (Weyer, 1972; Bartzsch, Weyer, 1988; Becker, 1993, 1996; Work, Manger, 2002; Becker, Weyer, 2004). В интерпретации ранней эволюции семейства Karagandoceratidae много неясного, но детальное обсуждение этой проблемы выходит за рамки данной статьи. Таким образом, на основе имеющихся данных приходится предполагать что преглифиоцератиды вымерли в конце позднефаменской фазы delphinus, не оставив потомков.

Лопастная линия преглифиоцератид значительно отличается от таковой прионоцератоидей и других Tornoceratida с их простой вентральной лопастью. Единственной другой группой Tornoceratida, у которой настоящая боковая лопасть сочетается с трехраздельной вентральной лопастью, являются карагандоцератиды, не связанные с преглифиоцератидами непосредственным родством. Очевидно, что эти две группы произошли в разное время от разных представителей Tornoceratida, несмотря на кажущуюся схожесть вентральных лопастей у взрослых представителей. Поэтому выделять преглифиоцератид и карагандоцератид в одно надсемейство невозможно. Учитывая, что состав и ранг торноцератид не стабильны, и эта группа несомненно будет ревизоваться, пока целесообразно рассматривать преглифиоцератид в качестве надсемейства, не объединяя их с карагандоцератидами, как было предложено в последнем издании “Treatise ...” (Furnish et al., 2009).

Автор благодарен Т.Б. Леоновой и В.В. Митта за обсуждение и ценные замечания. Статья подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”, проект “Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий”.

## НАДСЕМЕЙСТВО PRAEGLYPHIOCERATOIDEA RUZHENCEV, 1957

### СЕМЕЙСТВО PRAEGLYPHIOCERATIDAE RUZHENCEV, 1957

### Род Praeglyphioceras Wedekind, 1908

Синонимику до 1971 г. см. Богословский Б.И. Praeglyphioceras: Korn, Klug, 2002, с. 189.

Woroncova-Marcinowska, 2006, с. 150.

Типовой вид – Sporadoceras pseudosphaericum Frech, 1902; Германия, Энкенберг; фамен, генозона Prolobites-Platyclymenia, зона delphinus.

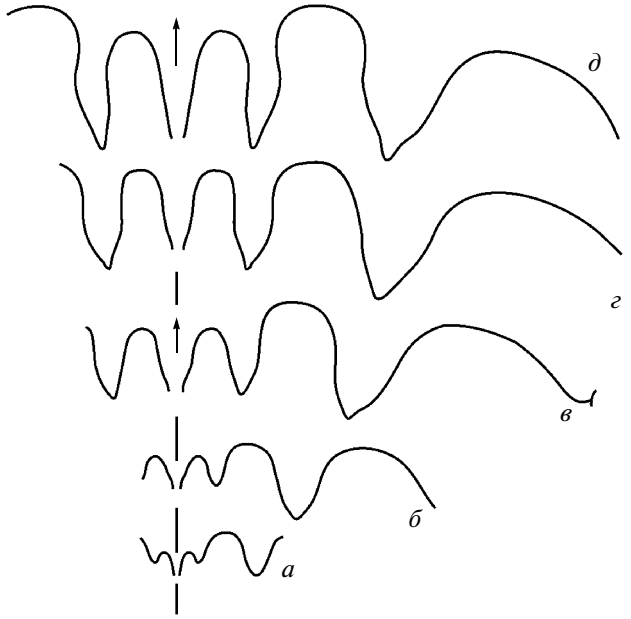



**Рис. 5.** Лопастная линия Praeglyphioceras korobkovi sp. nov. (рис. Б.И. Богословского): *а–г* – паратип ПИН, № 2688/84021 (×4.6); *а* – при Ш = 6.4 мм; *б* – при Ш = = 9.0 мм, В = 3.1 мм; *в* – при Д = 14.0 мм, Ш = 12.5 мм, В = 7.0 мм (×5.3); *г* – при Д = 17.0 мм, Ш = 14.4 мм, В = = 9.2 мм (×5); *д* – голотип ПИН, № 2688/84011 при Ш = 16.8 мм и В = 11.5 мм (×4.4).

Диагноз. Раковина на ранних стадиях субсферическая, на поздних пахиконовая, полностью инволютная, с очень узким умбо (рис. 4). Струйки нарастания почти прямые, с очень слабым вентральным синусом. Лиры выражены немного сильнее струек. У взрослых раковин наблюдаются отчетливые пережимы (в основном три на оборот). Наружный отрезок лопастной линии состоит из вентральной, наружной боковой и умбональной лопастей. Вентральная лопасть широкая и глубокая, у юных раковин уже на первом обороте трехзубчатая, на средних и взрослых оборотах трехраздельная, с зубцами, разделенными вторичными седлами с субпараллельными сторонами (рис. 3, 5). Боковая лопасть бокаловидная, со слабо выпуклыми боковыми сторонами.

Состав. Помимо типового вида, P. kielcense (Sobolew, 1914), P. uralicum Nalivkina, 1936, P. itazuense Bogoslovsky, 1971, P. korobkovi sp. nov. из фамена Европы и Казахстана.

Сравнение. Отличается от Lagowites Bogoslovsky, 1957 более расчлененной вентральной лопастью, образующей глубокие зубцы и высокие вторичные седла, близкие по высоте наружному седлу. От Ostrovkites Dzik, 2006 отличается слабо изогнутыми струйками роста.

Замечания. Кинд (1944) упомянула о находке нового вида Praeglyphioceras mugodjaricus из обнажения 858. Предполагается, что это обнажение описано Николаевой и Богословским (2005) как “Шийли-Сай 2”. Поскольку Кинд не поместила ни описания, ни изображения выделенного ею вида, Praeglyphioceras mugodjaricus можно считать nomen nudum.

**Praeglyphioceras korobkovi Nikolaeva, sp. nov.**

Название вида – в честь В.Ф. Коробкова, специалиста по геологии Казахстана.

Голотип – ПИН, № 2688/84011; Казахстан, Актюбинская обл., басс. р. Ойсыл-Кара, притоки руч. Кара-Джар (Черный Яр); фамен, генозона Prolobites-Platyclymenia, зона delphinus.

Описание. Форма (рис. 4, *а–ж*). Раковина небольшая, инволютная, пахиконовая. Вентральная сторона широкоокругленная, вентральный край не выражен. Наибольшая ширина приходится на умбональный край. Боковые стороны слабовыпуклые. Умбональный край округленный. Умбо очень узкое.

Размеры в мм и отношения:

| Экз. № | Д | В | Ш | Ду | В/Д | Ш/Д | Ду/Д |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 2688/84022 | 35.5 | 17.9 | 24.5 | 2.7 | 0.50 | 0.69 | 0.08 |
| Голотип | 33.3 | 19.0 | 22.8 | 1.6 | 0.57 | 0.68 | 0.05 |
| 2688/84011 | 25.0 | 13.5 | 20.0 | 1.3(?) | 0.54 | 0.80 | 0.05 |
| 2688/84023 | 26.3 | 12.9 | 19.2 | 1.68 | 0.49 | 0.73 | 0.06 |
| 2688/84021 | 23.5 | 12.0 | 17.6 | 1.0 | 0.51 | 0.75 | 0.06 |
| | 18.2 | 8.3 | 15.0 | – | 0.46 | 0.82 | – |

Скульптура. Поверхность раковины покрыта очень тонкими, почти прямыми струйками нарастания, которые, расходясь от умбо, образуют очень слабый вентральный синус на взрослых оборотах. Струйки нарастания пересекаются очень тонкими, частыми лирами, образуя сетчатый рельеф. Лиры выражены немного сильнее струек. На внутренних ядрах имеются резкие, сильно изогнутые пережимы (видимо, около четырех на оборот), образующие боковой синус и высокий вентральный выступ. Пережимы развиты и у юных, и у взрослых экземпляров, с более крутым передним краем.

Лопастная линия (рис. 5). Вентральная лопасть широкая и глубокая, трехраздельная, с равными по глубине и ширине зубцами, разделенными высокими вторичными седлами. Боковые зубцы со слегка выпуклыми сторонами. Первое наружное седло немного выше вторичных седел вентральной лопасти, умеренно широкое, ровноокругленное. Боковая лопасть глубже вентральной, колоколовидная, с выпуклыми сторонами, приостренная в основании. Второе наружное седло чуть ниже первого, широкое. Умбональная лопасть широкая, угловатая, ее основание расположено снаружи от умбонального шва. Закладка боковых зубцов вентральной лопасти происходит очень рано в онтогенезе. При Ш = 6.5 мм (паратип № 2688/84021) на внешних сторонах ветвей вентральной лопасти раз-

виваются углубления, постепенно превращающиеся в зубцы. При этих размерах боковая лопасть уже хорошо развита. При Ш = 9.0 мм и В = 3.1 мм (паратип № 2688/84021) зубцы вентральной лопасти уже хорошо сформированы, вторичные седла довольно высокие, равномерно округленные; боковая лопасть приобретает характерные колоколовидные очертания. При Д = 14.0 мм, Ш = 12.5 мм, В = 7.0 мм вентральная лопасть отчетливо трехраздельная. При Ш = 16.8 мм и В = 11.5 мм (голотип) боковые зубцы вентральной лопасти глубокие, узкие, с субпараллельными сторонами. При Д = 33.4 мм, Ш = = 24.5 мм, В = 16.8 мм (паратип № 2688/84022) первичные и вторичные лопасти углубляются, их стороны остаются субпараллельными, у боковой лопасти развивается небольшой отросток, скошенный к вентральной стороне.

Сравнение. От P. pseudosphaericum (Frech, 1902) новый вид отличается более широкой раковиной (при Д = 25 мм Ш/Д = 0.80 вместо 0.60), более рано развивающейся вентральной лопастью – у нового вида при Ш = 9.0 мм и В = 3.1 мм (паратип № 2688/84021) зубцы вентральной лопасти уже хорошо сформированы, вторичные седла довольно высокие, равномерно округленные. У P. pseudosphaericum при Д = 9.5 мм, Ш = 7.4 мм (зарисовка с экз. № 1048/15, рис. 3, *а–д*) вентральная лопасть только начинает делиться. Кроме того, новый вид отличается пережимами, образующими вентральный выступ. От P. kielcense (Sobolew, 1914) (см. Woroncowa-Marcinowska, 2006, с. 150) отличается более широкой раковиной (Ш/Д = 0.75 против 0.51 при Д = 21–25 мм).

Материал. 4 экз. из типового местонахождения; сборы В.Ф. Коробкова, до 1971 г.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ахметшина Л.З., Гибшман Н.Б., Николаева С.В.* Фаменский нефтегазоносный комплекс Западного Казахстана (Прикаспийский бассейн) // Доклады Казахстанских геологов. Алматы: КазГео, 2004. С. 89–97.

*Богословская М.Ф., Михайлова И.А., Шевырев А.А.* Система аммоноидей // Система и филогения беспозвоночных. М.: Наука, 1990. С. 69–98.

*Богословский Б.И.* О новых родах девонских аммоноидей // Матер. к “Основам палеонтологии”. 1957. Вып. 1. С. 45–48.

*Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1969. Т. 124. 341 с.

*Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. II. Гониатиты // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 127. 228 с.

*Богословский Б.И., Либрович Л.С., Руженцев В.Е.* Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 334–438.

*Кинд Н.В.* Гониатиты и климении западного склона Муголжарских гор // Учен. Зап. Ленингр. ун-та. 1944. Вып. 11. С. 137–166.

*Либрович Л.С.* Ammonoidea из каменноугольных отложений Северного Казахстана // Палеонтология СССР. Т. 4. Ч. 9. Вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 391 с.

*Николаева С.В., Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. IV. Климении (подотряд Clymeniina) // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2005. Т. 287. 220 с.

*Руженцев В.Е.* Филогенетическая система палеозойских аммоноидей // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1957. Т. 32. Вып. 2. С. 49–64.

*Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 83).

*Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, состояние изученности и нерешенные проблемы: 3. Классификация бактритоидей и аммоноидей // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 34–46.

*Bartzsch K., Weyer D.* Neue Gattenpleura-Funde aus dem Unterkarbon des Saxothuringikums (Ammonoidea, Unterkarbon) // Hallesch. J. Geowiss. 1988. Bd 13. S. 37–48.

*Becker R.T.* Stratigraphische Gliederung und Ammonoideen-Faunen im Nehdenium (Oberdevon II) von Europa und Nord-Afrika // Cour. Forsch. – Inst. Senckenb. 1993. Bd 155. S. 1–405.

*Becker R.T.* New faunal records and holostratigraphic correlation of the Hasselbachtal D/C-Boundary auxiliary stratotype (Germany) // Ann. Soc. Géol. Belg. 1996. V. 117. P. 19–45.

*Becker R.T., House M.R.* Devonian ammonoid zones and their correlation with established series and stage boundaries // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2000. Bd 220. S. 113–151.

*Becker R.T., House M.R., Bockwinckel J. et al.* Famennian ammonoid zones of the Eastern Anti-Atlas (Southern Morocco) // Münster. Forsch. Geol. Paläontol. 2002. V. 93. P. 159–205.

*Becker R.T., Weyer D.* Bartzschiceras n. gen. (Ammonoidea) from the Lower Tournaisian of Southern France // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 2004. V. 88. P. 11–36.

*Dzik J.* The Famennian “golden age” of conodonts and ammonoids in the Polish part of the Variscan sea // Palaeontol. Pol. 2006. V. 63. 360 p.

*Frech F.* Über devonische Ammoneen // Beitr. Paläontol. Österr.-Ungarns Orients. 1902. Bd 14. S. 27–112.

*Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z.* Treatise on Invertebrate Paleontology, Pt L, Revised: Mollusca 4, Vol. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida). Lawrence: Univ. Kansas Press, 2009. 258 p.

*Korn D.* Cymaclymenia – eine besonders langlebige Clymenien-Gattung (Ammonoidea, Cephalopoda) // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1981. Bd 161. № 2. S. 172–208.

*Korn D.* Ammonoid evolution in Late Famennian and Early Tournaisian // Ann. Soc. Géol. Belg. 1986. V. 109. P. 49–54

*Korn D.* Famennian ammonoid stratigraphy of the Ma’der and Tafilalt (eastern Anti-Atlas, Morocco) // Abh. Geol. B.-A. 1999. Bd 54. S. 147–179.

*Korn D., Klug C.* Ammoneae Devonicae // Fossilium Catalogus. 1: Animalia. Leiden: Backhuys Publ., 2002. Pt 138. 375 p.

*Korn D., Ziegler W.* The ammonoid and conodont zonation at Enkenberg (Famennian, Late Devonian; Rhenish Mountains) // Senckenb. Lethaea. 2002. Bd 82. S. 453–462.

*Leonova T.B.* Permian ammonoids: Classification and phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 1. P. S1–S114.

*Manger W.L.* The Mississippian ammonoids Karagandoceras and Kazakhstania from Ohio // J. Paleontol. 1971. V. 45. № 1. P. 33–39.

*Wedekind R.* Die Cephalopodenfauna des höheren Oberdevon am Enkeberge // N. Jb. Miner., Geol. Paläontol. Beil.-Band. 1908. Bd 26. S. 565–633.

*Weyer D.* Trilobiten und Ammonoideen aus der Entogonites nasutus-Zone (Unterkarbon) des Btichenberg-Sattels (Elbingeröder Komplex, Harz). Teil 2. Zur Phylogenie und Systematik der alteren Prolecanitina // Geologie. 1972. Bd 21. S. 318–349.

*Work D.M., Manger W.L.* Masonoceras, a new karagandoceratid ammonoid from the lower Mississippian (lower Osagean) of Kentucky // J. Paleontol. 2002. V. 76. № 3. P. 574–577.

*Woroncowa-Marcinowska T.* Upper Devonian goniatites and co-occurring conodonts from the Holy Cross Mountains: studies of the Polish Geological Institute collections // Ann. Soc. Geol. Pol. 2006. V. 76. P. 113–160.

## New Data on the Genus *Praeglyphioceras* (Praeglyphioceratidae, Ammonoidea)

**S. V. Nikolaeva**

The history of the taxonomy and classification of the Famennian genus *Praeglyphioceras* Wedekind, 1908 and the family Praeglyphioceratidae are discussed. The sutural ontogeny of this genus, which is examined for the first time for two species of the genus, supports the high taxonomic rank of praeglyphioceratids. This family is mostly related to primitive Prionoceratoidea. A new species, *Praeglyphioceras korobkovi* sp. nov., is described from the *delphinus* Zone (*Prolobites–Platyclymenia* Genozone) of the Aktyubinsk Region of Kazakhstan.

*Keywords*: ammonoids, *Praeglyphioceras*, new species, Famennian, *delphinus* Zone.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 37–49

УДК 564.714:551.73

# СЕМЕЙСТВО COELOTUBULIPORIDAE FAM. NOV. И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ В ЭВОЛЮЦИИ МШАНОК

**© 2011 г. Р. В. Горюнова**

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

*e-mail rgoryunova@mai.ru*

Поступила в редакцию 08.12.2010 г.
Принята к печати 20.12.2010 г.

Из верхнего девона и нижнего карбона Евразии изучены морфологически сложные мшанки, включаемые одними исследователями в отряд Rhabdomesida, другими – в отряд Trepostomata. Доказана зооидальная природа осевого зооэция. Выделено новое семейство Coelotubuliporidae fam. nov. и обосновано его положение в отряде Trepostomata. Оно включает два рода (один новый), 11 видов (один новый) и шесть подвидов. Приводятся диагнозы нового семейства Coelotubuliporidae, рода Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988 и нового рода Dunaevella gen. nov. Описаны виды: Coelotubulipora irinae sp. nov., Dunaevella shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955) и D. peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955). Появление осевого зооэция у представителей отряда Trepostomata оценивается как один из путей эволюции мшанок, обусловленный морфологическими параллелизмами. Полученные сведения о стратиграфическом распространении и палеогеография семейства Coelotubuliporidae свидетельствуют о его большом значении для решения вопросов биостратиграфии и корреляции отложений верхнего девона и нижнего карбона Евразии.

## ВВЕДЕНИЕ

В процессе изучения мшанок из отложений верхнего девона и нижнего карбона Армении в турнейском ярусе был найден новый вид Coelotubulipora irinae sp. nov. Род Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988, установленный китайскими учеными в одновозрастных отложениях центра провинции Хунань Китая, морфологически своеобразен (Yang et al., 1988). Оригинальность его морфологии выражается прежде всего наличием осевого, или первичного зооэция, характерного для рабдомезидных мшанок. Трубчатые автозооэции, почкующиеся вокруг осевого зооэция, венчаются округло-полигональными апертурами и несут основные черты морфологии трепостомных мшанок. В составе этого рода авторы описали пять видов и четыре подвида, развивавшихся в течение турнейского века в морском бассейне на территории Китая. Здесь важно обратить внимание на то, что китайские коллеги отнесли род Coelotubulopora к отряду Trepostomata, поместив его в семейство Stenoporidae.

Открытие вида Coelotubulipora irinae sp. nov. дало возможность продолжить изучение группы видов, в число которых входят: Rhabdomeson schischovae Schulga-Nesterenko, 1942 (=Batostomella shishovae Schulga-Nesterenko, 1955), Batostomella peristomata Schulga-Nesterenko, 1955, Rhabdomeson irregularis Nekhoroshev, 1956, Rh. maculatum Nekhoroshev, 1956, Dekayia intervacara Trizna, 1958 и D. varionodata Trizna, 1958. Исследование этих мшанок, начатое ранее, было приостановлено из-за отсутствия новых фактических данных об их морфологии (Горюнова, 1985). Систематическое положение этой группы мшанок, весьма интересной в морфологическом и эволюционном плане, а также высокой значимости ее в решении сложных вопросов биостратиграфии, до последнего времени остается дискуссионным. Трудность изучения этих мшанок определяется, прежде всего, редкостью их находок. Практически каждый из видов был, как правило, описан единожды. Сложная и оригинальная композиция морфологических признаков этих видов (осевой зооэций в центре колоний – один из ведущих признаков мшанок отряда Rhabdomesida, а почкующиеся вокруг него автозооэции имеют трепостомный облик) позволяла исследователям различного рода толкование их морфогенеза. Как следствие, делались неоднозначные выводы о положении упомянутых видов в системе мшанок. Поэтому одни исследователи включали их в отряд Rhabdomesida (Шульга-Нестеренко, 1942; Нехорошев, 1956; Горюнова, 1985; Морозова и др. 2006), другие относили их к отряду Trepostomata (Шульга-Нестеренко, 1955; Тризна, 1958; Yang et al., 1988).

Интерес к ревизии этой группы видов обусловлен не только своеобразием ее морфологии. Не менее важным является и другой аспект – это приуроченность ее к отложениям верхнего девона (фамену) и нижнему карбону многих регионов: Рудный Алтай, Кузбасс, Китай, Армения и Восточно-Европейская платформа.

Основная цель исследования – установить таксономический статус этой группы мшанок и обосновать ее принадлежность к отряду Trepostomata.

Для этого потребовалось решение целого ряда задач. Прежде всего, решить вопрос происхождения трубчатой структуры, присутствующей в осевой части колоний; более детально изучить ее морфологию: представляет ли она собой "лишь пустоту, сохранившуюся от цилиндрического тела, на которое наросли пластинчатые колонии мшанок", или же она является осевым зооецием, образовавшимся в процессе морфологической и функциональной дифференциации автозооидов; попытаться найти объяснение эволюционным преобразованиям, связанным с появлением осевых зооециев у представителей мшанок отряда Trepostomata.

Для исследования использовался доступный автору статьи материал лишь по трем видам – Coelotubulipora irinae sp. nov. (три строго ориентированных шлифа), Batostomella shishovae Schulga-Nesterenko, 1955 (ориентированные шлифы из шести фрагментов колоний) и B. peristomata Schulga-Nesterenko, 1955 (ориентированные шлифы из пяти экземпляров фрагментов колоний).

В результате проведенного исследования выделено новое семейство Coelotubuliporidae fam. nov. и обосновано его положение в подотряде Amplexoporina отряда Trepostomata. В состав семейства включено два рода: Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988 (объединяет девять видов и шесть подвидов) и Dunaevella gen. nov. (два вида).

Проведен анализ развития семейства Coelotubuliporidae на рубеже поздний девон – ранний карбон и в течение раннего карбона, изложены сведения о его палеогеографии.

Появление осевого зооеция у представителей семейства Coelotubuliporidae оценивается как один из путей эволюции, обусловленный морфологическими параллелизмами. В истории развития отряда Trepostomata осевые зооеции обособились в среднем ордовике. Они характерны для семейства Ralfimartitidae Gorjunova, 2005 (Горюнова, 2005).

В основе статьи лежат коллекции мшанок из отложений верхнего девона и нижнего карбона Армении, переданные в Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка (ПИН) для изучения И.А. Гречишниковой. К исследованию также привлекались коллекции мшанок к работам М.И. Шульги-Нестеренко (1955), В.П. Нехорошева (1956) и В.Б. Тризны (1958), хранящиеся соответственно в ПИНе (колл. № 198, 1613), в Музее ВНИГРИ и ЦНИГРмузее Санкт-Петербурга.

Приношу искреннюю благодарность И.А. Гречишниковой – автору сборов основной коллекции изученных мшанок. Я также признательна и благодарна В.Т. Антоновой и А. Эрнсту за изготовление фотографий, а также И.Л. Ренге за техническую помощь при подготовке статьи к печати. Работа выполнена по Программе 15 , подпрограмме 1 Президиума РАН "Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических процессов" и гранту РФФИ № 10-05-00342-а.

### История изучения мшанок, объединенных в семейство Coelotubuliporidae fam. nov.

В сороковых годах прошедшего столетия Шульга-Нестеренко, проводя анализ стратиграфического распределения мшанок в карбоне Московской котловины, впервые изобразила наряду с другими мшанками фотографию голотипа выделенного ею нового вида Rhabdomeson schischovae, происходившего из стешевского горизонта, включаемого ныне в серпуховский ярус (Шульга-Нестеренко, 1942, с. 132, табл. 5, фиг. 4–6). К сожалению, в этой работе нет ни описания, ни каких-либо комментариев, касающихся морфологии вида. Однако осевой зооеций, как свидетельствуют иллюстрации, послужил критерием, определившим принадлежность вида к роду Rhabdomeson отряда Rhabdomesida.

Позднее Шульга-Нестеренко (1955) описала еще один новый вид, морфологически близкий к Rh. schischovae, – Batostomella peristomata Schulga-Nesterenko, 1955 из протвинского горизонта того же региона, который она отнесла уже к роду Batostomella из отряда Trepostomata. Здесь же Шульга-Нестеренко (1955) переводит Rh. schischovae из состава рода Rhabdomeson и помещает его в состав рода Batostomella, изменив и грамматическое написание вида: B. shishovae Schulga-Nesterenko, 1955. В характеристике B. shishovae автор отмечает, что колония "... слагается то сплошными ветками, то обрастает какой-то исчезнувший субстрат, вероятно, водорослевое слоевище ..." (Шульга-Нестеренко, 1955, с. 82). Следовательно, Шульга-Нестеренко полагала, что осевой зооеций в колониях этих мшанок отсутствует и, учитывая изменчивую форму роста, морфологию автозооециев и полигональную форму их апертур, обоснованно определяет принадлежность обоих видов к роду Batostomella отряда Trepostomata. Таким образом, Шульга-Нестеренко первая из исследователей попыталась решить труднейшую задачу классификации мшанок, обладающих смешанным комплексом или "двуликим" обликом морфологических признаков.

Нехорошев (1956) из фаменско-турнейских отложений Рудного Алтая описал еще два вида мшанок с такой же сложной морфологией (наличие осевого зооеция и трепостомного облика автозооециев) и отнес их к роду Rhabdomeson – Rh. irregularis Nekhoroshev, 1956 и Rh. maculatum Nekhoroshev, 1956. При повторном изучении этих видов, следуя за Нехорошевым, я сохранила их в составе отряда Rhabdomesida, но уже в составе рода Ipmorella Gorjunova, 1992 и, как выяснилось теперь, ошибочно (Горюнова, 1992).

В 1958 г. Тризна описала два вида мшанок из визейских отложений Кузнецкой котловины, характе-

ризующихся такой же сложной морфологией, как и виды, описанные Шульгой-Нестеренко (1955) и Нехорошевым (1956). Тризна рассматривала оба вида в составе рода Dekayia – D. intervacara Trizna, 1958 и D. varionodata Trizna, 1958 из отряда Trepostomata. При этом автор отмечала, что осевой канал (ее термин) у обоих видов "... не является составной частью колонии ..., а представляет собой лишь пустоту, сохранившуюся от цилиндрического тела, на которое наросли в обоих случаях пластинчатые колонии мшанок" (Тризна, 1958, с. 54). Г.Г. Астрова (1978) не признала принадлежность этих видов к роду Dekayia и, естественно, не включила их в состав отряда Trepostomata. Кроме того, она выявила невалидность рода Batostomella и поместила B. shishovae и B. peristomata в состав рода Pseudobatostomella Morozova, 1960, сохранив их положение в отряде Trepostomata.

В начале 80-х гг. прошлого века я, изучив ориентированные сечения колоний видов D. intervacara и D. varionodata, хранившиеся в то время в Музее ВНИГРИ, также приняла решение не включать их в состав отряда Rhabdomesida. Следовательно, вопрос не только отрядной, но и родовой принадлежности этих видов остался неразрешенным.

В 1988 г. группа китайских исследователей выявила в отложениях турнейского яруса нижнего карбона Китая (центр пров. Хунань) новый род Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988 (Yang et al., 1988) рабдомезидно-трепостомного облика. Авторы описали пять видов и четыре подвида рода Coelotubulipora, поместив его в семейство Stenoporidae отряда Trepostomata. Характеризуя морфологические особенности этого рода, ученые использовали термин "первичный зооэций", введенный мною и употребляемый до недавнего времени при описании только рабдомезидных мшанок, показав тем самым наличие этого структурного элемента колонии у представителей отряда Trepostomata. Кроме этого, китайские исследователи включили в состав рода Coelotubulipora и два вида, описанные Тризной (1958).

Однако принадлежность рода Coelotubulipora к мшанкам отряда Trepostomata совсем недавно также подверглась сомнению (Морозова и др., 2006). И.П. Морозова с соавторами описали новый вид мшанки Coelotubulipora rara Morozova et Weis, 2006 из верхнего девона Польши, обладающий осевым зооэцием, и включили его в отряд Rhabdomesida. В результате авторы предложили вывести род Coelotubulipora из состава отряда Trepostomata.

К сожалению, авторы вида C. rara, принимая во внимание лишь осевой зооэций и не учитывая всей совокупности его морфологических признаков, пришли к ошибочному выводу. C. rara, если судить по описанию, изображениям и результатам изучения типовых экземпляров, несет главные черты морфологии, свойственные мшанкам отряда Rhabdomesida, – осевой зооэций, автозооэции, почкующиеся по спирали вокруг него, форма овальных апертур, расположенных правильными продольно-диагональными рядами, а также полиморфизм зооэциев. В связи с этим вид C. rara исключен из видового состава рода Coelotubulipora, который сохранен в отряде Trepostomata.

Мною описывается новый вид – Coelotubulipora irinae sp. nov., который происходит из турнейского яруса нижнего карбона Армении. Два вида Нехорошева – C. irregularis (Nekhoroshev, 1956) и C. maculata (Nekhoroshev, 1956) включены в состав рода Coelotubulipora. Два вида, описанные Шульгой-Нестеренко, объединены в новый род Dunaevella – D. shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955) и D. peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955). В результате проведенного исследования все изученные виды обособлены в новое семейство Coelotubuliporidae fam. nov.

### Морфология и критерии выделения мшанок семейства Coelotubuliporidae fam. nov.

Семейство Coelotubuliporidae включает два рода мшанок: Coelotubulipora Yang, Hu et Xia и Dunaevella gen. nov., объединяющие 11 видов и четыре подвида (табл. 1). Для семейства характерны ветвистые колонии с осевым зооэцием в центре, вокруг которого почковались автозооэции. В углах соединения стенок автозооэциев близ поверхности колоний развиты акантозооэции, эксилязооэции и капилляры.

**Колонии** обычно стержневидные, круглые в поперечном сечении. Дихотомия или боковое разветвление не наблюдались (рис. 1, *в*; табл. III, фиг. 1б, 1в; табл. IV, фиг. 1б, см. вклейку). Эндозона и экзозона слабо выражены у более древних представителей семейства (род Coelotubulipora); четкое обособление их наблюдается у рода Dunaevella за счет утолщения дистальной части стенок автозооэциев (рис. 2, *в*).

**Осевой зооэций** представляет собой цилиндрическую или призматическую трубочку с ровными или неровными стенками, круглого и округло-полигонального очертания в поперечном сечении (рис. 1, *а*, *б*; 2, *а*, *в*). Диафрагмы и какие-либо другие структуры в осевом зооэции пока не обнаружены. Осевой зооэций имеет собственную стенку, что можно видеть на рис. 1, *а* и кроме того, стенка осевого зооэция и стенки автозооэциев имеют трехслойное строение и одинаковую толщину. Такое же трехслойное строение стенок отчетливо прослеживается у видов рода Dunaevella (рис. 2, *а*; 3, *а*). Род Coelotubulipora обладает цилиндрическим осевым зооэцием, а роду Dunaevella свойствен трубчато-призматический осевой зооэций.

**Автозооэнции**, почковавшиеся по всему периметру вокруг осевого зооэция, трубчато-призматические, прямые или слабоизогнутые близ дистальных концов или на границе с экзозоной (табл. III,

**Таблица 1.** Распространение мшанок семейства Coelotubuliporidae

| Поздний девон | Ранний карбон | | | Регион |
|---|---|---|---|---|
| Фаменский век | Турнейский век | Визейский век | Серпуховский век | |
| Вид (подвид) | | | | |
| Coelotubulopora irregularis | C. maculata | | | Рудный Алтай |
| | C. obliqua | | | Китай |
| | C. euspinusa euspinusa | | | |
| | C. euspinusa ferodiaphragmata | | | |
| | C. superhemisepta superhemisepta | | | |
| | C. superhemisepta claustubulosa | | | |
| | C. superhemisepta torquicuticula | | | |
| | C. interminuta | | | |
| | C. bicurva | | | |
| | C. irinae | | | Армения |
| | | C. intervacara | | Кузбасс |
| | | C. varionodata | | |
| | | | Dunaevella shishovae | B-E платформа |
| | | | D. peristomata | |

фиг. 1б, 1в; табл. IV, фиг. 1б). На проксимальных концах они заужены и в разной степени расширены в дистальном направлении, диафрагмы в них редкие, как правило, тонкие, прямые или слабоизогнутые. Однако чаще автозооэции не содержат диафрагм, а наблюдаемые в них поперечные структуры представляют собой трещины в кристаллах кальцита. Стенки автозооэциев тонкие в области эндозоны и слабо или сильно утолщены в дистальном направлении.

**Апертуры**, венчающие автозооэции, округло-полигональной формы, хаотично расположенные на поверхности колонии (табл. III, фиг. 1а; табл. IV, фиг. 1а, 2а). Расстояние между центрами соседних апертур у древних представителей семейства значительно меньше (табл. III, фиг. 1а), чем у более молодых видов.

**Акантозооэции** небольших размеров с широким осевым каналом присутствуют в углах соединения стенок автозооэциев и в промежутках между автозооэциями в утолщенных стенках экзозоны (рис. 1, *б*; табл. III, фиг. 1а; табл. IV, фиг. 1а).

**Эксилязооэции** представляют собой полости неправильных очертаний в поперечном сечении. Обычно они приурочены к поверхностным участкам экзозоны. У древних видов рода Coelotubulipora эксилязооэции редкие (рис. 1, *б*). Частота встречаемости и дифференциация эксилязооэциев по размерам увеличились у более поздних представителей рода Dunaevella (табл. III, фиг. 1а).

**Капилляры** в виде мельчайших трубочек развиты в области экзозоны (табл. IV, фиг. 1а, 2а). Их длина соответствует толщине экзозоны. В расположении капилляров не наблюдается какой-либо закономерности. Частота капилляров тесно связана с толщиной стенок автозооэциев в области экзозоны: чем меньше расстояние между апертурами, тем реже капилляры (табл. IV, фиг. 1а) и, напротив, количество капилляров возрастает на более широких промежутках (табл. IV, фиг. 2а).

Осевой зооэций, присутствующий в колониях изученных мшанок, использован в качестве основного критерия при выделении семейства Coelotubuliporidae. В основу выделения родов положена форма осевого зооэция, претерпевшая изменения в эволюции семейства от трубчато-цилиндрической у более древнего рода Coelotubulipora до трубчато-призматической формы у рода Dunaevella.

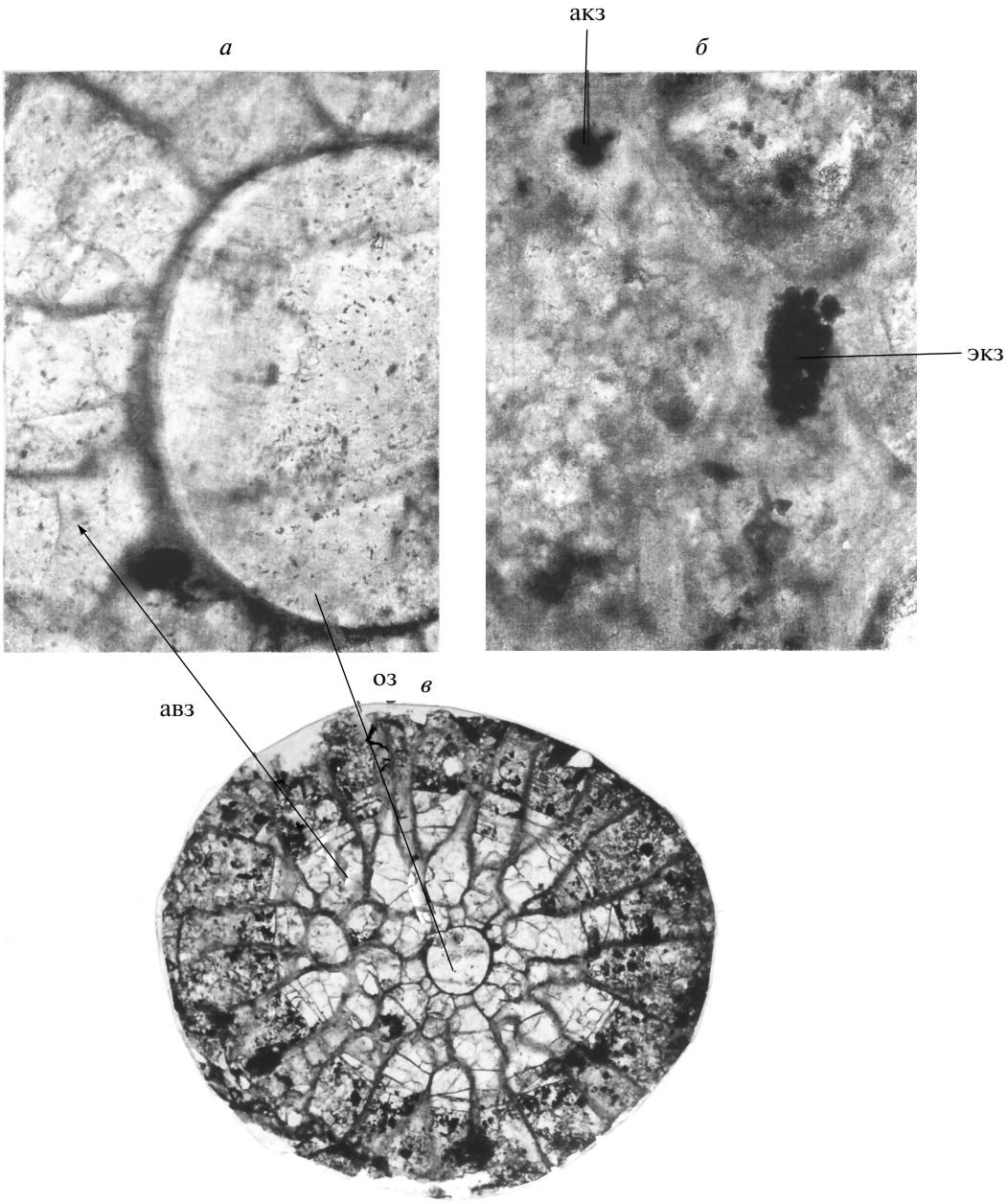



**Рис. 1.** Coelotubulipora irinae sp. nov., голотип ПИН, № 1613/554: *а* – участок поперечного сечения осевого зооеция и автозооециев, микроструктура стенок (×50), *б* – тангенциальное сечение (×250), иллюстрирующее акантозооеции и эксилязооеции, *в* – поперечное сечение (×40); Нахичевань, окрестности с. Кярки; нижний карбон, турнейский ярус, зона Unispirifer praeulbanensis – Rhipidomella michelini. Обозначения: авз – автозооеции, акз – акантозооеции, оз – осевой зооеций, экз – эксилязооеции.

### Эволюция семейства Coelotubuliporidae fam. nov. и морфологические параллелизмы

Глобальные физико-географические изменения, происходившие в биосфере в конце девонского и начале каменноугольного периодов, существенно повлияли на ход развития палеозойских мшанок в целом. Этот временной интервал в эволюции мшанок был ознаменован кардинальной сменой крупных таксономических единиц: инадаптивные группы мшанок заменились эвадаптивными (Горюнова и др., 2004).

Разнообразие мшанок отряда Trepostomata в позднем девоне резко сократилось. Однако эволюция отряда продолжалась, и она нашла выражение в появлении семейства Dyscritellidae, развитие которого пошло по пути выработки крупных акантозооециев (табл. 2). Вероятнее всего, к этому же времени относится появление семейства Coelotubuliporidae fam. nov. У истоков его находится, по-

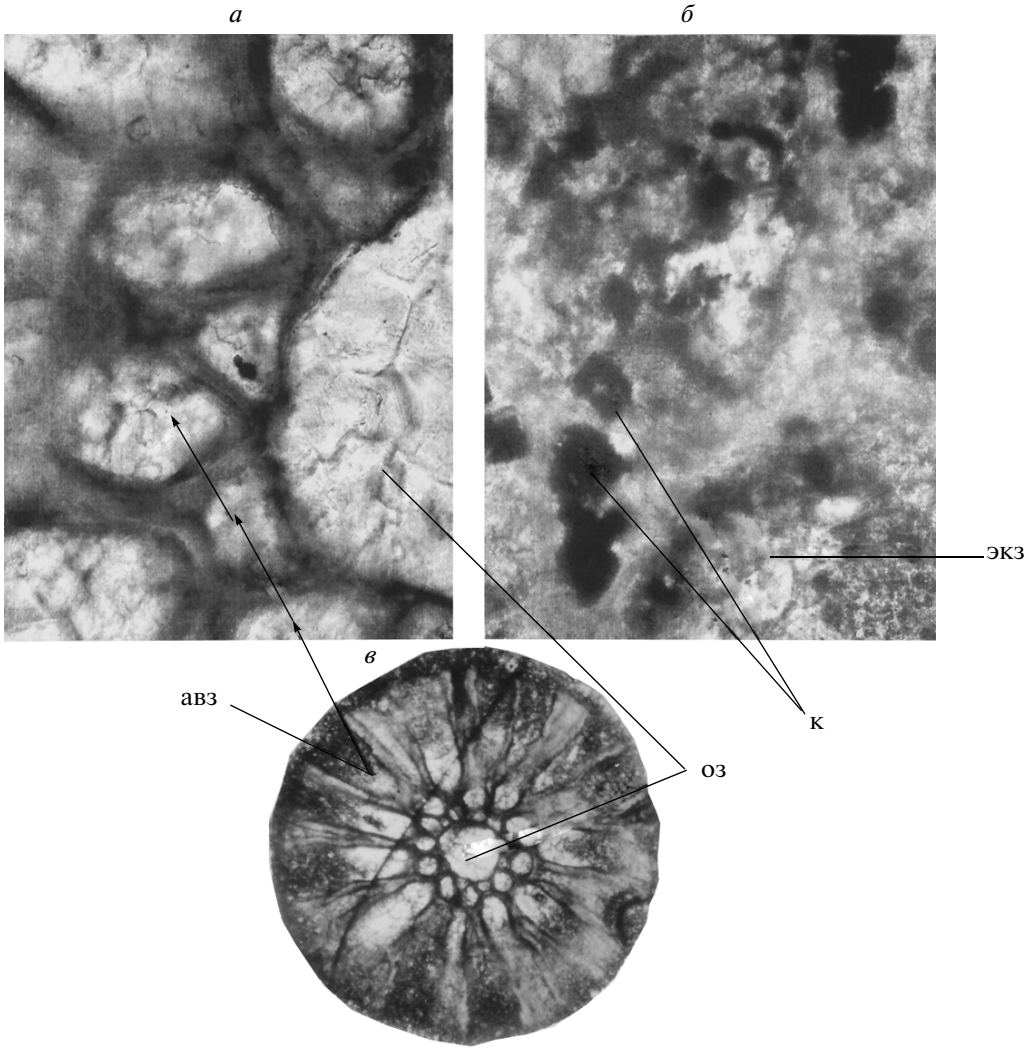



**Рис. 2.** Dunaevella shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955), голотип ПИН, № 198/810: *а* – участок поперечного сечения осевого зооэция и автозооэциев, микроструктура стенок (×630), *б* – тангенциальное сечение (×580), капилляры, *в* – поперечное сечение осевого зооэция, автозооэциев и эксилязооэциев (×40); Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, сл. "n". Обозначения: к – капилляры, остальные см. рис. 1.

видимому, род Coelotubulipora. Филогенетически семейство Coelotubuliporudae fam. nov., очевидно, связано с представителями семейства Stenoporidae, от которого оно унаследовало мелкого размера акантозооэции и редкие эксилязооэции. Адаптация этих мшанок в фаменском веке сопровождалась сокращением диаметра ветвистых колоний. Для повышения их устойчивости в пространстве было выработано новое приспособление, а именно осевой зооэций. Осевой зооэций обособился, вероятнее всего, путем трансформации автозооэция на ранней стадии астогенеза, т.е. в момент инкрустации субстрата. В процессе роста колонии, при ее переходе от инкрустирующего роста к вертикально направленному, автозооэции стали почковаться вокруг осевого зооэция. При этом трубчато-призматическая форма автозооэциев и трепостомный способ их почкования сохранились. Изменения коснулись лишь их размеров и были связаны с сокращением длины автозооэциев. Трепостомный способ почкования автозооэциев, отличающийся непостоянством локуса, остался прежним, что отражено в беспорядочности расположения апертур на поверхности колоний.

В фаменском веке семейство Coelotubuliporidae было представлено одним родом с одним видом – Coelotubulipora irregularis (Nekhoroshev, 1956). Он существовал в морском бассейне на территории Рудного Алтая (табл. 1). Род продолжил свое развитие в турнейском веке в том же морском бассейне в качестве другого вида – C. maculata (Nekhoroshev, 1956). В это же время род Coelotubulipora расширяет свою палеогеографию. Кроме Рудного Алтая, пять видов и четыре подвида развивались в морском бас-

сейне на территории Китая (табл. 1). А в турнейский век C. irinae sp. nov. появился в морском бассейне на территории Армении. Расцвет рода приходится на турнейский век раннего карбона, когда существовало семь видов и четыре подвида (см. табл. 1). В визейском веке род Coelotubulipora мигрировал в Кузнецкий бассейн, где продолжил свое развитие в составе двух видов (табл. 1). В конце визейского века род Coelotubulipora, по-видимому, вымер.

В серпуховском веке семейство продолжало существовать с обособлением рода Dunaevella gen. nov., являющегося, по-видимому, потомком рода Coelotubulipora, в морском бассейне Восточно-Европейской платформы. Появление рода сопровождалось трансформацией цилиндрической формы осевого зооэция в трубчато-призматическую, и развитием наряду с акантозооециями и эксилязооециями многочисленных капилляров, пронизывающих утолщенные стенки экзозоны. Существовал род Dunaevella в составе двух видов – D. shishovae и D. peristomata, распространенных соответственно в стешевском и протвинском горизонтах Восточно-Европейской платформы (табл. 1). Можно предположить, что в связи с наступившей морской регрессией на территории Восточно-Европейской платформы, род Dunaevella вымер, а вместе с ним, очевидно, не получило дальнейшего развития и семейство Coelotubuliporidae fam. nov.

Параллельно с отрядом Trepostomata в позднем девоне и раннем карбоне свое существование продолжили представители других четырех отрядов – Rhabdomesida, Cryptostomata, Cystoporata и Fenestellida (Горюнова, 2002б). Их адаптация в этот промежуток времени протекала в разных направлениях, среди которых превалировал путь развития и обособления полиморфных зооециев, морфологически и, очевидно, функционально идентичных в разных отрядах.

В фаменский век в фазу расцвета вступил отряд Rhabdomesida. Увеличение разнообразия происходит не только на уровне родов и семейств, но и таксонов более высокого ранга. Появился подотряд Rhabdomesina. Его адаптация шла по пути формирования осевых зооециев в сочетании с акантозооециями, присутствующими в параллельно развивавшемся отряде Trepostomata. Единичный осевой зооеций в центре колоний и акантозооеции в экзозоне характеризуют семейство Rhabdomesidae. Пучок осевых зооециев и стеллятопоры в экзозоне характерны для семейства Pseudoascoporidae (табл. 2). На протяжении раннего карбона продолжился рост родового разнообразия подсемейства Rhabdomesinae, давшее начало подсемейству Ascoporinae в результате преобразования пучка осевых зооециев. Оно происходило путем изменения формы самих осевых зооециев, возрастания их числа и изменения характера взаимного расположения в пучке (Горюнова, 2010).

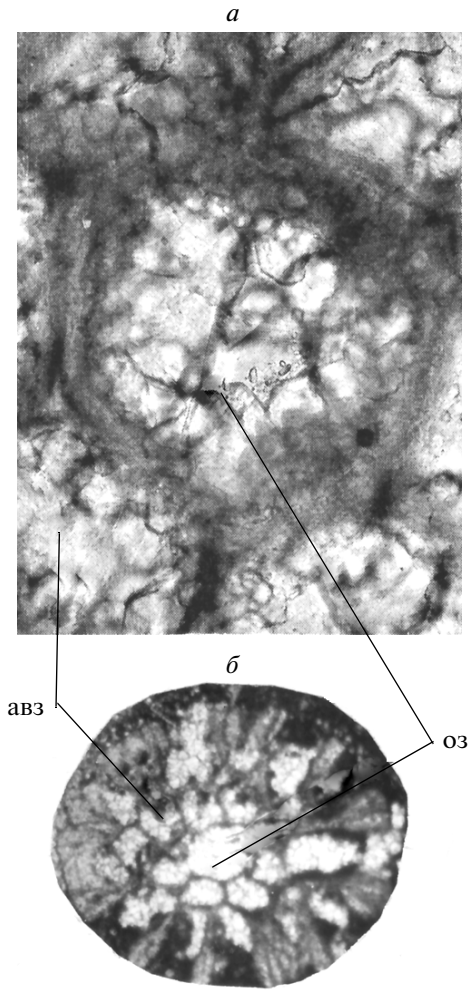



**Рис. 3.** Dunaevella peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955): *а* – голотип ПИН, № 198/336, поперечное сечение осевого зооеция и автозооециев, микроструктура стенок (×450), *б* – экз. ПИН, № 198/811, поперечное сечение осевого зооеция и автозооециев (×40); Калужская обл., р. Лужа, с. Кременское; нижний карбон, серпуховский ярус, протвинский горизонт, сл. “h”. Обозначения см. рис. 1.

Мезозооеции, свойственные трепостомным мшанкам, появляются у представителей параллельно существовавшего отряда Cryptostomata (семейство Tamaroclimidae).

Доминирующее положение отряда Fenestellida выражалось увеличением разнообразия родов и видов и, в меньшей степени, семейств. В фаменский век возникло семейство Fenestraliidae, а в турнейском веке появились семейства Septatoporidae и Septoporidae за счет развития у представителей последнего полиморфных особей-циклозооециев (табл. 2).

В отряде Cystoporida продолжал существовать подотряд Fistuliporina, бурное развитие в раннем карбоне получил подотряд Hexagonellina. Разнооб-

**Таблица 2.** Распространение семейств и подсемейств мшанок на рубеже девона–карбона

| Система | Девонская | | Каменноугольная | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Отдел | верхний | | нижний | | |
| Ярус | франский | фаменский | турнейский | визейский | серпуховский |
| | | Nicklesoporinae **Rh**<br>Mediaporidae **Rh**<br>Dyscritellidae **Tr**<br>Coelotubuliporidae **Tr**<br>Rhabdomesinae **Rh**<br>Psudoascoporidae **Rh**<br>Fenestraliidae **Fe**<br>Mysticellidae **Cr**<br>Worthenoporidae **Cr**<br>Tamaroclemidae **Cr** | | | |
| | | | Actinotrypidae **Cy**<br>Goniocladiidae **Cy**<br>Ascoporinae **Rh**<br>Helocleminae **Rh**<br>Hyphasmoporidae **Rh**<br>Sreblotrypidae **Rh**<br>Lyroporinae **Fe**<br>Septatoporidae **Fe**<br>Septoporidae **Fe** | | |

Обозначения отрядов: **Cy** – Cystoporida, **Tr** – Trepostomata, **Rh** – Rhabdomesida, C**r** – Cryptostomata, **Fe** – Fenestellida.

разие последнего возросло с появлением семейств Actinotrypidae и Goniocladiidae (табл. 2).

## КЛАСС STENOLAEMATA
## ОТРЯД TREPOSTOMATA
## ПОДОТРЯД AMPLEXOPORINA

### СЕМЕЙСТВО COELOTUBULIPORIDAE GORJUNOVA, FAM. NOV.

Типовой род – Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988; верхний девон (фамен) – нижний карбон (турне-визе); Кузбасс, Алтай, Китай и Армения.

Диагноз. Колонии тонковетвистые, чаще стержневидные, реже разветвленные, с узкой эндозоной и толстой экзозоной, с осевым зооецием в центре. Осевой зооеций трубчато-цилиндрический или трубчато-призматический. Автозооеции укороченно-трубчатые, зауженные проксимально, плавно расширенные и слабоизогнутые; на границе эндозоны с экзозоной, почковались вокруг осевого зооеция беспорядочно. Стенки автозооециев тонкие в эндозоне и в разной степени утолщены в области экзозоны. Поэтому расстояние между апертурами варьирует. Диафрагмы в автозооециях чаще отсутствуют. Апертуры автозооециев полигональные или округло полигональные. Из полиморфных зооециев присутствуют акантозооеции и эксилязооеции. Многочисленные капилляры беспорядочно пронизывают стенки экзозоны или они отсутствуют.

Состав. Два рода: Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988 и Dunaevella gen. nov.

Сравнение. От всех семейств подотряда Amplexoporina новое семейство отличается наличием осевого зооеция и укороченно-трубчатыми автозооециями.

### Род Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988

Coelotubulipora: Yang et al., 1988, с 110.

Типовой вид – Coelotubulipora euspinusa Yang, Hu et Xia, 1988; Китай, центр пров. Хунань, Шаодун; нижний карбон (Aikuanian), нижняя и средняя часть формации Менкунгао (Mengkungao).

Диагноз. Колонии стержневидные, тонкие или утолщенные, с узкой эндозоной и толстой экзозоной. Осевой зооеций трубчато-цилиндрической формы, округлый в поперечном сечении. Автозооеции укороченно-трубчатые. Вокруг осевого зооеция почкуются под острым углом, располагаясь беспорядочно. На границе с экзозоной они изгиба-

ются почти под прямым углом от вертикально направленного роста колонии. Апертуры автозооециев округлые близ поверхности колонии; на углубленном сечении полигональные. Эксилязооеции округлые или угловатые, редкие. Мелкие акантозооеции развиты в углах соединения стенок автозооециев и в самих стенках. Капилляры развиты или отсутствуют.

Состав. Десять видов и шесть подвидов: C. irregularis (Nekhoroshev, 1956), верхний девон, фаменский ярус, тарханская свита Рудного Алтая (Россия); C. obliqua Yang, Hu et Xia, 1988, C. euspinusa Yang, Hu et Xia, 1988 (с тремя подвидами: номинативный, C. euspinusa ferodiaphragma Yang, Hu et Xia, 1988 и C. euspinusa claustubulosa Yang, Hu et Xia, 1988), C. superhemiseptata Yang, Hu et Xia, 1988 с тремя подвидами (номинативный, C. superhemiseptata claustubulosa Yang, Hu et Xia, 1988 и C. superhemiseptata torquicuticula Yang, Hu et Xia, 1988), C. interminuta Yang, Hu et Xia, 1988 и C. bicurva Yang, Hu et Xia, 1988, формация Mengkungao центра пров. Хунань, Китай; C. maculata (Nekhoroshev, 1956), нижний карбон, турнейский ярус, бухтарминская свита Рудного Алтая (Россия); C. irinae sp. nov., нижний карбон, турнейский ярус, зона Unispirifer praeulbanensis – Rhipidomella michelini, Армения; C. intervacara (Trizna, 1958) и C. varionodata (Trizna, 1958), нижний карбон, визейский ярус, верхняя половина фоминской зоны Кузнецкой котловины (Россия).

**Coelotubulipora irinae Gorjunova, sp. nov.**

Табл. III, фиг. 1

Название вида в честь Ирины Авнотановны Гречишниковой – автора сборов коллекции мшанок из девона и карбона Закавказья.

Голотип – ПИН, № 1613/554; Нахичевань, окрестности с. Кярки; нижний карбон, турнейский ярус, зона Unispirifer praeulbanensis – Rhipidomella michelini.

Описание. Колонии ветвистые диаметром 1.80–2.00 мм; толщина экзозоны 0.45–0.63 мм, диаметр эндозоны 0.54–0.63 мм вместе с осевым зооецием. Осевой зооеций круглый в поперечном сечении диаметром 0.22–0.24 мм. Толщина стенок осевого зооеция 0.008 мм. Автозооеции укороченно трубчатые; толщина стенок в эндозоне 0.008 мм, в экзозоне 0.016–0.024 мм. Диафрагмы в автозооециях редкие, чаще отсутствуют. Апертуры автозооециев близ поверхности колонии округлые, диаметром 0.17–0.18 мм; на углублении неправильно многоугольные, размером 0.20–0.23 мм. Толщина стенок между апертурами 0.01–0.02 мм, на углубленных сечениях 0.008 мм. На площадках в углах соединения стенок соседних апертур, размером 0.02–0.04 мм, развиты акантозооеции, круглые в поперечнике. Диаметр их варьирует от 0.008 мм до 0.01 мм, осевой канал которых составляет 0.005–0.006 мм. Вокруг каждой апертуры не менее 4–5 акантозооециев. Значительно реже на таких же площадках присутствуют эксилязооеции. Они обычно округлой или неправильно овальной формы в поперечном срезе, размером не более 0.016–0.02 мм.

Сравнение. Новый вид отличается от C. obliqua Yang, Hu et Xia, 1988 большим диаметром колоний (1.80–2.00 мм вместо 0.60–0.136 мм), более крупным осевым зооецием (0.22–0.24 мм против 0.11 0.14 мм) и укрупненными апертурами (0.17–0.18 мм вместо 0.12–0.16 мм); от C. maculata (Nekhoroshev, 1956) отличается более мелкими размерами всех структурных элементов колонии: диаметр осевого зооеция 0.22–0.24 мм вместо 0.35–0.40 мм, размеры апертур 0.17–0.18 мм против 0.20–0.26 мм.

Материал. Голотип.

**Род Dunaevella Gorjunova, gen. nov.**

Название рода в память крупнейшего палеонтолога Н.Н. Дунаевой.

Типовой вид – Batostomella shishovae Schulga-Nesterenko, 1955; Восточно-Европейская платформа; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт.

Диагноз. Колонии тонковетвистые с трубчато-призматическим, полигональным в поперечном сечении осевым зооецием в центре. Автозооеции укороченно-трубчатые, узкие проксимально и плавно расширенные в дистальном направлении, слабоизогнутые на границе с экзозоной, чаще без диафрагм. Почкование автозооециев беспорядочное. Апертуры неправильно округлые, расположенные беспорядочно. Утолщенные стенки экзозоны пронизаны редкими акантозооециями и еще более редкими эксилязооециями. Многочисленные капилляры равномерно рассеяны в экзозоне.

Состав. Два вида – типовой и D. peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955) из серпуховского яруса Восточно-Европейской платформы.

Сравнение. От рода Coelotubulipora новый род отличается трубчато-призматической формой осевого зооеция, более четко выраженной экзозоной, обусловленной утолщением стенок автозооециев, и наличием в экзозоне многочисленных капилляров.

**Dunaevella shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955)**

Табл. III, фиг. 2; табл. IV фиг. 1

Rhabdomeson schischovae: Шульга-Нестеренко, 1942, с. 129, табл. 5, фиг. 4 [nom. nud].

Batostomella shishovae: Шульга-Нестеренко, 1955, с. 82, табл. 9, фиг. 9–10.

Голотип – ПИН, № 198/810; Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, слой “n”.

Описание. Тонковетвистые колонии, диаметром 1.90–2.00 мм, преобладает диаметр 1.10–

1.20 мм. Осевой зооеций призматической формы, без диафрагм, его диаметр варьирует от 0.18 мм до 0.25 мм. Диаметр эндозоны 1.45–2.30 мм, толщина экзозоны 0.45–0.70 мм, доминирует 0.35 мм. Автозооеции укороченно-трубчатые, зауженные проксимально и плавно расширенные к дистальному концу, слабоизогнутые в области начала расширения, неправильно полигональные в поперечном сечении. Почкование автозооециев вокруг осевого зооеция без какой-либо закономерности. Диафрагмы редкие, прямые, сосредоточены преимущественно в области эндозоны. Апертуры округлые, варьирующего диаметра от 0.15 мм до 0.25 мм. На 2 мм в разных направлениях насчитывается от 6 до 12 апертур. Акантозооеции, диаметром 0.05–0.08 мм, редко разбросаны между апертурами. Эксилязооеции, размером 0.05–0.07 мм, редкие и беспорядочные. Многочисленные капилляры, диаметром 0.005–0.01 мм, пронизывают стенки автозооециев в области экзозоны. Иногда капилляры образуют скопления диаметром 0.05 мм. Наблюдаются макулы из скопления укрупненных или мелких апертур, а также из эксилязооециев или капилляров.

Изменчивость. В широких пределах варьируют диаметр колоний, диаметр осевого зооеция, а также размеры апертур и акантозооециев.

Сравнение. См. описание D. peristomata.

Замечания. Первоначально Шульга-Нестеренко (1942) отнесла данный вид к роду Rhabdomeson из-за наличия у него осевого зооеция. Позднее она пришла к выводу, что форма автозооециев и их апертур этой мшанки в большей степени соответствуют признакам отряда Trepostomata, чем отряду Rhabdomesida, и отнесла ее к роду Batostomella (Шульга-Нестеренко, 1955). Астрова (1978) перевела виды Batostomella shishovae и B. peristomata в состав рода Pseudobatostomella семейства Dyscritellidae.

Распространение. Нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт; Восточно-Европейская платформа.

Материал. Кроме голотипа, паратипы – ПИН, № 198/384, 388, 824, 825, 829 (колл. Т.Г. Сарычевой).

**Dunaevella peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955)**

Табл. IV фиг. 2, 3

Batostomella peristomata: Шульга-Нестеренко, 1955, с. 82, табл. 9, фиг. 4, рис. 6.

Голотип – ПИН, № 198/336; Калужская обл., р. Лужа, с. Кременское; нижний карбон, серпуховский ярус, протвинский горизонт, слой “h”.

Описание. Колонии тонковетвистые диаметром 1.00–1.20 мм. Толщина экзозоны 0.20–0.28 мм, диаметр эндозоны 0.58–0.60 мм. В центре эндозоны развит осевой зооеций призматической формы, полигональный в поперечном сечении, диаметром 0.10 мм. Автозооеции укороченно- трубчатые, зауженные проксимально, плавно расширенные в эндозоне, полигональные в поперечном сечении, размером от 0.08 мм до 0.20 мм, с тонкими, прямыми диафрагмами, нередко продырявленными в середине. Диафрагмы в автозооециях сосредоточены в области эндозоны. Апертуры округлые, диаметром 0.15–0.20 мм или слегка овальные в скошенных тангенциальных срезах, длиной 0.15–0.20 мм при ширине 0.07–0.15 мм. На поверхности колонии апертуры располагаются беспорядочно. В любом направлении на 2 мм насчитывается 5–6 или 5–7 апертур. Вокруг апертур развит узкий перистом, шириной 0.02–0.05 мм. В экзозоне развиты немногочисленные акантозооеции, диаметром 0.05–0.09 мм. Эксилязооеции также редкие. Они имеют округлое поперечное сечение, размером 0.05–0.09 мм. Стенки экзозоны пронизаны многочисленными, беспорядочно расположенными капиллярами, диаметром не более 0.01 мм. На поверхности колонии они рассеяны достаточно равномерно и лишь иногда образуют скопления, диаметром 0.02–0.04 мм.

Сравнение. От D. shishovae описываемый вид отличается более мелкими колониями, наличием перистома в апертурах, меньшим числом их на 2 мм (5–7 апертур вместо 10–12 у D. shishovae) и более многочисленными капиллярами.

Материал. Кроме голотипа, четыре паратипа: ПИН, № 198/319, 320, 811, 812 из типового местонахождения (колл. Т.Г. Сарычевой).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Расхождение во взглядах ученых на принадлежность мшанок, объединенных в семейство Coelotubuliporidae, к разным отрядам основывалось преимущественно на различном понимании и неоднозначной интерпретации природы трубчатой структуры, присутствующей в их колониях. Является ли она превращенным в окаменелость в процессе минерализации остатком мягкого тела животного или растительного организма? Или же трубчатая структура имеет зооидальное происхождение и представляет собой скелет полиморфного зооида – осевой зооеций?

Следует, по-видимому, напомнить, что до открытия рода Coelotubulipora Yang, Hu et Xia, 1988 осевой зооеций традиционно считался одним из важнейших критериев мшанок только отряда Rhabdomesida. Зооидальная природа осевого зооеция у рода Rhabdomeson Young et Young, 1874, подвергавшаяся сомнению (Newton, 1971), была убедительно доказана благодаря находке диафрагм в полости осевого зооеция (Горюнова, 1971), изучению структуры стенок с помощью сканирующего микроскопа (Blake, 1976) и астогенеза колоний (Горюнова, 2002а). Поэтому нет ничего удивительного в том,

что сообщение о наличии осевого зооэция у представителей отряда Trepostomata, куда китайские палеонтологи включили род Coelotubulipora, вызвало отрицательную реакцию (Морозова и др., 2006).

Анализ существующих представлений о происхождении трубчатой структуры показал противоречивые суждения, как по этому вопросу, так и по вопросу отрядной принадлежности изученных мшанок. Одна группа исследователей единогласно признавала зооидальную природу осевого зооэция, но их мнения кардинально разошлись в оценке отрядной принадлежности описанных ими видов. Так, Нехорошев (1956) относил описанные им виды к отряду Rhabdomesida, а китайские палеонтологи к отряду Trepostomata (Yang et al., 1988). Ученые другой группы были единодушны во мнении о принадлежности изученных мшанок к отряду Trepostomata, но по-разному комментировали происхождение трубчатой структуры. Так, Шульга-Нестеренко (1955) и Тризна (1958) занимали "субстратную" позицию, т.е. они полностью отрицали зооидальное происхождение трубчатой структуры в колониях изученных ими видов и не рассматривали ее как осевой зооэций. Китайские авторы посчитали ее осевым зооэцием, но не привели никаких доказательств в пользу ее зооидального происхождения.

Принимая семейство Coelotubuliporidae в составе отряда Trepostomata, мы попытались подтвердить правомерность нашего решения. С этой целью мы провели детальное изучение морфологии на доступном нам фактическом материале по трем видам: Coelotubulipora irinae sp. nov., Dunaevella shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955) и D. peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955). Изучение в продольных и поперечных сечениях колоний структуры стенок показало, что осевой зооэций обособлен самостоятельной стенкой и ее строение аналогично строению стенок автозооэциев, почкующихся вокруг него (рис. 1, *а*; 2, *а*; 3, *а*). Наше исследование показало, что рассматриваемые виды действительно обладали ветвистой формой колоний, в центре которых формировался осевой зооэций, подобно таковому рабдомезидных мшанок. На принадлежность этих мшанок к отряду Trepostomata указывают трубчато-призматическая форма автозооэциев, почковавшихся беспорядочно, а не по принципу винтовой симметрии рабдомезид, и округло-полигональная форма их апертур, расположенных хаотично. Апертуры автозооэциев рабдомезид имеют овальную форму и продольно-диагональное расположение на поверхности колонии.

К сожалению, у других девяти видов рода Coelotubulipora структура стенок осевого зооэция остается неисследованной. Несомненно важным аргументом в пользу зооидальной природы осевого зооэция служит сама история развития семейства Coelotubuliporidae. Его эволюция сопровождалась устойчивым во времени сочетанием осевого зооэция с почкующимися вокруг него автозооэциями и другими морфологическими признаками мшанок отряда Trepostomata. Тем самым было обеспечено существование коелотубулипорид от позднего девона (фаменский век) до конца серпуховского века раннего карбона, что подтверждает также и его палеогеография (см. табл. 1). Появившись в морском бассейне Рудного Алтая в фаменский век, семейство Coelotubuliporidae мигрировало в турнейский бассейн Китая и Армении, в визейский век в бассейн Кузбасса, а в серпуховский век в бассейн на территории Восточно-Европейской платформы.

Осевые зооэции у мшанок отряда Trepostomata были установлены мною раньше (Горюнова, 2005). Впервые они были обнаружены у представителей среднеордовикского семейства Ralfimartitidae Gorjunova, 2005 из древнейшего подотряда Halloporina. Их зооидальная природа не вызывала сомнений. Осевые зооэции у мшанок указанного семейства представляют собой призматические трубочки, пересеченные многочисленными диафрагмами. Они по одному или целому пучку приурочены к центру колоний и органично вписываются в ее структуру, характеризующуюся, как и мшанки этого подотряда в целом, часто диафрагмированными автозооэциями и мезозооэциями, а также гигантскими акантозооэциями.

Подотряд Amplexoporina, параллельно существовавший с халлопоринами, отличается слабым развитием, чаще полным отсутствием диафрагм в автозооэциях и других морфологических структурах, в частности, в эксилязооэциях. Следствием такой эволюционной направленности и является отсутствие диафрагм в осевом зооэции семейства Coelotubuliporidae. В результате нашего исследования теория зооидального происхождения осевого зооэция у представителей подотряда Amplexoporina в определенной степени нашла подтверждение на фактическом материале.

Каждый из подотрядов (Halloporina и Amplexoporina) развивался, по-видимому, самостоятельно и асинхронно. Подотряд Halloporina в конце девонского периода вступил в реликтовую фазу. Его разнообразие резко сократилось. Напротив, подотряд Amplexoporina в позднем девоне находился в фазе расцвета, а в раннем карбоне он испытал экстенсивную дивергенцию. Развитие сопровождалось увеличением разнообразия на уровне родов, семейств и подсемейств за счет высокого развития полиморфизма (см. табл. 2). Появление осевых зооэциев свидетельствует о высокой адаптивности амплексопорин и повышенной устойчивости их к определенным изменениям условий среды, ведущим к повышению доли эврибионтных родов в общем разнообразии отряда Trepostomata (Горюнова и др., 2004). Наглядным примером служит эволюция рода Coelotubulipora и семейства Coelotubuliporidae.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Филогенез мшанок в палеозое протекал в направлении повышения колониальной интеграции и осуществлялся различными путями, среди которых наиболее ярко выражены процессы полимеризации и явления морфологических параллелизмов (Горюнова, 1996). Результат полимеризации отражался, по-видимому, в интенсификации функций и был связан с необходимостью повышения работы однотипных модулей путем увеличения их числа в колонии.

В эволюции древнего подотряда Halloporina отряда Trepostomata мшанки с осевыми зооециями появились в среднем ордовике, когда обособилось семейство Ralfimartitidae (Горюнова, 2005). Это пришлось на время бурной морфологической дифференциации, выражавшейся появлением в астогенезе колоний различного рода зооециев, предназначенных для выполнения различных функций, то есть полиморфизмом. Возникли диморфные, триморфные, тетраморфные и пентаморфные колонии (Горюнова, 1992).

В позднем девоне, по-видимому, при наступлении "благоприятных условий" проявилась генетически заложенная способность трепостомных мшанок формировать колонии с обособлением в их центре осевых зооециев, контролирующих вертикальное направление роста и способствующих укреплению их на субстрате, повышающих устойчивость в пространстве и, возможно, служивших каналом накопления и проведения пищи в генеративную зону. Таким образом, можно предположить, что семейство Coelotubuliporidae возникло в процессе морфологических преобразований, протекавших параллельно и гетерохронно в подотряде Amplexoporina.

Здесь важно будет отметить, что отряд Rhabdomesida, осевые зооеции которого обособились также в позднем девоне, является, согласно нашей классификации, потомственной группой мшанок отряда Trepostomata (Горюнова, 1992, 1996). К сожалению, зарубежные исследователи по-прежнему принимают рабдомезид в ранге подотряда отряда Cryptostomata (Treatise... 1983; Nakrem, 1994; Ernst et al., 2005; Ernst, Konigshof, 2010). Прекрасной иллюстрацией полимеризации осевых зооециев отряда Rhabdomesida служат две параллельно развивавшиеся линии родов, соответствующие семействам: Ipmorella – Streblascopora – Ogbinopora и Rhabdomeson – Ascopora – Ascoporella (Горюнова, 1996, 2010).

Современный уровень знаний о морфологии, разнообразии и путях эволюции палеозойских мшанок свидетельствует о направленном характере морфологических изменений или адаптации типа Bryozoa в целом. Наряду с этим, мшанки четко реагировали на стрессовые ситуации, возникавшие на различных рубежах палеозоя, путем выработки полиморфных зооециев, разнонаправленных функционально. Это служит показателем высокой значимости группы в решении проблем биостратиграфии. Иллюстрацией этого тезиса являются количественные данные о кардинальном изменении таксономических структур мшанок на рубежах: поздний ордовик–ранний силур, поздний девон–ранний карбон и поздняя пермь–ранний триас (Горюнова и др., 2004).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Астрова Г.Г.* История развития, система и филогения мшанок. Отряд Trepostomata. М.: Наука, 1978. 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 169).

*Горюнова Р.В.* Некоторые новые данные по морфологии позднепалеозойских мшанок отряда Rhabdomesonata // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46. № 6. С. 149.

*Горюнова Р.В.* Морфология, система и филогения мшанок (отряд Rhabdomesida). М.: Наука, 1985. 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 208).

*Горюнова Р.В.* Морфология и система палеозойских мшанок. М.: Наука, 1992. 168 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 251).

*Горюнова Р.В.* Филогения палеозойских мшанок. М.: Наука, 1996. 166 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 267).

*Горюнова Р.В.* Pseudorhabdomeson – новый род каменноугольных мшанок: морфогенез и астогенез // Палеонтол. журн. 2002а. № 5. С. 49–58.

*Горюнова Р.В.* Явления параллелизма в эволюции палеозойских мшанок // Палеострат – 2002. Годичное собр. секц. МОИП. Москва, 28–29 января 2002 г. Прогр. и тезисы докладов. М.: МГУ, 2002б. С. 10.

*Горюнова Р.В.* Ralfimartitidae – новое семейство трепостомных мшанок // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 48–63.

*Горюнова Р.В.* О палеозойских мшанках рода Ascopora Trautschold // Палеонтол. журн. 2010. № 1. С. 21–33.

*Горюнова Р.В., Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Эволюция и биогеография палеозойских мшанок. Результаты количественного анализа. М.: ГЕОС, 2004. С. 1–182.

*Морозова И.П., Вейс О.Б., Рацки Г.* Новые девонские и каменноугольные мшанки Свентокшиских гор (Центральная Польша) // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 58–67.

*Нехорошев В.П.* Нижнекаменноугольные мшанки Алтая и Сибири. М.: Недра, 1956. С. 1–418 (Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 13).

*Тризна В.Б.* Раннекаменноугольные мшанки Кузнецкой котловины. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 418 с. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 122).

*Шульга-Нестеренко М.И.* Очерк стратиграфического распределения каменноугольных мшанок Подмосковной котловины // Изв. АН СССР. 1942. № 1–2. С. 99–132.

*Шульга-Нестеренко М.И.* Каменноугольные мшанки Русской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 207 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 58).

*Blake D.V.* Functional morphology and taxonomy of branch dimorphism in the Paleozoic bryozoans genus Rhabdomeson // Lethaia. 1976. V. 9. № 9. P. 169–178.

*Ernst A., Konigshof P.* Bryozoan fauna and microfacies from a Middle Devonian reef complex (Western Sahara, Morocco) // Abh. Senckenb. Ges. Naturforsch. 2010. № 568. S. 1–91.

*Ernst A., Schafer P., Reumer J.J.G.* Stenolaemate Bryozoa from Upper Carboniferous of the Cantabrian Basin Northern Spain // Senckenb. lethaea. 2005. V. 85. № 2. P. 301–317.

*Nakrem H.A.* Middle Carboniferous to Early Permian bryozoans from Spitsbergen // Acta Palaeontol. Pol. 1994. V. 39. № 1. P. 45–116.

*Newton G.B.* Rhabdomesid bryozoans of the Wreford megacyclotem (Wofcampian, Permian) of Nebraska, Kansas and Oklahoma // Paleontol. Contrib. Univ. Kans. 1971. Art. 56 (Bryozoa 2). P. 1–71.

Treatise on invertebrate paleontology. Pt G. Bryozoa. V. 1. Lawrence: Univ. Kans. Press, 1983. P. 530–616.

*Yang Jingehi, Hu Zhaoxun, Xia Fensheng.* Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan // Palaeontol. Sin. 1988. V. 174. New Ser. B. № 23. P. 1–197.

## Объяснение к таблице III

Фиг. 1. Coelotubulipora irinae sp. nov., голотип ПИН, № 1613/554: 1а – тангенциальное сечение (×80), 1б – продольное сечение (×40), 1в – продольное сечение другого участка той же колонии (×40), 1г – поперечное сечение (×40); Нахичевань, окрестности с. Кярки; нижний карбон, турнейский ярус, зона Unispirifer praeulbanensis – Rhipidomella michelini.
Фиг. 2. Dunaevella shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955), экз. ПИН, № 198/829, поперечное сечение (×80); Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, сл. “n”.

## Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. Dunaevella shishovae (Schulga-Nesterenko, 1955), голотип ПИН, № 198/810: 1а – тангенциальное сечение (×80), 1б – продольное сечение (×40), 1в – поперечное сечение (×40); Калужская обл., р. Шаня, дер. Бордуково; нижний карбон, серпуховский ярус, стешевский горизонт, сл. “n”.
Фиг. 2, 3. Dunaevella peristomata (Schulga-Nesterenko, 1955); 2 – голотип ПИН, №198/336: 2а – тангенциальное сечение (×80), 2б – продольное сечение (×40); 3 – экз. ПИН, № 198/811, поперечное сечение (×40); Калужская обл., р. Лужа, с. Кременское; нижний карбон, серпуховский ярус, протвинский горизонт, сл. “h”.

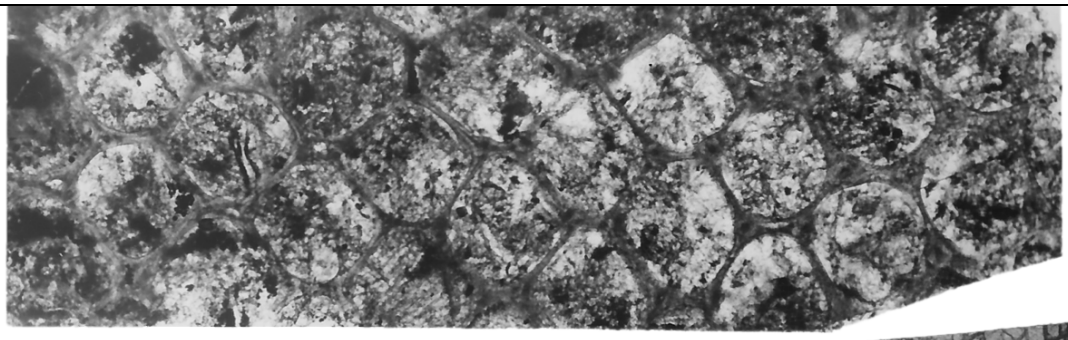
# Family Coelotubuliporidae fam. nov. and Morphological Parallelisms in the Evolution of Bryozoans

**R. V. Gorjunova**

Morphologically complex bryozoans from the Upper Devonian and Lower Carboniferous of Eurasia that some research workers include in the order Rhabdomesida and others place in the order Trepostomata are studied. The axial zooecium is demonstrated to be of zooidal nature. A new family, Coelotubuliporidae fam. nov., is established and its position in the order Trepostomata is substantiated. It includes two genera (one new), 11 species (1 new), and four subspecies. Diagnoses of a new family, Coelotubuliporidae, the genus *Coelotubulipora* Yang, Hu et Xia, 1988, and a new genus, *Dunaevella* Gorjunova gen. nov., are presented. The following species are described: *Coelotubulipora irinae* Gorjunova, sp. nov., *Dunaevella shishovae* (Schulga-Nesterenko, 1955), and *D. peristomata* (Schulga-Nesterenko, 1955). The emergence of axial zooecia in representatives of the order Trepostomata is considered as one of the evolutionary ways of bryozoans due to morphological parallelisms. It is shown that data presented on the stratigraphic range and paleogeography of the family Coelotubuliporidae are of great significance for solving the problems of biostratigraphy and correlation of deposits of the Upper Devonian and Lower Carboniferous of Eurasia.

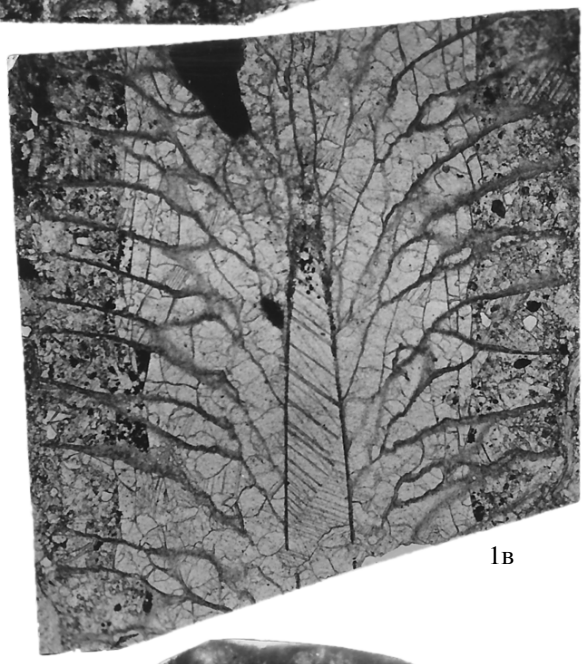
*Keywords*: Bryozoa, new family, morphological parallelism, evolution.

Таблица III

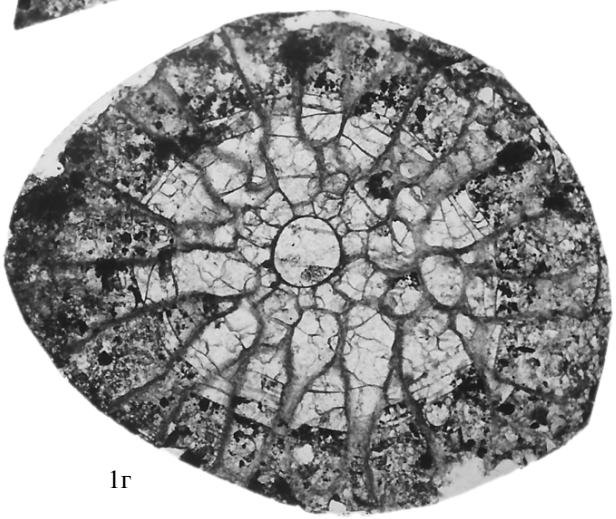


1а

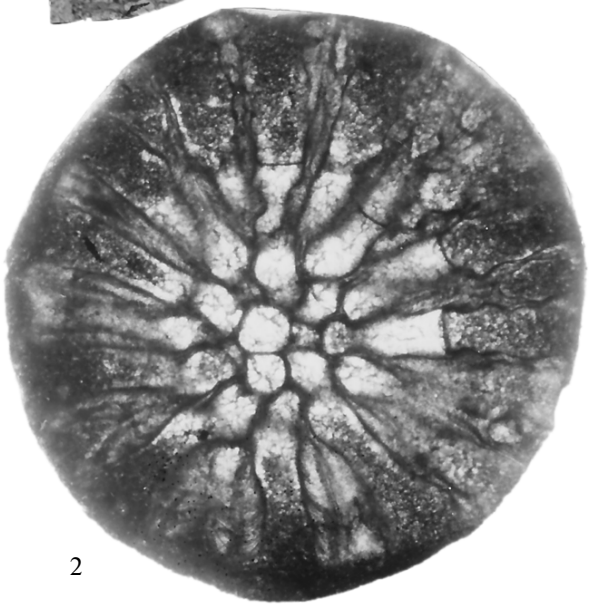
1б



1в

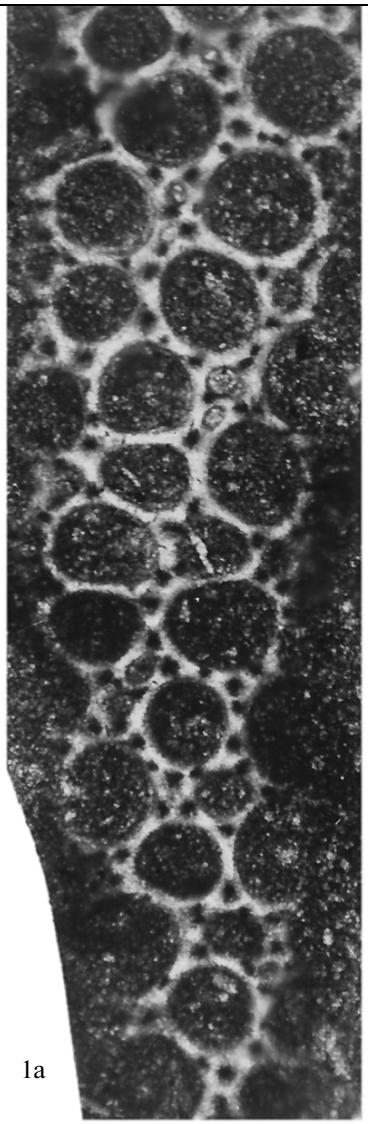


1г

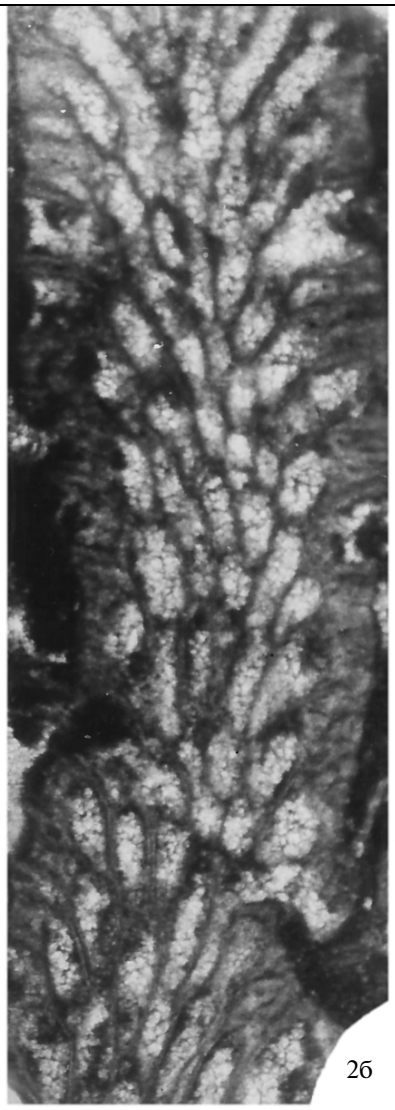


2

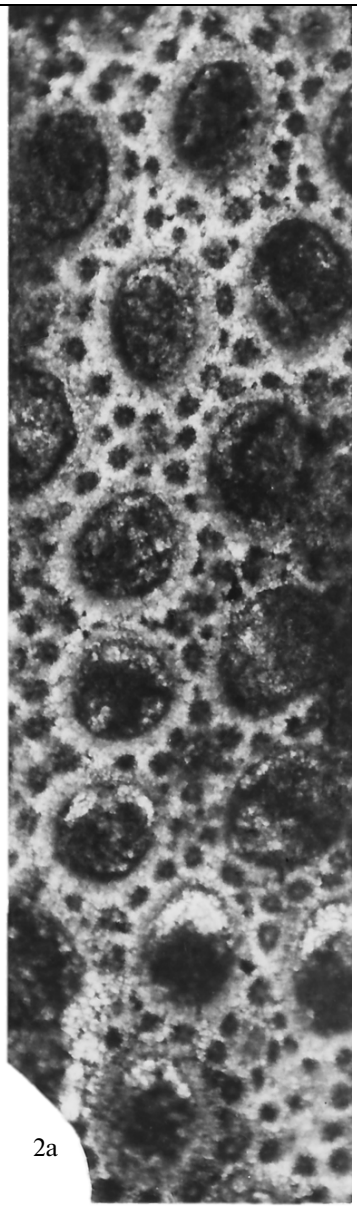
Таблица IV



1а

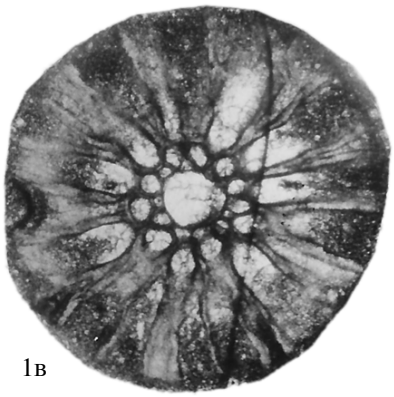


2б

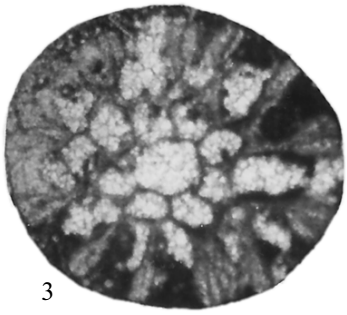


2а

1б



1в



3

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 50–60

УДК 564.7:551.734

# НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ МШАНОК РОДА NEOTREMATOPORA MOROZOVA И ЕГО НОВЫЕ ВИДЫ ИЗ ДЕВОНА САЛАИРСКОГО КРЯЖА И РУДНОГО АЛТАЯ (РОССИЯ)

**© 2011 г. О. П. Мезенцева**

*Кузбасская государственная педагогическая академия, Новокузнецк*

*e-mail: MesentsevaOP@yandex.ru*

Поступила в редакцию 12.11.2009 г.
Принята к печати 30.06.2010 г.

Эволюция неотрематопор шла в направлении укрепления колонии, осуществляемом разными путями: за счет изменения диаметра устьев и толщины стенок автозооециев, изменения локализации и количества диафрагм, количества акантозооециев, мезозооециев и степени зарастания последних. Усиленное развитие одних структурных элементов колонии компенсировалось уменьшением роли других. Общее направление эволюции рода Neotrematopora и последовательность смены во времени его видов позволили наметить несколько филогенетических линий развития раннедевонско-раннеживетских неотрематопор Алтае-Саянской складчатой области. В ходе среднеэмсской трансгрессии виды Салаирского палеобассейна проникли в Горноалтайский, а горноалтайские – в Салаирский. Описаны новые виды из эмсского (N. spinula sp. nov.) и эйфельского (N. alveolata sp. nov., N. ariadnae sp. nov.) ярусов Салаирского кряжа и из эмсского яруса (N. rudnoaltaica sp. nov.) Рудного Алтая.

В разрезах девона Салаирского кряжа, окраин Кузбасса, Минусинских котловин, Горного и Рудного Алтая обнаружены 23 вида мшанок рода Neotrematopora Morozova, 1961, из которых 12 монографически изучены автором. С учетом других районов Евразии, к настоящему времени насчитывается 38 видов неотрематопор, сменявших друг друга во времени. Таким образом, появилась возможность проанализировать эволюцию морфологических признаков рода Neotrematopora и на этой основе наметить филогенетические линии.

Основная часть материала публикуемой работы собрана автором на территории Салаирского кряжа, Горного Алтая и окраин Кузбасса в экспедициях кафедры физической географии и геологии Кузбасской государственной педагогической академии (КузГПА). Кроме того, отбор материала производился во время работы автора в группе сотрудников Института геологии нефти и газа (ИГНиГ СО РАН), составлявших послойные описания разрезов девонских отложений этих регионов (Стратотипические..., 1986, 1987; Ключевые..., 2004). В Рудном Алтае коллекции неотрематопор были отобраны автором во время VII выездной сессии Девонской комиссии Межведомственного стратиграфического комитета России (Опорные..., 2000) и полевой экскурсии международной конференции “Девонские наземные и морские обстановки”. Также были переизучены хранящиеся в Кузбасской государственной педагогической академии г. Новокузнецка (КузГПА) коллекции неотрематопор, ранее обработанные ее сотрудником Ю.В. Удодовым. Изученная коллекция шлифов мшанок хранится под № 8.

## ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РОДА NEOTREMATOPORA

Род Neotrematopora был выделен И.П. Морозовой (1961) с типовым видом N. typica Morozova, 1961 из живетских отложений Кузбасса и Южно-Минусинской котловины. К этому же виду она отнесла один из экземпляров вида Lioclema yakovlevi (Schoenmann, 1926), описанного В.П. Нехорошевым (1948, табл. X, фиг. 6а, 6б) из нижнего франа Горного Алтая. В результате переизучения Морозовой мшанок бейской свиты живетского яруса Минусинских котловин в этот род вошли виды, описанные Ю.М. Шейнманном (1926) как Trematopora schiriensis, Batostoma sibirica и Eridotrypa vasilievskiji.

Т.Д. Троицкая (1963, 1968) обнаружила представителей рода Neotrematopora в живетских отложениях Тарбагатая и Юго-Западного Предчингизья (N. morozovae, N. comperta, N. flexuosa, N. rara), а также Джунгарского Алатау (N. dzhungarensis). Из франских отложений этих регионов ею описаны N. shishovae и N. inusitata.

Г.Г. Астрова (1964) отнесла к данному роду вид из чортковского горизонта верхнего лохкова Подолии, ранее описанный ею из одновозрастных отложений Молдавии как Trematopora petaloides (Астрова, 1954). В результате ревизии трепостомид Астровой (1978) был упразднен род Abakana Morozova, 1961, а единственный его вид (A. macrospina) отнесен к ро-

ду Neotrematopora. Из рода Pseudobatostomella Morozova, 1961) в род Neotrematopora Астровой перенесены P. tschuensis (Nekhoroshev, 1948) и P. salairiensis Morozova, 1961. К неотрематопорам она отнесла и Batostomella tabulata Nekhoroshev, 1956.

К.Н. Волкова (1974) обнаружила в нескольких местонахождениях мшанок Горного Алтая представителей нового позднеживетского вида – N. plena Volkova, 1974. Кроме того, ею изучен вид N. vasilievskiji (Schoenmann, 1926), в синонимику которого она внесла N. sibirica (Schoenmann, 1926). В результате переизучения трематопорид бейской свиты Минусинских котловин Волкова (1975) отнесла к роду Neotrematopora вид, описанный Морозовой (1961) как Minussina fruticosa.

Г.В. Копаевич (1984) описала из эмсско-эйфельских отложений Восточной и Южной Монголии N. tschuensis (Nekhoroshev, 1948) и новые виды – N. coriacea и N. daedalea, а из эйфельско-живетских отложений Северо-Западной Монголии новый вид – N. cristiformis. Из фаменских отложений Юго-Западной Монголии Я. Ариунчимэг (2000) описан новый вид N. baitagensis. В фаменских отложениях Китая (Yang et al., 1988) был обнаружен вид N. altilis (Yang, Hu et Xia, 1988). По нашему мнению, к данному роду принадлежит также вид из фаменских отложений, описанный этими авторами как Pseudobatostomella jielingensis. Л.И. Попеко (2000) из турнейского яруса Забайкалья описаны наиболее молодые представители рода Neotrematopora – N. nurensis. Вид N. tabulata (Nekhoroshev, 1956) из одновозрастных отложений Кузбасса отнесен ею к новому роду Raissiella Popeco, 2000. Из эйфельско-раннеживетских отложений Салаира Удодовым (2009) описано два ранее неизвестных вида – N. eifeliensis и N. pulchra.

Автором (Мезенцева, 2000) из эмсских отложений Алтае-Саянской складчатой области были монографически описаны шесть новых видов – Neotrematopora leptoclada, N. multi, N. schebalinoensis, N. crassiramosa, N. yolkini, N. vulgaris. При описании стратотипа барагашской свиты эмсского яруса в правобережье ручья Куваш (Удодов, Мезенцева, 2000) был детально изучен вид Eridotrypa celebrata (Jaroshinskaja, 1968). Морфологические особенности этого вида (расположение автозооециев в большей части экзозоны перпендикулярно к поверхности колонии, многочисленные акантозооеции и мезозооеции, зарастающие в различной степени) противоречат диагнозу рода Eridotrypa и указывают на его принадлежность к роду Neotrematopora.

Кроме того, к неотрематопорам автор относит виды, описанные Волковой (1974) в качестве Pseudobatostomella koksairiensis и P. majuscula, поскольку они имеют характерные для рода Neotrematopora признаки (в частности, типичные мезозооеции, полость которых в различной степени зарастает известковым веществом). К этому роду принадлежит и ряд новых эмсских (N. spinula sp. nov., N. rudnoaltaica sp. nov.) и эйфельских (N. alveolata sp. nov., N. ariadnae sp. nov.) видов, описания которых приводятся ниже.

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ РОДА NEOTREMATOPORA И ИХ ЭВОЛЮЦИЯ

Характерными особенностями рода Neotrematopora являются преобладание ветвистой формы колоний, сильное утолщение стенок автозооециев в экзозоне, а также полное или частичное зарастание известковым веществом полости мезозооециев. При этом устья большинства мезозооециев остаются открытыми и лишь некоторые из них частично или полностью зарастают. Ветвистые колонии неотрематопор прикреплены основанием, обрастающим субстрат; встречается явление самообрастания. Виды неотрематопор с наиболее крупными колониями встречены в отложениях позднего живета и раннего карбона. У двух видов (N. schebalinoensis и N. typica), кроме ветвистой, имеется обрастающая форма колоний. В ветвистых колониях экзозона четко обособлена; соотношение экзо- и эндозоны различно. Автозооеции в начале экзозоны резко или постепенно отклоняются к поверхности колонии и открываются овальными, округлыми, иногда петалоидными устьями, расположенными беспорядочно или невыдержанными рядами. Стенки автозооециев в эндозоне тонкие, прямые, изогнутые, иногда волнистые. В экзозоне по мере утолщения стенки приобретают слитную косо- или поперечно-пластинчатую структуру.

Эволюционным изменениям в разной мере подвержены три морфологических признака: расположение диафрагм в автозооециях, количество мезозооециев и количество акантозооециев. По первому признаку раннедевонские и часть среднедевонских (эйфельско-раннеживетские) неотрематопор подразделяются на три группы. У видов первой группы (Neotrematopora celebrata, N. schebalinoensis, N. eifeliensis, N. ariadnae sp. nov., N. alveolata sp. nov., N. pulchra) диафрагмы развивались только в эндозоне или в эндозоне и в начале экзозоны (табл. 1). У видов второй группы (Neotrematopora petaloides, N. leptoclada, N. salairiensis, N. crassiramosa, N. yolkini, N. vulgaris, N. rudnoaltaica sp. nov., N. coriacea, N. daedalea) диафрагмы развивались только в экзозоне или в экзозоне и в верхах эндозоны, а в осевой части колонии отсутствовали. У видов третьей группы (Neotrematopora spinula sp. nov., N. multi, N. cristiformis) диафрагмы развивались по всей колонии. Таким образом, среди ранне-среднедевонских видов по первому признаку (расположению диафрагм в автозооециях) доминируют представители первой и второй групп.

В позднеживетско-турнейское время преобладают виды, у которых диафрагмы развиты по всей ко-

**Таблица 1.** Морфологические признаки видов рода Neotrematopora из эмса, эйфеля и раннего живета Салаира, Горного и Рудного Алтая

| Вид | Диаметр колонии, мм | Ширина экзозоны, мм | Диаметр устьев автозооециев, мм; кол-во на 2 мм | Толщина стенок, мм | Область развития диафрагм, расстояние между ними, мм | Мезозооеции | | | Акантозооеции | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | кол-во | диаметр устьев, мм | расстояние между диафрагмами, мм | диаметр, мм | кол-во вокруг устья автозооеция |
| N. leptoclada Mesentseva, 2000 | 1.2–2.0 | 0.25–0.50 | 0.10–0.15; 4.5–6.5 | 0.02–0.04 | В верхней части эндозоны; редкие (0.07–0.20) | Образующие 1, реже 2 ряда, иногда редкие | 0.04–0.10 | 0.03–0.04, реже 0.07–0.13 | 0.02–0.03 | 3–4 |
| N. multi Mesentseva, 2000 | 3.0–4.5 | 1.25–1.80 | 0.13–0.17; 6–7.5 | 0.03–0.06 | По всей колонии, но более частые в верхах эндозоны и в экзозоне | 1–2 ряда, иногда редкие | 0.06–0.10 | 0.06–0.11 | 0.04–0.06 | 3–5 |
| N. spinula sp. nov. | 0.9–1.4 | 0.22–0.45 | 0.10–0.14; 6–8 | 0.03–0.08 | По всей колонии, но более частые в верхах эндозоны | 1 ряд, реже редкие | 0.04–0.07 | 0.03–0.06 | 0.03–0.06 | 4–5, реже 3 или 6 |
| N. schebalinoensis Mesentseva, 2000 | 1.7–3.0 ветвистые, иногда обрастающие | 0.67–1.12 | 0.14–0.18; 6–7, реже 5.5 или 8 | 0.03–0.10 | В эндозоне (0.07–0.21) | От редких до 1–3 рядов | 0.06–0.10 | 0.04–0.08 | 0.03–0.05 | 6–7, а также между мезозооециями |
| N. celebrata (Jaroshinskaja, 1968) | 1.5–2.5 | 0.50–0.95 | 0.12–0.17; 5–6 | 0.04–0.08 | В эндозоне и в начале экзозоны (0.07–0.21) | 1–2 ряда, иногда редкие | 0.04–0.08 | 0.04–0.08 | 0.02–0.03 | 4–7 |
| N. salairiensis (Morozova, 1961) | 1.5–3.5 | 0.32–0.60 | 0.08–0.15; 5.5–8 | 0.04–0.09 | В верхах эндо- и в начале экзозоны; от 1 до 5 в автозооеции | 1 ряд, скопления | 0.03–0.07, реже до 0.11 | 0.04–0.10 | 0.02–0.04, реже 0.05 | 3–4 |
| N. yolkini Mesentseva, 2000 | 1.4–2.0 | 0.40–0.75 | 0.11–0.17; 3.5–7 | 0.04–0.11 | Единичные в верхах эндозоны и в экзозоне | 1–2, реже 3–4 ряда | 0.02–0.06 | 0.04–0.13 | 0.03–0.05 | 3–6 |

**Таблица 1.** Окончание

| Вид | Диаметр колонии, мм | Ширина экзозоны, мм | Диаметр устьев автозооециев, мм; кол-во на 2 мм | Толщина стенок, мм | Область развития диафрагм, расстояние между ними, мм | Мезозооеции | | | Акантозооеции | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | кол-во | диаметр устьев, мм | расстояние между диафрагмами, мм | диаметр, мм | кол-во вокруг устья автозооеция |
| N. vulgaris Mesentseva, 2000 | 1.6–3.0 | 0.42–0.87 | 0.10–0.14; 5–6.5 | 0.06–0.11 | В верхах эндо- и в начале экзозоны (0.07–0.20) | От редких до 1–2 рядов | 0.04–0.07 | 0.06–0.11 | 0.04–0.05 | 4–5 |
| N. crassiramosa Mesentseva, 2000 | 3.0–6.5 | 0.50–1.00 | 0.11–0.15; 2.5–6.5 | 0.04–0.10 | В верхах эндо- и на 1/2 экзозоны (0.10–0.21) | 1–2, реже 3 ряда, иногда редкие | 0.06–0.11 | 0.04–0.21 | 0.02–0.04 | 3–5 |
| N. rudnoaltaica sp. nov. | 4.0–10.0 | 1.0–4.5 | 0.13–0.25 до 0.32 в пятнах; 5–6.5 | 0.02–0.08 | В верхах эндо- и в экзозоне (0.20–0.50) | 1–2 ряда | 0.04–0.11, реже до 0.14–0.18 | 0.03–0.08 | 0.04–0.07 | 1–2, местами отсутствуют |
| N. alveolata sp. nov. | 1.0–1.6 | 0.42–0.63 | 0.20–0.25; 4.5–5.5 | 0.07–0.11 | В середине эндозоны единичные, в верхах эндозоны и на 1/2 экзозоны до 3–4 на 1 мм | 1 ряд, иногда редкие | 0.04–0.07 | 0.04–0.07 | 0.03–0.04 | 1–3 |
| N. eifeliensis J. Udodov, 2009 | 1.4–2.0 | 0.48–0.68 | 0.10–0.13; 5–7.5 | 0.02–0.04, реже до 0.07–0.10 | В эндозоне и в начале экзозоны (0.14–0.20) | 1–3 ряда | 0.02–0.07 | 0.07–0.10 | 0.03–0.04 | 5–7, иногда 9, а также между мезозооециями |
| N. ariadnae sp. nov. | 3.0–4.5 | 1.0–1.8 | 0.13–0.17; в пятнах 0.18–0.22 до 0.30; 3.5–6.5 | 0.03–0.06, реже до 0.10 | Более частые в верхах эндозоны и начале экзозоны (0.10–0.28) | 1–2 ряда | 0.07–0.17 | 0.02–0.04 | 0.03–0.04 | 4–5, реже 6, а также между мезозооециями |
| N. pulchra J. Udodov, 2009 | 1.5–3.0 | 0.45–1.0 | 0.14–0.22; 6–7 | 0.03–0.04 реже до 0.10 | В эндозоне и на 1/2 экзозоны (0.14–0.22) | Редкие, иногда 1 ряд | 0.07–0.10 | 0.06–0.15 | 0.04–0.07, реже до 0.11 | 4–6 |

лонии (Neotrematopora fruticosa, N. vasilievskiji, N. plena, N. tschuensis, N. typica, N. comperta, N. dzhungarensis, N. flexuosa, N. rara, N. macrospina, N. inusitata, N. shishovae, N. altilis, N. jielingensis, N. nurensis). Виды неотрематопор, у которых диафрагмы развивались лишь в одной из зон колонии, встречаются редко: в живете – N. koksairiensis и N. morozovae, в фамене – N. majuscula, N. baitagensis и N. podunskensis.

По количеству мезозооециев неотрематопоры также делятся на три группы. В раннем девоне, эйфеле и раннем живете доминировала группа видов с многочисленными мезозооециями, образующими несколько рядов вокруг автозооециев (Neotrematopora leptoclada, N. multi, N. salairiensis, N. crassiramosa, N. celebrata, N. schebalinoensis, N. yolkini, N. vulgaris, N. rudnoaltaica sp. nov., N. eifeliensis, N. ariadnae sp. nov.). Значительно реже встречались виды второй группы с немногочисленными мезозооециями, иногда группирующимися в один ряд (Neotrematopora petaloides, N. spinula sp. nov., N. coriacea, N. daedalea, N. alveolata sp. nov., N. pulchra, N. cristiformis). Виды с единичными или редкими мезозооециями, не изолирующими автозооеции, отсутствовали (табл. 1).

В позднем живете, фране и фамене преобладали виды неотрематопор второй группы – с немногочисленными мезозооециями, иногда образующими один ряд вокруг автозооециев (N. vasilievskiji, N. plena, N. tschuensis, N. koksairiensis, N. typica, N. comperta, N. flexuosa, N. morozovae, N. rara, N. inusitata, N. shishovae, N. majuscula, N. podunskensis). Реже встречались виды третьей группы – с единичными или редкими мезозооециями (N. fruticosa, N. macrospina, N. jielingensis, N. altilis). Виды первой группы с многочисленными мезозооециями были единичны: в живете – N. dzhungarensis, в фамене – N. baitagensis, в турне – N. nurensis.

Количество акантозооециев у неотрематопор с течением времени уменьшалось. В раннедевонско-раннеживетское время многочисленными акантозооециями характеризовалось 14 видов (Neotrematopora petaloides, N. leptoclada, N. spinula sp. nov., N. multi, N. salairiensis, N. crassiramosa, N. celebrata, N. schebalinoensis, N. yolkini, N. vulgaris, N. daedalea, N. eifeliensis, N. ariadnae sp. nov., N. pulchra), а единичными или редкими акантозооециями – четыре вида (N. rudnoaltaica sp. nov., N. coriacea, N. alveolata sp. nov., N. cristiformis). Среди позднеживетско-турнейских неотрематопор с многочисленными акантозооециями было восемь видов (N. tschuensis, N. koksairiensis, N. dzhungarensis, N. morozovae, N. rara, N. macrospina, N. shishovae, N. majuscula), а с единичными или редкими акантозооециями – 12 видов (N. fruticosa, N. vasilievskiji, N. plena, N. typica, N. comperta, N. flexuosa, N. inusitata, N. jielingensis, N. altilis, N. baitagensis, N. podunskensis, N. nurensis).

Исследованный фактический материал позволяет высказать предположение о функциях некоторых структурных элементов в колониях неотрематопор. Как известно, мезозооеции и акантозооеции укрепляли колонию и защищали ее поверхность (Астрова, 1978, с. 16–17; Горюнова, 1992, с. 33). Автор предполагает, что функцию укрепления, наряду с другими, выполняли и диафрагмы – прямые или в разной степени изогнутые известковые пластины, пересекающие поперек полость автозооециев. Уменьшение количества мезозооециев и акантозооециев с течением геологического времени могло компенсироваться развитием диафрагм по всей колонии, увеличивая тем самым ее прочность. Кроме того, на образование диафрагм требовалось меньше известковистого вещества, чем на формирование мезозооециев и акантозооециев. Возможно, в этом была одна из причин уменьшения количества данных структурных элементов колоний в ходе эволюции рода Neotrematopora.

Эволюция неотрематопор шла в направлении укрепления колонии, осуществляемого разными путями: за счет изменения диаметра устьев и толщины стенок автозооециев, локализации и количества диафрагм, количества мезозооециев и степени их зарастания. Общее направление эволюции рода Neotrematopora и последовательность смены во времени его видов, позволили наметить несколько филогенетических линий развития раннедевонско-раннеживетских неотрематопор Алтае-Саянской складчатой области.

## ФИЛОГЕНИЯ РАННЕДЕВОНСКО-РАННЕЖИВЕТСКИХ НЕОТРЕМАТОПОР АЛТАЕ-САЯНСКОЙ СКЛАДЧАТОЙ ОБЛАСТИ

Наиболее древним из известных к настоящему времени видов рода Neotrematopora является N. petaloides, распространенный в лохковских отложениях Молдавии и Подолии (Астрова, 1954, 1964). В пределах Алтае-Саянской складчатой области в лохковских отложениях представители неотрематопор не встречены. Вызывают сомнение и сведения о находке неотрематопор в отложениях пражского яруса этого региона. Судя по литературным данным (Астрова, Ярошинская, 1968, с. 57), в отложениях пражского яруса обнаружен один из двух экземпляров вида N. celebrata. Он отобран из “ганинской формации” Северного Алтая (правобережье ключа Ганина, впадающего справа в нижнее течение р. Ануя), которая по современным представлениям более или менее соответствует якушинскому горизонту пражского яруса (Ёлкин, 1968). Других данных о наличии неотрематопор в отложениях пражского яруса Алтае-Саянской складчатой области нет. Второй экземпляр вида N. celebrata был найден А.М. Ярошинской в эмсских отложениях Цен-

трального Алтая (правобережье ручья Куваш, впадающего справа в р. Песчаную).

Нами, несмотря на длительные поиски, остатков неотрематопор (в том числе N. celebrata) в отложениях пражского яруса Северного Алтая и Салаира не обнаружено. В то же время установлено широчайшее распространение N. celebrata в отложениях эмсского яруса. В Центральном Алтае (правобережье ручья Куваш) этот вид распространен в средней подсвите стратотипического разреза барагашской свиты, коррелируемой с беловско-среднешандинскими слоями эмсского яруса Салаира (Удодов, Мезенцева, 2000). Из этого разреза автором было отобрано для монографического изучения 44 колонии этого вида. Они оказались неотличимы от голотипа вида N. celebrata из "ганинской формации" правобережья ключа Ганина. На Салаире этот вид характерен для верхнесалаиркинско-верхнешандинских отложений эмсского яруса окрестностей г. Гурьевска, где было обнаружено 38 колоний (обн. Б-819, слои 21–25; обн. Б-8331, слои 1–5; Стратотипические..., 1986, 1987). Автор считает, что вследствие мелкоблокового строения участка ключа Ганина Ярошинская ошибочно отнесла к "ганинской формации" пражского яруса отложения эмсского яруса, содержащие остатки N. celebrata.

Наиболее древние виды неотрематопор Алтае-Саянской складчатой области – N. leptoclada, N. multi, N. spinula sp. nov. – обнаружены в нижнесалаиркинских слоях нижнего эмса Салаира. Наибольшее сходство с N. petaloides имеет N. leptoclada, существовавшая в Салаирском палеобассейне с раннесалаиркинского по беловское время. У обоих видов устья автозооециев сходны по величине их диаметра, большую часть ветвистых колоний занимает эндозона, в верхней части которой развиты редкие диафрагмы (Мезенцева, 2000). Однако у N. leptoclada более тонкие стенки, более многочисленные мезозооэции, образующие один, иногда два ряда; акантозооэции более редкие, мелкие (табл. 1).

В Салаирском палеобассейне в течение салаиркинского времени от N. leptoclada, вероятно, произошли три ветви неотрематопор (рис. 1). Развитие первой ветви начинается в раннесалаиркинское время, по-видимому, в последовательности N. leptoclada ⟶ N. multi ⟶ N. spinula sp. nov. У этих видов в ходе эволюции увеличивалась толщина стенок автозооециев, диафрагмы развивались по всей колонии, а количество мезозооециев уменьшалось (табл. 1). N. multi характеризует ранне-среднесалаиркинские слои, N. spinula sp. nov. – ранне-позднесалаиркинские. В более молодых отложениях эти виды не обнаружены.

В среднесалаиркинское время начинается развитие второй ветви неотрематопор: N. leptoclada ⟶ ⟶ N. salairiensis ⟶ N. yolkini ⟶ N. alveolata sp. nov. (рис. 1). У видов этой ветви в ходе эволюции многократно менялись пути укрепления колонии. При переходе от N. leptoclada к N. alveolata sp. nov. диафрагмы развивались не только в эндозоне, но и в экзозоне, однако их количество при этом постепенно уменьшалось до единичных (табл. 1). С другой стороны, укрепление колоний происходило за счет возрастания толщины стенок автозооециев и количества мезозооециев, число рядов которых менялось от одного до четырех (кроме N. alveolata sp. nov.). Усиливалась степень зарастания мезозооециев известковым веществом, максимум которого наблюдается у N. yolkini. У N. alveolata sp. nov. количество мезозооециев (один ряд, местами редкие), как и степень их зарастания, уменьшились. По-видимому, у данного вида прочность колонии обеспечивалась уменьшением диаметра колонии при увеличении диаметра автозооециев и толщины стенок.

Вид N. salairiensis широко распространен в верхней части салаиркинского и в средней части шандинского горизонтов окрестностей г. Гурьевска. Во время беловско-шандинской трансгрессии этот вид, вероятно, проник в Горный Алтай. Волкова (1974) обнаружила N. salairiensis в юго-восточной его части (бассейн среднего течения р. Чуи, междуречье рр. Кызыл-Чина и Даи) в отложениях даянской свиты эмсского яруса, коррелируемой с шандинским горизонтом Салаира. N. yolkini характеризует верхнюю часть шандинского горизонта, а N. alveolata sp. nov. – пестеревские слои мамонтовского горизонта Салаира.

В позднесалаиркинское время в Салаирском палеобассейне начинается развитие третьей ветви неотрематопор: N. leptoclada ⟶ N. crassiramosa ⟶ ⟶ N. vulgaris (рис. 1). У близкородственных видов N. crassiramosa и N. vulgaris диафрагмы развиваются не только в верхней части эндозоны, но и в экзозоне, увеличивается толщина стенок; количество мезозооециев меняется мало, но диаметр их устьев уменьшается (см. табл. 1). Мшанки N. vulgaris встречены только в Салаирском палеобассейне в средне- и верхнешандинских отложениях. Вид N. crassiramosa, широко распространенный в Салаирском палеобассейне с позднесалаиркинского времени (Мезенцева, 2000), в шандинское время проникает в Горноалтайский палеобассейн. Остатки колоний этого вида обнаружены нами в средней подсвите стратотипа барагашской свиты в правобережье ручья Куваш и в мукурчергинской свите по ключу Ганина.

В Рудном Алтае в известняках влангальевских слоев, по-видимому, коррелируемых с верхнешандинскими слоями Салаира, нами обнаружен вид N. rudnoaltaica sp. nov., имеющий некоторое сходство с N. crassiramosa, но характеризующийся меньшей толщиной стенок автозооециев, меньшим количеством диафрагм и мезозооециев. Это, возможно, компенсировалось увеличением диаметра устьев автозооециев и мезозооециев. Происхождение N. rudnoaltaica sp. nov. от N. crassiramosa проблема-

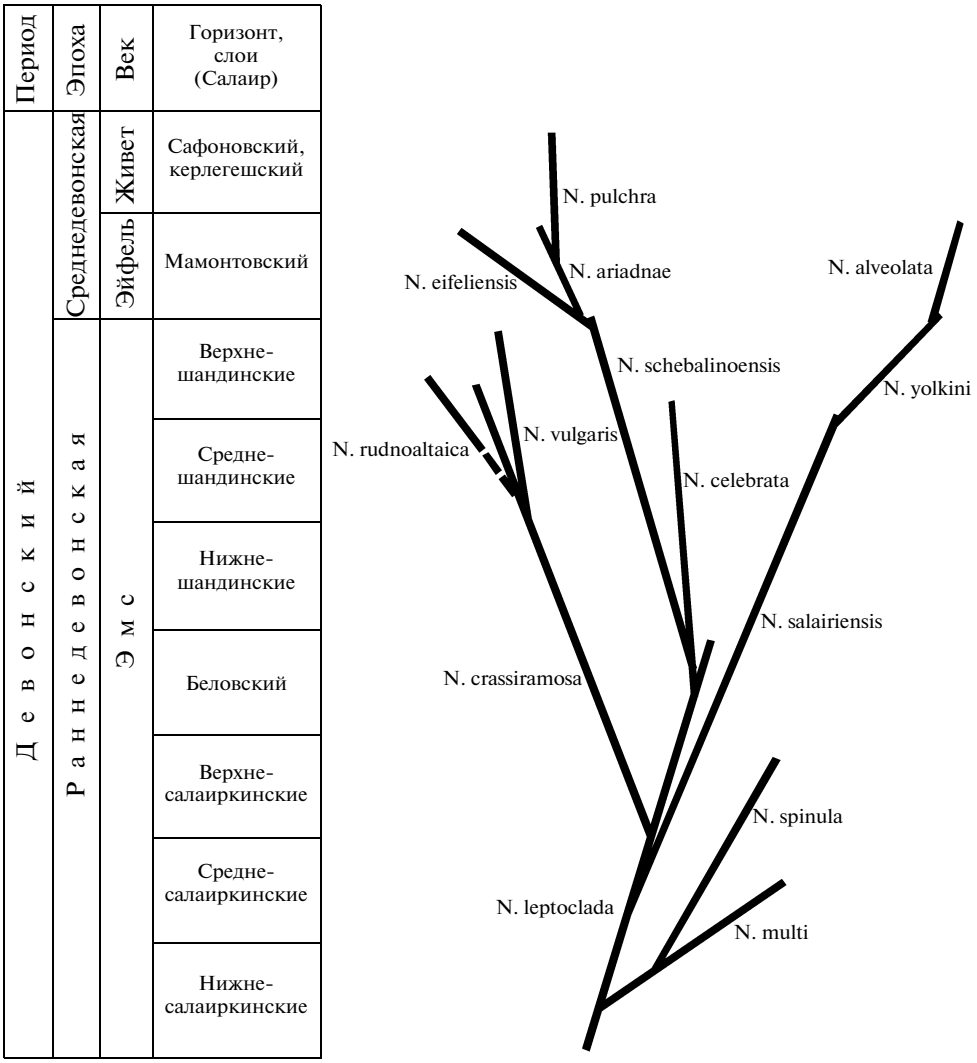



**Рис. 1.** Схема эволюции и стратиграфического распространения неотрематопор Алтае-Саянской складчатой области.

тично, поскольку их ареалы пространственно разобщены.

Начало четвертой ветви эволюции неотрематопор (рис. 1) было положено проникновением N. leptoclada из Салаирского палеобассейна в Горноалтайский в ходе среднеэмсской трансгрессии. Остатки колоний N. leptoclada удовлетворительной сохранности обнаружены нами в сильно измененных песчаниках Кондратьевской сопки, описанных Л.Л. Халфиным (1948, с. 49-62) в качестве "кондратьевской формации", вероятно, соответствующей низам средней подсвиты стратотипа барагашской свиты. У видов четвертой ветви (N. leptoclada ⟶ ⟶ N. celebrata ⟶ N. schebalinoensis) происходит увеличение толщины стенок, количества диафрагм и развитие их по всей эндозоне; количество мезозооециев не меняется, но расположены они неравномерно.

Во время беловско-шандинской трансгрессии N. celebrata и N. schebalinoensis проникают из Горноалтайского палеобассейна в Салаирский. Остатки колоний этих видов обнаружены в разрезах окрестностей г. Гурьевска. Здесь N. schebalinoensis дает начало дополнительной ветви неотрематопор: N. schebalinoensis ⟶ N. eifeliensis ⟶ N. ariadnae sp. nov. ⟶ N. pulchra (рис. 1). У данных видов при сохранении толстых стенок автозооециев, количество мезозооециев уменьшается, несколько сокращается и количество диафрагм, развивавшихся уже до середины экзозоны (табл. 1). Виды N. celebrata и N. schebalinoensis вымирают в позднешандинское время. N. eifeliensis и N. ariadnae sp. nov. широко распространены в раннемамонтовское (малосалаиркинское) время (ранний эйфель). N. pulchra появляется в малосалаиркинское время и вымирает в конце сафоновского (ранний живет).

Проведенный автором сравнительный анализ исторического развития эмсско-раннеживетских видов рода Neotrematopora Алтае-Саянской складчатой области показал, что эволюция этого рода проходила значительно сложнее обобщенного пути, наметившегося при сравнении видового состава раннедевонско-раннеживетского и позднеживетско-турнейского комплексов неотрематопор Земного шара. Укрепление колонии в каждом отдельном случае, в зависимости от внутренних и внешних факторов, происходило по-разному, а общая закономерность – уменьшение числа мезозооециев, компенсируемое развитием диафрагм по всей колонии – проявилась на достаточно большом отрезке геологического времени. В целом, изложенный материал о многовариантном способе укрепления колоний ранне-среднедевонских неотрематопор хорошо согласуется с общими представлениями о многовариантной эволюции органического мира.

В других районах Северо-Восточной Евразии неотрематопоры появились позднее. В конце эмса – начале эйфеля они проникли в Монголию (Морозова и др., 2003), в живетском веке – в Минусинские котловины, Казахстан и на северную окраину Кузбасса. Во франском веке представители рода Neotrematopora появились в Китае, а в турнейском веке каменноугольного периода – в Забайкалье.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

## ОТРЯД TREPOSTOMIDA

## ПОДОТРЯД HALLOPORINA

### СЕМЕЙСТВО TREMATOPORIDAE MILLER, 1889

### Род Neotrematopora Morozova, 1961

**Neotrematopora spinula Mesentseva, sp. nov.**

Табл. V, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида spinula *лат.* – шипик.

Голотип – КузГПА, № 8/1; Салаирский кряж, окрестности г. Гурьевск, железнодорожная выемка восточнее виадука автомобильной дороги Белово–Гурьевск; нижний девон, эмсский ярус, салаиркинский горизонт.

Описание. Колонии ветвистые диаметром 0.90–1.40 мм, прикрепляющиеся обрастающим основанием. Встречается самообрастание; толщина слоя – 0.25–0.63 мм. Автозооеции постепенно отклоняются к поверхности, но в большей части экзозоны перпендикулярны ей; ширина экзозоны 0.22–0.45 мм. Устья автозооециев овальной, реже круглой формы, диаметром 0.10–0.14 мм, образующие продольные ряды; на 2 мм в ряду насчитывается 6–8 устьев. Стенки автозооециев в эндозоне тонкие, местами волнистые; в экзозоне – слитные, косопластинчатые, толщиной 0.03–0.08 мм. Диафрагмы в автозооециях тонкие, прямые или слабовогнутые. В колониях с хорошо выраженной экзозоной заметна неравномерность развития диафрагм: в осевой части эндозоны расстояние между диафрагмами 0.18–0.42 мм, а в верхней части эндозоны и в экзозоне 0.07–0.20 мм. Устья мезозооециев округленно-многоугольные, диаметром 0.04–0.07 мм. Из-за маленьких размеров мезозооеции обычно зарастают известковым веществом по всей длине, но при этом их устья зарастают частично или открыты. Мезозооеции почкуются в начале экзозоны и одним рядом изолируют автозооеции; местами мезозооеции редкие (4–6 вокруг автозооеция). Диафрагмы в мезозооециях прямые, утолщенные, располагаются на расстоянии 0.03–0.06 мм друг от друга; в начале экзозоны мезозооеции четковидные. Акантозооеции диаметром 0.028–0.060 мм почкуются в начале экзозоны, располагаясь по 4–5, реже 3 или 6 вокруг автозооеция.

Сравнение. От N. multi Mesentseva, 2000 новый вид отличается мелкими колониями с узкой экзозоной, мелкими, расположенными продольными рядами устьями автозооециев, более мелкими мезозооециями, обычно образующими один ряд между автозооециями и большим количеством акантозооециев (4–5 вокруг автозооеция). От N. eifeliensis Udodov, 2009 отличается почкованием акантозооециев в начале экзозоны, меньшим количеством мезозооециев, образующих не более одного ряда, а также крупными акантозооециями. От N. tschuensis (Nekhoroshev, 1948) отличается большими размерами устьев автозооециев (на 2 мм приходится 6–8 устьев), крупными акантозооециями, а также более частыми мезозооециями.

Распространение. Нижний девон, эмсский ярус, салаиркинский горизонт, Салаирский кряж.

Материал. Кроме голотипа – 69 экз. (199 шлифов) из 5 разрезов окрестностей г. Гурьевска (Салаирский кряж).

**Neotrematopora rudnoaltaica Mesentseva, sp. nov.**

Табл. V, фиг. 2

Название вида от Рудного Алтая.

Голотип – КузГПА, № 8/2; Рудный Алтай, окрестности г. Змеиногорск, Мельничные сопки; нижний девон, эмсский ярус, мельничная свита, влангальевские слои.

Описание. Колонии ветвистые диаметром 4–7.5 мм; ширина экзозоны составляет 1.0–2.0 мм. Автозооеции в эндозоне располагаются вертикально, а в начале экзозоны резко отклоняются к поверхности, однако граница между зонами плохо выражена из-за почкования мезозооециев в верхней части эндозоны. Устья автозооециев расположены беспорядочно; диаметр круглых устьев 0.13–0.21 мм, длина овальных и округло-овальных устьев 0.15–0.25 мм, иногда до 0.32 мм. На 2 мм насчитывается 5–6.5, иногда 4.5 устьев автозооециев. Стен-

ки автозооециев в эндозоне прямые, тонкие; в экзозоне утолщаются до 0.02–0.08 мм и приобретают слитную косопластинчатую структуру. Диафрагмы в автозооециях прямые, тонкие, развитые в верхах эндозоны и в экзозоне на расстоянии 0.12–1.00 мм; в осевой части эндозоны отсутствуют. Устья мезозооециев округленно-многоугольные, диаметром 0.04–0.11 мм, реже до 0.18 мм. Мезозооеции почкуются в начале экзозоны и в верхах эндозоны, изолируя автозооеции одним, реже двумя рядами. Диафрагмы в мезозооециях утолщенные, расположенные обычно на расстоянии 0.03–0.08 мм; в верхней части эндозоны мезозооеции четковидные, а диафрагмы развиты на расстоянии 0.06–0.08 мм. Вокруг автозооеция насчитывается по 1–2 акантозооеция диаметром 0.04–0.07 мм; у некоторых автозооециев – отсутствуют.

Сравнение. От N. crassiramosa Mesentseva, 2000 новый вид отличается большим диаметром устьев автозооециев, акантозооециев и меньшим количеством последних (один, реже два вокруг автозооеция). От N. coriacea Kopaevich, 1984 отличается меньшим количеством устьев автозооециев (5–6 на 2 мм), большим количеством мезозооециев, образующих один – два ряда между автозооециями, а также почкованием мезозооециев в верхах эндозоны и в начале экзозоны.

Материал. Кроме голотипа, 8 экз. (72 шлифа) из стратотипического разреза влангальевских слоев (окрестности г. Змеиногорска, Рудный Алтай).

**Neotrematopora ariadnae Mesentseva, sp. nov.**

Табл. V, фиг. 3

Название вида в память бриозоолога Ариадны Михайловны Ярошинской.

Голотип – КузГПА, № 8/3; Салаирский кряж, окрестности г. Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфельский ярус, мамонтовский горизонт, малосалаиркинские слои.

Описание. Колонии ветвистые диаметром 3.0–4.5 мм со слоями самообрастания; толщина слоя 0.25–0.90 мм. В начале экзозоны автозооеции резко отклоняются к поверхности; ширина экзозоны 1.0–1.8 мм. Имеются слабо выраженные пятна, образованные мегазооециями. Устья автозооециев петалоидные, диаметром 0.13–0.17 мм, а в пятнах – 0.18–0.22 мм, изредка до 0.30 мм; на 2 мм в разных направлениях насчитывается 3.5–6.5 устьев автозооециев. Стенки автозооециев в экзозоне слитные, косопластинчатые, утолщенные до 0.03–0.06 мм, реже до 0.10 мм. Диафрагмы в автозооециях тонкие, прямые, слабовогнутые, развитые в верхах эндозоны и начале экзозоны на расстоянии 0.10–0.28 мм друг от друга (на 1 мм приходится 4–6, реже 8 диафрагм); в осевой части эндозоны редкие (на 1 мм 1–3 диафрагмы), а на большей части экзозоны – отсутствуют. Мезозооеции, в различной степени зарастающие известковым веществом, почкуются в начале экзозоны, изолируя автозооеции одним или двумя рядами. Диаметр округленно-многоугольных устьев мезозооециев варьирует от 0.02–0.08 мм до 0.07–0.24 мм. Диафрагмы в мезозооециях обильные, развитые на расстоянии 0.02–0.04 мм (на 1 мм насчитывается 20–23, реже 15 диафрагм); в начале экзозоны мезозооеции четковидные (расстояние между диафрагмами увеличивается до 0.06–0.10 мм). Акантозооеции диаметром 0.03–0.04 мм почкуются в начале экзозоны и располагаются по 4–5, реже 6 вокруг автозооеция, сильно вдаваясь в устье, а также в стенках мезозооециев.

Сравнение. Новый вид отличается от N. eifeliensis Udodov, 2009 толстоветвистыми колониями с диафрагмами в верхах эндозоны и начале экзозоны, более крупными устьями автозооециев и мезозооециев, образующих один или два ряда вокруг автозооециев, а также меньшим числом акантозооециев, почкующихся в начале экзозоны; от N. pulchra Udodov, 2009 отличается наличием пятен, образованных мегазооециями, многочисленными крупными мезозооециями с более частыми диафрагмами, а также мелкими акантозооециями (диаметром 0.03–0.04 мм).

Материал. Кроме голотипа, 36 экз. (142 шлифа) из Малосалаиркинского карьера (окрестности г. Гурьевск, Салаирский кряж).

**Neotrematopora alveolata Mesentseva, sp. nov.**

Табл. V, фиг. 4

Название вида от alveolatus *лат.* – ячеистый.

Голотип – КузГПА, № 8/4; Салаирский кряж, окрестности г. Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфельский ярус, мамонтовский горизонт, пестеревские слои.

Описание. Колонии ветвистые диаметром 1.0–1.6 мм. Экзозона хорошо выражена, шириной 0.42–0.63 мм. Автозооеции в эндозоне расположены косо, а в большей части экзозоны – перпендикулярно поверхности. Устья автозооециев круглые, округло-овальные, овальные, реже петалоидные, расположенные беспорядочно, реже – образующие короткие продольные ряды. Диаметр устьев автозооециев 0.20–0.25 мм, иногда до 0.32 мм; на 2 мм насчитывается 4.5–5.5 устьев. Толщина стенок автозооециев в экзозоне 0.07–0.11 мм, структура слитная, поперечнопластинчатая. Диафрагмы в автозооециях прямые, тонкие; в осевой части эндозоны единичные, в верхах эндозоны и в экзозоне на 1 мм приходится 3–4 диафрагмы (иногда единичные). Мезозооеции почкуются в начале экзозоны и образуют один ряд, изолирующий автозооеции; иногда

автозооэции соприкасаются. Устья мезозооэциев овальные, округлые, иногда щелевидные, диаметром 0.04–0.07 мм. Диафрагмы в мезозооэциях утолщенные, сближенные у поверхности; расстояние между диафрагмами варьирует от 0.04 до 0.07 мм. Крупные мезозооэции зарастают известковым веществом в различной степени, а мелкие – полностью. Акантозооэции диаметром 0.03–0.04 мм почкуются в начале экзозоны по 1–3 вокруг автозооэция. Некоторые акантозооэции развиваются во внутренних стенках автозооэциев, придавая устьям петалоидный характер.

Сравнение. От N. tschuensis (Nekhoroshev, 1948) новый вид отличается большим диаметром устьев автозооэциев, меньшим количеством их на 2 мм, а также меньшим количеством акантозооэциев и более частыми мезозооэциями.

Распространение. Средний девон, эйфельский ярус, мамонтовский горизонт, пестеревские слои; Салаир; живетский ярус, низы каменевской свиты; Рудный Алтай.

Материал. Кроме голотипа, 7 экз. (16 шлифов) из Малосалаиркинского карьера (окрестности г. Гурьевск, Салаирский кряж) и 1 экз. (3 шлифа) из разреза по правому борту р. Золотуха у бывшего пос. Горюново (Рудный Алтай).

Автор искренне благодарен Л.А. Висковой и Р.В. Горюновой за ценные рекомендации и замечания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Ариунчимэг Я.* Первые находки фаменских мшанок в Монголии // Палеонтол. журн. 2000. № 1. С. 45–48.

*Астрова Г.Г.* Верхнесилурийские мшанки Молдавии // Геол. сб. Львовск. геол. об-ва. 1954. № 1. С. 128–215.

*Астрова Г.Г.* Мшанки борщовского и чортковского горизонтов Подолии. М.: Изд-во АН СССР, 1964. 52 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 98).

*Астрова Г.Г.* История развития, система и филогения мшанок отряда Trepostomata. М.: Наука, 1978. 240 с. (Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. Т. 169).

*Астрова Г.Г., Ярошинская А.М.* Раннедевонские и эйфельские мшанки Салаира и Горного Алтая // Нов. матер. по стратиграфии и палеонтологии нижнего и среднего палеозоя Западной Сибири. Томск, 1968. С. 47–62.

*Волкова К.Н.* Девонские мшанки Юго-Восточного Алтая. М.: Наука, 1974. 181 с.

*Волкова К.Н.* Трематопориды (мшанки) Минусинской котловины // Биостратиграфия девона и карбона Сибири. Новосибирск: Наука СО, 1975. С. 55–58.

*Горюнова Р.В.* Морфология и система палеозойских мшанок. М.: Наука, 1992. 168 с.

*Елкин Е.А.* Трилобиты (дехеноллиды) и стратиграфия нижнего и среднего девона юга Западной Сибири. М.: Наука, 1968. 154 с.

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

*Копаевич Г.В.* Атлас мшанок ордовика, силура и девона Монголии. М.: Наука, 1984. 164 с. (Тр. ССМПЭ. Вып. 22).

*Мезенцева О.П.* Новые виды рода Neotrematopora (мшанки) из эмсских отложений (нижний девон) Салаира и Горного Алтая (юг Западной Сибири) // Новости палеонтологии и стратиграфии. Прил. журн. Геол. и геофиз. 2000. Т. 41. Вып. 2–3. С.61–71.

*Морозова И.П.* Девонские мшанки Минусинских и Кузнецкой котловин. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 172 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 86).

*Морозова И.П., Горюнова Р.В., Ариунчимэг Я.* Палеонтология Монголии. Мшанки. М.: Наука, 2003. 168 с.

*Нехорошев В.П.* Девонские мшанки Алтая. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 172 с. (Палеонтология СССР. Т. 3. Ч. 2. Вып. 1).

Опорные разрезы девона Рудного Алтая и граница среднего и верхнего девона // Путевод. полевой экскурсии VI выезд. сесс. Девонской комиссии Межвед. стратиграфического комитета России. Змеиногорск: ОАО “Рудно-Алтайская экспедиция”, 2000. 75 с.

*Попеко Л.И.* Карбон Монголо-Охотского орогенного пояса. Владивосток: Дальнаука, 2000. 124 с.

Стратотипические разрезы нижнего и среднего девона Салаира. Теленгитский надгоризонт: терригенно-карбонатные фации. Новосибирск: Изд-во ИГиГ СО АН СССР, 1986. 143 с.

Стратотипические разрезы нижнего и среднего девона Салаира. Теленгитский надгоризонт: карбонатные фации. Новосибирск: Изд-во ИГиГ СО АН СССР, 1987. 193 с.

*Троицкая Т.Д.* Мшанки // Стратиграфия и фауна палеозойских отложений хребта Тарбагатай (ордовик, силур, девон, нижний карбон). М.: Госгеолтехиздат, 1963. С. 209–231.

*Троицкая Т.Д.* Девонские мшанки Казахстана. М.: Недра, 1968. 237 с.

*Удодов Ю.В.* Эйфельско-раннеживетские мшанки семейства Trematoporidae восточного склона Салаирского кряжа // Природа и экономика Западной Сибири и сопредельных территорий. Т. 1. Геол. и палеонтол. Матер. Всерос. конфер. Новокузнецк: Изд-во КузГПА, 2009. С. 118–125.

*Удодов В.П., Мезенцева О.П.* Стратотип барагашской свиты как эталонный разрез эмсского яруса Центрального Алтая // Природа и экономика Кузбасса. Вып. 8. Новокузнецк: Изд-во НГПИ, 2000. С. 19–36.

*Халфин Л.Л.* Фауна и стратиграфия девонских отложений Горного Алтая // Изв. Томск. политехн. ин-та. 1948. Т. 65. Вып. 1. С. 1–464.

*Шейнманн Ю.М.* Trepostomata из среднего девона Минусинского уезда Енисейской губернии // Изв. Геол. ком. 1926. Т. 44. № 10. С. 917–934.

*Yang J., Hu Z., Xia F.* Bryozoans from Late Devonian and Early Carboniferous of Central Hunan // Palaeontol. Sin. 1988. V. 174. № 23. P. 1–197.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1. Neotrematopora spinula sp. nov., голотип КузГПА, № 8/1: 1а – продольное сечение (×50), 1б – тангенциальное сечение (×50); Салаирский кряж, Гурьевск; нижний девон, эмс, салаиркинский горизонт.

Фиг. 2. Neotrematopora rudnoaltaica sp. nov., голотип КузГПА, № 8/2: 2а – тангенциальное сечение (×50), 2б – продольное сечение (×12); Рудный Алтай, Змеиногорск, Мельничные сопки; нижний девон, эмс, мельничная свита, вланга-льевские слои.

Фиг. 3. Neotrematopora ariadnae sp. nov., голотип КузГПА, № 8/3: 3а – продольное сечение (×30), 3б – тангенциальное сечение (×50); Салаирский кряж, Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфель, мамонтовский горизонт, малосалаиркинские слои.

Фиг. 4. Neotrematopora alveolata sp. nov., голотип КузГПА, № 8/4: 4а – тангенциальное сечение (×50), 4б – продольное сечение (×30); Салаирский кряж, Гурьевск, Малосалаиркинский карьер; средний девон, эйфель, мамонтовский горизонт, пестеревские слои.

# Some Evolutionary Features of Bryozoans of the Genus *Neotrematopora* Morozova and New *Neotrematopora* Species from the Devonian of the Salair Ridge and Rudnyi Altai (Russia)

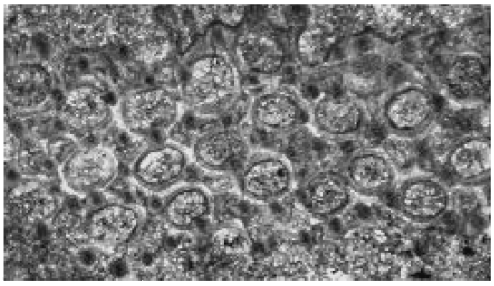
**O. P. Mezentseva**

The evolution of the *Neotrematopora* species is shown to trend in the direction of developing stronger colonies, implemented in different ways: through changes in the diameter of apertures and thickness of walls of autozooecia, changes in the location and number of diaphragms, number of acanthozooecia and mesozooecia, and the degree to which the latter are filled. An increased development of some structural elements of the colony was compensated for by a decrease in the role of others. Based on the general direction of evolution in the genus *Neotrematopora* and the succession of its species changing each other in time, several phylogenetic lines in the development of the Early Devonian–Early Givetian *Neotrematopora* species in the Altai–Sayan folded region are outlined. During the Middle Emsian transgression the species of the Salair paleobasin invaded Gornyi Altai, and those of the Gornyi Altai invaded the Salair. New species from the Emsian (*N. spinula* sp. nov.) and Eifelian (*N. alveolata* sp. nov., *N. ariadnae* sp. nov.) stages of the Salair Ridge and from the Emsian Stage (*N. rudnoaltaica* sp. nov.) of Rudnyi Altai are described.

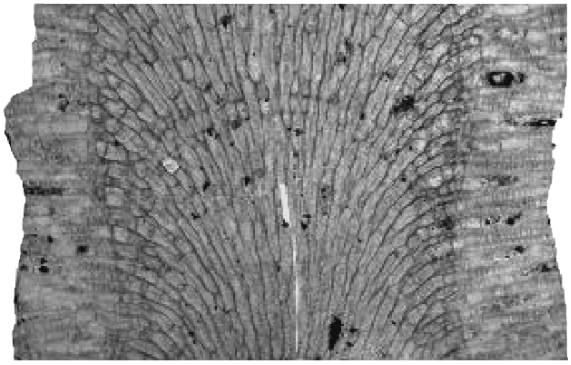
*Keywords*: evolutionary features, Bryozoans, new *Neotrematopora* species, Devonian, Salair Ridge, Rudnyi Altai.

Таблица V

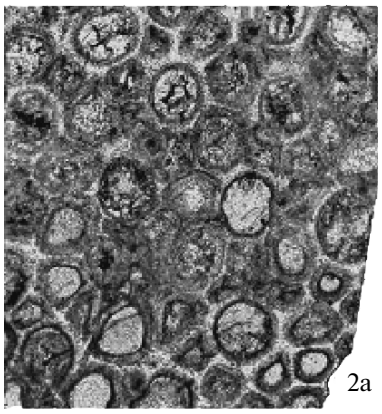
1а



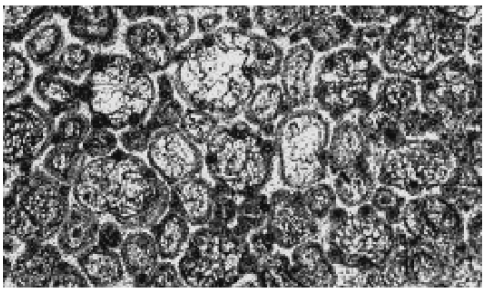
1б



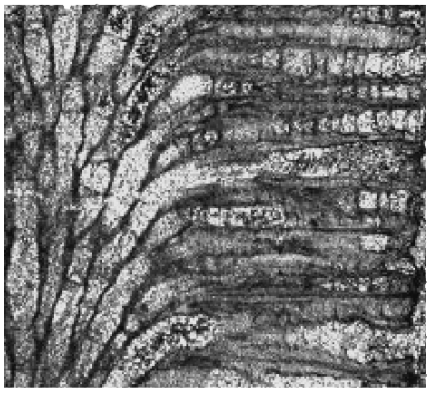
2б



2а

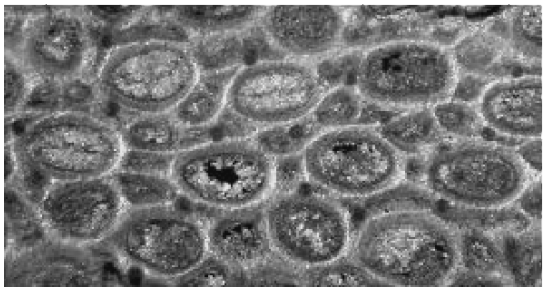


3б



3а

4б



4а

*ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 61–68*

*УДК 595.73:551.761.1(571:5)*

# НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ GRYLLOBLATTIDA (INSECTA) ИЗ МЕЖТРАПОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ТУНГУССКОГО БАССЕЙНА СИБИРИ

**© 2011 г. Д. С. Аристов**

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

*e-mail: danil_aristov@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.12.2010 г.
Принята к печати 24.01.2011 г.

Из триасовых отложений Тунгусского бассейна описаны новые гриллоблаттидовые насекомые (Grylloblattida): Chauliodites eskovi sp. nov. (Chaulioditidae) из местонахождения Нирунгдакан-1, Shurabia lukashevichae sp. nov. и Sh. bashkuevi sp. nov. (Geinitziidae) из местонахождения Нижняя Люлюикта-1, Megakhosarodes shcherbakovi sp. nov. (Megakhosaridae) и Protoblattogryllus vittatus sp. nov. (Blattogryllidae) из местонахождения Анакит-3. Переописан Chauliodites durus (Aristov, 2003) (Chaulioditidae) из местонахождения Анакит-1.

Гриллоблаттидовые найдены в межтрапповых отложениях лебедевского, хунгтукунского и путоранского горизонтов Тунгусского бассейна (Среднесибирское плоскогорье, Красноярский край, Эвенкийский н.о., Эвенкийский р-н). Сборы экспедиции лаборатории артропод ПИН в 2010 г. дали новый материал и расширили список местонахождений гриллоблаттидовых в Тунгусском бассейне. Горизонты и свиты даны по Г.Н. Садовникову и Э.Ф. Орловой (1995), отнесение местонахождений к свитам – по Садовникову (лич. сообщ.). Возраст этих отложений остается дискуссионным. Некоторые исследователи относят эти отложения к верхней перми (Мейен, 1992; Садовников, Орлова, 1994). Последние авторы относят тутончанский и лебедевский горизонты к вятскому ярусу, а хунгтукунский и путоранский горизонты – к "таймырскому", терминальному ярусу перми. Однако во всех официально утвержденных стратиграфических схемах эти отложения относятся к триасу. В этой связи нами принимается корреляция межтрапповых отложений с отложениями Кузнецкого бассейна и МСШ, предложенная Н.К. Могучевой и В.В. Кругловых (2009). В соответствии с этой схемой низы двурогинского (=лебедевского) горизонта соответствует верхам индского и низам оленекского ярусов, верхи двурогинского горизонта (=хунгтукунского) и низы путоранского–оленекскому, а верхи путоранского – низам анизийского яруса.

Наиболее древние гриллоблаттидовые в межтрапповых отложениях найдены в местонахождении **Дегигли-1** (=Дежгли; колл. ПИН, № 2716; левый берег р. Дегигли (левый приток Н. Тунгуски в 90 км выше Туры) в 6 км выше устья; корвунчанская серия, лебедевский горизонт, учамская свита, верхнеучамская подсвита). Помимо одного остатка неясного положения, найден один остаток ?Chaulioditidae. К более молодым отложениям лебедевского горизонта относятся местонахождения на р. Н. Тунгуска около устья р. Анакит (корвунчанская серия, лебедевский горизонт, чичиканская свита). Помимо насекомых, в этих местонахождениях найдены остатки растений, конхостраки, остракоды, остатки рыб и амфибий (Орлова, 1999). В местонахождении **Анакит-1** (колл. ПИН, № 2361; левый берег р. Н. Тунгуска, ниже по течению от устья р. Анакит) доминируют жуки, найдены единичные тараканы и гриллоблаттиды [Chaulioditidae: Chauliodites durus (Aristov, 2003) (Аристов, 2003)]. В местонахождении **Анакит-2** (колл. ПИН, № 3061; левый берег р. Н. Тунгуска в 3 км северо-западнее устья р. Анакит), помимо доминирующих жуков, найден один остаток Ch. ?eskovi sp. nov. В местонахождении **Анакит-3** (колл. ПИН, № 5381; правый берег р. Н. Тунгуска в 3 км восточно-юго-восточнее устья р. Анакит) найдено около 340 остатков насекомых. Среди них доминируют Coleoptera, немногочисленны Homoptera, Blattida, Grylloblattida и Orthoptera. К гриллоблаттидовым относятся 13 остатков, составляющих около 4% остатков насекомых, из которых восемь можно определить до семейства. Доминируют Chaulioditidae (шесть остатков), относящиеся к Ch. ?eskovi sp. nov., а Megakhosaridae (Megakhosarodes shcherbakovi sp. nov.) и Blattogryllidae (Protoblattogryllus vittatus sp. nov.) составляют по одному остатку каждое.

К более молодым оленекским отложениям относится местонахождение **Хунгтукун-2** (колл. ПИН, № 5382; правый берег р. Н. Тунгуска в 4.9 км восточно-юго-восточнее устья р. Хунгтукун; корвунчанская серия, основание хунгтукунского горизонта, пирдинская свита). Помимо насекомых, здесь най-

дены остатки растений, конхостраки и остракоды (Орлова, 1999). Из девяти остатков гриллоблаттид четыре принадлежат двум разным Chaulioditidae (в т.ч. Ch. ? eskovi sp. nov.), остальные до семейства не определяются. Гриллоблаттиды также найдены в оленекском местонахождении **Нижняя Люлюикта-1** (колл. ПИН, № 2402; левый берег р. Н. Тунгуска, в 3.2 км западно-юго-западнее устья р. Н. Люлюикта; корвунчанская серия, верхи двурогинского или низы путоранского горизонта, холокитская свита). Гриллоблаттиды представлены Shurabia lukashevichae sp. nov., Sh. bashkuevi sp. nov. (Geinitziidae) и четырьмя неопределимыми до семейства остатками.

Наиболее молодым межтрапповым местонахождением гриллоблаттидовых является нижнеанизийский **Нирунгдакан-1** (= Тура; колл. ПИН, № 3193; бассейн р. Н. Тунгуска в 33 км восточно-юго-восточнее поселка Тура, левый берег р. Нирунгдакан в 10 км от устья; путоранская серия, путоранский горизонт, агитканская свита). Найден единственный представитель Grylloblattida – Ch. eskovi sp. nov.

С отложениями лебедевского горизонта коррелируются отложения кедровских слоев Кузнецкого бассейна (Могучева, Кругловых, 2009). К последним относятся отложения местонахождения **Бабий Камень** (Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, правый берег р. Томь в 10 км ниже по течению от г. Усть-Нарык; нижний триас, индский ярус, мальцевская серия, мальцевская свита, кедровские слои (основная масса насекомых) и сосновская свита (единичные находки); Щербаков и др., 2002). Гриллоблаттидовые составляют 20% насекомых и представлены доминирующими Chaulioditidae [Lemmatophoropsis sibirica G. Zalessky, 1935, Chaulioditidae incertae sedis (небольшой фрагмент крыла), Chauliodites costalis (Martynov, 1936), Ch. ramosus (Aristov, 2003), Ch. cancellatus (Aristov, 2003), Paratomia pectinata Aristov, 2003 (Zalessky, 1935; Мартынов, 1936; Аристов, 2003)] и одним отпечатком Geinitziidae [Shurabia annosa Aristov, 2004 (Аристов, 2004)]. Фауна гриллоблаттидовых Бабьего Камня отличается от Анакита-3 наличием Geinitziidae, отсутствием Megakhosaridae и Blattogryllidae и большей долей гриллоблаттид среди насекомых.

Более древними, чем лебедевские, являются фауны гриллоблаттидовых вохминской свиты Кичменгородецкого р-на Вологодской обл. (Недуброво и Ентала) и яман-усской свиты Южной Монголии (Яман-Ус). Возраст недубровской пачки вохминской свиты остается дискуссионным. Ряд авторов относят отложения этой пачки к низам индского яруса (Щербаков, 2008; Лозовский, 2010), тогда как другие рассматривают всю свиту в качестве “переходных слоев” (Карасев, 2009). За нижнюю границу триаса принято считать появление конодонтов Hindeodus parvus (Yin, 1996). Их появление коррелируется в вохминской свите с границей асташихинской и рябинской пачек, а недубровская пачка расположена ниже этой границы (Лозовский, 2010). Однако фаунистически недубровская пачка относится к индскому ярусу и поэтому рассматривается нами как нижнетриасовая. В **Недуброво** (бассейн р. Кичменга, левого притока р. Юг около д. Недуброво; низы ветлужской серии, вохминский горизонт, недубровская пачка) материал происходит из смектитовых глин с примесью пеплового материала, отложенного в старицах или в мелком, но довольно большом озере (Лозовский и др., 2001). Гриллоблаттиды составляют 32% насекомых и представлены Chaulioditidae [единственный определимый представитель семейства из-за неполной сохранности предположительно отнесен к Ch. sennikovi (Aristov, 2003), известному также из местонахождения Тихвинское (оленекский ярус Ярославской обл.; Аристов, 2003)], и Blattogryllidae [(Protoblattogryllus nedubrovensis Aristov, 2011 (Аристов, 2011а)]. Более молодым местонахождением вохминской свиты является **Ёнтала** (=Юг, =Ананьино; правый берег р. Юг в 1.5–2 км ниже устья р. Ёнтала; нижний триас, индский ярус, ветлужская серия, вохминский горизонт, вохминская свита, сарафаниховская или анисимовская пачки; М.П. Арефьев, личн. сообщ.). Найдено 10 остатков насекомых, гриллоблаттиды представлены одним остатком Yontala camura Aristov, 2005 (?Chaulioditidae; Аристов, 2005).

Дискуссионным является и возраст песчаниковой толщи яман-усской свиты. В соответствии с одной точкой зрения, она включает верхневятские и, возможно, нижнеиндские отложения (Уранвилэг, 2001), по другой – является полностью индской (Щербаков, 2008). Нами принимается последняя как более обоснованная по фауне насекомых. Из южномонгольского местонахождения **Яман-Ус** (Гоби-Алтайский аймак, 25 км восточнее сомона Номгон; нижний триас, индский ярус, верхи яман-усской свиты, песчаниковая толща; Щербаков, 2008) описан только Ch. mongolicus Aristov, 2005, гриллоблаттиды составляют 13% насекомых (Аристов, 2005).

Помимо Сибири, оленекские гриллоблаттиды известны из Германии и Европейской России. Из местонахождений среднего бунтзандштейна (=оленекский ярус) **Гёдевиц** [Саксония-Анхальт (Sachen-Anhalt), Gödevitz near Salzmünde, S. Wettin] и **Бремке** [Нижняя Саксония (Niedersachsen), Bremke near Göttingen] описаны Chaulioditidae, причем Ch. pictеti Heer, 1864 известен только из первого местонахождения, а Triadosialis zinkeni Heer, 1864 – из обоих местонахождений. Следует отметить, что насекомые в обоих местонахождениях представлены только гриллоблаттидами (Ansorge, Brauckmann, 2008; Aristov et al., 2009). Grylloblattida описаны также из оленекского местонахождения **Тихвинское** в Яро-

славской обл. (Рыбинский р-н, правый берег р. Волга у д. Тихвинское; ветлужская серия, рыбинский горизонт, рыбинская свита, паршинские слои). Насекомые найдены в "костеносных брекчиях" и алевритах, сформировавшихся в прибрежных условиях мелководного опресненного водоема на дельтовой равнине (Арефьев, 2007). По другой реконструкции водоем ("Паршинское озеро") был солоноватоводным и имел связь с открытым морем (Ходаковская и др., 2001). Гриллоблаттиды представлены в Тихвинском единственным видом Ch. sennikovi Aristov, 2003 (Аристов, 2003) и составляют 50% остатков насекомых.

К этому же возрасту могут относится и отложения Serra de Tramuntana местонахождения **Порт-де-Эстелленкс** (Испания, о. Майорка, Port de Estellencs; нижний триас, бундзандштейн, восточная часть слоев Serra de Tramuntana). Из этого местонахождения определены Coleoptera, Hemiptera (Homoptera и Heteroptera), Blattida, Orthoptera и, возможно, Diptera (Zessin, 2008). Описана гриллоблаттида Mallorcagryllus hispanicus Aristov et Zessin, 2009 из семейства Blattogryllidae (Aristov, Zessin, 2009).

Фауна нижнеанизийских (Upper Buntsandstein) местонахождений в Германии (Bythinian, Jena Fm., Röt SubFm., Myophoria beds), как и в Нирунгдакане-1, представлена только Chaulioditidae, которые, вероятно, относятся к Ch. picteti Heer, 1864 и известны из местонахождений **Шварца** (Тюрингия, окрестности г. Schwarza; "Strohgelbe Kalke" и "Obere Dentritenschichten"), **Хаммельбург** (Нижняя Франкония, окрестности г. Hammelburg; "Strohgelbe Kalke"), **Ленгфурт** (Нижняя Франкония, окрестности г. Trifenstein; "Strohgelbe Kalke") и **Гамбах** (Бавария, окрестности г. Karlstadt; "Strohgelbe Kalke"). Гриллоблаттиды составляют в этих местонахождениях от 1 до 37% остатков насекомых. Отложения "Strohgelbe Kalke" сложены желтосерыми и палевыми доломитовыми известковыми глинами и аргиллитами, содержащими остатки растений, конхострак и насекомых. Отложения "Oberen Dentritenschichten" – это последовательность известковых глин, аргиллитов и песчаников, содержащих остатки растений, двустворок, конхострак, насекомых и тетрапод. Отложения формировались в условиях, для которых была характерна частая смена водоемов типа плайи, сабхи и мелководных морских водоемов (Ansorge, Brauckmann, 2008).

Нижнеанизийская фауна гриллоблаттидовых вольциевого песчаника (Grès à Voltzia Fm.) в Эльзасе и Лотарингии Франции более разнообразна. Отсюда описаны доминирующие (72% гриллоблаттид) Blattogryllidae: Dorniella elcanoides Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011, D. apectinata Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011, D. diluta Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011, D. ovalis Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011, Baharellinus umbrosus Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011, Embigryllus shcherbakovi Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011 и Vosgesopterum arzvillerensis Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011. Немногочисленны представители Chaulioditidae (20% гриллоблаттид; Ch. anisicus Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011), Megakhosaridae (4%; Megakhosarodes vosgesicus Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011) и Mesorthopteridae (4%; Palaeomesorthoptheron pullus Aristov, Grauvogel-Stamm et Marchal-Papier, 2011) (Аристов и др., 2011). Фауна гриллоблаттидовых местонахождения Вогезы является наиболее разнообразной с инда по анизий. Это, как и доминирование Blattogryllidae, делает фауну Вогез менее сходной с раннетриасовыми фаунами по сравнению с нижнеанизийской фауной Нижней Франконии и Тюрингии.

В целом можно сказать, что раннетриасовые и раннесреднетриасовые фауны гриллоблаттидовых сходны между собой. Фауны обеднены, представлены в основном доминирующими Chaulioditidae. Половина семейств (четыре из восьми) этого времени является проходящими, т.е. известна из верхней перми и ладинского века триаса, но не найдена в интервале инд-анизий. При этом из найденных четырех семейств два (Megakhosaridae и Mesorthopteridae) зарегистрированы в этом интервале только единожды. Динамика разнообразия на уровне семейства практически не выражена – первых находок и эндемиков нет, единственная последняя находка (Chaulioditidae) приурочена к анизию. Фактически такая ситуация складывается не на границе перми и триаса, а с жуковского (вязниковского) времени (самый конец вятского века), когда заканчивается северодвинско-вятское вымирание гриллоблаттидовых. В ладинском веке наблюдается некоторая интенсификация динамики и увеличение разнообразия, как за счет появления новых семейств, так и за счет повторного появления пермских семейств в захоронениях. Низкое разнообразие с незначительной динамикой имеет, вероятно, не эволюционные, а ландшафтно-климатические причины. Динамика разнообразия гриллоблаттидовых в индско-анизийское время в целом сходна с динамикой остальных насекомых, но отличается меньшей интенсивностью и меньшей ролью "постпалеозойских" (появившихся не раньше уржумского века и переживших индский) семейств (Аристов, Расницын, 2010; Аристов, 2011б).

Материал, включая типы, хранится в ПИН РАН. Автор признателен А.П. Расницыну (ПИН) и С.Ю. Стороженко (БПИ) за ценные замечания. Работа поддержана грантами РФФИ №№ 09-04-01241, 10-04-01713 и программой Президиума РАН "Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем".

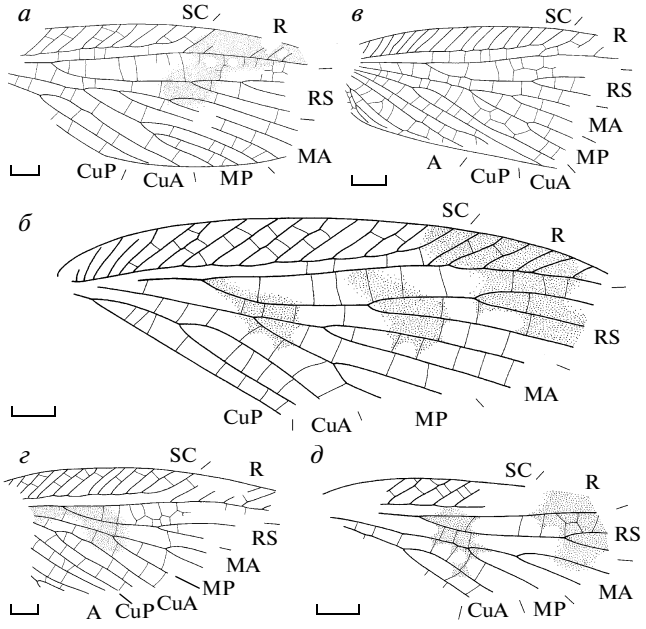



**Рис. 1.** Представители рода Chauliodites из межтраповых отложений Тунгусского бассейна, передние крылья: *а* – Chauliodites durus (Aristov, 2003), голотип ПИН, № 2362/1, Красноярский край, местонахождение Анакит-1, оленекский ярус, чичиканская свита; *б* – Chauliodites eskovi sp. nov., голотип ПИН, № 3193/1, Красноярский край, местонахождение Нирунгдакан-1 (= Тура), анизийский ярус, агитканская свита; *в–д* – Ch. ?eskovi sp. nov.: *в* – экз. ПИН, № 5381/5, Красноярский край, местонахождение Анакит-3, оленекский ярус, чичиканская свита; *г* – экз. ПИН, № 3061/9, Красноярский край, местонахождение Анакит-2, оленекский ярус, чичиканская свита; *д* – экз. ПИН, № 5382/6, Красноярский край, местонахождение Хунгтукун-2, оленекский ярус, пирдинская свита. Длина масштабной линейки на рис. 1, 2 соответствует 1 мм.

## ОТРЯД GRYLLOBLATTIDA
## ПОДОТРЯД GRYLLOBLATTINA
### СЕМЕЙСТВО CHAULIODITIDAE HANDLIRSCH, 1906
### Род Chauliodites Heer, 1864

**Chauliodites durus (Aristov, 2003)**

Табл. VI, фиг. 1 (см. вклейку)

Tomia dura: Аристов, 2003, с. 37, рис. 2*в–д*.
Chauliodites durus: Aristov, 2004, с. 147.

Голотип – ПИН, № 2362/1, прямой отпечаток неполного переднего крыла; Красноярский край, местонахождение Анакит-1; оленекский ярус, чичиканская свита.

Описание (рис. 1, *а*). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Ширина костального поля у основания RS в три раза больше ширины субкостального. SC с простыми, S-образно изогнутыми или прямыми передними ветвями, заканчивается перед дистальной третью крыла. Передние ветви R простые и прямые, RS начинается в базальной четверти крыла, интеррадиальное поле равно по ширине костальному, RS гребенчатый назад, ветвится в дистальной трети крыла, с тремя ветвями. M до разделения на MA и MP за основанием RS с изломами в местах впадения поперечных жилок. MA начинает ветвиться в своей базальной четверти, гребенчатая назад, с тремя ветвями, MP начинает ветвиться сразу за MA, гребенчатая вперед, с тремя окончаниями. $CuA_1$ и $CuA_2$ простые, $CuA_1$ слабо изогнута, вершина $CuA_2$ изогнута к вершине крыла. Поперечные жилки простые, прямые и образующие двойной ряд ячеек в дистальной половине интеррадиального поля. Окраска в виде крупных пятен в дистальной половине крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 18.

Материал. Голотип.

Замечание. При первоописании (Аристов, 2003) в качестве паратипов к Ch. durus были отнесены экз. ПИН, №№ 3061/9 (местонахождение Анакит – 2, см. выше) и 3193/1 (местонахождение Нирунгдакан-1 (=Тура). Анализ собранного в 2010 г. нового материала и переизучение типового материала позволили предположительно отнести эти экземпляры к Ch. eskovi sp. nov. и переописать голотип Ch. durus.

**Chauliodites eskovi Aristov, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 2

Название вида в честь палеонтолога К.Ю. Еськова.

Голотип – ПИН, № 3193/1, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; Красноярский край, местонахождение Нирунгдакан-1 (=Тура); анизийский ярус, агитканская свита.

Описание (рис. 1, *б*). Передний край переднего крыла выпуклый. Ширина костального поля у основания RS в 3.5 раза больше ширины субкостального. SC и R с простыми, реже S-образно изогнутыми передними ветвями, SC заканчивается в начале дистальной трети крыла. Интеррадиальное поле уже костального. RS начинается в базальной четверти крыла, RS гребенчатый назад, ветвится сразу за серединой крыла, с тремя ветвями. M до разделения на MA и MP за основанием RS с изломами в местах впадения поперечных жилок или без них. MA начинает ветвиться в своей базальной четверти, MP начинает ветвиться сразу за MA, обе ветви M с двумя окончаниями. $CuA_1$ и $CuA_2$ простые, слабоизогнутые. Поперечные жилки простые, в основном прямые. Окраска в виде крупных пятен у основания RS, на уровне первого разделения RS на ветви и у переднего края в дистальной трети крыла.

Размеры в мм: длина переднего крыла 19.

Сравнение. Наиболее сходен с Ch. durus из местонахождения Анакит, от которого отличается двуветвистыми MA и MP. У Ch. durus обе ветви M трехветвистые.

Материал. Голотип.

Замечания. К новому виду предположительно отнесены экз. ПИН, №№ 3061/9 (местонахождение Анакит-2; рис. 1, *г*, табл. VI, фиг. 3), 5381/5, 7–9, 11 и 296 (местонахождение Анакит-3; 5381/5: рис. 1, *в*, табл. VI, фиг. 4) и 5382/6 (местонахождение Хунгтукун-2; рис. 1, *д*, табл. VI, фиг. 5). Жилкование этих крыльев не имеет существенных отличий от голотипа Ch. eskovi. Однако более древний возраст местонахождений, в которых они были найдены, заставляет отнести их к этому виду лишь предположительно, до поступления нового материала.

### СЕМЕЙСТВО GEINITZIIDAE HANDLIRSCH, 1906

### Род Shurabia Martynov, 1937

**Shurabia lukashevichae Aristov, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 6

Название вида в честь палеоэнтомолога Е.Д. Лукашевич.

Голотип – ПИН, № 2402/41, прямой и обратный отпечаток переднего крыла; Красноярский край, местонахождение Нижняя Люлюикта-1; оленекский ярус, холокитская свита.

Описание (рис. 2, *а*). Передний край переднего крыла выпуклый. Ширина костального поля у основания RS в 2 раза больше ширины субкостального. SC слабо S-образно изогнута, с простыми, реже S-образно изогнутыми передними ветвями, заканчивается перед дистальной третью крыла. R заканчивается в дистальной четверти крыла, с двумя передними ветвями: простой S-образно изогнутой и Y-образной. RS начинается перед серединой крыла, интеррадиальное поле несколько уже костального, RS гребенчатый вперед, ветвится в дистальной четверти крыла, с тремя ветвями, заканчивающимися на переднем крае крыла. M до разделения на MA и MP перед основанием RS прямая. MA начинает ветвиться в своей дистальной четверти, с двумя или более ветвями, MP начинает ветвиться перед MA, с двумя или более окончаниями. CuA перед впадением $M_5$ слабо S-образно изогнута, $CuA_1$ разделяется на две ветви в базальной трети, вершина $CuA_2$ изогнута S-образно. Поперечные жилки простые, прямые и изогнутые S-образно.

Размеры в мм: длина переднего крыла 9.5.

Сравнение. Новый вид наиболее сходен с Sh. parvula Rasnitsyn, 1982 из нижне- или среднеюрского местонахождения Усть-Балей в Иркутской обл., от которого отличается более узким костальным полем, большим количеством передних ветвей R и более широким интеррадиальным полем. У Sh. parvula костальное поле в 4 раза шире субкостального, R с одной передней ветвью, интеррадиальное поле в 2 раза уже костального (Расницын, 1982).

Материал. Голотип.

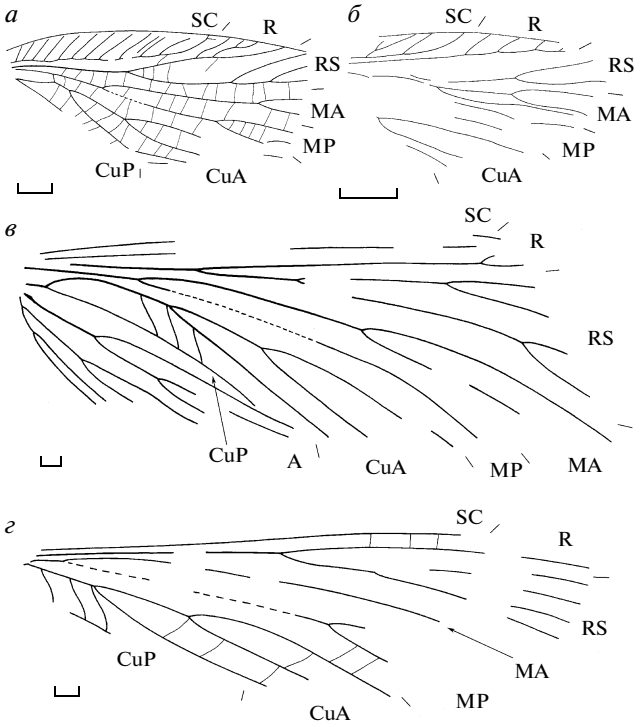



**Рис. 2.** Представители семейств Geinitziidae, Megakhosaridae и Blattogryllidae из межтрапповых отложений Тунгусского бассейна, передние крылья: *а* – Shurabia lukashevichae sp. nov., голотип ПИН, № 2402/41; *б* – Sh. bashkuevi sp. nov., голотип ПИН, № 2402/14, Красноярский край, местонахождение Нижняя Люлюикта-1, оленекский ярус, холокитская свита; *в* – Megakhosarodes shcherbakovi sp. nov., голотип ПИН, № 5381/4; *г* – Protoblattogryllus vittatus sp. nov., голотип ПИН, № 5381/13; Красноярский край, местонахождение Анакит-3, оленекский ярус, чичиканская свита.

**Shurabia bashkuevi Aristov, sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 7

Название вида в честь палеоэнтомолога А.С. Башкуева.

Голотип – ПИН, № 2402/14, прямой и обратный отпечаток неполного деформированного переднего крыла; Красноярский край, местонахождение Нижняя Люлюикта-1; оленекский ярус, холокитская свита.

Описание (рис. 2, *б*). Передний край переднего крыла слабовыпуклый. Ширина костального поля у основания RS в 3 раза больше ширины субкостального, SC слабо прямая, с простыми и Y-образными передними ветвями, заканчивается перед серединой крыла. R заканчивается в дистальной четверти крыла, с тремя простыми передними ветвями. Интеррадиальное поле шире костального. RS начинается в базальной трети крыла, RS ветвится в дистальной четверти крыла, с двумя ветвями, заканчивающимися на переднем крае крыла. MA начинает ветвиться в своей базальной трети, с тремя

ветвями, MP начинает ветвиться перед MA, с двумя окончаниями. $CuA_1$ с двумя ветвями.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 6.

Сравнение. От остальных представителей рода отличается двухветвистым RS. У остальных видов RS с тремя или более ветвями (Стороженко, 1998; Аристов и др., 2009).

Материал. Голотип.

**СЕМЕЙСТВО MEGAKHOSARIDAE SHAROV, 1961**

**Род Megakhosarodes Storozhenko, 1993**

***Megakhosarodes shcherbakovi Aristov, sp. nov.***

Табл. VI, фиг. 8

Название вида в честь палеоэнтомолога Д.Е. Щербакова.

Голотип – ПИН, № 5381/4, прямой отпечаток неполного переднего крыла; Красноярский край, местонахождение Анакит-3; оленекский ярус, чичиканская свита.

Описание (рис. 2, *в*). Передний край переднего крыла прямой, костальное поле у основания RS несколько уже субкостального. SC заканчивается перед дистальной третью крыла, R с длинными передними ветвями. RS начинается в конце базальной четверти крыла, дихотомический, с пятью или более ветвями. MA разделяется на две ветви у середины крыла, MP простая. Задние ветви CuA слабо S-образно изогнуты, CuA в базальной трети разделяется на $CuA_1$ и $CuA_2$, $CuA_1$ в базальной трети разделяется на две ветви, $CuA_2$ простая, с прямой вершиной. CuP слабо изогнута, $A_1$ с тремя ветвями, $A_2$ четырехветвистая.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 40.

Сравнение. Наиболее сходен с M. zajsanicus Storozhenko, 1993 из верхней перми местонахождения Караунгир в Восточном Казахстане, от которого отличается более крупными размерами, прямой вершиной $CuA_2$ и трехветвистой $A_1$. Длина переднего крыла M. zajsanicus 20 мм, вершина $CuA_2$ изогнута параллельно заднему края крыла, $A_1$ простая (Стороженко, 1993).

Материал. Голотип.

**СЕМЕЙСТВО BLATTOGRYLLIDAE RASNITSYN, 1976**

**Род Protoblattogryllus Storozhenko, 1990**

***Protoblattogryllus vittatus Aristov, sp. nov.***

Табл. VI, фиг. 9

Название вида vittatus *лат.* – полосатый.

Голотип – ПИН, № 5381/13, прямой отпечаток неполного переднего крыла; Красноярский край, местонахождение Анакит-3; оленекский ярус, чичиканская свита.

Описание (рис. 2, *г*). SC достигает дистальной четверти крыла. RS начинается перед серединой крыла, дихотомический, с четырьмя или более ветвями. M отходит от CuA единым стволом, MA не слита с RS, до дистальной трети крыла простая, MP разделяется на две ветви у середины крыла. Задние ветви CuA слабо S-образно изогнуты, CuA в базальной четверти разделяется на $CuA_1$ и $CuA_2$, $CuA_1$ в базальной трети разделяется на две ветви, $CuA_2$ простая, с прямой вершиной. Поперечные жилки простые.

Размеры в мм: длина переднего крыла около 27.

Сравнение. От остальных представителей рода отличается отсутствием анастомоза RS + MA, обильно ветвящимся RS и простой до дистальной трети крыла MA. У остальных представителей рода если RS свободный, то он простой, MA гребенчатая назад, с четырьмя–шестью ветвями (Аристов, 2011а).

Материал. Голотип.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Арефьев М.П.* Исследование местонахождения Тихвинское в Свято-Алексеевской Пустыни // Верхний палеозой России: стратиграфия и палеогеография. Матер. Всерос. Конфер., посвященной памяти проф. Вячеслава Георгиевича Халымбаджи. Казань, 2007. С. 9–12.

*Аристов Д.С.* Ревизия семейства Tomiidae (Insecta: Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 32–39.

*Аристов Д.С.* Фауна гриллоблаттидовых насекомых (Grylloblattida) конца поздней перми и первой половины триаса // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 45–52.

*Аристов Д.С.* Новые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) из триаса Восточной Европы, Восточного Казахстана и Монголии // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 64–67.

*Аристов Д.С.* Новые и малоизвестные Blattogryllidae (Insecta; Grylloblattida) из перми и триаса России, Казахстана и Кыргызстана // Палеонтол. журн. 2011а. № 1. С. 59–65.

*Аристов Д.С.* Динамика разнообразия гриллоблаттидовых насекомых (Insecta; Grylloblattida) в конце палеозоя–начале мезозоя // Эволюция органического мира в палеозое и мезозое. Сб. науч. работ. СПб.: Изд-во “Маматов”, 2011б. С. 10–14.

*Аристов Д.С., Вапплер Т., Расницын А.П.* Новые и малоизвестные Geinitziidae (Insecta; Grylloblattida) из триаса и юры Европы, Средней Азии, Монголии и Южной Африки // Палеонтол. журн. 2009. № 4. С. 59–65.

*Аристов Д.С., Гровожель-Стамм Л., Маршал-Папье Ф.* Новые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta: Grylloblattida) из вольциевого песчаника Вогез (средний триас Франции) // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 39–45.

*Аристов Д.С., Расницын А.П.* Насекомые верхней перми и базального триаса Ангариды и Гондваны: сравнение // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Матер. V Междунар. конф., посвященной 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860–1917). М., 2010. С. 41–44.

*Карасев Е.В.* Смена палеофлористических комплексов в переходном стратиграфическом интервале на рубеже перми и триаса Московской синеклизы. Автореф. канд. дисс. М.: ПИН РАН, 2009. 24 с.

*Лозовский В.Р.* Корреляция триасовых отложений Восточно-Европейского и Германского бассейнов и проблема границы перми и триаса // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Матер. V Междунар. конфер., посвященной 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860–1917). М., 2010. С. 86–87.

*Лозовский В.Р., Афонин С.А., Пономаренко А.Г. и др.* О выделении новой пачки в составе вохминской свиты Московской синеклизы // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. 2001. Вып. 3. С. 151–163.

*Мартынов А.В.* О некоторых новых материалах членистоногих из Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. № 6. С. 1251–1264.

*Мейен С.В.* Граница перми и триаса и ее соотношение с границей палеофита и мезофита // С.В. Мейен. Эволюция и систематика высших растений по данным палеоботаники. М.: Наука, 1992. С. 7–11.

*Могучева Н.К., Кругловых В.В.* Новые данные к стратиграфической схеме триасовых отложений Тунгусской синеклизы и Кузнецкого бассейна // Стратигр. Геол. корреляция. 2009. Т. 17. № 5. С. 60–68.

*Орлова Э.Ф.* Комплекс конхострак перми и триаса севера Средней Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. 1999. Т. 7. № 5. С. 56–63.

*Расницын А.П.* Триасовые и юрские насекомые рода Shurabia (Grylloblattida, Geinitziidae) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 78–87.

*Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф.* Таймырский ярус – терминальный ярус перми // Докл. РАН. 1994. Т. 338. № 5. С. 658–661.

*Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф.* Новое в стратиграфии пермо-триасовой вулканогенной толщи центральной части Тунгусской синеклизы // Стратигр. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 1. С. 34–42.

*Стороженко С.Ю.* Ревизия семейства Megakhosaridae (Grylloblattida) // Мезозойские насекомые и остракоды Азии. М.: Наука, 1993. С. 100–112 (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1993. Т. 252).

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

*Уранвилэг Л.* Фитостратиграфия и флора верхнепермских угленосных отложений Южной Монголии // Матер. симпоз., посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). М.: Геос, 2001. С. 195–199.

*Ходаковская Ю.И., Гоманьков А.В., Игнатьев И.А.* Морфология и условия произрастания триасового плауновидного Lycomeia (“плевромея”) из местонахождения Тихвинское // Матер. симпоз., посвященного памяти Сергея Викторовича Мейена (1935–1987). М.: Геос, 2001. С. 207–209.

*Щербаков Д.Е., Кабанов П.Б., Пономаренко А.Г., Есин Д.Н.* Новое о фауне и литологии мальцевской серии Кузбасса // IV Всеросс. конфер. “Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии”. М.: ПИН РАН, 2002. С. 100–101.

*Щербаков Д.Е.* О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–33.

*Ansorge J., Brauckmann C.* Chaulioditidae from Germany with a description of a new specimen from the Early Middle Triassic of Gambach/Main, Bavaria (Insecta; Grylloblattida) // Entomol. Gener. 2008. V. 31. № 3. P. 251–260.

*Aristov D.S., Prevec R., Mostovski M.B.* New and poorly known grylloblattids (Insecta: Grylloblattida) from the Lopingian of the Lebombo Basin, South Africa // Afr. Invertebr. 2009. V. 50. № 2. P. 279–286.

*Aristov D., Zessin W.* Mallorcagryllus hispanicus n. gen. et sp. – eine neue Grylloblattide (Insecta: Grylloblattida: Blattogryllidae) aus dem Unteren Buntsandstein der Insel Majorca, Spanien // Virgo, Mitt. Entomol. Ver. Mecklenburg. 2009. V. 12. № 1. P. 30–33.

*Yin H.* (ed.) The Paleozoic-Mesozoic boundary: Candidate of the global stratotype section and point of the Permian-Triassic boundary. Wuhan: Chin. Univ. Geosci. Press, 1996. 137 p.

*Zalessky G.* Sur deux restes d’insectes fossiles provenant du bassin de Kousnetzk et sur l’age géologique des depots qui les renferment // Bull. Soc. Géol. France. 1935. Ser. 5. V. 5. P. 687–695.

*Zessin W.* Neue Insekten aus der Unteren Trias (Buntsandstein) von Mallorca, Spanien (Blattaria, Coleoptera, Diptera, Heteroptera, Orthopteroidea und Homoptera) // Virgo, Mitt. Entomol. Ver. Mecklenburg. 2008. V. 11. № 1. P. 99–101.

## Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Chauliodites durus (Aristov, 2003), голотип ПИН, № 2362/1, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Анакит-1; оленекский ярус, чичиканская свита.

Фиг. 2. Chauliodites eskovi sp. nov., голотип ПИН, № 3193/1, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Нирунгдакан-1 (=Typa); анизийский ярус, агитканская свита.

Фиг. 3–5. Chauliodites ? eskovi sp. nov., передние крылья: 3 – экз. ПИН, № 3061/9; Красноярский край, местонахождение Анакит-2, оленекский ярус, чичиканская свита; 4 – экз. ПИН, № 5381/5, Красноярский край, местонахождение Анакит-3, оленекский ярус, чичиканская свита; 5 – экз. ПИН, № 5382/6, Красноярский край, местонахождение Хунгтукун-2, оленекский ярус, пирдинская свита.

Фиг. 6. Shurabia lukashevichae sp. nov., голотип ПИН, № 2402/41, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Нижняя Люлюикта-1; оленекский ярус, холокитская свита.

Фиг. 7. Shurabia. bashkuevi sp. nov., голотип ПИН, № 2402/14, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Нижняя Люлюикта-1; оленекский ярус, холокитская свита.

Фиг. 8. Megakhosarodes shcherbakovi sp. nov., голотип ПИН, № 5381/4, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Анакит-3; оленекский ярус, чичиканская свита.

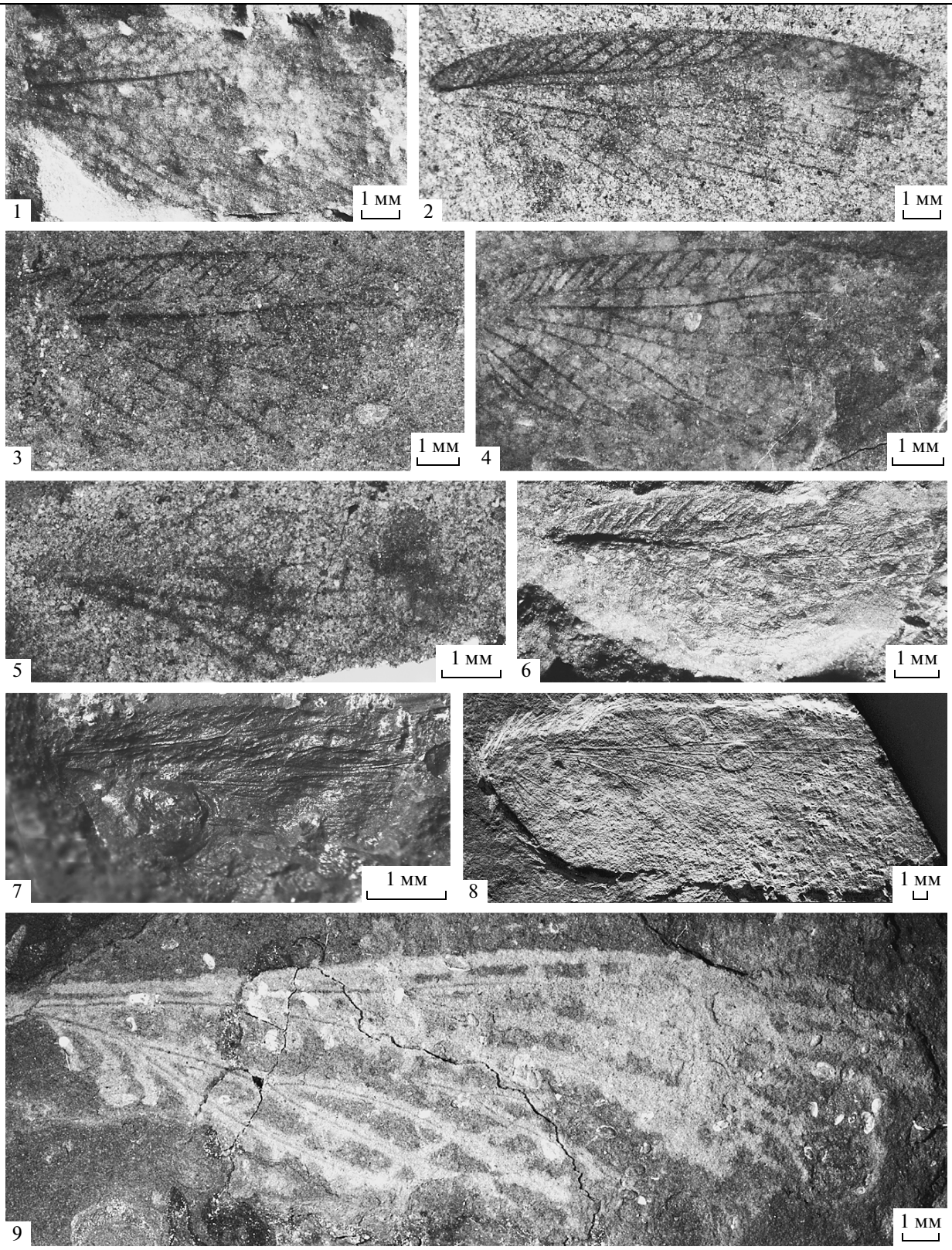
Фиг. 9. Protoblattogryllus vittatus sp. nov., голотип ПИН, № 5381/13, переднее крыло; Красноярский край, местонахождение Анакит-3; оленекский ярус, чичиканская свита.

# New and Little Known Grylloblattida (Insecta) from Intertrappean Deposits of the Tunguska Basin of Sibiria

**D. S. Aristov**

New grylloblattids from the Triassic of the Tunguska Basin (Evenkia, Russia) are described, including *Chauliodites eskovi* sp. nov. (Chaulioditidae) from the Nirungdakan-1 locality, *Shurabia lukashevichae* sp. nov. and *Sh. bashkuevi* sp. nov. (Geinitziidae) from the Lower Lyulyuikta-1 locality, *Megakhosarodes shcherbakovi* sp. nov. (Megakhosaridae) and *Protoblattogryllus vittatus* sp. nov. (Blattogryllidae) from the Anakit-3 locality. *Chauliodites durus* (Aristov, 2003) (Chaulioditidae) from the Anakit-1 locality is redescribed.

*Keywords*: Insecta, Grylloblattida, new taxa, Triassic, Tunguska Basin.


1
1 мм
2
1 мм
3
1 мм
4
1 мм
5
1 мм
6
1 мм
7
1 мм
8
1 мм
9
1 мм

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 69–75

УДК 565.754:551.762(517)

# НОВЫЕ ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ СЕМЕЙСТВА ARCHEGOCIMICIDAE (HEMIPTERA: HETEROPTERA) ИЗ ВЕРХНЕЙ ЮРЫ МОНГОЛИИ

**© 2011 г. О. В. Рыжкова**

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

*e-mail: olgashturman@mail.ru*

Поступила в редакцию 08.11.2010 г.
Принята к печати 09.02.2011 г.

Из верхнеюрских отложений монгольского местонахождения Шар-Тэг описаны два новых рода и пять новых видов: Shartegocimex rasnitsyni gen. et sp. nov., Sh. distans sp. nov., Shartegocorpus paranotalis gen. et sp. nov., Saldonia formosa sp. nov., S. insolita sp. nov. (Archegocimicidae).

Юрский лагерштетт Шар-Тэг в Юго-Западной Монголии является одним из наиболее важных местонахождений этого возраста. Здесь обнаружены многочисленные остатки растений, остракод, конхострак, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также рыб, черепах, лабиринтодонтов, зверообразных рептилий и млекопитающих. Наиболее разнообразны насекомые, представленные как минимум 22 отрядами и 95 семействами. Состав насекомых свидетельствует о том, что возраст местонахождения относится к первой половине верхней юры (Пономаренко и др., 2009).

В местонахождении Шар-Тэг обнаружено 6 отпечатков лептоподоморфных клопов. Такие признаки, как наличие уплощенных боковых краев переднеспинки (паранот), надкрылья без обособленной перепоночки, длинный костальный надлом, достигающий места расхождения радиальной и медиальной жилок, наличие на кориуме трех крупных замкнутых ячеек, двух хорошо развитых килей в прекостальном поле, а также наличие радиальных ветвей, впадающих в передний край надкрылья, и дополнительных косых жилок между радиальными и медиальными жилками, позволили отнести эти находки к сальдоидному семейству Archegocimicidae, известному из ранней юры Западной Европы, средней и поздней юры и раннего мела Забайкалья (Popov, Wooton, 1977; Попов, 1985, 1988).

Номенклатура жилкования семейства Archegocimicidae еще не до конца разработана. В частности, до сих пор неясно, какая из жилок в радиальной ячейке может считаться общим стволом M1 + 2. Кроме того, в разных источниках встречаются разные названия одних и тех же элементов жилкования. Поэтому во избежание путаницы на рис. 1 приведена система названий, принятая в данной статье.

Изученный материал хранится в коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН). Все отпечатки происходят из местонахождения Шар-Тэг (Монголия, Гоби-Алтайский аймак, юго-восточная оконечность хребта Адж-Богдо; верхняя юра, шартэгская толща).

Автор выражает признательность Ю.А. Попову и всем сотрудникам лаборатории артропод ПИН за полезные рекомендации, а также отдельно благодарит Д.С. Копылова (ПИН) за неоценимую помощь на всех этапах подготовки статьи.

## ИНФРАОТРЯД LEPTOPODOMORPHA

### СЕМЕЙСТВО ARCHEGOCIMICIDAE HANDLIRSCH, 1906

### Род Saldonia Yu. Popov, 1973

Типовой вид – S. rasnitsyni Yu. Popov, 1973; средняя юра, Забайкалье.

Диагноз. Длина тела 5.5–6.2 мм, длина надкрылья 3.7–4.5 мм. Переднеспинка слабовыпуклая, боковые края переднеспинки выпуклые, задний край переднеспинки прямой или слабовогнутый, боковые участки заднего края переднеспинки пря-

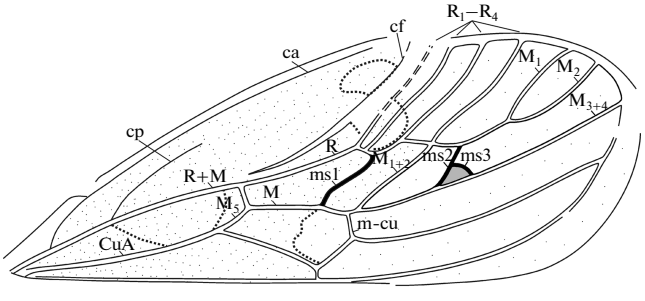



**Рис. 1.** Saldonia formosa sp. nov., голотип ПИН, № 4270/553. Длина масштабной линейки на всех рисунках соответствует 1 мм. Обозначения: ca – передний киль ранта, cp – задний киль ранта, cf – костальный надлом, жирным выделены дополнительные поперечные жилки, серым закрашена дополнительная ячейка, пунктиром оконтурены светлые пятна.

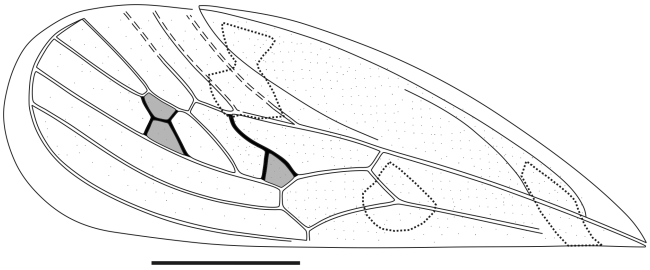


**Рис. 2.** Saldonia insolita sp. nov., голотип ПИН, № 4270/556.

мые или слабовогнутые, боковые уплощения переднеспинки (параноты) сравнительно узкие, передняя треть переднеспинки в виде поперечного, немного приподнятого валика с тремя точечными вдавлениями в средней его части, задние две трети более или менее уплощенные или слабовыпуклые; в переднем крыле костальное поле обычно относительно широкое (длина превышает ширину минимум в 6 раз), занимает 2/3 длины крыла; R имеет 2–4 ветви, практически параллельные между собой и расположенные почти на равном расстоянии друг от друга; R1 достигает переднего края крыла; дужка (M5) длинная, M в месте ее отхождения изогнута под тупым углом; радиальная ячейка многоугольная; базальный участок радиальной ячейки (до первой поперечной жилки) не короче медиальной ячейки; число и расположение ms (дополнительных поперечных жилок), а также дополнительных ячеек сильно варьирует, дополнительные ячейки мелкие; светлые пятна наиболее четко обозначены в базальной ячейке (особенно в ее дистальной части), в области костального надлома и первых ветвей R, а также в дистальной части медиальной ячейки.

Видовой состав: S. rasnitsyni Yu. Popov, 1973, S. sibirica Yu. Popov, 1973, S. maculata Yu. Popov, 1973, S. ignota Yu. Popov, 1973, S. formosa sp. nov. и S. insoli sp. nov.

Сравнение. От рода Archegocimex отличается менее выпуклой переднеспинкой и более выраженным пятнистым рисунком надкрылий. От родов Sondalia, Saldomortalia и Eosaldina отличается большим числом дополнительных поперечных жилок. От рода Saldomortalia отличается, кроме того, более широким костальным полем. От рода Eosaldina отличается большим числом апикальных ячеек.

Замечание. Учитывая различия в характере жилкования разных видов рода Saldonia (такие, как расположение дополнительных поперечных жилок, ветвление медиальных жилок), можно предположить, что этот род является сборным, однако недостаток материала (в основном отсутствие тел) пока не позволяет с достаточной обоснованностью произвести разделение его на несколько родов.

**Saldonia formosa Ryzhkova, sp. nov.**

Табл. VII, фиг. 1

Название вида formosa *лат.* – красивая.

Голотип – ПИН, № 4270/553, имаго, пол не известен; позитивный и негативный отпечатки надкрылья без клавуса; Шар-Тэг, обнажение 443/1; верхняя юра.

Описание (рис. 1). В переднем крыле костальное поле относительно широкое (длина относится к ширине как 6 : 1); R имеет четыре ветви; M1 + 2 и M3 + 4 разветвляются дистальнее поперечной m-cu; развилок M1 + M2 примерно вдвое короче ствола M1 + 2; поперечная r-m отсутствует; R4 образует анастомоз с M1 + 2; имеются 3 дополнительные поперечные жилки и одна дополнительная ячейка; ms1 длинная, s-образно изогнутая, впадает в R3 + 4; ms2 более короткая, впадает перед серединой второго отрезка ствола M1 + 2; ms3 короткая, отходит примерно от середины M3 + 4 и впадает в середину жилки ms2; дополнительная ячейка находится между ms2 и ms3; ствол CuA заметно выгнут назад.

Размеры в мм: длина надкрылья 3.7, ширина надкрылья без клавуса 1.4; костальное поле – длина 2.3, ширина 0.4.

Сравнение. Отличается от других видов расположением дополнительных поперечных жилок и дополнительных ячеек и выгнутой назад CuA. От S. rasnitsyni, S. maculata и S. ignota отличается числом радиальных ветвей, равным 4, более коротким развилком M1 + M2 и дистальным разветвлением M1 + 2 и M3 + 4; от S. maculata отличается отсутствием поперечной r-m.

Материал. Голотип.

**Saldonia insolita Ryzhkova, sp. nov.**

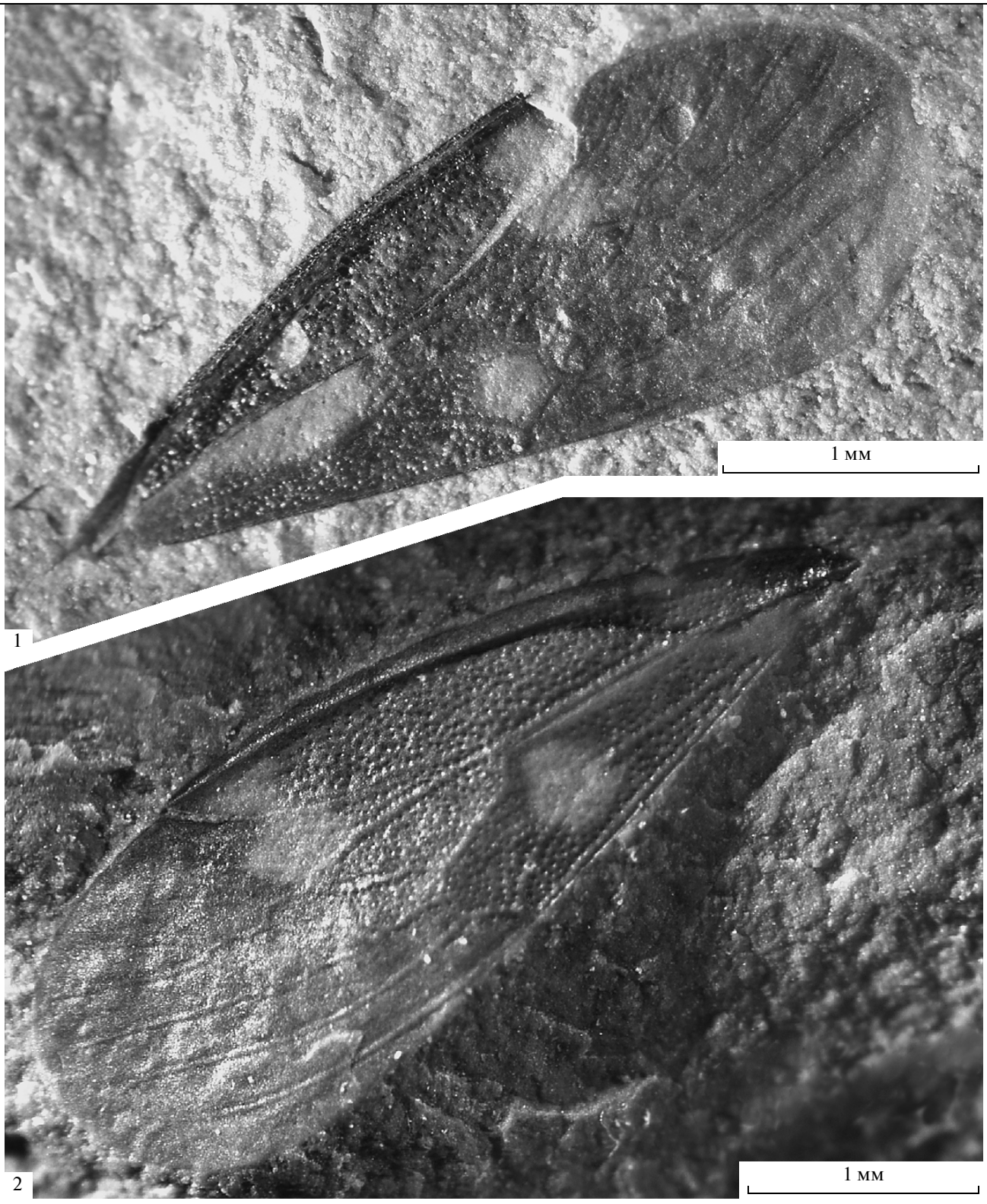
Табл. VII, фиг. 2

Название вида insolita *лат.* – необычная.

Голотип – ПИН, № 4270/556, имаго, пол неизвестен; прямой отпечаток надкрылья без клавуса; Шар-Тэг, обнажение 443/1; верхняя юра.

Описание (рис. 2). Светлые пятна на надкрылье расположены в области костального надлома и первых ветвей R, между основаниями килей и в основании базальной ячейки, а также в области впадения M5 в CuA. Костальное поле относительно широкое (длина относится к ширине как 6 : 1); R имеет три ветви; M1 + 2 и M3 + 4 разветвляются значительно дистальнее поперечной m-cu; развилок M1 + M2 в 1.2 раза короче ствола M1 + 2; поперечная r-m имеется; имеются 5 дополнительных поперечных жилок и 3 дополнительные ячейки;

Таблица VII




Объяснение к таблице VII

Фиг. 1. Saldonia formosa sp. nov., голотип ПИН, № 4270/553.
Фиг. 2. Saldonia insolita sp. nov., голотип ПИН, № 4270/556.

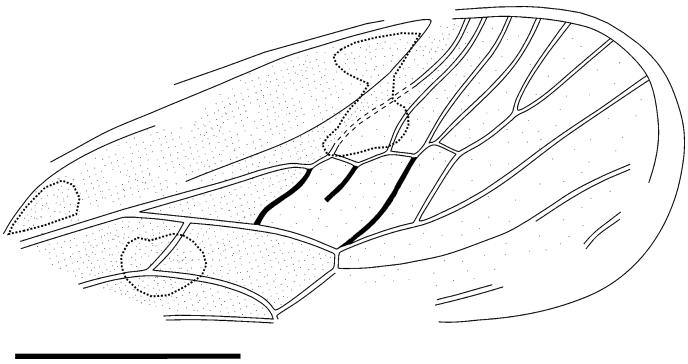


**Рис. 3.** Shartegocimex rasnitsyni sp. nov., голотип ПИН, № 4270/555.

ms1 длинная, s-образно изогнутая, отходит перед поперечной m-cu и впадает в R3 + 4; ms2 короткая, впадает в ms1, образуя первую дополнительную ячейку; ms3 и ms4 примерно равной длины; ms3 впадает в M1 + 2 дистальнее поперечной r-m; ms4 впадает за основанием M2; ms3 и ms4 соединены между собой короткой жилкой ms5, образуя вторую и третью дополнительные ячейки; в местах отхождения ms5 обе жилки изломаны.

Размеры в мм: длина надкрылья 4.2, ширина надкрылья без клавуса 1.5; костальное поле – длина 2.9–3, ширина 0.47–0.49.

Сравнение. Отличается от других видов длиной развилка M1 + M2, составляющей 5/6 от длины общего ствола M1 + 2, расположением дополнительных поперечных жилок, а также несколько иным расположением светлых пятен. От S. rasnitsyni, S. maculata и S. ignota отличается дистальным разветвлением M1 + 2 и M3 + 4; от S. rasnitsyni, S. sibirica и S. formosa – наличием поперечной r-m; от S. sibirica и S. formosa – меньшим числом радиальных ветвей; от S. ignota – большим числом радиальных ветвей.

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН № 4270/551; позитивный и негативный отпечатки надкрылья без вершинной четверти; верхняя юра, Шар-Тэг, обн. 423/6.

### Род Shartegocimex Ryzhkova, gen. nov.

Название рода от местонахождения Шар-Тэг и cimex *лат.* – клоп.

Типовой вид – Shartegocimex rasnitsyni sp. nov.

Диагноз. R имеет четыре ветви, непараллельные между собой и расположенные на разном расстоянии друг от друга; R и M расходятся под углом менее 45° и M не имеет изгиба в месте отхождения M5, вследствие чего радиальная ячейка имеет треугольную форму; базальный участок радиальной ячейки хотя бы немного короче медиальной ячейки; M1 + 2 и M3 + 4 разветвляются значительно дистальнее поперечной m-cu; поперечная r-m имеется; имеются 3 дополнительные поперечные жилки, дополнительные ячейки имеются или отсутствуют, их расположение варьирует.

Видовой состав. Sh. rasnitsyni sp. nov. и Sh. distans sp. nov.

Сравнение. Отличается от других родов меньшим размером базального участка радиальной ячейки и непараллельными ветвями R, расположенными на разном расстоянии друг от друга. От рода Saldonia также отличается остроугольной формой радиальной ячейки.

Замечания. Род Shartegocimex, как и род Saldonia, видимо, является сборным, о чем свидетельствуют значительные различия в характере жилкования у разных представителей этого рода. Вероятно, в дальнейшем станет возможным разделение этого рода, но в настоящее время недостаток материала не позволяет этого сделать.

#### Shartegocimex rasnitsyni Ryzhkova, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1

Название вида в честь А.П. Расницына.

Голотип – ПИН, № 4270/555, имаго, пол неизвестен; прямой отпечаток надкрылья без клавуса; Шар-Тэг, обнажение 443/1; верхняя юра.

Описание (рис. 3). В переднем крыле основания R1 и R2 удалены друг от друга; основания R3 и R4 сближены; развилок M1 + M2 в 1.4 раза короче ствола M1 + 2; дополнительные поперечные жилки примерно равны по длине между собой; ms1 впадает в радиальный ствол перед отхождением R1, ms2 впадает в R между основаниями R1 и R2, ms3 впадает в R3 + 4 перед отхождением R3.

Размеры в мм: длина сохранившейся части надкрылья 3.0, ширина 1.4; длина сохранившейся части костального поля 2, ширина 0.3.

Материал. Голотип.

#### Shartegocimex distans Ryzhkova, sp. nov.

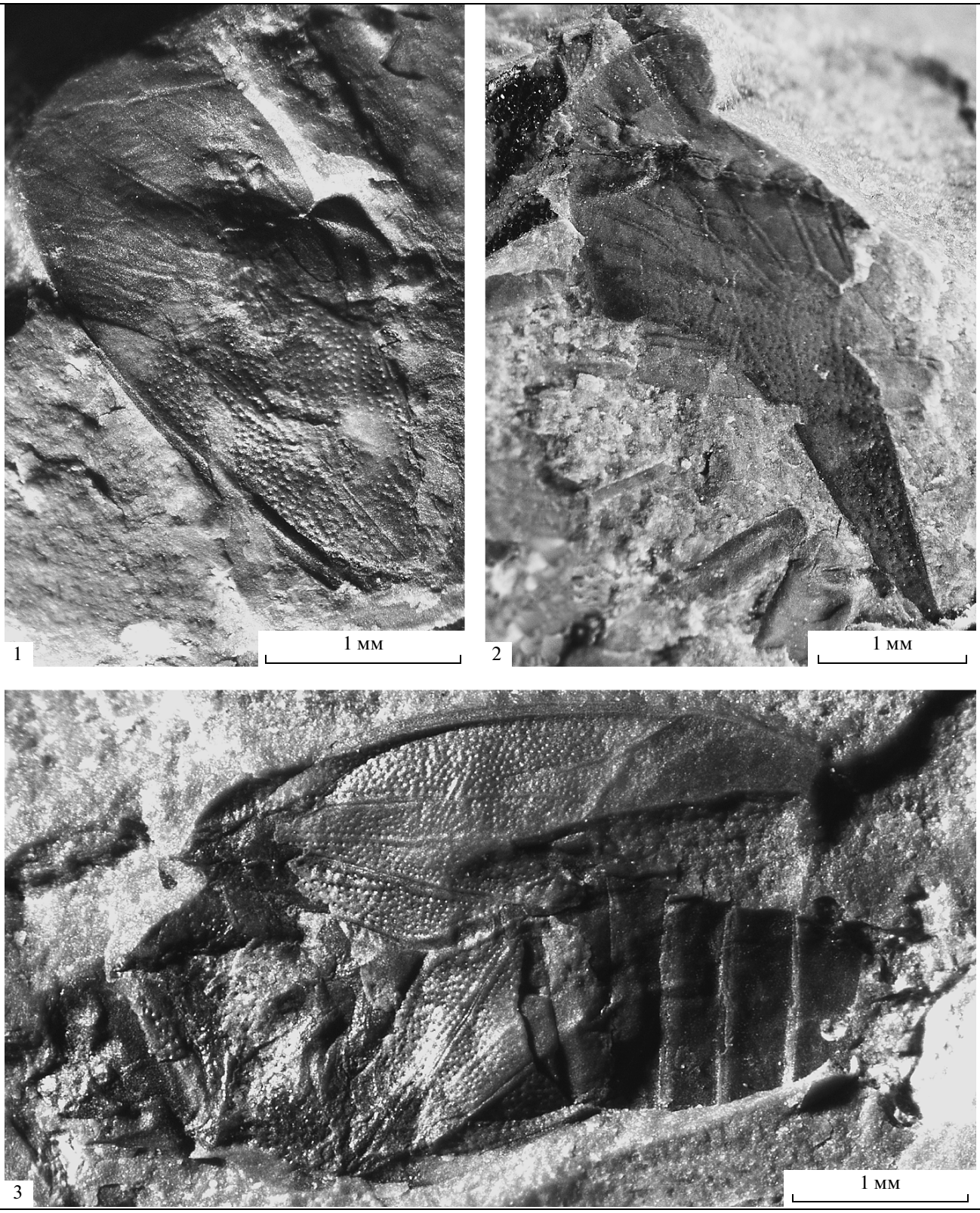
Табл. VIII, фиг. 2

Название вида distans *лат.* – далекий.

Голотип – ПИН, № 4270/552, имаго, пол неизвестен; прямой и обратный отпечатки надкрылья без клавуса и костального поля; Шар-Тэг, обнажение 443/1; верхняя юра.

Описание (рис. 4). В переднем крыле периферическая мембрана имеет явственную продольную исчерченность; основания R1 и R2 широко расставлены, основания R2 и R3 сближены; развилок M1 + M2 в 1.7 раз длиннее ствола M1 + 2; ms1 отходит от ms2 и впадает в R между основаниями R1 и R2, ms2 отходит от M на середине длины медиальной ячейки и впадает в R4 сразу за местом

Таблица VIII




Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1. Shartegocimex rasnitsyni sp. nov., голотип ПИН, № 4270/555.
Фиг. 2. Shartegocimex distans sp. nov., голотип ПИН, № 4270/552.
Фиг. 3. Shartegocorpus paranotalis sp. nov., голотип ПИН, № 4270/554.

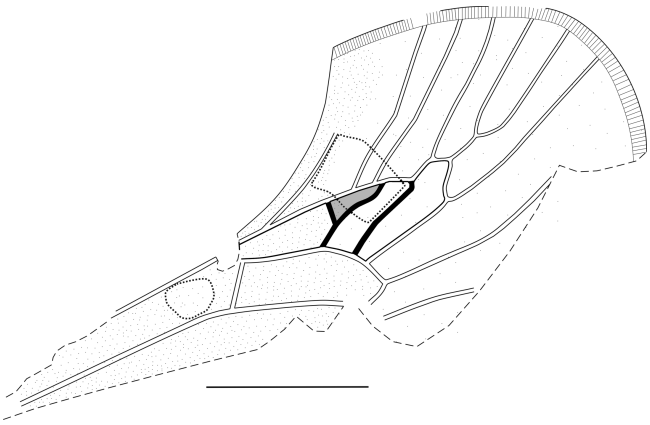


**Рис. 4.** Shartegocimex distans sp. nov., голотип ПИН, № 4270/552

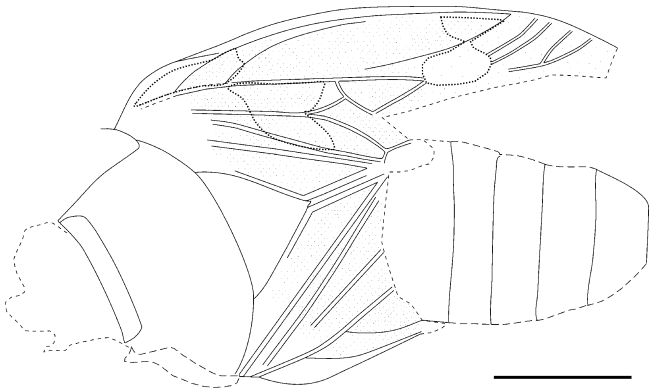


**Рис. 5.** Shartegocorpus paranotalis sp. nov., голотип ПИН, № 4270/554.

отхождения R3, ms3 впадает посередине между отхождением R3 и впадением r-m; медиальная жилка немного изгибается назад после отхождения каждой из поперечных жилок, вследствие чего передний край медиальной ячейки имеет закругленную форму.

Размеры в мм: длина сохранившейся части надкрылья 4.4, ширина 1.8.

Сравнение. Отличается от Sh. rasnitsyni более широко расставленными основаниями R1 и R2, сближенными основаниями R2 и R3, расположением дополнительных поперечных жилок, значительно более длинным развилком M1 + 2 и иной формой медиальной ячейки.

Материал. Голотип.

**Род Shartegocorpus Ryzhkova, gen. nov.**

Название рода от местонахождения Шар-Тэг и corpus *лат.* – тело.

Типовой вид – Shartegocorpus paranotalis sp. nov.

Диагноз. Тело овальное, его длина превышает ширину в 2 раза; переднеспинка поперечная, ее ширина в 1.8 раза превышает длину, ее задний край слабовыпуклый, боковые края переднеспинки вогнутые; параноты достаточно узкие; основание переднего киля ранта равноудалено от основания надкрылья и основания заднего киля ранта; костальное поле относительно узкое (длина превышает ширину в 6.7 раза).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от других родов слабовыпуклым задним краем и вогнутыми боковыми краями переднеспинки, а также менее поперечной переднеспинкой. От Saldonia sibirica отличается также равными расстояниями между основанием надкрылья, основанием переднего киля ранта и основанием заднего киля.

**Shartegocorpus paranotalis Ryzhkova, sp. nov.**

Табл. VIII, фиг. 3

Голотип – ПИН, № 4270/554, имаго, пол неизвестен; прямой отпечаток тела с частично сохранившимися надкрыльями, без ног; Шар-Тэг, обнажение 443/1; верхняя юра.

Описание (рис. 5). Светлые пятна наиболее выражены в области костального надлома и первых ветвей R, а также в дистальной части базальной ячейки и между основаниями переднего и заднего киля.

Размеры в мм: длина тела 4.7, ширина 2.5; костальное поле – длина 2.5, ширина 0.37.

Материал. Голотип.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Пономаренко А.Г., Расницын А.П., Аристов Д.С. и др.* Юрский лагерштетт Шар-Тэг // Палеонтология Центральной Азии, междунар. конфер. к 40-летию СРМПЭ, тез. докл. М., 2009. С. 65–67.

*Попов Ю.А.* Юрские пелоридииновые и клопы из Южной Сибири и Западной Монголии // Тр. ПИН АН СССР. 1985. Т. 211. С. 28–47.

*Попов Ю.А.* Новые мезозойские пелоридииновые и клопы // Палеонтол. журн. 1988. № 4. С. 67–77.

*Popov Yu.A., Wooton R.J.* The Upper Liassic Heteroptera of Mecklenburg and Saxony // Syst. Entomol. 1977. V. 2. P. 333–351.

# New Bugs of the Family Archegocimicidae (Hemiptera: Heteroptera) from the Upper Jurassic of Mongolia

**O. V. Ryzhkova**

Two new genera and five new species of Archegocimicidae are described from the Upper Jurassic of the Shar-Teg locality in Mongolia: *Shartegocimex rasnitsyni*, gen. et sp. nov., *S. distans*, sp. nov., *Shartegocorpus paranotalis*, gen. et sp. nov., *Saldonia formosa*, sp. nov., *S. insolita*, sp. nov.

*Keywords*: Upper Jurassic, Mongolia, bugs, new taxa, fossil insects, Archegocimicidae.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 76–81

УДК 565.735:551.763.1(571)

# НОВЫЕ ВЕСНЯНКИ (INSECTA: PERLIDA=PLECOPTERA) ИЗ ПОЗДНЕМЕЗОЗОЙСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХАСУРТЫЙ, ЗАБАЙКАЛЬЕ

**© 2011 г. Н. Д. Синиченкова**

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

*e-mail: nina_sin@mail.ru*

Поступила в редакцию 01.12.2010 г.
Принята к печати 09.12.2010 г.

Из нижнемелового местонахождения Хасуртый, Западное Забайкалье, в составе семейства Perlariopseidae описывается новый род и вид Rasnitsyrina culonga gen. et sp. nov. К новому роду отнесен R. desiliens (Sinitshenkova, 1987), первоначально описанный в составе Karanemoura Sinitshenkova, 1987. Два новых вида принадлежат современным семействам: Dimoula khasurtensis sp. nov. – Nemouridae и Jurataenionema rohdendorfi sp. nov. – Taeniopterygidae. Все новые виды описаны по остаткам имаго.

В статье описываются новые веснянки из местонахождения Хасуртый, расположенного в Бурятии, Западное Забайкалье, в Закаменском районе на среднем течении реки Хасуртый в 10 км южнее поселка Цакир (50° с.ш., 103° в.д.). В 2004 и 2009 гг. в этом местонахождении палеоэнтомологическими экспедиционными отрядами ПИН им. А.А. Борисяка РАН под руководством Д.Е. Щербакова и Д.С. Копылова собрана обширная коллекция ископаемых насекомых, насчитывающая более 3000 образцов. Эта коллекция отличается уникальным разнообразием насекомых, которые принадлежат 21 отряду. Изучение коллекции только началось, и уже определено 82 семейства. Водные насекомые численно доминируют, хотя их разнообразие значительно меньше, чем наземных. Среди водных насекомых доминируют двукрылые семейства Chaoboridae, найдены также многочисленные нимфы поденок. Численность веснянок, ручейников, стрекоз, скорпионниц, водных жуков и клопов несколько меньше.

Всего в этом местонахождении найдено 88 остатков веснянок, которые представлены в основном имагинальными стадиями. Часто встречаются изолированные крылья, но много остатков с телами, антеннами, конечностями и церками. Нимф значительно меньше (10 остатков), все они плохой сохранности. Многие нимфы молодые, о чем свидетельствуют их небольшие размеры и очень короткие крыловые зачатки, где их удается разглядеть. 11 фрагментарных остатков можно отнести к семейству Perlariopseidae Sinitshenkova, 1985, остальные настолько фрагментарны, что их невозможно определить точнее, чем до отряда.

Доминируют немуриновые веснянки, грипоптеригоморфные и перломорфные очень редки. Самое многочисленное вымершее семейство Perlariopseidae, представлено одним новым родом и видом Rasnitsyrina culonga gen. et sp. nov. (29 остатков). Субдоминируют представители современного семейства Taeniopterygidae Klapálek, 1905, в составе которого описывается новый вид Jurataenionema rohdendorfi sp. nov. (19 остатков). Современное семейство Nemouridae Newmann, 1853 представлено новым видом Dimoula khasurtensis sp. nov., описанным по пяти остаткам. Один остаток грипоптеригоморфных (имаго, ПИН, № 5026/836) принадлежит вымершему семейству Siberioperlidae Sinitshenkova, 1983, его более точное определение затруднительно из-за фрагментарности отпечатка. Еще два остатка крупных имаго (ПИН, №№ 5026/837, 839) с телами, короткими ногами и совсем небольшими фрагментами крыльев, жилкование которых не поддается интерпретации, относятся, скорее всего, к перломорфным.

Семейство Perlariopseidae, известное в основном по имаго, широко распространено в мезозое Азии, их редкие находки известны из Западной Европы. Самые древние его представители встречаются в триасе, в юре они наиболее разнообразны, а в раннемеловых местонахождениях известны из зазинской свиты Забайкалья (Байса), ундурухинской (Холботу-Гол) и цаганцабской свит (Хутэл-Хара) Монголии (Синиченкова, 1985, 1987; Sinitshenkova, 1995).

Среди ископаемых веснянок известен единственный несомненный представитель современного семейства Nemouridae – Dimoula dimi Sinitshenkova, 2005 из отложений глушковской свиты Забайкалья в местонахождении Дая. Возраст насекомоносных отложений глушковской свиты до сих пор остается спорным. Наличие юрских эле-

ментов в некоторых группах наземных артропод свидетельствует в пользу позднеюрского возраста этих отложений (Синица, 1993). По веснянкам отстаивалось мнение о нижнемеловом возрасте на основании находок здесь современных семейств Nemouridae и Taeniopterygidae, которые ранее в достоверно юрских отложениях не были известны (Синиченкова, 1992, 2005). Недавние находки Taeniopterygidae в средней юре Китая заставляют пересмотреть прежние взгляды и не исключать, во всяком случае, по веснянкам, позднеюрского возраста глушковской свиты.

Самые древние Taeniopterygidae (Protaenionema Liu et Ren, 2007 и Jurataenionema Liu et Ren, 2007) недавно описаны по имаго из средней юры Северо-Восточного Китая, из знаменитого местонахождения Даохугоу (Liu et al., 2007). Новый вид из Хасуртыя относится к китайскому роду Jurataenionema. Другие представители этого семейства известны в ископаемом состоянии из глушковской свиты Забайкалья (Унда, Дая) и из гурванэрэнской свиты (Гурван-Эрэний-Нуру) Монголии (Синиченкова, 1990).

Семейство Siberioperlidae, известное из триаса и юры, описано также из раннемеловых местонахождений Дая, Карабон (верхняя часть тургинской свиты), Оловская впадина (укурейская свита), Усть-Кара (устькарская свита), Чалуниха (глушковская свита) (Синиченкова, 1990).

Автор искренне благодарен Д.Е. Щербакову за информацию о местонахождении Хасуртый и собранной в нем коллекции ископаемых насекомых.

#### СЕМЕЙСТВО PERLARIOPSEIDAE SINITSHENKOVA, 1985

#### Род Rasnitsyrina Sinitshenkova, gen. nov.

Название рода в честь выдающегося палеоэнтомолога Александра Павловича Расницына и его супруги, палеонтолога Ирины Александровны Гончаровой.

Типовой вид – R. culonga sp. nov.

Диагноз. Имаго. Веснянки средних размеров. На передних крыльях c-sc в птеростигмальной области отсутствует; RS двуветвистый, реже трехветвистый, при этом вторично ветвится его передняя ветвь. CuA простая, очень длинная, впадает в край крыла немного проксимальнее вершины R, CuP плавно изогнута. В кубитальном поле между CuA и CuP может быть более 10 почти прямых поперечных жилок.

Видовой состав. Кроме типового вида, R. desiliens (Sinitshenkova, 1987); Восточная Монголия, Хоутийн-Хотгор; верхняя юра.

Сравнение. Хорошо отличается от других родов семейства очень длинной CuA, наличием трехветвистого RS.

Замечания. Известно, что для жилкования крыльев веснянок характерна индивидуальная изменчивость, часто отмеченная на ископаемых остатках (Синиченкова, 2010). Однако число ветвей RS является устойчивым признаком, по которому часто различаются роды. Уникальные находки веснянок в местонахождении Хасуртый позволяют понять процесс редукции третьей ветви RS в передних крыльях Rasnitsyrina gen. nov. По-видимому, на крыльях R. culonga sp. nov. это происходило довольно часто, поскольку среди 29 остатков крыльев этого вида удалось найти один экземпляр (№ 5026/70) с четкими тремя ветвями RS и одну промежуточную форму (голотип № 5340/123), где третья ветвь, отделившись от передней ветви RS, вновь с ней сливается. Кроме системы RS, значительная изменчивость в остальных частях крыльев этого вида отсутствует.

В процессе эволюции число продольных жилок у Nemourina сокращается, поэтому наличие трехветвистого RS на передних крыльях можно рассматривать как примитивное состояние. На примере R. culonga sp. nov. можно отчетливо наблюдать начальный процесс редукции жилок в переднем крыле.

На основании наличия трехветвистого RS у представителей рода Rasnitsyrina gen. nov. в состав нового рода включен вид R. desiliens, первоначально описанный в составе рода Karanemoura Sinitshenkova, 1987 (Синиченкова, 1987). В результате ревизии Karanemoura было доказано, что K. desiliens не принадлежит этому роду (Лю и др., 2009 ).

#### Rasnitsyrina culonga Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. IX, фиг 1–5 (см. вклейку)

Название вида от названия кубитальной жилки Cu и longus *лат.* – длинный.

Голотип – ПИН, № 5340/123, прямой и обратный отпечатки почти целого насекомого хорошей сохранности; местонахождение Хасуртый; нижний мел.

Описание (рис. 1). Имаго. Голова округлая, с плавно выпуклым задним краем, переднеспинка слегка шире головы, с закругленными боковыми краями и слегка вогнутым задним краем, среднегрудь немного шире заднегруди. Крылья значительно выступают за вершину брюшка. На переднем крыле SC впадает в R немного дистальнее середины крыла и на уровне или заметно проксимальнее косой r-rs, близ вершины она выгибается к костальной жилке так, что c-sc остается очень короткой. RS длинный, отходит от R близ основания крыла, как правило, двуветвистый, его первое ветвление расположено базальнее r-rs, так, что стебелек RS отсутствует. Редко RS отчетливо трехветвистый (паратип № 5026/70), его передняя ветвь делится на заметном расстоянии от первого развилка. На левом крыле голотипа № 5340/123 хорошо видно, как от передней ветви RS отходит еще одна жилка, которая затем сливается с передней ветвью, а на некотором расстоянии опять отходит и вскоре снова сливается. На правом крыле этого же экземпляра дополни-

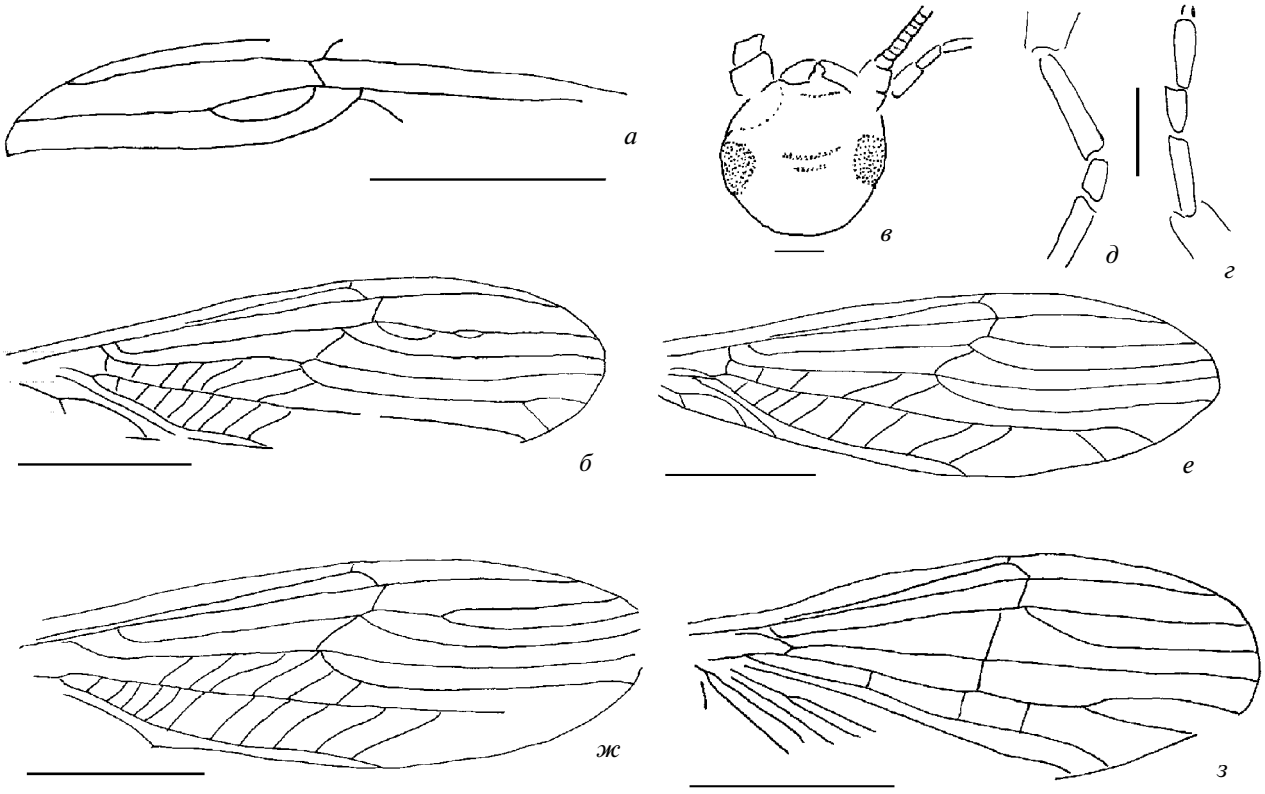



**Рис. 1.** Rasnitsyrina culonga gen. et sp. nov.: *а*, *б* – голотип № 5340/123; *а* – правое переднее крыло, *б* – левое переднее крыло; *в–д* – паратип № 5026/76; *в* – голова, *г* – передняя лапка, *д* – задняя лапка; *е* – паратип № 5026/63, переднее крыло; *ж* – паратип № 5026/70, переднее крыло; *з* – паратип № 5026/75, заднее крыло; Хасуртый, нижний мел. Длина масштабной линейки на фиг. *а*, *б*, *е–з* соответствует 2 мм, на фиг. *в–д* – 0.5 мм.

тельная третья ветвь RS отходит от его передней ветви только один раз, а затем сливается. На всех крыльях r-rs впадает в RS заметно дистальнее его развилка. M делится немного проксимальнее середины крыла и значительно базальнее развилка RS, rs-m отходит от основания второй ветви RS и впадает в основание MA, либо немного проксимальнее ветвления M. Короткие вилки у края крыла могут быть на MP (голотип) или CuA (паратип № 5026/63). CuA простая, иногда с короткой широкой вилкой на вершине, почти прямая, перед впадением в край крыла плавно изогнута на вершине. Продольные жилки в вершинной части крыла почти прямые и параллельные, промежутки между ними почти одинаковые. CuP простая, на вершине плавно выгнута. На заднем крыле SC впадает в R немного дистальнее r-rs, c-sc очень короткая. RS ветвится на уровне r-rs, M простая, CuA ветвится в вершинной трети крыла, CuP длинная, простая, слегка изогнута в вершинной части. Длина переднего крыла более, чем в 3 раза превышает его наибольшую ширину. Бедра в 1.5 раза короче голеней и в 2.8 раза длиннее лапки; на передней лапке первый и третий членики почти равны, второй втрое короче первого. Ширина брюшных сегментов почти не превышает их длину, задний край тергитов затемнен.

Размеры в мм: длина тела 6.5, длина переднего крыла 7.2–8.0, его наибольшая ширина 2.5.

Сравнение. Отличается от R. desiliens отсутствием стебелька RS.

Материал. Кроме голотипа, 12 паратипов ПИН, №№ 5026/55, 63, 70, 75, 76, 834; 5340/108, 110, 113, 117, 121, 125. Еще 17 экземпляров плохой и фрагментарной сохранности можно отнести к этому виду: ПИН, №№ 5026/57, 58, 60–62, 64, 67, 68, 77, 78, 82, 83, 831; 5340/107, 116, 118, 124. Все признаки, которые видны на фрагментах, и размеры остатков не противоречат приведенному выше описанию.

### СЕМЕЙСТВО NEMOURIDAE NEWMANN, 1853

### Род Dimoula Sinitshenkova, 2005

#### Dimoula khasurtensis Sinitshenkova, sp. nov.

Табл. IX, фиг 6

Название вида от названия реки Хасуртый.

Голотип – ПИН, № 5340/106, прямой и обратный отпечатки целого изолированного переднего крыла хорошей сохранности; местонахождение Хасуртый; нижний мел.

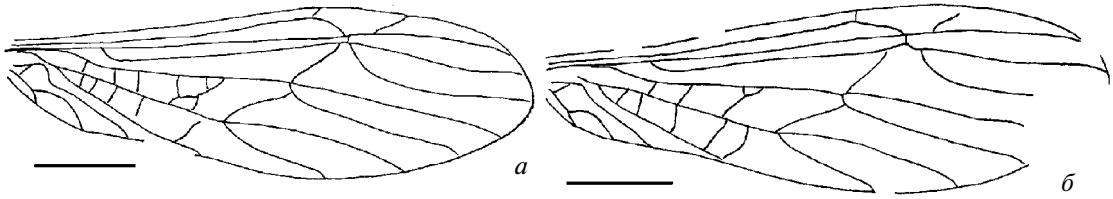


**Рис. 2.** Dimoula khasurtensis sp. nov., передние крылья: *а* – голотип № 5340/106; *б* – паратип № 5026/828; Хасуртый, нижний мел. Длина масштабной линейки соответствует 2 мм.

Описание (рис. 2). На переднем крыле SC впадает в R слегка базальнее r-rs, c-sc короткая, впадает в C значительно проксимальнее вершины SC. Поперечная в птеростигмальной области четкая, длинная и косая, в костальном поле проксимальнее c-sc дополнительные поперечные отсутствуют. RS ветвится почти на уровне r-rs (голотип) или немного дистальнее (паратипы), rs-m отходит от RS заметно проксимальнее r-rs, и впадает в M в самое основание MA (голотип) или немного дистальнее ее ветвления (паратип ПИН, № 5026/828), m-cu отходит от самого основания задней ветви M (голотип) или немного дистальнее основания MP (паратип ПИН, № 5026/828) и впадет в CuA в месте ее ветвления, либо немного базальнее (паратип ПИН, № 5026/44). CuA ветвится заметно проксимальнее ветвления M. CuP впадает в край крыла почти на уровне ветвления CuA. В медиальном поле три-пять поперечных жилок, в кубитальном – пять, две поперечные между M и CuA ветвятся и анастомозируют так, что образуется два ряда ячеек (голотип), либо одна просто ветвится (паратип № 5026/828). A1 угловато изогнута в основании, A2 ветвится, ее передняя ветвь плавно выпуклая, задняя короткая.

Размеры в мм: длина переднего крыла 9.2–11.0, его наибольшая ширина 2.8–3.5.

Сравнение. Новый вид D. khasurtensis хорошо отличается от типового D. dimi (Синиченкова, 2005) отсутствием дополнительной поперечной жилки проксимальнее c-sc, более дистальным ветвлением CuA и несколько меньшими размерами (длина переднего крыла D. dimi 12 мм).

Замечания. Анастомозы и ветвление поперечных жилок в медиальном поле, образующие два ряда ячеек, иногда встречаются на крыльях веснянок. Этот признак следует считать аберрантным, а не специфически видовым. Сходная аберрация описана у Dicronemoura muscosa Sinitshenkova, 1992, семейство Perlariopseidae, из местонахождения Кемпендяй в Якутии. Насекомоносные отложения в этом местонахождении датируются поздней юрой – ранним мелом (Синиченкова, 1992). На одном переднем крыле D. dimi поперечная r-rs ветвится (Синиченкова, 2005).

Материал. Кроме голотипа, четыре паратипа: ПИН, №№ 5026/44, 828, почти целые изолированные передние крылья, ПИН, №№ 5026/56, 88, фрагменты тела и крыльев.

**СЕМЕЙСТВО TAENIOPTERYGIDAE KLAPÁLEK, 1905**

**Род Jurataenionema Liu et Ren, 2007**

**Jurataenionema rohdendorfi Sinitshenkova, sp. nov.**

Табл. IX, фиг 7–10

Название вида в честь выдающегося диптеролога и палеоэнтомолога Б.Б. Родендорфа.

Голотип – ПИН, № 5026/843, прямой и обратный отпечатки целой самки имаго со сложенными над брюшком крыльями; местонахождение Хасуртый; нижний мел.

Описание (рис. 3). Имаго. Голова немного длиннее переднеспинки, ее задний край закруглен. Переднеспинка прямоугольная, со слегка закругленными боковыми краями, ее ширина вдвое превышает длину, углы закруглены. Грудной отдел в 1.5 раза короче брюшка. Бедра вдвое шире и немного короче голеней, передние лапки почти в 1.5 раза короче голеней, средний членик лапок слегка короче других. На передних крыльях SC впадает в R заметно дистальнее середины крыла и заметно базальнее r-rs, c-sc короткая, впадает в C значительно проксимальнее вершины SC, c-r в птеростигмальной области короткая и косая. RS отходит от R в базальной четверти крыла, делится немного дистальнее r-rs, его передняя ветвь делится немного базальнее своей середины. M ветвится значительно базальнее r-rs, почти на уровне середины крыла, поперечная rs-m отходит от RS базальнее r-rs, соединяется с MA на значительном расстоянии от развилка M. CuA делится почти на уровне развилка M, CuP впадает в задний край крыла дистальнее развилка CuA. В медиальном поле не менее четырех поперечных, в кубитальном – не менее шести, A1 простая. Шестой-девятый сегменты брюшка самца с глубоким плавным вырезом на переднем крае, последний сегмент с глубоким плавным вырезом на заднем крае, эпипрокты массивные, треугольной формы. Сегменты брюшка самки с прямыми передним и задним краями. Церки короткие, многочлениковые, у самца в основании немного изогнуты, их длина немного превышает длину последнего сегмента.

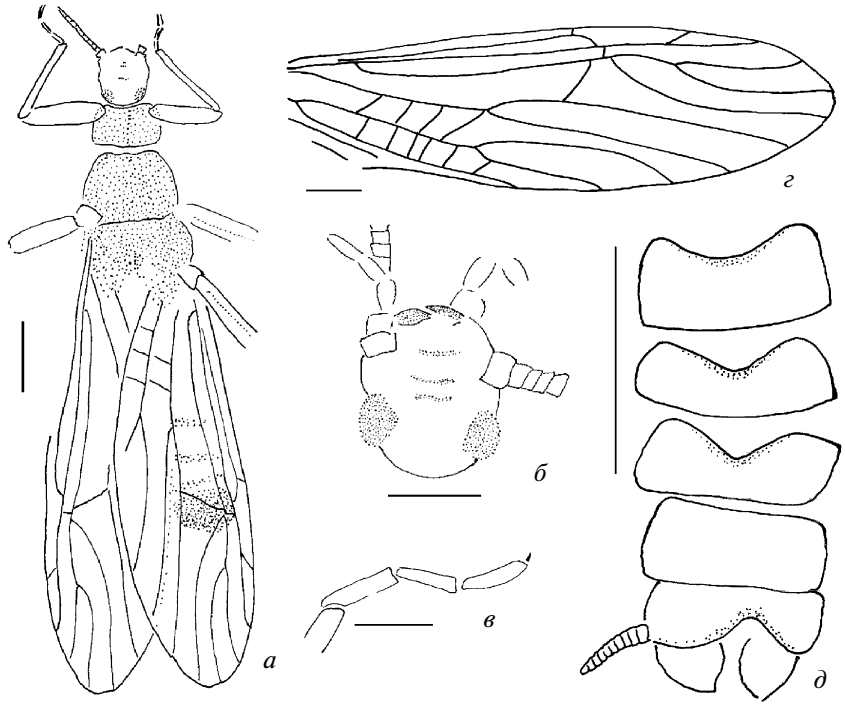



**Рис. 3.** Jurataenionema rohdendorfi sp. nov.: *а–в* – голотип № 5026/843: *а* – общий вид, *б* – голова, *в* – передняя лапка; *г* – паратип № 5026/46, переднее крыло; *д* – паратип № 5026/51, фрагмент брюшка самца; Хасуртый, нижний мел. Длина масштабной линейки на фиг. *а*, *г*, *д* соответствует 2 мм, на фиг. *б*, *в* – 0.5 мм.

Размеры в мм: длина тела (голотип) 1.8, длина переднего крыла 14.0–15.8, его максимальная ширина около 5.

Изменчивость. Заметны небольшие различия в жилковании правого и левого крыльев голотипа. На правом крыле вилка на передней ветви RS немного длиннее, чем на левом.

Сравнение. Наличие поперечной в птеростигмальной области передних крыльев сближает новый вид с J. inornatus Liu et Ren, от которого он хорошо отличается более длинной вилкой на передней ветви RS, более длинными церками и меньшими размерами.

Материал. Кроме голотипа, из того же местонахождения 18 паратипов ПИН, №№ 5026/45-54, 827, 829, 830, 832, 838, 842; 5340/112, 115.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Лю Ю., Синиченкова Н.Д., Жень Д.* Ревизия юрских родов веснянок Dobbertiniopteryx и Karanemoura (Insecta: Plecoptera) с описанием новых видов из местонахождения Даохугоу, Китай // Палеонтол. журн. 2009. № 2. С.64–69.

*Синица С.М.* Юра и нижний мел Центральной Монголии (остракоды, стратиграфия и палеореконструкция). М.: Наука, 1993. 240 с. (Тр. Совм. Росс.-Монгол. палеонтол. эксп. Вып. 42).

*Синиченкова Н.Д.* Юрские веснянки Южной Сибири и прилегающих территорий (Perlida = Plecoptera) // Юрские насекомые Сибири и Монголии. М.: Наука, 1985. С. 148–171 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 211).

*Синиченкова Н.Д.* Историческое развитие веснянок // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1987. Т. 221. С. 1–143.

*Синиченкова Н.Д.* Веснянки. Perlida // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. М.: Наука, 1990. С. 207–210 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 239).

*Синиченкова Н.Д.* Новые веснянки из верхнего мезозоя Якутии (Insecta: Perlida=Plecoptera) // Палентол. журн. 1992. № 3. С. 35–43.

*Синиченкова Н.Д.* Новые позднемезозойские поденки из местонахождения Шар-Тэг, Монголия (Insecta: Ephemerida=Ephemeroptera) // Палеонтол. журн. 2002. № 3. С. 43–48.

*Синиченкова Н.Д.* Древнейшая находка имаго Nemouridae (Insecta: Perlida = Plecoptera) в позднем мезозое Восточного Забайкалья // Палеонтол. журн. 2005. № 1. С. 39–41.

*Синиченкова Н.Д.* Изменчивость жилкования крыльев у ископаемых веснянок // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Матер. IV Всерос. симпоз. по амфибиотическим и водным насекомым, X трихоптерологич. симпоз. Владикавказ: СОГУ, 2010. С. 105–109.

*Liu Y., Ren D., Sinitshenkova N.D., Shih Ch.* The oldest known record of Taeniopterygidae in the Middle Jurassic of Daohugou, Inner Mongolia, China (Insecta: Plecoptera) // Zootaxa. 2007. V. 1521. P. 1–8.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–5. Rasnitsyrina culonga gen. et sp. nov.: 1 – голотип № 5340/123, общий вид; 2 – паратип № 5026/76, передняя лапка; 3 – паратип № 5026/63, переднее крыло; 4 – паратип № 5026/70, переднее крыло, 5 – паратип № 5026/75, заднее крыло.

Фиг. 6. Dicronemoura khasurtensis sp. nov., голотип № 5340/106, переднее крыло.

Фиг. 7–10. Jurataenionema rohdendorfi sp. nov.: 7, 8 – голотип № 5026/843: 7 – общий вид, 8 – передняя лапка; 9 – паратип № 5026/46, переднее крыло; 10 – паратип № 5026/51, брюшко самца. Хасуртый, нижний мел.

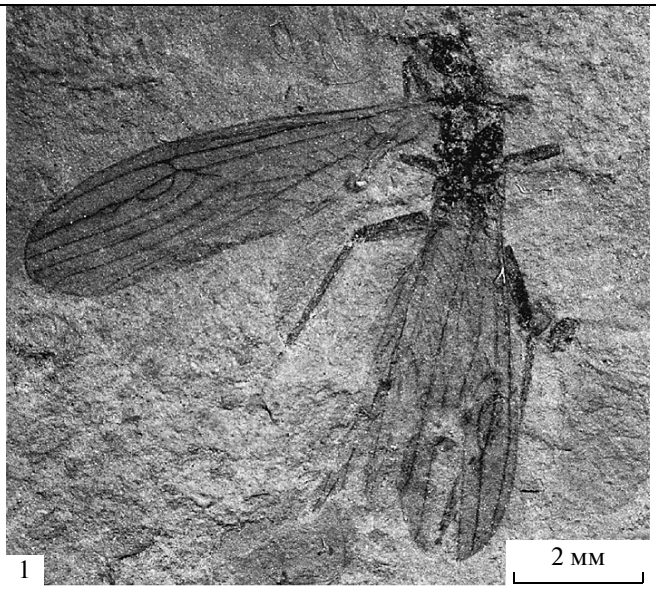
# New Stoneflies (Insecta: Perlida=Plecoptera) from the Late Mesozoic Locality Khasurty, Transbaikalia

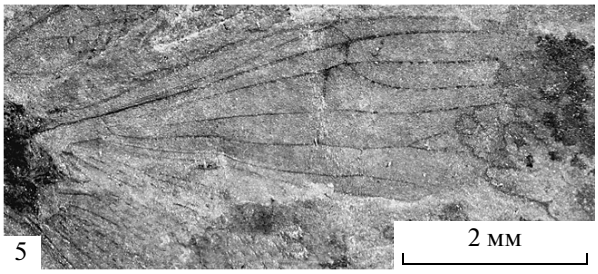
**N. D. Sinitshenkova**

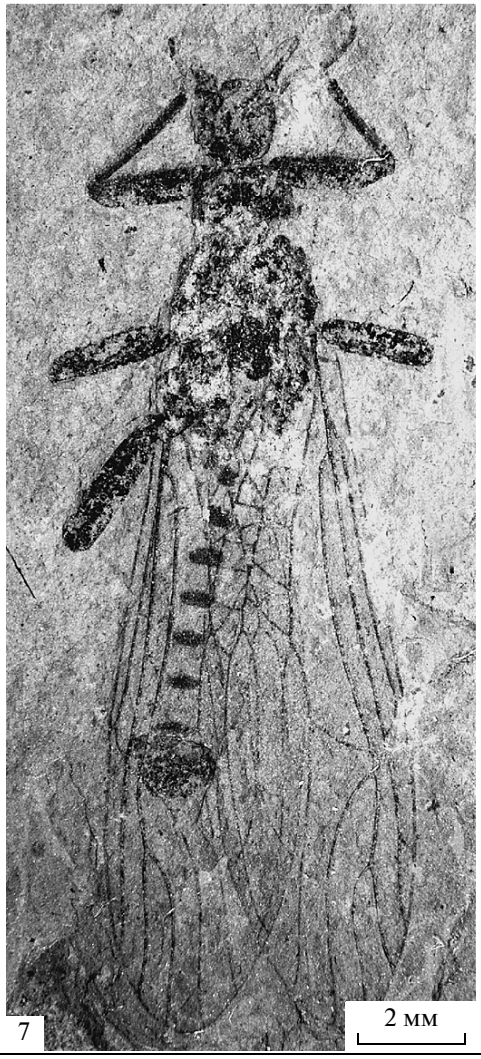
From the Lower Cretaceous locality Khasurty, western Transbaikalia, a new genus and species, *Rasnitsyrina culonga*, gen. et sp. nov. are described in the family Perlariopseidae. *R. desiliens* (Sinitshenkova, 1987), originally described in the genus *Karanemoura* Sinitshenkova, 1987, is transferred to the new genus. Two new species belonging to recent families are described: *Dimoula khasurtensis* sp. nov. (Nemouridae) and *Jurataenionema rohdendorfi* sp. nov. (Taeniopterygidae). All new species are described from fossils of adults.

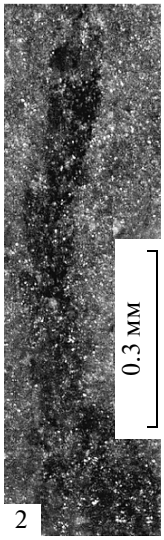
*Keywords*: Plecoptera, *Rasnitsyrina culonga* gen. et sp. nov., *Dimoula khasyrtensis* sp. nov., *Jurataenionema rohdendorfi* sp. nov., Lower Cretaceous, Khasurty, western Transbaikalia.

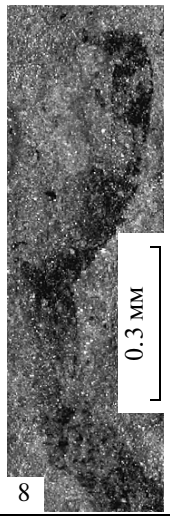
Таблица IX

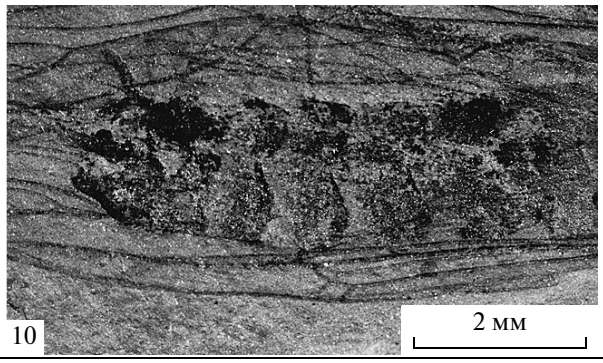






ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 82–84

УДК 565.76:551.781

# НОВЫЙ ВИД РОДА ORCHESIA LATR. ИЗ ПОЗДНЕГО ЭОЦЕНА (COLEOPTERA, MELANDRYIDAE)

**© 2011 г. Н. Б. Никитский**

*Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова*

*e-mail: Nikitsky_NB@mtu-net.ru*

Поступила в редакцию 24.02.2010 г.
Принята к печати 27.03.2010 г.

Из ровенского янтаря позднего эоцена описан новый вид рода Orchesia Latr. (O. rasnitzyni sp. nov.) из трибы Orchesiini. Описание сопровождается дифференциальным диагнозом нового вида в сравнении с наиболее близким современным представителем данного рода.

Жуки-тенелюбы (Melandryidae) – преимущественно лесная ксилофильная и мицетофильная группа жуков, распространенная всесветно. Их ископаемых представителей известно немного. Два монотипических рода описаны из верхнемеловых янтареподобных смол хетской свиты (восток Таймырского п-ова): Archaeoxylita Nikitsky, 1977 и Pseudohallomenus Nikitsky, 1977 (последнего из которых в настоящее время чаще относят к подсемейству Hallomeninae семейства Tetratomidae) (Никитский, 1977). Еще два монотипических рода – Archaeoserropalpus Nikitsky, 2002 и Pseudocuphosis Nikitsky, 2002, относящиеся к трибе Serropalpini, описаны из верхнемеловых смол штата Нью-Джерси (США) (Никитский, 2002). Среди описанных из балтийского янтаря особо отметим Abderina helmii Seidlitz, 1898 из трибы Serropalpini и эоценового, описанного (по надкрылью) из Северной Америки Cicindelopsis eophila – сначала в Cicindelidae (Cockerell, 1920), а затем перенесенного в Melandryidae (Cockerell, 1924). Кроме того, следует также указать публикации (Klebs, 1910; Hieke, Pietrzeniuk, 1984; Kubisz, 2002), в которых приводятся в основном списки родов разных жуков, и в частности Melandryidae (включая Orchesia) из балтийского янтаря (в некоторых случаях, сближаемых с теми или иными рецентными видами). Несмотря на хорошо представленные материалы по ископаемым жукам из отложений различного времени, представители всесветно распространенной в настоящее время трибы Orchesiini семейства Melandryidae не были описаны до сих пор из ископаемых отложений, а лишь указаны как родовые таксоны из балтийского янтаря. Полученный на исследование образец жука (ровенский янтарь позднего эоцена) из Зоологического института НАН Украины является первым описываемым ископаемым представителем этой трибы.

**СЕМЕЙСТВО MELANDRYIDAE LEACH, 1815**

ПОДСЕМЕЙСТВО MELANDRYINAE LEACH, 1815

**Триба Orchesiini Mulsant, 1856**

**Род Orchesia Latreille, 1807**

**Подрод Orchestera Guillebeau, 1887**

Типовой вид – Orchesia luteipalpis Mulsant et Guillebeau, 1857, современный

Диагноз. Жуки длиной 3.3–7.0 мм, от рыжебурой до почти черной окраски, без светлых пятен и перевязей. Усики с рыхлой 4-члениковой булавой. Последний членик челюстных щупиков более или менее вытянутый и ножевидный или короткий и широкий, более или менее топоровидный. Голова подогнута вниз, без резко вдавленного фронтоклипеального шва. Ширина лба между заметно выемчатыми глазами более чем в 2 раза меньше высоты глаза. Переднеспинка сильно поперечная, с наибольшей шириной у основания. Бока переднеспинки в задней части заострены, в передней (при рассмотрении сбоку) – округленные. Базальные парные вдавления переднеспинки обычно более или менее выражены. Щиток хорошо развит. Надкрылья сильно вытянутые, с пришовной бороздкой на большей части длины и спутанной пунктировкой. Задние крылья хорошо развиты. Передние тазики поперечные, довольно слабо выступающие над поверхностью груди, полностью разделены простернальным отростком и вершинами не соприкасаются. Передние тазики без заметного трохантина. Нотостернальные швы хорошо заметны. Переднегрудь перед передними тазиками очень короткая, заметно короче продольного диаметра тазиковой впадины. Средние тазики разделены. Задние тазики очень большие и разделены неполным поперечным швом на две части: узкую, более или менее треугольную поперечную переднюю и густо пунктированную лопастевидную заднюю. Предпоследний членик передних и средних лапок явственно расширенный, задних – простой. Задние ноги прыгательные, с

расширенными бедрами, короткими уплощенными голенями и очень длинными зазубренными шпорами примерно равной длины, которые значительно превышают половину длины сильно вытянутого 1-го членика лапок. Эдеагус 3-х лопастной с тонким пенисом.

Видовой состав. Три–четыре рецентных вида из Палеарктики и Америки, и новый вид из позднего эоцена.

Сравнение. Отличается от представителей подрода Orchesia (s. str.) четырехчлениковой булавой усиков [вместо трехчлениковой у Orchesia (s. str.)], а от типичных представителей подрода Clinocara Thomson, 1859 более сближенными глазами, расстояние между которыми более, чем вдвое уже высоты глаза. В настоящее время нами проводится работа по ревизии мировой фауны рецентных Orchesiini, которая предположительно может внести заметные корректировки в указанные выше признаки.

Замечания. Типичные представители этого подрода имеют в современной фауне сугубо голарктический ареал; вид Orchesia brasiliensis Champion, 1916 требует дополнительного исследования.

**Orchesia (Orchestera) rasnitzyni Nikitsky, sp. nov.**

Табл. X, фиг. 1 (см. вклейку)

Вид назван в честь крупнейшего отечественного энтомолога А.П. Расницына.

Голотип – Зоологический институт им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, № К-176; Клёсов; ровенский янтарь, поздний эоцен.

Описание. Удлиненно-овальный, или скорее веретеновидный, сильно вытянутый, слабовыпуклый жук, буроватой окраски, с более или менее густым, не длинным шелковистым прилегающим опушением. Ширина лба между заметно выемчатыми глазами примерно в 2.5–3.0 раза меньше высоты глаза. Голова нежно и довольно густо точечная. Челюстные щупики с удлиненно-треугольным вторым, примерно равной длины и ширины третьим и довольно сильно вытянутым (примерно в 3 раза длиннее 3-го и примерно в 2.2 раза длиннее ширины) – четвертым члениками. Усики лишь немного заходят за основание надкрылий, их 1-й членик примерно вдвое длиннее ширины, 2-й тоже продольный, но в 1.5 раза короче 1-го, 3-й узкий, примерно равный по длине 2-му и в 1.8–2.0 раза длиннее своей ширины, каждый из последующих 3-х члеников более короткий, чем 3-й, 7-й членик несколько шире предшествующих, 8-й (1-й членик булавы) значительно шире 7-го, слабо поперечный, не более чем в 1.2 раза шире длины, 9-й и 10-й членики явственно поперечные, не более, чем в 1.3–1.4 раза шире длины, 11-й членик удлиненно-овальный, с более или менее заметной перетяжкой, примерно в 2.5 раза длиннее 10-го и в 1.8–2.0 раза длиннее своей ширины. Переднеспинка с наибольшей шириной близ задних углов, откуда кпереди округленно-сужена, а у задних углов более или менее округленно-притуплена, в 1.9–2.0 раза шире длины, с густой, некрупной пунктировкой, ее края заострены только в задней части. Парные базальные вдавления переднеспинки довольно слабо обозначенные, а ее основание более или менее полого-двувыемчатое. Щиток, скорее, округленно-четырехугольный. Надкрылья сильно вытянутые, удлиненно-овальные, примерно в 2.2 раза длиннее наибольшей ширины, на большей части длины с хорошо развитой пришовной бороздкой. Базальная часть надкрылий с резко выраженной поперечной морщинистостью и далее к вершине они густо и довольно нежно пунктированные. Вершины надкрылий более или менее округлены. Простернальный отросток плохо заметен, но скорее заходит за задний край передних тазиков. Заднегрудь по бокам с довольно грубой и густой пунктировкой. Метэпистерны примерно в 3.3 раза длиннее ширины, кзади довольно сильно, треугольно суженные. Задние тазики большие, поперечные, шов, разделяющий их на более узкую более или менее треугольную переднюю и лопастевидную заднюю части, неполный, изнутри прерванный. Шпоры средних голеней сильно различаются по длине. 1-й членик средних лапок лишь очень немного короче всех последующих члеников вместе взятых. Задние голени примерно в 1.1–1.2 раза короче 1-го членика задней лапки и едва длиннее шпор задних голеней, которые примерно в 1.25 раза короче 1-го членика лапки. 1-й членик задней лапки примерно равен длине всех последующих члеников вместе взятых. Два первых видимых стернита брюшка близкие по длине, пятый немного длиннее четвертого.

Размеры жука в мм: длина тела 3.9.

Сравнение. Новый вид очень близок к рецентному евро-кавказскому Orchesia (O.) luteipalpis Mulsant et Guillebeau, 1857 от которого отличается пропорционально более длинными шпорами задних голеней (которые у O. luteipalpis в 1.33–1.40 раза короче 1-го членика лапок), а также сильно поперечно-морщинистой базальной частью надкрылий.

Замечание. Изученный экземпляр является скорее самкой, так как первые членики передних лапок почти не расширены.

Материал. Голотип.

Автор выражает благодарность Е.Э. Перковскому (ЗИН НАН Украины) за помощь в работе.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Никитский Н.Б.* Два новых рода жуков-тенелюбов (Col., Melandryidae) из верхнего мела // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 140–143.

*Никитский Н.Б.* Новые таксоны жуков Melandryidae (Coleoptera, Tenebrionoidea) из верхнего мела // Палеонтол. журн. 2002. № 5. С. 62–65.

*Cockerell T.D.A.* Eocene insects in the United States National Museum // Proc. U.S. Nat. Mus. 1920. V. 57. № 2313. P. 233–260.

*Cockerell T.D.A.* Eocene insects in the United States National Museum // Proc. U.S. Nat. Mus. 1924. V. 64. № 2503. P. 1–15.

*Hieke F., Pietrzeniuk E.* Die Bernstein-Käfer des Museums fur Natrkunde, Berlin (Insecta, Coleoptera) // Mitt. Zool. Mus. Berl. 1984. Bd 60. №. 2. S. 297–326.

*Klebs R.* Über Bersteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung // Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg. 1910. Bd 5. S. 217–242.

*Kubisz D.* Beetles in the collection of the Museum of Amber Inclusions, University of Gdansk, with description of Colotes sambicus sp.n. (Coleoptera: Melyridae) // Polsk. Pismo Entomol. 2001. № 70. P. 259–265.

*Seidlitz G.* Lagriidae, Melandryidae // Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. 1 Abt. Coleoptera. Bd 5. H. 2. Lief. 1–3. Berlin, 1898. S. 306–680.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1. Orchesia rasnitzyni sp. nov., голотип № K-176: 1а – общий вид снизу и немного сбоку, 1б – передняя часть тела крупным планом (вид сбоку), 1в – общий вид сбоку.

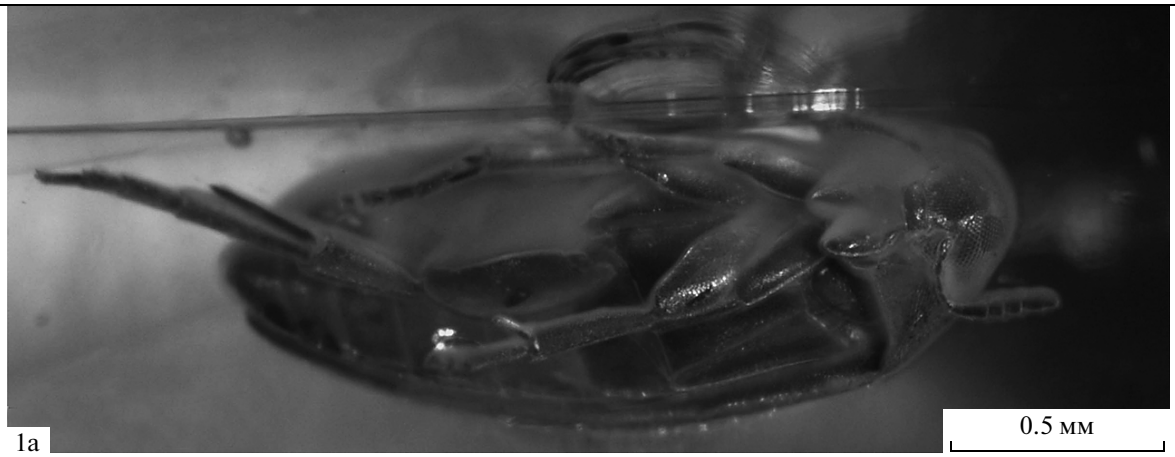
## New Species of the Genus *Orchesia* Latr. from the Upper Eocene (Coleoptera, Tenebrionoidea)

**N. B. Nikitsky**

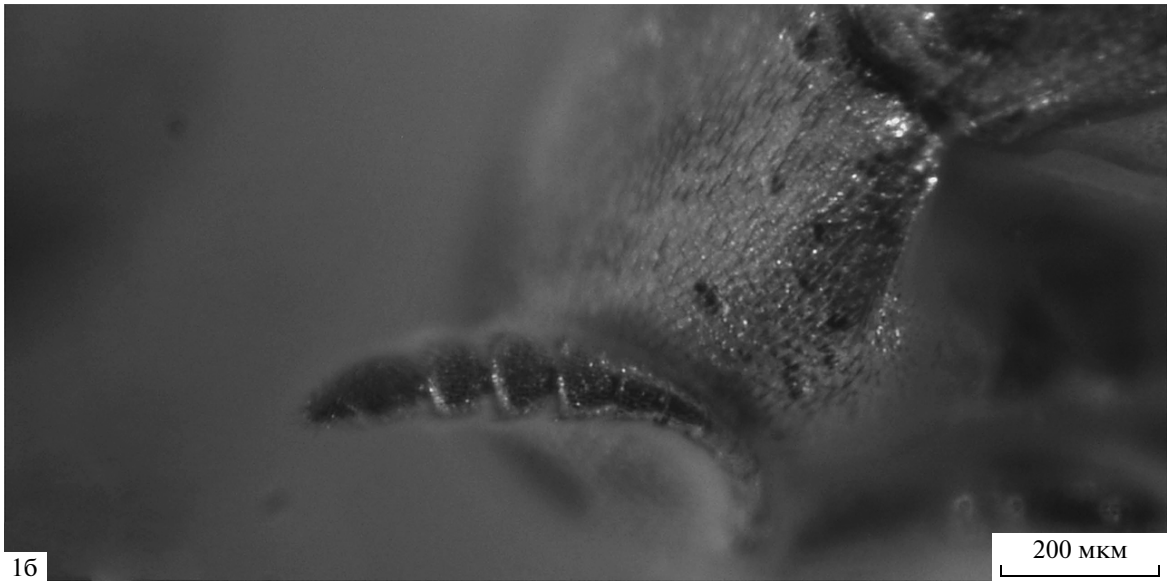
A new species of the genus *Orchesia* Latr. (subgenus *Orchestera* Guill.), *O. rasnitzyni* sp. nov., is described from the Upper Eocene Rovno amber. The description is supplied with a differential diagnosis of the new species in comparison with the closest recent member of this genus.

*Keywords*: Melandryidae, *Orchesia*, Upper Eocene.

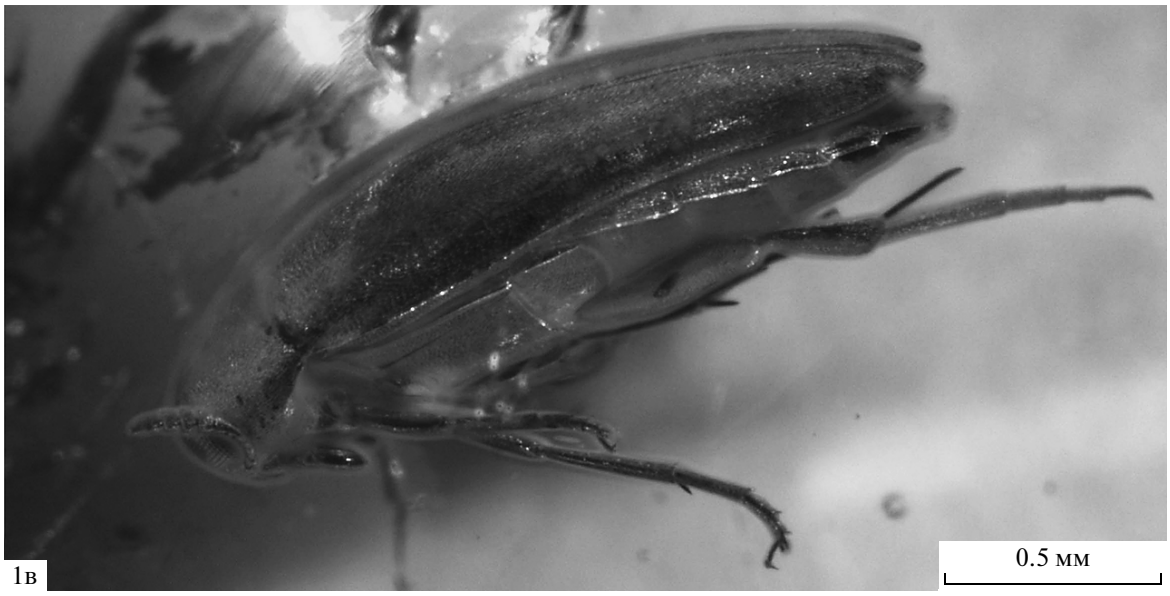
Таблица X




1а




1б




1в

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 85–88

УДК 56.016.3:551.734.5 (470.57)

# НОВЫЙ ВИД КОНОДОНТОВ РОДА PELEKYSGNATHUS ИЗ ФАМЕНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОКА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

**© 2011 г. В. Н. Пазухин*, Ю. А. Гатовский****

**Институт геологии Уфимского научного центра РАН, Уфа*

*e-mail: pazukhin@mail.ru*

***Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

*e-mail: gatovsky@geol.msu.ru*

Поступила в редакцию 08.06.2010 г.
Принята к печати 14.10.2010 г.

Описан новый вид Pelekysgnathus aristovi sp. nov. из мелководных карбонатных отложений среднего фамена Южно-Татарского свода востока Русской платформы.

Род Pelekysgnathus впервые описан Л. Томасом из сланцев Мэпл Милл в штате Айова (США), относящихся к фаменскому ярусу верхнего девона (Thomas, 1949). По описанию автора, род представляет собой листовидный конодонт с коротким основанием, несущим один ряд низких конических зубчиков. Главный зубец обычно выделяется более крупными размерами, направлен назад под различным углом. Базальная полость наиболее глубокая и широкая у заднего конца элемента, заострена и заужена у переднего конца. Продольная ось элемента прямая или слабо дугообразно изогнута. От близкого по морфологии рода Icriodus Branson et Mehl род Pelekysgnathus отличается присутствием лишь одного ряда зубчиков над основанием, от родов Eotaphrus Pierce et Langeheim и Coryssognathus Link et Druce – глубокой базальной полостью, узким срединным листом и задним положением главного зубца соответственно (Ziegler, 1975).

Позднее Г. Клаппер и Ж. Филип предложили для рода Pelekysgnathus мультиэлементный аппарат, в состав которого входили: пелекисгнатидный элемент (I), акодиниформный элемент ($S_2$) и слабо орнаментированный или ребристый дрепанодиформный конический элемент ($M_2$) (Klapper, Philip, 1972). По данным Р. Никола и Э. Дрюса, аппарат рода Pelekysgnathus мог, вероятно, состоять из четырех элементов: I, $S_2$, $M_{2a}$ и $M_{2b}$ (Nicoll, Druce, 1979). Соотношение элементов I, $S_2$ и $M_2$ в аппарате Pelekysgnathus к настоящему времени однозначно не установлено. В большинстве известных коллекций сумма конических элементов $S_2$ и $M_2$, как правило, превышает количество I-элементов.

Ч. Сандберг в своей работе по выделению биофаций в позднедевонской зоне Polygnathus styriacus в западной части Соединенных Штатов считает, что конодонты рода Pelekysgnathus обитали в мелководных лагунных обстановках (Sandberg, 1976). Им выделяется мелководная полигнатидно-пелекисгнатидная биофация.

Представители рода Pelekysgnathus имеют широкое распространение в верхнедевонских мелководных отложениях Европы, Азии, Северной Америки и Австралии (Sannemann, 1955; Ethington et al., 1961; Anderson, 1966; Druce, 1969, 1976; Sandberg, Ziegler, 1979; Гагиев, 1979; Бушмина, Кононова, 1981; Sandberg, Dreesen, 1984; Аристов, 1988; Matyja, 1993; Capkinoglu, 2000; Johnston, Chatterton, 2001; Hairapetian, Yazdi, 2003; Dzik, 2006). На отдельных территориях пелекисгнатиды доминируют и зачастую являются стратиграфически наиболее информативными.

При изучении среднефаменских отложений, вскрытых многочисленными скважинами на территории Южно-Татарского свода Республики Башкортостан (рис. 1), авторами установлен новый вид рода Pelekysgnathus. Для Pelekysgnathus aristovi sp. nov. характерно наличие крупного, невысокого, почти вертикального главного зубца и ряда слившихся зубчиков, образующих ровную площадку позади него, а также глубокой базальной полости, выходящей за пределы главного зубца.

Изученные отложения представлены лагунными фациями. В мадстоунах, реже в спаритах и вакстоунах, в ассоциации с остатками водорослей, фораминифер, брахиопод, остракод, криноидей, сколикодонтов, встречен комплекс конодонтов, близкий к описанному В.А. Аристовым (1988) комплексу из Центрального девонского поля Русской платформы. Совместно с Pelekysgnathus aristovi sp. nov. встречен следующий комплекс конодонтов: Pelekysgnathus artus Aristov, P. australis Nicoll et Druce, P. communis Thomas, P. curtus Aristov, P. aff. peejayi Druce, P. proteus Aristov, Polygnathus streeli Dreesen, Dusar et

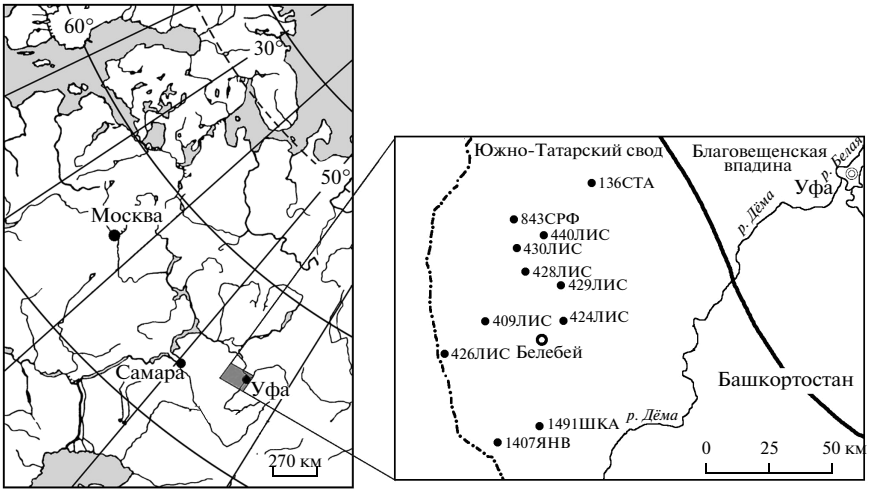



**Рис. 1.** Схема расположения скважин на Южно-Татарском своде востока Русской платформы.

Groessens, Po. tinus Pazukhin, Apatognathus varians Branson et Mehl, A. provarians Nicoll, A. aff. antis Gagiev, A. sp. 1, Ozarkodina preslavciensis Spassov, Drepanodina cornuta Kononova. По данным Аристова, Pelekysgnathus curtus, P. communis и P. proteus встречены в отложениях лебедянского горизонта (слои с Pelekysgnathus curtus). В этих же отложениях часто встречаются Polygnathus streeli и Po. tinus. Виды Pelekysgnathus australis и P. artus описываются Аристовым из данковского горизонта киселево-никольской толщи (слои с Pelekysgnathus australis). Приведенные данные позволяют определить возрастной диапазон вида Pelekysgnathus aristovi sp. nov. как лебедянский горизонт (слои с Pelekysgnathus curtus) – нижняя часть данковского горизонта (слои с Pelekysgnathus australis), который коррелируется со стандартными конодонтовыми зонами marginifera-velifer среднего фамена (Аристов, 1988, с. 48).

Ниже приводится описание нового вида рода Pelekysgnathus. Изученная коллекция хранится в Институте геологии Уфимского научного центра РАН под № 105.

Авторы выражают глубокую признательность Л.И. Кононовой за критические замечания и помощь при написании данной статьи.

## ОТРЯД PRIONIODONTIDA

### СЕМЕЙСТВО ICRIODONTIDAE MÜLLER ET MÜLLER, 1957

### Род Pelekysgnathus Thomas, 1949

**Pelekysgnathus aristovi Pazukhin et Gatovsky, sp. nov.**

Табл. XI, фиг. 1–3 (см. вклейку)

Название вида в честь Виктора Алексеевича Аристова.

Голотип – ИГ УНЦ РАН, № 105/51, правосторонний I-элемент; восток Русской платформы, Южно-Татарский свод, скв. 1491 Шкаповской площади, инт. 1824–1832 м, обр. 71а; верхний девон, фаменский ярус, среднефаменский подъярус (табл. I, фиг. 1а–в).

Описание. I-элемент с относительно длинным листом, несущим 7–8 слившихся в основании зубцов. Наиболее крупным по размеру является главный зубец, который находится на заднем конце листа и расположен вертикально по отношению к основанию. Главный зубец имеет почти овальное поперечное сечение. За главным зубцом следует ряд крупных полностью сросшихся невысоких зубцов, образующих ровную площадку. Остальные зубчики имеют треугольную форму. Высота зубцов немного увеличивается к переднему краю. Лист в основании расширяется и образует слегка асимметричную каплевидную базальную полость, суженную спереди и расширенную сзади. Базальная полость глубокая, имеет фланги и продолжается позади главного зубца.

Размеры в мм: голотип № 105/51: 0.56 – длина, 0.23 – ширина, 0.32 – высота.

Изменчивость. Количество зубчиков листа варьирует от 7 до 11. Иногда высота крайних зубчиков превышает высоту главного зубца.

Сравнение. По морфологии листа и количеству зубцов описываемый вид имеет сходство с P. planus Sannemann (Sannemann, 1955, табл. 4, фиг. 22), от которого отличается невысоким, почти вертикальным главным зубцом и рядом слившихся зубчиков, образующих ровную площадку, а также базальной полостью, выходящей за пределы платформы позади главного зубца. Новый вид также

сходен с P. isodentatus Aristov (Аристов, 1988, табл. 12, фиг. 16), от которого отличается более крупными размерами главного зубца, большим количеством зубчиков на листе и меньшей высотой переднего края конодонта.

З а м е ч а н и я. В коллекции имеются как левосторонние, так и правосторонние I-элементы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний девон, фаменский ярус, среднефаменский подъярус; восток Русской платформы, Южно-Татарский свод.

М а т е р и а л. 27 экз. хорошей сохранности. Восток Русской платформы, Южно-Татарский свод: Лисовская площадь: 1 экз. – скв. 409, инт. 1633–1641 м (0.5 м от начала, обр. 10/43); 5 экз. – скв. 424, инт. 1865–1872 м (2.6 м от начала, обр. 60а и 3.8 м от начала, обр. 62); 1 экз. – скв. 426, инт. 1627–1635 м (0.6 м от начала, обр. 78); 2 экз. – скв. 428, инт. 1536–1544 м (7.0 м от начала, обр. 59); 2 экз. – скв. 429, инт. 1641-1649 м (0.2 м от начала, обр. 5/53 и 2.2 м от начала, обр. 5/55); 2 экз. – скв. 430, инт. 1507–1515 м (1.7 м от начала, обр. 55 и 2.3 м от начала, обр. 56); 6 экз. – скв. 440, инт. 1470–1478 м (0.4 м от начала, обр. 4) и инт. 1478–1486 м (0.1 м от начала, обр. 8); Серафимовская площадь: 3 экз. – скв. 843, инт. 1454–1461 м (3.5 м от начала, обр. 49); Шкаповская площадь: 4 экз. – скв. 1491, инт. 1824–1832 м (0.7 м от начала, обр. 70 и 1.4 м от начала, обр. 71а); Яновская площадь: 1 экз. – скв. 1407, инт. 1771–1778 м (6.5 м от начала, обр. 26).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

*Бушмина Л.С., Кононова Л.И.* Микрофауна и биостратиграфия пограничных слоев девона и карбона (юг Западной Сибири). М.: Наука, 1981. 122 с.

*Гагиев М.Х.* Конодонты из пограничных отложений девона и карбона Омолонского массива // Путеводитель науч. экскурсий по туру IX. Прилож. 2. Магадан, 1979. С. 1–104.

*Anderson W.I.* Upper Devonian conodonts and the Devonian-Mississippian boundary of north-central Iowa // J. Paleontol. 1966. V. 40. № 2. P. 395–415.

*Capkinoglu S.* Late Devonian (Famennian) conodonts from Denizlikoyu, Gebze, Kocaeli, Northwestern Turkey // Turkish J. Earth Sci. 2000. V. 9. № 2–3. P. 91–112.

*Druce E.C.* Devonian and Carboniferous Conodonts from the Bonaparte Gulf Basin, Northern Australia and their use in international correlation // Bureau Miner. Res. Australia. 1969. Bull. 98. 242 p.

*Druce E.C.* Conodont biostratigraphy of the Upper Devonian reef complexes of the Canning Basin, Western Australia // Bureau Miner. Res. Australia. 1976. Bull. 158. 303 p.

*Dzik J.* The Famennian "Golden Age" of conodonts and ammonoids in the Polish part of the Variscan sea // Palaeontol. Pol. 2006. V. 63. P. 1–360.

*Ethington R.L., Furnish W.M., Wingert J.R.* Upper Devonian conodonts from Bighorn Mountains, Wyoming // J. Paleontol. 1961. V. 35. № 4. P. 759–768.

*Hairapetian V., Yazdi M.* Late Devonian conodonts from Dalmeh section, Northeastern Ardekan, Central Iran // Cour. Forsch.-Inst. Senckenb. 2003. V. 245. P. 209–225.

*Johnston D.I., Chatterton B.D.E.* Upper Devonian (Famennian) conodonts of the Palliser Formation and Wabamun Group, Alberta and British Columbia, Canada // Palaeontogr. Canad. 2001. № 19. 154 p.

*Klapper G., Philip G.M.* Familial classification of reconstructed Devonian conodont apparatuses // Geol. et Palaeontol. 1972. SB-1. P. 97–114.

*Matyja H.* Upper Devonian of Western Pomerania // Acta geol. Pol. 1993. V. 43. № 1–2. P. 27–94.

*Nicoll R.S., Druce E.C.* Conodonts from the Fairfield Group, Canning Basin, Western Australia // Bureau Miner. Res. Australia. 1979. Bull. 190. 134 p.

*Sandberg C.A.* Conodont biofacies of Late Devonian Polygnathus styriacus Zone in western United States // Conodont paleoecology / Ed. C.R. Barnes. Geol. Assoc. Canada Spec. Waterloo. 1976. Paper 15. P. 171–186.

*Sandberg C.A., Dreesen R.* Late Devonian icriodontid biofacies models and alternate shallow-water conodont zonation // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1984. V. 196. P. 143–198.

*Sandberg C. A., Ziegler W.* Taxonomy and biofacies of important conodonts of Late Devonian styriacus – Zone, United States and Germany // Geol. et Palaeontol. 1979. V. 13. P. 173-212.

*Sannemann D.* Oberdevonische Conodonten (to IIα) // Senckenb. Lethaea. 1955. V. 36. № 1/2. P. 123–156.

*Thomas L.A.* Devonian-Mississippian formations of southeast Iowa // Bull. Geol. Soc. Amer. 1949. V. 60. № 3. P. 403–438.

*Ziegler W.* Catalogue of conodonts. Stuttgart, 1975. V. 2. P. 1–404.

## Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–3. Pelekysgnathus aristovi sp. nov.: 1 – голотип ИГ УНЦ РАН, № 105/51, правосторонний I-элемент; 1а – сбоку, 1б – сверху, 1в – снизу; восток Русской платформы, Южно-Татарский свод, скв. 1491 Шкаповской площади (инт. 1824–1832 м; 1.4 м от начала, обр. 71а); фаменский ярус, среднефаменский подъярус; 2 – экз. ИГ УНЦ РАН, № 105/50, левосторонний I-элемент; 2а – сбоку, 2б – сверху, 2в – снизу; местонахождение то же (инт. 1824–1832 м; 0.7 м от начала, обр. 70), возраст тот же; 3 – экз. ИГ УНЦ РАН, № 105/52, левосторонний I-элемент; 3а – сверху, 3б – снизу, 3в – сбоку; скв. 429 Лисовской площади (инт. 1641–1649 м; 0.2 м от начала, обр. 5/53), возраст тот же.

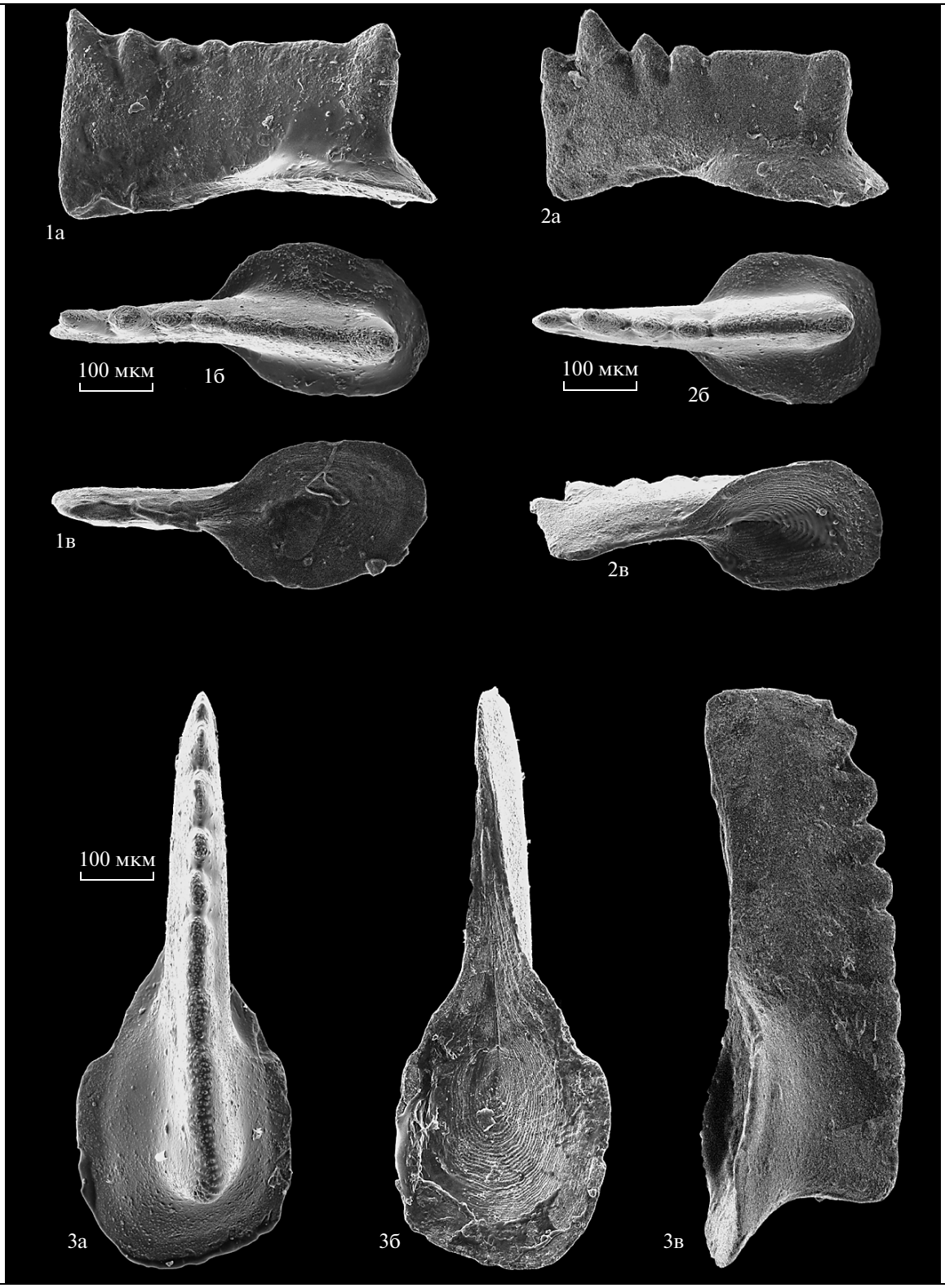
# A New Species of *Pelekysgnathus* (Conodonts) from the Famennian of the East Russian Platform

**V. N. Pazukhin, Yu. A. Gatovsky**

A new conodont species, *Pelekysgnathus aristovi* sp. nov., from the Middle Famennian shallow-water carbonate deposits of the South Tatar Dome in the eastern Russian Platform is described.

*Keywords*: conodonts, *Pelekysgnathus*, new species, Famennian, Russian Platform.

Таблица XI



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 89–93

УДК 567.433:551.734.2(571.511.8)

# К МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ ПОЛОЖЕНИЮ UNGULASPIS ARCTOA (OSTEOSTRACI, AGNATHA) ИЗ НИЖНЕГО ДЕВОНА АРХИПЕЛАГА СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ

**© 2011 г. О. Б. Афанасьева**

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

*e-mail: oafan@paleo.ru*

Поступила в редакцию 15.12.2010 г.
Принята к печати 18.01.2011 г.

Дополнительное исследование головного щита и туловищных чешуй голотипа Ungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa позволило установить, что поверхность экзоскелета слагается дентином, по крайней мере, двух генераций. На основании полученных данных сделана реконструкция наружного скелета этой формы. Предложена модель формирования экзоскелета у Ungulaspis arctoa в онтогенезе. Впервые у остеостраков феномен суперпозиционного роста панциря подробно описан не на микро-, а на макроостатках. На примере остеостраков обосновано существование двух типов вертикального роста наружного скелета (би- и униполярного) у некоторых групп древних первичноводных позвоночных. Обсуждается положение Ungulaspis arctoa в системе остеостраков.

Присутствие костнощитковых бесчелюстных (Osteostraci) в ископаемой фауне позвоночных силура и нижнего девона архипелага Северная Земля было отмечено геологами уже во время сбора материалов экспедициями 1978–1979 гг. (Afanassieva, 1999). Однако первые описания новых форм остеостраков были сделаны лишь в конце прошлого века (Mark-Kurik, Janvier, 1995; Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 2000).

При описании Ungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998 из отложений североземельской свиты нижнего девона о. Октябрьской Революции (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999) было указано, что голотип представляет собой отпечаток дорсальной стороны головного щита и части туловища животного с фрагментами экзо- и эндоскелета различной сохранности. Соответственно, скульптура головного щита и туловищных чешуй голотипа отпечатана на породе, где расположены также разноразмерные фрагменты его экзоскелета, наблюдаемые с внутренней стороны панциря. Для изучения строения покровов Ungulaspis arctoa, в том числе в СЭМ, были взяты мелкие фрагменты экзоскелета, полученные в результате механического препарирования голотипа. На основании полученных данных была сделана реконструкция строения дорсальной стороны экзоскелета головного щита этого вида (рис. 1, *а*; Afanassieva, 1999, рис. 2).

Благодаря совместному проекту между Литовской и Российской академиями наук по изучению бесчелюстных позвоночных из палеозойских отложений северной части Восточно-Европейской платформы, у автора появилась возможность более тщательно исследовать головной щит и чешуи у голотипа Ungulaspis arctoa. Дополнительное изучение голотипа позволило установить, что его наружный скелет имеет гораздо более сложное строение.

Было установлено, что для Ungulaspis arctoa характерна скульптура генерализованного типа (табл. XII, фиг. 1, 2, см. вклейку): многочисленные мелкие более или менее удлиненные бугорки на тессерах головного щита и узкие валики на туловищных чешуях (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999). Форма бугорков на поверхности экзоскелета меняется с округлой на удлиненную при переходе от головного щита к туловищному отделу. Бугорки могут быть соединены дентиновыми анастомозами (Афанасьева, 2004). Удлиненные бугорки и валики иногда разветвляются. Исследование в СЭМ показало, что для бугорков характерна тонкая исчерченность поверхности (табл. XII, фиг. 3; Afanassieva, 2004b, рис. 1E, 1F). Бугорки сложены клеточной костной тканью, постепенно переходящей в их верхней части в дентиноидную ткань, пронизанную тонкими канальцами. Между бугорками открываются устья каналов сосудистого сплетения. Поровые поля или перфорированные септы в твердых покровах не обнаружены.

В экзоскелете головного щита Ungulaspis arctoa хорошо идентифицируются тессеры, разделенные промежутками, занимаемыми циркумареальными каналами полигональной сети. В некоторых частях щита, приблизительно на границе среднего и базального слоев, сохранились развитые радиальные каналы (табл. XII, фиг. 4). На сломе бугорков, в их

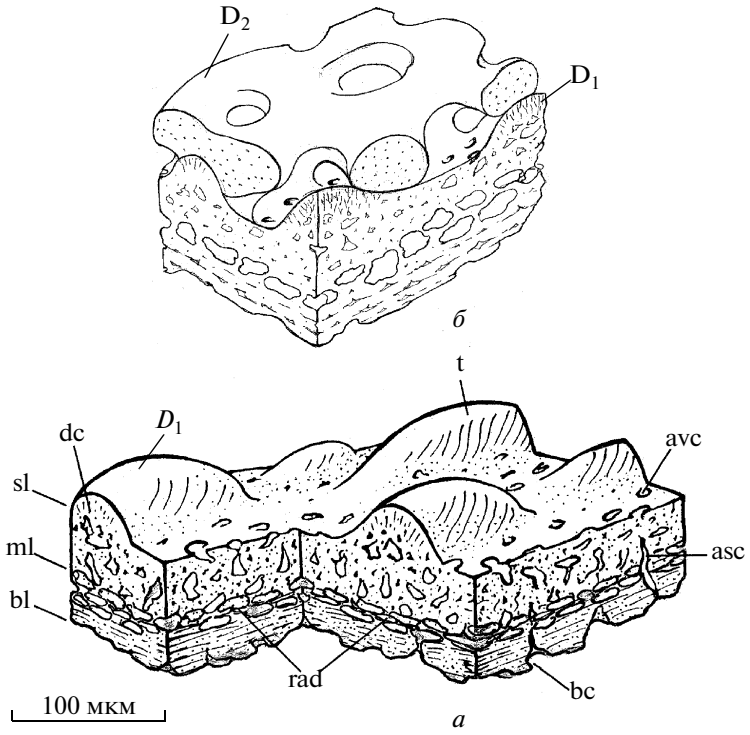



**Рис. 1.** Трехмерная схема строения экзоскелета дорсальной стороны щита Ungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998: *а* – стадия развития экзоскелета с генерацией первичных дентиновых бугорков (по: Afanassieva, 1999, с изменениями); *б* – стадия развития экзоскелета со вторичной дентиновой сетью. Обозначения: asc – восходящий сосудистый канал; avc – отверстие сосудистого канала; bc – базальная камера; bl – базальный слой; $D_1$ – дентин первой генерации; $D_2$ – дентин последующей генерации; dc – дентиновые канальцы; rad – радиальные каналы; sl – поверхностный слой; t – бугорок на поверхности тессеры.

основании, имеются относительно большие полости, интерпретируемые как базальные. Восходящие каналы нижнего сосудистого сплетения местами пронизывают хорошо развитый базальный слой.

Дополнительное исследование наружного скелета головного щита голотипа Ungulaspis arctoa позволило установить, что на поверхности тессер присутствует сложная дентиновая структура, имеющая вид объемной сети с относительно крупными порами и залегающая на бугорках первой генерации дентина (табл. XII, фиг. 5–8; рис. 1, *б*). Поверхность дентиновой сети блестящая. Диаметр пор может довольно значительно колебаться, поры расположены не упорядоченно. На исследованном нами фрагменте щита диаметр отверстий этой сети составляет 30–60 мкм, толщина структуры 20–100 мкм.

Подобное строение твердых покровов указывает на то, что при формировании наружного скелета мелкие бугорки образовывались первыми (дентин первой генерации), позднее над ними закладывалась дентиновая сеть (дентин второй генерации). Таким образом, для Ungulaspis arctoa доказано существование двух генераций дентина в твердых покровах, т.е. возможность надставочного (суперпозиционного) роста при образовании экзоскелета.

Существование феномена суперпозиционного роста в твердых покровах остеостраков было отмечено Т. Эрвигом (Ørvig, 1951) впервые на материале из нижнего девона Шпицбергена. Он привел изображение шлифа вертикального сечения экзоскелета Cephalaspis sp. (там же, рис. 11B) с вертикальным расположением двух генераций бугорков. В работе отмечено, что периодическое образование новых твердых тканей на внешней поверхности экзоскелетных элементов обнаружено у многих остракодерм и рыб.

Г. Венгше в своей монографии по остеостракам Шпицбергена (Wängsjö, 1952) специально останавливается на проблеме вторичного роста экзоскелета у остеостраков и, в частности, обсуждает существование надставочного способа формирования сложных (составных) дентиновых бугорков у Tegaspis kolleri (Stensiö, 1927). Он пришел к выводу, что суперпозиционный рост (“appositional growth”, по Венгше) бугорков, а, следовательно, и экзоскелета в целом, очень редок в этой группе древних позвоночных.

В. Гросс (Gross, 1961) подробно описал строение экзоскелета с двумя генерациями мезодентина на мелких изолированных фрагментах панциря остеостракa из нижнедевонских отложений северной части Германии. Скульптура этой формы, по его мнению (Gross, 1961, с. 109–110, 146), сходна с таковой Cephalaspis excellens Wängsjö, 1952 [= Zenaspis excellens (Wängsjö)]. Он отнес эти остатки к Zenaspis? sp. indet., и предложил возможную схему образования подобной скульптуры с упорядоченными порами на поверхности наружного скелета (Gross, 1961, рис. 17). Сравнительно недавно мелкие изолированные фрагменты экзоскелета остеостраков со сходной скульптурой и, возможно, типом роста были подробно описаны Дж. Фергоссеном (Vergoossen, 2002, 2004) из верхнего силура Швеции. Фергоссен отнес часть фрагментов к Hemicyclaspis sp. indet. (hemicyclaspid), другую часть – к Zenaspis? sp. indet. (zenaspid? sensu Gross, 1961).

Существование дентиновых структур различного типа – дискретных бугорков и слитной сети – в экзоскелете Ungulaspis arctoa, а также их взаимное расположение, свидетельствуют о том, что образование его твердых покровов могло происходить следующим образом. Сначала на будущих тессерах и туловищных чешуях закладывалась первая генерация мезодентина в виде многочисленных мелких бугорков и узких валиков соответственно. Приблизительно одинаковые размеры этих образований свидетельствуют о том, что их закладка на тессере или чешуе могла происходить одновременно. Дальнейшая оссификация покровных тканей на каждой тессере проходила, вероятно: а) в базальном направлении, за счет развития костной ткани вокруг сосудов среднего слоя и нарастания костной ткани базального слоя, и б) в радиальном направлении, вследствие развития костной ткани среднего и базального слоев по радиальным каналам. Наличие неоссифицированных зон в покровах между твердыми участками тессер позволяло животному продолжать расти и на этой стадии онтогенеза. Следующая генерация дентина, закладывающаяся на поверхности экзоскелета в мягких покровах, “поглощала” первичные бугорки и образовывала дентиновую сеть на поверхности тессеры. Вопрос о том, соединялись ли тессеры в слитный панцирь у Ungulaspis arctoa посредством такой сети, остается в настоящее время открытым. В случае одновременной закладки “жесткой” дентиновой сети на всей поверхности щита дальнейшее увеличение его абсолютных размеров оказывалось сильно ограниченным и требовало особых механизмов перестройки экзоскелета.

Ранее нами было предложено выделение двух основных типов вертикального роста (утолщения) экзоскелета у остеостраков: униполярный и биполярный способы роста (Afanassieva, 2004a). Униполярный рост подразумевает однонаправленное утолщение экзоскелета относительно плоскости первичной закладки дентиновых структур, за счет нарастания твердых тканей в базальном направлении. При биполярном росте утолщение экзоскелета происходило в двух противоположных направлениях – базальном и апикальном. В апикальном направлении утолщение экзоскелета происходит за счет образования дополнительных (по крайней мере, двух) последовательных генераций дентина. Биполярный рост твердых покровов, характерный для Ungulaspis, четко отличается от униполярного роста, типичного, например, для трематаспидных остеостраков. Так, у видов рода Trematapsis, а также у Dartmuthia gemmifera Patten, закладка гладкой дентиновой поверхности происходила однократно на всей или на большей части головотуловищного щита и его утолщение проходило по униполярному типу.

Поскольку явление суперпозиционного роста (в данном случае, существование нескольких погруженных генераций бугорков) хорошо известно в некоторых группах древних бесчелюстных (гетеростраки) и челюстноротых (артродиры, кроссоптеригии) (Новицкая, 1971), понятие полярности вертикального роста твердых наружных покровов вполне приложимо к морфогенезам экзоскелета у различных групп первичноводных позвоночных.

Систематическое положение Ungulaspis arctoa к настоящему времени не определено (Афанасьева, 2004). Как было отмечено (Афанасьева, Каратаюте-Талимаа, 1998; Afanassieva, 1999), для него характерны признаки, типичные как для примитивных ателеаспидных остеостраков (выраженная тессерированность щита, размытость границ латеральных полей, возможное отсутствие корнуальных выростов), так и для продвинутых сколенаспидных форм (крупные абсолютные размеры, относительно малые орбиты, расширенная гипофизная часть назогипофизного отверстия, хорошо развитый дорсальный гребень головного щита). Своеобразный комплекс признаков, а также сложное строение экзоскелета, не описанное в других, выделяемых ныне, подгруппах остеостраков, свидетельствует о том, что Ungulaspis может представлять отдельную подгруппу этих бесчелюстных позвоночных.

Интересно отметить, что Гросс (Gross, 1961) идентифицировал микроостатки остеостракa со сходным типом скульптуры как Zenaspis? sp. indet., то есть, отнес его, согласно современным воззрениям, к сколенаспидным (зенаспидным) остеостракам (Scolenaspidiens, по Janvier, 1985; Scolenaspidoidei, по Афанасьева, 1991, 2004; Zenaspidida, по Janvier, 1996). Сходный по типу скульптуры Cephalaspis excellens Wängsjö, 1952 был выделен Ф. Жанвье (Janvier,

1996) в отдельный род Waengsjoeaspis, с характерным, разделенным на две части, назогипофизным отверстием. Систематическое положение рода Waengsjoeaspis не определено. Ungulaspis четко отличается от него набором признаков, в том числе не раздельным назогипофизным отверстием.

Таким образом, установлено, что для Ungulaspis arctoa характерен биполярный тип вертикального роста твердых покровов. Впервые у остеостраков доказательства суперпозиционного роста панциря описаны не на микро-, а на макроостатках. Можно предположить, что подобный способ образования экзоскелета был гораздо более широко распространен у остеостраков, чем это предполагалось ранее. При всем разнообразии скульптуры панциря, встречающемся в этой группе бесчелюстных, в каждой филетической линии остеостраков реализовался преимущественно один конкретный тип морфогенеза экзоскелета (в данном контексте, уни- или биполярный способ вертикального роста).

Описанные материалы хранятся в Институте геологии и географии Центра исследования природы Литовской академии наук, Вильнюс и Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН.

Автор выражает благодарность А. Угинчусу (Институт геологии и географии Литвы), Л.Т. Протасевичу и А.В. Мазину (ПИН РАН) за техническую помощь, а также всем сотрудникам ПИНа, оказавшим содействие при исследованиях описанного материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Афанасьева О.Б.* Цефаласпиды Советского Союза (Agnatha). М.: Наука, 1991. 144 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 248).

*Афанасьева О.Б.* Остеостраки. Osteostraci // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы / Ред. Л.И. Новицкая, О.Б. Афанасьева. М.: ГЕОС, 2004. С. 210–268.

*Афанасьева О.Б., Каратаюте-Талимаа В.Н.* Новые остеостраки (Agnatha) из силура и нижнего девона архипелага Северная Земля (Россия) // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 60–64.

*Новицкая Л.И.* О диагностической оценке орнамента бесчелюстных и рыб // Палеонтол. журн. 1971. № 4. С. 82–96.

*Afanassieva O.B.* The exoskeleton of Ungulaspis and Ateleaspis (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya, Russia // Acta Geol. Pol. 1999. V. 49. № 2. P. 119–123.

*Afanassieva O.B.* New osteostracans from the Silurian of Severnaya Zemlya Archipelago (Russia) and some problems relating to the parataxonomy of armored agnathans // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. S138–S146.

*Afanassieva O.B.* New evidence on the exoskeletal growth of some Lower Devonian osteostracans // 10 th Intern. Symp. on Early Vertebrates/Lower Vertebrates. Gramado, 24–28 th May 2004: Progr. and abstracts / Ed. M. Richter .Univ. Federal do Rio Grande do Sul, 2004a. P. 9.

*Afanassieva O.B.* Microrelief on the exoskeleton of some early osteostracans (Agnatha): preliminary analysis of its significance // The Gross Symposium 2: Advances in Palaeoichthyology. Riga.Latvia / Ed. E. Luksevic. P. 14–21 (Acta Univ. Latviensis, Earth and Environment Sci. 2004b. V. 679).

*Gross W.* Aufbau des Panzers obersilurischer Heterostraci und Osteostraci Norddeutschlands (Geschiebe) und Oesels // Acta Zool. 1961. V. 42. P. 73–150.

*Janvier P.* Les Céphalaspides du Spitsberg. Anatomie, phylogénie et systématique des Ostéostracés siluro-dévoniens. Révision des Ostéostracés de la Formation de Wood Bay (Dévonian inférieur du Spitsberg). P.: Cahiers de Paléontologie: CNRS, 1985. 244 p.

*Janvier P.* Early vertebrates. Oxford Monographs on Geology and Geophysics. Oxford: Clarendon Press, 1996. 364 p.

*Mark-Kurik E., Janvier P.* Early Devonian osteostracans from Severnaya Zemlya, Russia // J. Vertebr. Paleontol. 1995. V. 15. № 3. P. 449–462.

*Ørvig T.* Histologic studies of Placoderms and fossil Elasmobranchs I: The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general // Arkiv zool. 1951. V. 2. № 2. P. 321–454.

*Stensiö E.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Pt. 1. Family Cephalaspidae // Scrift. Svalbard Nordishav. 1927. V. 12. P. 1–391.

*Vergoossen J.M.J.* Late Silurian fish microfossils from Ramsåsa, locality H, Skania, south Sweden, with some remarks on the body zonation scheme used in thelodont studies // Scripta geol. 2002. V. 123. P. 41–69.

*Vergoossen J.M.J.* Fish microfossils from Ramsåsa, site E, Skåne, southern Sweden (mid Palaeozoic) // Scripta geol. 2004. V. 127. P. 1–70.

*Wängsjö G.* The Downtonian and Devonian vertebrates of Spitsbergen. Pt 9. Morphologic and systematic studies of the Spitsbergen cephalaspids // Skrift. Norsk Polarinst. 1952. № 97. P. 1–657.

## Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–8. Ungulaspis arctoa Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa, 1998, голотип LIG № 35-670; архипелаг Северная Земля, о. Октябрьской Революции, местонахождение на р. Подъемная; североземельская свита, лохков, нижний девон: 1 – интактные бугорки, сохранившиеся на тессере в интерзональной части головного щита голотипа; 2 – бугорки на извлеченном из породы микрофрагменте экзоскелета из передней части головного щита (экз. ПИН, № 4766/9); 3 – тонкая исчерченность на поверхности краевого бугорка головного щита (экз. ПИН, № 4766/6); 4 – радиальные каналы на сломе микрофрагмента экзоскелета головного щита (экз. ПИН, № 4766/2); 5–8 – объемная сеть последующей генерации дентина на поверхности экзоскелета головного щита (экз. ПИН, № 4766/10) (7, 8 – виден поглощенный сетью бугорок первой генерации дентина).

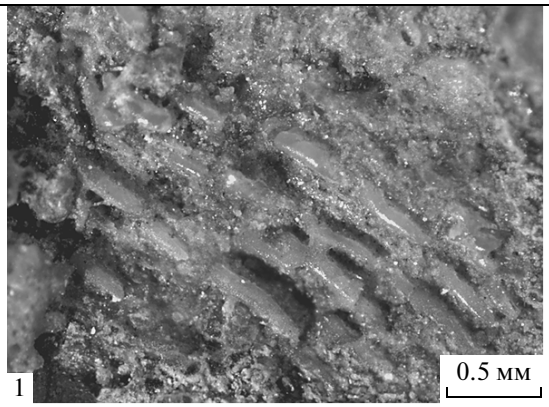
# On the Morphology and Taxonomic Position of *Ungulaspis arctoa* (Osteostraci, Agnatha) from the Lower Devonian of the Severnaya Zemlya Archipelago

**O. B. Afanassieva**

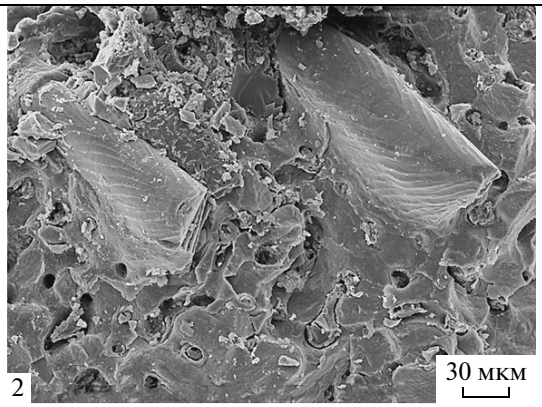
An additional study of the cephalic shield and trunk scales of the holotype of *Ungulaspis arctoa* Afanassieva et Karatajūtė-Talimaa has shown that the exoskeleton surface is composed of dentin of at least two generations. Based on new data, the exoskeleton of *Ungulaspis* is reconstructed. A model for ontogenetic development of the exoskeleton of *Ungulaspis arctoa* is proposed. The superposition growth of osteostracan exoskeleton is described in detail for the first time using macro- rather than microfossils. Using Osteostraci as an example, the existence of two (bipolar and unipolar) types of vertical growth of the exoskeleton in some groups of lower vertebrates is shown. The taxonomic position of *Ungulaspis arctoa* in the system of Osteostraci is discussed.

*Keywords*: Agnatha, osteostracans, *Ungulaspis*, morphology, Lower Devonian, Severnaya Zemlya Archipelago, Russia.

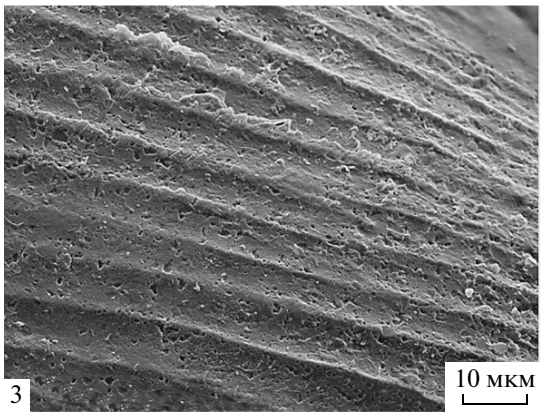
Таблица XII



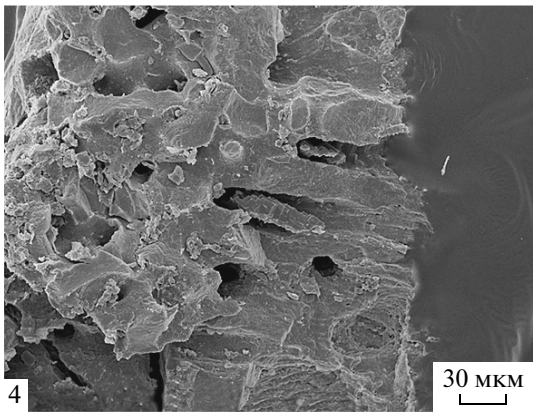
1



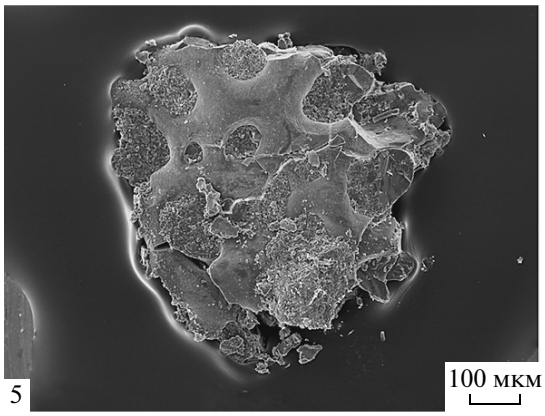
2



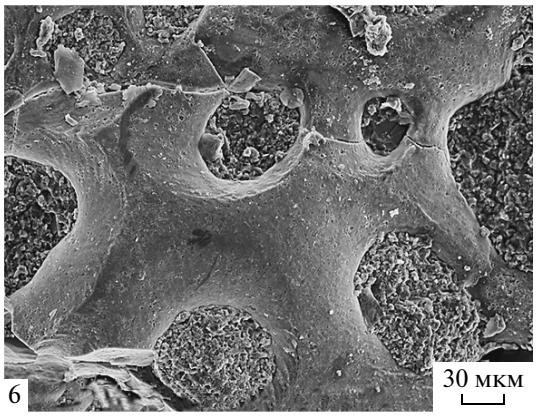
3



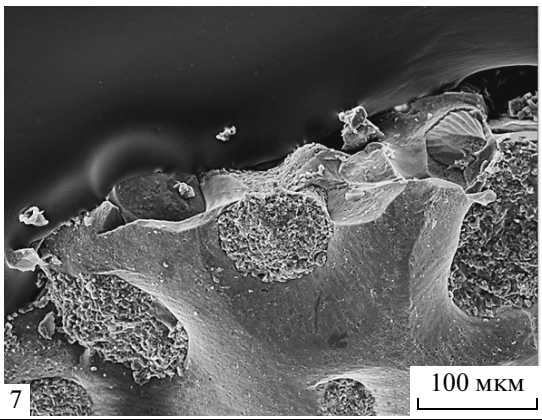
4



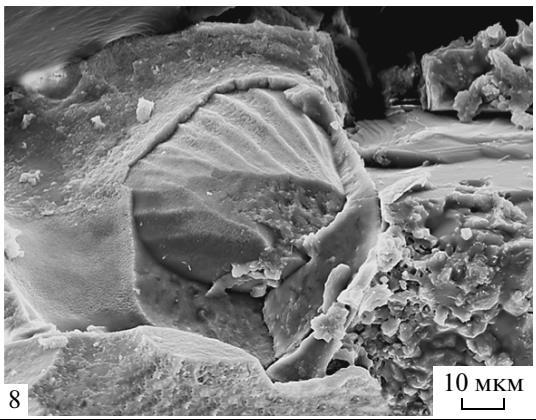
5



6



7



8

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 94–101

УДК 551.782.1:568.24:598.244.1

# ARDEA SYTCHEVSKAYAE SP. NOV. – НОВЫЙ ВИД ЦАПЛИ (AVES: ARDEIDAE) ИЗ СРЕДНЕГО МИОЦЕНА МОНГОЛИИ

**© 2011 г. Н. В. Зеленков**

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

*e-mail: nzelen@paleo.ru*

Поступила в редакцию 22.12.2010 г.
Принята к печати 27.12.2010 г.

Из среднего миоцена местонахождения Шарга описан новый вид цапли, Ardea sytchevskayae sp. nov. Материалы по новому виду представлены практически целым и несколькими фрагментарными коракоидами, а также фрагментом лопатки и карпометакарпуса. A. sytchevskayae – довольно крупная цапля, по размеру сходная с современной большой белой цаплей A. alba, но морфологически промежуточная между этим видом и остальными видами, традиционно включаемыми в род Ardea. Кроме A. sytchevskayae, из местонахождения Шарга определены крупная выпь и еще одна средних размеров цапля неясного систематического положения.

Семейство цаплевых (Ardeidae) включает около 64 видов голенастых длинношеих и длинноклювых птиц среднего и крупного размера. Цапли адаптированы к питанию прибрежными животными и, соответственно, обычно кормятся на побережьях стоячих и медленно текущих водоемов, где собирают рыбу, амфибий или беспозвоночных. Это имеющее космополитическое распространение семейство традиционно (Wetmore, 1960) относится к аистообразным Ciconiiformes; с другими представителями этого отряда (семейства Ciconiidae, Threskiornithidae, Scopidae, Balaenicipitidae) цапли схожи пропорциями тела, включая удлиненные клюв, шею и задние конечности. Результаты современных молекулярно-генетических исследований (напр., Hackett et al., 2008) указывают, что отряд Ciconiiformes, скорее всего, парафилетичен: отдельные семейства голенастых птиц представляют собой линии радиации веслоногих (Pelecaniformes), поэтому предлагается включать представителей Ciconiiformes в Pelecaniformes. Иногда цаплевым придается ранг отдельного отряда Ardeiformes (напр., Livezey, Zusi, 2007).

Древнейшие несомненные остатки цапель происходят из нижнего олигоцена Египта: из формации Джебель Куатрани известны две цапли, одна из которых сходна с современными ночными цаплями Nycticorax, хотя предполагается, что это сходство может быть плезиоморфным (Rasmussen et al., 1987). Другие предположительные цапли происходят из раннего олигоцена Северной Америки, Франции и Монголии (Mayr, 2009). Неогеновая палеонтологическая летопись цапель гораздо богаче. Из миоцена описано четыре ископаемых рода: Proardeola, Zeltornis, Matuku и Ardeagrandis. Proardeola walkeri Harrison, 1979 первоначально была известна по тарзометатарзусу и коракоиду из нижнего миоцена Франции (Harrison, 1979; Cheneval, 1984). Позднее к этому виду были отнесены находки единичных костей из среднего миоцена Венгрии и Румынии, а также из раннего миоцена Таиланда (Cheneval et al., 1991; Gál et al., 2000; Kessler, Venczel, 2009). Предполагается также, что синонимом этого вида также может быть Ardea aurelianensis Milne-Edwards, 1871, описанная по плечевой кости из нижнего миоцена Франции (Mlíkovský, 2002). Proardeola walkeri была довольно мелкой цаплей, близкой по размерам современным Ardeola. Еще один ископаемый род и вид цапли, Matuku otagoensis Scofield et al., 2010, известен по нескольким элементам скелета (включая коракоид) из верхов нижнего миоцена Новой Зеландии. Филогенетический анализ помещает Matuku базальнее современных Ardeinae, Botaurinae и Cochlearius (Scofield et al., 2010). Другой ископаемый род и вид, Zeltornis ginsburgi Balouet, 1981, описанный по фрагментарному коракоиду из нижнего миоцена Ливии, очевидно, родственен современным Cochlearius (Balouet, 1981). Из верхнего миоцена Молдавии по фрагментарному тарзометатарзусу также описана очень крупная цапля Ardeagrandis arborea Kurochkin et Ganea, 1972.

Самые древние достоверные находки современных родов цапель происходят из верхнего миоцена. Из Флориды описаны Egretta subfluvia Becker, 1985, Nycticorax fidens Brodkorb, 1963 и неопределенные до вида представители родов Ardea и Ardeola (Becker, 1985). Из верхнего миоцена Карпат по дистальной части локтевой кости описана Egretta polgardiensis Kessler, 2009. Ardea sp. указана из верхнего миоцена Чада (Louchart et al., 2008), а Nycticorax cf. nycticorax – из миоцена Кении (Dyke, Walker, 2008). Из нижнего плиоцена Австралии известна

Ardea cf. picata (Boles, Mackness, 1994), а из нижнего плиоцена Монголии описана Nyctanassa kobdoena Kurochkin, 1976. Из плиоцена Флориды описаны A. polkensis Brodkorb, 1955 и Ardeola validipes (Campbell, 1976), а из плиоцена Канзаса – Botaurus hibbardi Moseley et Feduccia, 1975.

Кроме упомянутой выше Proardeola walkeri из нижнего миоцена Таиланда (Cheneval et al., 1991), палеонтологическая летопись цапель в Азии ограничена находкой шейного позвонка из среднего миоцена Китая, относимого к Ardeidae (Hou, 1987), и описанной по фрагментарному тарзометатарзусу из нижнего плиоцена Западной Монголии Nyctanassa kobdoena (Курочкин, 1976, 1985).

В настоящей статье описаны остатки цапель из среднемиоценового местонахождения Шарга в Монголии. Шарга (также известная как "высота 1080") – одно из самых богатых по таксономическому составу местонахождений птиц неогена Азии (Зеленков, Курочкин, 2010). На основании материалов, собранных в данном местонахождении ССМГЭ (отрядами Е.В. Девяткина и В.С. Зажигина) в конце 1960-х гг., были описаны Anas soporata, Palaeoaramides tugarinovi, Porzana risilla, Tringa sp., Anthus sp. и Oenanthe deserti (Kurochkin, 1980; Курочкин, 1985). На рубеже XX и XXI веков в Шарге работали отряды ССМПЭ под руководством Е.К. Сычевской, А.А. Карху, Е.Н. Курочкина и В.С. Терещенко, в результате их работ было собрано много новых материалов по птицам. На основании этих новых находок были описаны эндемичные роды фазановых Tologuica и нырковых уток Sharganetta, Nogusunna и Protomelanitta (Зеленков, Курочкин, 2009; Зеленков, 2011). Данная работа представляет продолжение ревизии новых материалов из местонахождения Шарга.

Анатомическая номенклатура приведена в основном в соответствии с Nomina Anatomica Avium (Baumel et al., 1993), а также по П. Бальману (Ballmann, 1969). В частности, мы используем термин tuber brachialis вместо facies articularis clavicularis, поскольку у цапель на медиальной поверхности processus acrocoracoideus отсутствует ярко выраженное facies для сочленения с вилочкой, как это, например, характерно для Accipitridae. Нам представляется преждевременным основанное на некоторых молекулярных данных включение Ciconiiformes в Pelecaniformes, тем более что другие молекулярно-генетические (Ericson et al., 2006) и морфологические (напр., Mayr, Clarke, 2005; Livezey, Zusi, 2007) исследования не вполне поддерживают такую гипотезу. Поэтому в настоящей работе мы придерживаемся традиционных взглядов и относим Ardeidae к отряду Ciconiiformes. Большую белую цаплю (Ardea alba) ранее выделяли либо в монотипический род Casmerodius, либо помещали в Egretta, однако теперь ее чаще всего включают в состав рода Ardea. Такой таксономический статус этого вида используется и в настоящей работе.

Для сравнения были изучены скелеты следующих современных представителей семейства Ardeidae из коллекции ПИН РАН (в скобках – количество экземпляров): Ardea cinerea (3), A. herodias, A. purpurea, A. alba, Egretta refescens (2), E. tricolor, E. caerulea, E. thula, E. garzetta (2), Ardeola ralloides (2), A. bacchus, Butorides striatus (3), Nyctanassa violacea, Nycticorax nycticorax (2), Cochlearius cochlearius, Tigrisoma mexicanum, T. lineatum, Ixobrychus minutus (3), I. eurythmus (2), Botaurus stellaris (2).

Автор признателен Е.Н. Курочкину за ценные замечания по тексту статьи. Настоящее исследование поддержано грантом РФФИ 10-04-00575 и проектом "Сопряженная эволюция ландшафтов и биоты в кайнозое" Программы Президиума РАН "Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем".

## ОТРЯД CICONIIFORMES

### СЕМЕЙСТВО ARDEIDAE VIGORS, 1825

### Род Ardea L., 1758

**Ardea sytchevskayae Zelenkov, sp. nov.**

Название вида в честь палеонтолога Е.К. Сычевской, внесшей неоценимый вклад в изучение неогена Монголии.

Голотип – ПИН, № 4869/62, практически целый левый коракоид; Монголия, Гоби-Алтайский аймак, урочище Шаргаин-Гоби, местонахождение Шарга; средний миоцен; сборы ССМПЭ (А.А. Карху), 1984 г.

Описание (рис. 1, *в*, *ж*; 2, *а–з*). Практически полный коракоид без processus procoracoideus, angulus medialis и с обломленным вентральным краем tuber brachialis. Facies articularis humeralis имеет субпрямоугольную форму; ее вентрокраниальный и вентрокаудальные углы практически прямые; при виде с медиальной стороны processus acrocoracoideus незначительно расширяется краниально; стержень грацильный и не расширенный в своей средней части; вентральная порция facies articularis sternalis с заостренным краниальным углом, направленный медиально отросток на angulus medialis отсутствует.

Размеры в мм. Голотип: наибольшая длина фрагмента – 64.9, наименьшая поперечная ширина диафиза – 5.4, наибольшая ширина facies articularis humeralis – 6.2, длина дорсального эпифиза – 14.8; лопатка (экз. ПИН. № 4869/15): длина сохранившейся части facies articularis humeralis – 9.5, наибольшая высота caput scapulae – 11.1.

Сравнение (рис. 1, 2). Довольно крупная цапля, размером с современную Ardea alba.

От всех изученных видов рода Ardea отличается отсутствием направленного медиально отростка

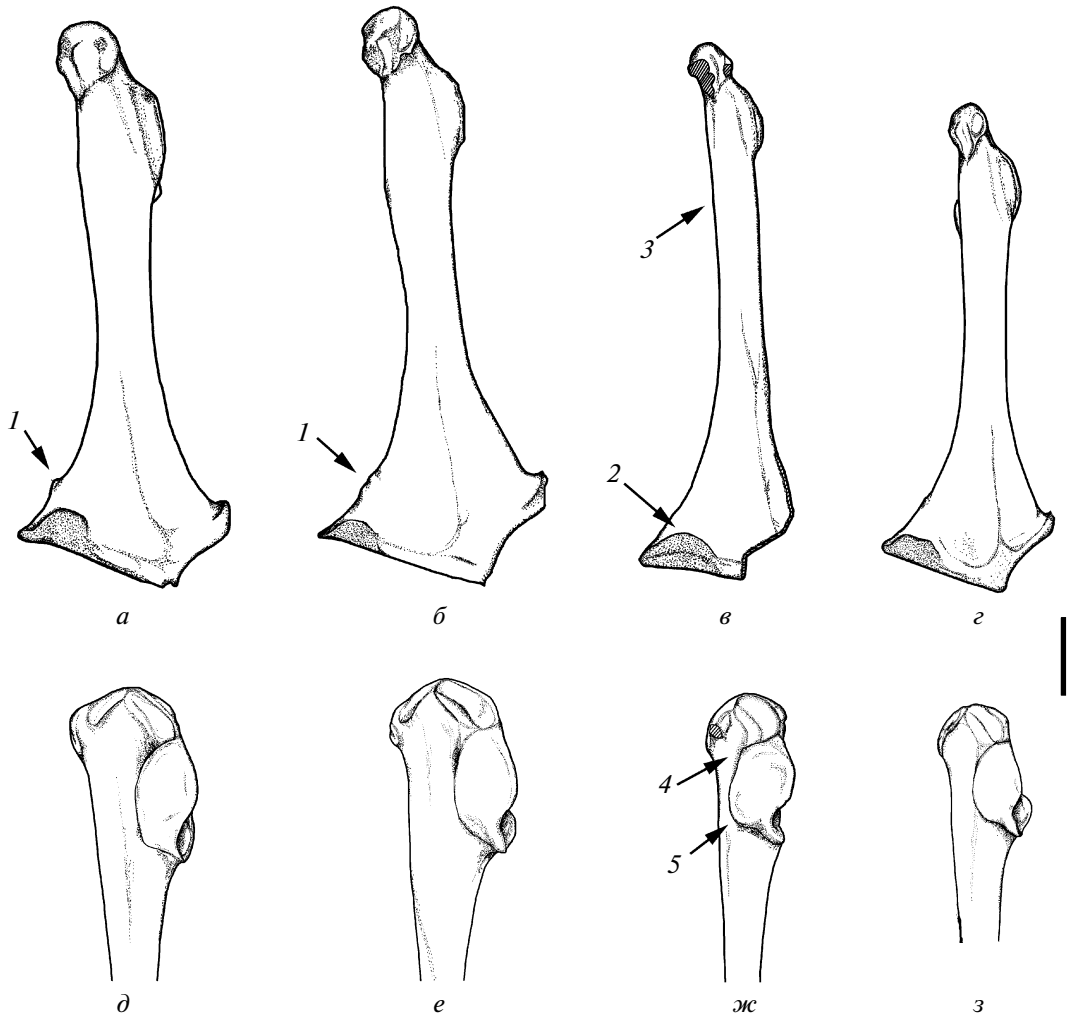



**Рис. 1.** Коракоиды цапель (Ardeidae): *а*, *д* – Ardea alba L., 1758; *б*, *е* – A. cinerea L., 1758; *в*, *ж* – A. sytchevskayae sp. nov., голотип ПИН, № 4869/62; *г*, *з* – A. purpurea L., 1758 (*а–г* – с вентральной стороны, *д–з* – с медиальной стороны). Обозначения: *1* – медиально направленный отросток или выпячивание краниальнее angulus medialis; *2* – заостренный краниальный угол вентральной порции facies articularis sternalis; *3* – нерасширяющийся в медиальном направлении стержень; *4* – хорошо выраженный вентрокраниальный угол facies articularis humeralis; *5* – хорошо выраженный субпрямоугольный вентрокаудальный угол facies articularis humeralis. Масштаб 1 см.

(или хорошо выраженного бугорка), расположенного у современных видов краниальнее angulus medialis. Кроме того, для современных видов характерно, в целом, более выраженное расширение краниальной части коракоида при виде с медиальной стороны.

Помимо этого, от A. alba отличается грацильностью стержня и processus acrocoracoideus, а также вентрокаудальной ориентацией вентральной части tuber brachialis (у A. alba при виде с медиальной стороны эта часть tuber brachialis ориентирована в значительной мере вентрально). Кроме этого, у A. sytchevskayae хорошо выражен вентрокраниальный угол facies articularis humeralis, в то время как у A. alba этот край facies округлый.

От A. cinerea также отличается общей стройностью очертаний, грацильностью processus acrocoracoideus, высокой вентральной порцией facies articularis sternalis, а также выраженностью вентрокраниального и вентрокаудального углов facies articularis humeralis (наиболее характерной особенностью A. cinerea является сглаженный вентрокаудальный край гленоидной фасетки). Утолщение диафиза в его центральной части, характерное для современных A. cinerea, у A. sytchevskayae выражено очень слабо.

От A. purpurea отличается крупными размерами и субпрямоугольной facies articularis humeralis, форма которого определяется хорошо выраженными вентрокраниальным и вентрокаудальным углами, а также низкой дорсальной порцией facies articularis sternalis.

В роде Ardea описан ряд ископаемых видов, почти все из которых были затем перемещены в другие

**Рис. 2.** Представители Ardeidae из среднего миоцена местонахождения Шарга: *а–з* – Ardea sytchevskayae sp. nov.: *а–г* – голотип, ПИН, № 4869/62, *д–е* – карпометакарпус, экз. ПИН, № 4869/15, *ж–з* – лопатка, экз. ПИН, № 4669/78; *и–н* – Botaurinae gen. indet.: *и–к* – коракоид, экз. ПИН, № 4869/70, *л–н* – коракоид, экз. ПИН, № 4869/93; *о* – Ardeidae gen. indet., тарзометатарзус, экз. ПИН, № 4869/141 (*а*, *и*, *о* – с дорсальной стороны; *б*, *е*, *к* – с вентральной стороны; *в*, *ж*, *л* – с латеральной стороны; *г*, *з* – с медиальной стороны, *д* – с каудальной стороны, *м* – с медиолатеральной стороны; *н* – с вентролатеральной стороны). Масштаб 1 см.

семейства или отряды (см. Bocheński, 1995). Из тех форм, что были оставлены в составе Ardea, A. howardae Brodkorb, 1980 из позднего плиоцена Эфиопии заметно крупнее размером (крупнее A. cinerea). A. polkensis Brodkorb, 1955 из плиоцена Флориды, известная по тарзометатарзусу и краниальному коракоиду, сходна по размерам с современной A. cinerea и таким образом также немного крупнее A. sytchevskayae. Кроме того, A. polkensis имеет более глубокую и широкую по сравнению с A. cinerea facies articularis scapularis и более широкую impressio ligamenti acrocoracohumeralis (Becker, 1985), в то время как A. sytchevskayae не отличается по этим признакам от A. cinerea. Цапля из рода Ardea, близкая по размерам и морфологии к современным A. cinerea, известна по тарзометатарзусу из нижнего плиоцена Северной Каролины (Olson, Rasmussen, 2001). Еще один вид, A. aurelianensis Milne-Edwards, 1871 из миоцена Франции, лишь немногим крупнее современного Ixobrychus minutus и, таким образом, заметно мельче A. sytchevskayae.

З а м е ч а н и я. Коракоид – один из наиболее диагностичных элементов в скелете птиц и, в частности, позволяет отличать отдельные роды и зачастую виды цапель. Для многих ископаемых таксонов цапель коракоид известен (а некоторые описаны именно по коракоидам), что позволяет нам описать и в дальнейшем диагностировать A. sytchevskayae на основании этого элемента.

Голотип ПИН, № 4869/62 относится к Ardeidae на основании сочетания следующих признаков: общие пропорции удлиненные (1), вентральная порция facies articularis sternalis приблизительно в два раза короче дорсальной порции этой фасетки (2), дорсальная плоскость стернального расширения не выемчатая (3), foramen n. supracoracoidei отсутствует (4), facies articularis scapularis субтреугольная с сильно выступающим латерокаудальным краем (5), sul-

cus m. supracoracoidei не пневматизирован (6), processus acrocoracoideus грацильный (7), его плоскость субперпендикулярна плоскости стернального расширения (8). От Phoenicopteridae отличается признаками 1, 3, 4, 7; от Threskiornithidae, кроме этих же признаков, еще и признаком 6. От Scopidae отличается признаками 5, 6, 7, от Ciconiidae – признаками 2, 4, 5, 6, 7; от Balaenicipitidae – признаками 3, 4, 5, 6.

Из современных родов, внутри семейства Ardeidae отличается от Botaurinae прямоугольной facies articularis humeralis и широкой вершиной дорсальной порции facies articularis sternalis. От Tigrisoma (подсемейство Tigrisomatinae) отличается отсутствием impressio m. supracoracoidei на вентральной поверхности стернального расширения, а также формой facies articularis humeralis (у Tigrisoma продольная ось этой овальной фасетки наклонена под углом приблизительно 45° к продольной оси кости, в то время как у всех остальных Ardeidae эти оси параллельны).

От родов Nyctanassa и Nycticorax, помимо крупных размеров, отличается субпрямоугольным facies articularis humeralis и удлиненным impressio ligamenti acrocoracohumeralis. От Cochlearius отличается отсутствием processus medialis, отсутствием impressio m. supracoracoidei на вентральной поверхности стернального расширения, сдвинутой латерально вентральной порцией facies articularis sternalis, а также плоскостью processus acrocoracoideus, перпендикулярной плоскости стернального расширения. Кроме того, A. sytchevskayae отличается от Cochlearius отсутствием пневматического отверстия на processus acrocoracoideus, формой facies articularis clavicularis и impressio ligamenti acrocoracohumeralis, а также вогнутостью sulcus m. supracoracoidei. Различается у обоих форм и facies articularis humeralis – у Cochlearius она овальная, у A. sytchevskayae – субпрямоугольная.

Внутри подсемейства Ardeinae от родов Ardeola и Butorides, помимо крупных размеров, отличается низкими дорсальной и вентральной порциями facies articularis sternalis и в целом перпендикулярно ориентированным к длинной оси кости processus acrocoracoideus. Роды Ardea и Egretta довольно схожи по строению коракоидов, если не считать размеров. Характерной чертой Egretta можно считать приподнятость facies articularis clavicularis над стержнем кости при виде с вентральной стороны (в меньшей степени выражено у E. tricolor и E. ibis). При этом сама фасетка у Egretta расширена, а ее каудальный угол тупой. У Ardea (в том числе, у A. alba) эта фасетка менее широкая, а ее каудальный угол заметно более острый. Хотя эта часть кости плохо сохранилась у голотипа A. sytchevskayae, все же видно, что форма facies articularis clavicularis у ископаемого вида напоминает таковую у Ardea. От Egretta A. sytchevskayae также отличается субперпендикулярной facies articularis humeralis с практически прямым вентрокаудальным углом. Таким образом, ископаемая цапля более схожа с Ardea, чем с Egretta, хотя нельзя исключать, что обнаруженное сходство обусловлено крупными размерами.

Сравнение с видами рода Ardea показывает мозаичность распределения признаков у A. sytchevskayae. По форме facies articularis humeralis ископаемый вид ближе всего A. alba, от которой отличается пропорциями стержня и акрокоракоидного отростка. В то же время по пропорциям кости A. sytchevskayae заметно ближе другим видам Ardea (в частности, Ardea purpurea), от которой отличается заостренной вентральной порцией facies articularis sternalis и неовальной facies articularis humeralis. Таким образом, A. sytchevskayae морфологически промежуточна между видами, традиционно включаемыми в Ardea, с одной стороны, и A. alba, с другой. Помещение A. sytchevskayae в род Ardea, таким образом, соответствует применимой в настоящее время широкой трактовке рода.

Из неогена описано четыре ископаемых рода цапель, однако Ardea sytchevskayae не может быть отнесена ни к одному из них. Для Proardeola walkeri Harrison, 1979 из раннего миоцена Франции, среднего миоцена Венгрии и раннего миоцена Таиланда характерны мелкие размеры и сходство с современными Ardeola (Cheneval, 1984). Из нижнего миоцена Ливии по краниальному фрагменту коракоида описан Zeltornis ginsburgi; эта цапля близка современным Cochlearius, о чем, в частности, свидетельствует наличие пневматического отверстия на вентральной части стержня у основания facies articularis clavicularis (Balouet, 1981). Подобное отверстие отсутствует у Ardea. Matuku otagoenese из раннего миоцена Новой Зеландии известна по нескольким элементам скелета, в том числе, по краниальной части коракоида (Scofield et al., 2010). Эта цапля отличается от Ardea sytchevskayae очень коротким processus acrocoracoideus, сглаженностью вентрокаудального края facies articularis humeralis и меньшими размерами. Кроме того, для Matuku характерны такие аутапоморфные признаки, как укороченное треугольное impressio ligamenti acrocoracohumeralis и tuber brachialis, нависающий над sulcus m. supracoracoidei (Scofield et al., 2010). Еще одна миоценовая форма, Ardeagrandis arborea (Курочкин, Ганя, 1972), описана по фрагменту тарзометатарзуса и, помимо прочего, отличается от всех современных цапель более крупным размером.

Цапля неясного систематического положения известна по коракоиду и лопатке из верхнего миоцена Абу-Даби, ОАЭ, коракоид которой демонстрирует морфологию, отчасти промежуточную между Ardea alba и Nycticorax (Stewart, Beech, 2006). От Ardea sytchevskayae данный коракоид отличается меньшим размером. Судя по приведенным изображениям, для цапли из Абу-Даби характерен необычно ровный вентральный край стержня при ви-

де с медиальной стороны (в работе Дж. Стюарта и М. Бича ошибочно названным "дорсальным видом"), что может указывать на ее отдельный родовой статус. Стюарт и Бич (Stewart, Beech, 2006) также предположили возможность отнесения данной цапли к отдельному роду на основании не характерного для современных родов сочетания признаков.

Из местонахождения Шарга, помимо коракоида, выбранного голотипом, имеется еще ряд костей, принадлежавших относительно крупной цапле (рис. 2, *д–з*) и на этом основании относимых нами также к A. sytchevskayae.

Коракоид экз. ПИН, № 4869/66 происходит от не вполне половозрелой птицы и отличается от голотипа несколько меньшими размерами. Фрагмент лопатки (экз. ПИН, № 4869/78) также происходит от не вполне половозрелой особи и характеризуется не до конца сформировавшимся facies articularis humeralis. По размеру лопатка крупнее таковой A. purpurea, но мельче A. cinerea. Отличается от A. cinerea тем, что акромион полого отходит дорсально от стержня, а facies articularis humeralis скошен каудально, в то время как у A. cinerea акромион резко отклоняется дорсально от стержня, а плечевая фасетка практически не скошена в своей каудальной части. По этим двум признакам данный фрагмент лопатки близок A. purpurea, что подтверждает его отнесение к A. sytchevskayae. Фрагментарный карпометакарпус (экз. ПИН, № 4869/15) отличается от таковых современных видов A. cinerea и A. purpurea округлой с каудального края вентральной порцией trochlea carpalis. У современных видов этот блок ступенькой переходит на диафиз. В основании os metacarpale majus на каудальной поверхности имеется хорошо выраженная ямка, имеющаяся также у A. cinerea.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения: каудальные фрагменты левых коракоидов (экз. ПИН, №№ 4869/224, 226), краниальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 4869/66), каудальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 4869/225), краниальный фрагмент левой лопатки (экз. ПИН, № 4869/78), фрагмент проксимального эпифиза правого карпометакарпуса (экз. ПИН, № 4869/15); сборы ССМГЭ (В.С. Зажигин, 1978 и 1979 гг.), ССМПЭ (А.А. Карху, 1984 г.) и СРМПЭ (Е.К. Сычевская, 1995 г. и В.С. Терещенко, 2001 г.).

* * *

**Ardeidae gen. indet. 1 (Botaurinae gen. indet.).** Кроме Ardea sytchevskayae, из местонахождения Шарга имеются фрагменты костей от других представителей семейства Ardeidae (рис. 2, *и–о*).

Краниальный фрагмент правого коракоида (экз. ПИН, № 4869/93) принадлежал крупной цапле – по размерам соответствует голотипу Ardea sytchevskayae, но отличается от A. sytchevskayae более коротким овальным facies articularis humeralis со скругленным вентрокаудальным краем и наличием характерного, ясно выраженного ребра на вентральной поверхности стержня на уровне плечевой фасетки. Эти два признака характеризуют современных выпей (Botaurinae), при этом ребро на вентральной поверхности наиболее хорошо выражено у Ixobrychus (в этом случае коракоид становится субтреугольным в поперечном сечении), а у Botaurus оно едва намечено (к тому же у Botaurus по сравнению с экз. ПИН, № 4869/93 сильно отличается строение processus acrocoracoideus). Экз. ПИН, № 4869/93 не демонстрирует явных отличий от современных Ixobrychus, за исключением почти троекратных размеров (максимальная ширина на уровне плечевой фасетки у ископаемого образца – 10.5 мм, у Ixobrychus minutus – 3.9), однако ввиду фрагментарности находки мы считаем преждевременным устанавливать точный таксономический ранг выпи из Шарги. Еще один образец коракоида (экз. ПИН, № 4869/227), по-видимому, происходит от той же формы, но обладает плохой сохранностью.

Каудальный фрагмент левого коракоида (экз. ПИН, № 4869/70) отличается от соответствующих фрагментов, относимых к A. sytchevskayae, высокой и широкой вентральной порцией facies articularis sternalis, узким ребром, ограничивающим краниально дорсальную порцию этой фасетки, а также не выдвинутостью angulus medialis по отношению к длинной оси кости, что видно на сохранившемся медиальном крае кости. Упомянутые признаки facies articularis sternalis характеризуют Botaurinae, однако морфология angulus medialis не характерна ни для каких из изученных современных Ardeidae. По относительным размерам и сохранности экз. ПИН, № 4869/70 сопоставим с выше упомянутым краниальным фрагментом коракоида (экз. ПИН, № 4869/93) и, судя по сходству с Botaurinae, мог принадлежать тому же виду. К нему же можно отнести и каудальный фрагмент коракоида (экз. ПИН, № 4869/228), принадлежавший молодой птице.

**Ardeidae gen. indet. 2.** Фрагмент дистального эпифиза левого тарзометатарзуса (экз. ПИН, № 4869/141) принадлежал более мелкой цапле, чем A. sytchevskayae и Botaurinae gen. indet., по размерам сопоставимой с современной A. purpurea. Глубокий желоб на вентральной части кости между trochleae metatarsorum III et IV и дорсальная приподнятость trochlea metatarsi IV отличают данный образец от Botaurinae, но плохая сохранность фрагмента не позволяет установить его точную систематическую принадлежность. Этой же форме, по-видимому, принадлежал фрагментарный шейный позвонок (экз. ПИН, № 4869/229), также по размерам сопоставимый с A. purpurea.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Находка в Шарге трех форм цапель (Ardea sytchevskayae sp. nov.; Botaurinae gen. indet., Ardeidae gen. indet.) указывает на достаточное разнообразие этих птиц на территории Центральной Азии в среднем миоцене и существование к этому времени подсемейств Ardeinae и Botaurinae. При этом Ardea sytchevskayae – древнейший известный на сегодняшний день представитель рода Ardea. Достоверных данных о более ранних находках современных родов цапель нет: роды Ardea, Egretta, Ardeola и Nycticorax ранее были известны, начиная с верхнего миоцена (Brodkorb, 1963; Becker, 1985; Louchart et al., 2008; Kessler, 2009). При этом в верхнем миоцене также существовали и вымершие роды цапель (Курочкин, Ганя, 1972; см. также замечание выше про цаплю из Абу-Даби).

Коракоид Ardea sytchevskayae демонстрирует морфологию, отчасти промежуточную между традиционными видами рода Ardea (например, A. cinerea), с одной стороны, и A. alba, с другой (см. выше). Включение A. sytchevskayae в современный род Ardea соответствует применяемой в настоящее время широкой трактовке этого рода; если рассматривать большую белую цаплю в качестве отдельного рода Casmerodius или в составе рода Egretta (напр., Bock, 1956), следовало бы выделить в отдельный род также и A. sytchevskayae. Однако большая белая цапля и традиционные виды рода Ardea сходны не только экологически, но и морфологически (Adams, 1955; McCracken, Sheldon, 1998); данные по ДНК-ДНК гибридизации и анализ гена цитохрома b (Sheldon et al., 2000) также подтверждают близость большой белой цапли к остальным Ardea. В этом свете A. sytchevskayae может рассматриваться как промежуточная форма между A. alba и остальными Ardea. Из морфологии коракоида A. sytchevskayae удается вывести состояние, характерное для тех и для других, и поэтому формы с подобным строением коракоида можно рассматривать в качестве предковых для современных цапель рода Ardea.

Относительно недавнее появление цапель в палеонтологической летописи, быстрое возникновение множества современных родов и морфологическая гомогенность всей группы позволяют предполагать, что миоценовые представители семейства обладали такой же экологией, как и их современные потомки. Таким образом, находка в Шарге крупной цапли из группы выпей, очевидно, свидетельствует о богатом развитии прибрежной растительности, среди которой обитают современные представители этой группы. Эти данные согласуются с большим разнообразием в Шарге других характерных обитателей заросших заболоченных берегов водоемов: пастушковых птиц и сходных с камышевками воробьиных (наши данные). Экологический облик A. sytchevskayae нельзя установить: хотя большинство современных видов рода Ardea охотятся, в основном, на открытой воде, некоторые (например, A. purpurea) предпочитают закрытые биотопы, перемещаются, в основном, по болотной растительности и редко заходят в воду, в чем напоминают выпей. Цапли, охотящиеся на открытой воде, отличаются расширенным тазом, удлиненными задними конечностями и короткими пальцами (Boev, 1988), однако проверить эти признаки для A. sytchevskayae не представляется возможным на имеющемся материале. Таким образом, цапля Сычевской могла относиться к любой из этих двух экологических групп видов. На вероятное гнездование A. sytchevskayae в непосредственной близости от местонахождения указывают находки костей молодых особей. Наличие гнездовий птиц в районе местонахождения подтверждается относительным обилием встречающейся в Шарге скорлупы (наши данные), хотя ее систематическая принадлежность и не определялась.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Зеленков Н.В.* Нырковые утки из среднего миоцена Западной Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 70–77.

*Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Неогеновые фазановые (Aves: Phasianidae) Центральной Азии. 1. Род Tologuica gen. nov. // Палеонтол. журн. 2009. № 2. С. 86–92.

*Зеленков Н.В., Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в неогене // Орнитология в Центральной Евразии. Матер. XIII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Тез. докл. Оренбург: Оренб. гос. пед. ун-т, 2010. С. 133–134.

*Курочкин Е.Н.* Новые данные о птицах плиоцена Западной Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1976. Вып. 3. С. 51–67.

*Курочкин Е.Н.* Птицы Центральной Азии в плиоцене. М.: Наука, 1985. 119 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 26).

*Курочкин Е.Н., Ганя И.М.* Птицы среднего сармата Молдавиии // Позвоночные неогена и плейстоцена Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. С. 45–70.

*Adams C.T.* Comparative osteology of the night herons // Condor. 1955. V. 57. № 1. P. 55–60.

*Ballmann P.* Die Vögel aus der althurgidalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern // Zitteliana. 1969. Bd 1. S. 5–60.

*Balouet J.C.* Zeltornis ginsburgi n. g., n. sp. (Ardeidae, Aves), héron géant du Miocène inférieur du Djebel Zelten (Libye) // C.R. Acad. Sci. Paris. 1981. V. 293. P. 235–239.

*Baumel J.J., King A.S., Breazile J.E. et al.* Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium. Publ. Nuttall Ornithol. Club. 1993. № 23. 779 p.

*Becker J.J.* Fossil herons (Aves: Ardeidae) of the Late Miocene and Early Pliocene of Florida // J. Vertebr. Paleontol. 1985. V. 5. № 1. P. 24–31.

*Bocheński Z.* History of herons of the Western Palaearctic // Acta Zool. Cracóv. 1995. T. 38. № 3. P. 343–362.

*Bock W.J.* A generic review of the family Ardeidae // Amer. Museum Novit. 1956. № 1779. P. 1–50.

*Boev Z.* Morphometrical characteristics of the adaptations of herons (Aves, Ardeidae) in relation to their movement along the substrate // Acta zool. Bulgar. 1988. V. 36. № 1. P. 63–71.

*Boles W.E., Mackness B.* Birds from the Bluff downs local fauna, Allingham Formation, Queensland // Rec. S. Austral. Museum. 1994. V. 27. № 2. P. 139–149.

*Brodkorb P.* Fossil birds from the Alachua Clay of Florida // Florida Geol. Surv. Spec. Publ. 1963. V. 2. № 4. P. 1–17.

*Cheneval J.* Les oiseaux aquatiques (Gaviiformes a Ansériformes) du gisement aquitanien de Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France): révision systématique // Palaeovertebr. 1984. V. 14. № 2. P. 33–115.

*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.

*Dyke G.J., Walker C.A.* New records of fossil 'waterbirds' from the Miocene of Kenya // Amer. Museum Novit. 2008. № 3610. P. 1–12.

*Ericson P.G.P., Anderson C.L., Britton T. et al.* Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils // Biol. Lett. 2006. V. 2. № 4. P. 543–547.

*Gál E., János H., Kessler E. et al.* Middle Miocene fossils from the section of the road at the Rákóczi Chapel, Mátraszölös. II. Locality Mátraszölös 2 // Folia Hist. Natur. Museum Matraensis. 2000. V. 24. P. 39–75.

*Hackett S.J., Kimball R.T., Reddy S. et al.* A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history // Science. 2008. V. 320. №. 5884. P. 1763–1768.

*Harrison C.J.O.* The herons (Ardeidae) of the Old World lower Tertiary // Tertiary Res. 1979. Spec. Pap. 5. P. 11–17.

*Hou L.* The Aragonian vertebrate fauna of Xiacaowan, Jiangsu-6. Aves // Vertebr. PalAsiat. 1987. V. 25. № 1. P. 57–68.

*Kessler E.* New results with regard to the Neogene and Quaternary avifauna of the Carpathian Basin, Part I // Földt. Közl. 2009. V. 139. № 1. P. 445–468.

*Kessler E., Venczel M.* Bird remains from the middle Miocene of Subpiatră (W-Romania) // Nymphaea. Folia natur. Bihariae. 2009. V. 36. P. 27–36.

*Kurochkin E.N.* Middle Pliocene rails from Western Mongolia // Contrib. Sci. Natur. History Museum Los Angeles Cty. 1980. № 330. P. 69–73.

*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.

*Louchart A., Haile-Selassie Y., Vignaud P. et al.* Fossil birds from the Late Miocene of Chad and Ethiopia and zoogeographical implications // Oryctos. 2008. V. 7. № P. 147–167.

*Louchart A., Mourer-Chauviré C., MacKaye H.T. et al.* The birds of the Djurab Pliocene faunas, Chad, Central Africa // Bull. Soc. Géol. Fr. 2004. V. 175. Pt. 4. P. 413–421.

*Mayr G.* Palaeogene fossil birds. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2009. 262 p.

*Mayr G., Clarke J.* The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters // Cladistics. 2003. V. 19. № P. 527–553.

*McCracken K.G., Sheldon F.H.* Molecular and osteological heron phylogenies: sources of incongruence // Auk. 1998. V. 115. № 1. P. 127–141.

*Mlíkovský J.* Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Praha: Ninox Press, 2002. 406 p.

*Olson S.L., Rasmussen P.C.* Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek Mine, North Carolina // Smith. Contrib. Paleobiol. 2001. № 90. P. 233–365.

*Rasmussen D.T., Olson S.L., Simons E.L.* Fossil birds from the Oligocene Jebel Qatrani Formation, Fayum Province, Egypt // Smith. Contrib. Paleobiol. 1987. № 62. P. 1–20.

*Scofield R.P., Worthy T.H., Tennyson A.J.D.* A heron (Aves: Ardeidae) from the Early Miocene St Bathans Fauna of Southern New Zealand // Rec. Austral. Museum. 2010. V. 62. P. 89–104.

*Sheldon F.H., Jones C.E., McCracken K.G.* Relative patterns and rates of evolution in heron Nuclear and Mitochondrial DNA // Mol. Biol. Evol. 2000. V. 17. № 3. P. 437–450.

*Stewart J.R., Beech M.* The Miocene birds of Abu Dhabi (United Arab Emirates) with a discussion of the age of modern species and genera // Histor. Biol. 2006. V. 18. № 2. P. 103–113.

*Wetmore A.* A classification for the birds of the world // Smithson. Misc. Coll. 1960. V. 139. № 1. P. 1–37.

# *Ardea sytchevskayae* sp. nov., a New Heron Species (Aves: Ardeidae) from the Middle Miocene of Mongolia

**N. V. Zelenkov**

A new heron species, *Ardea sytchevskayae* sp. nov., from the Middle Miocene Sharga locality is described. The new species is represented by an almost complete coracoid and a few partial coracoids, partial scapula, and caprometacarpus. *A. sytchevskayae* was a relatively large heron, of the same size as *A. alba*, and intermediate in morphology between *A. alba* and other species traditionally included in this genus. In addition, the Sharga locality has yielded a large bittern and a medium-sized heron of uncertain taxonomic position.

*Keywords*: Ardeidae, Ardea, Middle Miocene, Neogene, Mongolia.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 102–109

УДК 561.35

# РОД CALLIXYLON ZALESSKY (ARCHAEOPTERIDOPHYTA): ОСНОВНЫЕ КРИТЕРИИ ВЫДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И РЕВИЗИЯ ЕГО ВИДОВОГО СОСТАВА

**© 2011 г. О. А. Орлова, А. Л. Юрина**

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

*e-mail: oorlova@geol.msu.ru*

Поступила в редакцию 23.12.2010 г.
Принята к печати 01.03.2011 г.

В статье предложена новая ревизия рода Callixylon Zalessky, доминирующего в позднедевонское время повсеместно в мире. Выявлены наиболее значимые анатомические признаки для выделения видов, что является крайне важным для установления видового разнообразия первых лесов в истории Земли.

## ВВЕДЕНИЕ

Род Callixylon был впервые установлен российским палеоботаником М.Д. Залесским (1911) на материале из фаменских (верхнедевонских) отложений Украины (Донбасс, с. Большая Каракуба, ныне с. Раздольное, правый берег р. Мокрая Волноваха). В качестве типового вида Залесский выделил C. trifilievii Zal., первые результаты изучения первичной ксилемы которого он опубликовал ранее (Залесский, 1909). Основная часть типовой коллекции материала Залесского хранится в настоящее время в ЦНИГРмузее им. Ф.Н. Чернышева, ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург, номер коллекции 1415.

Примечательно, что самая первая находка калликсилона происходит из Северной Америки. Еще во второй половине XIX в. канадский палеоботаник Дж. Доусон (Dawson, 1871) описал стволы типа Callixylon из верхнедевонских отложений Канады под названием Dadoxylon newberryi Dawson, впоследствии отнесенные М. Элкинс и Г. Виландом (Elkins, Wieland, 1914) к Callixylon newberryi (Dawson) Elkins et Wieland. В дальнейшем многочисленные находки рода Callixylon были зафиксированы в различных местонахождениях Европы и Северной Америки. Из первых работ по изучению этого рода следует также отметить статьи Ч. Арнольда (Arnold, 1930, 1931, 1934), Р. Крейзеля и Г. Вейланда (Kräusel, Weyland, 1929) и др.

Во второй половине XX в. большой вклад в исследование рода Callixylon внес американский палеоботаник Ч. Бек (Beck, 1953, 1960, 1962a, b, 1979 и др.). Он впервые показал органическую связь стеблей Callixylon с ветками и листвой рода Archaeopteris и опубликовал возможную реконструкцию растения Archaeopteris-Callixylon. Кроме того, именно под руководством Бека (Beck et al., 1982) начались первые исследования древесины этого рода в сканирующем электронном микроскопе.

Первая ревизия рода Callixylon была сделана коллективом палеоботаников из Франции и СССР (Lemoigne et al., 1983). Авторы изучили обширный материал из коллекций различных музеев мира и показали, что из 15 видов, описанных к тому времени, семь можно считать синонимичными к остальным восьми.

Всестороннему исследованию анатомических особенностей рода Callixylon посвятили также свои работы российские палеоботаники В.Г. Лепехина (1963, 1972; Lepekhina, Yatsenko-Khmelevsky, 1966), Н.С. Снигиревская (1984, 1985, 1987, 1995, 2000; Lemoigne et al., 1983; Lemoigne, Snigirevskaya, 1990; Snigirevskaya, Snigirevsky, 2001), А.Л. Юрина (Iurina, Lemoigne, 1979; Lemoigne et al., 1983) и С.М. Снигиревский (Snigirevskaya, Snigirevsky, 2001). Следует отметить, что Снигиревская является первой из российских палеоботаников, кто начал изучать анатомическое строение рода Callixylon в электронном микроскопе. Большой ее заслугой следует считать установление отдела Archaeopteridophyta (Снигиревская, 2000). В 2009-2010 г. нами (Орлова и др., 2009, 2011) всесторонне исследовались фрагменты стволов C. trifilievii из франских отложений Среднего Тимана.

Интересна работа американской исследовательницы М. Триветт (Trivett, 1993), в которой дан структурный анализ фрагментов стволов Callixylon whiteanum Arnold. Триветт предложила новую теоретическую модель архитектуры ископаемого дерева Callixylon в виде ортотропного псевдомоноподиального ствола с последовательностью ветвлений, усложняющихся в строении от базальной до дистальных частей растения. Значительный вклад в изучение рода Callixylon внесла также французская

исследовательница Б. Мейер-Берто (Meyer-Berthaud et al., 1997, 1999, 2000, 2004), которая с группой коллег описала находки Callixylon из франских и фаменских отложений Марокко, а также провела структурный анализ молодых стволов раннефаменского C. erianum Arnold для установления эволюционных особенностей развития архитектуры этого ископаемого дерева, внеся небольшие изменения в предложенную ранее модель Триветт.

Нельзя обойти вниманием и статьи С. Читали (Chitaley, 1988; Chitaley, Cai, 2001), выделившей три новых вида в составе рода Callixylon из верхнедевонских отложений Северной Америки. Одна из последних статей о находках рода Callixylon в фаменских древесных углях Бельгии выполнена группой палеоботаников Бельгии и Франции под руководством С. Престана (Prestianni et al., 2010).

Целью настоящей работы является выявление основных признаков рода Callixylon и его видов, а также ревизия его видового состава. Для этого мы изучили типовые и иные коллекции шлифов Callixylon в следующих местах хранения: 1) на Геологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова – C. newberryi из фаменских отложений Казахстана и C. trifilievii из франа Среднего Тимана; 2) в ЦНИГРмузее им. Ф.Н. Чернышева, ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург – C. trifilievii из фамена Донбасса (типовой материал) и C. kazakhstanum Lepekhina из франа Казахстана (типовой материал); 3) в лаборатории палеоботаники университета им. Клода Бернара, г. Лион, Франция – C. trifilievii (часть типовой коллекции, а также из фамена Хакасии), C. newberryi из фамена Хакасии и Казахстана, C. erianum из фамена Хакасии; 4) в лаборатории архитектуры растений UMR AMAP, Монпелье, Франция – C. zalesskyi Arnold (типовой материал, фран США), C. brownii (Read et Campbell) Hoskins et Cross (типовой материал, фамен-нижний миссисиппий США), C. erianum (типовой материал, фран США), C. newberryi (типовой материал, верхний девон Канады). Также был проведен анализ публикаций по всем ранее установленным видам рода Callixylon и их находкам.

Авторы статьи выражают искреннюю признательность Н.С. Снигиревской (БИН РАН, г. Санкт-Петербург), Б. Мейер-Берто (UMR AMAP, Монпелье, Франция) за консультации в ходе написания статьи, проф. Ж. Баралю (палеоботаническая лаборатория Лионского университета Клода Бернара) за возможность ознакомиться с коллекциями проф. И. Лемуаня, а также сотрудникам отдела монографий ЦНИГРмузея им. Ф.Н. Чернышева, ВСЕГЕИ, г. Санкт-Петербург за предоставленную возможность работы с типовыми коллекциями.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 08-04-00633 и № 11-04-01604.

## СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА CALLIXYLON

Археоптерисовые сочетали в себе своеобразные признаки двух различных отделов растений: с одной стороны, листья, ветки и органы размножения похожи на таковые у папоротниковидных, а с другой – мощная вторичная древесина подобна хвойным. Разногласие между исследователями наблюдается и в установлении ранга этой группы. Одни ученые относят их в ранге порядка Archaeopteridales к классу Progymnospermopsida (Мейен, 1987), другие – к отделу Progymnospermophyta (Taylor et al., 2009), а третьи – выделяют их в самостоятельный отдел Archaeopteridophyta (Снигиревская, 2000). В составе археоптерисовых наиболее хорошо изучены два морфологических рода: Archaeopteris Dawson и Callixylon Zalessky, относящиеся, по мнению авторов статьи, к семейству Archaeopteridaceae, порядку Archaeopteridales, классу Archaeopteridopsida и отделу Archaeopteridophyta. Первый род включает изолированные отпечатки листьев и ветвей, а также связанные с ними органы размножения; второй – петрифицированные стебли и корни. Как было сказано выше, Бек (Beck, 1960) показал органическую связь ветвей Archaeopteris macilenta Lesquereux со стеблями Callixylon zalesskyi. Он также предложил считать род Callixylon Zalessky, 1911 младшим синонимом Archaeopteris Dawson, 1871. Однако до сих пор эти два морфологических рода рассматриваются как отдельные морфотаксоны, прежде всего потому, что не доказана органическая связь всех видов рода Callixylon с ветвями Archaeopteris.

## ОПИСАНИЕ

### ОТДЕЛ ARCHAEOPTERIDOPHYTA SNIGIREVSKAYA, 2000

### КЛАСС ARCHAEOPTERIDOPSIDA SNIGIREVSKAYA, 1978

### ПОРЯДОК ARCHAEOPTERIDALES W. ZIMMERMANN, 1930

#### СЕМЕЙСТВО ARCHAEOPTERIDACEAE SCHMALHAUSEN, 1894

#### Род Callixylon Zalessky, 1911

Типовой вид – C. trifilievii Zal., 1911; верхний девон (фамен) Украины (Донбасс).

Диагноз. Крупные и средние стволы и корни древовидных растений с моноподиальным ветвлением ствола. Проводящая система в стволах представлена эвстелой, в корнях – эктофлойной протостелой. В конечных ветках сердцевина также отсутствует. Мезархные первичные проводящие пучки (табл. XIII, фиг. 3–4, см. вклейку) расположены вокруг сердцевины, представленной различными по размеру и неправильными по форме паренхимными клетками (табл. XIII, фиг. 1). Вторичная ксилема пикноксилического типа. Трахеиды вторичной ксилемы (табл. XIII, фиг. 2) не превышают в диаметре

60 мкм, в среднем 30–40 мкм. На радиальных стенках трахеид наблюдается когортоидная поровость (табл. XIV, фиг. 2, 3, см. вклейку). Поры округло-шестиугольные, обычно с узкими и косыми апертурами, располагаются в 1–5 рядов (табл. XIV, фиг. 2–4). На тангентальных стенках трахеид поры редки. Сердцевинные лучи (табл. XIII, фиг. 5–8) обильные, различной высоты (1–97 клеток), одно-многорядные, простые и сложные – с лучевыми трахеидами (табл. XIII, фиг. 6, 8). Поры в полях перекреста небольшие, сближенные, округлые по форме, от 2 до 12 пор в одном поле, в среднем – 4–6 (табл. XIV, фиг. 1).

Видовой состав. Девять видов (см. ниже обсуждение) из живетских (?) отложений Бельгии; франских и фаменских отложений Евразии, Африки, Австралии и Северной Америки; нижнего миссисиппия Северной Америки.

Замечания. Касаясь особенностей строения первичной ксилемы, следует отметить, что на ее мезархность обратил внимание еще Залесский. Он писал, что "отмечены пучки первичной древесины мезархного строения обыкновенно в соприкосновении со вторичною древесиною..." (Залесский, 1911, с. 15–16). Однако в некоторых случаях вторичная ксилема отделяется от пучков первичной одним-двумя рядами клеток сердцевины (например, C. newberryi, табл. XIII, фиг. 4). Кроме этого, Залесский указывал на то, что паренхимные клетки сердцевины неправильной формы, у них высота в несколько раз меньше длины, а склеренхимные клетки отсутствуют. В последующих описаниях различных видов калликсилона исследователями обычно отмечается мезархный характер первичных проводящих пучков, а также их количество. Как правило, у некоторых видов в качестве признаков иногда указывается форма и объем сердцевины (достаточно широкая или узкая) по отношению к вторичной ксилеме.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как отмечено выше, первая ревизия рода Callixylon была сделана более 25 лет назад (Lemoigne et al., 1983). Однако за последние два десятилетия накопилось достаточно много новых данных об этом роде, что позволило нам начать работу над новой ревизией. Какие же признаки являются родовыми, а какие – видовыми у рода Callixylon? Залесский (1911) при выделении рода Callixylon отметил, что среди "многих характерных черт строения... он (Callixylon) отличается, прежде всего, характером вторичной древесины" (Залесский, 1911, с. 17). Среди прочих признаков он отметил необычную поровость радиальных стенок трахеид вторичной ксилемы. В последующих исследованиях исторически сложилось так, что именно эта поровость, названная Снигиревской "когортоидной", и являлась основным признаком отнесения петрификаций к роду Callixylon. Мы также считаем, что основным признаком при определении рода следует считать именно когортоидную поровость радиальных стенок трахеид вторичной ксилемы.

Какие же признаки следует использовать для разграничения видов рода Callixylon? Чтобы проследить видовые признаки этого рода, мы изучили типовые коллекции шлифов большинства его видов. Было установлено, что наиболее важным при разграничении видов признаком вторичной ксилемы является ширина лучей вторичной ксилемы. Действительно, из табл. 1 и 2 хорошо видно, что ширина сердцевинных лучей является одним из определяющих факторов отличий видов. Например, C. newberryi заметно отличается от остальных видов очень широкими лучами (табл. XIII, фиг. 5), а у C. trifilievii они узкие (табл. XIII, фиг. 7), в основном однорядные.

Не менее важным является присутствие или отсутствие лучевых трахеид во вторичной ксилеме, однако этот признак не всегда точно определяется, так как зависит от степени сохранности. Из табл. 2 видно, что лучевые трахеиды присутствуют у следующих видов: C. erianum (табл. XIII, фиг. 8), C. bristolense Arnold, C. zalesskyi, C. beckii Chitaley et Cai. Причем, судя по остальным признакам – высоте и ширине лучей – первые два вида и последние два вида схожи между собой, следовательно, C. bristolense является младшим синонимом C. erianum, а C. beckii – C. zalesskyi.

Редко можно увидеть лучевые трахеиды у C. newberryi (табл. 2), что отличает этот вид от C. kazakhstanum (табл. 2), у которого их нет, а лучи немного уже (табл. XIV, фиг. 6). Ранее А.Л. Юрина и И. Лемуань (Iurina, Lemoigne, 1979) отметили, что последний вид является младшим синонимом C. newberryi, однако после тщательного изучения типового материала по C. kazakhstanum мы пришли к выводу, что эти два вида являются самостоятельными, прежде всего из-за присутствия/отсутствия лучевых трахеид.

Несомненно, что в некоторых случаях важным признаком является и средняя высота сердцевинных лучей, хотя во многих случаях высота лучей может значительно изменяться от центра к периферии ствола. Это было продемонстрировано И. Лемуанем, А.Л. Юриной и Н.С. Снигиревской (Lemoigne et al., 1983) на примере C. trifilievii, у которого высота лучей вторичной ксилемы увеличивается по направлению к периферии от 1 до 80 (?) клеток.

Что касается характера поровости и числа пор в полях перекреста, то, к сожалению, к этому важнейшему для современных древесин признаку палеоботаники не относятся должным образом. Отчасти это связано с тем, что при изучении древесин классическим палеоксилологическим методом поры в полях перекреста плохо видны. Как правило, их тщательно удается разглядеть только в сканирую-

**Таблица 1**

| Признаки/ виды | ГРУППА TRIFILIEVII | | | | | | ГРУППА ARNOLDII |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **C. trifilievii Zalesky, 1911** | C. huronensis Chitaley et Cai, 2000 | C. henkei Kräusel et Weyland, 1929 | C. clevelandensis Chitaley, 1988 | **C. brownii (Read et Campbell) Hoskins et Cross, 1951** | **C. whiteanum Arnold, 1934** | **C. arnoldii Beck, 1962** |
| Высота лучей, в клетках | **1**–**15**–40–(60)–80 ? | 1–**6**–**10**–25 | 1–**2**–**6**–11 | 1–16 | 1–**6**–**9**–25 | **4**–**20**–(75) | 1–**9** |
| Ширина лучей, в клетках | 1–(2) | 1–(2) | 1 | 1–(2) | 1–(2) | **1**–2 | (1)–**2** |
| Лучевые трахеиды | нет | нет | нет | нет | нет | нет | нет |
| Диаметр трахеид, мкм | 20–60 | 10–**20**–**25**–50 | 28–34 | 35–40 | 36–45 | 30–70 | 44 |
| Количество рядов пор на радиальных стенках трахеид | 1–**2**–**3**–(4) | 1–**2**–**3** | (1)–2–3 | 2–**3**–4 | (2)–**3**–**4** | 1–3–(4) | **1**–2–(3) |
| Количество пор в группе | 3–**10**–**14**–22 | 6–**10**–**12**–16 | 8–**12**–**16**–(40) | 8–20 | 10–18 | 5–15 | 1–**7**–**8**–21 |
| Особые признаки | Изучена первичная ксилема | Изучена первичная ксилема | Изучена первичная ксилема | Поры на тангентальных стенках трахеид? | Широкая сердцевина | Изучена структура ветвей | Большие круглые апертуры |
| Количество пор в поле перекреста | 3–9 | – | 4–6 | 2–5 | 3–5 | – | – |
| Возраст, регион | $D_3$fr Среднего и Сев. Тимана (Россия), США, Бельгии, $D_3$fm Украины, России (Хакасия) | $D_3$fm Канады | $D_3$fr Марокко, $D_3$fm Германии | $D_3$fm США | $D_3 – C_1$ США | $D_3 – C_1$ США | $D_3 – C_1$ США |

Сравнение наиболее важных признаков у видов групп trifilievii и arnoldii. Условные обозначения: “средние размеры” – жирный шрифт, “редко” – в скобках, присутствие признака, отсутствие описания или признака “–”, сомнительные параметры “?”. Обычным шрифтом показаны виды, синонимичные C. trifilievii.

**Таблица 2**

| Признаки/виды | ГРУППА ERIANUM | | | | | ГРУППА NEWBERRYI | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | **C. erianum Arnold, 1930** | C. bristolense Arnold, 1930 | **C. zalesskyi Arnold, 1930** | C. beckii Chitaley et Cai, 2000 | **C. petryi Beck, 1952** | **C. newberryi (Dawson) Elkins et Wieland, 1914** | **C. kazakhstanum Lepekhina, 1963** |
| Высота лучей, в клетках | 2–**20**–97 | 3–20 | 1–27 | 2–**6**–**16**–35 | **1**–2–35 | **1**–12–73 | 1–33–(90) |
| Ширина лучей, в клетках | **1**–(2) | **1**–(2) | **1**–2 | **1**–2 | 1 | 1–**2**–**3**–(4–5) | **1**–**2**–3 |
| Лучевые трахеиды | много | много | мало | мало | много | редко | нет |
| Диаметр трахеид, мкм | 35–60 | 25–28 | 22–49 | 30–40 | 40–52 | 35–60 | 23–68 |
| Количество рядов пор на радиальных стенках трахеид | 1–**2**–(3) | **2**–3–(4) | 2–4 | (1)–**2**–3 | 2–5 | 1–**2**–**3**–4 | **1**–**2**–3 |
| Количество пор в группе | 1–**6**–**8**–16 | 5–**11**–**12**–19 | 10–**15**–24 | 7–**14**–**16**–20 | 8–**16**–**20**–34 | 5–30 | 4–25 |
| Особые признаки | Изучена первичная ксилема | Вертикально вытянутые апертуры? | Изучена первичная ксилема | Изучена первичная ксилема | Изучена первичная ксилема Тангент. поровость? | Изучена первичная ксилема | Нет лучевых трахеид |
| Количество пор в поле перекреста | 3–6 | – | 3–6 | 4–8 | – | 3–8 | 2–12 |
| Возраст, регион | $D_3$fr США, $D_3$fm России (Хакасия), Марокко | $D_3$fr США | $D_3$fr США | $D_3$fm США | $D_3$fr США | $D_3$fr Германии, $D_3$fm Канады, Казахстана, России (Хакасия) | $D_3$fr Казахстана |

Сравнение наиболее важных признаков у видов групп erianum и newberryi. Условные обозначения: “средние размеры” – жирный шрифт, “редко” – в скобках, присутствие признака; отсутствие описания или признака “–”, сомнительные параметры “?”. Обычным шрифтом показаны синонимичные виды: C. bristolense является младшим синонимом C. erianum, а C. beckii–C. zalesskyi.

щем электронном микроскопе (табл. XIV, фиг. 1). Из табл. 1 и 2 видно, что у большинства видов нет резкого отличия в количестве пор в поле перекреста, и это число варьирует от 2 до 12. На характер же пор полей перекреста (их форму и взаиморасположение) практически никто из исследователей не указывает. Поэтому для видов рода Callixylon этот критерий не может являться определяющим.

Присутствие пор на тангентальных стенках трахеид вторичной ксилемы, несомненно, для многих таксонов является важным признаком, но не в нашем случае. Дело в том, что на ископаемом материале крайне сложно определить тангентальную поровость. Очень часто происходят ошибки в ее установлении из-за косого среза или других факторов. Четкой тангентальной поровости в древесине рода Callixylon в изученном нами материале выявить не удалось. Возможно, она присутствовала у C. clevelandensis Chitaley и C. petryi Beck. Однако, первый вид имеет по остальным признакам столь явную схожесть с C. trifilievii, что можно с уверенностью считать его младшим синонимом C. trifilievii. Следует отметить, что в одной из своих работ Н.С. Снигиревская (1984) отмечала, что и у C. trifilievii очень редко можно наблюдать поровость на тангентальных стенках трахеид, что, однако, в последующих работах ею не подтверждалось. Мы ознакомились с типовой коллекцией C. trifilievii, хранящейся в Санкт-Петербурге и отчасти в Лионе, и убедились, что поровость на тангентальных стенках трахеид у данного вида отсутствует.

В последующую категорию признаков следует отнести особые – “индивидуальные”, к которым относятся, например, крупные круглые апертуры C. arnoldii Beck (табл. XIV, фиг. 5), свойственные исключительно этому виду. Недавно бельгийскими учеными (Prestianni et al., 2010) подобная поровость на радиальных стенках трахеид была отмечена у Callixylon sp. из фаменских древесных углей Бельгии. К особым признакам можно также отнести особенность строения первичных тканей.

Несомненно, важно знать количество рядов пор на радиальных стенках трахеид вторичной ксилемы, однако этот признак не является определяющим, а только в совокупности с другими, более приоритетными, может играть некоторую роль. Так, как следует из табл. 1 и 2, у рода Callixylon в основном отмечается двурядно-многорядная (табл. XIV, фиг. 2–4, 6–8) поровость на радиальных стенках трахеид, хотя встречаются виды, например, C. arnoldii, у которых преобладает однорядная поровость. Не следует большого внимания уделять такому признаку, как количество пор в одной группе (или когорте), так как эта особенность очень вариабельна и не устойчива.

Что же касается признаков первичной ксилемы в случае ее сохранения, то здесь можно выделить относительно широкую или узкую по отношению ко всему диаметру ствола сердцевину, число мезархных пучков (при условии сохранения полного диаметра), а также особые признаки. Таким образом, проведенные нами исследования по ревизии рода Callixylon показали, что именно признаки вторичной ксилемы (ширина сердцевинных лучей, присутствие или отсутствие лучевых трахеид и др.) играют наиболее важную роль при видовой диагностике рода.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ РОДА CALLIXYLON ПОСЛЕ РЕВИЗИИ

В результате выделения нами определяющих признаков разграничения видов в составе морфологического рода Callixylon можно выделить четыре искусственные группы, объединяющиеся по определяющему критерию. В каждую группу входит от одного до четырех видов. Таким образом, всего на настоящий момент, по нашему мнению, существует девять различных видов рода Callixylon. Ниже мы приводим список групп и видов, отнесенных к ним, с указанием определяющего критерия и некоторыми комментариями о синонимичности.

1. Группа trifilievii выделена по следующим основным признакам: узкие (в основном однорядные, реже двурядные) сердцевинные лучи различной высоты, без лучевых трахеид. К этой группе относятся:

1.1. C. trifilievii (в качестве младших синонимов в этот вид входят C. huronensis, C. henkei, C. clevelandensis, C. marshii Hylander, C. velinense Marcelle).

1.2. C. brownii (по признакам вторичной ксилемы идентичен с C. trifilievii, но отличается строением первичной ксилемы: очень широкая сердцевина, много первичных мезархных пучков, которые в большинстве случаев отделяются от трахеид вторичной ксилемы паренхимными клетками).

1.3. C. whiteanum (сходен по строению вторичной древесины с C. trifilievii, однако по структурным признакам архитектуры стебля изучен более детально, что дает основание Триветт (Trivett, 1993) считать этот вид самостоятельным до тех пор, пока в типовом материале C. trifilievii не будут установлены те же признаки ветвления, поэтому мы присоединяемся к мнению Триветт и рассматриваем его как самостоятельный).

2. Группа erianum выделена по присутствию лучевых трахеид в сердцевинных лучах. В нее входят:

2.1. C. erianum (много лучевых трахеид, в качестве младшего синонима к этому виду относится C. bristolense).

2.2. C. zalesskyi (мало лучевых трахеид, в качестве младшего синонима к этому виду относится C. beckii).

2.3. C. petryi (корневая система).

3. Группа newberryi отличается от остальных присутствием широких сердцевинных лучей. К ней относятся:

3.1. C. newberryi (в качестве младших синонимов рассматриваются (Lemoigne et al., 1983) C. schmidtii Kräusel et Weyland, C. mentethense Arnold).

3.2 C. kazakhstanum (отличается от 3.1. отсутствием лучевых трахеид).

4. Группа arnoldii выделена с единственным видом C. arnoldii по следующим признакам: средние (исключительно двурядные) сердцевинные лучи, однорядная, редко двурядная поровость радиальных стенок трахеид и круглые апертуры крупных пор трахеид. Возможно, в эту группу входит и Callixylon sp. из фамена Бельгии (Prestianni et al., 2010).

Таким образом, мы рассматриваем в составе рода Callixylon девять валидных видов: C. trifilievii, C. arnoldii, C. kazakhstanum, C. newberryi, C. petryi, C. zalesskyi, C. erianum, C. whiteanum и C. brownii.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Залесский М.Д.* Сообщение о новой форме Dadoxylon с пучками первичной ксилемы вокруг сердцевины из верхнедевонских осадков Донецкого бассейна // Бюлл. АН. СПб. 1909. Сер. 6. Т. 18. С. 1–4.

*Залесский М.Д.* Изучение анатомии Dadoxylon tchihatcheffi Goeppert sp. // Тр. Геолкома. Нов. сер. 1911. Вып. 68. С. 1–17.

*Мейен С.В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

*Лепехина В.Г.* Новые находки древесин кордаитовых из верхнего палеозоя Казахстана // Палеонтол. журн. 1963. № 4. С. 101–109.

*Лепехина В.Г.* Позднепалеозойские голосеменные Советского Союза по данным палеоксилологии // Палеонтол. журн. 1972. № 2. С. 122–129.

*Орлова О.А., Юрина А.Л., Горденко Н.В.* Новое местонахождение древесины археоптеридофитов в верхнедевонских отложениях Среднего Тимана // Палеострат-2009. Годичн. собрание секц. палеонтол. МОИП и Московск. отд. Палеонтол. об-ва. Москва, 26–27 января 2009 г. Прогр. и тез. докл. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2009. С. 31–32.

*Орлова О.А., Юрина А.Л., Горденко Н.В.* О первой находке древесины археоптерисовых из верхнедевонских отложений Среднего Тимана // Вестн. Московск. ун-та. Сер. 4. Геол. 2011. № 3.

*Снигиревская Н.С.* Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. Т. 27. Л.: Наука, 1984. С. 28–41.

*Снигиревская Н. С.* Поздний девон – время появления лесов как природного явления // Тез. докл. 31-й Сесс. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. Л., 1985. С. 72–73.

*Снигиревская Н. С.* Ботанико-географическая зональность в позднем девоне // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1050–1052.

*Снигиревская Н.С.* Археоптерисовые и их значение в эволюции растительного покрова суши // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 1. С. 70–76.

*Снигиревская Н.С.* Новые отделы Archaeopteridophyta и Archaeospermatophyta и их отношения с некоторыми другими группами девонских растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 134–144.

*Arnold C.A.* The genus Callixylon from the Upper Devonian of central and western New York // Pap. Mich. Acad. Sci. 1930. V. 11. P. 1–50.

*Arnold C.A.* On Callixylon newberryi (Dawson) Elkins and Wieland // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich. 1931. V. 3. P. 207–232.

*Arnold C.A.* Callixylon whiteanum sp. nov. from the Woodford chert of Oklahoma // Bot. Gaz. 1934. V. 96. P. 180–185.

*Beck C.B.* A new root species of Callixylon // Amer. J. Bot. 1953. V. 40. P. 226–233.

*Beck C.B.* Connection between Archaeopteris and Callixylon // Science. 1960. V. 131. P. 1524–1525.

*Beck C.B.* Reconstruction of Archaeopteris and further considerations of its phylogenetic position // Amer. J. Bot. 1962a. V. 49. P. 373–382.

*Beck C.B.* Plants of the New Albany shale II. Callixylon arnoldii sp. nov. // Brittonia. 1962b. V. 14. № 4. P. 322–327.

*Beck C.B.* The primary vascular system of Callixylon // Rev. Pal. Pal. 1979. V. 28. P. 103–115.

*Beck C.B., Coy K., Schmid R.* Observations on the fine structure of Callixylon wood // Amer. J. Bot. 1982. V. 69. P. 54–79.

*Chitaley S.* The wood Callixylon from the Late Devonian of Ohio, USA // Rev. Pal. Pal. 1988. V. 53. P. 349–357.

*Chitaley S., Cai C.* Permineralized Callixylon woods from the Late Devonian Cleveland Shale of Ohio, U.S.A. and that of Kettle Point, Ontario, Canada // Rev. Pal. Pal. 2001. V. 114. P. 127–144.

*Dawson J.W.* The fossil plants of the Devonian and Upper Silurian formations of Canada. Montreal: Geol. Surv. Canada, 1871. P. 1–92.

*Elkins M.G., Wieland G.R.* Cordaitean wood from the Indiana Black Shale // Amer. J. Sci. Ser. 4. 1914. V. 188. P. 68–78.

*Iurina A., Lemoigne Y.* Sur la présence du Callixylon newberryi (Dawson) Elkins et Wieland 1914, en Kazakhstan (U.R.S.S.) au Devonien Supérieur // Palaeontogr. Abt. B. 1979. Bd 170. Lfg. 1–3. P. 1–9.

*Kräusel R., Weyland H.* Beitrage zur Kenntnis der Devonflora. III // Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges. 1929. V. 41. P. 317–359.

*Lemoigne Y., Snigirevskaya N.* Nouveau gesement Dévonien de Callixylon dan le centre de la Siberia. Consequences pour la phytogéographie, la climatologie et les relation continentales au Dévonien superieur // C.R. Acad. Sci. 1990. V. 311. P. 1557–1562.

*Lemoigne Y., Iurina A., Snigirevskaya N.* Revision du genre Callixylon Zalessky, 1911 (Archaeopteris) du Dévonien // Palaeontogr. Abt. B. 1983. Bd 186. Lfg. 4–6. P. 81–120.

*Lepekhina V.G., Yatsenko-Khmelevsky A.* Classification and nomenclature of woods of Palaeozoic pycnoxylic plants // Taxon. 1966. V. 15. P. 66–70.

*Meyer-Berthaud B., Rücklini M., Soria A. et al.* Frasnian plants from the Dra Valley, southern Anti-Atlas, Morocco // Geol. Mag. 2004. V. 141. № 6. P. 675–686.

*Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., Bousquet J.-L.* The development of Archaeopteris: new evolutionary characters from the structural analysis of an Early Famennian trunk

from southeast Morocco // Amer. J. Bot. 2000. V. 87. P. 456–468.

*Meyer-Berthaud B., Scheckler S.E., Wendt J.* Archaeopteris is the earliest modern tree // Nature. 1999. V. 398. P. 700–701.

*Meyer-Berthaud B., Wendt J.J., Galtier J.* First record of a large Callixylon trunk from the Late Devonian of Gondwana // Geol. Mag. 1997. V. 134. № 6. P. 847–853.

*Prestianni C., Decombeix A.-L., Thorez J. et al.* Famennian charcoal of Belgium // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2010. V. 291. P. 60–71.

*Snigirevskaya N.S., Snigirevsky S.M.* New locality of Callixylon (Archaeopteridaceae) in the Late Devonian of Andoma Mountain (Vologda Region, north-west Russia) and its importance for the reconstruction of archaeopterids distribution // Acta Palaeobot. 2001. V. 41. P. 97–105.

*Taylor T.N., Taylor E.L., Krings M.* Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. Amsterdam: Elsevier, 2009. 1230 p.

*Trivett M.L.* An architectural analysis of Archaeopteris, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth // Bot. J. Linn. Soc. 1993. V. 111. P. 301–329.

## Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1. Callixylon brownii (Read et Campbell) Hoskins et Cross, экз. № 240-tr. из типовой коллекции: клетки сердцевины, поперечный срез; верхний девон – нижний миссисиппий США.

Фиг. 2, 4, 5. C. newberryi (Dawson) Elkins et Wieland: 2 – экз. № 370-tr., поперечный срез вторичной ксилемы, видны округлые трахеиды и широкие лучи; 4 – экз. № 13836-tr., первичный мезархный пучок, поперечный срез; 5 – экз. № 370-tan., очень широкие сердцевинные лучи (5 клеток в ширину), тангентальный срез; фамен Канады.

Фиг. 3, 6. C. zalesskyi Arnold: 3 – экз. № 4074-tr. из типовой коллекции, поперечный срез, на котором виден контакт первичных мезархных пучков с вторичной ксилемой с одной стороны и с клетками сердцевины с другой; 6 – экз. № 11074-tan., лучевые трахеиды в невысоких сердцевинных лучах, тангентальный срез; фран США.

Фиг. 7. C. trifilievii Zalessky, экз. № 48-1415-танг. (изотип), редкий низкий двурядный луч в тангентальном срезе; фамен Украины.

Фиг. 8. C. erianum Arnold, экз. № 11077-tan., однорядные сердцевинные лучи с многочисленными лучевыми трахеидами, тангентальный срез; фран США.

## Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1, 2, 4, 7. Callixylon trifilievii Zalessky: 1, 2, 4 – экз. № 327-1рад.: 1 – поры полей перекреста в радиальном срезе; 2 – когортоидная поровость; 4 – многорядная поровость радиальных стенок трахеид вторичной ксилемы; 7 – экз. № 327-1 танг., низкие однорядные лучи в тангентальном срезе; фран Среднего Тимана.

Фиг. 3. C. newberryi (Dawson) Elkins et Wieland, экз. № 13835-r., когортоидная поровость трахеид вторичной ксилемы, радиальный срез; фамен Канады.

Фиг. 5. C. arnoldii Beck (из: Beck et al., 1982, рис. 14), круглые апертуры пор, ×2500; нижний миссисиппий США.

Фиг. 6. C. kazakhstanum Lepekhina, экз. № 18b-8421 из типовой коллекции, простые сердцевинные лучи, радиальный срез; фран Казахстана.

Фиг. 8. C. zalesskyi Arnold, экз. № 11074-r. из типовой коллекции, многорядная поровость трахеид вторичной ксилемы и сложные лучи, радиальный срез; фран США.

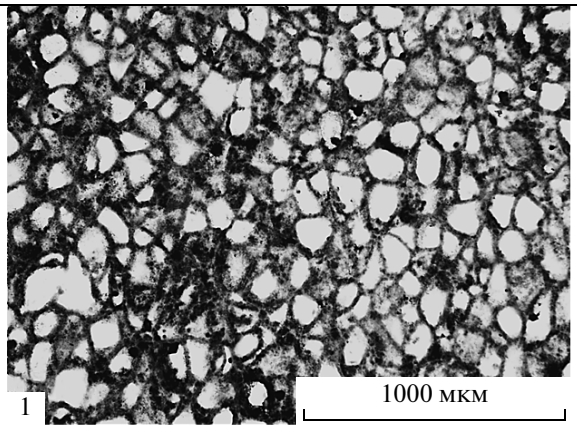
# Genus *Callixylon* Zalessky (Archaeopteridophyta): Main Criteria for Distinguishing Its Species and Revision of Its Species Composition

**O. A. Orlova, A. L. Jurina**

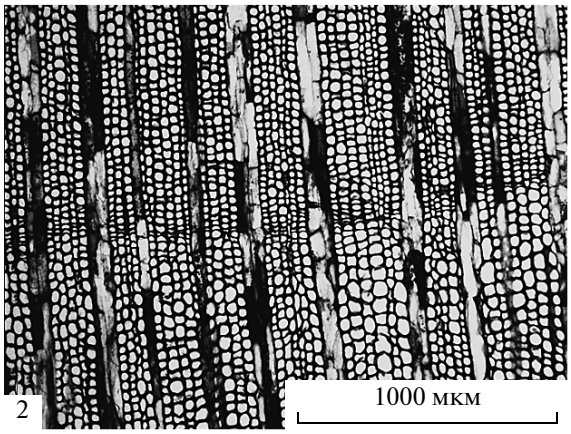
A new revision of the genus *Callixylon* Zalessky, which dominated in the Late Devonian all over the world, is presented. The most significant anatomical features for distinguishing its species are revealed, which is very important for establishing of species diversity in the first forests in the Earth's history.

*Keywords*: Archaeopteridales, anatomy, woods, cohortoid pitting, Late Devonian, Early Carboniferous, revision, first forests.

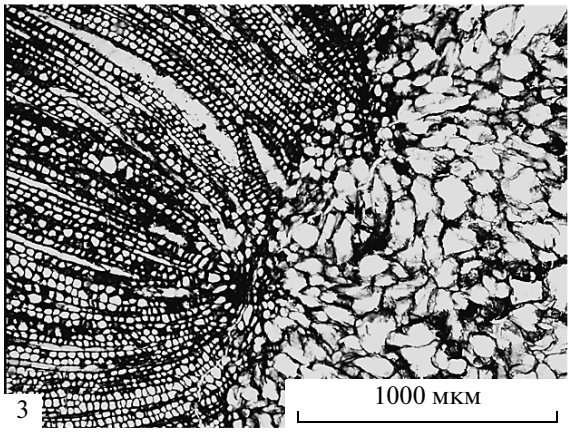
Таблица XIII



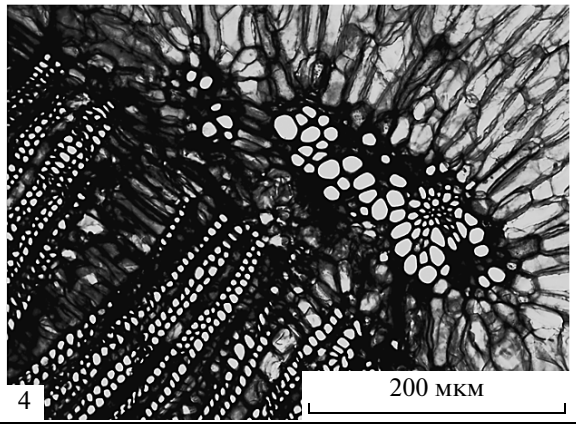

1



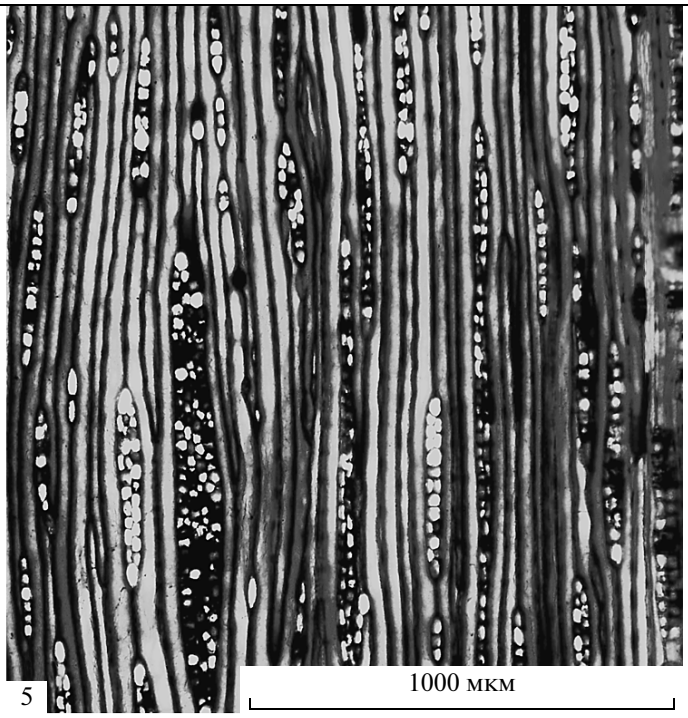

2



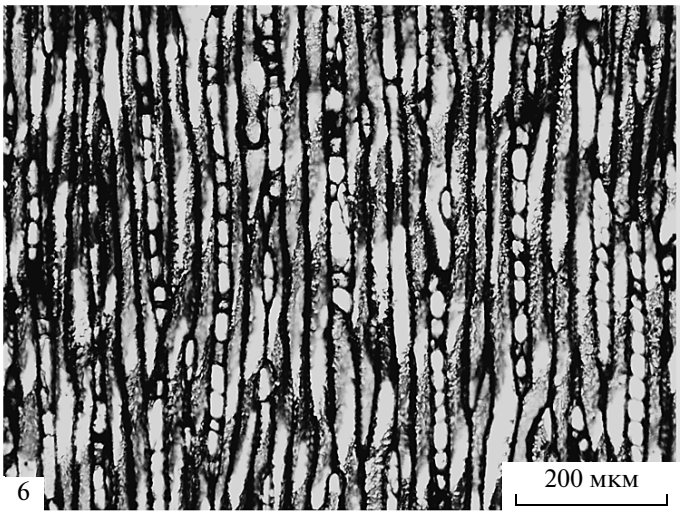

3



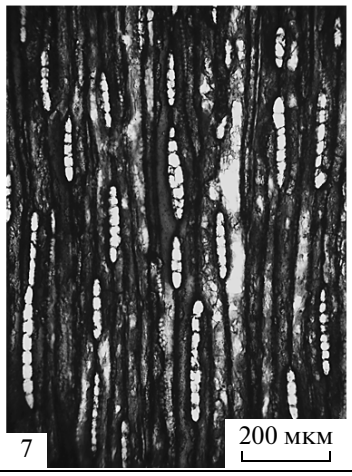

4




5



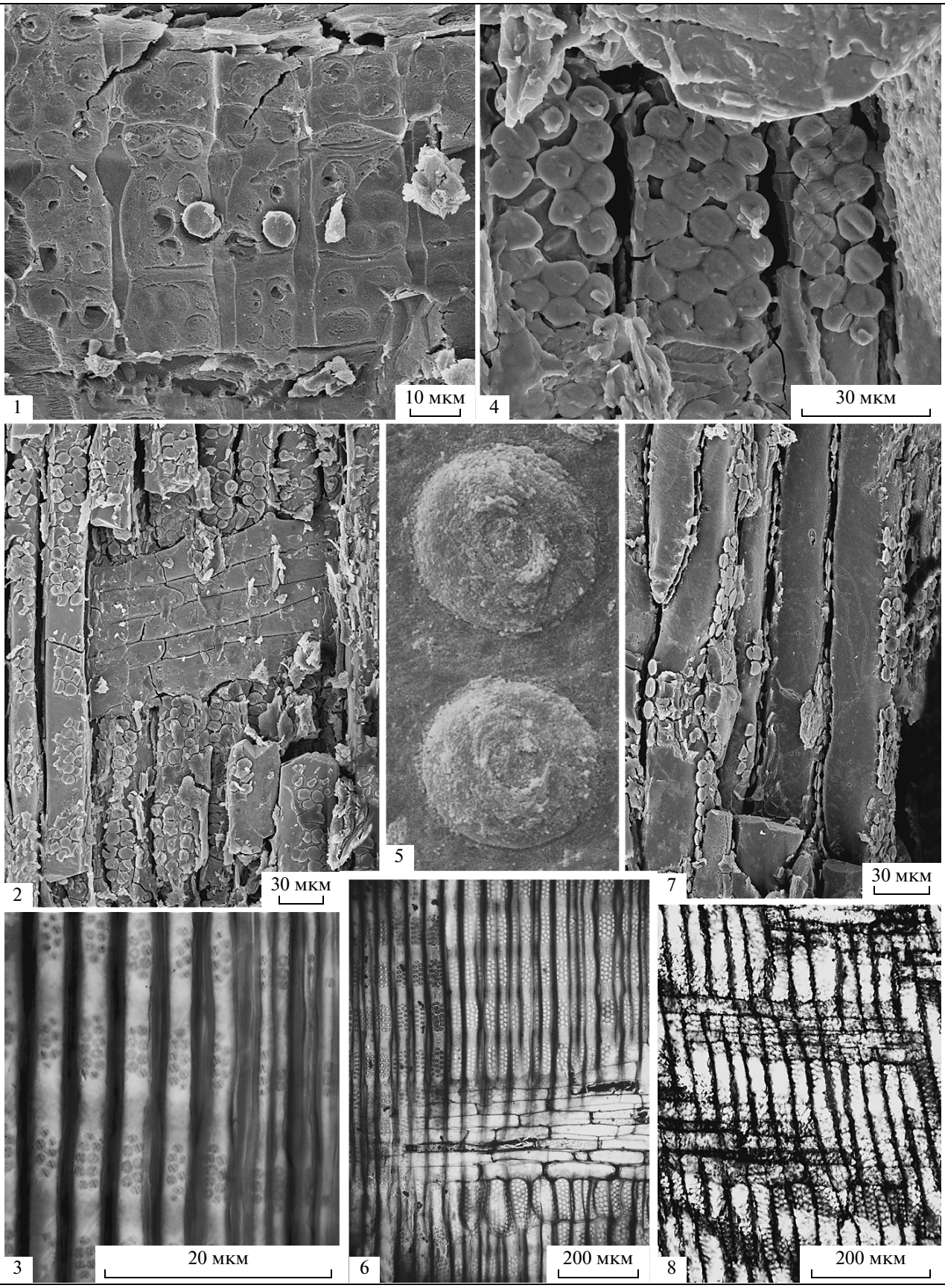

6




7

8

Таблица XIV



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2011, № 5, с. 110–112

# К ЮБИЛЕЮ АЛЕКСАНДРА ПАВЛОВИЧА РАСНИЦЫНА

24 сентября 2011 года исполнилось 75 лет профессору Александру Павловичу Расницыну – выдающемуся зоологу и палеонтологу, признанному лидеру российской палеоэнтомологической школы.

Александр Павлович вырос в семье старой московской интеллигенции, на Сивцевом Вражке, впитав все достоинства той, почти исчезнувшей ныне социальной среды. Проявившийся еще в детстве интерес к живой природе, и в особенности к миру насекомых, привел его в кружок юных биологов при Московском зоопарке (КЮБЗ); там тогда сложилось уникальное сообщество юных натуралистов, многие выходцы из которого составили позднее гордость отечественной зоологической школы (член-корреспондент РАН Э.И. Ивантер и профессора М.В. Мина, А.К. Агаджанян, Е.Н. Матюшкин, Е.Н. Курочкин и др.). Похоже, уже в те годы у Александра Павловича проявились и интуиция натуралиста (без которой невозможно проникнуть в суть природных явлений), и навык организации полевых исследований – бесценные качества, сохранившиеся у него на всю жизнь.

Поступив на биофак Московского университета, Александр Павлович вновь попал в замечательную компанию – в студенческий кружок, группировавшийся вокруг тогдашнего зав.кафедрой энтомологии Е.С. Смирнова (Г.М. Длусский, А.Г. Пономаренко, С.П. Расницын, Ю.А. Попов, Р.Д. Жантиев, А.Л. Тихомирова, Л.Н. Медведев, Е.М. Антонова и др.). Неудивительно, что для всех последующих поколений энтомологов та эпоха так и осталась “золотым веком Кафедры”, а Александр Павлович – одним из ярчайших ее представителей.

По окончании Университета Александр Павлович поступил на работу в Лабораторию артропод ПИНа, возглавляемую в то время Б.Б. Родендорфом; с этой лабораторией оказалась связана вся его дальнейшая жизнь. Основной принцип работы русской палеоэнтомологической школы был сформулирован Родендорфом так: изучать некоторую группу ископаемых насекомых может лишь тот, кто в совершенстве овладел систематикой ее рецентных представителей. Именно эту традицию (идти в изучении ископаемых не “от геологии”, а “от биологии”, и не рассматривать вымерших представителей группы в отрыве от рецентных) в высшей степени успешно развивал на протяжении всей своей научной деятельности Александр Павлович. Видимо, именно это позволило ему внести такой выдающийся вклад в столь, казалось бы, различные научные направления как систематика и эмбриология современных перепончатокрылых, сравнительная анатомия и филогения множества групп ископаемых насекомых, палеоэкология, теория систематики и теория эволюции (в самом широком смысле), и даже теория динамики растительных сообществ.

Трудно даже определить, в какой именно “ипостаси” Александр Павлович более известен (и ценен) научному сообществу. Для энтомологов он прежде всего один из крупнейших в мире специали-

стов по перепончатокрылым. Его монография "Историческое развитие перепончатокрылых" (1980), в которой, как уже сказано, современные и вымершие представители отряда изучались "на равных", стала классикой, а предложенная им система отряда подвергалась с той поры лишь косметическим улучшениям. Можно упомянуть в этой связи доказанную Александром Павловичем (по совокупности как палеонтологических, так и эмбриологических данных) анцестральную природу сложных антенн Xyelidae, открытие которой и позволило сблизить эту реликтовую группу с гипотетическими предками отряда.

Здесь необходимо упомянуть об изысканиях Александра Павловича в области теории систематики. Пожалуй именно он раньше и четче других сформулировал, что два кажущихся "альтернативными" подхода к построению системы: фенетика (которой он в свое время отдал дань как представитель "школы Смирнова") и филогенетика (=кладистика) в действительности взаимодополнительны, и лишь в паре друг с другом дают адекватное представление о предмете. А поскольку в последние два десятилетия кладистика приобрела отчетливые черты "единственно верного учения", неудивительно, что Александр Павлович по сию пору числится одним из лидеров "антикладистического Сопротивления". Будучи одним из авторитетнейших в стране знатоков зоологической номенклатуры, он внес, в числе прочего, большой вклад в правила работы с паратаксонами.

Занятия же систематикой и филогенетикой довольно естественно привели Александра Павловича в область теории эволюции, где он застал (в 1960-е–1970-е гг.) очередной "кризис парадигмы". В СССР это было время возрождения интереса к модифицированному номогенезу (А.А. Любищев и др.) и жесткой критики селекционизма со стороны номогенетиков. А.П., однако, остался на позициях селекционизма – правда, не в его "СТЭ-шном" (майровском) варианте, а в эпигенетическом (шмальгаузеновском). Вероятно, Александра Павловича следует признать, наравне с М.А. Шишкиным, крупнейшим современным представителем ЭТЭ; сформулированный им "принцип адаптивного компромисса" (гласящий, что живой организм принципиально неоптимален по любому отдельно взятому признаку, ибо объектом отбора является система как целое, а не ее отдельные параметры) перешел уже, кажется, в стадию "кто же этого не знает?", а его представления о несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюционным остаются предметом широкой дискуссии.

Одна из замечательных черт Александра Павловича как ученого – возникшее, вероятно, еще в КЮБЗовские времена умение не проходить мимо интересных природных феноменов, не имеющих вроде бы прямого отношения к твоим научным занятиям. Так, работая как-то в экспедиции с выдающимся геоботаником С.М. Разумовским, Александр Павлович познакомился через него с полузабытой на тот момент теорией моноклимакса: она рассматривает растительные сообщества как высокоцелостные дискретные гомеостаты, имеющие равновесное (по веществу и энергии) состояние – моноклимакс, и обладающие способностью при экзогенных нарушениях возвращаться к нему путем жестко детерминированных сукцессионных смен. Александр Павлович использовал разработанные в ТМК методы диагностики целостных растительных сообществ для реконструкции сукцессионных систем прошлого; этот подход оказался весьма продуктивным для палеоэкологии и был использован, например, при изучении юрских биоценозов Сибири. Впоследствии эти модели стали одним из важных пунктов разработанной В.В. Жерихиным теории мелового кризиса. Можно напомнить и о том, как Александр Павлович обратил внимание на пыльцу, содержащуюся в кишечнике ископаемых насекомых, привлек к изучению этих материалов палеоботаников – и это открыло новую страницу в изучении континентальных экосистем прошлого.

Однако основной сферой деятельности Александра Павловича все же всегда оставалось изучение ископаемых насекомых. Создается впечатление, что нет такого отряда (ну, может быть, кроме жуков), в изучение палеонтологической истории которого он не внес бы своей лепты, а число описанных им ископаемых таксонов просто поражает воображение. Понятно, что со стороны более заметна яркая экзотика (вроде описания первого ископаемого представителя отряда Mallophaga, или странных мекоптероидов Strashila, отрядная принадлежность которых остается неясной), но главное все-таки – это гигантская повседневная работа по описанию перепончатокрылых, триллоновых, мекоптер и прочая, и прочая. Верно говорят: "Неописанный материал как бы не существует вообще"; и именно на Александра Павловича легла крайне трудоемкая задача "развиртуализировать" огромный пласт накопленного в коллекциях Лаборатории материала. Достойным завершением этой работы стала созданная под его руководством и при его активнейшем участии коллективная монография "History of Insects" – всеобъемлющий труд по ископаемым насекомым, не имеющий даже близких аналогов в мировой энтомологии. Разумеется нельзя не упомянуть тут и о теоретических изысканиях; именно предложенная Александром Павловичем гипотеза возникновения полета и происхождения крылатых насекомых остается, пожалуй, наиболее популярной.

Огромный объем и крайнее разнообразие ископаемого материала, прошедшего через руки А.П., побудил его заняться изучением реальной динамики биоразнообразия в предшествующие геологические эпохи. Усовершенствовав, наряду с

В.Ю. Дмитриевым и А.Г. Пономаренко, существовавшие ранее методики построения кривых вымирания, он пришел к ряду важных выводов, касающихся диагностики экологических кризисов прошлого. В частности, им было показано, что кризисные явления у насекомых начинаются не в середине мела, а гораздо раньше; соответственно связь этого кризиса с экспансией покрытосеменных была более опосредованной, чем предполагалось ранее (но не менее сильной).

Александр Павлович – "старый экспедиционный волк", участник и организатор множества энтомологических и палеонтологических экспедиций: Сибирь, Дальний Восток, Средняя Азия, Монголия, Кавказ и даже Британская Колумбия. В числе прочего он был участником почти легендарной уже, почти "джек лондоновской", эпопеи с открытием меловых таймырских янтарей; богатейшие коллекции, собранные тогда на реке Хатанге и Таймырском озере, радикально поменяли представления и о фауне ископаемых смол, и о меловых энтомофаунах вообще. А пару лет назад Александр Павлович "тряхнул стариной" и собственноручно добыл замечательный палеоэнтомологический материал в важнейшем для понимания событий на пермо-триасовой границе местонахождении Вязники.

В этой связи следует упомянуть еще одно немаловажное качество Александра Павловича: он прекрасный коллектор. Есть множество ученых, которые умеют обрабатывать материал в лаборатории, но неспособны что-либо собрать в природе своими руками; есть гениальные коллекторы (частенько даже не имеющие образования), способные за считанные минуты отыскать в многометровой толще обнажения конкрецию с редчайшим ископаемым, и повторить эту находку потом много лет не удастся множеству "специалистов по группе"; и лишь в редких случаях "ученый" и "коллектор" совмещаются в одном лице. Александр Павлович – как раз такой. Помимо этого, он еще и прекрасный препаратор – тоже "ремесленное" мастерство, не имеющее, вроде бы, отношения к научным занятиям. Кстати, известное всей Лаборатории (и беззастенчиво ею используемое...) умение Александра Павловича чинить своими руками любое "железо" – от хитрой электроники до сантехники – явно из того же ряда...

Как известно, отличие посредственного командира от хорошего состоит в том, что первый говорит: "Делай, как я велел", а второй – "Делай, как я". Александр Павлович – именно такой хороший командир, и в любых сферах деятельности Лаборатории – "впереди, на лихом коне".

Тут кажется уместным напомнить об одном эпизоде, которому сам Александр Павлович, возможно, и не придал особого значения. В начале "лихих девяностых" множество зоологов, особенно в провинции, остались практически без средств к существованию; Сорос прислал кое-какие деньги в виде "программы по изучению биоразнообразия" – осталось "всего-навсего" их распределить... Так вот, Александр Павлович, на которого внезапно свалились эти обязанности, сумел сделать почти невозможное – деньги были поделены строго поровну на всех зоологов СНГ, без изъятия (оказалось примерно 500 долларов на человека – как раз "продержать голову над водой") и доведены до конкретных людей напрямую, минуя все промежуточные инстанции. Сейчас в это, наверное, трудно поверить, но члены той "соросовской комиссии" себе лично не взяли из тех денег ни копейки...

Будучи личностью чрезвычайно яркой во всех отношениях, Александр Павлович, разумеется, стал героем множества легенд и апокрифов, ходящих в профессиональном сообществе. Так, например, рассказывают, будто он, задавшись, как и все читатели Станислава Лема, вопросом – "что же, все-таки, такое сепульки?" радикально разрешил проблему, описав новое семейство ископаемых перепончатокрылых – Sepulcidae, сепульки; и послал оттиск статьи, с соответствующими пояснениями, патриарху мировой научной фантастики; и получил от того одобрительный ответ... А самое интересное в этой байке – то, что это чистая правда!

Мы желаем Александру Павловичу счастья и здоровья – дабы он мог еще долго-долго трудиться на благо мировой науки во всех своих разнообразных ипостасях. Чтобы он подарил нам следующую "History of Insects" – не забывая при этом о сепульках!

*Коллектив Лаборатории артропод ПИН*