

ISSN 0031-031X

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

4



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1989

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ЖУРНАЛ ОСНОВАН В ИЮЛЕ 1959 г.
ВЫХОДИТ 4 РАЗА В ГОД

№ 4

ОКТЯБРЬ. НОЯБРЬ, ДЕКАБРЬ

1989

PALAEONTOLOGICAL
JOURNAL

No. 4

OCTOBER, NOVEMBER, DECEMBER

1989

УДК 568.191

© 1989 г.

КУРЗАНОВ С. М.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИНФРАОТРЯДА ДИНОЗАВРОВ CARNOSAURIA

На основе ревизии систематического состава семейств карнозавров предлагается новая схема филогенетических отношений внутри инфраотряда. Вопрос о происхождении карнозавров нельзя считать разрешенным.

Карнозавры в узком или более широком смысле, но без включения триасовых форм всегда рассматривались в качестве одной из групп теропод, так как резко выделяются среди них по основным признакам, связанным с крупными размерами тела и хищным образом жизни. Присоединение к ним позднетриасовых родов, таких как *Teratosaurus* и *Sinosaurus* [33], установленных по крайне скудному материалу, проводилось без достаточных оснований и было отвергнуто большинством авторов [13, 16, 17, 24, 45]. Ф. Хюне [33] предположил, что карнозавры вместе с *Sauropoda* и *Prosauropoda* формируют естественную группу *Pachypodosauria*, внутри которой они рассматривались как непосредственные потомки прозавропод (карнозавры произошли непосредственно от *Teratosaurus* через *Magnosaurus*). Первый род рассматривался тогда среди прозавропод на основании изучения обильного посткраниального материала, который действительно принадлежит прозавроподу *Sellosaurus gracilis* Huene, в то время как типовой материал (верхнечелюстная кость, подвздошная) относится к текодонтам семейства *Poposauridae* [24].

Не нашедшая сначала поддержки схема Хюне получила более широкое распространение благодаря находке в верхнеюрских отложениях Колорадо необычного карнозавра *Torvosaurus tanneri* Galton et Jensen [25]. Исключительно плезиоморфный характер некоторых его признаков, по мнению авторов, дает достаточные основания для выведения карнозавров из прозавропод. Более того, данная находка заставила их обратить внимание на прозавроподовые признаки у других карнозавров.

Э. Колберт [16], выделив долинхонический и брахилический типы строения таза у зауриший, объединил на этой основе прозавропод и триасовых «карнозавров» в подотряд *Palaeopoda*, тем самым отделив их от настоящих послетриасовых карнозавров и в какой-то степени предвосхитив выявление форм, подобных торвозавру, с промежуточным типом строения. Само по себе это разделение было весьма обоснованно, хотя истинные карнозавры и некоторые палеоподы сохраняют сходство по ряду существенных признаков: у них проявились одинаковые тенденции в прогрессирующем приспособлении к хищничеству и бипедализму; в укорочении передних конечностей, что с большой вероятностью указывает на общность происхождения групп. Тем не менее при этом хищные палеоподы (*Teratosauria* [17] или *Herrerasauria* [26]) и карнозавры испытали значительную дивергенцию, выразившуюся, в частности, в формировании долинхонии и брахилии, причем первая, по-видимому, является производной по отношению ко второй [16, 36]. Отмеченные в обоих случаях особенности указывают на монофилетическое происхождение карнозавров, которое подтверждается и другими синапоморфными признаками: присутствием предглазничных отверстий, отсутствием диастемы между предчелюстными и челюстными костями, мощным дистальным расширением лобковых, крупных восходящим отростком астрала, уте-

рей наружных пальцев кисти, мезотарзальным типом голеностопного сустава, разницей в строении передней подвижной и задней менее подвижной частей хвоста и др. Вместе с тем не все из этих признаков свидетельствуют в пользу «прозавроподовой» гипотезы, как, например, строение таза. Поэтому морфология торвозавра, в которой весьма своеобразно смещались черты карнозавров и прозавропод, возрождая на новой почве гипотезу Хюпе, оставляет равновеликие возможности и для других гипотез, иногда даже предполагающих исключение торвозавра из карнозавров. Кроме того, недостаточность материалов по торвозавридам, прежде всего почти полное отсутствие черепных, не позволяет более категорически высказаться в пользу «прозавроподовой» гипотезы происхождения карнозавров.

Даже пример единственной приведенной гипотезы о происхождении показывает, что понимание эволюции крупных теропод связано со многими трудностями. Во-первых, большая часть карнозавров найдена в кампан-маастрихтских отложениях, в то время как в юрских и нижнемеловых их обнаружено совсем немного. В дополнение к позднемеловым тираннозавридам подробно описаны лишь пять более древних форм: *Allosaurus*, *Szechuanosaurus*, *Yangchuanosaurus*, *Piatnitzkisaurs*, *Eustreptospondylus*, причем филогенетическая ценность последней резко снижается принадлежностью материалов по ней молодой особи.

Во-вторых, таксоны установлены на одном или, в лучшем случае, двух-трех более или менее полных скелетах, а чаще всего на фрагментарном материале.

В-третьих, таксоны установлены на основании их отличий от других известных таксонов. Однако то, что таксон чем-либо отличается, еще не означает того, что он может быть адекватно классифицирован; и эти отличные роли таксонов, видимо, не всегда в силу действия фактора сохранности можно учитывать. Отличие может быть установлено даже по одному-двум характерным признакам, тогда как разработка адекватной классификации зависит от максимально возможного количества характерных признаков и, как в случае с карнозаврами, часто от большего количества, чем известно на сегодняшний день.

Приемлемая на нынешнем уровне знаний классификация на семейственном уровне построена для родов, представленных наиболее полным материалом. Несмотря на это, присоединение некоторых родов к определенным семействам носит формальный характер, так как основывается на признаках, не всегда относящихся ко всему семейству в целом:

Семейство Megalosauridae

Gasosaurus, *Iliosuchus*, *Magnosaurus*, *Megalosaurus*, *Metriacanthosaurus*, *Sarcosaurus*, *Yangchuanosaurus*, *Piveteausaurus*..

Семейство Torvosauridae

Erectopus, *Torvosaurus*, *Poekilopleuron*.

Семейство Spinosauridae

Spinosaurus, *Altispinax* (?)

Семейство Streptospondylidae

Eustreptospondylus, *Streptospondylus*.

Семейство Abelisauridae

Abelisaurus, *Carnotaurus*, *Xenotarsosaurus*.

Семейство Allosauridae

Acrocanthosaurus, *Allosaurus*, *Chilantaisaurus*, *Marshosaurus*, *Piatnitzkisaurs*, *Szechuanosaurus*, *Ornithomimoides*, *Compsosuchus*.

Albertosaurus, *Alectrosaurus*, *Alioramus*, *Daspletosaurus*, *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*.

До сих пор не потеряла своего значения другая гипотеза [16], согласно которой карнозавры вместе с поздними целурозаврами происходят от триасовых целурозавров, в настоящее время вполне допустимо сгруппированных в семейство *Podokesauridae*. Базируясь на генерализованном облике бипедальных хищников, триасовых целурозавров зачисляли в предки карнозавров и другие исследователи [4, 45]. В несколько измененном виде (рассматривая их как сестринские группы) гипотезу поддерживали Х. Бонапарт [7], Ж. Готье [26], Р. Талборн [53].

Сторонники этой точки зрения согласны в том, что отделение карнозавров от прочих теропод, и в частности от наиболее близких к ним целурозавров, должно было произойти в конце триаса или еще раньше. Но к этому времени целурозавры уже были достаточно обособлены и наметили основные пути адаптивной эволюции. Настоящие же карнозавры до начала юры неизвестны, и специализация их самых ранних послетриасовых ветвей показывает существенно иное, нежели у триасовых целурозавров, направление эволюции, хотя по ряду признаков до конца мезозоя продолжается параллельное развитие обеих групп (формирование долихоилеического таза, редукция боковых пальцев стопы и ее приближение по общей форме к птичьему типу стопы, редукция наружных пальцев кисти). Поэтому нельзя полностью исключить возможность расхождения карнозавров и целурозавров на самых ранних стадиях эволюции заурисхий, о чем свидетельствуют и специфические структурные особенности в строении черепа, таза и передних конечностей. Это приводит к мысли о независимом происхождении карнозавров от каких-то текодонтот типа лагозухид, попозаврид или орнитозухид.

Такая точка зрения и была высказана в свое время А. Уокером [54, 55], а затем подхвачена другими авторами [5, 15, 18, 28, 43]. Поначалу предположение Уокера не встретило широкой поддержки из-за противоречий, связанных со структурой голеностопного сустава: по строению предплюсневых костей орнитозухиды схожи с крокодилами (правда, имеют обращенный тип предплюсны) и совершенно отличны от динозавров. Обычно полагали, что крокодилий и динозавровый типы сустава являются апоморфными и ни один не может быть производным от другого [6, 37, 56]. Однако работами А. Черига [12] это препятствие было почти снято, а после находки у *Lagosuchus* промежуточного типа строения сустава между нормальным крокодиловым и динозавровым интертарзальным [7] сомнения в возможности преобразования первого типа сустава во второй исчезли вовсе [18, 52, 55]. Несмотря на это, не все семейства текодонтот могли играть роль предка карнозавров. Было показано, что структура и функции задней конечности, особенно в тазобедренном суставе, совершенно отличны у теропод и рауизухид, что делает невозможным признание у них прямых родственных отношений типа предок — потомок [5, 8].

Сходство орнитозухид, попозаврид или лагозухид в меньшей степени, рауизухид, с одной стороны, и карнозавров — с другой, связанное, возможно, с хищным образом жизни и иногда с бипедализмом, бросается в глаза. Как нам представляется, предков карнозавров можно искать среди первых трех групп текодонтот, хотя предпочтительнее считать их стоящими близко к их предкам, рассматривая одно из этих семейств в качестве сестринского, как это сделано, например, в отношении орнитозухид [43]. В пользу такого подхода свидетельствует и тот факт, что все перечисленные семейства включают стопоходящие формы в отличие от пальцеходящих динозавров. Это предполагает более раннее, чем в позднем триасе, расхождение карнозавров и их текодонтных предков.

В этом смысле не совсем правильным представляется предположение о близости попозаврида *Postosuchus* из верхнетриасовых отложений Иллинойс [15] к предкам тираннозаврид. Отмеченное его автором сходство с

тираннозавридами почти по трем десяткам позиций (некоторые из них, на наш взгляд, не имеют никакой филогенетической ценности) не должно заслонять существенных различий между ними. Во-первых, паракципальные отростки в черепе постозуха соединены латерально не с чешуйчатыми, а с квадратными костями, в то время как у карнозавров именно чешуйчатая образует карман для проксимальной головки квадратной. Во-вторых, подувырямленная походка постозуха достигнута за счет поворота плоскости вертлужной впадины вниз и чуть вбок и контакта сверху с бедренной костью. В-третьих, хотя постозух и изображен на оригинальной реконструкции пальцеходящим, однако никаких соображений в пользу такого заключения автор не приводит. Дж. Пэриш [42] убедительно показал несостоятельность такой точки зрения и пришел к выводу о стопохождении постозуха. Отмеченные факты не дают оснований отдавать предпочтение постозуху в вопросе о происхождении карнозавров перед другими формами.

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ КАРНОЗАВРОВ

В основных чертах историческое развитие карнозавров определялось теми тенденциями, которые ясно обозначились уже на самых ранних этапах, а может быть, даже у предков карнозавров: хищничество и бипедализм. Не во всех линиях они осуществлялись в равной мере, но в любой из них можно проследить основные эволюционные тенденции, реализовавшиеся к концу позднего мела в группе в целом. Несмотря на параллельное развитие с целурозаврами по ряду признаков, карнозавры оказались не способны к осуществлению множества узких специализаций, как у мелких хищников. Эволюция карнозавров шла приблизительно в одном направлении, без резких сдвигов в особые адаптивные зоны. Подобная направленность эволюционного процесса впаще выражалась прежде всего в прогрессивном увеличении размеров тела.

В развитии карнозавров можно отметить тенденции общего характера, свойственные всем тероподам, и специфические, встречающиеся только в данной группе. Универсальный характер первых связан с совершенствованием бипедализма, на который налагали свои ограничения крупные размеры тела (например, дистальная часть большой берцовой кости всегда расширена, но суставная поверхность менее развита, чем у мелких хищников), и с хищничеством, вероятно, в некоторых случаях переходившим в падалеядность. Не менее важную роль играли специфические черты, четко маркирующие отход карнозавров от линии мелких бипедальных хищников: увеличение черепа при одновременном укорочении шеи и тела, развитие специализированного озубления из крупных клыкообразных зубов, постепенная редукция передних конечностей до половины и менее длины задних или длины предкрестцового отдела позвоночника. Можно отметить и не столь существенные преобразования в скелете карнозавров. Сужение лобных и теменных костей привело к «слиянию» верхних височных оков, увеличение головы — к укорочению шейных позвонков, развитию дополнительных сочленений между ними. На нижней челюсти под суставом развился гребень для прикрепления крыловидной мышцы. Седалищные кости уменьшались, в то время как лобковые росли вместе с увеличением мощного дистального «баншака». Задние конечности становились все более массивными, четвертый трохантер уменьшался незначительно, а предплюсневые кости удлинялись умеренно. Восходящий отросток астрагала достигал трети длины большеберцовой кости и расширялся, а пяточная кость все больше редуцировалась.

Историческое развитие карнозавров распадается на два этапа, постепенно переходящих друг в друга: первый, характеризующийся развитием семейств *Megalosauridae* и *Allosauridae*, и второй, в котором карнозавровые особенности получают у *Tyrannosauridae* наиболее яркое выражение. Мегалозавриды, включающие самые генерализованные и древние формы, вероятно, стоят в основании филогенетического древа карнозавров. В на-

чале поздней юры от них произошли аллозавриды, а в начале позднего мела — тираннозавриды. Что касается остальных семейств, то они произошли от тех же мегалозаврид несколько ранее (рис. 1), хотя для аберрантных торвозаврид нельзя полностью исключить возможность их независимого происхождения.

МЕГАЛОЗАВРИДЫ

Хорошо известный *Megalosaurus bucklandi* Meyer из батских отложений Англии, давший имя наиболее многочисленному и широко распространённому семейству, представлен только изолированными и не ассоциированными костями. Если все описанные остатки в самом деле принадлежат мегалозавру, то он обнаруживает мозаику характерных признаков, одни из которых присущи аллозавридам, другие — тираннозавридам, а часть, вероятно, плезиоморфна, как, например, широкая и короткая лопатка. Подобное сочетание признаков порождает некоторые трудности для систематики карнозавров, особенно установленных на фрагментарном материале. Для наиболее молодых родов мегалозаврид, достаточно хорошо описанных (*Megalosaurus*, *Gasosaurus*, *Yangchuanosaurus*), не характерна тенденция к сохранению согласующихся наборов признаков, что указывает на их высокую вариабельность, вполне допустимую для членов самого генерализованного семейства.

Европейские мегалозавриды из средней и верхней юры представлены в основном крайне неполными экземплярами. *Megalosaurus nethercombensis* Huene установлен по челюстям с зубами и отдельным костям посткрания [30]. Интересно, что большая берцовая кость походит на таковую *Magnosaurus andrewsi* Huene [31] отсутствием характерного сжатия дистального конца в переднезаднем направлении.

Megalosaurus hesperis Waldman [57] из байосских отложений, видимо, весьма близок более молодому *M. bucklandi*, если судить по неполной зубной кости. Предчелюстная кость очень низкая, передний край наклонен назад, что отличает ее от других мегалозаврид.

По всей видимости, род *Megalosaurus* представляет собой наиболее генерализованную форму семейства. Однако если число 12 для верхнечелюстных зубов указано правильно, то мегалозавр может оказаться специализированной формой, мало подходящей на роль предка для более «зубастых» аллозаврид и тираннозаврид.

Батский *Pliosuchus incognitus* Galton [32] установлен по изолированной подвздошной кости, характеризующейся сильно развитым центральным вертикальным гребнем на ее боковой стороне. Несколько похожий гребень найден у *Stokesosaurus clevelandi* Romer [40] и очень слабенький отмечен у *M. bucklandi*. Вероятно, илиозух близок к обеим формам, но в разной степени.

Другие европейские мегалозавриды характеризуются необычным увеличением высоты невральных отростков позвонков. Верхнеюрский *Metriacanthosaurus parkeri* Huene [30] самый древний среди них. Длина его невральных отростков превышает высоту тел в 3 раза, тогда как у дру-

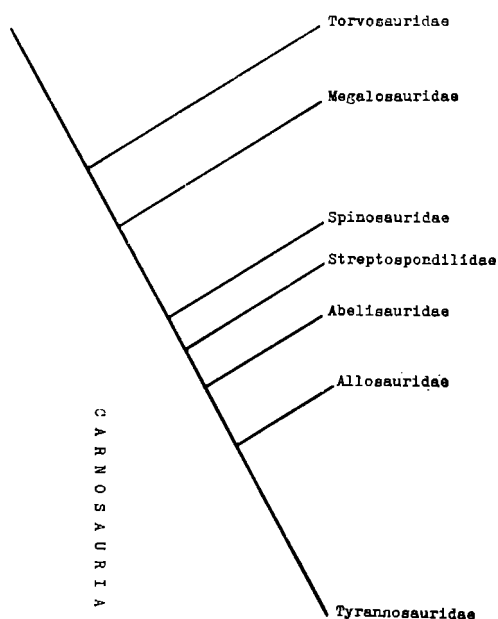


Рис. 1. Кладограмма филогенетических отношений семейств карнозавров

гих родов всех семейств, за исключением синспозаврид, соответствующий показатель едва приближается к 2. По этому признаку метриакантозавр близок к более молодому *Altispinax* или аллозавриду *Arcosanthosaurus*, хотя других черт, их объединяющих, нет.

Лучше известны мегалозавриды Китая. Среднеюрский *Gasosaurus constructus* Dong, Tang установлен по значительной части скелета [22]. Плечевые кости сильно расширены в проксимальной части, а подвздошные резко укорочены в переднезаднем направлении, что в какой-то степени напоминает прозавроподобные отношения. Уникальная форма проксимальной части бедренных костей: головка вынесена медиально дальше, чем у прочих карнозавров, и отделена от высокого малого трохантера низким большим.

Еще более полный скелет *Yangchuanosaurus shangyuensis* Dong, Zhou, Zhang найден в верхнеюрских отложениях провинции Сычуань [23]. Оттуда же определены остатки другого вида — *Y. magnus* Dong, Zhou, Zhang. Эти виды обнаруживают своеобразную комбинацию признаков, часть из которых присуща цератозавридам (посовой гребень, падвертлужный гребень, узкие лобковые кости), а часть свидетельствует в пользу большей близости к аллозавридам, хотя признаков, указывающих на прямое родство, нет. *Y. shangyuensis* — самый древний карнозавр с сохранившимся черепом — обнаруживает плезиоморфно высокие, но почти вертикальные квадратные кости, двойной ругозистый гребень на носовых костях. Верхние височные впадины сливаются над теменными костями, что проявляется в аллозавровой линии непосредственно перед появлением тираннозаврид.

В среднеюрских отложениях вместе с газозавром обнаружены остатки своеобразного *Xuanhonosaurus qilixian* Dong [21], который еще сохраняет *metacarpale* IV в то же время демонстрируя сжатие тел спинных позвонков аллозаврового типа.

Трудности выявления родственных отношений среди мегалозаврид, связанные прежде всего с сохранностью материала, на сегодняшний день остаются. Остатки мегалозаврид из нижне- и среднеюрских отложений отличаются наибольшей фрагментарностью (илиозух, саркозавр), и выделить среди них предковую форму не представляется возможным. Большинство родов происходят из верхней юры и потому не могут считаться предковыми для аллозаврид.

ТОРВОЗАВРИДЫ

Своеобразное строение торвозаврид, о котором уже говорилось, указывает либо на их очень раннее ответвление от основного ствола карнозавров, либо на весьма узкую специализацию. *Torvosaurus tanneri* из верхней юры США [25] характеризуется набором плезиоморфных признаков, неизвестных у других форм, независимо от возраста. Элементы конечностей очень массивные, первая фаланга первого пальца кисти, обычно длинная у карнозавров, резко укорочена. По этим признакам торвозавр сходен с *Poekilopleuron* и *Erectopus* [30, 31], хотя у него они ярче выражены. Но самая удивительная особенность — сочетание доихонических подвздошных костей с брахилическими лобковыми и седалищными. У торвозавра присутствуют и апоморфные признаки, хотя по ним его трудно сравнить с упомянутыми формами из-за отсутствия подходящего материала. Число зубов у торвозавра редуцировано до 3 в предчелюстных костях и 10 в верхнечелюстных и зубных. Верхнечелюстная кость высокая, а зубная не имеет меккелевой борозды [36].

Poekilopleuron bucklandi Eudes-Deslongchamps из батских отложений Франции [30] описан по неполной передней конечности, ребрам, частям задней конечности и хвоста (тип утеран). Хвостовые позвонки обнаруживают самое раннее появление среди карнозавров вытянутых презигапофизов, более характерных для меловых форм. Передние конечности почти такие же короткие и мощные, как у торвозавра. Астрагал — умеренно высокий, узкий восходящий отросток с небольшой ступенькой на заднем крае, с низким телом. Судя по перечисленным признакам, пойки-

лоплеврон не имеет родственных отношений с мегалозавридами, как предполагалось [31], а должен быть включен в состав торвозаврид, причем ближе стоит, вероятно, к эректопусу.

Род *Erectopus* был установлен [31] на материале, первоначально описанном как *Megalosaurus superbus* Sauvage [46]. Основой для этого послужили зубы, хотя был известен и посткраниальный материал, по которому и установлен вид *E. Sauvagei* Huene. Для него предполагалась пятипалость кисти, вызывающая определенные сомнения из-за разрозненности костей. Первая фаланга первого пальца кисти короткая и массивная. Латеральный мыщелок бедренной кости не больше медиального. Ее проксимальный конец отличен от такового любых других известных карнозавров: шейка отклонена назад таким образом, что головка расположена как бы позади ствола кости. Четвертый трохантер смещен сильно проксимально. Хвостовые позвонки удлиненные.

Своеобразная морфология торвозаврид указывает на то, что они могут вполне оказаться продвинутым дериватом прозавропод, хотя удлиненные метатарзальные кости и вытянутые презигапофизы противоречат этому. Во всяком случае, строение передних конечностей и таза заставляет рассматривать их среди карнозавров как специализированную ветвь. Недостаток материала, в первую очередь черепного, не позволяет говорить более определенно о происхождении торвозаврид.

СПИНОЗАВРИДЫ

В сеноманских отложениях Египта встречаются, вероятно, самые крупные формы карнозавров с удлиненной рыльней частью черепа. *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer представлен фрагментарным материалом [48]. Удлиненные спинные позвонки несут необычно высокие невральные отростки, расширяющиеся сразу над дугой, затем сужающиеся и снова расширяющиеся дистально. Вероятно, все спинные позвонки опистоцельные. Нижняя челюсть низкая, с характерно вытянутым симфизным концом. Пластинчатая кость несет отверстие, как у тираннозаврид. Раннемеловой *Altispinax* [17], хотя и установлен лишь по трем сочлененным задним спинным позвонкам, представляет несомненно особую форму. Длина невральных отростков более чем в 4 раза превосходит высоту тел. Иногда эти позвонки относят к родам *Metricanthosaurus* или *Spinosaurus*, но, видимо, не совсем правильно, так как невральные отростки алтиспинакса сжаты сразу над невральной дугой, а не расширены, как у упомянутых родов.

Судить о родственных связях спиннозаврид довольно трудно, так как их признаки «тянут» к разным группам. Опистоцельность спинных позвонков предполагает родство со стрептоспондилидами, отверстие на пластинчатой кости — с тираннозавридами, а удлиненность невральных отростков — с некоторыми мегалозавридами. Наиболее вероятна их близость к мегалозавридно-тираннозавридной линии, хотя подобное смешение признаков, форма невральных отростков и симфизного конца нижней челюсти явно характеризуют семейство узко специализированное, освоившее иную адаптивную зону, чьи корни следует искать в начале исторического развития карнозавров.

В нижнем мелу (апт) Нигера обнаружены фрагменты нижней челюсти карнозавра со «спинозавровой» формой симфизного конца, указывающей на принадлежность данного вида к спиннозавридам [14].

АБЕЛИЗАВРИДЫ

Это своеобразное семейство из меловых отложений Аргентины, на наш взгляд, является сборным. Маастрихтский *Abelisaurus comahuensis* Bonaparte, Novas [11], хотя, по мнению авторов вида, и отличается от тираннозаврид, все же сходен с ними по количеству зубов в предчелюстных и челюстных костях, формой последних, горизонтальностью паракципитальных отростков, формой заглазничных и других костей. Во всяком

случае, близость абелизавра к родам аллозавридно-тираннозавридной линии весьма вероятна. Более ранние *Carnotaurus* и *Xenotarsosaurus* [9] стоят обособленно. Они отличаются не только общей формой черепа и посткраниального скелета, но и деталями строения (высокие и узкие челюстные кости, предглазничные «рога», резкий раздел орбит, высокие квадратные кости, маленький восходящий отросток астрагала и др.). Вполне возможно, что линия, ведущая к этим двум родам, отошла от мегалозаврид довольно давно.

СТРЕПТОСПОНДИЛИДЫ

Среди европейских форм они выделяются очень низким и длинным черепом с длинными лобными костями и смещенными вперед предлобными, длинными телами спинных позвонков, обладающих высокой степенью опистоцельности относительно мегалозаврид и аллозаврид, более широким развитием плевроцелей. Апоморфные состояния признаков шейных и спинных позвонков вместе с общим плезиоморфным состоянием признаков остального скелета (широкие лобковые кости, причем совсем без «башмака», низкий восходящий отросток астрагала, расположенные на одном уровне головка бедра и большой трохантер) предполагают, что стрептоспондилиды не могут относиться к аллозавридно-тираннозавридной линии.

Наиболее полным материалом характеризуются верхнеюрский *Eustreptospondylus oxoniensis* Walker [50], вместе со *Streptospondylus altdorfensis* Walker, а также *S. cuvieri* Owen и *S. major* Walker, образующий группу карнозавров с отчетливо опистоцельными пресакральными позвонками с плевроцелями.

Piveteausaurus divesensis Taquet, Welles установлен по мозговой коробке из келловей Франции [44], которая отличается от аллозавровой [51]. В ней заметно сходство с нейрокранием эустрептоспондилуса, предполагающее принадлежность пивтозавра к стрептоспондилидам, что нуждается, однако, в подтверждении.

АЛЛОЗАВРИДЫ

Второе по численности семейство состоит из форм, едва ли связанных между собой непосредственными родственными отношениями. Самая древняя форма (и, вероятно, предковая) — *Piatnitzkisaurus floresi* Bonaparte из нижнего келловей Аргентины [10]. Отличается от прочих более крупных аллозаврид следующими плезиоморфиями: короткий илиум, очень маленький «башмак» лобковых костей, почти не отличающийся от симфиза седалищных, длинные плечевые кости. На более поздних карнозавров похож распространением верхних височных впадин на лобные кости, редуцированными невральными отростками, присутствием плевроцелей в шейных и передних спинных позвонках, узостью и удлинненностью лопатки, головкой бедра, превышающей большой трохантер, отчетливым малым трохантером. Перечисленные особенности сохраняются или получают все большее развитие у аллозаврид и тираннозаврид.

Более продвинутой формой является *Szechuanosaurus campi* Dong, Zhou, Zhang [23] из верхней юры Китая. По некоторым чертам близок к аллозавру: опистоцельные шейные позвонки, укороченные тела спинных, развитый постероventральный отросток кораконда, выступающий вперед малый трохантер, широкий и высокий восходящий отросток. Более примитивное строение таза выражено в меньшем развитии лобкового «башмака». Элементы конечностей более длинные и тонкие, нежели у других аллозаврид.

Помимо перечисленных, другие признаки, которые лишь намечаются у предыдущих родов, развиваются у *Allosaurus fragilis* Marsh из верхней юры США [40, 41]: крупные максиллярные синусы, редуцированный седалищный отросток подвздошной кости, крупный «башмак» на лобковых костях, прямоугольный обтураторный отросток. В целом аллозавр в

наиболее концентрированном виде обладает признаками семейства, многие из которых связывают его с тираннозавридами. К ним относятся укороченные вертикально квадратные кости, форма контакта между теменными и верхней затылочной, развитие падулового отверстия, невысокие пералые отростки, развитие шевронов на задних хвостовых позвонках, редукция седалищного отростка илиума, мощный «балмак» лобковых костей и т. д. Тем не менее такие признаки, как пять предчелюстных зубов и наклон вниз парокципитальных отростков, предполагают, что аллозавр мог и не стоять в основании тираннозавридного ствола. Однако это и недостаточное основание для исключения возможности прямых родственных отношений между аллозавридами и тираннозавридами [15]. Согласно упомянутой точке зрения, данные семейства — параллельные линии, поскольку у аллозаврид зачаточный мышцелок голеностопного сустава расположен на пяточной кости, а у тираннозаврид — на астрагале [15]. По нашему мнению, появление подобного взгляда связано с неправильной гомологизацией соответствующих бугорков и впадин на предплюсневых костях. Нами не обнаружено принципиальных различий в строении голеностопного сустава у *Allosaurus* и *Tarbosaurus*. На пяточной кости тарбозавра развит почти такой же выступ, как у аллозавра, только несколько иной формы и меньше. Видимо, он еще больше сглажен у тираннозавра, с которым С. Чатерджи [15] проводил сравнение. Тарбозавр и тираннозавр — формы, настолько близкие во всех отношениях, что существование разницы в строении голеностопного сустава выглядит невероятным. Поэтому родственные связи аллозаврид и тираннозаврид не вызывают почти никаких сомнений.

Marshosaurus bicentesimus Madsen из верхней юры США [40], установленный по костям таза, несмотря на свои маленькие размеры, по форме седалищных костей и проксимальной части лобковых стоит ближе к аллозавру, чем к пятипалозавру или сычуанозавру.

Характерные сильно сжатые тела спинных позвонков, как у аллозавра, обнаружены среди материала из верхнемеловой формации Ламета, Индия. Их отнесли к двум видам — *Ornithomimoides barasimlensis* Huene и *O. mobilis* Huene [32]. Оттуда же определен энистрофей *Compsosuchus solus* Huene [32], демонстрирующий черты аллозавра, которые отсутствуют у других таксонов: цилиндрический интерцентр, сильно сжатый плевроцентр и поперечно расширенный зубовидный отросток. Эти признаки являются более убедительным доказательством сходства с аллозавром, нежели подобие спинных позвонков, хотя отсутствие сравнимых материалов композуха и орнитомимонда допускает возможность того, что в позднем мелу Индии были не три, а один вид аллозаврид.

Промежуточное положение между аллозавридами и тираннозавридами занимает *Acrocanthosaurus atokensis* Stovall, Langston из альба Оклахомы [47]. В дополнение к набору аллозавридных черт он обладает, как и тираннозавриды, скуловым отверстием, широким посторбитальным краем, развитыми плевроцелями задних спинных позвонков.

Родственные связи между названными семействами иллюстрируют и карнозавры из сепомана Египта — *Bachariasaurus ingens* Stromer [49] и *Carcharodontosaurus saharicus* Deperet, Savornin [19], для которых предполагалась близость к тираннозавридам [38]. С последними египетских аллозаврид объединяют следующие признаки: верхние височные впадины сливаются над теменными костями, амфицельные передние спинные позвонки, центральное положение невральных отростков в хвостовых позвонках, резкое расширение акромиальной части лопатки, треугольная форма обтураторного отростка. Есть признаки, объединяющие египетские формы и с аллозавридами, но не с остальными карнозаврами. Широкие и не загнутые зубы, как у сычуанозавра, предполагают, что египетские формы проникли сюда из Лавразии на эволюционной стадии между акрокантозавром и тираннозавридами.

Зуб *Diplotodon horrificus* Leidy [39] из верхнего мела Нью-Джерси подобен зубам кархародонтозавра и может представлять позднего потомка аллозаврид.

Сходен с тираннозавридами *Shanshanosaurus huoyanshanensis* Dong из верхнего мела Китая [20]. На это указывают его крупная спленниальная апертюра, короткая и высокая предчелюстная кость, плевроцели в задних слипших позвонках, предчелюстные зубы в форме резцов, развитый «башмак» лобковых костей.

К аллозавридам и тираннозавридам весьма близок *Itemirus medullaris* Kurzanov из турона Казахстана [2], судя по строению дорсальной части его мозговой коробки и резкому наклону вперед базиптеригоидных отростков.

Помещение *Chilantaisaurus maortuensis* Hu [29] (из сеномана Китая) среди мегалозаврид вызывает определенные сомнения. Видимо, он все же относится к аллозавридам, с которыми сходен в наклоне парокципитальных отростков, укороченности атланта, медиальном смещении фибулярного мыщелка. Короткие квадратные кости, заднее выклинивание проксимальной части третьей плюсневой кости подтверждают положение чилантайзавра в этом семействе.

ТИРАННОЗАВРИДЫ

Это семейство является более или менее единой верхнемеловой группой. *Albertosaurus*, *Daspletosaurus*, *Tarbosaurus* и *Tyrannosaurus* — весьма близкие роды. Особняком стоят азиатские формы — *Alectrosaurus olseni* Gilmore [27] и *Alioramus remotus* Kurzanov [4] — более грацильные, с удлиненным черепом, пропорционально удлиненными элементами задних конечностей, большим количеством зубов. В то же время алектрозавр и алиорамус обнаруживают четкие диагностические свойства тираннозаврид: сливающиеся верхние височные впадины и проксимально выклинивающаяся третья плюсневая кость.

Эволюция карнозавров от пятипикизавра к тираннозавридам выразилась в увеличении размеров тела и черепа, более мощном развитии предвертлужной части подвздошных костей, преобразовании дистального симфиза лобковых костей в «башмак», а седалищных — в тонкие палочкообразные структуры, проксимальном выклинивании третьих плюсневых костей. В черепе увеличиваются размеры аддукторных ям, расширяются верхневисочные впадины до их слияния над теменными костями, развиваются максиллярные и окципитальные синусы, укорачиваются квадратные кости и редуцируется число зубов. Две структуры не вписываются в эту схему постепенных преобразований, либо оставаясь плезиоморфными, либо вследствие обращения эволюционного процесса. Во-первых, это парокципитальные отростки, не наклоненные вниз, как у аллозаврид, а горизонтально ориентированные. Во-вторых, амфицелльные или амфилатицелльные шейные и передние спинные позвонки, в отличие от опистоцелльных позвонков аллозаврид.

Среди тираннозаврид алектрозавр является, пожалуй, самой генерализованной формой и мог бы считаться предком по крайней мере для азиатских же алиорамуса и тарбозавра, хотя первый и сохраняет некоторые плезиоморфные черты — удлиненный низкий череп, увеличенное количество зубов. Однако тарбозавр чрезвычайно близок к североамериканскому тираннозавру и иногда даже в качестве особого вида включался в состав этого рода [3]. Тираннозавр вместе с американскими же *дасплетозавром* и *альбертозавром* образует ряд весьма близких по возрасту и по морфологии родов, которые, вероятно, происходят от общего предка, на роль которого подходит альбертозавр. Значительное сходство американских и монгольских форм конца позднего мела приводит к предположению о наличии у них общего предка и возможности расселения тираннозаврид из Азии в Северную Америку или наоборот. Но все же едва ли алектрозавр был предковой формой, обладающей некоторыми продвинутыми признаками в строении конечностей. Вероятно, на эту роль должны претендовать более ранние формы.

1. Курзанов С. М. Новый позднемеловой карнозавр из Ногом-Цава, Монголия // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976. С. 93–105 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 3).
2. Курзанов С. М. Строение мозговой коробки карнозавра *Itemirus* gen. nov. и некоторые вопросы краниальной анатомии динозавров // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 127–137.
3. Малеев Е. А. Гигантские хищные динозавры Монголии // Докл. АН СССР. 1955. Т. 104. № 4. С. 634–637.
4. Рождественский А. К. Надотряд Dinosauria. Динозавры // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 523–529.
5. Benton M. J. Consensus on archosaurs // Nature. 1985. V. 312. № 5995. P. 599.
6. Bonaparte J. F. Comments on early saurischians // Zool. J. Linn. Soc. 1969. V. 48. P. 471–480.
7. Bonaparte J. F. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer y su significado en el origen de los Saurischia // Acta geol. Lilloana. 1975. V. 13. № 1. P. 5–90.
8. Bonaparte J. F. Locomotion in rauisuchid thecodonts // J. Vertebr. Paleontol. 1984. V. 3. P. 210–218.
9. Bonaparte J. F. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia // Contrib. Sci. Los Angeles Natur. History Museum. 1985. № 372. P. 149–151.
10. Bonaparte J. F. Les dinosaures (carnosaures, Allosaurides, sauropodes, Cetiosaurides) du Jurassique moyen de Cerro Condor (Chubut, Argentine) // Ann. paleontol. (Vert. Invert.). 1986. V. 72. № 3. P. 247–289.
11. Bonaparte J. F., Novas F. E. *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp., Carnosauria del Cretacico Tardio de Patagonia // Ameghiniana. 1986. V. 21. № 2. P. 259–265.
12. Charig A. J. The evolution of archosaur pelvis and hind-limb // Studies in vertebrate evolution. Edinburgh: Oliver and Boyd. 1972. P. 121–155.
13. Charig A. J., Attridge J., Crompton A. W. On the origin of the Sauropods and the classification of the Saurischia // Proc. Linn. Soc. London. 1965. V. 176. Pt. 2. P. 197–221.
14. Charig A. J., Milner A. C. *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur // Nature. 1986. V. 324. P. 359–361.
15. Chatterjee S. *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1985. V. 309. P. 395–460.
16. Colbert E. H. Relationships of the saurischian dinosaurs // Amer. Museum Novit. 1964. № 2181. P. 1–24.
17. Dames W. Vorlage eines Zahnes von *Megalosaurus* aus dem Wealden des Deisters «*Megalosaurus Dunkeri*» // Sitzungsab. Ges. Naturforsch. Freunde. B., 1884. B. 11. S. 186–188.
18. Cruickshank A. R. The ankle joint in some early dinosaurs // S. Afric. J. Sci. 1979. № 75. P. 168–178.
19. Depéret C., Saviornin J. La faune de reptiles et de poissons albiens de Timimoun (Sahara algérien) // Bull. Soc. géol. France. 1927. V. 27. P. 257–265.
20. Dong Z. On the dinosaurian remains from Turpan, Xinjiang // Vertebr. Palasiatica. 1977. № 15. P. 59–66.
21. Dong Z. A new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Sichuan Basin // Vertebr. Palasiatica. 1984. № 22. P. 213–218.
22. Dong Z., Tang Z. A new mid-Jurassic theropod (*Gasosaurus constructus* gen. et sp. nov.) from Dashanpu, Zigong, Sichuan Province, China // Vertebr. Palasiatica. 1985. № 23. P. 79–83.
23. Dong Z., Zhou S., Zhang Y. The dinosaurian remains from Sichuan Basin, China // Paleontol. sinica. 1983. V. 162. P. 1–145.
24. Galton P. M. Cranial anatomy of prosauropod dinosaur *Sellosaurus gracilis* from the Middle Stubensandstein, West Germany // Stuttg. Beitr. Naturkunde. 1985. Ser. B. № 118. S. 1–39.
25. Galton P. M., Jensen J. A. A new large theropod dinosaur from the Upper Jurassic of Colorado // Brigham Young Univ. Geol. Stud. 1979. V. 26. № 2. P. 1–12.
26. Gauthier J. Saurischian monophyly and the origin of birds // Mem. Calif. Acad. Sci. 1986. № 8. P. 1–55.
27. Gilmore C. W. On the dinosaurian fauna of the Iren Dabasu Formation // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1933. V. 67. Art. 2. P. 23–76.
28. Hecht M., Tarsitano S. *Archaeopteryx* and its palaeoecology // Acta palaeontol. polon. 1983. V. 28. № 1–2. P. 133–136.
29. Hu S.-Y. Carnosaurian remains from Alashan, Inner Mongolia // Vertebr. Palasiatica. 1984. V. 8. № 2. P. 42–63.
30. Huene F. R. von. Carnivorous Saurischia in Europe since the Triassic // Bull. Geol. Soc. America. 1923. V. 34. P. 449–458.
31. Huene F. R. von. On several known and unknown reptiles of the order Saurischia from England and France // Ann. Mag. Natur. History. 1926. Ser. 9. V. 5. № 101. P. 473–489.
32. Huene F. R. von. Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte // Monogr. Geol. Palaeontol. 1932. V. 4. P. 1–361.

33. *Huene F. R. von.* Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena: Fischer, 1956. 716 S.
34. *Huene F. R. von., Matley C. A.* The Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the Central Provinces of India//Palaeontol. Indica. 1933. V. 21. P. 1-74.
35. *Huxley T. H.* On the Upper jaw of Megalosaurus//Quart. J. Geol. Soc. London. 1869. V. 25. P. 311-314.
36. *Jensen J. A.* Uncompaghere dinosaur fauna: a preliminary report//Great Basin Naturalist. 1985. V. 45. P. 710-720.
37. *Krebs B.* Bau und Function des tarsus eines pseudosuchiers aus der Trias des Monte San Giorgio//Paläontol. Z. 1974. V. 37. S. 88-95.
38. *Lapparent A. F. de.* Les dinosauriens du «Continental intercalaire» du Sahara central//Mem. Soc. geol. France. 1960. V. 39. № 88A. P. 1-57.
39. *Leidy J.* Cretaceous reptiles of the United States//Smithson. Contrib. Knowl. Philadelphia. 1865. V. 14. Art. 6. P. 1-165.
40. *Madsen J. H.* Allosaurus fragilis: a revised osteology//Bull. Utah Dept. Natur. Resources. 1976. № 109. P. 1-163.
41. *Molnar R. E.* A new theropod dinosaur from the Upper Cretaceous of central Montana//J. Paleontol. 1978. V. 52. № 1. P. 73-82.
42. *Parrish J. M.* Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia//Huneria. 1986. V. 1. № 2. P. 3-35.
43. *Paul G. S.* The archosaurs: the phylogenetic study//Third Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, 1984. Short papers/Ed. Reif W. Westphal. Tübingen: Attempto, 1984. P. 175-180.
44. *Piveteau J.* L'arriere-crane d'un dinosaurien carnivore de l'Oxfordien de Dives//Ann. paléontol. 1923. V. 12. P. 1-11.
45. *Romer A. S.* Vertebrate palaeontology. Chicago: Univ. Press, 1966. P. 136-164.
46. *Sauvage E.* Sur les reptiles trouves dans le Gault de l'est de la France//C. r. Acad. sci. 1882. V. 94. P. 1265.
47. *Stovall W. J., Langston W. Jr.* Acrocanthosaurus atokensis, a new genus and species of Lower Cretaceous Theropoda from Oklahoma//Amer. Midland Naturalist. 1950. N 43. P. 696-728.
48. *Stromer E.* Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). Das Original des Theropoden Spinosaurus aegyptiacus nov. gen., nov. spec.//Abh. Koenigl. Bayer Akad. Wiss. Math.-phys. Kl. 1915. B. 28. Art. 3. S. 1-32.
49. *Stromer E.* Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). Dinosauria//Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturw. 1934. B. 22. S. 1-79.
50. *Swinton W. E.* Megalosaurus, the Oxford dinosaur//Adv. Sci. 1955. V. 12. N 45. P. 130-134.
51. *Taquet P., Welles S. P.* Redescription du crane de dinosaure theropode de Dives (Normandie)//Ann. paléontol. (Vertebr.). 1977. V. 63. Fasc. 2. P. 191-206.
52. *Thulborn R. A.* The ankle joints of archosaurs//Alcheringa. 1980. N 4. P. 241-261.
53. *Thulborn R. A.* The avian relationships of Archaeopteryx and the origin of birds//Zool. J. Linn. Soc. 1984. V. 82. № 1-2. P. 119-159.
54. *Waldman M.* Megalosaurids from the Bajocian (Middle Jurassic) of Dorset//Palaeontol. 1974. V. 17. P. 325-339.
55. *Walker A. D.* Triassic reptiles from the Elgin area: Ornithosuchus and the origin of Carnosaurs//Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1964. № 744. P. 53-134.
56. *Walker A. D.* Evolution of the pelvis in birds and dinosaurs//Problems in Vertebrate Evolution. L.: Acad. Press, 1977. P. 319-357.
57. *Welles S. P., Long R. A.* The tarsus of theropod dinosaurs//Ann. S. Afric. Museum. 1974. V. 64. P. 191-218.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
15.VI.1988

УДК 564.81:551.733(574.3)

© 1989 г.

ТЕНЯКОВА Р. Г.

НОВЫЕ ВИДЫ БЕЗЗАМКОВЫХ БРАХИОПОД ИЗ СРЕДНЕГО ОРДОВИКА ЦЕНТРАЛЬНОГО КАЗАХСТАНА

Из нижнего лланвириа Казахстана описаны четыре новых вида рода *Elkania*, приведены новые данные по морфологии раковины.

Многочисленные беззамковые брахиоподы семейства *Elkaniidae* обнаружены в кремнистых и кремнисто-известковых аргиллитах и алевролитах кушекинской свиты копалинского горизонта Сарысу-Тепизского водораздела (Целинградская обл.). Элканииды встречаются в ассоциации с ракообразными и граптолитами, отвечающими зоне *Didymograptus bifidus* нижнего лланвириа среднего ордовика.

Кушекинская свита мощностью в 1000—1250 м входит в состав преимущественно кремнисто-терригенных образований нижнего (арениг) — среднего (нижний лланвири) ордовика, распространенных главным образом в северной и южной частях Сарысу-Тепизского водораздела. В строении свиты принимают участие кварцевые песчаники, чередующиеся с пачками яшм и кремнистых, кремнисто-известковых аргиллитов и алевролитов различной окраски, в верхах свиты — с прослоями туфов и туф-фитов.

Кушекинская свита расчленяется на три подсвиты, охарактеризованные граптолитами и беззамковыми брахиоподами: нижнюю — кремнисто-терригенную (нижний арениг), среднюю — кремнистую (верхний арениг — нижний лланвири) и верхнюю — туфогенно-осадочную (нижний лланвири). Нижнелланвирийские отложения, содержащие фаунистически охарактеризованные пласты алевролитов и аргиллитов (верхи средней и верхняя подсвиты), обнажаются в районе гряды Кушеке северной части Сарысу-Тепизского водораздела: в 200 м севернее и в 1 км юго-восточнее горы Беспоки, в 3 км восточнее горы Тасшоки. Все элканииды собраны из этих обнажений. Среди них оказалось возможным установить несколько новых видов.

Естественные ядра сохранили отпечатки тончайших морфологических структур, в частности васкулярную систему.

Род *Elkania* в пределах Казахстана имеет узкое стратиграфическое распространение (нижний лланвири), поэтому находки его представителей чрезвычайно важны для целей стратиграфии ордовика Казахстана. Четыре новых вида этого рода описываются ниже. В отечественной палеонтологической литературе элканииды описываются впервые.

Оригиналы хранятся в Производственно-коллекционном фонде Центрально-Казахстанского производственного геологического объединения (ПКФ ЦКПГО), колл. № 5.

ОТ Р Я Д LINGULIDA

НАДСЕМЕЙСТВО LINGULACEA MENKE, 1828

СЕМЕЙСТВО ELKANIIDAE WALCOTT ET SCHUCHERT, 1908

Род *Elkania* Ford, 1886

Elkania: Ulrich and Cooper, 1938, с. 58 (синонимика); Rowell, 1965, с. H270; Горянский, 1960, с. 175.

Типовой вид — *Obolella desiderata* Billings, 1862, нижний ордовик Канады.

Диагноз. Раковина мелкая, с пизкой развитой платформой. Обе створки имеют низкую ложную арею. Макушка маргинальная. На лож-

ной арее в брюшной створке имеется пожной желобок треугольной формы. Внутри брюшной створки два парных отпечатка мускулов (передние и внешние косые), два непарных (задний и передний замыкатели); внутри спинной створки три пары крупных отпечатков мускулов (задние, передние и внешние косые), два непарных (передний и задний замыкатели). Возможно, отпечаток переднего замыкателя парный. В обеих створках имеется срединное углубление, в спинной оно разделено срединным ребром или бороздой. Все три морфологические структуры у разных видов различно орнаментированы.

Васкулярная система состоит из трех пар главных каналов: *vascula lateralia* в брюшной створке, *vascula lateralia* и *vascula media* в спинной створке. *V. lateralia* в спинной створке занимает то же положение, что и в брюшной. *V. lateralia* имеет две пары внутренних периферических ветвей в брюшной створке и одну пару в спинной. Тип ветвления васкулярных сосудов бакулатный.

Видовой состав. 11 видов: *E. ambigua* (Walcott) [3, 5, 10], средний ордовик, ярус Чези, горизонт Уайтрок, погонипские слои (известняки), Северная Америка, штат Невада; средний ордовик, лланвирнский ярус, копалинский горизонт, Центральный Казахстан, Сарысу-Тенизский водораздел, районы Майкаина, Пришимья. *E. alaskensis* (Billings) [2, 7, 8], нижний ордовик, Аляска. *E. desiderata* (Billings) [2, 8, 10], нижний — средний ордовик, верхи верхнего канадия и горизонт Уайтрок, сланцы Левис, Канада, провинция Квебек; средний ордовик, лланвирнский ярус, копалинский горизонт, Центральный Казахстан, Сарысу-Тенизский водораздел, районы Майкаина и Пришимья. *E. ida* (Billings) [2, 4, 8, 10]; нижний ордовик, известняк № 1, Канада, провинция Квебек. (?) *E. bellula* Walcott [9], известняки нижнего ордовика, Северная Америка, штат Невада. *E. pretiosa* Ford, [2, 3], нижний — средний ордовик, Канада, провинция Квебек. *E. gamburgensis* Walcott [8], средний ордовик, Северная Америка, штат Невада. *E. putilla* sp. nov., *E. ovata* sp. nov., *E. gara* sp. nov., *E. drushitsi* sp. nov., средний ордовик, лланвирнский ярус, копалинский горизонт, Сарысу-Тенизский водораздел, Центральный Казахстан.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Monobolina* Salter, 1866 [6, 11] отличается отсутствием радиальной скульптуры, гораздо меньшей толщиной раковины, более длинной платформой, большим числом мускульных отпечатков и иным строением срединного углубления (род пока слабо изучен); от *Broeggeria* Walcott, 1902 — более развитой мускульной платформой в обеих створках, присутствием срединного углубления, наличием внутренних периферических ветвей у *v. lateralia*.

Замечания. В 1886 г. С. В. Форд установил род *Billingsia* по ранее описанному Биллингсом виду *Obolella desiderata* [3]. В этом же году Форд [4] заменил название рода на *Elkania*, так как старое — *Billingsia* было раньше использовано для кораллов. Он предположил, что виды *Obolella ambigua* Walcott и *O. ida* Billings после изучения внутреннего строения могут быть включены в состав рода *Elkania*. Род *Elkania* резко отличается от *Obolella* по величине, толщине раковины, количеству и расположению мускульных отпечатков. Форд привел описание и дал схематический рисунок брюшной створки типового вида. По его данным, «раковина известковая, брюшная створка имеет ложную ареею с желобком для прохода пожки в центре, шесть пар мускульных отпечатков; от первых окончаний мускульных отпечатков отходит пара расходящихся бороздок» [4, с. 325], которые в настоящее время называются парой главных каналов *v. media*, присутствующих только в спинной створке. Пара *v. lateralia* им была принята за длинные узкие боковые отпечатки (кардинальная депрессия). Таким образом, судя по описанию и изображению на рисунке, спинная створка Фордом ошибочно была принята за брюшную. Позднее Холл и Кларк [5] при изучении спинных створок не обнаружили пожного желобка, но отметили, что если эта структура была описана Фордом, то, видимо, она существует, но сохранность материала не позволяет ее увидеть. Они указали, что кардинальная депрессия, описан-

пая Фордом, заслуживает тщательного изучения, так как может провести аналогию с подобными структурами у *Obolus* и *Trimerella* и прольет свет на филогенетические отношения между ними. Холл и Кларк подтвердили предположение Форда о включении *Obolella ambigua* и *O. ida* в состав рода *Elkania*. Позднее Уолкотт [10] описал эти виды и отнес их к роду *Elkania*. Он считал, что *Elkania* по внутреннему строению сходна с *Obolus*, отличительной особенностью *Elkania* является иное строение мускульной платформы и ее приподнятость над дном створки. Помимо основных мускульных отпечатков, имеющих на платформе и описанных Фордом, Холлом и Кларком, Уолкотт указал на присутствие трансмедианного и внешних боковых мускулов, которые расположены с внешней стороны главных васкулярных стволов. Уолкотт ошибочно изобразил васкулярную систему замкнутой, соединяя главные каналы *v. lateralia* с *v. media* сразу же за склонами платформы, почти ограничивая мускульное поле.

***Elkania drushitsi* Tenjakova, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 6–8 (см. вклейку)

Название вида — в память проф. МГУ В. В. Друшица.

Голотип — ПКФ ЦКНГО, № 5/46, ядро брюшной створки; Центральный Казахстан, гряда Кушеке, в 200 м севернее горы Бесшоки; средний ордовик, аланвирский ярус, копалинский горизонт.

Описание (рис. 1). Раковина мелкая, равномерно двояковыпуклая, округлого очертания. Поверхность с линиями нарастания и редкими концентрическими морщинами.

Брюшная створка треугольно-округлая, выпуклая. Ложная арка широкая, слегка вогнутая, проарки разделены флексурными бороздками почти на равные части. Высота арки 0,2 мм. Ложной желобок широкий, треугольный, вогнутый. Макушка умеренно развитая, слабозагнутая в сторону спинной створки.

Спинная створка округлого или слабоовального очертания, ее ширина несколько больше длины. Ложная арка намного меньше, чем в брюшной створке. Макушка маленькая, почти прямая.

Внутреннее строение. В брюшной створке низкая платформа треугольно-округлого очертания, в передней части очень широкая, занимает $\frac{1}{2}$ длины створки. Передний и переднебоковые края платформы очень полого опускаются на дно створки, заднебоковые и задний края сливаются с ним. Высота платформы 0,8 мм. В передней части платформы расположен широкий отпечаток переднего замыкателя. В центральной ее части протягивается отчетливое продольное широкое срединное углубление; сзади оно суженное, спереди расширенное. Вдоль углубления прослеживаются три удлиненно-овальных бугорка. След заднего замыкателя большой, треугольно-овальной формы, с вогнутым передним краем, менее вдавленным, чем срединное углубление. Отпечатки передних косых мускулов, расположенные по обе стороны углубления, удлиненно-округлые. Их поверхность и боковые части платформы разделены тремя поперечными бороздками и несколькими радиальными линиями.

С внешней стороны васкулярных каналов видны слабовдавленные отпечатки внешних косых мускулов.

Висцеральную полость с боков огибают парные отпечатки главных васкулярных каналов — *v. lateralia*; ширина их 0,3 мм. От главных каналов мантийной полости отходит пара внутренних периферических ветвей, которые, в свою очередь разветвляясь, протягиваются к середине створки. Ответвления сосудов видны и на склоне платформы; наблюдается асимметрия в их ветвлении. Угол изгиба *v. lateralia* 127° (= васкулярный угол).

Внутри спинной створки низкая и широкая платформа полуовальной формы занимает почти $\frac{2}{3}$ длины створки. Передний ее край сравнитель-

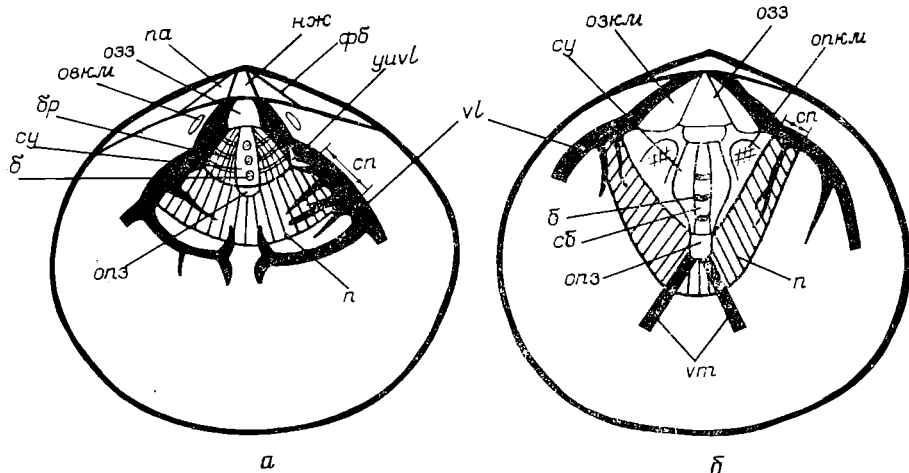


Рис. 1. Внутреннее строение раковины *Elkania drushitsi* sp. nov; а – голотип № 5/46, брюшная створка (×13), б – экз. № 5/46-2, спинная створка (×11,6); Сарысу-Тенизский водораздел, гряда Кушеке, в 200 м севернее горы Бесшоки; ланвирский ярус, копалинский горизонт. Обозначения: б – бугорки, br – бороздки, в – выступы, ла – ложная арка, нжс – ножной желобок, o33 – отпечаток заднего замыкателя, олз – отпечаток переднего замыкателя, o3km – отпечатки задних косых мускулов, o3m – отпечатки передних косых мускулов, n – платформа, па – пропарка, cb – срединная борозда, сп – склон платформы, ср – срединное ребро (валик), cy – срединное углубление, фб – флексурные бороздки, yuvl – угол изгиба *vascula lateralia*, vl – отпечатки главных створов *vascula lateralia*, vm – отпечатки главных створов *vascula media*

но полого опускается на дно створки (менее полого, чем в брюшной), переднебоковые края платформы более приподняты, а задний и заднебоковые края сливаются с дном створки. Высота платформы 0,7 мм.

Отпечаток переднего замыкателя занимает четырехугольную вдавленность в центральной передней, более узкой части платформы. Срединное углубление широкое, ромбического очертания, с округлыми боковыми краями, с более вдавленным задним концом. Углубление разделено резко выраженной продольной бороздой с тремя поперечными полуовальными бугорками. Примакушечную центральную часть занимает крупная вдавленность заднего замыкателя треугольной формы, резко отграниченная от срединного углубления приподнятой поперечной площадкой. Отпечатки задних косых мускулов крупные, треугольно-овальные. Следы передних косых мускулов округлые, слабовдавленные, занимают заднебоковые части платформы.

Отпечатки сосудистой системы представлены двумя парами главных мантийных каналов – парой *v. lateralia*, огибающей с боков висцеральную полость почти без видимого васкулярного угла, и парой *v. media*, расходящейся под углом 55° и обрывающейся за пределами платформы. Каналы *v. lateralia* идут почти параллельно боковым краям створки, ширина их по всей длине 0,1 мм, в мантийной полости они раздваиваются на внутренние и внешние ветви. Ветвление *v. lateralia* наблюдается и на склоне платформы.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Брюшные створки			Экз. №	Спинные створки		
	Д	Ш	Д : Ш		Д	Ш	Д : Ш
Голотип							
5/46	5,5	5,7	1,0	5/46-2	5,7	6,3	1,1
5/46-1	4,9	5,2	1,0	5/50	4,7	5,2	1,1
5/57	5,7	5,8	1,0	5/49	4,8	5,3	1,1
5/57	4,9	5,2	1,0	5/22	4,7	5,3	1,1

Сравнение. Наибольшее сходство обнаруживает с другими новыми видами (см. ниже).

Распространение. Средний ордовик, лланвирский ярус, копалинский горизонт, кушекинская свита; Центральный Казахстан, Сарысу-Тенизский водораздел.

Материал. 11 брюшных и 9 спинных створок в виде ядер и отпечатков хорошей сохранности найдены в обнажениях: в 200 м севернее и в 1 км юго-восточнее горы Бесшоки, гряда Кушеке.

Elkania putilla Tenjakova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1—3

Название вида *putilla* лат. — малютка.

Голотип — ПКФ ЦКПГО, № 5/1, ядро брюшной створки; Центральный Казахстан, гряда Кушеке, в 1 км юго-восточнее горы Бесшоки; средний ордовик, лланвирский ярус, копалинский горизонт.

Описание (рис. 2). Раковина мелкая, слабодвояковыпуклая, треугольно-округлого очертания, с наибольшей выпуклостью в задней ее половине. Поверхность с линиями нарастания и иногда с частыми concentрическими морщинами.

Брюшная створка треугольно-округлая. Ложная арка почти плоская, широкая, высота ее 0,3 мм. Пропареи разделены слабо заметными флексурными бороздками. Ножной желобок треугольный, слегка вогнутый. Макушка развитая, маргинальная. Спинная створка округлая или слегка овальная. Ложная арка и макушка слабо заметные.

В брюшной створке низкая платформа, треугольно-округлая, занимает менее $\frac{1}{3}$ длины створки. Передняя и переднебоковые части платформы полого наклонены ко дну створки, задняя и заднебоковые части плавно сливаются с ее дном. Высота платформы 0,5 мм. Отпечаток переднего замыкателя очень маленький, расположен в передней центральной части платформы. Срединное углубление представляет мелкую продольную вдавленность, разделенную поперечно пятью V-образными очень узкими выступами. Ширина углубления одинакова почти во всей его длине и равна 0,1 мм, длина 0,6 мм. Следы передних косых мускулов, занимающих боковые части платформы, крупные, слабовдавленные, со слабозакругленными передними краями. Поверхность их и боковых частей платформы разделена пятью косыми очень тонкими бороздками. В примакушечной части створки наблюдается глубокая траншеевидная вдавленность — отпечаток заднего замыкателя.

Отпечатки внешних косых мускулов небольшие, четко выраженные, расположены с внешней стороны v. *lateralis*. Висцеральное поле огибает пара отпечатков с прямыми каналами (изгиб отсутствует), у основания платформы наблюдается их ветвление. Ширина главных васкулярных каналов одинакова по всей их длине и равна 0,1 мм.

Внутри спинной створки очень низкая платформа, удлиненно-ромбическая, с тупозакругленным передним краем, занимает более половины длины створки (кроме задней ее части), круто приподнята над дном створки. Отпечаток переднего замыкателя небольшой, слабовдавленный. Заднецентральное положение на платформе занимают широкие, почти округлые парные отпечатки передних косых мускулов. Следы задних косых мускулов удлиненно-округлые, разделены крупным отпечатком заднего замыкателя. Срединное углубление, расположенное в центральной части платформы, четкое, удлиненно-ромбическое, реже овальное, очень широкое, средняя его часть более вдавленная и занимает почти всю ширину платформы. Ширина его варьирует от 0,6 до 0,8 мм, длина — от 1,1 до 1,3 мм. Углубление разделено узким продольным валиком (ребром), на котором видны девять бугорков. Отпечатки главных маптийных каналов обрываются за пределами платформы. Боковые каналы тонкие (ширина их у разных экземпляров варьирует от 0,1 до 0,2 мм), прямые (без изгиба). Срединные каналы (ширина их 0,17 мм) расходятся под углом 58°.

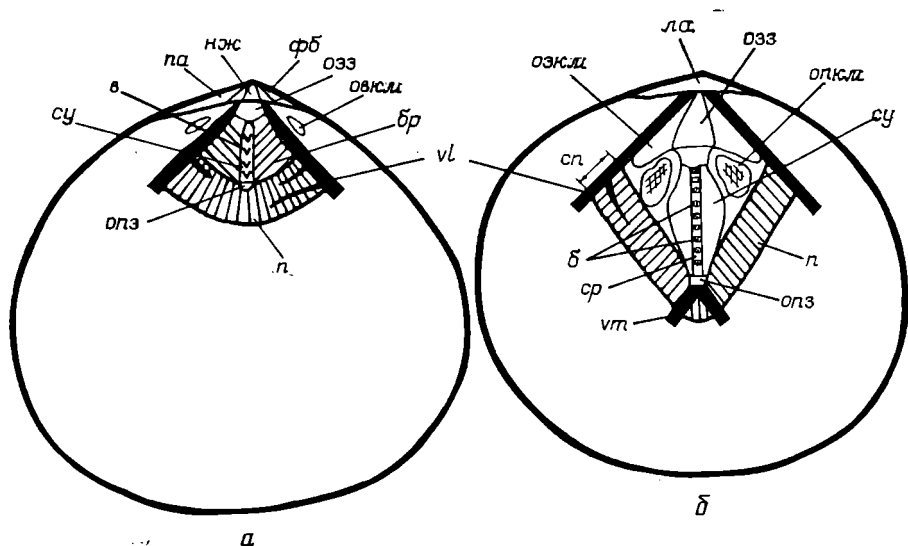


Рис. 2. Внутреннее строение раковины *Elkania putilla* sp. nov.: а — голотип № 5/1, брюшная створка ($\times 16$), б — экз. № 5/8, спинная створка ($\times 15,5$); Сарысу-Тенизский водораздел, гряда Кушеке, в 1 км юго-восточнее и в 200 м севернее горы Беспоки; лланвирнский ярус, копалинский горизонт. Обозначения те же, что на рис. 1

Размеры в мм и отношения:

Брюшные створки				Спинные створки			
Экз. №	Д	Ш	Д : Ш	Экз. №	Д	Ш	Д : Ш
Голотип							
5/1	4.7	5.2	1.1	5/8	5.4	6.2	1.1
5/4	6.0	6.5	1.0	5/3	4.2	4.8	1.14
5/5	4.0	4.8	1.2	5/27	5.4	6.1	1.13
5/6	4.4	5.0	1.1	5/23	5.7	6.0	1.0

Сравнение. Отличается от *E. drushitsi* менее широкой и длинной платформой в обеих створках, меньшей ее высотой, иной орнаментацией срединного углубления и боковых частей платформы в брюшной створке, наличием срединного ребра, а не борозды (у *E. drushitsi* вдоль срединного углубления прослеживаются три овальных бугорка, боковые части платформы разделены тремя поперечными бороздками), меньшими васкулярными углами; от *E. desiderata* (Billings) — ромбическим очертанием и меньшей высотой платформы, наличием срединного ребра (валика), а не борозды; прямыми, без изгиба *v. lateralia*.

Распространение. Средний ордовик, лланвирнский ярус, копалинский горизонт, кушекинская свита; Центральный Казахстан, Сарысу-Тенизский водораздел.

Материал. 84 брюшных и 78 спинных створок в виде ядер, отпечатков и створок найдены в обнажениях: в 200 м севернее и в 1 км юго-восточнее горы Беспоки, в 3 км восточнее горы Таспоки, район гряды Кушеке.

Elkania ovata Tenjakova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 9, 10

Название вида от *ovatus* лат. — овальный.

Голотип — ПКФ ЦКНГО, № 5/29, ядро брюшной створки; Центральный Казахстан, гряда Кушеке, в 200 м севернее горы Беспоки; средний ордовик, лланвирнский ярус, копалинский горизонт.

Описание (рис. 3). Раковина мелкая, овальной формы, равномерно-двойковыпуклая. Поверхность с линиями нарастания и редкими концентрическими морщинами.

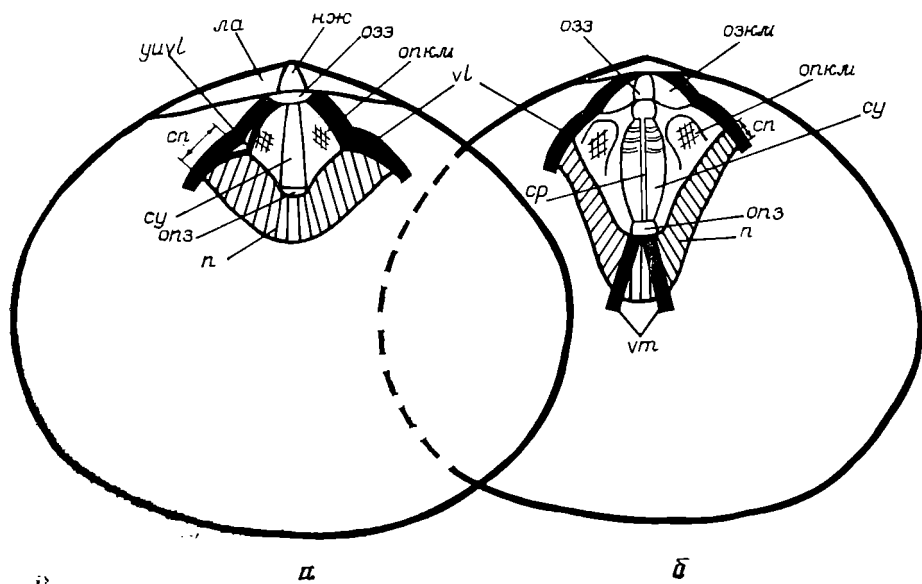


Рис. 3. Внутреннее строение раковины *Elkania ovata* sp. nov.: а — голотип № 5/29, брюшная створка (×15,7), б — экз. № 5/34, спинная створка (×15,7); Сарысу-Тенизский водораздел, гряда Кушеке, в 200 м севернее горы Бешоки; лланвирский ярус, копалинский горизонт. Обозначения те же, что на рис. 1

Брюшная створка овальная, равномерно выпуклая. Ложная арка небольшая и невысокая. Ножной желобок узкий, треугольный. Макушка развитая маргинальная.

Спинная створка овальная, менее выпуклая, чем брюшная. Ложная арка очень маленькая, почти незаметная. У некоторых экземпляров арки хорошо различимы и более высокие, в центре их видна небольшая слабая вдавленность. Возможно, это след прохода ножки. Подобные структуры у других видов не обнаружены. Макушка менее четко выражена, чем в брюшной створке.

В брюшной створке платформа четырехугольно-округлая, низкая, занимает около $\frac{1}{3}$ или половину длины створки. Передняя ее часть округлая, приподнята, полого наклонена ко дну створки, заднебоковые части очень пологие, несколько приподняты. Высота платформы у разных экземпляров варьирует от 0,7 до 0,8 мм. В передней центральной части платформы виден отпечаток переднего замыкателя, довольно четко выступающий вперед. Глубокая и широкая продольная вдавленность среднего углубления (ширина около 0,3—0,4 мм в его передней части) протягивается в центральной части платформы. По обе стороны от нее наблюдаются слабовдавленные парные передние косые мускульные отпечатки. Заднее, центральное положение на платформе занимает поперечно вытянутая вдавленность (отпечаток заднего замыкателя), менее выраженная, чем среднее углубление.

Висцеральную полость с боков огибают четкие широкие парные отпечатки главных боковых мантийных сосудов, которые обрываются за пределами платформы. Угол изгиба *v. lateralia* 132°.

В спинной створке платформа узкая, удлиненная, более низкая, чем в брюшной створке, с зауженной передней частью, с круто приподнятыми над дном створки ее переднебоковыми краями. Высота платформы вдвое меньше, чем в брюшной створке (варьирует в пределах 0,3—0,4 мм). Отпечаток переднего замыкателя прямоугольной формы, занимает самую узкую, переднюю часть платформы. Среднее углубление очень глубокое, длинное, с округлыми боковыми краями, более широкое в средней части, с более вдавленным задним концом, разделено продольным узким резко выраженным средним ребром. Поверхность углубления в задней половине покрыта слабо заметными поперечными складочками. В заднем

направлении от него видна прямая, слегка выступающая площадка. В центральной задней части платформы имеется сравнительно глубокая, почти прямоугольная вдавленность заднего замыкателя, по обе стороны от нее расположены слабовыраженные отпечатки задних косых мускулов. Заднецентральное положение на платформе занимают округлые следы передних косых мускулов.

Васкулярная система представлена двумя парами отпечатков главных каналов: парой *v. lateralia* и парой *v. media*. Каналы *v. lateralia* резко выраженные, узкие, почти прямые (ширина их равна по всей длине 0,1 мм), за пределами платформы обрываются. *V. media* расходятся под углом 35°.

Изменчивость проявляется в очертаниях, размерах створок и рельефе срединного ребра.

Размеры в мм и отношения:

Брюшные створки				Спинные створки			
Экз. №	Д	Ш	Д : Ш	Экз. №	Д	Ш	Д : Ш
Голотип							
5/29	5,3	6,6	1,2	5/36	5,0	5,4	1,0
5/35	4,8	5,9	1,2	5/34	5,0	6,2	1,2
5/31	4,5	5,7	1,2	5/33	4,8	5,3	1,1
5/30	5,1	6,2	1,2	5/32	5,1	6,2	1,2

С р а в н е н и е. Отличается от *E. drushitsi* овальным очертанием створок, менее широкими и длинными платформами, меньшими размерами мускульных отпечатков, очертанием и строением срединного углубления в спинной створке (у *E. drushitsi* срединное углубление ромбического очертания, разделено срединной бороздой, а не ребром, с тремя поперечными бугорками), меньшими васкулярными углами в спинной створке и большими — в брюшной; от *E. ambigua* (Walcott) — меньшими размерами раковины, овальным ее очертанием, длиной и высотой платформы в спинной створке; резко отличается васкулярными углами. От *E. putilla* отличается овальным очертанием створок, более узкой, продольно вытянутой платформой и удлиненно-овальным срединным углублением в спинной створке, отсутствием бугорков на срединном ребре, васкулярными углами, очертанием и меньшими размерами отпечатков заднего замыкателя и передних косых мускулов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний ордовик, лланвирипский ярус, копалппский горизонт, кушекильская свита; Центральный Казахстан, Сарысу-Тенизский водораздел.

М а т е р и а л. 18 брюшных и 14 спинных створок найдены в обнажениях: в 200 м севернее и в 1 км юго-восточнее горы Беспоки, гряда Кушеке.

Elkania rara Tenjakova, sp. nov.

Табл. I, фиг. 4, 5

Н а з в а н и е вида от *rarus* лат. — редкий.

Г о л о т и п — ПКФ ЦКПГО, № 5/44, ядро спинной створки; Центральный Казахстан, гряда Кушеке, в 200 м севернее горы Беспоки; средний ордовик, лланвирипский ярус, копалппский горизонт.

О п и с а н и е (рис 4, а). Раковина очень мелкая, слабовыпуклая, наибольшая выпуклость расположена в задней половине. Поверхность с линиями нарастания и очень редкими концентрическими морщинами.

Спинная створка округлого очертания. Ложная аррея низкая, сравнительно широкая, вогнутая. Макушка спинной створки маленькая, прямая. Брюшные створки отсутствуют.

В спинной створке платформа очень низкая, пятиугольной формы, задняя половина ее широкая, занимает по длине и ширине больше $\frac{1}{2}$ створки. Ее передний конец, занимающий почти $\frac{1}{3}$ платформы, суженный, тупой, боковые края почти прямые. Передний край платформы полного опускается на дно створки (рис. 4, в), переднебоковые края — до-

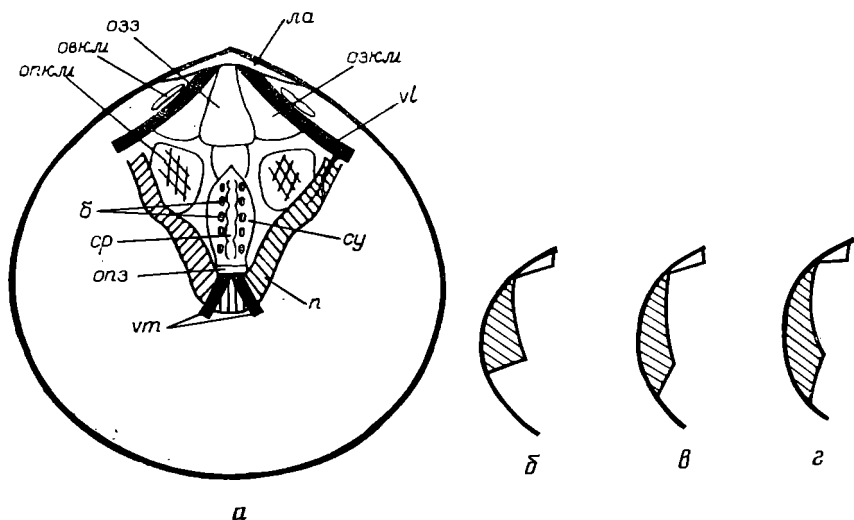


Рис. 4. Внутреннее строение раковины *Elkania gara* sp. nov.: а — голотип № 5/44, спинная створка (×15,5); б—г — схема склона платформы для разных экземпляров: б — крутой, в — пологий, г — очень пологий; Сарысу-Тенизский водораздел, гряда Кушеке, в 200 м севернее горы Бесшоки; лланвирнский ярус, копалинский горизонт. Обозначения те же, что на рис. 1

волью круто, задний — сливается с дном створки. Высота платформы 0,3 мм. В центральной передней части платформы имеется поперечно вытянутый слабо заметный отпечаток переднего замыкателя. Срединное углубление четкое, удлиненно-овального очертания, с заостренным задним концом, занимает центральное положение на платформе. Углубление разделено резко выступающим продольным, с пятью пережимами, срединным ребром, по обе стороны которого располагаются продольно по пять небольших овальных бугорков. Ширина средней части углубления у разных экземпляров 0,5–0,6 мм, длина 1 мм. Отпечаток заднего замыкателя и пара отпечатков задних косых мускулов очень крупные, с почти прямыми передними краями, одинаковой длины, глубоко вдавленные в платформу, занимают всю ее заднюю часть. Срединное углубление сзади резко ограничено слабовыступающей прямоугольной площадкой. Парные передние косые мускульные отпечатки крупные, хорошо видны на центральнобоковых частях платформы.

Отпечатки *v. lateralia*, обтекающие с боков висцеральную полость, четкие, глубоко вдавленные, с внешней стороны видны узкие длинные следы внешних косых мускулов. Главные боковые мантийные каналы образуют единый ствол (без васкуляриного угла), слегка вогнуты в сторону задних косых мускульных отпечатков, в переднем направлении расширяются; за пределами платформы, как и главные срединные каналы, обрываются. Наблюдается ветвление сосудов. Ширина *v. lateralia* в задней части около 0,1 мм, на склоне платформы — 0,2 мм. *V. media* расходятся под углом 29°.

Размеры в мм и отношения:

Экз. №	Спинные створки		
	Д	Ш	Д : Ш
Голотип 5/44	4,7	4,9	1,0
5/45	3,7	4,0	1,0
5/10	4,2	4,6	1,0
5/15	4,7	5,0	1,0

С р а в н е н и е. Отличается от *E. drushitsi* пятиугольным очертанием и меньшей высотой платформы, большими размерами мускульных отпечатков, строением срединного углубления (у *E. drushitsi* оно ромбического очертания, разделено срединной бороздой с тремя поперечными бугор-

ками), васкулярными углами; от *E. putilla* — пятиугольным очертанием платформы, более крупными мускульными отпечатками, иным строением срединного углубления и главных боковых мантийных каналов. От *E. ovata* отличается округлым очертанием раковины, пятиугольным очертанием и почти в 2 раза большей шириной платформы, более крупными, иного очертания мускульными отпечатками, вогнутыми каналами *v. lateralia*; строением срединного углубления.

Распространение. Средний ордовик, лланвирнский ярус, копалинский горизонт, кушекинская свита; Центральный Казахстан, Сарысу-Тенизский водораздел.

Материал. 16 спинных створок в виде ядер найдены в обнажениях: в 200 м севернее горы Бешоки и в 3 км восточнее горы Тасшоки, гряда Кушеке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горянский В. Ю. Класс Inarticulata. Беззамковые // Основы палеонтологии. Брахиподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 172–182.
2. Billings E. Paleozoic fossils // Geol. Surv. Canada. 1862. V. 1. P. 69–70.
3. Ford S. W. Notice of a new genus of Lower Silurian Brachiopoda // Amer. J. Sci. 1886. Ser. III. V. 31. P. 466–467.
4. Ford S. W. Note on the recently proposed genus Billingsia // Amer. J. Sci. 1886. Ser. III. V. 32. P. 325–327.
5. Hall I., Clarke I. Natural history of New York. Paleontology. V. 8. Brachiopoda. Pt 1. N. Y., 1892. 367 p.
6. Rowell A. J. Inarticulata // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt H. Brachiopoda. V. 1. Lawrence: Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1965. P. 260–297.
7. Ulrich E. O., Cooper G. A. New genera and species of Ozarkian and Canadian Brachiopods // J. Paleontol. 1936. V. 10. № 7. P. 616–631.
8. Ulrich E. O., Cooper G. A. Ozarkian and Canadian Brachiopoda // Geol. Soc. America. 1938. Spec. Paper 13. 323 p.
9. Walcott Ch. D. Cambrian Brachiopoda, with description of new genera and species // Proc. U. S. Natur. Museum. 1905. V. 28. P. 227–337.
10. Walcott Ch. D. Cambrian Brachiopoda // Monogr. U. S. Geol. Surv. 1912. V. 54. Pt 1. 872 p.
11. Williams J. Ordovician brachiopoda from the Shelve District, Shropshire // Bull. Brit. Museum. Natur. History. 1974. Suppl. 11. 163 p.

«Центрразгеология»
Караганда

Поступила в редакцию
9.III.1988

Объяснение к таблице I

Во всех случаях увел. 8. Все экземпляры из двух местонахождений — в 200 м севернее и в 1 км юго-восточнее горы Бешоки, гряда Кушеке, Сарысу-Тенизский водораздел; лланвирнский ярус, копалинский горизонт.

Фиг. 1–3. *Elkania putilla* sp. nov.: 1 — голотип № 5/1, ядро брюшной створки; 2 — экз. № 5/8, ядро спинной створки; 3 — экз. № 5/3, ядро спинной створки.

Фиг. 4, 5. *Elkania gara* sp. nov.: 4 — голотип № 5/44, ядро спинной створки; 5 — экз. № 5/45, ядро спинной створки.

Фиг. 6–8. *Elkania drushitsi* sp. nov.: 6 — экз. № 5/46-1, ядро брюшной створки; 7 — голотип № 5/46, ядро брюшной створки; 8 — экз. № 5/46-2, ядро спинной створки.

Фиг. 9, 10. *Elkania ovata* sp. nov.: 9 — голотип № 5/29, ядро брюшной створки; 10 — экз. № 5/34, ядро спинной створки.

УДК 551.4(2.137)

© 1989 г.

ТХОРЖЕВСКИЙ Э. С.

О ЮРСКИХ ТЕРЕБРАТУЛИДАХ NUCLEATIDAE (БРАХИОПОДЫ)

Описаны новые виды родов *Linguithyris* и *Nucleata*, а также два новых рода — *Kubanithyris* с типовым видом *K. parvus* sp. nov. и *Vjalovithyris* с типовым видом *V. rupicola* (Zittel, 1870). *Kubanithyris* отличается слабо загнутой макушкой с высокими и острыми плечиками и аркуиферовым типом круп. *Vjalovithyris* характеризуется префальциферовым типом круп, узкими и толстыми наружными замочными пластинами, длинной, сильно загнутой макушкой с точечным фораменом.

Семейство *Nucleatidae* Schuchert, 1929 в современном понимании [12, 14] состоит из двух родов — *Nucleata* и *Linguithyris*. Первый из них установлен Ф. Квенштедтом [16] более 100 лет назад и впоследствии более полно в морфологическом отношении охарактеризован С. Бакманом [10]. На территории СССР несколько видов этого рода известны в верхнеюрских [1, 2, 4, 5, 8, 22] и нижнемеловых [3, 6, 7] отложениях Карпат, Крыма, Кавказа и Восточно-Европейской платформы.

Род *Linguithyris* Buckman, 1917 известен в значительно меньшей степени: несколько видов, составляющих этот род, встречаются в средней юре ряда стран Западной Европы [10, 11, 14, 15, 17, 18], но до настоящего времени он не был обнаружен в нашей стране.

Изучение нуклеатид из юрских отложений Карпат, Крыма и Кавказа позволило уточнить диагнозы этих двух родов, а также обнаружить существенные различия в строении элементов кардиналия и петли у раковин, имеющих сходный внешний облик. В результате установлены два новых рода, четыре новых вида *Linguithyris* и один — *Nucleata*. Описанию этих таксонов и посвящена данная статья.

В качестве сравнительного материала привлекались данные, полученные в результате изучения раковин нескольких видов *Nucleatidae* из верхней юры Польши и Югославии [8].

Описанный материал хранится на кафедре геологии Харьковского государственного университета им. А. М. Горького (ХГУ) в коллекции под № 10 и № ТСК/10.

ОТ РЯД TEREBRATULIDA

НАД СЕМЕЙСТВО TEREBRATULOIDEA GRAY, 1840

СЕМЕЙСТВО NUCLEATIDAE SCHUCHERT, 1929

Род *Linguithyris* Buckman, 1917

Linguithyris: Buckman, 1917, p. 100; Muir-Wood, 1969, p. H802.

Типовой вид — *Terebratula bifida* Rothpletz, 1886; пижний байос Северо-Восточных Альп.

Описание. Раковина небольшая, от овальной до округленно-треугольной. Брюшная створка сильно вздутая, спинная — уплощенная. Макушка длинная, толстая, сильно загнутая, с небольшим макушечным или слабомакушечным фораменом. Отпечатки аддукторов в спинной створке имеют вид узких, слабо расходящихся лепестков. Дельтидиальные пластины узкие, тонкие, сросшиеся. Замочный отросток крупный, округлый или уплощенный, с отчетливым миофором. Наружные замочные пластины развиты хорошо, ровные или вогнутые, U-образные, распо-

ложелные примерно в смычной плоскости створок. Круры инфулиферовые без дорсальных килей. Отростки круральных оснований высокие. Нисходящие ленты петли длинные, тонкие. Петля треугольная, с высокой поперечной перемышкой, достигающая около трети длины спинной створки.

Состав рода. Девять видов: типовой, четыре новых вида, а также *L. buckmani* (Rollier, 1918) — нижний байос, зона *Stephanoceras humphriesianum* Англии и зоны Пеннинских утесов Карпат; *L. umbonata* Buckman, 1917 и *L. curviconcha* (Oppel, 1860) — верхний байос Англии и Северо-Восточных Альп; *L. vicaria* (Szajnoch, 1861) — верхний байос — нижняя часть батского яруса зоны Пеннинских утесов Карпат и Югославии [8, 19].

Сравнение. От близкого рода *Nucleata* отличается менее короткой петлей треугольной формы, хорошо развитыми наружными замочными пластинами, лепестковидными расходящимися отпечатками аддукторов, менее крупным фораменом и сильнее развитым замочным отростком.

Linguithyris maximus Tchorszhevsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1, а–в

»

Название вида *maximus* лат. — наибольший.

Голотип — ХГУ, № 10/356; УССР, Закарпатская обл., Перечинский р-н, карьер у с. Новоселица; нижняя часть нижнего байоса.

Описание (рис. 1). Раковина крупная для рода — до 40 мм в длину, овальная или округленно-треугольная, с узким замочным и широким передним краями. Макушка треугольная, сильнозагнутая, с короткими округленными плечиками. Складка на переднем крае высокая, округленная на перегибе, занимающая около трети ширины раковины. Крылья складки почти параллельны друг другу. Узкое округленное седло и синус хорошо выражены в рельефе створок. Наибольшие ширина и толщина раковины расположены в пределах ее передней трети.

Наружные замочные пластины толстые, ровные, расположенные примерно в одной плоскости. Отростки круральных оснований высокие, почти параллельные друг другу.

Размеры, мм и отношения:

Кол. №	Местонахождение	Д	Ш	Т	Д/Ш
10/349	Карьер у с. Новоселица	36,7	36,5	16,7	1,01
10/356	Там же	34,2	32,1	19,3	1,07
10/341	Утес у с. Драгово	32,1	32,0	17,4	1,00

Сравнение. От *L. umbonata* Buckman, 1917 отличается менее толстой макушкой, более крупной раковиной, узкой и высокой складкой, округленной на перегибе.

Распространение. Нижняя часть нижнего байоса зоны Пеннинских утесов Карпат.

Материал. Девять раковин хорошей сохранности и несколько фрагментарных обломков раковин и разрозненных створок из утесов у сел Новоселица (р. Уж), Приборжавское и Драгово.

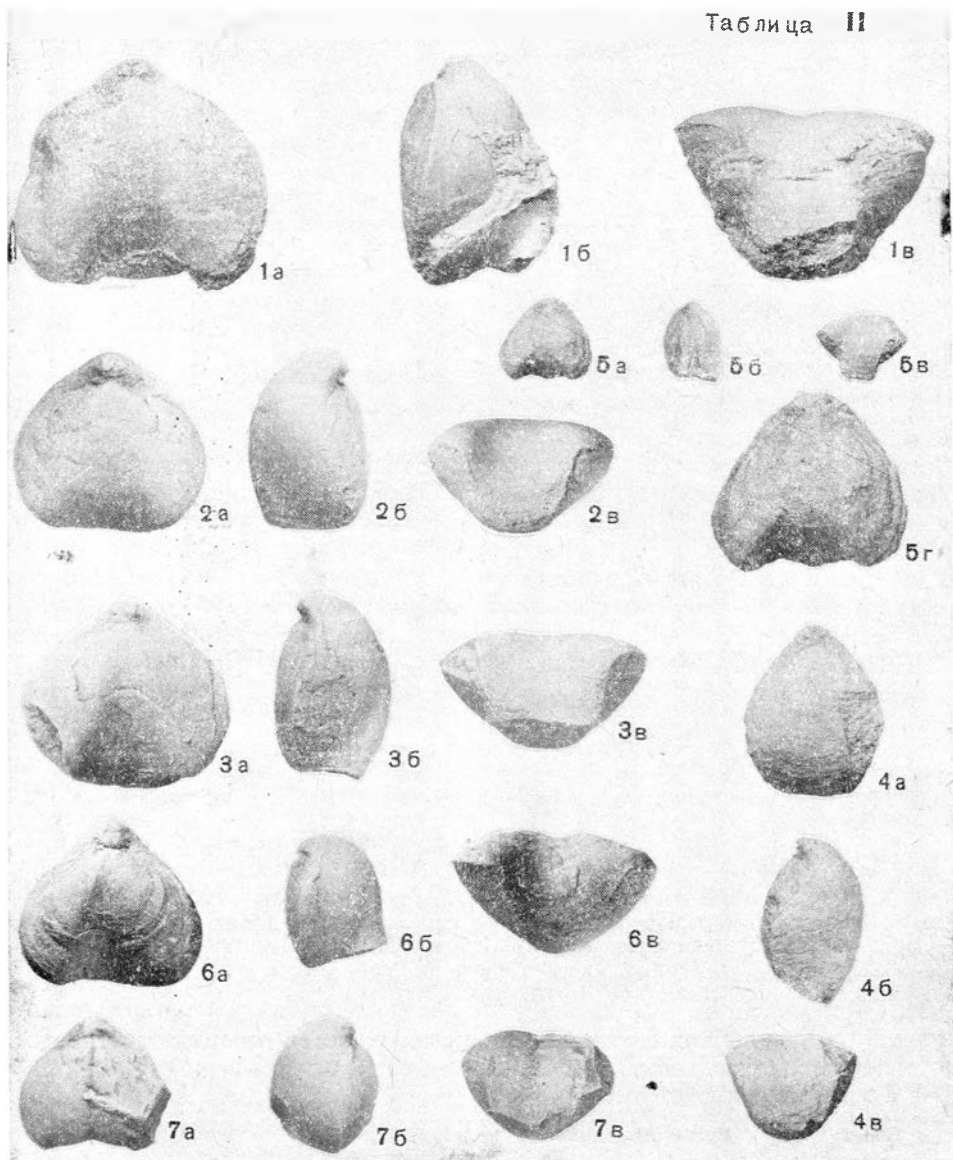
Linguithyris dragoviensis Tchorszhevsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 2, а–в

Название вида — от с. Драгово.

Голотип — ХГУ, № 10/6025; Закарпатская обл., Хустский р-н, утес у с. Драгово на левом берегу р. Теребля; нижний байос.

Описание. Раковина средних для рода размеров, округлая. Макушка высокая, толстая и длинная, с высокими и длинными округленными плечиками и небольшим макушечным фораменом. Складка на переднем крае широкая, занимающая более половины ширины раковины, округленная на перегибе. Седло уплощенное, низкое. Синус широкий,



Объяснение к таблице II

Во всех случаях, кроме фиг. 5г, размеры натуральные; а, г — вид со стороны спинной створки, б — сбоку, в — спереди.

Фиг. 1. *Linguithyris maximus* sp. nov.; голотип ХГУ, № 10/356; Закарпатская обл., Перечинский р-н, новый карьер у с. Новоселица; нижняя часть нижнего байоса.

Фиг. 2. *Linguithyris dragoviensis* sp. nov.; голотип ХГУ, № 10/6025; Закарпатская обл., Хустский р-н, утес у с. Драгово; нижний байос.

Фиг. 3. *Linguithyris remisovi* sp. nov.; голотип ХГУ, № 10/347; Закарпатская обл., Перечинский р-н, старый (восточный) карьер у с. Новоселица; нижняя часть верхнего байоса.

Фиг. 4. *Linguithyris szajnochii* sp. nov.; голотип ХГУ, № 10/1819; Закарпатская обл., Перечинский р-н, старый (восточный) карьер у с. Новоселица; верхний байос.

Фиг. 5. *Kubanithyris parvus* sp. nov.; голотип ХГУ, № ТСК/10/127; 5 г — X2.

Фиг. 6. *Nucleata babanovae* sp. nov.; голотип ХГУ, № 8/1986, колл. Л. И. Бабановой, Крымская обл., Алуштинский р-н, полуостров Меганом, средний келловей.

Фиг. 7. *Vjalovithyris rupicola* (Zittel, 1870); экз. ХГУ, № ТСК/10/1274; Закарпатская обл., Иршавский р-н, новый карьер у с. Приборжавское; верхний титон.

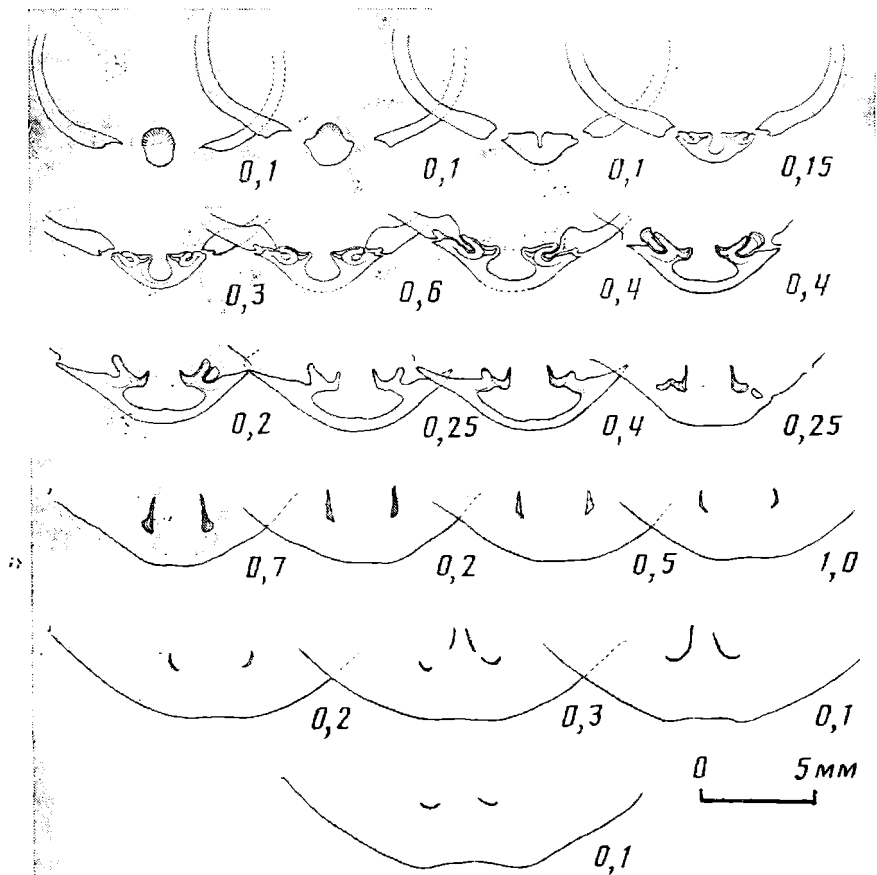


Рис. 1. Зарисовка серии поперечных срезов через раковину *Linguithyris maximus* sp. nov.; № 10/342; Закарпатская обл., Перечинский р-н, новый карьер у с. Новоселица; нижняя часть нижнего байоса

мелкий, отделенный от боковых, уплощенных частей створки отчетливыми перегибами в ее рельефе.

Размеры, мм, и отношения:

Кол. №	Местонахождения	Д	Ш	Т	Д/Ш
10/6025	Утес у с. Драгово	23,6	25,6	16,0	0,94
10/6027	Там же	23,5	25,0	16,2	0,94
10/6021	Карьер у с. Приборжавское	21,0	22,4	15,0	0,94

Сравнение. От похожего *L. buckmani* (Rollier, 1918), распространенного в пизжем байосе зоны Пеннинских утесов Карпат и Англии, отличается существенно более крупной раковиной, толстой макушкой, менее широкой и более высокой складкой на переднем крае, отсутствием боковых примакушечных лупочек.

Распространение. Нижний байос зоны Пеннинских утесов Карпат.

Материал. 12 раковин хорошей сохранности, 7 — удовлетворительной и несколько фрагментарных обломков из утесов у сел Новоселица (р. Уж), Драгово и Приборжавское.

Linguithyris remisovi Tchorszhevsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 3, а—в

Название вида в память И. Н. Ремизова.

Голотип — ХГУ, № 10/347; Закарпатская обл., Перечинский р-н, старый (восточный) карьер у с. Новоселица; нижняя часть верхнего байоса.

О п и с а н и е. Раковина довольно крупная для рода — до 30 мм в длину, округлая или округленно-пятиугольная, с широким передним и узким замочным краями. Макушка маленькая, треугольная, сильнозагнутая, с маленьким слабозамакушечным фораменом, короткими округленными плечиками. Складка на переднем крае широкая, занимающая более $\frac{2}{3}$ ширины раковины, низкая, уплощенная. Иногда она усложнена маленькими вторичными складочками. Наружные замочные пластины узкие, тонкие U-образные, приподнятые вентрально.

Размеры, мм, и отношения:

Кол. №	Местонахождения	Д	Ш	Т	Д/Ш
10/330	Утес в левом борту р. Одаров	26.3	28.0	14.0	0.94
10/347	Карьер у с. Новоселица	25.0	27.3	15.5	0.92
10/344	Там же	24.7	25.2	13.8	0.98

С р а в н е н и е. От *L. dragoviensis* sp. nov. отличается маленькой, менее длинной и слабее загнутой макушкой, более широкой, низкой и уплощенной складкой на переднем крае. От *L. maximus* sp. nov. отличается низкой, широкой и уплощенной складкой на переднем крае, более тонкими и вогнутыми наружными замочными пластинами. От *L. vicaria* (Szajnocha, 1881) отличается округлой и значительно слабее вздутой раковиной, маленькой макушкой и сулькатной передней комиссурой.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя часть верхнего байоса зоны Пенинских утесов Карпат.

М а т е р и а л. 16 раковин хорошей сохранности из утесов у сел Новоселица, Драгово и Приборжавское, утеса в левом борту ручья Одаров.

Linguithyris szajnochi Tchorszhevsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 4, а—в

Н а з в а н и е вида в память Л. Шайнохи.

Г о л о т и п — ХГУ, № 10/1819; Закарпатская обл., Перечинский р-н, старый (восточный) карьер у с. Новоселица; верхний байос.

О п и с а н и е (рис. 2). Раковина маленькая, овальная, с длинной высокой макушкой и очень короткими округленными плечиками. Складка на переднем крае высокая и широкая, занимающая почти всю ширину раковины, округленная на перегибе. Язычок слегка оттянут вперед. Замочный отросток уплощенный, широкий, выступающий в полость брюшной створки. Хорошо развиты срединный и два боковых дорсальных септальных валика.

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

Кол. №	Местонахождения	Д	Ш	Т	Д/Ш
10/795	Карьер у с. Приборжавское	23.0	17.3	12.7	1.33
10/1819	Карьер у с. Новоселица	22.7	16.9	12.4	1.34
10/1821	Там же	19.6	17.1	12.4	1.15

С р а в н е н и е. От наиболее близкого *L. vicaria* (Szajnocha) [19] отличается отсутствием вторичной (эписулькатной) складки на передней комиссуре, тонкой, высокой и несколько слабее загнутой макушкой. От *L. curviconcha* (Orpel) отличается удлинненной раковиной и широкой, высокой складкой на переднем крае.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний байос и, возможно, нижняя часть батского яруса зоны Пенинских утесов Карпат.

М а т е р и а л. Восемь раковин хорошей сохранности из утесов у сел Новоселица (р. Уж), Приборжавское и Драгово.

Род *Kubanithyris* Tchorszhevsky, gen. nov.

Н а з в а н и е рода от р. Кубань.

Т и п о в о й вид — *K. parvus* sp. nov.; верхний байос, зона *Strenoceras subfurcatum* Северного Кавказа.

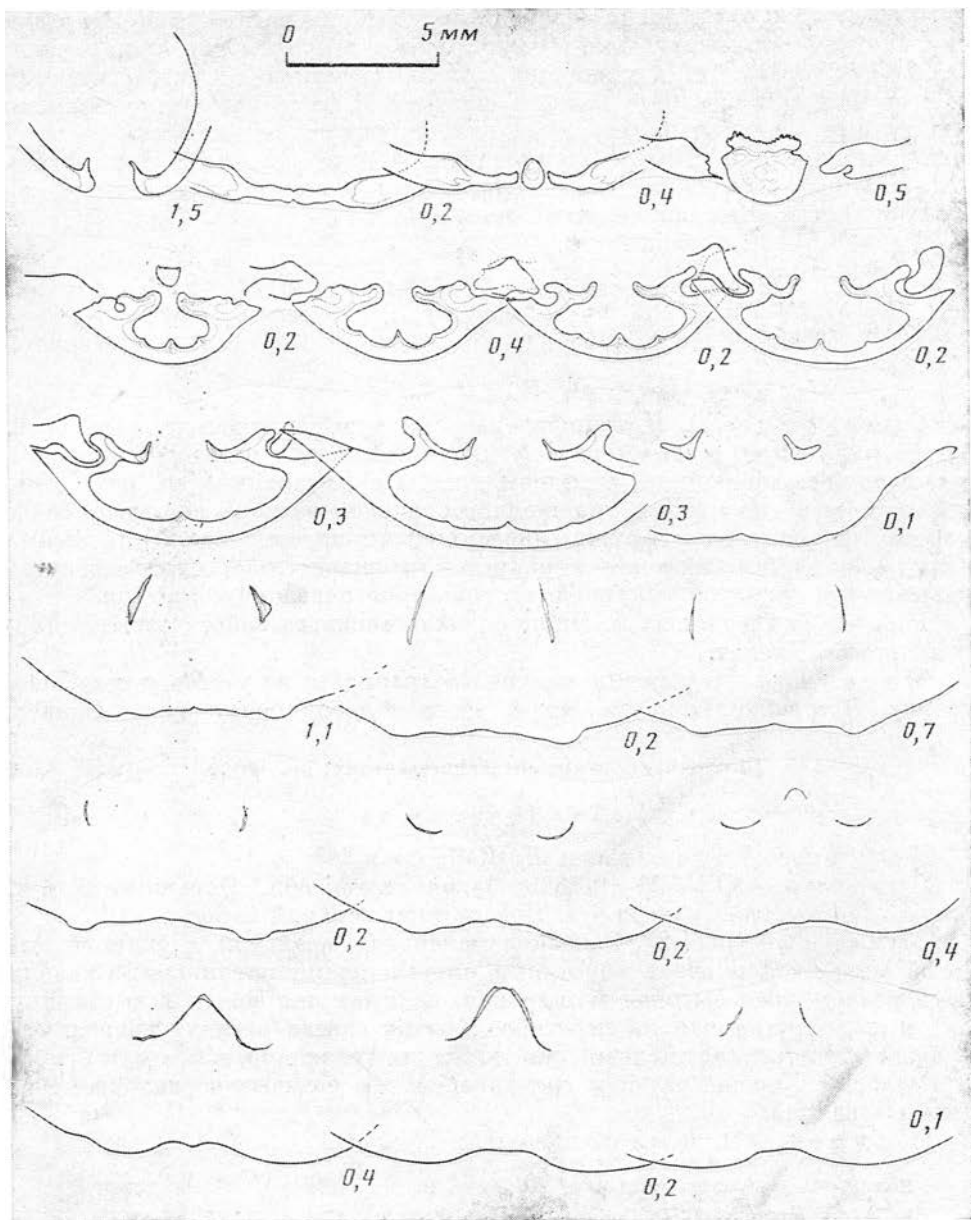


Рис. 2. Зарисовка серии поперечных срезов через раковину *Linguithyris szajnochi* sp. nov.; экз. № 10/1821; Закарпатская обл., Перечинский р-н, старый (восточный) карьер у с. Новоселица; верхний байос

Описание. Раковина мелкая, с вздутой брюшной и уплощенной спинной створками, резко сулькатной передней комиссурой, высокой, слабо или умеренно загнутой макушкой с маленьким, макушечным фораменом и высокими, острыми и длинными плечиками, ограничивающими уплощенную, узкую ложную арею. Дельтидальные пластины узкие, сросшиеся, расположенные примерно в одной плоскости. Внутренний пожной воротничок развит слабо, узкий, полулунный.

Замочный отросток маленький, уплощенный, может разделяться на две лопасти. Миофор рассеченный, паружные замочные пластины узкие, толстые, ровные, наклонены дорсально. Круральные основания не выделяются в рельефе наружных замочных пластин. Отростки круральных оснований не развиты. Круры аркуиферового типа, узкие. Круральные

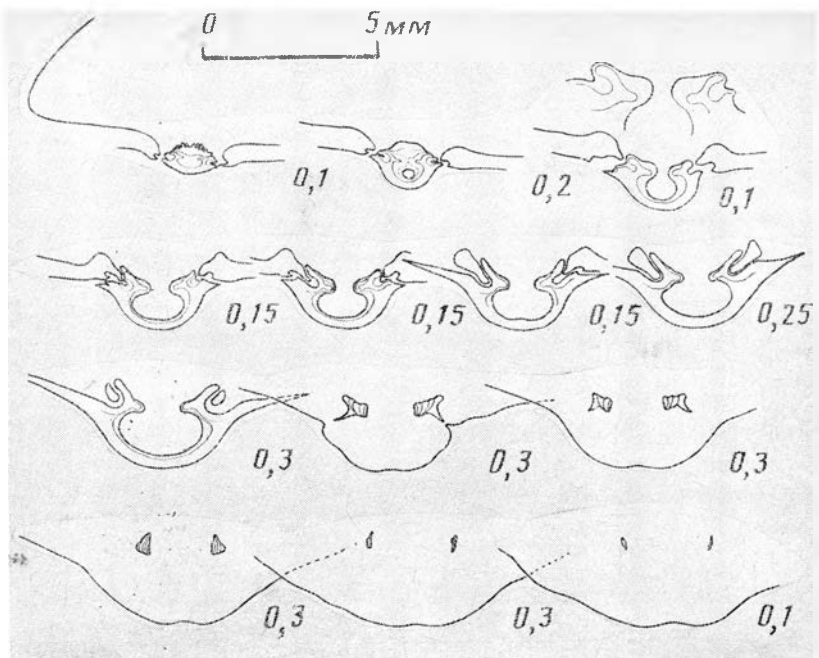


Рис. 3. Зарисовка серии поперечных срезов через раковину *Kubanithyris parvus* sp. nov.; экз. № ТСК/10/128

отростки развиты слабо. Нисходящие ленты петли длинные, тонкие. Петля достигает около трети длины спинной створки.

Состав рода. Типовой вид и, вероятно, *Kubanithyris bakeriae* (Devidson, 1852) из байоса Англии.

Сравнение. От родов *Linguithyris* и *Nucleata* отличается уплощенной и значительно менее загнутой тонкой макушкой с острыми плечиками и ложной ареей, аркуиферовым типом круп, отсутствием отростков круральных оснований, уплощенным замочным отростком, наклоненными дорсально паружными замочными пластинами.

Kubanithyris parvus Tchorszhevsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 5, а-г

Название вида *parvus* лат. — маленький.

Голотип — ХГУ, № ТСК/10/127; Карачаево-Черкесская АО, юго-западная окраина станицы Красногорка на левом берегу р. Кубань; верхний байос, зона *Strenoceras subfurcatum*.

Описание (рис. 3). Раковина мелкая, округленно-треугольная, с высокой, треугольной, умеренно загнутой макушкой, с высокими длинными и острыми плечиками. Форамен маленький, круглый, макушечный. Складка на переднем крае узкая, высокая, уплощенная или с вторичной эписульфатной складкой в седле. Слой облекания развит хорошо. Наружные замочные пластины узкие, толстые, слегка наклонены дорсально. Зубы тонкие, пальцевидные, внутренние и внешние приямочные гребни широкие, тонкие.

Размеры, мм, и отношения:

Кол. №	Местонахождение	Д	Ш	Т	Д/Ш
ТСК/10/127	Левый берег р. Кубань	11,6	11,9	8,0	0,97
ТСК/10/126	у станицы Красногорка	10,8	11,0	6,5	0,98
ТСК/10/128	Там же	10,5	11,4	6,4	0,92

Сравнение. От *K. bakeriae* отличается округленно-треугольной ра-

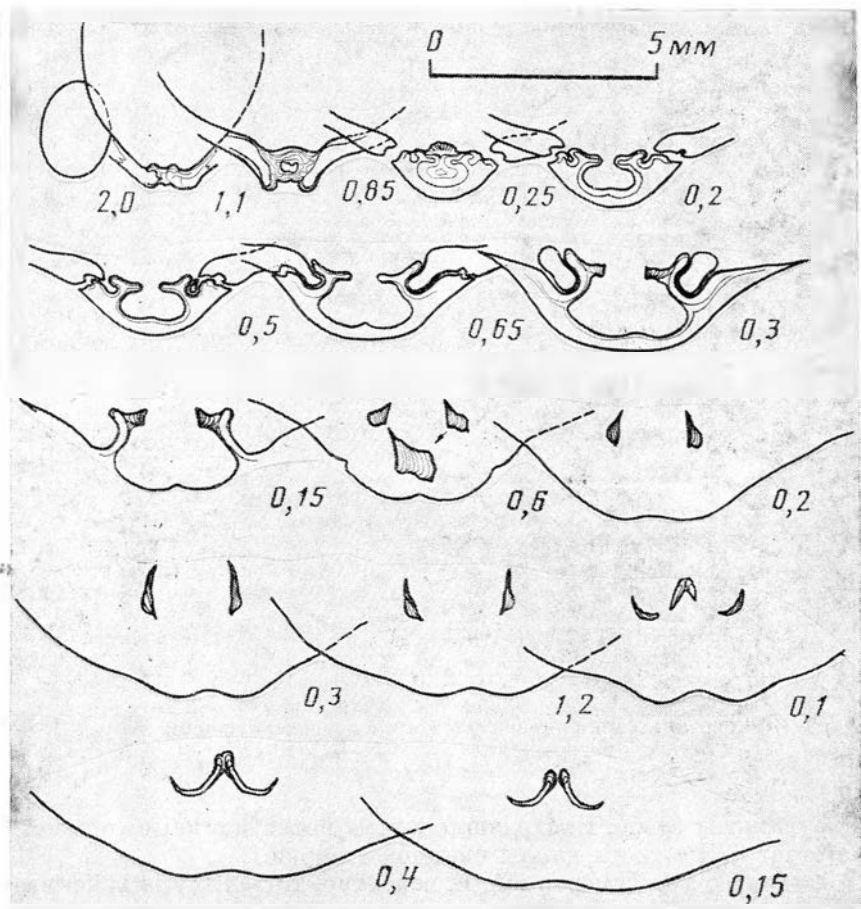


Рис. 4. Зарисовка серии поперечных срезов через раковину *Nucleata babanovae* sp. nov.; экз. № 8/1988 (кол. Л. И. Бабановой); Крымская обл., Алуштинский р-н, п-ов Меганом; средний келловей

ковиной, более узкой и длинной макушкой, треугольной ложной ареей, сильнее вздутой брюшной створкой и высокой складкой на переднем крае.

М а т е р и а л. Пять раковин хорошей сохранности из одного местонахождения.

Род *Nucleata* Quenstedt, 1868

Nucleata babanovae Tchorszhevsky, sp. nov.

Табл. II, фиг. 6, а-в

Nucleata ingushensis: Бабанова, 1973 [2], с. 120, рис. 32, табл. 14, фиг. 4, 5. Название вида в честь Л. И. Бабановой.

Г о л о т и п — ХГУ, № 8/1986, коллекция Л. И. Бабановой; Крымская обл., Алуштинский р-н, п-ов Меганом, долина, выходящая к «Заводи больших плит»; средний келловей, оолитово-лептохлоритовый мергель.

О п и с а н и е (рис. 4). Раковина округленно-треугольная, с узким замочным и широким, ровным передним краями. Макушка высокая, толстая, сильно загнутая, соприкасающаяся со спинной створкой. Форамен большой слабозамачушечный. Складка на переднем крае высокая, округленная на перегибе, занимает больше половины ширины переднего края раковины. Крылья складки слегка сходящиеся вентрально. Брюшная створка в 2,5 раза более выпуклая, чем спинная, крышеобразная на поперечном сечении. Апикальный угол близок к прямому. Замочный отро-

сток очень маленький. Наружные замочные пластины тонкие, U-образные. Круральные основания и круры очень узкие. Поперечная перемышка петли узкая, округленная на перегибе.

Размеры, мм, и отношения:

Кол. №	Местонахождения	Д	Ш	Т	Д/Ш
8/1986	Крым, п-ов Меганом	19,4	21,0	13,0	0,92
8/3814	Там же	19,7	22,1	13,2	0,89
10/1207	Закарпатская обл., с. Приборжавское, новый карьер	18,2	19,8	11,0	0,92
10/1266	Там же	17,9	19,5	11,5	0,92

Сравнение. От оксфордской *N. ingushensis* [5] отличается округленно-треугольной раковиной, у которой ширина превышает длину, значительно слабее вздутыми створками, менее толстой и сильнее загнутой макушкой.

От близкого вида *N. sagrathicae* [8] отличается высокой, более длинной и сильнее загнутой макушкой, крупным фораменом, более широкой и менее высокой складкой на переднем крае, а также менее вздутой раковиной больших размеров. Кроме того, *N. babanovaе* отличается тонкими и U-образно изогнутыми наружными замочными пластинами.

Распространение. Средний келловей Южного Крыма и зоны Пенинских утёсов Карпат.

Материал. Три раковины хорошей сохранности из нового карьера у с. Приборжавское и несколько поврежденных из утеса у с. Новоселица (р. Уж). Изучался также материал из коллекции Л. И. Бабаковой [2], хранящийся на кафедре геологии ХГУ.

Род *Vjalovithyris* Tchorszhevsky, gen. nov.

Название рода в честь О. С. Вялова.

Типовой вид — *Terebratula rupicola* Zittel, 1870; верхний титон — берриас зоны Пенинских утесов Карпат.

Описание. Раковина небольшая, сильно вздутая, с длинной, конусообразной, сильно или очень сильно загнутой макушкой, с маленьким, часто точечным фораменом, расположенном макушечно. Спинная створка уплощенная, с хорошо выраженной стадией «порелла», отпечатки аддукторов в ней очень короткие, слабо расходящиеся. Наружные замочные пластины узкие, толстые, в различной степени наклонены дорсально. Круры префальциферовые, узкие. Петля округлая, очень короткая — менее $\frac{1}{4}$ длины спинной створки.

Видовой состав. Четыре вида: типовой, *V. pinguis* sp. nov., а также *V. bouei* (Zeuschner, 1846) [20] из титонского яруса Низких Татр и зоны Пенинских утесов Карпат и *V. rifensis* (Geyssant, 1966) из титонского яруса северного Марокко [13].

Сравнение. От родов *Linguithyris* и *Nucleata* отличается маленьким фораменом, узкими и толстыми наружными замочными пластинами, наклоненными дорсально, а также короткой петлей и префальциферовыми крурами.

От рода *Kubanithyris* отличается отсутствием острых плечиков макушки и ложной ареи, значительно более длинной, толстой и сильнее загнутой макушкой с маленьким фораменом, префальциферовым типом крур.

Замечания. Переописание типового вида, сделанного В. Барчик [9], дополняется здесь более качественными рисунками внутреннего строения (рис. 5) и фотографиями (табл. II, фиг. 7).

Голотип типового вида не был указан. В качестве лектотипа предлагается раковина, изображенная К. Циттелем [21] на табл. 38, фиг. 2; хранится в г. Вене, в Геологическом музее, коллекционный номер неизвестен; СССР, зона Пенинских утесов Карпат, в районе г. Пухова; верхний титон — берриас.

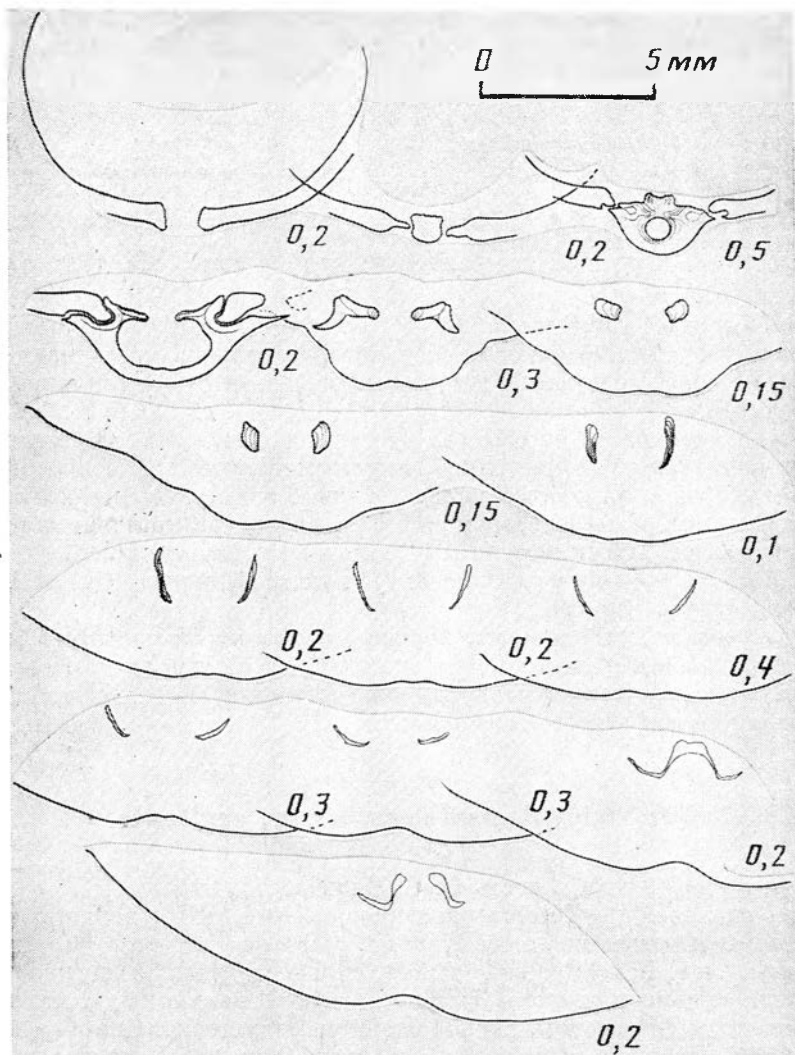


Рис. 5. Зарисовка серии поперечных срезов через раковину *Vjalovithyris rupicola* (Zittel, 1870); экз. № 10/7122; Закарпатская обл., Иршавский р-н, новый карьер у с. Приборжавское; верхний титон

Vjalovitthyris pinguis Tchorszhevsky, sp. nov.

Название вида *pinguis* лат.— толстый.

Голотип — ХГУ, № 10/2001; Закарпатская обл., Иршавский р-н, новый карьер у с. Приборжавское, первый сверху уступ южного участка карьера; слой светло-серого мергеля в кровле свалаявской свиты; нижний мел (берриас).

Описание (рис. 6). Раковина мелкая, шарообразная, округленно-треугольная, с толстой, длинной, сильно загнутой макушкой, падающей на спинную створку. Складка на переднем крае высокая, занимающая около $\frac{2}{3}$ ширины раковины, округленная на перегибе, с параллельными крыльями. Седло в рельефе брюшной створки почти не выражено. Синус отчетливый, протягивающийся почти по всей длине спинной створки, V-образный на поперечном сечении, с узким желобком в осевой части. Наружные замочные пластины толстые, узкие и короткие, располагающиеся на вентральных краях внутренних приямочных гребней. Крюры короткие и узкие, опущенные в дорсальную полость. Поперечная перемычка постли узкая, низкая, короткая, округленная на перегибе.

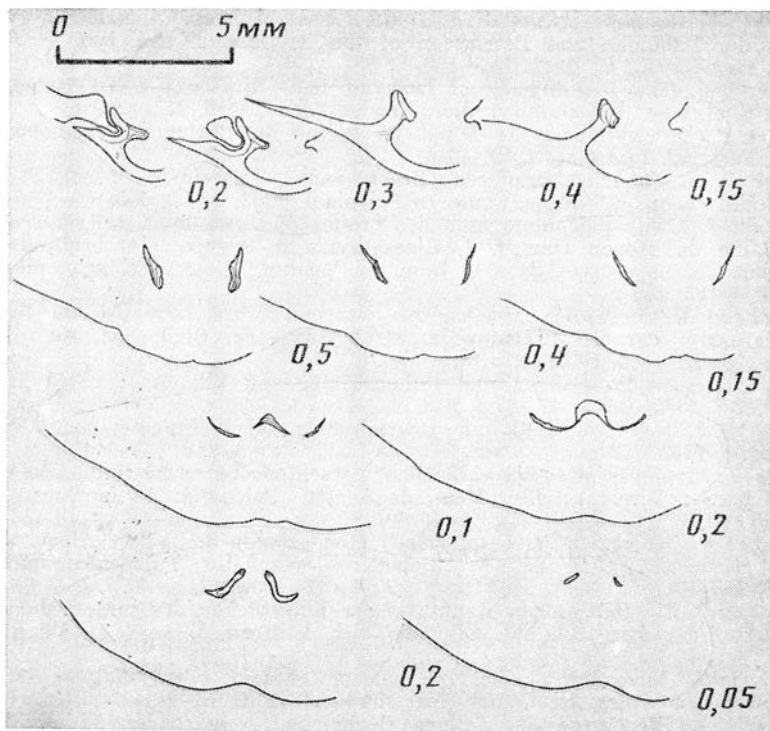


Рис. 6. Зарисовка серии поперечных срезов через раковину *Vjalovithyris pinguis* sp. nov.; экз. № 10/2024; Закарпатская обл., Иршавский р-н, новый карьер у с. Приборжавское; нижний мел, берриас

Размеры, мм, и отношения:

Кол. №	Местонахождения	Д	Ш	Т	Д/Ш
10/2001	Карьер у с. Приборжавское	18,0	17,2	14,5	1,05
10/2002	Там же	17,8	17,3	14,6	1,03

Сравнение. От *V. turicola* отличается маленькой шарообразной раковиной, более толстой и менее длинной макушкой, налегающей на спинную створку, широкой складкой на переднем крае, узкими и более толстыми наружными замочными пластинами.

Распространение. Нижний мел (берриас) зоны Пенинских утесов Карпат.

Материал. 12 в различной степени поврежденных раковин из утеса у с. Приборжавское и 1 — из утеса в левом борту р. Малая Уголька.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аскеров Р. Б. Позднеюрские брахиоподы Азербайджанской части Малого Кавказа и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. Баку, 1965. 24 с.
2. Камышан В. П., Бабанова Л. И. Среднеюрские и позднеюрские брахиоподы Северо-Западного Кавказа и Горного Крыма. Харьков: Вища шк. 1973. 175 с.
3. Кватадзе Н. Н. Раннемеловые брахиоподы бассейна среднего течения р. Риони, Западная Грузия и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. Тбилиси, 1972. 27 с.
4. Макридин В. П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилегающих к ней областей. М.: Недра, 1964. 339 с.
5. Моисеев А. С. Брахиоподы юрских отложений Крыма и Кавказа // Тр. Всес. геол.-разв. объедин. НКТП СССР. 1934. Вып. 203. 213 с.
6. Смирнова Т. Н. Раннемеловые брахиоподы Крыма и Северного Кавказа. М.: Наука, 1972. 140 с.
7. Смирнова Т. Н. Раннемеловые брахиоподы. М.: Наука, 1984. 200 с.
8. Тхоржевский Э. С., Радудович В. Нови подаци о средње јурским теребратулимидама (Brachiopoda) Карпат (СССР) и Карпато-Балканида (Југославија) // Геол. анали Балканскога полуострва. Београд, 1984. Кн. XVIII. С. 129–184.

9. *Barczyk W.* On the representatives of the Genus *Nucleata* Quenstedt (Brachiopoda) from the Tithonian and Berriasean of the environs of Czorstyn, Poland // *Prace Muz. Ziemi*, 1972, V. 20, P. 151–159.
10. *Buckman S.* The Brachiopoda of Namyau Beds, Northern Shan States, Burma // *Mem. Geol. Surv. Palaeontol. Indica. New ser.* 1917, V. 3, № 2, 299 p.
11. *Choffat P.* Description de la fauna jurassique du Portugal. Brachiopodes // *Serv. Géol. Portugal. Lisbonne*, 1947, 46 p.
12. *Cooper G. A.* The Terebratulacea (Brachiopoda), Triassic to Recent: Studi of the Brachidia (Loops) // *Smiths. Contr. to Paleobiol.* 1983, № 50, 445 p.
13. *Geyssant J.* Etude paléontologique des faunes du Jurassique supérieur de la zone préfiraine du Mouen Querra. 1. *Glossothyris* et *Pygope* (Terebratulidae) // *Essai de répart de ces especes dans le Domaine Mediterr. Not. Serv. geol. Maroc.*, 1966, T. 26, № 188, 159 p.
14. *Muir-Wood H.* Mosozoic and Cenozoic Terebratulidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H. Brachiopoda. V. 2.* Lavrence: Geol. Soc. America – Univ. Kansas Press, 1965, H762–H816.
15. *Oppel A.* Ueber die weissen und rothen Kalke von Vils in Tyrol // *Würt. naturv. Jahreshefte*, 1860, Jahrg. 17, 40 S.
16. *Quenstedt F. S.* Petrefactenkunde Deutschlands. Bd 2, Brachiopoden // *Fuess. edit. Tübingen*, 1868, 100 S.
17. *Rollier L.* Synopsis des Spirobranches (Brachiopodes) jurassiques celto-souabes. 3ème partie: Terebratulidés // *Mem. de Société Paleontol. de la Suesse. Geneve*, 1918, V. 43, P. 185–276.
18. *Rothpletz A.* Geologisch-Paleontologische Monographie der Vilser Alpen mit besonderer Berücksichtigung der Brachiopoden – Sistematic // *Palaeontographica*, 1886, Bd 33, 180 S.
19. *Szajnoch L.* Ein Beitrag zur Kenntniss der Kaiserlichen der jurassischen Brachiopoden aus der Karpathischen Klippen // *Sitz. k. Acad. Wiss.* 1881, Bd 84, S. 69–84.
20. *Zeuschner L.* Nove lub niedocladne opisane gatunki skamienialosci Tartowych // *Memoise sur le Tatra, 1er Cahier. Warszawa*, 1846, P. 15–24.
21. *Zittel K. A.* Die fauna der ältern Cephalopoden führenden Tithonöildungen // *Paläeontol. Mitt. aus dem Muzeum des K. Bauer Staates*, 1870, Bd 11, 309 S.
22. *Uhlig V.* Ueber die Fauna des rothen Kellowaykalkes der penninischen Klippe Babierzówka bei Neumarkt in West Galizien // *Jb. k. k. geol. Reichs.* 1881, V. 31, № 3, P. 381–422.

Харьковский государственный
университет

Поступила в редакцию
8.XII.1987

УДК 595.782

© 1989 г.

КОЗЛОВ М. В.

НОВЫЕ ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ (PAPILIONIDA) ИЗ ВЕРХНЕЙ ЮРЫ И НИЖНЕГО МЕЛА

Из верхней юры описаны новые роды и виды чешуекрылых: *Palaeolepidopterix aurea* (Eolepidopterigidae), *Auliepterix mirabilis*, *A. minima* (Micropterigidae), *Protolepis cuprealata*, *Karataunia lapidaria* (Papilionina inc. sedis); из нижнего мела — новый вид *Daiopterix olgae* (Eolepidopterigidae).

Древнейшая история отряда чешуекрылых (Papilionida = Lepidoptera) изучена крайне фрагментарно. Из юрских отложений описаны *Archaeolepis mane* Whalley и *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn., из нижнего мела — *Daiopterix rasnitsyni* Skalski, *Parasabatinca aftimacrai* Whalley, *Palaeosabatinca zherichini* Kozlov и *Undopterix sukatshevae* Skalski [2]. Изучение коллекций Палеонтологического института АН СССР позволило описать четыре новых рода и шесть новых видов чешуекрылых, два из которых, по нашему мнению, относятся к наиболее продвинутому подотряду Papilionina (= Ditrysia). Представители этого подотряда в нижнем мелу не найдены, для верхней юры устанавливаются впервые. К сожалению, отсутствие на отпечатках четких диагностических признаков не позволило однозначно отнести описываемые виды к определенному семейству высших чешуекрылых. Однако, поскольку обнаружение в верхней юре рецентных родов крайне маловероятно, эти виды рассматриваются в составе новых родов неясного систематического положения. Все виды описываются по голотипам, в связи с чем рубрики «Распространение» и «Материал» опущены.

За предоставление материала и постоянную помощь в работе автор признателен А. П. Расницыну, И. Д. Сукачевой и Д. Е. Щербакову.

ПОДОТРЯД EOLEPIDOPTERIGINA RASNITSYN, 1983

СЕМЕЙСТВО EOLEPIDOPTERIGIDAE RASNITSYN, 1983

Род *Palaeolepidopterix* Kozlov, gen. nov.

Типовой вид — *P. aurea* sp. nov.

Диагноз. Губные щупики длинные, выступают из-под головы на расстояние, равное диаметру глаза. Позади фасеточных глаз располагаются простые глазки. Пронотум несколько короче головы, его длина в 1,3 раза превышает диаметр глаза. Крылья удлинненно-овальные, отношение ширины переднего крыла к его длине составляет 0,3; вершина переднего крыла несколько смещена вперед от средней линии. Югум хорошо развит, на внутреннем крае несет пучок длинных волосков. В передних крыльях R_1 с развилком, R_2 впадает в вершину крыла. В гениталиях самки задние апофизы достигают основания брюшка.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Eolepidopterix* A. Rasn. отличается более крупной переднеспинкой и длинными апофизами в гениталиях самки; от *Daiopterix* Skalski — более проксимальным впадением жилок Sc и R_1 в край крыла, а также наличием пучка волосков на хорошо развитом югуме.

З а м е ч а н и я. Принадлежность *Palaeolepidopterix* к чешуекрылым подтверждается наличием относительно хорошо сохранившегося, одното-

по-бронзового, металлически-блестящего чешуйчатого покрова передних крыльев, а также сильным развитием югума, несущего пучок волосков. Среди современных чешуекрылых сходное строение югума наблюдается у тонкопрядов. Большие размеры пронотума позволяют отнести описываемый род к семейству Eolepidopterigidae; длинные губные щупики сближают его с родом Eolepidopterix A. Rasn.

Palaeolepidopterix aurea Kozlov, sp. nov.

Название вида от *aureus* лат. — золотистый.

Голотип — ПИН, № 2239/607, прямой отпечаток; Казахская ССР, Чимкентская обл., Чаянский р-н, местонахождение Аулиэ близ д. Михайловка; верхняя юра (оксфорд — кимеридж), карабастауская свита.

Описание (рис. 1, а). Самка. Голова относительно короткая, широкая, расстояние между глазами в 1,5 раза превышает их диаметр. Пронотум по краям с длинными густыми пучками волосковидных чешуек. В передних крыльях $Sc(Sc_2?)$ выходит на костальный край на удалении $1/2$, $R_{1+2} - 3/5$ длины крыла от его корня. Длина задних апофизов в гениталиях самки превышает половину длины переднего крыла.

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

Замечание. Темный однотонный чешуйчатый покров передних крыльев не позволяет рассмотреть особенности их жилкования.

Daiopterix Skalski, 1984

Типовой вид — *D. rasnitsyni* Skalski, 1984; нижний мел, глушковская свита; Забайкалье.

Диагноз. Ротовой аппарат с хорошо развитыми мандибулами. Челюстные щупики длинные, коленчато-изогнутые. Пронотум относительно крупный, его длина равна максимальному диаметру глаза. В передних крыльях имеются ствол CuP и две апальные жилки; CuP и A_1 связаны поперечной жилкой близ корня крыла, поперечная жилка между A_1 и A_2 располагается несколько дистальнее; A_2 впадает в A_1 , образуя апальную петлю.

Видовой состав. *D. rasnitsyni* Skalski, *D. olgae* sp. nov.

Сравнение. От *Eolepidopterix* A. Rasn. отличается впадением Sc_2 в костальный край переднего крыла проксимальнее места разветвления радиального ствола. Отличия от *Palaeolepidopterix* gen. nov. приведены выше.

Замечание. В диагнозе указаны только те признаки, которые уточняют оригинальное описание [5]. Увеличенные размеры пронотума позволяют включить род *Daiopterix* Skalski в состав семейства Eolepidopterigidae.

Daiopterix olgae Kozlov, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 3063/741, прямой и обратный отпечатки; Читинская обл., Шелопугинский р-н, левый берег р. Дая в 2 км выше устья пади Шивия; нижний мел, глушковская свита.

Описание (рис. 1, б). Самка. Глаза овальные, отношение ширины глаза к высоте — 0,6. Усики питевидные, длина члеников в базальной части усика равна их диаметру, дистальнее — превышает его в 1,5–1,7 раза. В передних крыльях развилка на R_1 расположен несколько дистальнее развилка R_2 и R_3 ; M_1 впадает в M_2 несколько проксимальнее развилка R_{2+3} и R_{4+5} , соединяется со стволом R_{4+5} поперечной жилкой, лежащей близ указанного развилка. Медиальная ячейка замкнута. Ствол CuP впадает в задний край крыла на середине его длины. В задних крыльях развилка на R_1 расположен значительно дистальнее развилков между R_2 и R_3 , R_4 и R_5 . Голени задних ног с многочисленными щетинками; обе пары шпор длинные, их длина примерно в 1,5–2 раза превышает диаметр голени. Стерпальные органы не обнаружены. Длину апофизов точно уста-

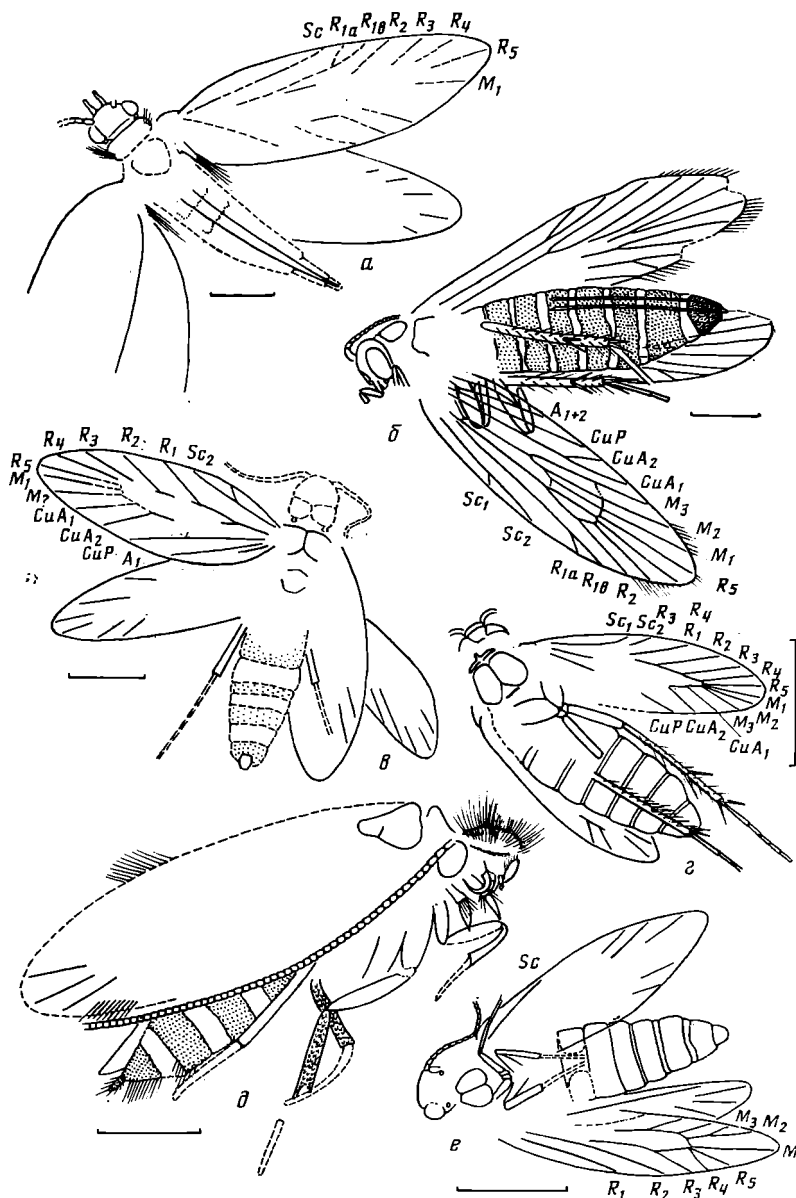


Рис. 1. Новые чешуекрылые из верхней юры и нижнего мела: а — *Palaeolepidopterix aurea* sp. nov., голотип ПИН, № 2239/607; б — *Daiopterix olgae* sp. nov., голотип ПИН № 3063/741; в — *Auliepterix mirabilis* sp. nov., голотип ПИН № 2997/891; г — *A. minima* sp. nov., голотип ПИН, № 4307/39; д — *Protolepis suprealata* sp. nov., голотип ПИН, № 2066/3564; е — *Karataunia lapidaria* sp. nov., голотип ПИН, № 2066/3461. Длина масштабных линеек 1 мм

повить не удастся; по-видимому, вершины передних апофизов достигают дистального края VII сегмента, а задних — III сегмента брюшка.

Размеры в мм: длина переднего крыла — 5.

Сравнение. От *D. rasnitsyni* Skalski отличается гораздо более проксимальным впадением M_1 в M_2 и замкнутой медиальной ячейкой в передних крыльях, а также более дистальным расположением развилка R_1 в задних крыльях.

Замечания. Чешуйчатый покров крыльев практически не сохранился, однако хорошо выраженная крыловая бахромка из волосковидных чешуек подтверждает принадлежность вида к чешуекрылым.

Возраст вмещающих отложений, дискуссионный в интервале поздняя юра — конец раннего мела, здесь принят как меловой вслед за В. В. Жерихиным [4].

Род *Auliepterix* Kozlov, gen. nov.

Название рода от местонахождения Аулиэ и *pteryx* греч. — крыло.

Типовой вид — *A. mirabilis* sp. nov.

Диагноз. Усики нитевидные, короткие, достигают $\frac{2}{3}$ длины переднего крыла. Пронотум, по-видимому, типичных для Micropterigidae размеров. Мезонотум с медиальным швом, мезоскутеллум составляет половину длины мезонотума. Крылья эллиптические, их вершины округленные, лежат на средних линиях в обоих крыльях. Отношение максимальной ширины к длине составляет для переднего крыла 0,31–0,36, для заднего — около 0,3. В передних крыльях Sc с развилком; Sc₂ выходит на костальный край крыла на удалении $\frac{2}{3}$ длины крыла от его корня. Радиокубитальная ячейка узкая, ее ширина составляет около $\frac{1}{4}$ ширины крыла. R₁ без развилка, R₅ впадает в костальный край крыла непосредственно перед вершиной.

Видовой состав. *A. mirabilis* sp. nov., *A. minima* sp. nov.

Сравнение. От Micropterix Hon. описываемый род отличается редукцией медиального ствола и узкой радиокубитальной ячейкой в передних крыльях. Указанные признаки также отличают Auliepterix от мелового Parasabatinca Whalley и рецентных родов группы Sabatinca [4]. От мелового Palaeosabatinca Kozlov новый вид отличается гораздо более проксимальным местом впадения Sc в костальный край крыла.

Замечания. Редукция медиального ствола и сближение радиального и переднекубитального ствола с образованием узкой радиокубитальной ячейки не характерны для рецентных первичных молей: у Auliepterix эти преобразования связаны, по-видимому, с уменьшением размеров тела. По совокупности признаков (размеры пронотума, форма крыла, отсутствие апофизов в гениталиях самки) описываемый род предварительно отнесен к семейству Micropterigidae, которое ранее было известно начиная с нижнего мела.

Auliepterix mirabilis Kozlov, sp. nov.

Название вида *mirabilis* лат. — удивительная.

Голотип — ПИН, № 2997/858, 891, прямой и обратный отпечатки; Казахская ССР, Чимкентская обл., Чаянский р-н, местонахождение Аулиэ близ д. Михайловка; верхняя юра (оксфорд — кимеридж), карабастауская свита.

Описание (рис. 1, в). Непосредственно перед передним краем мезонотума симметрично располагаются небольшие округлые образования, которые предположительно могут быть гомологизированы с простыми глазками. Все жилки в передних крыльях самостоятельно отходят от ячейки.

Размеры в мм; длина переднего крыла — 3,4.

Замечание. Отпечаток плохой сохранности; головная капсула, по-видимому, деформирована, жилки просматриваются очень нечетко, особенно в центре крыла. Несмотря на грубозернистую структуру породы, в которой заключен отпечаток, на костальном крае переднего крыла сохранились краевые чешуйки и основание бахромы, что подтверждает принадлежность *A. mirabilis* к отряду чешуекрылых. Пол бабочки достоверно определить не удастся; просматривающийся близ вершины брюшка склерит может представлять собой тегумен в гениталиях самца.

Auliepterix minima Kozlov, sp. nov.

Название вида от *minimus* лат. — крошечный.

Голотип — ПИН, № 4307/39, прямой и обратный отпечатки; МНР, Ара-Хапгайский аймак, 6 км западнее сомона Хотонт, северная часть г. Уха; верхняя юра — нижний мел.

Описание (рис. 1, з). Самка. Пронотум узкий; мезонотум с четким медиальным швом; длина мезоскутеллума составляет $\frac{2}{3}$ длины мезонотума. Передние крылья овальные, с полным набором жилок, R_5 впадает в вершину крыла. Голени задних ног в 2 раза длиннее бедер, густо покрыты длинными щетинками; предвершинные шпоры удалены от основания голени на $\frac{3}{5}$ ее длины. Длина лапки составляет $\frac{3}{4}$ длины голени. В гениталиях апофизы не развиты.

Размеры в мм: длина переднего крыла — 1,9.

Сравнение. От *A. mirabilis* sp. nov. отличается почти вдвое меньшими размерами.

Замечание. Принадлежность описываемого вида к чешуекрылым подтверждается отпечатками фрагментов чешуйчатого покрова крыльев.

ПОДОТРЯД PAPILIONINA LAICHARTING, 1781

FAMILIAE INCERTAE

Род *Protolepis* Kozlov, gen. nov.

Название рода от *protos* греч. — первоначальный и *lepis* греч. — чешуйка.

Типовой вид — *P. cuprealata* sp. nov.

Диагноз. Голова с густым покровом из волосковидных чешуек. Хоботок короткий, спирально закрученный. Челюстные щупики рудиментарные, двух- или трехчлениковые. Губные щупики крупные, по-видимому, трехчлениковые; длина апикального членика в 1,5 раза меньше максимального диаметра глаза. Усики длинные, не короче $\frac{7}{8}$ длины переднего крыла. Гениталии самки с удлинёнными анальными сосочками, без длинных апофизов.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех ископаемых родов юрского и мелового возраста отличается наличием хоботка и очень длинными усиками; от эоценового *Electromeessia* Kozlov, имеющего длинные усики, отличается редукцией челюстных щупиков. Сравнение с современными родами затруднено.

Замечание. Принадлежность описываемого рода к отряду чешуекрылых однозначно определяется наличием на крыльях плотного чешуйчатого покрова. Наличие хоботка, рудиментарность челюстных щупиков, развитие у самки короткого вторичного яйцеклада с четко выраженными анальными сосочками позволяют предварительно отнести *P. cuprealata* к дитризмным чешуекрылым (подотряд Papilionina), сблизив его по косвенным признакам с архаичными представителями типеоидного комплекса. Невозможность наблюдать важные диагностические признаки не позволяет отнести описываемый род к какому-либо определенному семейству, однако нахождение дитризмного чешуекрылого в отложениях верхней юры представляет значительный интерес. Оно подтверждает, в частности, обоснованную сравнительно-морфологическими материалами гипотезу о глубокой древности подотряда Papilionina [3].

Protolepis cuprealata Kozlov, sp. nov.

Название вида от *cupreus* лат. — медный и *alatus* лат. — крылатый.

Голотип — ПИН, № 2066/3564, прямой отпечаток; Казахская ССР, Чимкентская обл., Чаянский р-н, местонахождение Аулиэ близ д. Михайловка; верхняя юра (оксфорд — кимеридж), карабастауская свита.

Описание (рис. 1, д). Самка. Голова широкая, длина члеников усика примерно равна их диаметру. Апикальные членики губных щупиков к вершине заострены; предыдущие к вершине расширены, с пучками волосковидных чешуек. Голени передних ног на $\frac{1}{4}$ короче бедер; эпифиз, по-видимому, отсутствует. Передние крылья удлинённо-овальные, задние с заостренными вершинами; жилкование неизвестно.

Размеры в мм: длина переднего крыла — 4,6.

З а м е ч а н и е. Форма крыльев может быть установлена лишь приблизительно, поскольку их отпечатки налегают друг на друга.

Род *Karataunia* Kozlov, gen. nov.

Название рода от хребта Каратау.

Типовой вид — *K. lapidaria* sp. nov.

Д и а г н о з. Очень мелкие бабочки с удлинено-овальными крыльями. В передних крыльях медиальный ствол редуцирован; радиокубитальная ячейка очень узкая, ее вершина почти достигает $\frac{3}{4}$ длины переднего крыла; M_2 и M_3 на стебле, R_1 выходит на костальный край крыла на середине его длины.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. От всех юрских и меловых родов чешуекрылых отличается высокой специализацией жилкования суженных передних крыльев, в первую очередь расположением жилок M_2 и M_3 на общем стебле. Сходное расположение жилок наблюдается у представителей семейств Elachistidae, Gracillariidae, Tischeriidae и др.

З а м е ч а н и е. Принадлежность *Karataunia* к отряду чешуекрылых определена на основании анализа жилкования переднего крыла; насколько нам известно, у ручейников такой тип жилкования не встречается. Гомологизация отчетливо просматривающихся овальных структур на втором брюшном сегменте не ясна.

Karataunia lapidaria Kozlov, sp. nov.

Название вида от *lapidarius* лат. — высеченный на камне.

Г о л о т и п — ПИН, № 2066/3461, 3453, прямой и обратный отпечатки; Казахская ССР, Чимкентская обл., Чаянский р-н, местонахождение Аулиэ близ д. Михайловка; верхняя юра (оксфорд — кимеридж), карабастауская свита.

О п и с а н и е (рис. 1, e). Позади округлых фасеточных глаз развиты простые глазки. Усики не короче половины длины передних крыльев. В передних крыльях R_1 выходит на костальный край сразу за его серединой; CuP немного не доходит до $\frac{2}{3}$ длины заднего края. В задних крыльях жилки, выходящие на вершину крыла, свободные.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла — 2,8.

З а м е ч а н и е. Просматривающаяся на границе головы с грудью симметричная структура, возможно, представляет собой тазики грудных ног.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 197 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 165).
2. Козлов М. В. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 16–69.
3. Стекольников А. А. Сравнительная морфология брюшного отдела чешуекрылых (скелетно-мышечная система): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1987. 31 с.
4. Kristensen N. P., Nielsen E. S. A new subfamily of micropterigid moths from South America. A contribution to the morphology and phylogeny of the Micropterigidae, with a generic catalogue of the family (Lepidoptera, Zeugloptera) // Steenstrupia. 1979. V. 5. № 7. P. 69–147.
5. Skalski A. W. A new lower cretaceous Lepidoptera (Homoneura) // Bull. Polish Acad. Sci. Biol. Sci. 1984. V. 32. № 11/12. P. 389–392.

Всесоюзный научно-исследовательский институт защиты растений, Ленинград

Поступила в редакцию
25.V.1988

УДК 565.752:551.762/3 (517+571)

© 1989 г.

БЕНГЕРЕК П.

НОВЫЕ ВИДЫ МЕЗОЗОЙСКИХ ТЛЕЙ (SHAPOSHNIKOVIIDAE, HOMOPTERA)

Описывается новое подсемейство Szelegiewiczziinae с новыми родами и видами из нижнего мела Забайкалья (*Tinaphis laticubitus*, *Brimaphis certa*, *B. similis*, *Xenophis viticulata*), Монголии (*Brimaphis abdita*, *Seriaphis versa*) и из средней юры Средней Сибири (*Tinaphis sibirica*). Приводится определительная таблица всех родов и видов семейства, включая ранее описанные *Shaposhnikovia electri* Kononova (сантон Таймыра) и *Szelegiewiczzia maculata* Shap. из нижнего мела Забайкалья.

Семейство Shaposhnikoviidae было установлено Э. Л. Кононовой [4] по единственному роду и виду *Shaposhnikovia electri* Kononova из позднемеловых смол Таймыра. Г. Х. Шапошниковым в 1985 г. был описан род *Szelegiewiczzia* из нижнего мела Забайкалья без определения его таксономической принадлежности [7]. Дальнейшее изучение коллекции ископаемых тлей из нижнего мела Забайкалья и Монголии, хранящейся в Палеонтологическом институте АН СССР, позволило описать новые таксоны и объединить их вместе с упомянутыми выше в одно семейство Shaposhnikoviidae. Обнаруженные различия в строении ринарий между *Shaposhnikovia* и более древними представителями семейства делают необходимым выделение последних в отдельное подсемейство Szelegiewiczziinae. Особый интерес представляет находка *Tinaphis sibirica* в средней юре Средней Сибири, крылья этого вида настолько продвинуты, что могли бы принадлежать виду из какой-либо современной группы. Это самая древняя находка несомненной тли, не считая *Triassoaphis cubitus* Evans из позднего триаса Австралии [5], принадлежность которой к тлям сомнительна [6].

СЕМЕЙСТВО SHAPOSHNIKOVIIDAE KONONOVA, 1976

Таблица для определения родов и видов

- 1(8) М ветвится 2 раза
- 2(3) Общий ствол Sc+R+M только в 1,3 раза длиннее птеростигмы; ствол M_{1+2} очень короткий, в 6–7 раз короче ствола М. На тергитах брюшка круглые склеротизованные бляшки (рис. 1, а) *Szelegiewiczzia maculata* Shap.
- 3(2) Общий ствол Sc+R+M в 2 раза длиннее птеростигмы; стволы М и M_{1+2} почти равной длины. На тергитах брюшка нет круглых, склеротизованных бляшек.
- 4(5) Птеростигма очень длинная, узкая, ее длина в 4,2 раза превышает наибольшую ширину, задний край птеростигмы в апикальной части с заметным перегибом. Усики с кольцевыми ринариями . . . *Shaposhnikovia electri* Kononova
- 5(4) Птеростигма длинная, широкая, ее длина не больше чем в 3,2 раза превышает наибольшую ширину, задний край птеростигмы в апикальной части без перегиба (рис. 1, б–г). Усики с поперечными рядами мелких эллиптических ринарий (рис. 2, б) *Tinaphis* gen. nov.
- 6(7) Передний край птеростигмы в апикальной части с заметным перегибом, М отходит от проксимальной части птеростигмы (рис. 1, е, г) *Tinaphis sibirica* sp. nov.
- 7(6) Передний край птеростигмы в апикальной части без перегиба, М отходит у основания птеростигмы (рис. 1, б) *Tinaphis laticubitus* sp. nov.
- 8(1) М ветвится 1 раз.
- 9(10) Птеростигма очень длинная, узкая, ее длина в 4,2 раза превышает наибольшую ширину, М отходит от проксимальной части птеростигмы (рис. 5, б). Усики пятичлениковые (рис. 2, ж) . . . *Xenophis viticulata* gen. et sp. nov.
- 10(9) Птеростигма широкая, ее длина только в 2–3 раза превышает наибольшую ширину, М отходит у основания птеростигмы. Усики в известных случаях семичлениковые.
- 11(12) Птеростигма очень короткая и широкая, ее длина только в 2 раза превышает

- ет наибольшую ширину. Тергиты брюшка превращены в склеротизованные пластинки, разделенные по середине швом (рис. 5, а) *Seriaphis versa* gen. et sp. nov.
- 12(11) Длина птеростигмы не менее чем в 2,5 раза превышает ее наибольшую ширину. Тергиты брюшка лишь с округлыми склеротизованными бляшками (рис. 3) *Brimaphis* gen. nov.
- 13(14) Ствол М длиннее M_{1+2} . Ринарии в виде коротких эллипсов (рис. 3, з) *Brimaphis abdita* sp. nov.
- 14(13) Ствол М короче M_{1+2} . Ринарии в виде вытянутых эллипсов (рис. 3, а-в)
- 15(16) Длина крыла не больше чем 2000 мкм *Brimaphis similis* sp. nov.
- 16(15) Длина крыльев 2700–3000 мкм *Brimaphis certa* sp. nov.

ПОДСЕМЕЙСТВО SZELEGIEWICZIINAE WEGIEREK, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Усики семичлениковые, редко пятичлениковые (рис. 2). Последний членик без шпика или с очень коротким шпиком, нерезко отделенным от основания. Ринарии мелкие, эллиптические, образуют поперечные ряды. На передних крыльях ScA_1 и ScA_2 отходят от общего ствола $Sc+R+M$ на большом расстоянии, приблизительно равном длине ScA_2 . Жилка М с двумя или тремя ветвями, отходит от основания птеростигмы или ее проксимальной части. Rs отходит дистальнее середины птеростигмы. Брюшко слабо склеротизованное, нередко на тергитах имеются склеротизованные круглые бляшки с отверстием в середине — вероятно, железы (рис. 1, а; 2, а, з), редко тергиты брюшка жесткие, образуют пластинки с срединным продольным швом (рис. 5, а). Развита небольшая яйцеклад.

Состав. *Szelegiewiczzia* Shaposhnikov, 1985 и четыре описываемые ниже рода из средней юры и нижнего мела Азии.

Сравнение. От *Shaposhnikoviinae* легко отличается прежде всего по строению ринарий. У *Shaposhnikovia* усики с кольцевыми ринариями, у *Szelegiewiczziinae*, как у большинства других юрских и раннемеловых тлей, ринарии мелкие, эллиптические, образуют поперечные ряды. На тергитах брюшка у *Szelegiewiczziinae* часто имеются склеротизованные круглые бляшки, редко тергиты брюшка превращены в жесткие пластинки, но никогда, даже когда брюшко слабо склеротизованное, кутикула не образует ячеистых структур, как у *Shaposhnikovia*.

Замечание. Сходная форма, общий план строения крыльев и семичлениковые в большинстве случаев усики позволяют объединить *Szelegiewiczziinae* и *Shaposhnikovia* в одно семейство. Аналогичные свойственным *Shaposhnikoviinae* различия в строении ринарий описаны между родами *Ellinaphis* и *Annulaphis* из позднемелового семейства тлей *Palaeoaphididae* [4], что подтверждает возможность такого объединения.

Род *Tinaphis* Wegierek, gen. nov.

Название рода от *tinis* греч. — какой-нибудь и рода *Aphis*.

Типовой вид — *T. laticubitus* sp. nov.

Диагноз. Усики семичлениковые. Общий ствол $Sc+R+M$ в 2 раза длиннее птеростигмы, М с тремя ветвями отходит от основания птеростигмы или ее проксимальной части. Брюшко слабо склеротизованное, без склеротизованных бляшек или пластинок.

Видовой состав. Типовой вид и, возможно, *T. sibirica* sp. nov. из средней юры Красноярского края.

Tinaphis laticubitus Wegierek, sp. nov.

Табл. III, фиг. 5 (см. вклейку)

Название вида от *latus* лат. — широкий и *cubitus* лат. — кубитальная жилка.

Голотип — ПИН, № 4210/2849, прямой отпечаток крылатой тли удовлетворительной сохранности (правое крыло смятое, левый усик сохранился только фрагментарно); Забайкалье, р. Витим, урочище Байсанжирский мел, неокон, заинская свита, слой 35 [2].

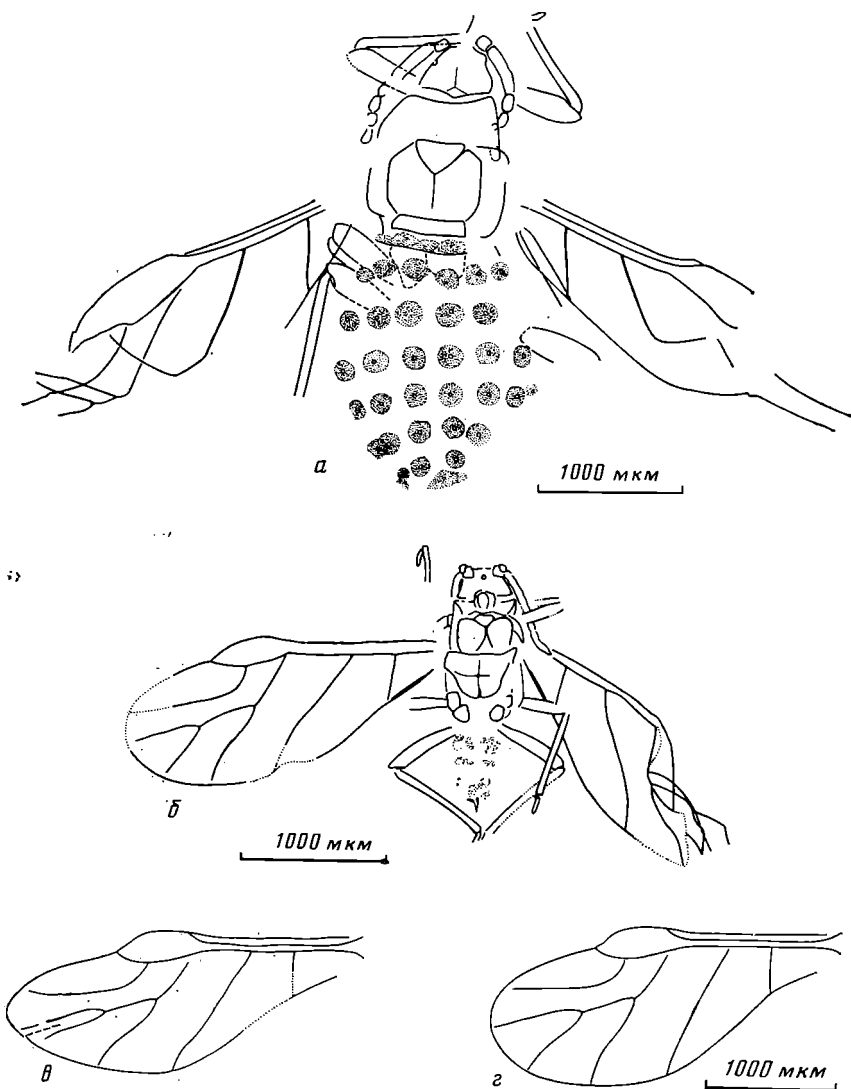


Рис. 1. Представители подсемейства Szelegiewiczziinae subfam. nov: а — *Szelegiewiczzia maculata* Shaposhnikov; голотип № 3064/2247; местонахождение Байса; нижний мел; б — *Tinaphis laticubitus* sp. nov.; голотип № 4210/2849; в, г — *T. sibirica* sp. nov.: в — голотип, № 1255/990; г — реконструкция крыла

Описание (рис. 1, б; 2, б). Усики тонкие, длина III членика в 5,3 раза превышает его ширину. Последний членик на вершине заострен. Ринарии в виде мелких эллипсов, по пять ринарий в ряду на вентральной стороне усика (строение дорсальной стороны неизвестно). Птеростигма длинная, широкая, в апикальной части постепенно сужается, ее длина в 3,2 раза превышает наибольшую ширину. Расстояние между основаниями жилок SuA_1 и SuA_2 равно 1,1–1,2 длины SuA_2 . Жилка М отходит у основания птеростигмы, длина M_{1+2} приблизительно равна длине ствола М. Жилка Rs отходит немного дистальнее середины птеростигмы, сильно изогнута в основании. На конце брюшка имеются образования, напоминающие створки яйцекада.

Размеры, мкм: голотип № 4210/2849 — длина тела — 1700, длина переднего крыла — 2300, ширина — 990; длина усика — 670, его III членика — 280; длина средней голени — 620, лапки — 140, заднего бедра — 540, голени — 720.

Материал. Голотип.

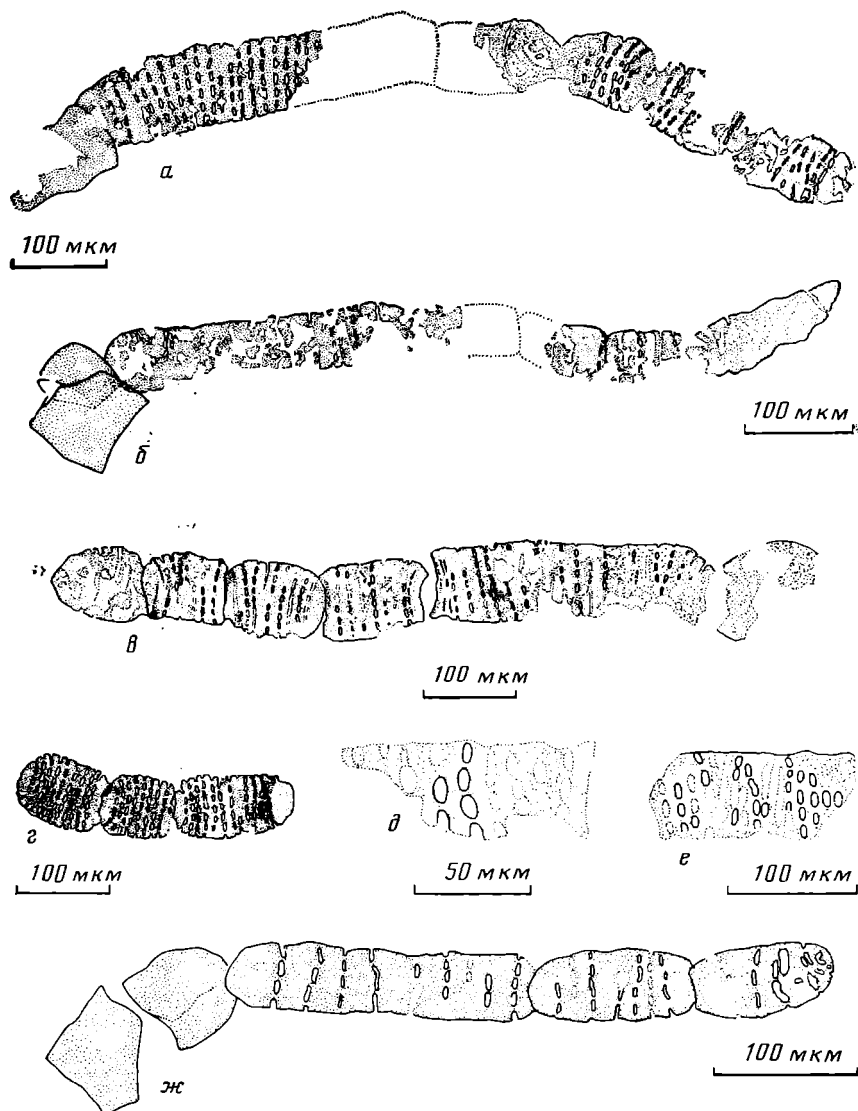


Рис. 2. Усики представителей подсемейства Szelegiewiczziinae subfam. nov.: а — *Szelegiewiczzia maculata* Shaposhnikov; голотип № 3064/2247; местонахождение Байса; нижний мел; б — *Tinaphis laticubitus* sp. nov.; голотип № 4210/2849; в — *Brimaphis certa* sp. nov.; голотип № 4210/2628; г — *B. similis* sp. nov.; голотип № 3064/5045, V–VII членики правого усика; д — *B. abdita* sp. nov.; голотип № 3559/7402, фрагмент усика; е — *Seriaphis versa* sp. nov.; голотип № 3559/4592, фрагмент III членика усика; ж — *Xenoaphis viticulata* sp. nov.; голотип № 4210/2539

Tinaphis sibirica Wegierek, sp. nov.

Табл. III, фиг. 6

Голотип — ПИН, № 1255/990, прямой и обратный отпечатки крыла тли неплохой сохранности (крыло в апикальной части смято); Красноярский край, Емельяновский р-н, левый берег Енисея ниже с. Кубеково; средняя юра, итатская свита [3].

Описание (рис. 1, в, г). Птеростигма с оттянутой вершиной, ее передний край в апикальной части с перегибом, длина птеростигмы в 3 раза превышает ее наибольшую ширину. Расстояние между основаниями SuA_1 и SuA_2 равно 1,5 длины SuA_2 . Жилка М отходит от проксимальной части птеростигмы, длина M_{1+2} приблизительно равна длине ствола М. Жилка Rs отходит дистальнее середины птеростигмы, сильно изогнута в основании.

Размеры, мкм: голотип № 1255/990 — длина крыла — 2700, ширина 1000.

З а м е ч а н и е. В связи с наличием в материале только крыльев принадлежность к роду не может считаться вполне достоверной.

М а т е р и а л. Голотип и паратип № 1255/991, крыло без проксимальной части из того же местонахождения.

Род *Brimaphis* Wegierek, gen. nov.

Название рода от *brime* греч.— сила, прочность и рода *Aphis*.

Типовой вид — *B. certa* sp. nov.

Д и а г н о з. Усики семичлениковые. Общий ствол Sc+R+M в 2,5 раза и более длиннее птеростигмы, M с двумя ветвями, отходит от основания птеростигмы. Тергит брюшка с круглыми склеротизованными бляшками — железами.

Видовой состав. Три описываемые ниже вида.

Brimaphis certa Wegierek, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3

Название вида от *certus* лат.— истинный.

Голотип — ПИН, № 4210/2628, прямой и обратный отпечатки крылатой тли неплохой сохранности (левое крыло смято, усики неполные); Забайкалье, р. Витим, урочище Байса; нижний мел, неоком, заинская свита, слой 4 [2].

О п и с а н и е (рис. 2, в; 3, а). Усики толстые, длина III членика в 3,6 раза превышает его ширину. Последний членик на вершине закруглен. Ринарии в виде вытянутых эллипсов, образуют неполные поперечные ряды: на III членике 22—25 таких рядов, по 12—16 ринарий в каждом, на IV, V и VI члениках — 8—9 рядов, по 14—16 ринарий. Ринарии находятся также и на последнем членике. Крылья мощные, птеростигма длинная, широкая, ее длина в 3 раза превышает наибольшую ширину. Расстояние между основаниями CuA_1 и CuA_2 равно 1—1,15 длины CuA_2 . Ствол M короче M_{1+2} . Жилка Rs отходит дистальнее середины птеростигмы, изогнута в основании.

Р а з м е р ы, мкм: голотип № 4210/2628 — длина переднего крыла — 3000, ширина — 1400; длина усика — 820, его члеников: III — 300, IV — 120, V — 100, VI — 85, VII — 100; среднего бедра — 510, задней голени — 830; диаметр желез на брюшке — 130—140, диаметр отверстия в железах — 14—20; паратип № 4210/2839 — длина переднего крыла — 2800, ширина — 1100.

М а т е р и а л. Голотип, паратип № 3064/2292 — обратный отпечаток крылатой тли плохой сохранности (слой 31) и паратип № 4210/2839 — прямой и обратный отпечатки переднего крыла (слой 35) из того же местонахождения.

Brimaphis similis Wegierek, sp. nov.

Табл. III, фиг. 4

Название вида *similis* лат.— подобный.

Голотип — ПИН, № 3064/5045 (5035), прямой и обратный отпечатки тли довольно плохой сохранности (смятые крылья, усики разорванные на фрагменты, брюшко смято); Забайкалье, р. Витим, урочище Байса; нижний мел, неоком, заинская свита, слой 31 [2].

О п и с а н и е (рис. 2, г; 3, б, в). Шип короткий, на вершине закруглен, нерезко отделен от основания VII членика усика. Ринарии в виде вытянутых эллипсов, на III членике 22—25 поперечных рядов, по 12—14 ринарий в ряду, на IV членике 10 рядов, на V — 10—13 рядов, по 12—14 ринарий, на VI членике — 9 рядов, по 12—14 ринарий, а на VII членике — 11—12 рядов, по 6—7 ринарий на видимой по отпечатку половине

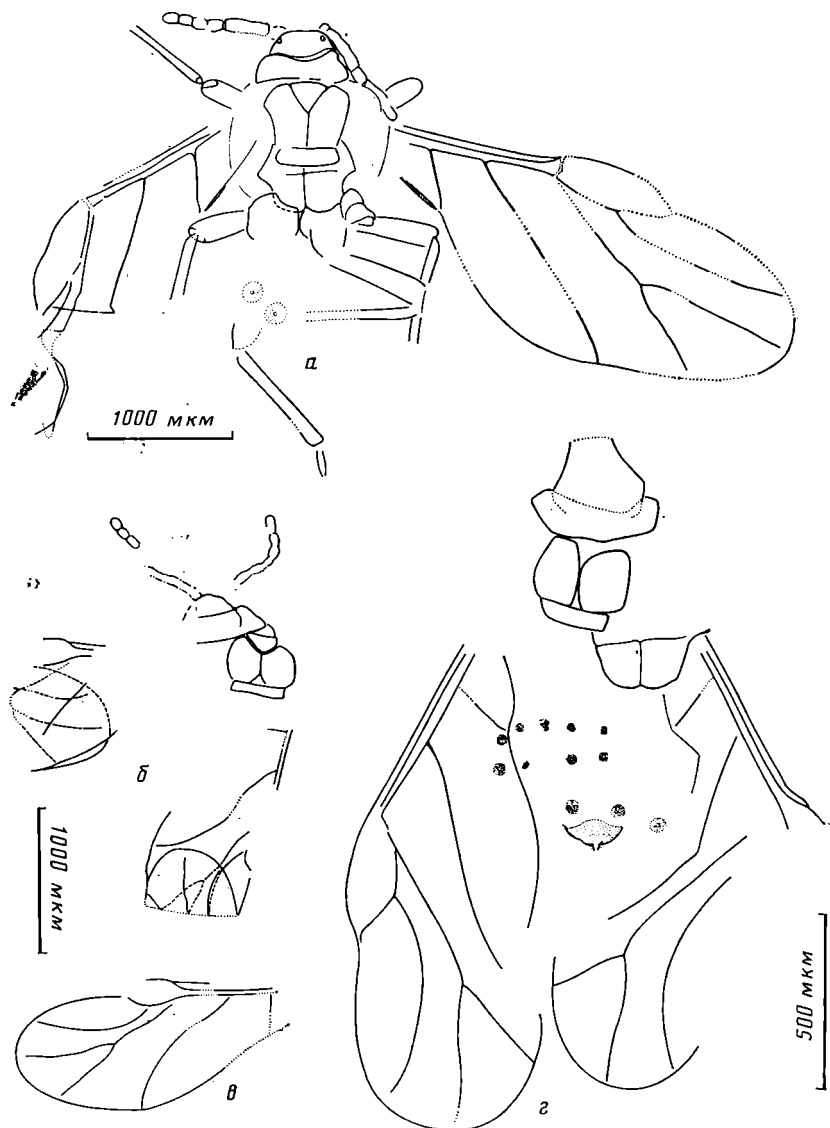


Рис. 3. Представители рода *Brimaphis* gen. nov.: а — *B. certa* sp. nov.; голотип № 4210/2628; б, в — *B. similis* sp. nov.; б — голотип № 3064/5045; в — реконструкция крыла; г — *B. abdita* sp. nov.; голотип № 3559/7402

ряда. CuA_1 и CuA_2 отходят от ствола $Sc+R+M$ на расстоянии, приблизительно равном длине CuA_2 . Ствол M короче M_{1+2} . Жилка Rs начинается дистальнее середины птеростигмы, плавно изогнута в основании.

Размеры, мкм: голотип № 3064/5045 — длина переднего крыла — 2000, ширина — 880; длина члеников правого усика: V — 130, VI — 80, VII — 90.

Материал. Голотип.

Brimaphis abdita Wegierek, sp. nov.

Табл. III, фиг. 2

Название вида от *abditus* лат. — удаленный.

Голотип — ПИН, № 3559/7402 (7288), прямой и обратный отпечатки крылатой тли удовлетворительной сохранности, но от усика сохранился только небольшой фрагмент; МНР, Баян-Хонгорский аймак, 8 км южнее оз. Бон-Цаган-Нур; нижний мел.

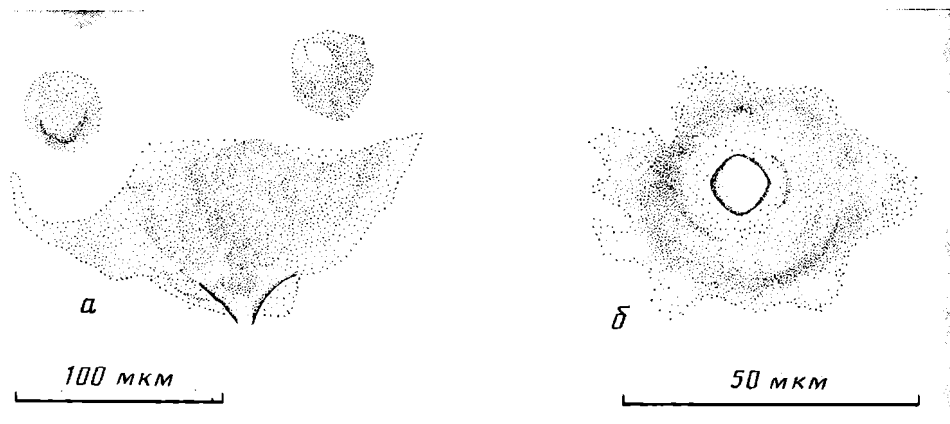


Рис. 4. *Brimaphis abdita* sp. nov.; голотип № 3559/7402: а — конец брюшка, б — бляшка

Описание (рис. 2, б; 3, г; 4). Ринарии в виде коротких эллипсов образуют поперечные ряды. Птеростигма короткая и широкая, ее длина только в 2,5 раза превышает наибольшую ширину. Расстояние между CuA_1 и CuA_2 равно длине CuA_2 . Ствол М длиннее M_{1+2} . Жилка Rs отходит немного дистальнее середины птеростигмы, плавно изогнута в основании. На брюшке шесть продольных рядов круглых, склеротизованных бляшек. Конец брюшка сильно склеротизован, детали его строения не ясны, возможно, имеется яйцеклад (рис. 4).

Размеры, мкм: голотип № 3559/7402 — длина тела 1200; длина переднего крыла — 1500, ширина — 680; диаметр желез на брюшке — 40–45, диаметр отверстия в железах — 8–11.

Материал. Голотип.

Род *Sepiaphis* Wegierek, gen. nov.

Название рода от *sepion* греч. — скорлупа и рода *Aphis*.

Типовой вид — *S. versa* sp. nov.

Диагноз. Усики, вероятно, семичлениковые. Общий ствол $Sc+R+M$ в 2 раза длиннее птеростигмы. М с двумя ветвями, отходит от основания птеростигмы. Тергиты брюшка превращены в склеротизованные пластинки с срединным продольным швом.

Видовой состав. Типовой вид.

Sepiaphis versa Wegierek, sp. nov.

Табл. III, фиг. 8

Название вида *versus* лат. — повернутый.

Голотип — ПИН, № 3559/4592, обратный отпечаток крылатой тли не очень хорошей сохранности (смято одно крыло, другое сохранилось только фрагментарно, сохранился только один неполный усик); МНР, Баян-Хонгорский аймак, 8 км южнее оз. Бон-Цаган-Нур; нижний мел.

Описание (рис. 2, е; 5, а). Ринарии в виде коротких эллипсов, образуют поперечные ряды, включающие на видной половине III членика усика по пять ринарий в ряду. Птеростигма короткая и широкая, ее длина только в 1,8 раза превышает наибольшую ширину. Расстояние между основаниями CuA_1 и CuA_2 равны длине CuA_2 . Жилка Rs отходит немного дистальнее середины птеростигмы, плавно изогнута в основании.

Размеры, мкм: голотип № 3559/4592 — длина тела — 1500; длина переднего крыла — 1900; длина переднего бедра — 360, голени — 520.

Материал. Голотип.

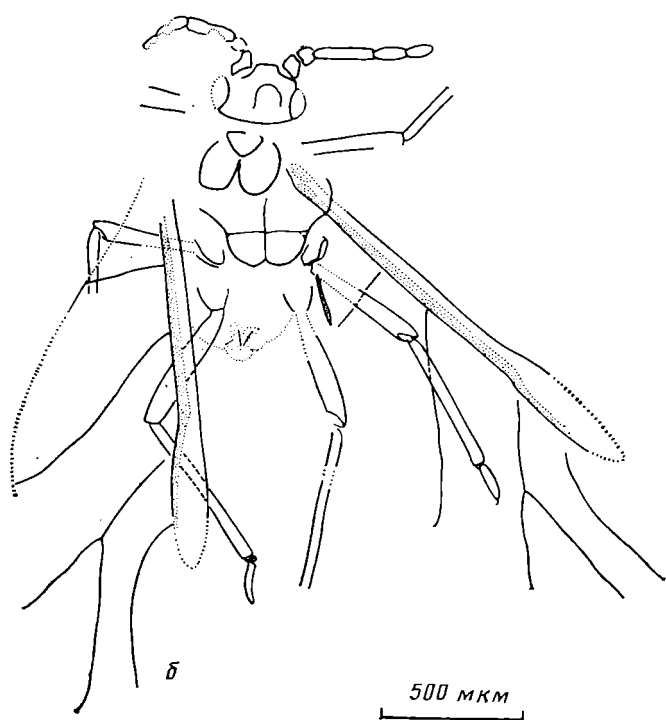


Рис. 5. Представители подсемейства Szelegiewiczziinae subfam. nov.: *a* — *Sepiaphis versa* sp. nov.; голотип № 3559/4592; *б* — *Xenoaphis viticulata* sp. nov.; голотип № 4210/2539

Род *Xenoaphis* Wegierek, gen. nov.

Название рода *xenos* греч. — чужой и рода *Aphis*.

Типовой вид — *X. viticulata* sp. nov.

Диагноз. Усики пятичлениковые. Общий ствол $Sc+R+M$ в 2 раза длиннее птеростигмы. М с двумя ветвями, отходит от проксимальной части птеростигмы. Тергиты брюшка несклеротизованные.

Видовой состав. Типовой вид.

Название вида от *viticula* лат. — усик.

Голотип — ПИН, № 4210/2539, прямой и обратный отпечатки крылатой тли неплохой сохранности (один из усиков сохранился только фрагментарно); Забайкалье, р. Витим, урочище Байса; нижний мел, неокон, зазинская свита, слой 2 [2]).

Описание (рис. 2, ж; 5, б). Усики относительно толстые, длина III членика в 4,4 раза превышает его ширину. Шпиц отсутствует, последний членик на вершине закруглен. Ринарии в виде вытянутых, широко закругленных эллипсов, образуют поперечные ряды. Возможно, что не все ряды полные, замкнутые, на III членике усика только 9 поперечных рядов, по 8 ринарий в полном ряду, на IV членике — 7 рядов, на V, явно последнем членике усика, ринарии развиты только в его апикальной части, где они частично слиты между собой (рис. 2, ж). Птеростигма очень длинная, узкая, ее длина в 4,2 раза превышает наибольшую ширину. Расстояние между основаниями SuA_1 и SuA_2 равно 1,2 длины SuA_2 . Жилка Rs отходит намного дистальнее середины птеростигмы, плавно изогнута в основании. На I членике задней лапки видны основания двух волосков. На конце брюшка имеется образование, напоминающее яйцеклад.

Размеры, мкм: голотип № 4210/2539 — длина тела — 1000, длина переднего крыла — 1800, ширина — 700; длина члеников усика: I — 70, II — 70, III — 210, IV — 110, V — 100; длина среднего бедра — 410, голени — 540, лапки — 140; длина задней голени — 610, лапки — 160.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кононова Э. Л. Позднемеловые вымершие семейства тлей // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 117–126.
2. Мартинсон Г. Г. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии // Тр. Байкальской лимнол. станции. М. — Л., 1961. Т. 19. 332 с.
3. Саханова Н. С., Ильина В. И., Тесленко Ю. В. Капско-Ачинский бассейн. Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М., 1985. С. 18–24. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 213).
4. Шапошников Г. Х. Позднеюрские и раннемеловые тли // Палеонтол. журн. 1979. № 4. С. 66–78.
5. Evans J. W. Paleozoic and Mesozoic Hemiptera (Insecta) // Austr. J. Zool. 1956. V. 4. P. 165–258.
6. Heie O. E. Morphology and phylogeny of some Mesozoic aphids (Insecta, Hemiptera) // Ent. scand. 1981. Suppl. 15. P. 401–445.
7. Shaposhnikov G. Ch. The main features of the evolution aphids // Evolution and biosystematics of aphids. Internat. Aphidol. Symp. at Jablonna, 1981. Wrocław: Ossolineum, 1985. P. 19–99.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
12.XII.1988

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Szelegiewiczia maculata* Shaposhnikov; голотип № 3064/2247: 1а — общий вид (×16), 1б — фрагмент III членика усика (×210); местонахождение Байса; нижний мел.

Фиг. 2. *Brimaphis abdita* sp. nov.; голотип № 3559/7402 (×29).

Фиг. 3. *Brimaphis certa* sp. nov.; голотип № 4210/2628 (×15).

Фиг. 4. *Brimaphis similis* sp. nov.; голотип № 3064/5045: 4а — общий вид (×18), 4б — V–VII членики усика (×106).

Фиг. 5. *Tinaphis laticubitus* sp. nov.; голотип № 4210/2849 (×17).

Фиг. 6. *Tinaphis sibirica* sp. nov.; голотип № 1255/990 (×20).

Фиг. 7. *Xenoaphis viticulata* sp. nov.; голотип № 4210/2539: 7а — общий вид (×25); 7б — усик (×138).

Фиг. 8. *Seriaphis versa* sp. nov.; голотип № 3559/4592 (×20).

УДК 56.463

© 1989 г.

ШИШКИН М. А.

О СТРОЕНИИ ПОЗВОНКОВ У КИСТЕПЕРЫХ-РИПИДИСТЕЙ

В позвонках ископаемых кистеперых-рипидистей комплекс невральная дуга – плевроцентр с одной стороны и гипоцентр – с другой могли объединяться в функциональные метамеры двумя альтернативными способами. Большинству рипидистей были свойственны внутрисегментальные позвонки апсидоспондиального или моноспондиального типа, включавшие гипоцентр сзади и связанные с двумя последовательными миосептами. В апсидоспондиальных линиях, приобретших двухголовчатые ребра, эти первичные метамеры были ресегментированы в моносептальные позвонки с гипоцентром спереди. Представление о развитии у рипидистей моноспондиллии на этой основе не имеет доказательств.

Вопрос о составе функциональных метамеров осевого скелета у ископаемых рипидистей является предметом перешедших разногласий. Как известно, у этих рыб существовало два основных типа таких структур. В первом, апсидоспондиальном типе (рис. 1, а, б, в), каждый позвонок помимо невральной дуги включает дорсальный и вентральный перихордальные элементы (полуцентры), часто разделенные на правый и левый антимеры и соответствующие, по мнению большинства исследователей, плевроцентру и гипоцентру примитивных диплоспондиальных амфибий (лабиринтодоптов). Напротив, в моноспондиальном («голоспондиальном») типе¹ каждой невральной дуге соответствует одно кольцевидное циркумхордальное окостенение (рис. 1, г). В первом случае дискуссионным является вопрос, в каком порядке полуцентры и их дуги объединяются в функциональные единицы, соответствующие сложным позвонкам; во втором же неясен как состав единого центра, так и его соотношения с дугой. Кроме того, возникают разногласия при попытках соотнести отдельные элементы позвонка крессоптеригий с частями эмбрионального сегмента (склеротома), а также дискутируется вопрос о правомочности описания этих элементов в терминах аркуальной теории Г. Гадова [7]. Все эти вопросы приобретают особое значение в связи с проблемой эволюции осевого скелета у тетраподных потомков крессоптеригий. Нередко полагают, что в целом строение позвонков у рипидистей охватывает так много частных вариантов, что среди них можно подобрать желаемое обоснование практически для любой теории происхождения позвонков у тетрапод [12, 15]. Необходимо оценить, насколько правомочно это утверждение.

Прежде чем перейти к оценке различных точек зрения, целесообразно указать основные морфологические маркеры, позволяющие судить о положении тел позвонков у примитивных ископаемых позвоночных по отношению к границам эмбриональных осевых сегментов, а также о способе интеграции исходных элементов апсидоспондиального позвонка в функциональные единицы.

Межсегментальные границы устанавливаются наиболее отчетливо по расположению следов поперечных миосепт (к которым относятся и следы реберных прикреплений), а также по отпечаткам межсегментальных артерий, поднимавшихся от дорсальной аорты позади каждой миосепты.

¹ Принятое в литературе обозначение метамеров этого типа как голоспондиальных нам представляется неоправданным, так как указанный термин первоначально был введен для тел позвонков, образованных слиянием гипоцентра с позадилежащим плевроцентром [9], т. е. имеющих вполне определенный состав.

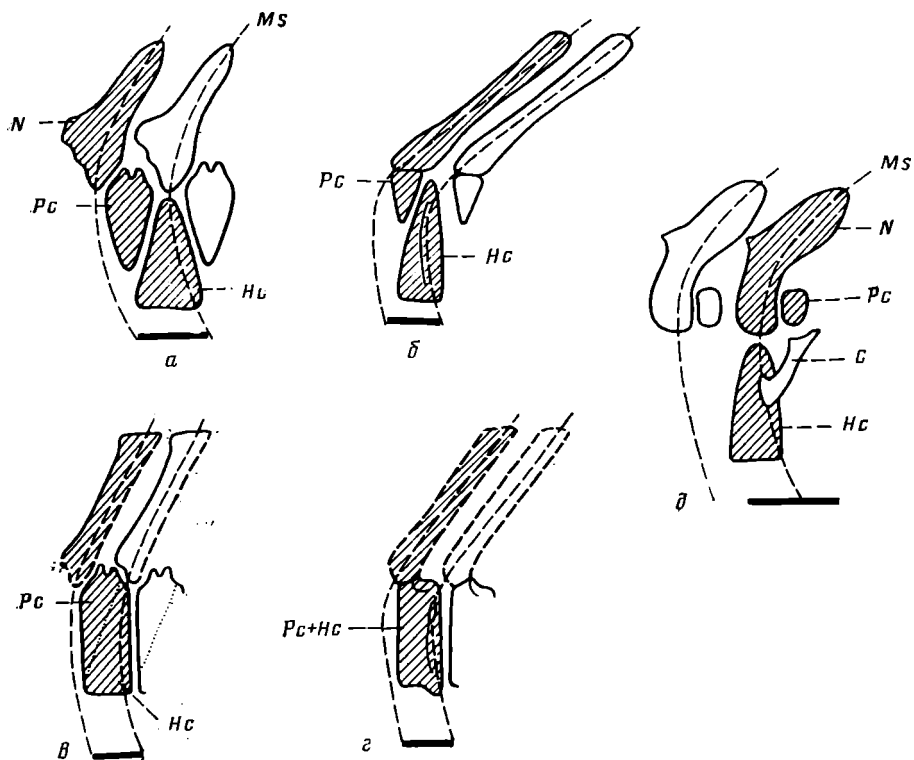


Рис. 1. Внутрисегментальный (а-г) и ресегментированный (д) типы функциональных метамеров осевого скелета у рипидистий: а — *Osteolepis*, б — *Lohsania*, в — *Thursius*, г — *Ectosteorhachis*, д — *Eusthenopteron* (а, в, д — компиляции по С. Эндрюсу и Т. Вестолду, 1970; б, г — компиляции по К. Томсону и П. Вогну, 1968; соотношения невральная дуга, тела позвонка и миосенты исправлены). Обозначения: жирная линия соответствует протяжению метамера, пунктиры — положению поперечных миосент. С — ребро, Нс — гипоцентр, Мс — миосепта, N — невральная дуга, Pc — плевроцентр

Все эти структуры, включая и реберные парапофизы, у апсидоспондильных кроссоптеригий обнаруживаются обычно в задней части вентрального полуцентра, а у моноспондильных форм — в задней части единого центра. Уровень середины эмбрионального сегмента приблизительно маркируется у позвоночных положением вентрального корешка сегментального нерва, который у апсидоспондильных кроссоптеригий часто оставлял след на верхней поверхности дорсального полуцентра.

Эталонем апсидоспондильной структуры позвонков у кроссоптеригий может служить осевой скелет сравнительно хорошо изученного позднедевонского *Eusthenopteron*, у которого невральные дуги располагаются над парными гипоцентрами, а плевроцентры представляют собой небольшие дорсальные окостенения, примыкающие к основаниям дуг сзади (рис. 1, д). Указанная гомологизация обоих элементов центра, первоначально вызывавшая в отношении кроссоптеригий много сомнений [10, 16, 17], в настоящее время продолжает оспариваться, по-видимому, только Ярвиком [11]. Принимая аркуальную теорию и опираясь на расположение у *Eusthenopteron* межсегментальной артерии на боковой поверхности вентрального полуцентра, этот автор интерпретировал последний элемент как результат слияния переднего *basiventrals* и заднего *inter-ventrals*. Тем самым подразумевалось его происхождение из прилегающих половин двух соседних склеротомов, т. е. соответствие его гастропцентру амниот [11, 18]. Верхний полуцентр, интерпретированный как *interdorsal*, был первоначально описан [10] как не-перихордальная структура, лежащая целиком на уровне спинного мозга (и несущая вырезки для дорсального и вентрального корешков сегментального нерва).

Поэтому был сделан вывод, что он соответствует *intercalare* у молодых особей *Amia*, а не плевроцентру лабиринтодонтов. Позднее этот элемент был вдобавок сопоставлен с так называемым «вторичным центром» амниот, т. е. с основанием невральнй дуги, разрастающимся у них поверх тела позвонка [14].

Выводы Ярвика в отношении гомологии верхнего полуцентра у *Eusthenopteron* в большой мере предопределили направление дальнейшей дискуссии о природе позвонков у рипидистий. Дело в том, что *intercalare* в позвонке *Amia* лежит впереди его невральнй дуги и принадлежит вместе с ней и центром к одному первичному сегменту (склеротому). Поэтому если «*interdorsale*» кроссоптеригий соответствует *intercalare*, то следует скорее всего ожидать его функциональной связи с невральнй дугой и гипоцентром, лежащими позади него (а не впереди, как это описано для *Eusthenopteron*), причем сам позвонок должен быть внутрисегментальным образованием. Напротив, если указанный элемент гомогичен плевроцентру лабиринтодонтов, который обычно связан у них с впередилежащими элементами сложного позвонка, то такую же ассоциацию логично принять и для рипидистий. В этом случае межсегментальная граница (маркируемая следом одноименной артерии на гипоцентре) будет лежать между гипоцентром и плевроцентром одного позвонка, позволяя тем самым предполагать его происхождение путем ресегментации из двух соседних склеротомов, как у современных амниот. На эту альтернативу в интерпретации апсидоспондиальных позвонков кроссоптеригий впервые указал Б. Шеффер [16].

Первое из указанных двух решений было поддержано К. Томсоном и П. Воуном [17], описавшими позвонки у двух поздних рипидистий — апсидоспондиальной *Lohsania* и моноспондиального *Ectosteorhachis*. У *Lohsania* (рис. 1, б) было обнаружено тесное объединение и иногда срастание верхнего полуцентра с позадилежащим вентральным, причем последний сохраняет вдоль своего заднего края след миосепты, соответствующий границе первичного сегмента. Эти два факта, согласно авторам, должны указывать на внутрисегментальную природу функционального метамера, в котором дорсальный полуцентр («добавочный центр», по терминологии Томсона и Воуна) составляет *interdorsale* и принадлежит к передней части сегмента, тогда как вентральный полуцентр («основной» центр) есть результат слияния *interventrale* спереди и *basiventrале* сзади. Моноспондиальный центр *Ectosteorhachis* (рис. 1, г) был истолкован как соокостенение обоих связанных таким путем полуцентров, в котором каудальное положение вентрального элемента маркируется расположением миосепты вдоль заднего края единого центра, а присутствие дорсального элемента — наличием на этом общем окостенении верхней вырезки, соответствующей вентральному корешку сегментального нерва. На основе этих фактов указанное внутрисегментальное строение позвонков было признано общим для всех рипидистий, включая и *Eusthenopteron*, у которого в таком случае верхний элемент центра должен был функционально объединяться с позадилежащим вентральным. Соответственно возможность ресегментации позвонков исключалась для кроссоптеригий. Далее, на основании своей реконструкции соотношений у *Ectosteorhachis* Томсон и Воун принимали, что невральная дуга (обозначенная как *basidorsale*) всегда была ассоциирована у кистеперых с задней частью позвонка, будучи образована, как и она, каудальным участком склеротома и прикрепляясь вместе с ней к одной и той же миосепте. Фактические соотношения дуги и центра обсуждаются ниже (с. 62, рис. 1, г).

С другой стороны, С. Эндрюс и Т. Вестолл [5, 6], показавшие необоснованность сомнений в гомологии полуцентров кроссоптеригий с гипо- и плевроцентром тетрапод, признали в то же время реальными оба альтернативных варианта их функционального объединения, указанных Шеффером. Для *Eusthenopteron* была подтверждена тесная ассоциация плевроцентра с впередилежащим гипоцентром, в то время как для моноспондиальных форм (*Megalichthys*, *Rhizodopsis* и др.) были приняты обратные соотношения в соответствии с интерпретацией Томсона и

Воуна (антероплевральный тип интеграции полуцентров по нашей терминологии, см. [3, 4]). В последнем случае главным доказательством послужили позвонки у апсидоспондильного остеолепида Thursius, у которого на отдельных образцах гипоцентр может сливаться с предшествующим плевроцентром в единое кольцо (рис. 1, в).

Исходные для рипидистий соотношения невральных дуг и элементов центра представлены, по мнению авторов, у апсидоспондильных Osteolepis (рис. 1, а) и Glyptolepis, где каждый плевроцентр в одинаковой степени дает опору впереди- и позадилежащим дугам. При этом, казалось, что в одном из направлений дальнейшей эволюции плевроцентр утратил связь с позадилежащими дугой и гипоцентром, а в другом, наоборот, — с такими же элементами впереди него (при одновременном слиянии плевроцентра с последующим гипоцентром). В первом случае возникли соотношения, наблюдаемые у Eusthenopteron и положившие начало формированию позвонков тетрапод; второй же путь привел к образованию моноспондильных центров у карбоновых остеолепидов [6, с. 427].

Признавая существование этих двух модификаций, Эндрюс и Вестолл, однако, не связывают их с вопросом о существовании у рипидистий склеротомной ресегментации, в отличие от Томсона и Воуна. Они допускают вслед за Э. Вильямсом [18], что у этих рыб, как и у тетрапод, элементы взрослого позвонка могли не соответствовать определенным частям склеротома, и полагают, что решение вопроса о ресегментации у кроссоптеригий зависит скорее от того, существует ли она уже на амфибийном уровне. Как и последний автор, Эндрюс и Вестолл отвергают интерпретацию полуцентров у кроссоптеригий и тетрапод в терминах аркуальной теории Гадова [6, с. 429].

А. Панчен [15] в отличие от предыдущих авторов отрицает возможность функционального объединения плевроцентра у кроссоптеригий с позадилежащим гипоцентром. Выдвигаются следующие аргументы: 1) у моноспондильных форм, согласно описанию Ectosteorhachis [17], невральная дуга опирается на заднедорсальную часть центра, которая в позвонках у лабиринтодентов топографически соответствует плевроцентру; 2) у Eusthenopteron двухголовчатое ребро связывает гипоцентр с невральной дугой, опирающейся на ~~позадилежащий~~ плевроцентр [5, 10], что указывает на функциональную связь этих полуцентров; 3) передне-задняя ориентировка отдельных изолированных кольцевидных позвонков у Thursius не может быть с достоверностью установлена; 4) наличие антеродорсальной неокостеневшей поверхности на моноспондильных позвонках Megalichthys [6] не обязательно указывает на присутствие здесь плевроцентра и может быть объяснено разрастанием гипоцентра, как у стереоспондильных лабиринтодентов. Таким образом, принимается, что у моноспондильных позвонках гипоцентр слит с последующим плевроцентром, т. е. в принципе имеет место тот же тип их интеграции, что и у Eusthenopteron². При этом не усматривается какой-либо связи между диплоспондильной структурой позвонков, исходной для рипидистий и тетрапод, и вопросом об онтогенетической ресегментации склеротомов.

Среди перечисленных выше аргументов Панчена против возможности антероплевральной интеграции элементов центра у кроссоптеригий наименее существенны последние два. Довод, касающийся Eusthenopteron, справедлив для этой формы, но не может быть распространен априори на всех других рипидистий, так как большинство из них не имеют двухголовчатых ребер. Наконец, соотношения невральной дуги и центра у Ectosteorhachis, на которые ссылается Панчен, основаны на графической реконструкции Томсона и Воуна [17, фиг. 2], правомерность которой обсуждается ниже. В то же время оставлен без комментариев факт несомненного объединения полуцентров по антероплевральному типу у Lohsania (рис. 1, б).

² В то же время, по-видимому, допускается, что у крупных остеолепидов типа Strepsodus моноспондильный позвонок может соответствовать только гипоцентру [15, с. 303].

Принимаемый Панченко путь формирования моноспондильного центра за счет слияния гипоцентра с последующим плевроцентром иногда признается как одна из возможностей, допускаемая для таких форм, как карбоновый *Lamprotolepis* и позднедевонский *Cryptolepis* [1]. Единственным основанием для этого вывода служит факт относительной сдвинутости вперед реберного парапофиза на теле позвонка у названных форм (ср. обсуждение ниже). В то же время справедливо указывается, что у *Ectosteorhachis*, для которого подобный тип интеграции предполагается Панченко, расположение следа миосепты на центре не оставляет места для включения в его состав заднего плевроцентра.

Изложенные варианты мнений, при всех их расхождениях, на самом деле являются модификациями одного и того же представления о строении позвонковых метамеров у рипидистий, а именно: все они предполагают, что **невральная дуга и гипоцентр в таких метамерах всегда сохранили неизменные соотношения, прилегая к одной и той же миосепте**, в то время как плевроцентр присоединялся к этому комплексу либо только спереди [17], либо только сзади [15], либо тем или иным из этих путей в разных эволюционных линиях [1, 6, 12]. Морфофункциональное обоснование для этого взгляда было предложено Дж. Лермом [12], исходящим из вполне логичного представления, что дуги позвонков исторически возникли в миосептах (скорее всего в связи с необходимостью противодействовать компоненту силы, действующей вдоль миосепты при сокращении миомеров). Необходимость ограничения латеральных изгибов тела при плавании привела позднее к распространению вентральной дуги вверх вокруг хорды (т. е. к образованию гипоцентра), а затем и появлению в промежутках между септами дорсальных перихордальных элементов — плевроцентров. При этом, согласно Лерму, трудно сказать, с какой из невральных дуг плевроцентр был онтогенетически связан более тесно; с функциональной же точки зрения обе связи рассматриваются как равноценные. Для взрослых форм, вслед за Эндрюс и Вестоллом, признается три разных способа интеграции плевроцентра: 1) исходный «нейтральный»; 2) преобладающая его связь с позадилежащим комплексом септальных элементов у моноспондильных форм; 3) и наоборот, связь его с передилежащими элементами у форм типа *Eusthenopteron*.

Наши исследования позвонков у лабиринтодонтов из группы *Temnospondyli* привели нас, однако, к существенно иным обобщениям, позволившим ре-интерпретировать принципиальное строение позвонков у рипидистий [3, 4]. Вкратце они сводятся к следующему.

В исходном типе взрослого метамера у кроссоптеригий и апсидоспондильных амфибий гипоцентр был функционально объединен с предшествующим плевроцентром, что доказывается на ископаемом материале их топографически более тесным сближением в сочлененных позвонковых сериях и частыми индивидуальными вариациями в сторону срастания между собой (рис. 1, в). Позвонок этого типа был амфисептальным, т. е. его невральная дуга (опиравшаяся на плевроцентр) была связана с передней ограничивающей его миосептой, а гипоцентр вместе с его гемальной дугой (и причленившимся к нему ребром) — с задней миосептой. Таким образом, примитивный метамер был внутрисегментальным образованием, соответствовавшим эмбриональному склеротому. Как показывает анализ ростовых изменений у лабиринтодонтов, закладка плевроцентра с начала развития непосредственно примыкала сзади к основанию невральной дуги метамера и разрасталась затем в онтогенезе назад и вниз. Напротив, гипоцентр распространялся от своей закладки, лежавшей на уровне задней миосепты, вперед и вверх, заполняя вместе с плевроцентром внутрисегментальное пространство [3, рис. 40].

В дальнейшем в разных линиях лабиринтодонтов (и, очевидно, у предков других тетраподных линий), а также у отдельных кроссоптеригий этот план строения был параллельно реорганизован путем объединения разросшихся элементов, ассоциированных с одной и той же миосептой, в один транссегментальный (моносептальный) метамер

(рис. 1, б, ср. [3, рис. 38]). В результате каждый гипоцентр получил преимущественную связь с позадилежащим плевроцентром и опирающейся на него спереди невральной дугой. Началом этого процесса послужило развитие на первичноодноголовчатом ребре добавочного сочленовного выступа, связавшего гипоцентр одного первичного сегмента с невральной дугой последующего. Позднее эта косвенная транссегментальная интеграция полуцентров через посредство ребра и невральной дуги была дополнена их прямым функциональным объединением в одном ресегментированном сложном позвонке. У кроссоптеригий, судя по соотношениям у *Eusthenopteron* (рис. 1, б), эти процессы могли следовать филетически быстро друг за другом, по крайней мере в туловищном отделе. Напротив, у лабиринтодонтов второй процесс сильно отставал в эволюции от первого, вследствие чего первичный внутрисегментальный (аптероплевральный) тип интеграции полуцентров все еще сохранялся у большинства палеозойских рахитомов, несмотря на наличие транссегментальных связей через посредство двухголовчатых ребер. Как в онтогенезе, так и в филогенезе образование вторичных метамеров постепенно распространялось вдоль позвоночного столба в краниокаудальном направлении. Онтогенетическое ускорение этого процесса в последующей эволюции, происходившее на фоне преимущественного развития плевроцентра за счет гипоцентра, согласно нашей гипотезе, привело в разных линиях тетрапод к перенесению ресегментации на стадию эмбриональных склеротомов, как это наблюдается наиболее отчетливо у современных амниот [3]. Наличие исходно двухголовчатого ребра, прикрепленного к одному позвонку, характерное для всех рецентных тетраподных групп, является в рамках этой гипотезы однозначным указанием на развитие ресегментации в их предшествующей истории, независимо от того, насколько отчетливо она рекапитулируется в том или ином современном типе вертеброгенеза.

В противоположность этому магистральному для тетрапод пути реорганизации осевого скелета, для большинства линий кистеперых-рипидистий, не имевших двухголовчатых ребер, была характерна тенденция к образованию единых моноспондильных позвонков непосредственно на основе первичных функциональных метамеров (рис. 1, в). Сочетание этой жесткой внутрисегментальной конструкции с транссегментально прикрепленным двухголовчатым ребром у кистеперой рыбы было бы несовместимо с боковыми изгибами тела³. Поэтому появление таких ребер могло происходить лишь при сохранении апсидоспондильной организации первичных метамеров и знаменовало собой, как уже сказано, начало их функциональной ресегментации, приведшей к более тесному объединению гипоцентра с позадилежащим плевроцентром. Примеры такого объединения у ряда форм (*Eusthenopteron*, *Tristichopterus* и др.), очевидно, представляют собой частные эволюционные эксперименты, протекавшие параллельно аналогичным, но, как правило, более медленным и поздним преобразованиям в различных линиях тетрапод [3].

Из этих обобщений вытекают следующие выводы.

1. Представление о позвонке рипидистий как комбинации двух независимых структурных единиц — комплекса производных одной миосепты (гипоцентр и невральная дуга) и внутрисегментального плевроцентра, интегрируемых в двух противоположных последовательностях, ошибочно. Невральная дуга и гипоцентр, объединявшиеся в первичном позвонке, принадлежали к его противоположным септальным границам. Объединение элементов, связанных с одной миосептой, в одном функциональном метамере достигалось у кроссоптеригий лишь вторично, путем ресегментации, и в целом не было для них типично.

³ Показательно, что единственная группа древних тетрапод, в которой такое сочетание известно (триасовые амфибии — плагиозавры), состоит из форм, покрытых панцирем и способных к изгибанию туловища лишь в вертикальной плоскости (ср. [3] и [14]).

2. Независимыми структурными единицами позвонка у рипидистий, способными к рекомбинации в эволюционном процессе, были в действительности гипоцентр с одной стороны и комплекс плевроцентр—невральная дуга с другой, связанные соответственно с задней и передней мио-септами, ограничивавшими первичный внутрисегментальный метамер⁴. При этом дуга всегда опирается на переднедорсальную сторону «своего» плевроцентра, независимо от того, объединялся ли он в одном позвонке с передним или задним гипоцентром.

3. Представление Лерма [12] о филетически исходном состоянии, при котором плевроцентр был одинаково независим от впереди- и позадилежащей невральных дуг, не находит убедительных подтверждений. С ним не согласуется ни способ развития плевроцентров у *Temnospondyli*, ни факт преобладания связи с передней дугой на плевроцентрах у рипидистий — в тех случаях, когда область этого сочленения была достаточно подробно описана (*Eusthenopteron*, *Lohsania*)⁵.

4. Если переход к межсегментальной интеграции полуцентров начинался с их косвенного объединения через двухголовчатое ребро, то решающим для оценки ее распространения у рипидистий становится тот факт, что у их большинства ребра либо отсутствовали, либо были одноголовчатыми [5, 6, 17]. Другими словами, типичными для этих рыб должны были оставаться внутрисегментальные позвонки — апсидоспондильного, моноспондильного или промежуточного типа. В таком случае предполагаемое рядом авторов [1, 15] развитие у рипидистий моноспондильных центров, включивших плевроцентр сзади, следует признать весьма мало вероятным. Речь в этом случае шла бы о крайней степени консолидации ресегментированного центра, которая могла достигаться (если вообще достигалась) неизмеримо реже, чем просто функциональная ресегментация на апсидоспондильном уровне.

Все эти соображения позволяют предсказать, что обнаруживаемые у рипидистий моноспондильные центры в подавляющем большинстве, если не в 100% случаев, должны быть построены по антероплевральному типу, т. е. иметь основную фасетку для невральной дуги в переднедорсальном положении (рис. 1, а). Между тем соотношение таких центров с невральной дугой ни для одной из форм до сих пор не было надежно установлено. Как уже указывалось нами [3, 4], реконструкция преимущественной связи дуги с заднедорсальной поверхностью центра у *Ectosteorhachis* [17] является произвольной и не вполне согласуется с сопровождающим описанием. В отношении *Lamprotelepis* указывается лишь наличие на дорсальной поверхности центра передней и задней фасеток для дуг, из которых передняя развита сильнее [1]. Наконец, у *Megalichthys* в хвостовых позвонках отмечено просто дорсальное прирастание дуг к центрам [6].

В этой связи большой интерес представляют данные о двух новых формах рипидистий с моноспондильными позвонками, открытых недавно сотрудником Палеонтологического института АН СССР О. А. Лебедевым в верхнем девоне (фамене) Московской синеклизы (Тульская обл.). Обе они встречены в составе большого комплекса позвоночных, включающего также брадиодонтов, антиархов, акаантод, палеонисков, двоякодышащих и древнейшего представителя амфибий — аптракозавров [2]. Многочисленные разрозненные позвонки в обоих случаях достаточно четко ассоциируются по форме с затылочными отделами черепных фрагментов и на этой основе предварительно отнесены автором находок к одному из видов *Eusthenodon* и новой форме семейства *Osteolepididae* (Лебедев, лич-

⁴ Таким образом, у ранних тетрапод и их кистенерых предков невральная дуга принадлежала передней части склеротома, а не задней, как у современных форм. Это позднейшее изменение в позиции закладки дуги было связано с эволюцией в сторону преимущественного развития одного из полуцентров за счет другого [3, с. 105, рис. 41].

⁵ Томсон и Воун, вопреки явно переднему положению невральной дуги по отношению к задней («гипоцентральной») мио-септе у *Lohsania*, попытались связать эти две структуры на реконструкции, хотя и признали, что в действительности соотношения могли быть иными ([17, с. 14, фиг. 8]; ср. рис. 1, б).

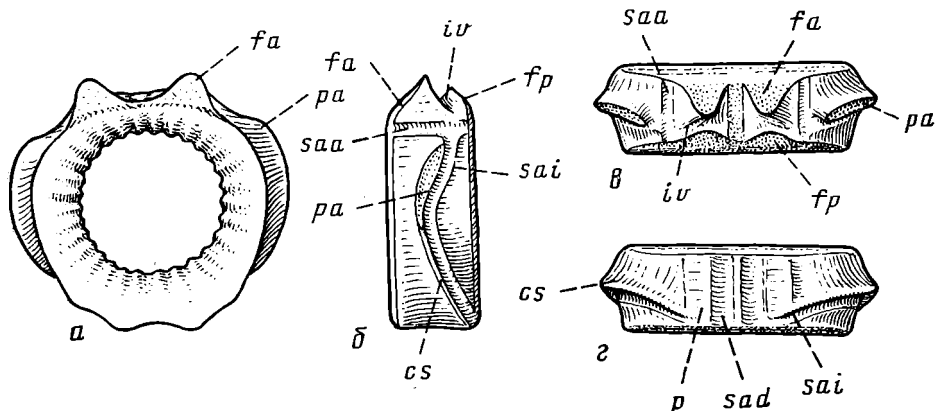


Рис. 2. Тело позвонка остеолепидной кистеперой рыбы: *a* — спереди, *б* — сбоку (слева), *в* — сверху, *г* — снизу. Обозначения: *cs* — септальный гребень; *fa*, *fp* — передняя и задняя пары фасеток для невральных дуг; *iv* — вырезка для вентрального корешка сегментального нерва; *p* — «парамедианный» выступ; *pa* — парапофиз; *saa* — желобок для анастомоза межсегментальных артерий; *sad* — желобок для парной дорсальной аорты; *sai* — желобок межсегментальной артерии

ное сообщение). Изучение тел позвонков показывает, что их диагностические отличия выступают на фоне принципиально одного и того же плана строения, который описывается ниже на примере позвонков остеолепидида.

Тело туловищного позвонка относительно тонкостенное, с большим отверстием для хорды (рис. 2, *a*), иногда слегка сдавленным по вертикали. Внутренние эндохондральные стенки отверстия несут продольные желобки, вследствие чего оно имеет зазубренные очертания. Дорсальная поверхность центра (рис. 2, *б*, *в*) спереди приподнята и образует две симметричных эндохондральных фасетки для невральной дуги, направленных антеродорсально и занимающих в среднем до половины до двух третей общей длины этой поверхности. В плане фасетки имеют вид суживающихся назад удлиненных полуovalов или треугольников, между которыми располагается гладкое продольное углубление, подстилавшее спинной мозг. Его осевая часть приподнята и нередко сохраняет эндохондральную губчатую поверхность, соответствующую шву между двумя антимерами плевроцентра. На заднем крае дорсальной стороны центра обычно присутствует еще одна пара фасеток — для контакта с невральной дугой последующего позвонка — коротких, округлых, и направленных постеродорсально. Они приподняты несколько менее передних и уступают им по длине в 2–3 раза. По бокам они не всегда четко отграничены от полосы эндохондральной поверхности, окаймляющей наружный периметр окостенения по его заднему краю. В целом осевая зона, занятая передними и задними невральными фасетками, составляет чуть более $\frac{1}{3}$ поперечной ширины центра. Основная роль передних фасеток в укреплении невральной дуги помимо их размеров подтверждается также и тем, что на одном из изученных позвонков *Eusthenodon* (где наблюдаются те же соотношения) одна из половинок дуги оказалась слитой с соответствующей передней фасеткой без следов шва.

Между выступами передней и задней невральной фасеток дорсальная поверхность центра образует с каждой стороны гладкостенный желобок для вентрального корешка сегментального нерва, начинающийся от дна спинно-мозгового канала (несколько выше его) и направленный постеролатерально. Дистально он может слегка спускаться на наружную поверхность окостенения.

Перихондральная боковая поверхность (рис. 2, *б*) покрыта многочисленными морщинами и мелкими сосудистыми отверстиями. Ее задняя половина вдавлена по сравнению с передней и отделена от нее заостренным, направленным постеролатерально гребнем, к которому крепились поперечная миосепта. Гребень описывает дугу, выпуклую вперед, и спи-

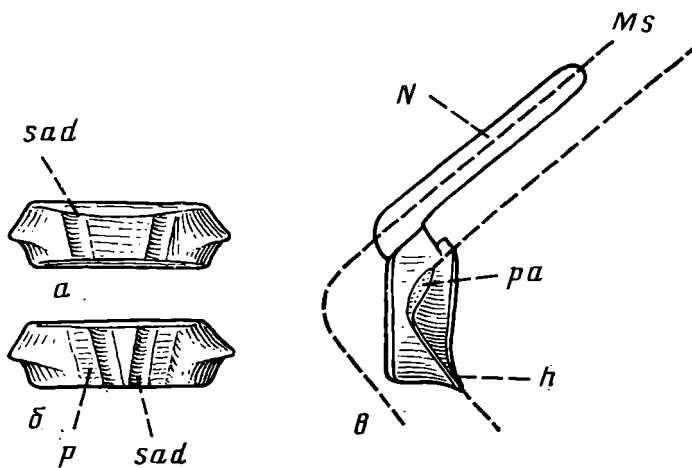


Рис. 3. Тела позвонков остеолепидной кистеперой рыбы: а, б — переднетуловищные позвонки снизу; в — заднетуловищный позвонок сбоку (слева); невральная дуга реконструирована. Обозначения: *h* — гемальный отросток, остальные см. рис. 1, 2

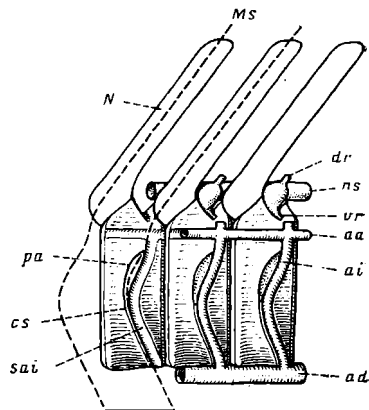
зу достигает заднего края центра; его верхняя часть, отогнутая постеродорсально, образует узкий и высокий парапофиз. Последний размещается обычно посредине длины боковой поверхности центра, приближаясь своим постеродорсальным концом к его заднему краю и иногда достигая его.

Непосредственно позади септального гребня, следуя его очертаниям, проходит глубокий, хорошо выраженный желобок межсегментальной артерии. Внизу он продолжается назад вплоть до желобка спинной аорты (см. ниже). Его дорсальнее продолжение выше уровня парапофиза обычно прослеживается не очень отчетливо. В большинстве случаев оно направлено вверх, проходя недалеко от заднего края центра, и заканчивается либо под нижним концом желобка вентрального сегментального нерва, либо немного впереди от его уровня. Вдоль верхней части боковой поверхности, непосредственно сбоку от невральной фасетки, обычно проходит явственный горизонтальный желобок, связанный вверху с желобком межсегментальной артерии. Это, почти несомненно, след продольного артериального анастомоза, известного в сходной позиции, в частности, у личинок современных хвостатых амфибий [8, фиг. 56]. Для рипидистий след этого сосуда ранее не отмечался.

Вентральная поверхность центра (рис. 2, г) образует близ осевой линии два широких, слабо выраженных продольных выступа, поверхность которых уплощена или слегка вогнута поперечно. При переходе к заднетуловищным позвонкам они постепенно превращаются в гемальные отростки, становясь все более высокими и выдаваясь назад от центра. У других рипидистий соответствующие выступы на туловищных позвонках чаще имеют вид гребней или отчетливых продольных утолщений, обозначаемых как «ventromedial crests» [10, с. 32, фиг. 11] или «paramedian ridges» [6, с. 415, фиг. 6]. Между этими структурами лежит углубление дорсальной аорты, разделенное продольным уплощенным возвышением на два параллельных желобка. Очевидно, как и у *Eusthenorhynchon* (ср. [11]), у описываемого представителя остеолепидид дорсальная аорта на значительном протяжении позади головы оставалась парным сосудом. Это подтверждается находками центров (очевидно, переднетуловищных), на которых следы обеих боковых дорсальных аорт расставлены почти на всю ширину позвонка и дивергируют спереди (рис. 3, а, б). На нескольких образцах отмечено соединение следа боковой дорсальной аорты с желобком межсегментальной артерии, пересекающим «парамедианный» продольный выступ у заднего края центра (рис. 2, г).

Заднетуловищные позвонки отличаются главным образом лишь наличием слабо выступающих назад гемальных отростков (рис. 3, в), непосредственно переходящих спереди в септальные гребни боковой поверх-

Рис. 4. Участок туловищной области позвоночного столба у остеолепидной кистеперой рыбы (реконструкция). Жирная линия соответствует протяжению метамера. Пунктиры — положению поперечных мио-септ. Обозначения: *aa* — анастомоз меж-сегментальных артерий, *ad* — дорсальная аорта, *ai* — межсегментальная артерия, *dr* — дорсальный корешок сегментального нерва, *ns* — спинной мозг, *vr* — вентральный корешок сегментального нерва. Остальные обозначения, как на рис. 1, 2



пости. На собственно хвостовых позвонках нет ни септальных гребней, ни следов межсегментальной артерии; невральные фасетки расположены так же, как и на туловищных.

Позвонки *Eusthenodon* из того же захоронения построены аналогично описанному типу. Их отличает лишь несколько меньшее отверстие хорды, относительное утолщение его нижней стенки, сильная изменчивость формы парапофиза (его сечение варьирует от вытянутого до округлого), более грубый рельеф боковой поверхности, массивность септальных гребней и несколько большая вытянутость центров спереди назад.

Выявленный план строения (рис. 4) вполне соответствует теоретически ожидаемому для моноспондильного позвонка рипидистий (см. выше). Вырезка для вентрального корешка сегментального нерва, эмбрионально маркирующего середину склеротома, расположена здесь **позади** от основного прикрепления невральной дуги, но **вперед** септального гребня, образующего парапофиз и связанного с гемальной дугой. Таким образом, невральная и гемальная дуги принадлежали здесь **противоположным мио-септам**, а сам позвонк был внутрисегментальным образованием. Заднее положение гипоцентра в составе его тела определяется положением септального гребня, а переднедорсальная позиция плевроцентра — следом сегментального нерва и передним положением основной фасетки для невральной дуги.

Дугообразное выпячивание задней ограничивающей мио-септы (а с нею и межсегментальной артерией) вперед, приводящее к смещению парапофиза на середину боковой поверхности центра (рис. 2, б; 3, в; 4), несомненно, является вторичным изменением, связанным с обычной для позвоночных тенденцией к локализации позвонков против границ миомеров, что обеспечивает наибольшую эффективность функции последних. Подобное же транссегментальное (или неустойчивое по отношению к мио-септам) положение тел позвонков, при сохранении ими внутрисегментальной структуры, наблюдается у многих современных рыб [13, 16]. К тому же указанное смещение «центрального» участка мио-септы не меняет ее заднего положения в целом по отношению к позвонку. Для уровня нижней части позвонка это доказывается распространением его септального гребня вплоть до заднего края центра, а для верхней — случаями аналогичного каудального расположения заднедорсальной части парапофиза (и, кроме того, позиций контакта центра с невральной дугой последующего метамера, принадлежащей к той же мио-септе; рис. 2, б; 4). Отсюда, в частности, следует, что заднедорсальная часть центра лежала целиком **вперед** мио-септы и потому не могла включать плевроцентра, развивавшегося в позадилежащем сегменте.

Таким образом, смещение парапофиза вперед на уровень середины длины моноспондильного центра у рипидистий не означает объединения в последнем гипоцентра с позадилежащим плевроцентром, как иногда полагают (ср. [1]). К этому следует добавить, что степень смещения мио-

септы вперед от заднего края гиоцентра могла, по-видимому, закономер-но меняться у рипидистий вдоль позвоночного столба, сходя на нет к хвостовому отделу, как это описано для *Eusthenopteron* [10, с. 32].

Изложенные наблюдения подтверждают также нашу интерпретацию строения позвонка у *Ectosteorhachis* [3, с. 102, рис. 39, з]. Переднедорсальный выступ центра у этой формы, аналогичный таковому у описанного выше остеолепида, несомненно, соответствует основной фасетке для невральной дуги (рис. 1, з). Напротив, заднедорсальная площадка, интерпретированная Томсоном и Воуном [17, фиг. 1,2, с. 4] в качестве основной невральной фасетки и распространяющаяся латерально вплоть до парапофиза, по своему положению вообще не может быть связана с основанием дуги, за исключением своей наиболее дорсальной части. Очевидно, эта площадка, как и у описанной нами формы, объединяет в себе слабо выражающую область контакта с дугой следующего позвонка и продолжающуюся от этой области вниз полосу эндохондральной поверхности вдоль заднего края центра. Таким образом, в моноспондиальном позвонке *Ectosteorhachis*, как и в остальных подобных случаях, невральная дуга объединялась в одном метамере с позадилежащим центром, и связанная с ней миосепта лежала впереди миосепты, проходящей через парапофиз этого центра, т. е. позвонок был амфисептальным.

В целом, оценивая разнообразие встреченных у рипидистий типов позвонков, можно заключить, что по способу интеграции комплекса плевроцентр-невральная дуга с позади- или впередилежащим гиоцентром они подразделяются соответственно на внутрисегментальные (амфисептальные) и ресегментированные (моносептальные). В пределах внутрисегментального типа встречаются как апсидоспондиальный, так и производный от него моноспондиальный варианты, тогда как для более редкого ресегментированного типа достоверно известен лишь апсидоспондиальный вариант.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воробьева Э. И., Цессарский А. А. К происхождению позвонков у низших Tetrapoda // Журн. общ. биол. 1986. Т. 47. № 6. С. 735-747.
2. Лебедева О. А. Первые четвероногие: поиски и находки // Природа. 1985. № 11. С. 26-36.
3. Шишкин М. А. Эволюция древних амфибий. М.: Наука, 1987. 143 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 225).
4. Шишкин М. А. О ресегментации позвонков у древних амфибий // Палеонтол. журн. 1988. № 1. С. 62-74.
5. Andrews S. M., Westoll T. S. The postcranial skeleton of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1970. V. 68. № 12. P. 207-329.
6. Andrews S. M., Westoll T. S. Postcranial skeleton of rhipidistian fishes excluding *Eusthenopteron* // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1970. V. 68. № 12. P. 391-489.
7. Gadow H. F. The evolution of the vertebral column. L.: Cambridge Univ. Press, 1933. 356 p.
8. Goodrich E. C. Studies on the structure and development of vertebrates. L., 1930. 837 p.
9. Jaekel O. Die Wirbeltiere. Eine Übersicht über die fossilen und lebenden Formen. B., 1911. 252 S.
10. Jarvik E. On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians // Medd. Grønland. 1952. V. 114. № 12. P. 1-90.
11. Jarvik E. Basic structure and evolution of vertebrates. L.: Academ. Press, 1980. V. 1. 337 p. V. 2. 563 p.
12. Laerm J. On the origin of rhipidistian vertebrae // J. Paleontol. 1979. V. 53. № 1. P. 175-186.
13. Lauder G. V. On the relationship of the myotome to the axial skeleton in vertebrate evolution // Paleobiology. 1980. V. 6. № 1. P. 51-56.
14. Nilsson T. A new find of *Gerrothorax rhaeticus* Nilsson a plagiosaurid from the Rhaetic of Scania // Lunds univ. årsskr., N. F., 1946. Bd 42. № 10. S. 1-42.
15. Panchen A. L. The origin and early evolution of tetrapod vertebrae // Linn. Soc. Symp. Ser. 1977. № 4. P. 289-318.
16. Schaeffer B. Osteichthyan vertebrae // J. Linn Soc. Zool. 1967. V. 47. P. 185-195.
17. Thomson K. S., Vaughn P. P. Vertebral structure in Rhipidistia (Osteichthyes, Crossopterygii) with description of a new Permian genus // Postilla. 1968. № 127. P. 1-19.
18. Williams E. E. Gadow's arcualia and the development of tetrapod vertebrae // Quart. Rev. Biol. 1959. V. 34. № 1. P. 1-32.

УДК 568.1 : 591.471.3

© 1989 г.

СЕННИКОВ А. Г.

ОСНОВНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ЛОКОМОТОРНОГО АППАРАТА АРХОЗАВРОВ

Интенсификация функции локомоторного аппарата рассматривается как основное звено развития архозавров. В реализации основных прогрессивных преобразований (перевод конечностей в парасагиттальную плоскость) выделяются стадии функциональной возможности и ее морфологического закрепления. Проводится морфофункциональный анализ локомоторного аппарата текодонтов в целом и отдельных функциональных узлов. Дается классификация тазобедренного функционального блока архозавров.

Морфологическое своеобразие архозавров и их особая, ключевая роль в эволюции зауропсид постоянно привлекают внимание исследователей. Представления о развитии локомоторного аппарата архозавров были суммированы в ряде работ [4, 6, 10], хотя отдельные положения высказывались существенно раньше [9, 11, 12]. Были выделены [4, 6] три основных типа постановки конечностей: 1) широко расставленный, 2) полувыпрямленный или частично улучшенный, 3) выпрямленный или улучшенный. Однако саму суть процесса — перевод конечностей в парасагиттальную плоскость употребляемые термины либо не отражают конкретно (улучшенный), либо отражают не вполне адекватно (выпрямленный). Кроме того, этот процесс необходимо отделять от взаимосвязанного с ним процесса вертикализации — образования выпрямленных столбообразных конечностей у тяжеловесных животных [8]. Поэтому мы будем употреблять другие термины [3]: 1) латеральная, 2) частично парасагиттальная, 3) парасагиттальная постановка конечностей.

В соответствии с тремя типами постановки конечностей были выделены три типа тазобедренных суставов [6]. 1 — Вертлужная впадина неглубокая. Супрацетабулярный гребень не развит. Бедренная кость направлена горизонтально. 2 — Вертлужная впадина более глубокая. Разлит супрацетабулярный гребень. Бедренная кость направлена косо вверх. 3 — Вертлужная впадина прободенная. Разлит супрацетабулярный гребень. Бедренная кость парасагиттальна и сочленяется с тазом посредством развитой медиальной головки. Х. Ф. Бонапарте [5] выделил для псевдозухий-рауизухид особый тип тазобедренного сустава, обеспечивающий парасагиттальную постановку конечностей без развития медиальной головки бедренной кости: крестцовые ребра на концах загибаются вниз, подвздошные кости отклоняются вбок, бедренная кость направлена в ориентированную вниз вертлужную впадину и вентральную поверхность супрацетабулярного гребня.

При всем разнообразии представителей подкласса основным звеном развития [см. 1] архозавров является интенсификация и совершенствование функции локомоторного аппарата. Новые данные по базальному отряду архозавров — текодонтам позволяют уточнить пути реализации этой тенденции. Мы рассмотрим ниже закономерности развития локомоторного аппарата, основываясь преимущественно на остеологических данных.

В ходе прогрессивного совершенствования функции локомоторного аппарата наземных позвоночных совершается переход от латеральной постановки конечностей к парасагиттальной. Кроме горизонтальной гнб-

кости позвоночника возникает и начинает играть все большую роль вертикальная. Как следствие этого возникают асимметричные типы локомоции (единственный пример среди современных рептилий — галоп у молодых крокодилов) [3, 9, 10].

При переходе к парасагиттальной постановке конечностей ключевыми функциональными блоками, испытывающими самые существенные преобразования, являются кисть и стопа (место взаимодействия конечности с субстратом) и пояса конечностей с их проксимальными отделами (место крепления основных мышц конечности, её сочленения и взаимодействия с остальным телом). При этом происходят два процесса: 1) переориентация дистальных отделов конечностей от латерального положения в поперечной плоскости по направлению движения в парасагиттальную плоскость, 2) перевод плеча и бедра из латерального положения в горизонтальной плоскости в вертикальную парасагиттальную плоскость. Переориентация дистальных отделов способствует суммированию усилий мускулатуры всех отделов конечности при толчке, а постановка плеча и бедра в парасагиттальную плоскость освобождает вентральную мускулатуру конечностей от функции поддержания тела на весу [12]. В задней конечности эти процессы могут идти параллельно (у архозавров) или последовательно (у синапсид), во всяком случае второй должен происходить не раньше первого. У современных лепидозавров имеет место частичная переориентация стопы и колена вперед при специализации к горизонтальному латеральному положению бедра.

Процесс перевода конечностей в парасагиттальную плоскость является результатом прогрессивного совершенствования локомоторного аппарата, но на него могут воздействовать и другие факторы: размерный класс животного, возрастные изменения, особые адаптации (лазающий или роющий образ жизни, приспособление к плаванию или полёту).

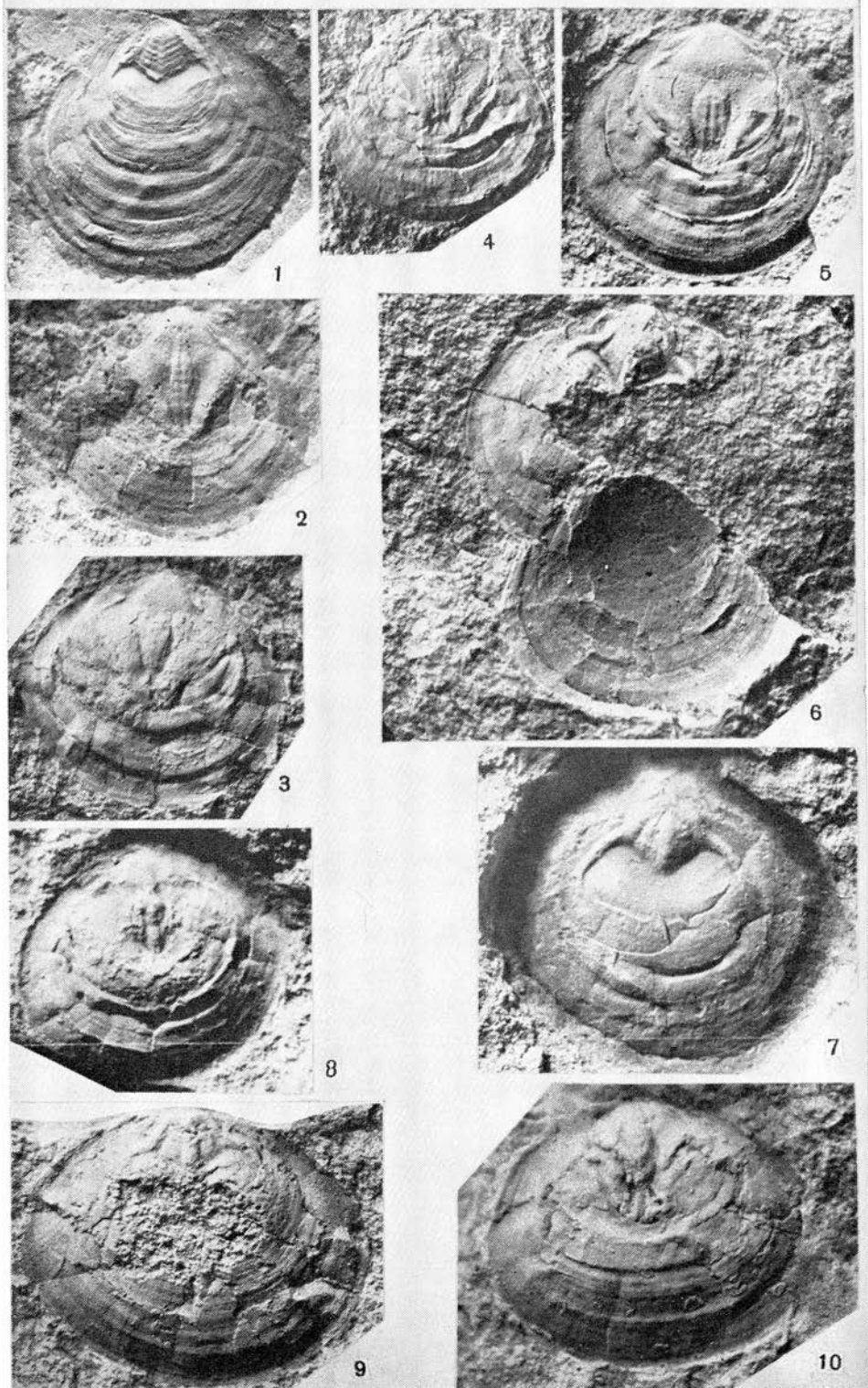
Размерный класс предъявляет жёсткие механические требования к строению конечностей и их поясов. Примитивная латеральная постановка конечностей ограничивает размер наземного животного [12]. Оно не может быть больше некоторого максимального размера без значительных потерь в скорости и маневренности передвижения. В соответствии с этим даже в примитивных группах увеличение размеров приводит к частичному переводу конечностей в парасагиттальное положение, хотя это происходит без глубоких морфологических преобразований.

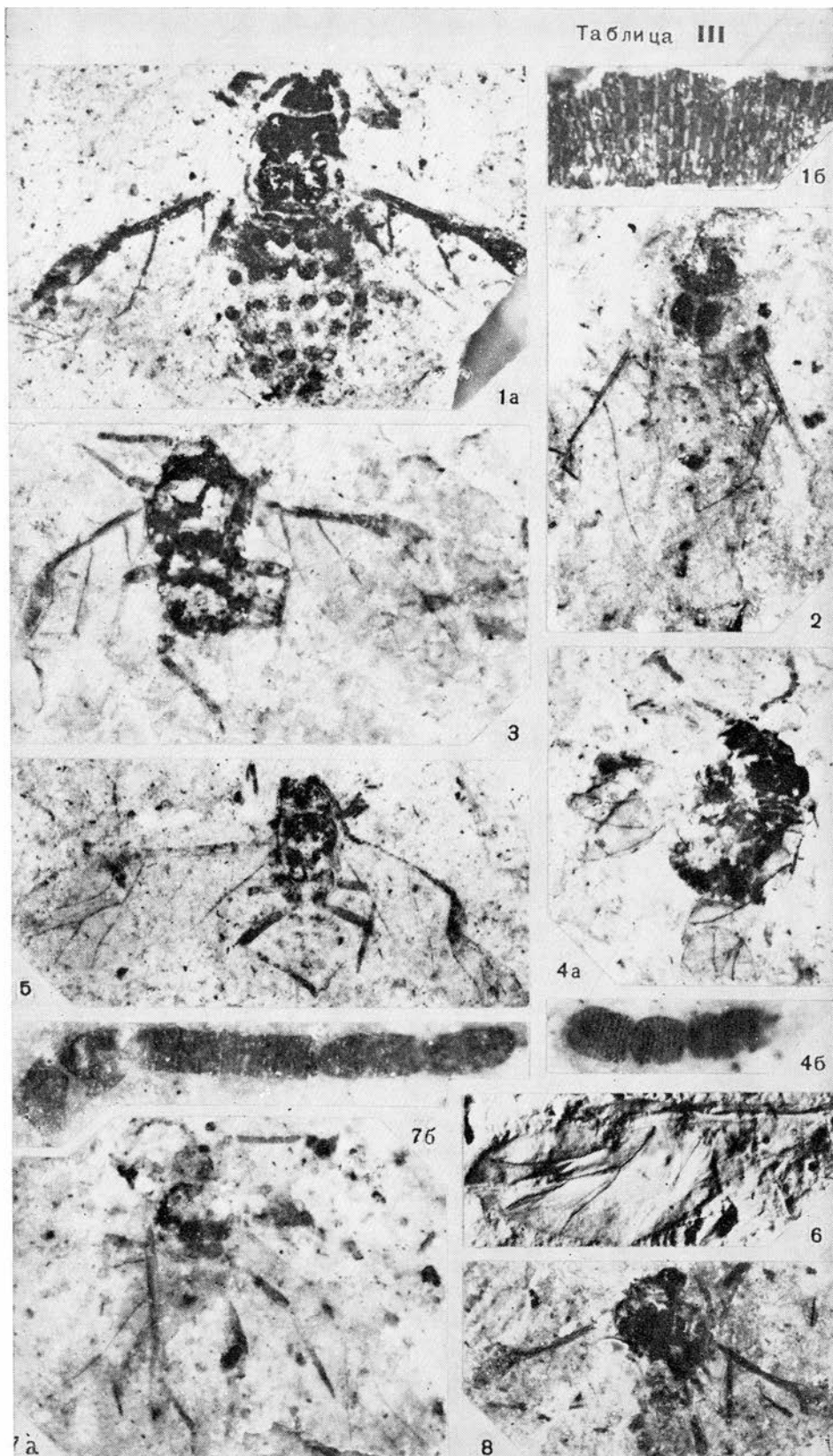
В ходе прогрессивного преобразования локомоторной системы первым этапом является функциональная перестройка в рамках принципиально прежней морфологической системы (например, возможность перемещения на частично парасагиттальных конечностях у некоторых современных ящеров). Второй этап — собственно морфологические изменения, когда новый тип функционирования локомоторного аппарата подкрепляется специальными миологическими и остеологическими особенностями (например, у современных крокодилов вертикальная флексия-экстензия позвоночника и частичная парасагиттальность конечностей отражаются в строении позвоночного столба, костей конечностей и их поясов). Начальные фазы этих преобразований ещё не исключают факультативного использования прежней функции (например, современные крокодилы при морфологии конечностей, соответствующей в основном частично парасагиттальной постановке, передвигаются и при латеральной их постановке). Но на следующей стадии прогрессивных морфологических преобразований использование прежней функции становится маловероятным (например, возможность латеральной постановки для динозавров с полностью парасагиттальными конечностями).

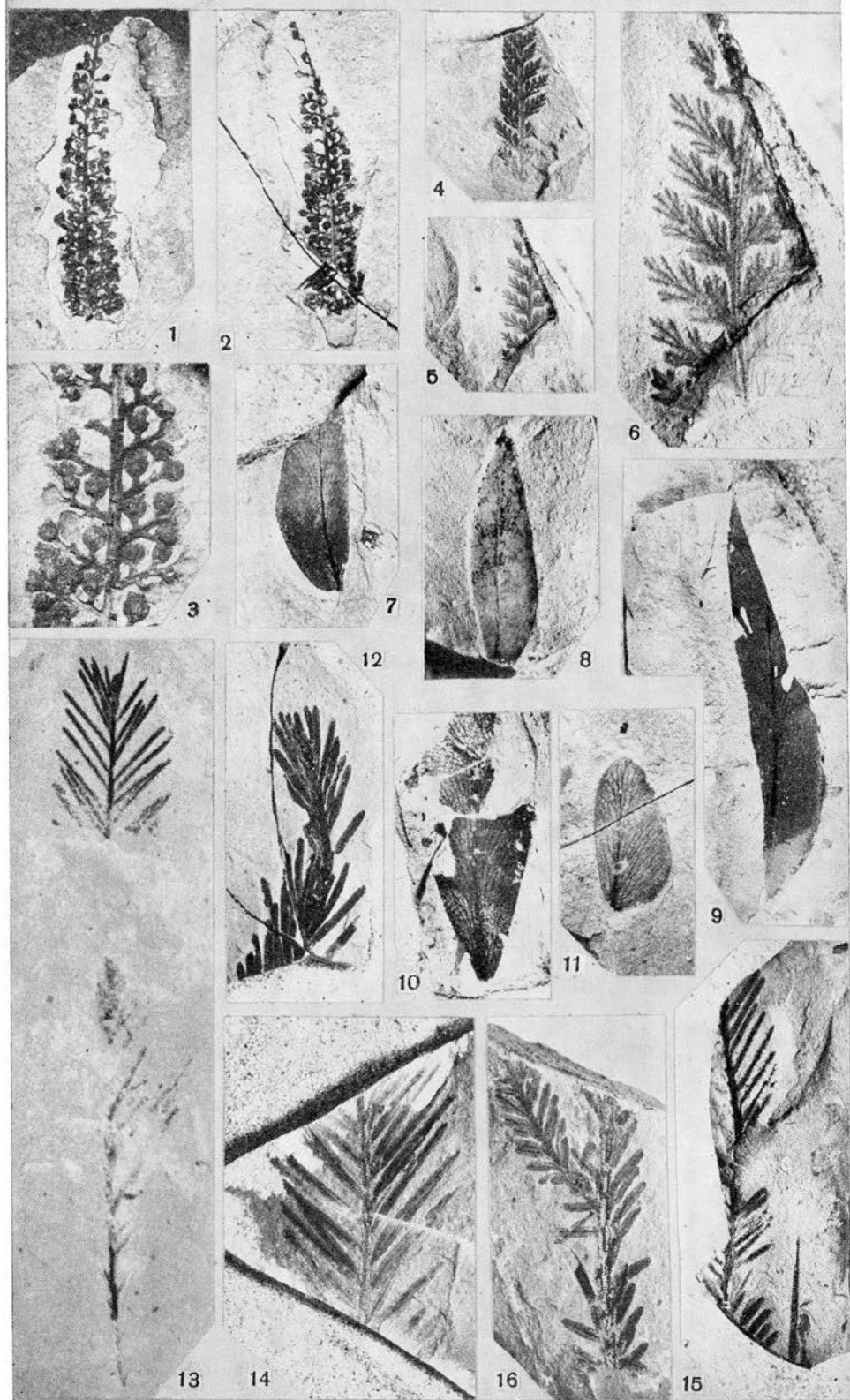
Различная постановка конечностей может иметь место при медленном и при быстром передвижении. С учётом этого обстоятельства можно выделить следующие типы локомоции:

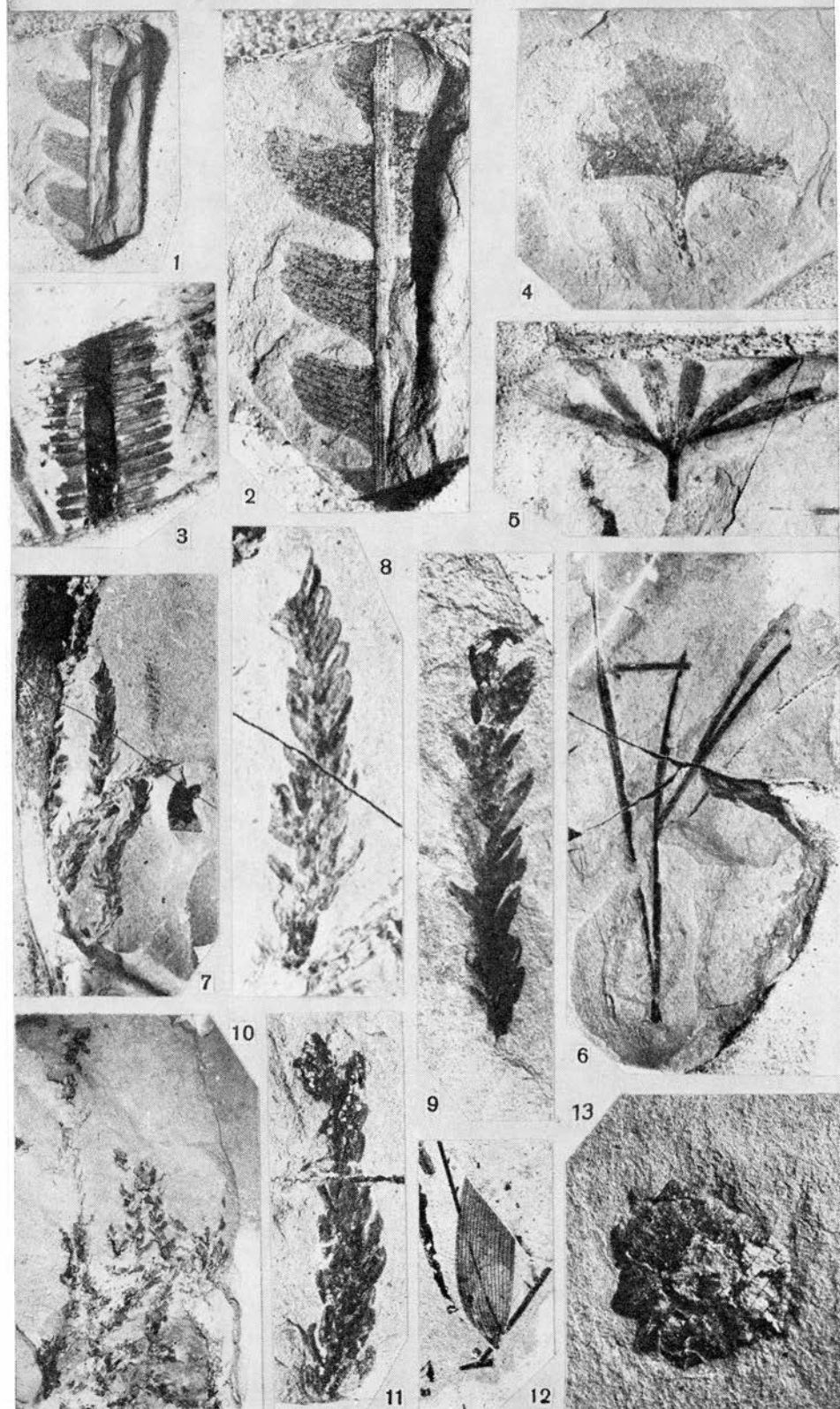
1. Перемещение только на латерально расположенных конечностях при медленном и относительно быстром передвижении (большинство амфибий, котилозавры, многие ранние диансиды и лепидозавры).

2. Медленное передвижение на латерально расположенных конечнос-









тях, быстрое — на частично парасагиттальных (некоторые ящерицы, современные крокодилы, некоторые текодонты и терапсиды).

3. Перемещение на частично парасагиттальных конечностях с большей или меньшей степенью их парасагиттальности в зависимости от скорости передвижения (некоторые текодонты, терапсиды и примитивные млекопитающие).

4. Перемещение только на парасагиттальных конечностях (динозавры, птицы, многие млекопитающие).

При рассмотрении локомоторного аппарата отдельных групп архозавров мы будем использовать в основном следующие признаки, которые связаны с переходом от латеральной к парасагиттальной постановке конечностей: 1) развитие остеодерм [7]; 2) ориентировка гленоидной впадины от латеральной до вентрокаудальной [4]; 3) развитие дополнительного отдела в передних конечностях [7]; 4) консолидация таза и крестца, увеличение числа крестцовых позвонков от 2 до 3—10 [6]; 5) форма таза — от широкого, с лобковыми и седалищными костями в виде широких пластин, расположенных вентрально, до суженного, трёхлучевого, вертикально расположенного [10, 12]; 6) степень развития и форма супраацетабулярного гребня [5, 6, 10]; 7) ориентировка вертлужной впадины от латеральной до почти вентральной за счёт загибания вниз концов крестцовых рёбер и отклонения подвздошных костей от вертикального до почти горизонтального положения [5, 10]; 8) вертлужная впадина — от мелкой, широкой до глубокой прободённой [6, 10, 12]; 9) характер и расположение функционирующей суставной поверхности тазобедренного сустава таза — на всех трёх костях, на подвздошной, на вентральной поверхности супраацетабулярного гребня [5]; 10) форма проксимальной суставной поверхности бедра, развитие медиальной головки [5, 6, 9, 10, 11]; 11) степень окостенения эпифизов длинных костей конечностей; 12) развитие трохантеров бедренной кости — внутреннего или четвёртого, большого и малого [6, 10, 12]; 13) положение четвёртого трохантера — от вентрального до каудального, более или менее дистального [10, 11, 12]; 14) форма бедренной кости и степень её скрученности (угол между длинными осями проксимальной и дистальной суставных поверхностей) [10]; 15) ориентировка дистальной суставной поверхности бедренной кости — от латерального до вентрального [10]; 16) развитие пальцеожждения и дополнительного отдела в задних конечностях [5, 6, 10]; 17) голеностопный сустав — от примитивного мезотарзального до крокодилового или продвинутого мезотарзального [6, 10]; 18) форма стопы — от асимметричной до симметричной (номер самого длинного пальца) [6, 10].

Развитие кожных окостенений у текодонтов является загадочным и требует функционального объяснения. Протерозухиды и эритрозухиды лишены их. Затем остеодермы появляются в виде узкого длинного ряда над позвоночником у рауизухид, протерохампсид, зупаркериид, орнитозухид. Остеодермы не срастаются с остистыми отростками позвонков, судя по характеру сочленения между собой (продольные желобки и выступы), они свободно смещались при вертикальной флексии-экстензии и несколько ограничивали горизонтальную флексию. Отметим, что все эти группы характеризуются развитием быстрых типов локомоции на парасагиттальных или частично парасагиттальных конечностях. Вряд ли узкая полоска остеодерм на спине могла иметь у них серьёзную защитную функцию, тем более, что это были единственные крупные наземные хищники своего времени. Появление остеодерм связано, вероятно, с развитием у этих текодонтов вертикальной гибкости позвоночника.

У примитивных тетрапод позвоночный столб расположен горизонтально, не напряжён, возможна в основном горизонтальная флексия при изгибах тела [7]. У млекопитающих и динозавров [7] позвоночный столб в туловище образует напряжённую арочную или мостовую конструкцию, стягиваемую спинной мускулатурой и сухожилиями, идущими от остистых отростков позвонков над поясами конечностей, с одной стороны и брюшной мускулатурой — с другой, которая обеспечивает вертикальную флексию-экстензию. У современных крокодилов для обеспечения верти-

кальной флексии-экстензии используется иная конструкция [7] — позвоночный столб связан перекрещивающейся системой мускулов и сухожилий с двойным рядом остеодерм, лежащим над ним, и всё это в совокупности образует упругую, напряжённую, подвижную в вертикальной плоскости систему. Развитие остеодермальной полосы у активно передвигающихся на парасагиттальных или частично парасагиттальных конечностях текодонтов можно объяснить именно этой причиной — созданием напряжённой конструкции для обеспечения вертикальной гибкости позвоночника, причем здесь остеодермы монофункциональны. Затем, кроме этой первоначальной функции, остеодермы могли образовывать защитный панцирь (расширение функции остеодерм и смена главной функции).

Исходно архозавры были четвероногими. В ходе эволюции преобладающие в локомоции задние конечности быстрее передних приобретают более парасагиттальную постановку и увеличиваются в длине, особенно с развитием дополнительного метатарзального отдела при пальцехождении. При большой скорости локомоции поступательное движение осуществляется в основном задними конечностями, а передние оказывают тормозящее действие [3], которые начинают отрываться от субстрата. Далее эволюция архозавров пошла двумя путями:

1. Отрыв передних конечностей от субстрата, переход к бипедализму. Начинается у эупаркериид, развивается у орнитозухид и лагозухид, полностью осуществляется у динозавров.

2. Уравнивание длины конечностей за счет развития дополнительного отдела (путем удлинения *radiale* и *ulnare*) в передних, специализированный квадрупедализм. Развивается у сфенозухий и наземных крокодилов.

Бипедализм стал основным путём реализации скоростной локомоции у прогрессивных групп архозавров. У сфенозухий и наземных крокодилов при быстрой четвероногой локомоции обнаруживаются преобразования, до некоторой степени сходные с таковыми у четвероногих млекопитающих, прежде всего развитие дополнительных отделов в передних и задних конечностях (подобно гепарду и псовым гончего типа).

У некоторых текодонтов (протерозухид, эупаркериид и особенно эритрозухид) наблюдается слабое окостенение суставов длинных костей конечностей. Все это представители генеральной линии прогрессивного развития отряда, у которых происходит совершенствование наземной локомоции и переход от латеральной к частично парасагиттальной постановке конечностей. В связи с этим объяснение слабого окостенения суставов как следствия их амфибиотического образа жизни [10] представляется сомнительным. К тому же у явно амфибиотических форм — фитозавров и современных крокодилов суставы окостеневают хорошо.

Слабое окостенение суставов связано здесь, вероятно, с известным несоответствием исторически сложившейся морфологии (при латеральных конечностях) и реального функционирования (при частично парасагиттальных). Эти текодонты фиксируют чрезвычайно важную, обычно ускользающую от нас стадию перестройки функционального аппарата. При быстром эволюционном переходе к новому режиму работы конечностей начинаются первые этапы морфологической перестройки, — не отвечающие новым условиям функционирования суставы примитивной конструкции перестают окостеневать, образуются из более пластичной хрящевой ткани (протерозухиды). Затем при закреплении частичной парасагиттальности вырабатываются хрящевые суставы, более отвечающие новым условиям функционирования (эритрозухиды, собственно пограничная стадия, момент дестабилизации и перестройки). Вновь сформированные суставы сперва ещё слабо окостеневают (эупаркерииды), но у большинства текодонтов с устоявшейся морфологией локомоторного аппарата при частично парасагиттальных конечностях суставы окостеневают хорошо.

С переводом бедра в парасагиттальное положение связано преобразование тазобедренного сустава, в первую очередь развитие медиальной головки [6]. Исходной, очевидно, является проксимальная терминальная суставная поверхность бедренной кости примитивных тетрапод. Иногда образуется слабообособленная терминальная головка, округлая, изомет-

ричная или вытянутая в передне-заднем направлении. У некоторых ящеров со специализацией к латеральной постановке конечностей возникает специальный суставной фиксирующий механизм, препятствующий отклонению бедра от горизонтального положения больше, чем на определённый угол. У них имеется расширение терминальной суставной поверхности в вентральной (медиальной) её части, у основания внутреннего трохантера, которое при слишком сильном отклонении бедра упирается в вентральный край вертлужной впадины. Хорошо обособленная головка бедренной кости черепах, вероятно, гомологична терминальной головке, образована отгибанием последней в дорсолатеральном направлении. У терапсид и млекопитающих [11] медиальная головка гомологична исходной терминальной, образована постепенным её отгибанием в медиальном направлении. Суставная поверхность ограничена собственно медиальной головкой, суставного фиксирующего механизма для ограничения отклонения бедра от парасагиттального положения нет. Подобного типа медиальная головка отмечена у парейазавров [11].

У архозавров и птиц медиальная головка образована за счёт разрастания середины медиальной (вентральной) части исходной терминальной суставной поверхности в месте крепления тазобедренной связки. У ранних текодонтов имеется ещё примитивная терминальная головка, сочленяющаяся с вертлужной впадиной, образованной всеми тремя костями таза. У многих более продвинутых текодонтов (эупаркерид, рауизухид, стагонолепидид и других) и крокодилов терминальная головка вытянута в передне-заднем направлении, контактирует с суставной поверхностью, расположенной в основном или исключительно на подвздошной кости и на вентральной поверхности супраацетабулярного гребня. Такая головка принципиально отлична от медиальной головки лагозухид и динозавров [5]. У крокодилов, некоторых продвинутых текодонтов (попозаврид, сфенозухий, лагозухид) и динозавров можно проследить развитие медиальной головки, которая возникает указанным выше образом при функционирующей терминальной, а затем, сочленяясь с вертлужной впадиной при увеличении, медиальная головка перенимает основную опорную функцию у терминальной. Образуется единая суставная поверхность, охватывающая медиальную головку, дорсальную поверхность шейки и большого трохантера. Последняя её часть, соответствующая, очевидно, исходной терминальной головке, продолжает контактировать с вентральной поверхностью супраацетабулярного гребня. Вероятно, из расширения в задней части этой поверхности у динозавров и птиц образуется антитрохантер. Терминальная суставная поверхность бедренной кости и антитрохантер на подвздошной формируют суставной фиксирующий механизм, препятствующий отклонению бедра от парасагиттальной плоскости. У динозавров и птиц проксимальная суставная поверхность бедренной кости ската в передне-заднем направлении, её длинная ось расположена под углом 90° к таковой текодонтов и крокодилов. Таким образом, медиальная головка бедренной кости у архозавров-птиц и терапсид-млекопитающих развивается, вероятно, разными путями, а сходство обусловлено общей конструктивной задачей — формированием оптимального тазобедренного сочленения при парасагиттальной постановке конечностей.

У текодонтов можно наблюдать все стадии перехода от латеральной к парасагиттальной постановке конечностей.

По строению локомоторного аппарата протерозухиды наиболее примитивны и близки к ранним диапсидам, некоторые прогрессивные преобразования лишь намечаются. Они были четвероногими, стопоходящими, с латерально расположенными конечностями, но не исключено, что при быстром передвижении могли переводить конечности в частично парасагиттальное положение. Гленоидная впадина у них обращена вбок. Таз широкий, с лобковыми и седалищными костями в виде пластин, охватывающих туловище снизу, но намечается удлинение лобковых костей (переход к трехлучевому тазу). Два крестцовых позвонка с горизонтальными крестцовыми ребрами. Вертлужная впадина неглубокая, направлена вбок, составлена всеми тремя костями таза. Супраацетабулярный гребень пло-

хо выражен. Эпифизы длинных костей конечностей не полностью окостеневают. Бедренная кость почти прямая, не перекручена, хорошо развит внутренний трохантер и межтрохантерная впадина. Голенистоопный сустав примитивный мезотарзальный, семь тарзальных элементов, пяточный бугор направлен вбок. Стопа сильно асимметричная, четвертый палец самый длинный.

Эритрозухиды представляют следующую стадию прогрессивного развития локомоторного аппарата текодонтов. Они были четвероногими, стопоходящими, передвигались довольно неуклюже на латерально расположенных конечностях, но при относительно быстром передвижении, особенно у поздних крупных и гигантских форм, конечности должны были перемещаться в частично парасагиттальное положение. У эритрозухид имеется два крестцовых позвонка. Таз более вертикальный, трёхлучевой, но лобковая и седалищная кости ещё слабо удлинены. Крестцовые рёбра несколько отогнуты вниз, подвздошная кость слабо наклонена вбок, вертлужная впадина направлена вбок и несколько вниз. Развивается супраацетабулярный гребень, хорошо выраженный лишь в передней части. Эпифизы длинных костей конечностей очень плохо окостеневают. Бедренная кость почти прямая, не перекручена, развит внутренний трохантер и межтрохантерная впадина. Голенистоопный сустав мезотарзальный, четыре тарзальных элемента, пяточный бугор направлен вбок. У ранних эритрозухид гленоидная впадина обращена вбок и несколько назад, стопа асимметричная, четвертый палец самый длинный. У поздних эритрозухид гленоидная впадина обращена в основном назад, стопа становится симметричной, третий и четвертый палец одинаковой длины.

Рауизухиды представляют следующий этап прогрессивного развития локомоторного аппарата по сравнению с эритрозухидами. Они реализовали тип крупного наземного четвероногого активно передвигающегося хищника. Рауизухиды могли иметь частично парасагиттальную или, преимущественно, парасагиттальную постановку конечностей. У них развивается двойной ряд остеодерм на спине. Гленоидная впадина обращена назад и вниз. Имеется два или три крестцовых позвонка. Таз трехлучевой, с удлинёнными лобковыми и седалищными костями. Вертлужная впадина расположена в основном на подвздошной кости, направлена преимущественно вниз за счет отгибания вниз концов крестцовых ребер и отклонения подвздошной кости вбок [5]. Развит супраацетабулярный гребень. Бедренная кость обычно сигмоидально изогнута, перекручена на 60—90°, проксимальная суставная поверхность вытянута в передне-заднем направлении, развит четвертый трохантер. Голенистоопный сустав крокодиловый, четыре тарзальных элемента, пяточный бугор направлен преимущественно назад. Стопа симметричная, третий палец наиболее длинный.

Попозавриды демонстрируют дальнейшее развитие и специализацию локомоторного аппарата по сравнению с рауизухидами. Они, вероятно, имели парасагиттальную постановку конечностей и были факультативно бипедальными [10]. Имеется четыре крестцовых позвонка с горизонтальными крестцовыми ребрами. Вертлужная впадина образована всеми тремя костями таза, частично прободенная, направлена вбок. Терминальная проксимальная головка бедренной кости направлена вверх, контактирует почти исключительно с вентральной поверхностью мощного, сильно выступающего супраацетабулярного гребня. Голенистоопный сустав крокодиловый, пяточный бугор направлен назад, стопа симметричная.

Стагонолепидиды по организации локомоторного аппарата сходны с рауизухидами. Полная или частичная парасагиттальность конечностей обеспечивается переориентацией вниз вертлужной впадины за счет загибания концов крестцовых ребер вниз и отклонения подвздошных костей вбок [10].

Сфеозухии были специализированными грацильными четвероногими хищниками, организация локомоторного аппарата которых может быть выведена из таковой ранних рауизухид. Сфеозухии имели парасагиттальную постановку конечностей. Развит двойной ряд остеодерм на спине.

В передних конечностях развивается дополнительный отдел за счет удлинения *radiale* и *ulnare*. Два крестцовых позвонка с горизонтальными крестцовыми ребрами. Вертлужная впадина направлена вбок, частично прободенная, лобковая кость исключена из ее состава. Бедренная кость сигмоидально изогнута или вторично почти прямая, с небольшой медиальной головкой. Голеностопный сустав крокодиловый, развивается дополнительный метатарзальный отдел и пальцехождение, стопа симметричная.

Эупаркерииды представляют новую линию прогрессивного развития локомоторного аппарата, выводимую из протерозухид. Они демонстрируют переход к частичной парасагиттальности конечностей и факультативному бипедализму. У эупаркериид развит двойной ряд остеодерм на спине. Таз трехлучевой, но еще довольно широкий, со слабоудлиненными лобковыми и седалищными костями. Эпифизы длинных костей конечностей не полностью окостеневают. Бедренная кость сигмоидально изогнута, развивается четвертый трохантер. Начинает формироваться обращенно-крокодиловый сустав. Стопа слабо асимметрична, третий и четвертый палец почти одинаковой длины. Примитивные эупаркерииды [10] имеют гленоидную впадину, обращенную преимущественно вбок, два крестцовых позвонка с горизонтальными крестцовыми ребрами, вертлужную впадину, направленную вбок. Продвинутое эупаркерииды [2] имеют гленоидную впадину, обращенную назад и вбок, три крестцовых позвонка с крестцовыми ребрами, несколько загибающимися вниз, вертлужную впадину, направленную вбок и вниз.

Орнитозухиды представляют следующую стадию прогрессивного развития локомоторного аппарата по отношению к эупаркеридам. Они имели парасагиттальную постановку конечностей и были факультативно бипедальными [10]. У орнитоухид развит двойной ряд остеодерм на спине. Таз узкий, трехлучевой. Три крестцовых позвонка с горизонтальными крестцовыми ребрами. Вертлужная впадина глубокая, частично прободенная, образована всеми тремя костями таза, направлена вбок. Бедренная кость почти прямая, перекручена на 90° , развивается медиальная головка, развит четвертый, большой и малый трохантеры. Голеностопный сустав обращенно-крокодиловый, пяточный бугор направлен назад. Развита дополнительный метатарзальный отдел и пальцехождение. Стопа симметричная.

Лагозухиды весьма продвинуты по многим особенностям локомоторного аппарата, но имеют некоторые примитивные черты и могут быть выведены из общих с эупаркеридами предков. Лагозухиды имели парасагиттальную постановку конечностей и были в основном бипедальными. Остеодермы отсутствуют. Гленоидная впадина обращена назад и вниз. Таз широкий, лобковая и седалищная кости слабо удлинены. Два крестцовых позвонка с горизонтальными крестцовыми ребрами. Вертлужная впадина глубокая, частично прободенная, образована всеми тремя костями таза, обращена вбок. Бедренная кость сигмоидально изогнута, с небольшой медиальной головкой. Развита продвинутый мезотарзальный сустав с редуцированным пяточным бугром, направленным назад. Развита дополнительный метатарзальный отдел и пальцехождение. Стопа симметричная.

Динозавры представляют следующую стадию прогрессивного развития локомоторного аппарата по отношению к текодонтам. Для них характерна парасагиттальная постановка конечностей и исходно, вероятно, бипедализм. Три и более крестцовых позвонка с горизонтальными крестцовыми ребрами. Вертлужная впадина глубокая, прободенная, образована тремя костями таза, направлена вбок, развивается антитрохантер. Бедренная кость с развитой медиальной головкой. Голеностопный сустав продвинутый мезотарзальный, развит дополнительный метатарзальный отдел, пальцехождение. Стопа симметричная.

Ниже мы рассматриваем тазобедренный функциональный блок архозавров (рис. 1), используя совокупность данных по локомоторному аппарату и развивая представления А. Дж. Чарига [6] и Х. Ф. Бонапарте [5].

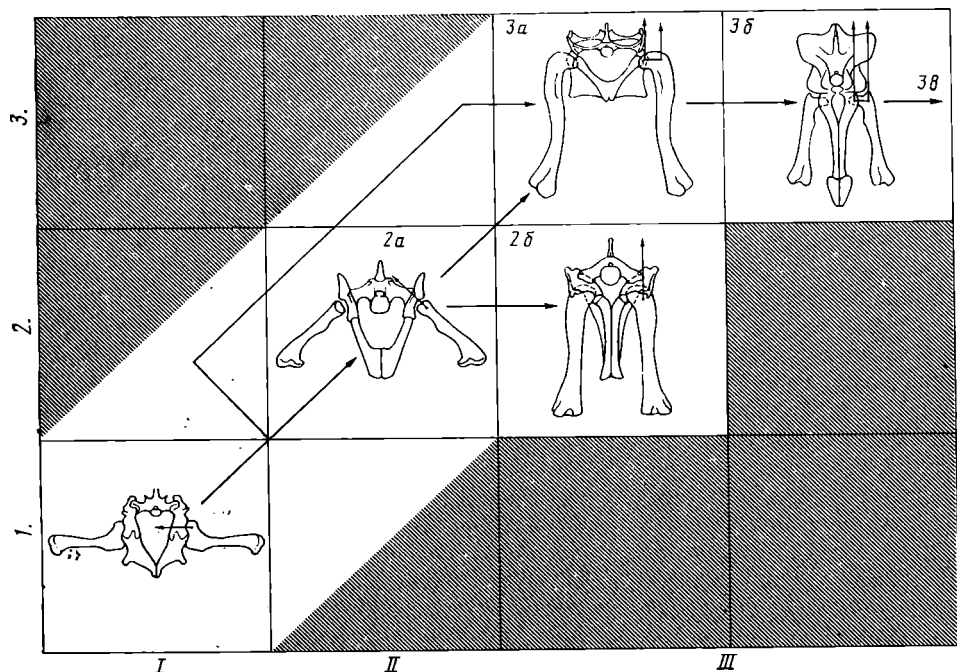


Рис. 1. Основные типы тазобедренного функционального блока архозавров. Снизу вверх: 1 — примитивный тип, 2 — переходный тип (2а — дорозуховый подтип, 2б — рауизуховый подтип), 3 — продвинутый тип (3а — лагозуховый подтип, 3б — динозавровый подтип, 3в — к птичьему подтипу). Слева направо: I — латеральная, II — частично парасагиттальная, III — парасагиттальная постановка конечностей. Области функционирования, запрещенные по конструктивным соображениям, заштрихованы. Стрелками показаны силы, прилагаемые в суставе, и возможное выведение одних типов и подтипов из других

1. Примитивный тип (при латеральных конечностях). Два крестцовых позвонка, крестцовые ребра горизонтальные. Таз широкий, охватывает туловище снизу. Неглубокая вертлужная впадина образована всеми тремя костями таза, направлена вбок. Супраацетабулярный гребень слабо развит. Бедренная кость прямая или слабо изогнута, с внутренним трохантером, с округлой терминальной головкой, с дистальной суставной поверхностью, направленной вбок и вниз. Терминальная головка направлена в вертлужную впадину сбоку, усилие прилагается к ней по длинной оси бедра.

Представлен у ранних диапсид, ящериц, с некоторыми прогрессивными преобразованиями у протерозухид, эригрозухид и примитивных зуларкеррид.

2. Переходный тип (при частично парасагиттальных или парасагиттальных конечностях). Два — четыре крестцовых позвонка, крестцовые ребра на концах несколько загibaются вниз. Вертлужная впадина довольно глубокая, образована преимущественно подвздошной костью, развит супраацетабулярный гребень. Таз относительно узкий, но сверху расширен и за счет отклонения подвздошных костей вбок. Бедренная кость сигмоидально изогнута, перекручена вдоль длинной оси так, что дистальная суставная поверхность направлена преимущественно вперед и вниз. Терминальная головка сужена и вытянута в передне-заднем направлении, направлена в вертлужную впадину и вентральную поверхность супраацетабулярного гребня, усилие прилагается к ней по длинной оси кости.

2а. Дорозуховый подтип (при частично парасагиттальных конечностях). Два-три крестцовых позвонка, крестцовые ребра на концах немного загibaются вниз. Вертлужная впадина направлена косо вбок и вниз, образована преимущественно подвздошной костью, несколько от-

клоненной вбок. Таз довольно широкий, несколько сужен внизу, сверху расширен за счет отклонения подвздошных костей. Бедренная кость сигмоидально изогнута, развит четвертый трохантер. Терминальная головка направлена косо вверх.

Представлен у продвинутых эупаркериид, ранних рауизухид и стагонолепидид, возможно, фитозавров и протерохампсид. К этому подтипу, возможно, относится и тазобедренный блок современных крокодилов, но их вертлужная впадина стлчается частичной прободенностью и исключением лобковой кости. Отклонение подвздошных костей вбок намечается у эритрозухид.

2б. Рауизуховый подтип (при парасагиттальных конечностях). Два-четыре крестцовых позвонка, крестцовые ребра на концах сильно загибаются вниз. Вертлужная впадина направлена вниз, образована почти исключительно подвздошной костью, сильно отклоненной вбок. Таз внизу узкий, с длинными лобковыми и седалищными костями, сверху сильно расширен за счет отклонения вбок подвздошных костей. Бедренная кость обычно сигмоидально изогнута, развит четвертый и малый трохантеры. Терминальная головка направлена вертикально вверх.

Представлен у типичных рауизухид и стагонолепидид. Попозавриды имеют, вероятно, промежуточную между переходным и продвинутым типом конструкцию — терминальная головка бедренной кости направлена вверх в вентральную поверхность супраацетабулярного гребня, а вертлужная впадина — вбок.

3. Продвинутый тип (при парасагиттальных конечностях). Обычно имеется три и более крестцовых позвонков, крестцовые ребра горизонтальные или направлены несколько вверх. Таз обычно узкий, подвздошные кости медиально сближены. Вертлужная впадина глубокая, прободенная, направлена вбок, образована всеми костями таза. Развита супраацетабулярный гребень. Бедренная кость почти прямая, перекручена вдоль длинной оси так, что дистальная суставная поверхность направлена вперед и вниз. Имеется четвертый, большой и малый трохантеры. Развита медиальная головка, на нее в основном переносится сила упора бедра в вертлужную впадину с терминальной головки.

3а. Лагозуховый подтип. Два-три крестцовых позвонка. Таз может быть относительно широким или суженным. Подвздошные кости субвертикальные или слабо наклонены медиально. Вертлужная впадина частично прободенная. Бедренная кость сигмоидально изогнута или почти прямая. Медиальная головка слабо выражена, шейка не развита.

Этот подтип представлен у лагозухид, орнитоухид, возможно, сфенозухий и бегающих наземных крокодилов. К нему приближается тазобедренный блок попозаврид.

3б. Динозавровый подтип. Крестцовых позвонков от трех до десяти. Таз как правило узкий. Подвздошные кости сближены, у теропод их верхние края смыкаются медиально. Вертлужная впадина прободенная. Развивается небольшой, слабо обособленный антитрохантер в задней части супраацетабулярного гребня. Бедренная кость, как правило, почти прямая. Медиальная головка довольно хорошо развита, но плохо обособлена из-за слабой выраженности шейки.

Представлен у динозавров, типично — у бипедальных. У квадрупедальных имеются некоторые отклонения, у анкилозавров таз наиболее преобразован и уклоняется от данного типа.

3в. Птичий подтип. Число крестцовых позвонков увеличивается до 8—24. Крестец и таз консолидированы. Таз расширен снизу. Антитрохантер хорошо развит и обособлен. Медиальная головка хорошо развита, обособлена от тела бедра хорошо выраженной шейкой.

Представлен у птиц.

Примитивный тип унаследован архозаврами от ранних диансид. Переходный тип легко выводится из примитивного, нет принципиальной перестройки первоначальной конструкции для новой функции. Примитивному и переходному типам соответствует одинаковая конструкция тазобедренного сустава, образованного посредством упора в вертлужную впа-

дину терминальной головки бедренной кости. В морфологическом ряду от примитивного до рауизухового тазобедренного сустава используется и усиливается отклонение подвздошных костей вбок, имеющее место уже у ранних диансид. Рауизуховый подтип есть просто предельный, крайне специализированный вариант переходного типа, связанный с парасагиттальной постановкой конечностей у крупных текодонтов. У форм, имеющих латеральную постановку конечностей, туловище широкое, часто уплощенное, таз, соответственно, широкий. При переходе к движению на парасагиттальных конечностях и, особенно, бипедализме у архозавров туловище становится высоким, сжатым с боков, таз, соответственно, узким, вертикально расположенным. Расширение таза вверх в рауизуховом подтипе противоречит этим конструктивным преобразованиям.

Продвинутый тип возникает путем кардинального преобразования исходной и формирования новой конструкции, наиболее надежно обеспечивающей парасагиттальность бедра. Три подтипа продвинутого типа представляют собой последовательные стадии развития и специализации этой новой конструкции. Для примитивного типа невозможна парасагиттальная постановка бедра, а для продвинутого — латеральная, так как головка бедренной кости в таких случаях просто выйдет из вертлужной впадины; сустав не будет функционировать (рис. 1, заштрихованные области). Выведение продвинутого типа непосредственно из примитивного вряд ли возможно — принципиально новая конструкция требовала развития и отработки через ряд промежуточных стадий. Развитие медиальной головки и перенос опорной функции с терминальной на медиальную головку возможно только при функционировании бедра в положении, близком к парасагиттальному, что исключено для примитивного типа. В то же время выведение продвинутого типа из поздних стадий переходного (рауизухового подтипа) маловероятно, так как он имеет слишком специализированную уклоняющуюся конструкцию, и пришлось бы предположить обратимость целого комплекса морфологических преобразований. Возможно, продвинутый тип выводится из каких-то ранних стадий переходного (дорозухового подтипа), когда расширение верхней части таза было невелико и еще обратимо. Морфофункциональной моделью перехода от переходного к продвинутому типу могут служить позавриды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амнониций. М.: Изд-во АН СССР. 1960. 332 с.
2. Сеников А. Г. Новый эупаркерид из среднего триаса Южного Приуралья // Палеонтол. журн. № 2. 1989. С. 74–78.
3. Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции и особенности передвижения низших тетрапод. Л.: Наука. 1968. 228 с.
4. Bakker R. T. Dinosaur physiology and the origin of mammals // Evolution. 1971. № 25. P. 636–658.
5. Bonaparte J. F. Locomotion in rauisuchid thecodonts // J. vertebr. paleontol. 1984. V. 3. № 4. P. 240–248.
6. Charig A. J. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms // Studies in vertebrate evolution / Ed. Jöjsey K. A., Kemp T. S. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1972. P. 121–157.
7. Frey E. Biomechanics of terrestrial locomotion in crocodiles // Konstruktionsprinzipien lebender und ausgestorbener Reptilien. Konzepte SF B230. Stuttgart, 1985. Hf. 4. S. 145–169.
8. Gregory W. K. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals // Ann. N. Y. Acad. sci. 1912. V. 22. P. 267–292.
9. Gregory W. K. Evolution emerging. N. Y.: The Macmillan company, 1951. V. 1. 756 p.; V. 2. 1014 p.
10. Parrish J. M. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of thecodontia // Hunteria. 1986. V. 1. № 2. P. 1–35.
11. Romer A. S. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles // Bull. Amer. Mus. Natur. History. 1922. V. 46. Art. 10. P. 517–606.
12. Romer A. S. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs // Bull. Amer. Mus. Natur. History. 1923. V. 48. Art. 19. P. 605–617.

УДК 568.112.3:551.3

© 1989 г.

АЛИФАНОВ В. Р.

НОВЫЕ ПРИСКАГАМЫ (LACERTILIA) ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА МОНГОЛИИ И ПОЛОЖЕНИЕ ИХ В СИСТЕМЕ IGUANIA

Из верхнемелового местонахождения Тугрикии-Ширэ (Монголии) описаны *Flaviagama dzerzhinskii* gen. et sp. nov. и *Mimeosaurus tugrikinesis* sp. nov., принадлежащие к подсемейству *Priscagaminae* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984 в составе *Agamidae*. Анализ обнаруживает архаичность прискагам по сравнению со всеми остальными семействами инфраотряда *Iguania* и показывает возможность независимого приобретения сходства с собственно агамами и хамелеонами, а также с игуанами. Это позволяет рассматривать прискагам как независимую ветвь в эволюции инфраотряда и повысить их таксономический ранг до уровня семейства. Возможно, проблематичный род *Isodontosaurus* из верхнего мела Монголии принадлежит к тому же семейству.

Разрез верхнемелового местонахождения Тугрикии-Ширэ (в литературе используются также названия Тугрикин-Ус и Тугрик), расположенного на юге Монголии, сложен толщей серых песков джадохтской свиты. В комплексе позвоночных этого местонахождения основную массу ископаемых остатков составляет представитель рогатых динозавров — *Protoceratops andrewsi*, тогда как находки мелких хищных динозавров, анкилозавров, черепах, крокодилов и млекопитающих довольно редки. Неизученным компонентом комплекса позвоночных Тугрикин-Ширэ оставались до сих пор ящерицы, небольшая коллекция которых, насчитывающая 8 образцов, составлена из сборов различных отрядов Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, проведенных в течение 1969, 1976 и 1979 гг. По предварительным данным, эти материалы относятся к представителям следующих семейств ящериц: *Necrosauridae*, *Teiidae* (в том числе род *Adamisaurus* Sulimski, 1972), *Scincomorpha* fam. indet. Кроме этого, 2 образца, описанных ниже как *Flaviagama dzerzhinskii* gen. et sp. nov. и *Mimeosaurus tugrikinesis* sp. nov., принадлежат к группе, которая в качестве подсемейства *Priscagaminae* наряду с *Uromasticinae* и *Agaminae* включается в состав *Agamidae* [4].

Выделение нового и хорошо обособленного подсемейства проведено в 1984 г. М. Борсук-Бялыницкой и С. Муди по черепам двух новых монотипичных родов *Priscagama* и *Pleurodontagama* из верхнемелового местонахождения Хермин-Цав (барунгойотская свита) и челюстям *Mimeosaurus crassus* Gilmor, 1943 (местонахождение Баин-Дзак, джадохтская свита), который при первоописании рассматривался как представитель *Chamaeleonidae*. В последнее время появились сведения о наличии прискагам в коньякских отложениях Средней Азии (Центральные Кызылкумы) [11].

В настоящей статье предлагается отличный от существующего представления взгляд на систематическое положение прискагам.

Автор выражает глубокую признательность д-ру М. Борсук-Бялыницкой за предоставленную возможность непосредственно изучить материалы по прискагамам Монголии из коллекционных фондов Института палеобиологии Польской академии наук.

СЕМЕЙСТВО PRISCAGAMIDAE BORSUK-BIALYNICKA ET MOODY, 1984

Типовой род — *Priscagama* Borsuk-Bialynicka et Moody, 1984.

Диагноз. Эпителическая выемка на костях мозговой капсулы выражена. Эпителическое отверстие не образуется. Скульптура на костях кры-

пи черепа всегда развита, но в разной степени. Максиллы контактируют друг с другом позади премаксиллы. Коронид образует нисходящий лабиальный отросток. Пластинчатая кость крупная, без следов редукции, прободена задним милогноидным отверстием. Нижняя кромка субдентального гребня разрастается вниз лингвальнее пластинчатой кости. Угловая кость не заходит далеко за уровень заднего края зубного ряда. Разрастание назад зубной кости происходит в большей степени за счет супраангулярного выроста, располагающегося выше переднего супраангулярного отверстия. Диаметр отверстия альвеолярного канала значительно уступает в размерах диаметру меккелева желоба. Зубная система, как правило, с резко обозначенной гетеродонтностью. Ярко выражена тенденция к замедлению или утрате процессов сменяемости зубов. По способу прикрепления зубы плевродонтные, но проявляется тенденция к акродонтизации — сокращению площади контакта зубов с несущими их костями.

Сравнение. От *Iguanidae*, *Agamidae* и *Chamaeleonidae* резко отличается крупной нередуцированной пластинчатой костью, которая заходит далеко вперед за уровень середины зубного ряда. От *Iguanidae* отличаются смыканием максил позади премаксиллы, разрастанием зубной кости выше переднего супраангулярного отверстия и сильной тенденцией к утрате смежности зубов щечного ряда и их акродонтизации. От *Agamidae* и *Chamaeleonidae* отличается разрастанием нижней кромки субдентального гребня вниз, развитием лабиального отростка коронида, разрастанием зубной кости назад только над передним супраангулярным отверстием, меньшими размерами диаметра канала нижнего альвеолярного нерва по сравнению с диаметром меккелева желоба, проявлением тенденции к сохранению плевродонтно прикрепленных зубов. От *Agamidae* дополнительно отличается скульптурой на костях крыши черепа, отсутствием эпиотического отверстия.

Flaviagama Alifanov, gen. nov.

Название рода от *flavus* лат. — желтый и *Agama*.

Типовой вид — *F. dzerzhinskii* sp. nov.; верхний мел, джадохтская свита; Центральная Азия, Южная Гоби.

Диагноз. Преорбитальная часть черепа короткая. Глазницы крупные. На костях крыши черепа имеется нечеткая и нерегулярная скульптура. Скуловой отросток максиллы длинный и широкий, налегает на латеральную поверхность скуловой кости. Птеригониды длинные, контактируют с сошниками. Постдентальная часть нижней челюсти выгибается вверх. Параартикулярный отросток длинный, направлен вперед. Все зубы по способу прикрепления плевродонтные. Зубная система гетеродонтная, агамидного типа, содержит две серии четко различающихся зубов. Первая серия содержит конические гиперплевродонтно расположенные зубы, имеющие неоднократную смену и занимающие переднее положение в зубных рядах. Их число на верхней и нижней челюстях — по три. Зубы второй серии плевродонтные, субтреугольной формы, без следов замены и увеличиваются в размерах спереди назад. В передней части этого ряда происходит чередование увеличивающихся назад крупных и более мелких зубов, которые своими основаниями близко подходят друг к другу. Несколько задних, наиболее крупных зубов разделены широкой диастемой. Число зубов второй серии на верхних и нижних челюстях — 13—14.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех известных родов прискагам новый отличается наличием чередования размеров зубов в части ряда. Слабое развитие остеодермальной скульптуры на покровных костях крыши черепа и наличие контакта птеригонидов и сошников отличает от *Priscagama* и *Pleurodontagama* (для *Mimeosaurus* последний признак неизвестен). От *Priscagama* дополнительно отличается меньшим числом зубов обеих серий, а от *Pleurodontagama* — четким разделением зубов нижней челюсти на

две морфологические серии и субтреугольной формой зубов основной части ряда. Последний признак позволяет отличить новый род и от *Mimeosaurus*, что дополняется возможностью неоднократной смены зубов первой серии, а также наличием широких диастем между задними зубами.

Flaviagama dzerzhinskii Alifanov, sp. nov.

Название вида в честь орнитолога Ф. Я. Держинского.

Голотип — ПИН, № 3143/101, череп и два сочлененных позвонка того же экземпляра; МНР, Южногобийский аймак, местонахождение Тугрик; верхний мел, джадохтская свита.

Описание (рис. 1, *a—u*). Некрупная ящерица с овалообразной формой черепа и крупными глазами. Сверху височные окна лишь немного меньше орбит. Носовые отверстия небольшие. Базальная длина мозговой капсулы составляет примерно треть от общей длины черепа. Базиптеригиодные отростки выражены четко, широко отстоят друг от друга. Латерально они немного заходят за уровень сфенокципитальных бугров, которые имеют вид небольших выпячиваний. Парокципитальные отростки небольшие, ориентированы преимущественно латерально. Оксиципитальный мыщелок отчетливо трехраздельный. Его базиокципитальная часть крупнее экзоципитальных. При взгляде сбоку полукружные каналы составляют почти правильный треугольник. Латеральное заднего полукружного канала имеется четкая депрессия, соответствующая эпнотическому отверстию некоторых современных агамид. Круглое окно вместе с отверстиями для выхода веточек IX, X нервов располагается в неглубоком кармане, который распространяется ниже этих отверстий. Срединный гребень верхнезатылочной кости едва выражен, а восходящий отросток этой кости — короткий, широкий и плоский. Боковые отростки, находящиеся на стыке верхней и боковых затылочных костей, по величине сопоставимы с восходящим. Вестибулярная полость сравнительно крупная. Супратригемипальный отросток переднеушной кости, характерный для многих игуаний, у новой формы в виде бугорка. Гребень переднеушной кости четко обозначен, но не образует длинной боковой складки. Алярного отростка переднеушной кости нет. Базисфеноид позади базиптеригиодных отростков расширяется назад, отростками достигает сфенокципитальных бугров. Шов между базисфеноидом и основной затылочной костями трапецевидный.

За исключением теменной, лобной и носовых костей, скульптура на остальных костях крыши черепа отсутствует. Пинеальное отверстие крупное, располагается на линии лобно-теменного шва. Теменная кость парная, широкая, сужается незначительно назад. Ее антеролатеральные углы широко раздвинуты в стороны. Длинные постеролатеральные отростки направлены назад и в стороны под углом 35—40°. Фланги этих отростков расширяются каудально. Скульптура теменной кости в виде неотчетливо выраженных бугорков, которые в правой части кости сливаются. Позади пинеального отверстия имеется центрально расположенная неглубокая депрессия. Лобная кость непарная, узкая и расширяется немного впереди и резко назад. Поверхность лобной скульптурирована слабо выраженными, почти сходящими на нет бугорками. Носовые кости сужены назад, их длина примерно равна половине лобной. Протяженность контакта носовых друг с другом составляет половину длины самих костей. Скульптура носовых костей в виде нерегулярных редких и неотчетливо выраженных бугорков. Надвисочная кость пластинкообразная, составляет примерно половину длины затылочного отростка теменной кости. Медиальный отросток глазничной кости короткий и широкий, а задний отросток — серповидной формы. Чешуйчатая кость впереди контактирует со скуловой, а позади своим развитым постеромедиальным отростком прикрепляется к надвисочной кости и затылочному отростку теменной. Предлобная кость нехрупкая. Ее задний отросток тянется вверх и назад до уровня центра орбиты. Поперечная нисходящая пластина этой кости, опирающаяся на небную кость, узкая и невысокая. Слезная кость

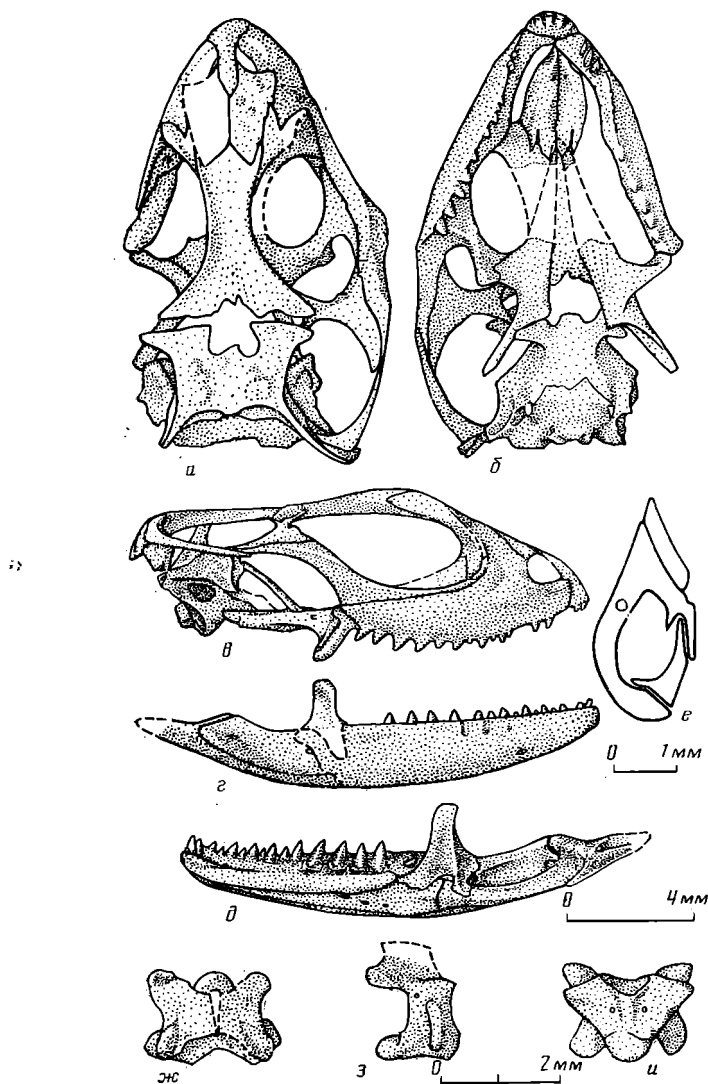


Рис. 1. *Flaviagama dzerzhinskii* sp. nov., голотип № 3143/101, череп: а — сверху, б — снизу, в — сбоку; нижняя челюсть: г — лабиальная поверхность, д — лингвальная поверхность, е — поперечный срез на уровне середины зубного ряда; позвонок: ж — вид сверху, з — сбоку, и — снизу

тонкая и узкая. Небольшое отверстие слезного канала расположено на шве между слезной и предлобной. Восходящий отросток скуловой кости широкий, а каудальный не выражен. Значительная часть латеральной поверхности переднего отростка скуловой закрыта палегающей сверху верхнечелюстной костью. На латеральной поверхности восходящего отростка скуловой кости имеется гребень, продолжающийся на заднелобную кость и топографически соответствующий ряду скульптурных бугорков у известных представителей семейства. Предчелюстная кость — без выраженных максиллярных отростков. Длина зубного края этой кости в 2 раза короче ее восходящего отростка. Верхнечелюстная кость имеет короткий передний отросток, более длинный дорсальный отросток и очень протяженный каудальный отросток, который заходит за уровень центра орбиты, но не доходит до уровня лобно-теменного шва. Край зубной кости прогибается вниз при виде сбоку. Супрадентальный гребень максиллы имеет расширение на уровне контакта с нёбной костью, которое затем сходит на нет и вновь, но уже незначительно, расширяется в области контакта с эктоптеригойдом.

Нёбо палеохоанатного типа. Хоаны щелевидные, плавно изогнуты. Инфраорбитальные окна крупные, эллипсоидные. Зубов на костях нёба нет. Сошники тесно примыкают друг к другу, позади немного заходят за уровень передней стенки орбит. Латеральные края этих костей дугообразно изогнуты. От нёбных сохранился лишь фрагмент передней части правой кости. Ее максиллярный отросток широкий. Переход от максиллярного отростка к сошниковому почти не выражен. Дорсально нёбные кости контактируют со скуловыми. Обширный контакт нёбной кости с сошником проходит по постеролатеральному краю последнего. На вентральной поверхности задних концов сошников лежат две смыкающиеся друг с другом кости с обломанными задними концами, которые, по всей вероятности, являются частью передних отростков крыловидных костей. Поперечные отростки птеригонидов расширяются в вертикальной плоскости, образуя с постеромедиальным отростком эктоптеригоида высокий птеригонидный фланг. Последний ориентирован назад и опущен ниже уровня максиллярных зубов. Задневерхний отросток эктоптеригоида смыкается с заглазничной костью медиальнее скуловой. Впереди максиллярные отростки эктоптеригонидов отделены от нёбных костей небольшим промежутком. Эпиптеригониды имеются. Передняя поверхность квадратной кости имеет незначительный вертикальный желоб. Все ее вертикальные гребни прямые. Латеральный (тимпальный) гребень расширяется кверху. Медиальный (окципитальный) гребень выражен только в верхней части квадратной кости и имеет вид короткого антеромедиального отростка. В нижней части квадратной кости этот гребень образует широкую площадку для сочленения с птеригондом. Задний (ушной) гребень слабо выдается назад. Вентральный мыщелок квадратной кости образует две равные суставные лопасти, соединенные тонкой, немного выгнутой вверх перемычкой. Дорсально суставная поверхность квадратной кости стыкуется с чешуйчатой, а дорсомедиально — с надвисочной костями.

Прекогноидная часть нижних челюстей несколько длиннее задней. Постдентальная часть изогнута вверх. Аддукторная яма обширная. Зубная кость по длине превышает максиллу, заходит за уровень центра когноида, распространяясь над передним супраангулярным отверстием. Зубной край этой кости прямой и ровный. На лабиальной поверхности зубной имеются несколько фасеток стирания, оставленные несколькими наиболее крупными зубами первой половины максиллы. Субдентальный гребень разрастается вниз, латерально налегая на пластинчатую кость (рис. 1, e), но не доходит до нижнего края зубной. Пластинчатая кость по длине немного уступает зубной, тянется от переднего края аддукторной ямы и почти до самого симфиза. Кость пронизана тремя отверстиями, наиболее крупное из которых — нижнеальвеолярное — частично открыто сверху субдентальным гребнем зубной. Угловая кость в виде длинной чешуйки, занимает инфериолатеральное положение в постдентальной части челюсти. Коронид высокий, его дорсальный отросток ориентирован перпендикулярно по отношению к линии зубного ряда. Вертикально расположенный аддукторный гребень короткий и массивный. Судя по нависающей над задним краем латеральной поверхности зубной кости обломанной кромке когноида, его лабиальный отросток был развит. Мыщелок сочленовной кости сверху субтреугольной формы. В задних углах этого треугольника, которые опущены ниже переднего, имеются фасетки для сочленения с квадратной костью. Ретроартикулярный отросток в основании широкий, заострен. На его дорсальной поверхности имеется округлая впадина. Параартикулярный отросток длинный и тонкий, направлен вперед и немного вниз.

Строение зубной системы новой формы в основных чертах повторяет агамид. Впереди на каждой челюстной кости имеется по три конических гиперплевродонтных зуба, которые основаниями доходят до суб- и супралентальных гребней. На зубной кости и на максилле первый зуб наименьший, а второй — самый крупный, который, как и третий, слабо выдается за край кости. Позади частично резорбированного основания третьего максиллярного зуба располагается небольшой замещающий. На

нижней челюсти гиперплевродонтные зубы лежат близко к симфизной области. При сомкнутых челюстях зубам первой серии максиллы противостоят передние зубы второй серии нижних челюстей. Зубы второй серии конические, с расширенными основаниями, в сечении округлые. Имеются нерезкие передние и задние режущие кромки. Число зубов второй неменяющейся серии на нижней челюсти — 14 (последний свободно лежит на площадке заднего края зубной кости). Первые пять нечетных зубов постепенно увеличиваются назад. Высота первого из них — 0,4, последнего — 0,8 мм. Первые три четных зуба заметно меньше соседних нечетных, но также постепенно увеличиваются друг относительно друга назад. Восьмой зуб сопоставим по своим размерам с соседними нечетными. Первые девять зубов довольно плотно примыкают друг к другу своими основаниями. Последующие зубы, наиболее крупные, также постепенно увеличиваются назад. Эти зубы отстоят друг от друга примерно на половину ширины их оснований. Верхне- и нижнечелюстные зубы морфологически сходны. Некоторые отличия состоят в том, что рост размеров первых четырех четных акродонтных зубов на верхней челюсти не выражен, а задние, наиболее крупные зубы, ориентированы несколько назад. Число премаксиллярных зубов достигает четырех. Все зубы плевродонтные, конические. Два центральных зуба крупнее боковых.

Два сохранившихся соседних позвонка у голотипа были замкнуты в полость черепа. Позвонки процельные. Тела позвонков короткие, немного заужаются назад. Предмышцелковая шейка тела позвонка выдается за латеральные фланги самого мыщелка. Невральные отверстия крупные. Синапофизы субпрямоугольной формы, незначительно выдаются вбок и ориентированы вертикально. Зигапофизы не крупные, их латеральные кромки округлые. Остистые отростки на обоих позвонках обломаны. Сочленовные поверхности зигапофизов ориентированы к сагиттальной плоскости под углом, близким 45°. Вероятно, позвонки принадлежат задней части шейного отдела.

Размеры, мм. Череп: длина — 14,5; ширина на уровне орбит — 10,3; высота от верхнего края орбиты до зубного края максиллы — 5,0; длина орбиты — 6,0; нижняя челюсть: общая длина — 15,0; длина зубной кости — 9,5; высота на уровне короноида — 3,8; позвонок: базальная длина — 1,5; диаметр неврального отверстия — 1,0; расстояние между кромками синапофизов — 2,1.

Распространение. Верхний мел, джадохтская свита (сенон—кампан) Центральной Азии (Южная Гоби).

Материал. Голотип.

Род *Mimeosaurus* Gilmore, 1943

Mimeosaurus tugrikinensis Alifanov, sp. nov.

Название вида по местонахождению Тугрикин-Ширэ.

Голотип — ПИН, № 3143/102, мацерированный череп; МНР, Южногобийский аймак, местонахождение Тугрикин-Ширэ; верхний мел, джадохтская свита.

Описание (рис. 2, а—з). Предорбитальная часть черепа короткая. Глазницы крупные, овальной формы. Максилла имеет короткий премаксиллярный отросток, также короткий, но более массивный дорсальный отросток и мощный (длинный и широкий) задний отросток. Последний налегает на латеральную поверхность переднего отростка скуловой кости, прикрывая ее вентральную часть. Зубной край максиллы немного выгнут вниз. Скуловая кость массивная, особенно в области перехода переднего отростка в восходящий. Каудальный отросток скуловой не выражен, но на его месте имеется латерально направленный бугорок. Скульптура скуловой кости в верхней части в виде ряда отдельных бугорков, идущих от заднего конца восходящего отростка до орбитального края и ниже вдоль него, где отдельные бугорки сливаются в гребень. Заглазничная кость имеет длинный и узкий медиальный отросток, широкий и плоский

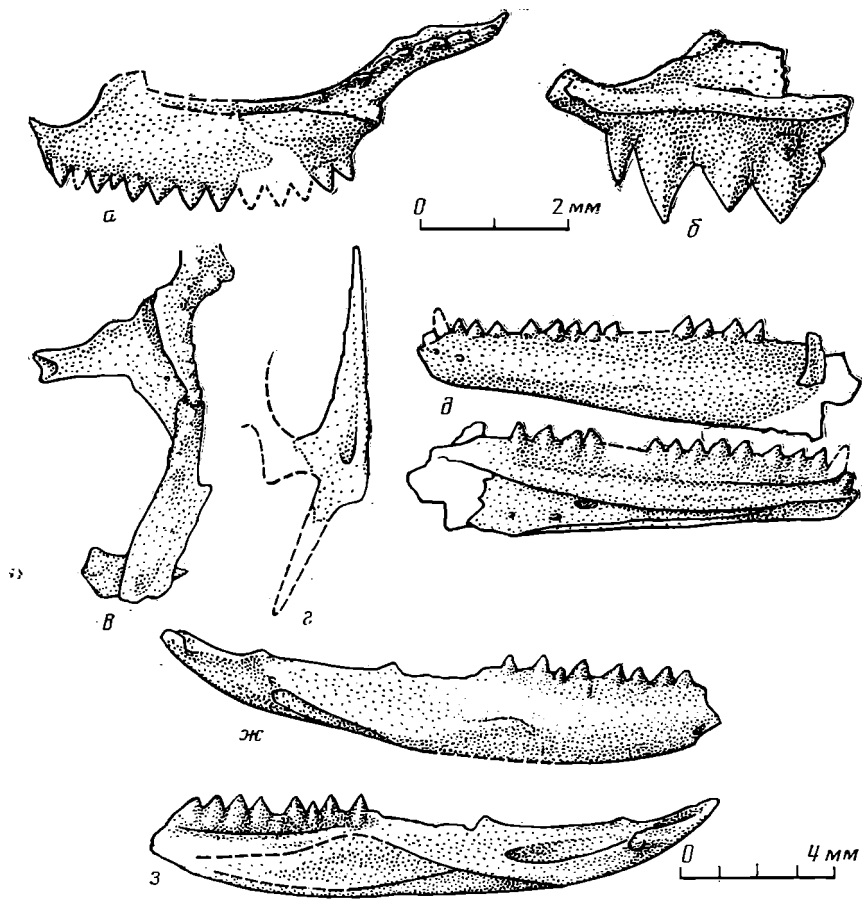


Рис. 2. *Mimeosaurus turgikinensis* sp. nov.; голотип № 3143/102, кости черепа: а — максилла и скуловая лабиально, б — сохранившийся фрагмент правой максиллы (лингвально), в — заглазничная и чешуйчатая кости (сверху), г — фрагмент птеригоида; нижние челюсти: д, е — фрагмент левой ветви (лабиально и лингвально), ж, з — правая ветвь

задний, который по длине равен медиальному, а также — короткий и острый направленный вниз антеромедиальный отросток. Скульптуры на поверхности этой кости нет. По орбитальному краю заглазничной ближе к области контакта ее со скуловой развит плоский выступ, соответствующий супраорбитальному отростку ряда современных агамид. От чешуйчатой кости не сохранилась ее наиболее задняя часть. Эта кость дугообразно изогнута в парасагитальной плоскости. Впереди она острая, округлая в сечении и контактирует со скуловой. На уровне средней части передний отросток уступообразно расширен по латеральному краю, после чего кость становится плоской и немного расширяется назад. Скульптура на чешуйчатой в виде трех неотчетливых бугорков, идущих по дорсальной поверхности самой передней части кости. В надквадратной области чешуйчатая кость образует небольшой нисходящий отросток, располагающийся между тимпанальным и ушным гребнями. Крыловидная кость узкая, ее передний отросток очень длинный, возможно, доходил до сошников, постепенно сужается вперед. Эктоптеригоидный и квадратный отростки крыловидной разрушены. Зубов на крыловидной кости нет. Квадратная кость имеет выпуклую переднюю поверхность. Ее тимпанальный гребень обширный, особенно в верхней части. Затылочный гребень небольшой, ориентирован немного вперед и вверх. Латеральнее него на передней поверхности квадратной кости имеется вертикальная ложбинка, наиболее глубокая в верхней части. Задний гребень

выражен незначительно. Вентральный мыщелок квадратной кости седлообразный.

Прекорональная часть нижней челюсти несколько длиннее задней. Нижний край постдентальной части челюсти немного изгибается вверх. Аддукторная яма не крупная. Зубная кость постепенно расширяется назад. Позади она вдвое шире переднего конца. Лабиальная поверхность кости дугобразно изогнута. Субдентальный гребень зубной нисходящей складкой частично перекрывает пластинчатую кость. Верхний край зубной кости слегка выпнут вверх. Пластинчатая кость длинная, передним узким концом стремится к симфизу, но не достигает его. Кость имеет три отверстия. Коронаид полностью не сохранился, однако на фрагменте левой ветви нижней челюсти имеется лишь лабиальный отросток этой кости. Вытянутая узкая угловая кость подстилает нижний край постдентальной части челюсти, лишь незначительно выходя на латеральную поверхность, и не достигает уровня сочленовной кости. Собственно сочленовная кость сверху субтреугольной формы. Параартикулярный отросток длинный, заострен и направлен вперед.

Все зубы расположены плевродонтно, не имеют следов сменяемости, кроме самого первого нижнечелюстного зуба, возле основания которого имеется небольшой замещающий. На верхних челюстях передние два зуба конические, не меняющиеся. Если первый — один из самых небольших в верхнечелюстном ряду, то второй — клыкообразно увеличен. Остальные зубы несколько меньших размеров, все примерно равной величины. На нижней челюсти резко укрупненных зубов нет, но, возможно, таким был самый первый зуб, основание которого довольно широкое. По высоте и ширине нижнечелюстные зубы увеличиваются спереди назад, но очень незначительно и нерегулярно. Типичный челюстной зуб субромбоидальной формы, у которого до уровня верхней трети высоты зуба боковые грани широко расходятся вниз, а затем начинают сближаться к основанию под более острым углом. Основания зубов имеют нечеткие контуры, почти сливаясь с плоскостью площадки прикрепления. В поперечном сечении зубы по форме напоминают двояковыпуклую линзу. На верхней челюсти соседние зубы всегда разделены небольшими диастемами, а на нижней — могут соприкасаться друг с другом. Число зубов на верхней челюсти достигает 12, на нижней — 15—16.

Размеры, мм: длина максиллы — 9,3; реконструируемая длина орбиты — 6,5; длина зубной кости — 10,5; высота квадратной кости — 4,5; реконструируемая длина нижней челюсти — 16.

Сравнение. От типового вида *M. crassus* Gilmer, 1943 новый отличается меньшими размерами, наличием диастем между соседними зубами и зауженными основаниями зубов.

Распространение. Верхний мел (джадохтская свита) Центральной Азии (Южная Гоби).

Материал. Голотип.

* * *

Вопрос о филогенетических взаимоотношениях традиционных семейств инфраотряда *Iguania* в современном понимании этого таксона со времени известной работы Ч. Кэмпбелла [5] не вызывал возражений, поскольку общая монофилетичность, а также более тесная связь семейств *Agamidae* и *Chamaeleonidae* по сравнению с *Iguanidae* хорошо обосновывается морфологически. В принятой схеме наибольшие трудности составляет вопрос о морфологической специфике таких двух крупных семейств инфраотряда, как *Iguanidae* и *Agamidae*. Чаще всего отмечается общая архаичность игуанид по сравнению с агамами, что иллюстрируется данными миологии и остеологии [3, 5, 8]. Среди краниологических признаков единственно надежными для отличия двух групп до сих пор считалась зубная система, которая у агам и хамелеонов имеет яркие осо-

бые данных об ископаемых прискагамах — наиболее древних их представителях игуаний [4], актуализирует проблему ран-

них этапов истории инфраотряда, которая из-за малой палеонтологической освещенности во многом предстает загадочной. Особый интерес к прискагам вызван и тем, что в этой группе проявляются черты, характерные как для агамо-хамелеонового ствола игуаний, так и для игуан. В связи со спецификой ископаемых остатков, представленных только черепными материалами, встает проблема критической оценки и поиска тех краниологических особенностей, которые позволяют расширить и уточнить характеристики всех сравниваемых ниже групп и далее сформировать представления о филогенетическом и систематическом положении прискагам в системе *Iguania*.

В табл. 1 прослежено распределение признаков черепа и нижних челюстей в разных семействах игуаний (не упоминаются признаки, общие для инфраотряда, и многочисленные особенности специализации хамелеонов), которые в качестве тех или иных характеристик используются в литературе и взяты нами из непосредственных наблюдений. Ответы в основном формируются из индексов «0» и «1», причем первый из них всегда совпадает с плезиоморфным состоянием, а второй — с апоморфным. Ответ по каждому признаку у сравниваемой группы показан тремя знаками для демонстрации преимущественного состояния данного признака в неоднозначных случаях. Для нетипичного состояния признака в одном ответе, например при «0,0,1» или «0,1,1» приводятся некоторые примеры. В ситуации, когда имеется два или более способов апоморфных изменений, привлекаются дополнительные цифровые индексы.

Как видно из табл. 1, изменения признаков, касающихся особенностей черепа (признаки 1—10), представляют в основном простейшие преобразования, которые не обнаруживают тесной взаимосвязи. Вероятно, это относится и к таким признакам, как «эпиотическая выемка» (10) и «эпиотическое отверстие» (сфенокципитальное, по [16]) (9). Борсук-Бялыницкой и Муди высказывалось предположение, что возникновению данного отверстия, характерного для большинства современных агам, предшествовало появление соответствующей выемки, которая характерна для прискагам. Такое заключение использовалось в качестве одного из аргументов для доказательства филогенетической близости двух групп. Однако, как показали наши наблюдения над черепами некоторых современных агам, эпиотическое отверстие может существовать без выраженной выемки (*Phrynocephalus mystaceus*) или лежать вне ее пределов (некоторые виды *Stellio*), а иногда и выемка, и отверстие могут отсутствовать (*Leiolepis belliana*). С другой стороны, эпиотическую выемку можно обнаружить и у некоторых представителей игуан (табл. 1, признак 10), и, по-видимому, ее существование зависит от объема и положения слуховой капсулы, от степени выпячивания стенок полукружных каналов. Изучение инъектированных препаратов голов *Stellio caucasicus* показало, что эпиотическое отверстие служит для прохода петли средней мозговой вены.

В названной части таблицы просматривается мозаичное распределение в семействах вариаций большинства признаков. О некоторых из них с высокой степенью вероятности можно говорить как о преобразованных независимо у различных форм сразу в нескольких семействах (например, признак 3), что существенно обесценивает такие признаки. Для части признаков в силу простоты преобразований теоретически допустимо их вторичное изменение в исходное состояние, т. е. возникновение морфологических инверсий. Однако, выявить их уверенно невозможно, тем более что также можно допустить параллельное возникновение инверсий. Сказанное относится и к такому важному, с точки зрения Борсук-Бялыницкой и Муди [4], признаку, как «контакт максил позади премаксиллы» (8), имеющего, как выяснилось, множество исключений [13, 16].

Вариации строения зубной системы как среди игуаний в целом, так и внутри ископаемых прискагам, где она принимает подчас почти типично «игуанидный» вид (*Pleurodontagama*) или видоизменяется до почти «агамидного» состояния (*Priscagama*), не будут казаться столь

Распределение краниологических признаков в семействах Iguania

№ п/п	Признаки	Iguanidae	Priscagamiidae	Agamidae	Chamaeleonidae
1	Заднелобная кость: 0 — есть, 1 — нет	0, 1, 1	1, 1, 1	1, 1, 1	1, 1, 1
2	Контакт сошников и крыловидных костей: 0 — есть, 1 — нет	1, 1, 1	0 ¹ , 1, 1	1, 1, 1	1, 1, 1
3	Слезные кости: 0 — есть, 1 — нет	0, 0, 1 ²	0, 0, 0	0 ³ , 1, 1	0, 0, 1 ⁴
4	Зубы на костях нёба: 0 — есть, 1 — нет	0, 0, 1	0 ⁵ , 1, 1	1, 1, 1	1, 1, 1
5	Контакт нёбных и скуловых костей: 0 — есть, 1 — нет	0 ⁶ , 1, 1	0, 0, 0	1, 1, 1	0 ⁴ , 1, 1
6	Остеодермальная скульптура покровных костей крыши черепа: 0 — есть, 1 — нет	0, 0, 1 ^{7,8}	0, 0, 0	0 ^{9,10} , 1, 1	0, 0, 0
7	Задний отросток максиллы: 0 — не доходит до уровня лобно-теменного шва, 1 — доходит	0, 0, 0	0, 0, 0	0 ³ , 1, 1	0, 0, 1 ¹¹
8	Контакт максиллы позади премаксиллы: 0 — нет, 1 — есть	0, 0, 1 ²	1, 1, 1	0 ^{10,12,13,14} , 1, 1	0 ^{11,15} , 1, 1
9	Эпителическое отверстие: 0 — нет, 1 — есть	0, 0, 0	0, 0, 0	0 ^{3,10,18} , 1, 1	0, 0, 0
10	Эпителическая выемка: 0 — нет, 1 — есть	0, 0, 1 ^{2,7,16}	1, 1, 1	0 ^{3,17} , 1, 1	0, 0, 0
11	Прикрепление зубов части или всего ряда: гиперплевродонтное (1), плевродонтное (2), субплевродонтное (3), субакродонтное (4), акродонтное (5)	1, 2, 3	1, 2, 3	1, 2, 3, 4, 5	5
12	Разделение зубов на две морфологические серии: 0 — нет, 1 — есть	0, 0, 1 ^{19,20}	1, 1, 1	1, 1, 1	0, 0, 0
13	Процесс замены зубов: 0 — происходит без ограничений, 1 — утрата сменяемости части зубов ряда, 2 — полная утрата сменяемости всех зубов	0, 0, 0	1, 2	1	2
14	Пластинчатая кость: 0 — крупная, передний конец лежит близко к симфизу, 1 — редуцирована, передний конец никогда не заходит за уровень середины зубного ряда	1, 1, 1	0, 0, 0	1, 1, 1	1, 1, 1
15	Диаметр альвеолярного канала нижней челюсти: 0 — небольшой, значительно меньше диаметра меккелева желоба, 1 — крупный, сопоставим или крупнее диаметра меккелева желоба	0, 0, 0	0, 0, 0	1, 1, 1	1, 1, 1
16	Дополнительные отростки короноида: 0 — нет, 1 — лабиальный, 2 — супрааддукторный	0 ^{21,22} , 1, 1	1, 1, 1	2, 2, 2	2, 2, 2

№ п/п	Признаки	Iguanidae	Priscagama- tidae	Agamidae	Chamaeleo- nidae
17	Длина угловой кости: 0 — короткая, не разрастается за уровень задней четверти зубного ряда, 1 — длинная, заходит за уровень задней четверти зубного ряда	0, 0, 0	0, 0, 0	1, 1, 1	1, 1, 1
18	Разрастание зубной кости назад за уровень переднего супраангулярного отверстия: 0 — нет, 1 — есть	0 ^{2,23} , 1, 1	1, 1, 1	1, 1, 1	1, 1, 1
19	Разрастание зубной за уровень переднего супраангулярного отверстия происходит: 1 — под отверстием, 2 — над отверстием, 3 — одновременно выше и ниже отверстия	1, 1, 2 ⁶	2, 2, 2	2, 3, 3	3, 3, 3
20	Тенденция к смыканию нижнего края зубной кости с нижним краем субдентального гребня: 0 — нет, 1 — есть	1, 1, 1	1, 1, 1	0, 0, 0	0, 0, 0

Примеры для исключений в неоднозначных ответах: ¹ Flaviagama, ² Phrynosoma, ³ Leirolepis, ⁴ Chamaeleo, ⁵ Priscagama, ⁶ Paradipsosaurus [8, 9], ⁷ Uma, ⁸ Saurcnullus, ⁹ Stellio caucasicus, ¹⁰ Moloch, ¹¹ Rhampholeon [13], ¹² Tympanocryptus, ¹³ Lepidura [16], ¹⁴ Amphibolurus [16], ¹⁵ Brooke-sia [13], ¹⁶ Anolis, ¹⁷ Stellio, ¹⁸ Uromastix, ¹⁹ Ctenosaura pectinata [12], ²⁰ Enyaliosaurus quinque-
arinatus [12], ²¹ Acipion, ²² Parasauromallus [8], ²³ Cyclura.

значительными, если более строго отнестись к употреблению утвердившегося исторически термина «акродонтность», обычно применяемого для характеристики зубной системы агам и хамелеонов, а вместе с ними и к прискагам.

В сложившейся традиции принято типологическое противопоставление акродонтной зубной системы плевродонтному типу строения и к настоящему времени считается, что последний является первичным по отношению к первому [5, 7, 11]. Однако за более чем столетнее существование понятия «акродонтность» его определение претерпело заметные изменения, которое и сейчас трактуется неоднозначно. Как правило, под акродонтностью понимают верхушечное положение зубов на челюстных костях, привлекая иногда в дополнение указание на отсутствие смещенности [4, 15]. Последняя деталь вносит очевидную двусмысленность и в некоторых случаях может подменить основное содержание термина. Например, зубная система прискагам во многом схожа с таковой собственно агам, но отсутствие истинной акродонтности, учитывая расположение зубов по отношению к челюстным костям (рис. 1, е), у ископаемой группы очевидно. Вертикальный или плевродонтный контакт зубов с челюстными костями можно усмотреть и у агам, хотя по протяжению челюсти он может значительно изменяться, принимая различные оттенки плевродонтности, вплоть до акродонтного положения (рис. 3, а, в). Таким образом, для описания зубной системы прискагам и агам в морфологическом и филогенетическом плане более применимо понятие «акродонтизация», под которым следует понимать процесс изменения контакта зубов с челюстными костями с вертикального на более горизонтальный, но не достигающих полного завершения, как у хамелеонов (рис. 3, д). В составленной табл. 1 мы отказались от традиционно проводимого «грубого» сравнения зубной системы для семейств игуаний, а все особенности, заслуживающие внимания, разделили на три показателя (признаки 11—13).

При одновременном сравнении всех четырех семейств легко определить, что единственным признаком, объединяющим агам, прискагам и

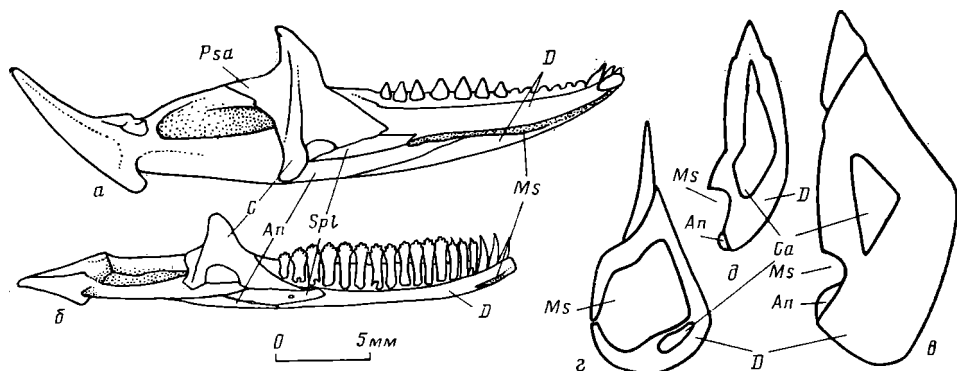


Рис. 3. Лингвальная поверхность и поперечные срезы на уровне середины зубного ряда нижнечелюстных ветвей игуаниевых ящериц: а, в — *Calotes* sp.; б, г — *Sauromalus obsus*; д — *Chamaeleo* sp. Обозначения: An — угловая; C — венечная; D — зубная; Spl — пластинчатая; Ms — меккелев желоб; Ca — альвеолярный канал; Psa — супрааддукторный отросток

хамелеонов в строении зубной системы, является утрата сменности части или всех зубов ряда. При этом зубная система хамелеонов по остальным показателям занимает наиболее обособленное от агам и прискагам положение. В отличие от этих двух семейств, все зубы хамелеонов занимают четко акродонтное положение, и у них отсутствуют зубы передней морфологической серии. Нет никаких морфологических указаний на то, что такие зубы у представителей этой группы когда-либо имелись. Напротив, у агам и прискагам зубы передней морфологической серии всегда отличны от остальных зубов, даже в тех случаях, если они не увеличены клыкообразно или, как остальные зубы, утрачивают способность к замене в постнатальной стадии онтогенеза. Поскольку только утраты сменяемости зубов явно недостаточно для того, чтобы вывести зубную систему хамелеонов из более архаичной агам или прискагам, то нам кажется возможным предположить, что этот процесс у хамелеонов мог происходить независимо, как большинство других утрат. К моменту этого преобразования зубы хамелеонов, вероятно, были уже акродонтными или субплевродонтно-акродонтными, к чему близко подходят некоторые представители игуан (*Phrynosoma*). При сравнении прискагам и агам можно выделить большую архаичность первых, которая заключается не только в их более «рафинированной» плевродонтности (11), но и в отсутствии четкого соответствия расположения верхне- и нижнечелюстных зубов по отношению друг к другу. При сомкнутых челюстях у большинства агам зубы верхней челюсти располагаются на уровне промежутка двух соседних нижнечелюстных зубов. Последнее считается одним из главных условий развития у агам точно стригущего укуса [1, 6, 14], свидетельством чего являются фасетки стирания, оставляемые верхнечелюстными зубами на зубной кости. У прискагам, как и у хамелеонов, фасетки стирания если имеются, то носят скорее случайный характер. Учитывая вариабельность строения зубной системы всех известных к настоящему времени прискагам и ее большую архаичность по отношению к агамам и хамелеонам, а также одновременно консервативность других остеологических особенностей, касающихся прежде всего строения нижних челюстей, нельзя отвергать предположения о независимом происхождении сходства зубной системы агам и прискагам.

К прискагамам, возможно, принадлежит проблематичный *Isodontosaurus gracilis* Gilmor, 1943 [8, 10], описанный по фрагменту нижней челюсти с зубами из верхнемелового монгольского местонахождения Баин-Дзак (Шабарах-Усу). Сходство этой ящерицы с плевродонтными прискагамами, особенно с *Pleurodontagama*, заключается не только в лопаткообразной форме зубов, но и в наличии заднего миологионидного отверстия на пластинчатой кости в сочетании с развитым лабиальным отростком короноида, что удачно вписывается в диагноз прискагам.

Проявляющаяся довольно сильно мозаичность в строении признаков черепа и зубной системы игуаний не дает нам веских аргументов для того, чтобы надежно охарактеризовать преимущественную связь прискагам с каким-либо другим семейством игуаний. Однако один из признаков (13) отражает сходное направление их преобразования с агамо-хамелеоновым стволом.

Меньшая мозаичность признаков наблюдается у рассматриваемых групп в строении нижних челюстей. Прискагамы в этом случае выступают архаичной группой по признаку 14 и совместно с игуанами — по признакам 15 и 17. Сходство с игуанами поддерживается апоморфиями признаков 16 и 20; что, вероятно, определяется независимым их преобразованием в этих семействах. Это иллюстрируется тем, что по признаку 15 среди некоторых ископаемых, но типичных игуан сохраняется его исходное состояние, а изменение признака 20 у этих групп хотя и происходит в сходном направлении, но у игуан оно сопряжено с изменением признака 14, а у прискагам — нет.

Для характеристики семейств игуаний большая надежность признаков нижних челюстей определяется сопряженностью преобразования некоторых из них с другими. Известно, что, за исключением прискагам, пластинчатая кость подвергается редукции у остальных семейств. Однако у игуан по мере редукции пластинчатой идет процесс смыкания субдентального гребня и нижней кромки зубной кости вокруг меккелева желоба вплоть до образования замкнутой трубки, тогда как у агам и хамелеонов меккелев желоб лежит всегда открытым. Причина такого состояния меккелева желоба у последних групп видится в том, что передняя часть альвеолярного канала увеличивается в ущерб сохранению объема полости меккелева желоба, который становится неглубоким (рис. 3, а, в, д). Открытость меккелева желоба у агам и хамелеонов, вероятно, предопределила разрастание переднего конца угловой кости вперед (признак 17; рис. 3, а, в, д).

Заметим, что существенные изменения затрагивают ту область нижней челюсти, которая располагается на стыке зубной и постдентального блока костей, включающего сочленовную, предсочленовную и угловую. По всей вероятности, кости, занимающие пограничное между двумя блоками положение (коронOID, пластинчатая, угловая), обеспечивают прочность сочленения двух крупных частей и при значительной редукции одного из элементов — пластинчатой кости — оптимизируется скрепляющая роль других. Например, у агам и хамелеонов утрата пластинчатой компенсируется разрастанием угловой кости вперед по нижнему краю зубной, а у игуан — разрастанием назад зубной кости по вентролатеральной поверхности челюсти.

Выдвинутое предположение косвенно подтверждается тем, что специализация, направленная в сторону приобретения стрептогнатичности (у Varanidae), сопровождается таким изменением положения скрепляющих костей, что каждая из них имеет лишь очень небольшую площадь контакта с той или иной частью. Образованная на лабиальной поверхности челюсти мощная связка, соединяющая передний отросток коронOIDа и задневерхний конец зубной, препятствует излишнему выгибанию нижнечелюстной ветви наружу и одновременно страхует челюсть на вертикальный излом.

В предложенной интерпретации коронOIDу принадлежит роль скрепления зубной кости с постдентальным блоком по верхнему краю. Однако смысл образования дополнительных отростков коронOIDа может состоять в укреплении самого коронOIDа на нижнечелюстных ветвях, поскольку к высокому венечному отростку этой кости посредством мощного и разветвленного сухожилия (венечного апоневроза) крепится значительная масса мускульных волокон самого крупного из челюстных мускулов — паружного аддуктора. В свою очередь высокий венечный отросток коронOIDа удлиняет плечо приложения мускульной силы, увеличивая тем самым сжимающую мощь на передних концах челюстей [2]. Среди ящериц используются различные способы укрепления коронOIDа путем уве-

личения площади контакта с соседними костями: наползанием задне-верхнего угла зубной па венечной отросток короноида (некоторые Scincidae), образованием лабального отростка короноида (Gekkota, Iguanidae) или сочетанием двух этих способов (некоторые Scincidae, Anguidae). В отличие от всех других ящериц, в том числе от игуан и прискагам, у агам и хамелеонов укрепление короноида осуществляется образованием особого отростка, который направлен назад по медиальной поверхности надугловой кости над аддукторной ямой (рис. 3, а).

Нетрудно установить, что по всем перечисленным в таблице признакам нижних челюстей агама и хамелеоны проявляют почти полное единство. Это дает возможность подтвердить известный ранее вывод [5] о филогенетической близости двух семейств и подчеркнуть важность нижнечелюстных структур для характеристики семейств инфраотряда. Арха-

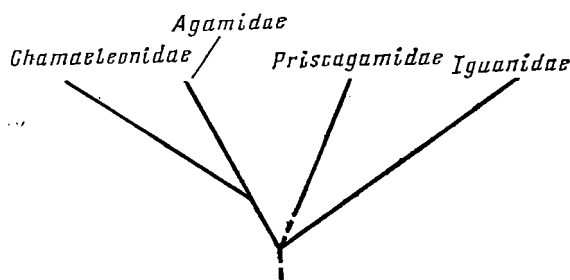


Рис. 4. Теоретически допустимое положение прискагам на филогенетическом древе игуаний

ичные особенности строения нижних челюстей прискагам по отношению к агамо-хамелеоновому стволу (14, 15, 17) позволяют нам сделать достаточно уверенный вывод о том, что прискагамы филогенетически располагаются ниже точки ветвления двух «агамоидных» семейств.

Однако, по данным нашего анализа, нельзя твердо указать, к какой именно ветви специализации игуаний принадлежат прискагамы, поскольку оригинальных черт их строения немного (14), а сходство этой группы с агамами и хамелеонами (13) уравнивается сходством с игуанами (16, 20). Вместе с тем сохранение за прискагамами ранга подсемейства с необходимостью требует обоснования филогенетической близости этой группы ящериц с одним из традиционно признаваемых семейств игуаний. Выбор в ту или иную сторону будет носить субъективный характер, поскольку признание синапоморфными одной части признаков ведет к признанию параллелизма для другой. В подобной ситуации нам кажется логичным повысить систематический ранг прискагам до уровня семейства, степень отличия которого от каждого из традиционно признаваемых семейств Agamidae и Iguanidae та же, что и между самими этими группами. Принятое решение поддерживается тем, что ни по одному из выделенных признаков сходства прискагам с другими группами нельзя признать несомненную синапоморфию, что позволяет говорить о прискагамах как о самостоятельной ветви специализации игуаний (рис. 4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Воробьева Э. И., Чугунова Т. Ю. Морфофункциональные особенности зубной системы ящериц // Морфология и эволюция животных. М.: Наука, 1986. С. 187–211.
2. Иорданский Н. Н. К функциональному анализу черепа ящериц (Lacertilia). Особенности строения, связанного с кинетизмом // Зоол. журн. 1971. Т. 50. № 5. С. 724–733.
3. Иорданский Н. Н. Морфофункциональные особенности челюстного аппарата игуаний и эволюция кинетизма черепа у ящериц // Зоол. журн. 1987. Т. 66. № 1. С. 85–97.
4. Borsuk-Bialynicka M., Moody S. M. Priscagaminae, a new subfamily of the Agamidae (Sauria) from the Late Cretaceous of Gobi Desert // Acta Palaeontol. Polonica. 1984. V. 29. № 1–2. P. 51–81.

5. *Camp C.* Classification of the lizards // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1923. V. 48. P. 289-481.
6. *Cooper J. S., Poole D. F. G., Lawson R.* The dentition of agamid lizards with special reference to tooth replacement // J. Zool. 1970. V. 162. № 1. P. 85-98.
7. *Edmund A. G.* Tooth Replacement Phenomena in the Lower Vertebrates // Roy. Ontario Museum, Life Sci. Div., Contr. № 52. 190 p.
8. *Estes R.* Sauria terrestria, Amphisbaenia // Handbuch der Paläoherpetologie/Ed. Dr. Kuhn O. Stuttgart; New York, 1983. Teil 10A. 249 p.
9. *Freis C., Hibbard C., Dunkle D.* Early Cenozoic vertebrates in the red conglomerate of Guanajato, Mexico // Smithsonian Misc. Coll. 1955. V. 123. P. 1-25.
10. *Gilmore C. W.* Fossil lizards of Mongolia // Bull. Amer. Museum. Natur. Hist. 1943. V. 81. Art. 4. P. 361-384.
11. *Nessov L. A.* Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia // Acta Zool. Cracov. 1988. V. 31. № 14. P. 475-486.
12. *Olson R., Marx B., Rome R.* Descriptive Dentition Morphology of Lizards of Middle and North America, Scincidae, Teiidae and Helodermatidae // Bull. Herpetol. Soc. Maryland. 1986. V. 22. № 3. P. 97-124.
13. *Rieppel O.* The phylogenetic relationships within the Chamaeleonidae, with comments on some aspects of cladistic analysis // Zool. J. Linn. Soc. 1987. V. 89. P. 41-62.
14. *Robinson P. L.* How Sphenodon and Uromastix grow the teeth and use them // Morphology and Biology of Reptiles/Ed. Bellairs A., Cox B. L., 1976. P. 43-64.
15. *Romer A.* Osteology of Reptiles. Chicago: Univ. press, 1956. 722 p.
16. *Siebenrock F.* Das skelet der Agamidae // Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien (math.-naturw. Cl.). 1895. Bd 104. S. 1089-1196.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
16.VI.1988

УДК 501.016.1:551.762(574)

© 1989 г.

ДОЛУДЕНКО М. П., КИРИЧКОВА А. И., САКУЛИНА Г. В.,
ФОКИНА Н. И.**О ФЛОРЕ БОРОЛСАЙСКОЙ СВИТЫ ХРЕБТА КАРАТАУ
(ЮЖНЫЙ КАЗАХСТАН)**

Макроостатки растений из верхней части боролсайской свиты стратотипического разреза в овраге Боролсай почти идентичны таковым из оврага Чохай. Возраст этого комплекса растений и вмещающих их отложений определяется нами как верхи средней юры (условно бат). Состав спор, пыльцы и цист динофлагеллят подтверждает этот возраст в Чохае. В Боролсае неудовлетворительная сохранность палиноморф и слабая насыщенность ими препаратов не дает возможности уверенно датировать отложения боролсайской свиты. В овраге Мамбет хорошо виден постепенный переход этой свиты в позднелурскую карабастаускую; здесь в палинокомплексах происходит резкая смена доминантов: быстро падает содержание пыльцы *Disaccites*, возрастает *Classopollis*. Низы этого разреза, так же как и в Боролсае, слабо насыщены палиноморфами. Комплексное исследование с учетом данных геологов, палеоботаников, палинологов, палеоальгологов позволяет подтвердить ранее установленный среднеюрский (условно батский) возраст боролсайской свиты хребта Каратау.

Юрская флора Каратау чрезвычайно интересна. Она формировалась и развивалась на границе двух палеофлористических областей (Евро-Синийской и Сибирской) в пределах Каратауской структурно-фациальной зоны. Эта флора была детально изучена и описана М. П. Долуденко и Э. Р. Орловской [18]. В их монографии были использованы и обобщены данные палеоботаников М. И. Брик, А. И. Турутановой-Кетовой, В. Д. Припады, Э. В. Романовой, ранее опубликованные материалы Орловской, а также данные палинологов Г. В. Сакулиной, О. П. Ярошенко, Е. И. Мураховской. В связи с активизацией в последнее время поисковых работ на нефть и газ в Южном Казахстане, и особенно в Южном Тургае, вновь резко возрос интерес к палеофлористическим и палинологическим исследованиям в этом регионе. Возникла острая необходимость в детальной схеме стратиграфии осадочного чехла. Особый интерес в данном отношении вызывает сейчас юрская часть разреза, сложенная континентальными отложениями, с горизонтами промышленно продуктивными на нефть и газ. Это обуславливает требования не только детального расчленения толщи, но и четкой палеофлористической обоснованности их корреляции.

В наиболее полном объеме юрские отложения представлены в пределах Каратауской структурно-фациальной зоны (Леонтьевская межгорная впадина), где они выходят на дневную поверхность и вскрыты значительным количеством скважин. По этой причине разрезы впадины приняты в качестве опорных для юрских отложений Южного Казахстана. Первоначально юрская толща хребта Каратау подразделялась [13] на пять свит: песчано-конгломератовую, угленосную (ранняя юра), свиту досчатых песчаников, свиту скорлуповатых сланцев и песчаников (средняя юра), свиту листоватых известковистых («бумажных») сланцев (поздняя юра) и горизонт светло-серых известняков, красноцветных мергелей и красных глин (поздняя юра—ранний мел?). Позже литологические названия свит были заменены географическими, соответственно на куркуреускую, боролдайскую, кашкаратинскую, боролсайскую, карабастаускую и балабугуньскую [17, 20, 37]. Снизу разрез юрских отложений

А. К. Бувалкиным дополчился чокпакской и таскомырсайской свитами [17], которые, по мнению Г. В. Сакулиной [18, 32], являются аналогами куркуреуской и боролдайской свит. До последнего времени эта последовательность свит в целом не вызывала сомнений, несмотря на то, что возрастные датировки их значительно менялись, то омолаживаясь, то удревняясь. Не вызывало сомнения и положение боролсайской свиты между кашкаратинской и карабастауской. Однако возраст ее устанавливался то как среднеюрский, то как бат-келловейский и даже оксфордский [13, 17, 18, 25, 27—30, 35, 36, 37].

На III Казахстанском стратиграфическом совещании, проходившем 13—16 октября 1986 г. в г. Алма-Ате, оживленная дискуссия развернулась вокруг возрастной датировки и стратиграфического положения боролсайской свиты. Поводом для дискуссии послужило выделение Л. И. Котовой геттанг-плинсбахского палинокомплекса из нижней части стратотипического разреза боролсайской свиты в овраге Боролсай, что явилось основанием представить боролсайскую свиту аналогом таскомырсайской [9, 22].

Однако на совещании было принято решение: для Каратауского района сохранить стратиграфическую схему 1971 г. [17, 37], изменив положение куркуреуской свиты, которую следует расположить ниже боролдайской; принять следующую последовательность свит (снизу вверх): чокпакская, таскомырсайская, куркуреуская, боролдайская, кашкаратинская, боролсайская, карабастауская, балабугуньская (последняя дополняется). Кроме того, авторам схемы юрских отложений Южного Казахстана было рекомендовано еще раз критически пересмотреть имеющийся геологический, палеоботанический и палинологический материал для более полного обоснования предлагаемой схемы. Данная статья, так же как и опубликованная ранее [31], являются результатом этой работы. Особенное внимание нами было уделено изучению макроостатков растений из стратотипического разреза в овраге Боролсай, собранных в верхней части свиты (табл. IV—V см. вклейку; рис. 1, 2), и всего палинологического материала из боролсайской свиты Каратау.

Названия боролсайская (синоним — свита скорлуповатых сланцев и песчаников) и кашкаратинская (синоним — свита досчатых песчаников) впервые были опубликованы в путеводителе экскурсии «Каратауское юрское озеро» [20]. Выходы боролсайской свиты известны в Каратау во многих местах — в оврагах Боролсай (стратотип), в Чохай, Мамбет, у пос. Леонтьевка, Акбет и др. [31, рис. 1—3]. Свита генетически связана с нижележащей кашкаратинской свитой. Последняя в овраге Боролсай с размывом и угловым несогласием лежит на отложениях башкирского яруса, а в районе р. Аяк-Сунги и оврага Мамбет согласно залегает на отложениях угленосной боролдайской свиты. В овраге Мамбет ясно виден постепенный переход боролсайской свиты в карабастаускую.

Стратотип боролсайской свиты, как, впрочем, и других юрских свит хр. Каратау, в свое время не был описан. Растительные остатки из боролсайской свиты оврага Чохай впервые были собраны Э. А. Фальковой еще в 1928 г. Эти и последующие сборы А. И. Турутановой—Котовой остатков растений в овраге Чохай и их обработка позволили ей определить возраст полученного комплекса растений как среднеюрский [13, 35, 36].

В 1963—1965 гг. Сакулина и Орловская собрали большие коллекции остатков растений из всего юрского разреза хр. Каратау, впервые палеофлористически охарактеризовав боролсайскую свиту не только в ее стратотипе, но и в Михайловском проявлении битуминозных сланцев. К сожалению, результаты обработки коллекций по боролсайской свите, опубликованные Орловской [25], трудно использовать, так как в работе приведен общий список родов растений, но не указано распределение таксонов по местонахождениям (Чохай, Боролсай и Михайловское проявление битуминозных сланцев). Возраст комплекса растений в целом Орловской устанавливался как начало поздней юры.

Параллельно с изучением Орловской макроостатков растений Сакули-

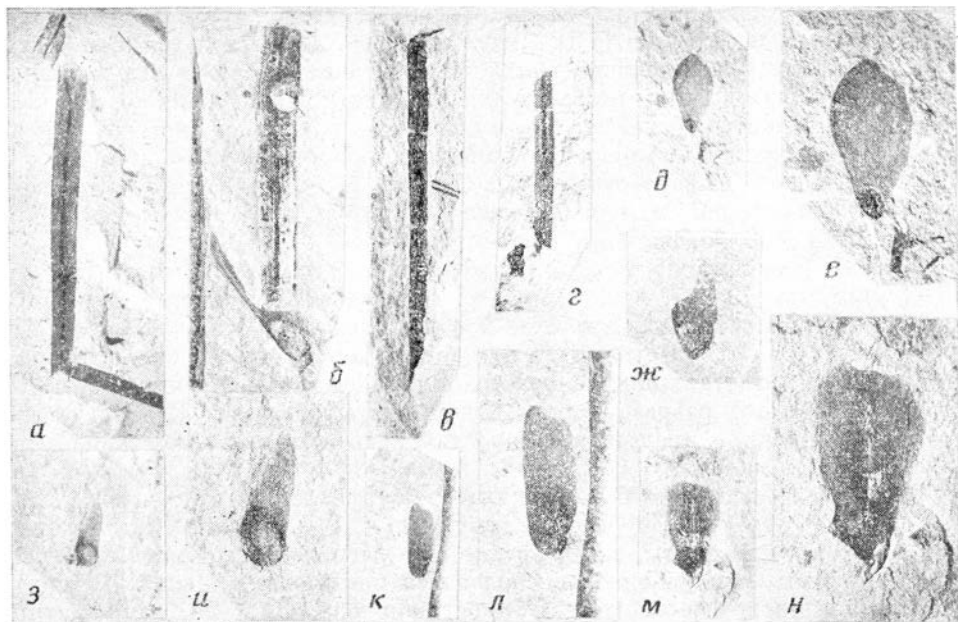


Рис. 1. Древние сосновые (а-л) и изолированные семена (м, н) из боролсайской свиты оврага Боролсай: а, б — *Pityophyllum nordenskioldii* (Heer) Nath. а — экз. 4751/69 (×1), б — экз. 4751/96 (×1); в, г — *Pityophyllum angustifolium* (Nath.) Moeller: в — экз. 4751/108, (×1), г — экз. 4751/59 (×1); д, е — *Pityospermum gracile* Tur.-Ket.: д — экз. 4751/9 (×1), е — то же (×2); ж — *Pityospermum* sp., экз. 4751/74 (×1); з, и — *Pityospermum parallelimarginale* Tur.-Ket.: з — экз. 4751/25 (×1), и — то же (×2), к — экз. 4751/26 (×1); л — то же (×2); м, н — *Samaropsis kazachstanica* Tur.-Ket.: м — экз. 4751/75, н — то же (×2); Южный Казахстан, хребет Каратау, овраг Боролсай; верхняя часть боролсайской свиты, верхи средней юры (условно бат)

ной проводилось изучение спорово-пыльцевых данных, полученных ею вначале из верхней части боролсайской свиты оврага Чохай [28], а затем из оврага Мамбет, района пос. Акбет и др. Возраст свиты по палинологическим комплексам определялся в пределах бата — келловей [17, 28—30].

В монографии Долуденко и Орловской [18] возраст тафофлоры и палинокомплексов из верхней части боролсайской свиты принимался как раннекелловейский, а возраст боролсайской свиты на основании палинологических данных в целом как бат — келловейский [18, с. 20, 22, рис. 2, 54]. Здесь же были описаны и изображены растения боролсайской свиты, собранные Долуденко в овраге Чохай [18, табл. 46, 47, 59, 86, 89]: *Cladophlebis* sp., *Sagenopteris phillipsii* (Brongn.) Presl, *Williamsoniella karataviensis* Tur.-Ket., *Anomozamites* sp., *Pterophyllum* sp., *Czekanowskia* sp., *Storgaardia*? sp., *Pagiophyllum setosum* (Phill.) Sew., *Elatocladus turutanovae* Dolud., *Pityophyllum angustifolium* (Nath.) Moeller. P. ex gr. *nordenskioldii* (Heer) Nath., *Stenomiscus magnus* Tur.-Ket., *Machairostrobus kazachstanicus* Tur.-Ket.

Ранее А. И. Турутановой-Кетовой [27, 35, 36] из этого же местонахождения Чохай были описаны еще и *Williamsoniella czochaiensis* Tur.-Ket., *Stachyotaxus kazachstanica* Tur.-Ket., *Cephalotaxopsis* cf. *brevifolia* Fontaine, *Taxites kazachstanicum* Tur.-Ket. (три последних вида относятся, вероятно, к роду *Elatocladus*), 13 видов *Pityospermum*, *Pityostrobus* sp., *Masculostrobus karataviensis* Tur.-Ket., *Platylepidium oblanceolatum* (Tur.-Ket.), *P. leve* (Tur.-Ket.), *P. minus* (Tur.-Ket.), 3 вида *Carpolithes*, 3 вида *Samaropsis*.

Общий список всех известных к тому времени растений из боролсайской свиты приведен Долуденко и Орловской [18, с. 18—19, табл. 1].

В коллекции из Чохая преобладают отпечатки побегов и листьев *Elatocladus* (другие исследователи определяют их как *Taxocladus*, *Taxites*. *Stachyotaxus*), *Sagenopteris*, *Pagiophyllum setosum*, *Pityophyllum*, *Pityosper-*

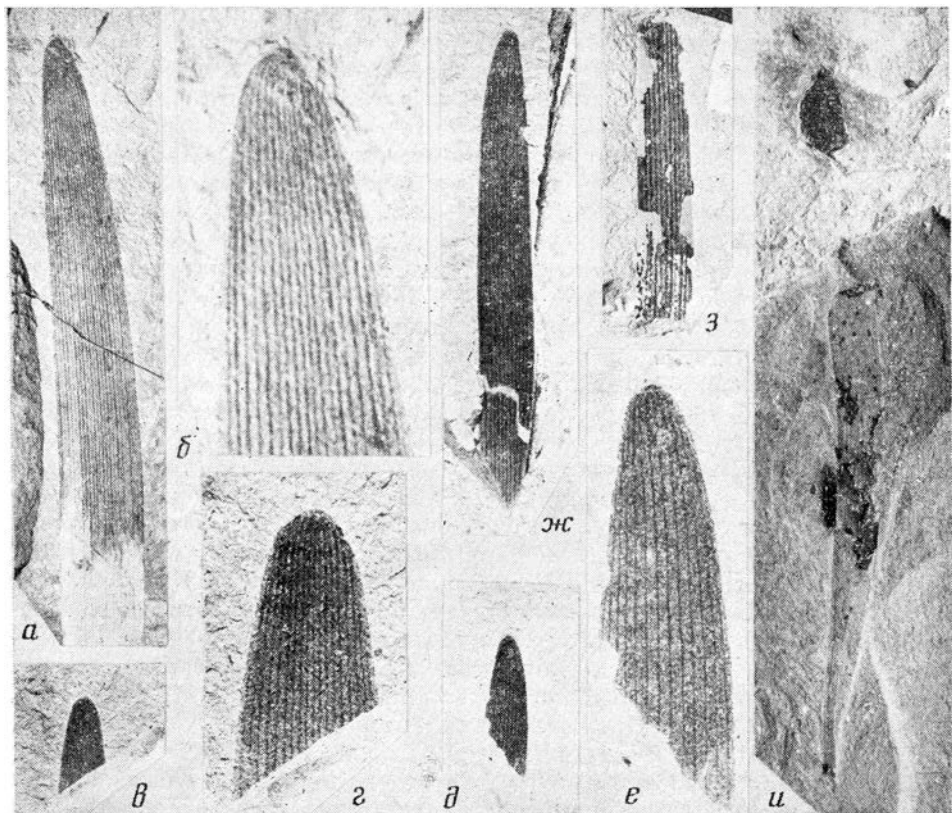


Рис. 2. Линейно-ланцетные листья из боролсайской свиты оврага Боролсай: а — ж *Desmiophyllum* aff. *zeillerianum* (Zigno) Wesley: а — экз. 4751/115, верхняя половина листа ($\times 1$), б — то же ($\times 3$), в — экз. 4751/120, верхушка листа ($\times 1$), г — то же ($\times 3$), д — экз. 4751/51, верхушка листа ($\times 1$), е — то же ($\times 3$), ж — экз. 4751/124, верхняя часть листа ($\times 1$); з — и — *Pseudotorellia* sp. с фитолеймой: з — экз. 4751/12, средняя часть листа ($\times 1$), и — экз. 4751/18, полный лист ($\times 1$); Южный Казахстан, хребт Каратау, овраг Боролсай; верхняя часть боролсайской свиты, верхи средней юры (условно бат)

тум, в песчаных прослоях встречены *Williamsoniella*. Хвощи не обнаружены, папоротники представлены двумя фрагментами мелкоперышкового *Cladophlebis*, цикадофиты — родами *Anomozamites*, *Pterophyllum*, *Nilssonia*. Гинкговые и чекановские единичны. Большая часть растений представляет собой фрагменты листьев, что свидетельствует об их транспортировке. Исключение составляют довольно многочисленные и относительно хорошо сохранившиеся листья *Sagenopteris* и побеги *Elatocladus*.

Как уже отмечалось, флора из верхней части боролсайской свиты в стратотипическом разрезе была собрана впервые Орловской [25] и Сакулиной. Новые сборы флоры из оврага Боролсай (флороносный горизонт находится в верховьях оврага в одном из его ответвлений в нескольких метрах от проселочной дороги) были сделаны в 1986 г. группой геологов ПГО «Южказгеология» Н. Н. Севрюгиным, О. А. Федоренко, Ю. Б. Коврижных и палеоботаниками Орловской и Долуденко. ими же был составлен и описан разрез стратотипа боролсайской и подстилающей ее кашкартинской свит, собраны образцы на палинологический и петрографический анализы [31, с. 17, рис. 3].

В той же самой точке, где ранее (1963–1965, 1978 гг.) были собраны растительные остатки Орловской и Сакулиной, в 1986 г. найдены (см. табл. IV–V, рис. 1–2): *Coniopteris simplex* (Lindl. et Hutt.) Harris (= *C. angustiloba* Brick), *Sagenopteris phillipsii* (Brongn.) Presl, *S. colpodes* Harris, *Nilssonia* aff. *baranovae* Burak., *Pterophyllum* sp., *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Unger) Heer. G. ex gr. *sibirica* Heer, *Pseudotorellia* sp., *Eretmophyllum* (?)

sp., *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer, *Elatocladus turutanovae* Dolud., *E. minutus* Dolud., *Pagiophyllum setosum* (Phill.) Sew., *Podozamites lanceolatus* (Lindl. et Hutt.) Schimper, *Pityophyllum nordenskioldii* (Heer) Nath., *P. angustifolium* (Nath.) Moeller, *Pityospermum gracile* Tur.-Ket., *P. parallelimarginale* Tur.-Ket., *Pityospermum* sp. a и b. *Samaropsis kazachstanica* Tur.-Ket., (?) *Problematospermum elongatum* Tur.-Ket., *Desmiophyllum* aff. *zeillerianum* Wesley. Здесь же обнаружен поперечный скол шишки хвойного и большое количество фрагментов разнообразных линейных листьев, на некоторых из них сохранилась фитолейма.

Кроме растительных остатков во флороносном слое обнаружены фрагменты рыбы *Centrolepididae* gen. indet. (определение Е. К. Сычевской) с чешуей, характерной для рыб, ведущих придонный образ жизни в илистом грунте. Подобные чешуи были встречены нами ранее только в Чохае во флороносном слое, а Орловской — и в Михайловском проявлении битуминозных сланцев. Встречены также редкие остатки насекомых.

При сравнении систематического состава тафофлор боролсайской свиты как из ее стратотипического разреза, так и из местонахождения Чохай [18, 31, табл. 3] выясняется их удивительное единообразие. Характерными формами для них являются голосеменные из родов *Elatocladus* (*E. turutanovae*), *Sagenopteris* (*S. phillipsii*, *S. colpodes*), *Pagiophyllum* (*P. setosum*), различные виды *Pityophyllum*, *Pityospermum*. И в Боролсае, и в Чохае в составе комплексов отсутствуют хвощи; папоротники единичны. В тафофлорах Чохая более часты цикадофиты (*Anomozamites*, *Pterophyllum*, *Williamsoniella*), а Боролсая — гинкговые и чекановские. Только в Боролсае отмечены *Coniopteris simplex*, *Nilssonia* aff. *baranovae*, *Ginkgo* ex gr. *adiantoides*, *G. ex gr. sibirica*, *Desmiophyllum* aff. *zeillerianum*, (?) *Problematospermum elongatum*.

Каков возраст этой флоры? Ответ на этот вопрос может быть найден только путем анализа изменений систематического состава тафофлор по разрезу юрской толщи Каратау и выявления таким путем уровня развития боролсайской флоры и определения ее места среди соответствующих палеофлор смежных территорий.

Из всего юрского разреза хр. Каратау наиболее представительными являются тафофлоры угленосной боролдайской свиты, подстилающей кашкаратинскую, на последней залегает боролсая, а затем карабастауская. Боролдайские тафофлоры известны из многочисленных выходов соответствующей свиты на дневную поверхность как в стратотипическом районе — Боролдайском месторождении угля, так и по р. Аяксунги, в овраге Акбулак, в Чокпакском и Таскомырсайском месторождениях угля и скважинах, пробуренных в районе месторождения Таскомырсай [31, рис. 1, 2А]. Эти тафофлоры детально изучены Орловской [18]. Просмотр авторами статьи значительных новых коллекций остатков ископаемых растений, собранных геологами ПГО «Южказгеология» из района Таскомырсайского месторождения угля (скважины, обнажения), выявил идентичность систематического состава таскомырсайской тафофлоры с такими из Боролдайского месторождения угля [31, табл. 2]. Доминирующими формами для боролдайской флоры в целом являются хвощевые из родов *Neocalamites* и *Equisetites*, папоротники главным образом рода *Cladophlebis*, а также *Raphaelia*, мало разнообразные в видовом отношении *Coniopteris* вместе с хвойными *Podozamites*, *Ferganiella*, *Pityophyllum* и многочисленными гинкговыми и чекановскими. Разнообразие цикадофитов относительно невелико: здесь присутствуют редкие *Pterophyllum*; более часты *Anomozamites* (из группы (*A. minor*), *Taeniopteris* (*T. ferganensis* Brick). Такое сочетание доминирующих групп растений делает боролдайскую палеофлору близкой к южным флорам Сибирской палеофлористической области, а присутствие в ней представителей *Neocalamites* вместе с еще небольшим видовым разнообразием рода *Coniopteris* и редких находок *Clathropteris obovata* ставит ее на один уровень развития с флорами верхней подсвиты карашиликской свиты Северного Тургай [11, 12], осиновской свиты Кузбасса [10, 33, 39], катындайской свиты Орского месторождения угля [14, 23], аксайской свиты Исык-Кульской

впадины [15]. Возраст флор этого уровня определяется сейчас как поздний лейас, — возможно начало средней юры [11].

Перекрывающая боролдайскую кашкаратинская свита содержит небольшое количество остатков растений, что связано с ее литологическими особенностями. Но даже эти немногочисленные тафофлоры из этой свиты [18, с. 15, 16], не отличаясь видовым разнообразием, по преобладанию среди доминантов папоротников из рода *Cladophlebis*, гинкговых и чекановских видов мало отличаются от боролдайских. Тафофлоры боролсайской свиты, согласно залегающей на кашкаратинской, уже значительно отличаются от боролдайских иной представительностью и другим соотношением групп растений, составляющих ее ядро [31, табл. 3]. Несомненно, они отражают начальную фазу следующего этапа в развитии юрской флоры Каратау. Характерными в ее составе являются голосеменные: кейтониевые *Sagenopteris*, хвойные *Elatocladus* и *Pagiophyllum* вместе с древними сосновыми *Pityophyllum*, *Pityospermum*. Из папоротников обычным стал *Coniopteris simplex* (Lindl. et Hutt.) Harris. Это же соотношение систематических групп, но с большим родовым и видовым разнообразием, характерно и для тафофлор вышележащей карабастауской свиты [18, 31, с. 24—25].

Боролсайская, так же как и карабастауская палеофлора, по набору доминирующих форм является уже типичным представителем Евро-Синийской палеофлористической области. Боролсайские тафофлоры, характеризующиеся преобладанием мелколистных *Coniopteris* (*C. simplex*) с голосеменными *Sagenopteris*, *Pagiophyllum*, *Elatocladus* занимают один уровень развития с тафофлорами сарыдиирменской свиты Маңгышлака [19, 24], таскудукской и койкаринской свит и их аналогов Прикаспия [5], батский возраст которых контролируется морской фауной. Несомненным является их сходство с тафофлорами илекской свиты Северо-Западного Казахстана [8, 11, 26] и в какой-то степени зинданской свиты Ферганского хребта [16], хотя флора последней отличается большим родовым и видовым разнообразием.

Таким образом, выявленный уровень развития боролсайской палеофлоры, ее стратиграфическое положение, сходство по уровню развития с тафофлорами Закаспийской палеофлористической подпровинции, возраст которых контролируется морской фауной, позволяет уверенно говорить о среднеюрском, вероятнее всего, батском возрасте соответствующей ей боролсайской свиты.

Подтверждают ли палинологические данные выводы палеофлористов? Прежде чем перейти к обсуждению этого вопроса, следует отметить, что все палинологи, изучающие палинологический материал из юрских отложений хребта Каратау, отобранный из естественных обнажений, отмечают довольно слабую насыщенность препаратов спорами и пылью, их в большинстве случаев неудовлетворительную сохранность. Особенно это относится к боролсайской свите. Споры и пыльца, выделенные из пород этой свиты, часто деформированы (свернуты, сплющены, порваны, аглютинированы, с вторичными складками, особенно *Disaccites*,) минерализованы, структура их плохо видна, а контур часто искажен. Все это затрудняет определение сохранившихся палиноморфов и приводит к дискуссиям по их принадлежности к тем или иным таксонам, а следовательно, и к различной датировке вмещающих отложений. Общепринятое палинологическое опробование разреза и изучение изменения палинокомплексов по разрезу ввиду этого затруднено. Палинокомплексы удается выделить лишь из единичных образцов, да и их состав бывает обычно значительно обеднен.

Палинокомплекс, выделенный из пород боролсайской свиты в Чохасе, где обнажается ее верхняя часть, из флороносного слоя и подстилающих его отложений впервые изучила Сакулина [28]. Следует отметить, что пыльца *Classopollis* встречается здесь не единично, как было ошибочно указано ранее [28, с. 122 — таблица], а составляет, по данным Сакулиной, 14%. Она установила, что этот палинокомплекс является переходным к карабастаускому и определила его возраст как самое начало поздней юры.

О палинокомплексе из Чохая упоминается и в более поздних ее публикациях [29, 30]. В первой из них, кроме того, приведен список двух палинокомплексов из верхней части боролсайской свиты оврага Мамбет и района пос. Акбет.

Детально изучила полинокомплексы из обнажения Чохай Н. И. Фокина. Материал для анализа был собран Долуденко в 1968—71 гг. и обработан в спорово-пыльцевой лаборатории Геологического института АН СССР [31, рис. 1, разрез IX; рис. 2, А].

Отсюда Фокиной определены (обнажение 262, препараты № 3952/04189—04198) споры: *Leiotriletes selectus* Naum., *L. varius* Bolch., *L. aff. gradatus* (Mal.) Bolch., (= *Cyathidites australis* Couper), *Klukisporites variegatus* Couper, *Osmunda papillata* Bolch. *Osmundacidites welmannii* Couper, *O. jurassicus* (K.-M.) Kuz., *Microreticulatisporites pseudoalveolatus* (Couper) Vin., *Converrucosisporites disparituberculatus* Vin., *Tauocusporites triangularis* (Bolch.) Stover, *Laevigatosporites* sp., пыльца голосеменных: *Classopollis gyroflexus* Kos., *C. minor* Pocock et Jans., *C. itunensis* Pocock, *C. classoiles* Pfl., *Exesipollenites tumulus* Balme, *Araucariacidites australis* Cookson, *Piceapollenites variabiliformis* (Mol.) M. Petr., *P. exilioides* (Bolch.), M. Petr., *P. mesophyticus* (Bolch.) M. Petr., *Pinus aff. pernobilis* Bolch., *Protopodocarpus cf. monochromatus* Bolch., *Podocarpus paula* Bolch., *Podocarpidites multesimus* (Bolch.) Pocock, *Cycadopites parvus* (Bolch.) Sem., *C. carpentieri* (Delc. et Spr.) Singh., *Monosulcites dilucidus* (Bolch.) Sem., *Perinopollenites elatoides* Couper, *Quadraeculina limbata* Mal., *Q. anellaeformis* Mal., *Inaperturopollenites dubius* (Pot. et Ven.) Th. et Pfl., *Sciadopityspollenites macrovaccinus* (Thierg.) Il., *Pseudopinus aff. texilis* Bolch. *Protoconiferus microsaccus* (Couper) Pocock. Много (до 40%) деформированных неопределимых *Disaccites*.

Отметим, что почти все перечисленные выше виды спор были встречены Фокиной и в препаратах из позднеюрской карабастауской свиты в Аулие и Чугурчаке, но в последних на фоне резкого (95—99%) преобладания пыльцы *Classopollis* (сборы и обработка образцов также ГИН АН СССР).

В палинокомплексах Чохая, по данным Фокиной, преобладают пыльцевые зерна голосеменных растений (до 89%), в основном *Disaccites* (до 61%). *Classopollis* встречается постоянно в небольшом количестве от 0,5 до 7,5%. Только в одном образце обнаружена масса слипшихся спрессованных зерен *Classopollis*. В отдельных образцах больше, чем в остальных пыльцы *Quadraeculina* на фоне многочисленных и разнообразных *Disaccites*. Эти выводы согласуются с выводами, полученными ранее Сакулиной.

Споры, встречаемые в Чохаяе, характерны в основном для отложений средней и верхней юры, а некоторые заходят и в нижний мел. Так, *Klukisporites variegatus* Couper появляется в отложениях тоара юра СССР и проходит через всю юру. *Converrucosisporites disparituberculatus* Vin. появляется в тоаре Устюрта и аалепе Мангышлака, максимум отмечен в байосе, в бате и поздней юре их меньше. *Microreticulatisporites pseudoalveolatus* (Couper) Vin. впервые отмечен в байосе и идет выше по юре. Споры *Cyathidites australis* являются характерными для байос — батских отложений Туркмени, Узбекистана и Казахстана [1, 22, 29, 34]. Не отмечена, однако, характерная для байоса спора *Neoraistrickia rotundiforma* (K.-M.) Tur. Пыльца *Protoconiferus microsaccus* (Couper) Pocock была описана в 1958 г. Купером из бата Англии; она отмечена А. Ф. Хлоповой [38] в отложениях сеноман — турона Чулымо-Енисейской впадины, Е. К. Обоинской [24] в альбе — сеномане Центральных Кызылкумов.

Наиболее вероятно, что вмещающие палинокомплексы отложения относятся к бату. Но для точного определения возраста по спорам и пыльце в пределах средней юры нужны дополнительные исследования и не из обнажения, а желательнее из кернового материала.

Кроме спор и пыльцы в отложениях боролсайской свиты Чохая Фокиной обнаружены единичные динофлагелляты, как табулированные, так и нетабулированные, принадлежащие родам *Pareodinia*, *Paleoperidinium*,

Gonyaulacysta, Imbatodinium, Canningia, aff. Kalypstea, характерным для средне- и позднелюрских отложений.

В. А. Федорова, изучившая по нашей просьбе перидинии из Чохая (образец 3952/04193), также отметила очень плохую сохранность материала. Согласно ее заключению, в мацерате обильно представлена вторично преобразованная в значительной степени бесформенная органика предположительно альгинитового происхождения. Определение некоторых из остатков возможно лишь по подобию сходства с теми или иными микрофитофоссилиями нормальной сохранности. Со знаком вопроса ею предварительно определены *Gonyaulacysta* sp. (часто), *Imbatodinium* sp. (единично), *Nannoceratopsis* sp. (редко), *Leiosphaeridia* sp. (редко), *Schizocysta* sp. (единично), *Pareodinia* cf. *longicornata* Sarj., *P.* cf. *ceratophora* Defl., *Pareodinia* sp., а также единичные зерна спор и пыльцы *Monosulcites*, *Acanthotriletes*, *Classopollis*. Стратиграфический диапазон условно определенных родовых таксонов цист динофлагеллат позволяет предположить возраст вмещающих осадков в пределах конца средней — начала поздней юры.

Таким образом, возрастные датировки верхней флоропосной части боролсайской свиты, обнажающейся в с.е. Чохай, по данным разных исследователей, довольно близки: конец средней юры, условно бат (палеоботаники), бат-келловей (палинологи, палеоальгологи).

Что касается палинологического изучения стратотипического разреза свиты в овраге Боролсай, то впервые состав палинокомплексов из нижней части боролсайской свиты и подстилающей ее кашкаратинской свиты был опубликован Л. И. Котовой [22]. Возраст палинокомплекса из шизов боролсайской свиты она определила как раннелюрский (условно геттанг — плинсбахский), возраст кашкаратинской свиты — как рэтский [9, 22].

И. З. Котова и О. П. Ярошенко, изучившие по нашей просьбе материал, собранный в 1985—86 гг. из Боролсай [31, рис. 3], пришли к следующему заключению. Палинологический анализ образцов из отложений нижней части стратотипического разреза боролсайской свиты оврага Боролсай (обр. 2536, 2536а, 2539, 2539а, 2540, 2541, 2541а, 2542) показал неудовлетворительную сохранность микроспор, которая не позволила точно датировать эти отложения. Обилие пыльцы *Disaccites*, редкие находки спор и отсутствие пыльцы рода *Classopollis* дают возможность условно отнести вмещающие их породы к нижней — средней юре. Образцы из флоропосного горизонта (обр. 259 — Боролсай) содержат редкие зерна спор и пыльцы плохой сохранности, по которым невозможно определить возраст вмещающих отложений.

Фотографии спор и пыльцы из нижней части боролсайской свиты, приведенные Котовой [9, табл. III], по нашему мнению, подтверждают этот вывод. Они настолько плохой сохранности, что достоверное однозначное определение большинства представленных на этой таблице палиноморф почти невозможно.

Изучение Фокиной, Н. Г. Ашимовой и Сакулиной палинопроб, собранных Н. Н. Севрюгиным позже (1986—1988 гг.) по всему разрезу боролсайской свиты Боролсай [31, рис. 1А, разрез XI; рис. 3] в основном подтвердили заключение о плохой сохранности материала. По данным Фокиной, почти все образцы из оврага Боролсай содержат небольшое количество палиноморф. Из нижней части боролсайской свиты только образцы 2539 и 2539а и образец 2536а из самых верхов кашкаратинской свиты (или, по мнению других геологов, переходной части кашкаратинской и боролсайской свит) содержат достаточное для подсчета количество спор и пыльцы.

В образцах 2539 и 2539а много разнообразного детрита. Очень много бесцветных прозрачных оболочек — остатков от *Disaccites* и других голосеменных. Много разорванных, смятых, отшлифованных зерен *Disaccites*. Единично встречаются целые формы, но у них не видно внутренней структуры, а иногда нет середины пыльцевого зерна. Определены голосеменные *Paleoconiferus* aff. *asaccatus* Bolch., *Paleopicea* *glaesaria* Bolch., *Sciadopityspollenites* *macroverrucosus* (Thier.) Il., *Quadraeculina* sp., *Podocarpidi-*

tes sp., *Pinuspollenites* sp., *Cycadopites* sp. и другие. Споры частично разрушены, некоторые из них можно было определить: *Leiotriletes selectus* Naum., *L. varius* Bolch., *Tripartina variabilis* Mal., *Osmundacirites jurassicus* (K.-M.) Kuz., *Osmundacidites* sp., *Dictyophyllidites mortoni* (Jers.) Playf. et Dettm., *Dictyophyllidites* sp. (крупные формы). Перидинеи: *Pareodinia* sp. Состав спор и пыльцы юрский, однако из-за малой насыщенности хорошо сохранившимися формами дать более точно возраст нельзя.

В образце 2536а подсчитано 460 мiosпор. Спор — 18%, пыльцы голосеменных — 82%. Споры представлены *Leiotriletes* (8,5%) с видами *L. selectus* Naum., *L. varius* Bolch. Представители других родов спор составляют каждый менее 2%. Это будут: *Lycopodiumsporites intortivallus* (Sach. et Pl.) Pl., *Dictyophyllidites mortonii* (Jers.) Pl. et Dettm., *Dictyophyllidites* sp. (крупные формы), *Contignisporites aff. cooksonii* (Balme) Dettm., *Contignisporites* sp., *Tripartina variabilis* Mal., *T. variabilis* var. *glabra* subvar. *trianguloides* Mal., *Osmundacidites jurassicus* (K.-M.) Kuz., *O. wellmannii* Couper, *Tauropusporites* sp., *Conv verrucosporites microverrucosus* Taras., *Obtusisporites junctus* (K.-M.) Porock, *Neoraistrickia* sp. и др.

Состав пыльцы голосеменных: *Disaccites* — 34,5%, *Araucariacites* — 15%, *Inaperturopollenites magnum* (Pot.) Thom. et Pfl. — 10%, *Classopollis* — 7%, *Cycadopites* — 6%, *Quadraeculina* — 3%, *Sciadopityspollenites macroverrucosus* (Thierg.) Pl. — 3%, *Perinopollenites* — 3%. Пыльца *Disaccites* представлена как крупными, так и средними формами: *Piceapollenites*, *Podocarpidites*, *Pinuspollenites*, *Paleopicea*, *Pseudopinus* и др. Зерен *Paleoconiferus asaccatus* Bolch. не обнаружено.

Определены перидинеи *Pareodinia* sp., *Nannoceratopsis* sp., aff. *Gonyaulacysta* sp.

Описанный палинологический комплекс (2536а) сопоставим с комплексами, выделенными И. Н. Бархатной [6] из отложений верхнего байоса (копчугайская и ташарватская свиты) и нижнего бата (меуламская свита) Большого Балхана, где возраст пород датирован по находкам аммонитов.

Есть небольшое сходство и с комплексами средней юры Ферганы [3, 4], байоса Питнякского района [7], байоса — нижнего бата Восточного Прикаспия — Мангышлака [34], байоса — бата востока Прикаспийской впадины [1, 2].

Палинопробы из верхней половины боролсайской свиты оврага Боролсай, в том числе и из флороносного горизонта (т. 259) содержат небольшое количество пыльцы, в основном *Disaccites*, и редкие споры. Определение возраста по такому материалу не представляется возможным, хотя наличие в образце 259-1 (ниже флороносного горизонта) спор *Eborascia rudus* Mensh., *Contignisporites* sp., *Dictyophyllidites mortoni* (Yers.) Playf. et Dettm. не исключает возможности отнесения вмещающих отложений ко второй половине средней юры.

В овраге Мамбет [31, рис. 1, разрез VIII; рис. 2В] вся боролсайская свита прекрасно обнажена, сохранность спор и пыльцы и насыщенность препаратов, особенно в верхней части ее (обр. 2687), в отличие от Боролсай и Чохая более или менее удовлетворительная, в средней и нижней частях разреза (обр. 192/1-8, 2071) сохранность и насыщенность спороморф сходна с таковой оврага Боролсай. Возраст палинокомплекса из образца 2071 определен Сакулиной как среднеюрский.

По данным Фокиной, палинокомплексы боролсайской свиты оврага Мамбет (образцы 2071-4, 192-4, 192-7) содержат пыльцы голосеменных растений — 85–90%, спор — 10–15%. Подсчитано от 400 до 600 мiosпор. Преобладают пыльцевые зерна *Disaccites* 68–72–80%. Определены *Podocarpidites multesimus* (Bolch.) Poc., P. aff. *ellipticus* Cook., *Podocarpus major* Bolch., P. *paula* Bolch. P. *patula* Bolch., *Piceapollenites mesophyticus* (Bolch.) M. Petr., P. *variabiliformis* (Mal.) M. Petr., *Pseudopicea magnifica* Bolch., *Picea* aff. *singularae* Bolch., *Pinus pernobilis* Bolch., P. *subconcinuus* (Bolch.) M. Petr., *Pinuspollenites* spp., *Podocarpidites* spp., *Piceapollenites* spp., *Protoconiferus microsaccus* (Couper) Poc. и др. В образце 192/7

найлены трехмешковые зерна *Microcachrydites* aff. *arcticus* Cook., *Podosporites* sp.

В количестве от 3 до 5% встречены *Inaperturopollenites dubius* (Pot. et Ven.) Thom. et Pf., *In. magnus* (Pot.) Thom. et Pf., *Araucariacites* spp., меньше 3% — *Quadraeculina limbata* Mal., *Sciadopityspollenites macroverrucosus* (Thierg.) Il., *S. multiverrucosus* (Sach. et Il.) Il., *Caytonipollenites senomanicus* (Chlon.) Chlon., *Classopollis gyroflexus* Kos., *Cycadopites* spp., *Monosulcites* spp. и др.

Споры (10–12–15%) представлены *Leiotriletes* (6–8–12%): *L. selectus* Bolch., *L. varius* Bolch., *Osmundacidites wellmanii* Couper, *Cyathidites australis* Couper, *Dictyophyllidites mertonii* (Jers.) Playf. et Det., *Converrucosisporites disparituberculatus* Vin., *Tripartina variabilis* Mal., *Obtusisporites junctus* (K.-M.) Pocock, *Lycopodiumsporites intortivallus* (Sach. et Il.) Il., *Contignisporites* aff. *fornicatus* Dett., *Klukisporites* sp., *Lycopodiumsporites* sp., *Toroisporis* sp.

В образце 2071-4 найдены перидиниевые водоросли (*Pareodinia* sp., *Nannoceratopsis gracilis* (Alb.) Evt. и др.).

Значительное количество спор *Leiotriletes* при участии *Tripartina variabilis*, *Lycopodiumsporites intortivallus*, *Klukisporites* sp., *Cyathidites australis*, *Dictyophyllidites mertonii*, *Converrucosisporites disparituberculatus*, а в составе пыльцы голосеменных — разнообразие *Podocarpus*, *Podocarpidites*, постоянное присутствие двух видов *Sciadopityspollenites*, *Quadraeculina limbata*, *Araucariacites*, *Classopollis*, дают возможность относить эти комплексы к среднеюрскому возрасту (условно байосу — раннему бату). Увеличение пыльцы *Disaccites* неоднократно указывалось в отложениях верхнего байоса — нижнего бата [6].

Палинокомплексы оврага Боролсай (обр. 2536-A, 2536) близки описанным (обр. 192/4, 192/7, 2071) из обнажения Мамбет. В комплексах преобладает пыльца *Disaccites*. Иногда в образцах Боролсай возрастает значение пыльцы *Perinopollenites elatoides* Couper и *Araucariacites*. Этот факт был отмечен ранее Фокиной в байосских образцах Питнякского района [7].

Состав спор и их количество в указанных палинокомплексах Мамбета и Боролсай почти одинаков. Преобладают споры с гладкой экзиной, что характерно для байос-батских отложений. Остальные споры подтверждают этот возраст.

В образце 2687, взятом из верхней части боролсайской свиты Мамбета, подсчитано 496 мiosпор. В палинокомплексе преобладает пыльца голосеменных растений (92%), споры составляют 8%.

Пыльца голосеменных в основном представлена родом *Classopollis* (66%) с видами *C. classoides* Pf., *C. minor* Pocock et Jans., *C. itunensis* Pocock, *C. gyroflexus* Cos. Пыльцы *Disaccites* — 15%. Она состоит из *Podocarpidites luteus* (Bolch.) M. Petr., *Cedripites* sp., *Pinus pernobilis* Bolch., *Piceapollenites variabiliformis* (Mal.) M. Petr., *Pseudopicea* sp., *Podocarpidites* sp. и др. Остальная пыльца составляет от 2 до 4% и относится к *Perinopollenites elatoides* Couper, *Quadraeculina limbata* Mal., *Inaperturopollenites magnus* (Pot.) Thom. et Pf., меньше 2% встречено *Caytonipollenites senomanicus* (Chlon.) Chlon., *Araucariacites* sp.

Споры относятся к роду *Leiotriletes* (4%), определены также *Tripartina variabilis* Mal. (2%), *Klukisporites variegatus* Couper, *Converrucosisporites disparituberculatus* Vin., *Dictyophyllidites mertonii* (Jers.) Playf. et Dett., *Osmundacidites wellmanii* Couper и др.

Наряду со спорами и пыльцой встречено много перидиниевых водорослей: *Nannoceratopsis gracilis* (Alberti) Evt., *Pareodinia* sp., *Canningia* sp., *Tubotuborella* aff. *rhombiformis* Voz., *Imbatodinium*, aff. *Scrimiodinium* и др.

Преобладание пыльцы *Classopollis*, присутствие перидиниевых *Tubotuborella* aff. *rhombiformis*, отсутствие *Sciadopityspollenites* дает право заключить, что эти отложения моложе предыдущих и скорее всего относятся к верхнему бату — нижнему келловей.

В переходных к карабастауской свите слоях (обр. 2687, 194) происхо-

дит быстрое и резкое падение содержания пыльцы *Disaccites* до 3,5% с одновременным повышением роли пыльцы *Classopollis* (66, 52 и 92% соответственно) и появлением перидиней рода *Tubotuborella*, характерного для поздней юры, что позволяет отнести здесь верхи боролсайской свиты к верхнему бату — келловею. В обр. 194 собраны растения, типичные для верхнеюрской карабастауской свиты, описанные ранее только из Аулие и Чугурчака [18]: *Brachyphyllum brikae* Dolud., *Ptilophyllum* sp., *Otozamites* sp., *Elatocladus minutus* Dolud. В лежащих выше породах карабастауской свиты (обр. 2688) содержание пыльцы *Classopollis* составляет уже 86%.

Таким образом, все данные, полученные нами как по новым материалам, так и по контрольным образцам из ранее изученных точек карабастауской, боролсайской и верхов кашкаратинской свит, подтверждают выводы, полученные ранее Турутановой-Кетовой, Сакулиной, Орловской и Долуденко о среднеюрском (условно батском) возрасте боролсайской свиты.

В заключение авторы отмечают большой вклад Орловской, принимавшей активное участие в сборе и определении палеоботанического материала из боролсайской свиты, и выражают глубокую признательность Н. Н. Севрюгину, О. А. Федоренко, Ю. Б. Коврижных, Е. И. Костиной, Р. З. Генкиной, Н. П. Гомолицкому, В. С. Лучникову, Ю. В. Тесленко, И. З. Котовой, О. П. Ярошенко, Н. А. Тимошиной, Т. Я. Меньшиковой, В. А. Федоровой, Н. Г. Ашимовой, М. А. Петросьянц за помощь, критику и консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева В. И. Стратиграфия и палинокомплексы юрских отложений Востока Прикаспийской впадины // Сов. геология. 1983. № 5. С. 63–73.
2. Алексеева В. И., Трохименко М. С. Особенности формирования и нефтегазоносность прибрежно-континентальной толщи юры на Востоке Прикаспийской впадины // Сов. геология. 1979. № 2. С. 13–27.
3. Алиев М. М., Генкина Р. З., Никишова В. М., Дубровская Е. Н. Юрские континентальные отложения востока Средней Азии. М.: Наука, 1981. 187 с.
4. Азимов К. А., Кузичкина Ю. М. Фергана // Споры и пыльца юры и раннего мела Средней Азии. М.: Недра, 1971. С. 49–55.
5. Баранова З. Е., Киричкова А. И., Зауэр В. В. Стратиграфия и флора юрских отложений востока Прикаспийской впадины // Тр. ВНИГРИ. 1975. Вып. 332. С. 1–190.
6. Бархатная И. П. Дополнения к палинологической характеристике юрских отложений Большого Балхана // Тр. ВНИГРИ. 1975. Вып. 171. С. 112–116.
7. Бараш Б. И., Фокина Н. И. Стратиграфия юрских отложений Питнякского района // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1970. Вып. 3. С. 119–129.
8. Брик М. И. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений бассейна среднего течения р. Илек в Западном Казахстане. М.: Госгеолиздат, 1952. 115 с.
9. Бувалкин А. К., Жаймин М. И., Котова Л. И. О наличии геттанг-синемюрских отложений в пределах угленосной полосы хребта Каратау // Изв. АН КазССР. Сер. геол. 1983. № 3. С. 21–30.
10. Быстрицкая Л. И. Растительные комплексы в юрских отложениях Кузбасса // Тр. Том. ун-та. 1974. Т. 227. С. 32–49.
11. Ваграмеев В. А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеогеографические провинции этого времени. М.: Наука, 1964. 261 с.
12. Владимирович В. П. Новые данные по расчленению и корреляции угленосных отложений различных месторождений Тургайского (Убаганского) бассейна // Информационный сб. ВСЕГЕИ. 1959. № 10. С. 15–25.
13. Геккер Р. Ф. Каратауское местонахождение фауны и флоры юрского возраста // Ископаемое юрское озеро в хребте Каратау. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 7–85.
14. Генкина Р. З. Ископаемая флора среднеюрских угленосных отложений Восточно-Уральского месторождения Орского буроугольного бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 115 с.
15. Генкина Р. З. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссык-Кульской впадины (Северная Киргизия). М.: Наука, 1966. 147 с.
16. Генкина Р. З. Стратиграфия юрских континентальных отложений Ферганского хребта и палеоботаническое обоснование их возраста // Сов. геология. 1977. № 9. С. 61–79.
17. Геология СССР. Т. 40. Южный Казахстан. Геологическое описание. Кн. 1. М.: Наука, 1971. 534 с.
18. Долуденко М. П., Орловская Э. Р. Юрская флора Каратау. М.: Наука, 1976. 260 с.

19. *Калугин А. К., Киричкова А. И.* К стратиграфии юрской континентальной толщ Мангышлака // Бюл. НТИ. Сер. геол. месторожд. полезн. ископ., регион. геол. М.: ОНТИ ВИАМС, 1968. Т. 19. С. 15–23.
20. Каратауское юрское озеро. Путеводитель экскурсии пятой палеоэколого-литологической сессии./Под ред. Геккера Р. Ф. Алма-Ата: Ротапринт ЮКГУ, 1968. 37 с.
21. *Киричкова А. И.* Современная таксономия ископаемых растений и палеофлористические сукцессии — основа детальных фитостратиграфических исследований // Стратиграфия триасовых и юрских отложений нефтегазоносных бассейнов. Л.: Недра, 1982. С. 95–114.
22. *Котова Л. И.* Спорово-пыльцевые комплексы триасовых и юрских отложений восточной половины Казахстана и их значение для стратиграфии // Палинология Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1976. С. 46–56.
23. *Маркович Е. М.* Юрская флора и растительность Орь-Илекского района. Л.: Наука, 1971. 126 с.
24. *Обоничкая Е. К.* Центральные Кызыл-Кумы // Споры и пыльца юры и раннего мела Средней Азии. М.: Недра, 1971. С. 77–84.
25. *Орловская Э. Р.* Юрская флора хребта Каратау // Материалы I научн. конф. молодых ученых АН КазССР. Алма-Ата: Наука, 1968. С. 378–379.
26. *Орловская Э. Р.* К раннемезозойской флоре бассейна р. Илек // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Т. VII. Алма-Ата: Наука, 1977. С. 102–125.
27. Основы палеонтологии. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, 1963. 743 с.
28. *Сакулина Г. В.* Спорово-пыльцевые комплексы верхнеюрских отложений Южного Казахстана // Тр. Геол. ин-та АН КазССР, 1968. Т. 23. С. 119–124.
29. *Сакулина Г. В.* Пыльца *Classopollis* Pfl. в верхнеюрских отложениях юга Казахстана // Палинология Казахстана. Алма-Ата: Ротапринт ОНТИ КазИМСа, 1971. С. 44–53.
30. *Сакулина Г. В.* Палинология и стратиграфия триасовых и юрских отложений Южного Казахстана // Палинология Казахстана. К 4-й Международной палинологической конференции (Джакарта, Индия, 1976). Алма-Ата: Наука, 1976. С. 35–45.
31. *Северюгин Н. Н., Долуденко М. П., Киричкова А. И. и др.* Стратиграфия и флора юрских отложений хребта Каратау. М.: Ротапринт ГИН АН СССР, 1989. 57 с.
32. Стратиграфический словарь. Триас. Юра. Мел. Л.: Недра, 1979. 592 с.
33. *Тесленко Ю. В.* Стратиграфия и флора юрских отложений Западной и Южной Сибири и Тувы. М.: Недра, 1970. 269 с.
34. *Тимошина Н. А., Меньшикова Н. Я.* Новые данные по палиностратиграфии юрских отложений Мангышлака // Сов. геология. 1986. № 4. С. 71–80.
35. *Турутанова-Кетова А. И.* Некоторые юрские семена и цветки голосеменных из Средней Азии и Южного Казахстана // Проблемы палеонтологии. Т. 6. Л.: Изд-во ЛГУ, 1950. С. 273–347.
36. *Турутанова-Кетова А. И.* *Williamsoniaceae* Советского Союза // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1963. Вып. 4. С. 5–55.
37. Унифицированные и корреляционные стратиграфические схемы мезозоя, палеогена и неогена Казахстана. Стратиграфические таблицы. Алма-Ата: Ротапринт ЮКГУ, 1971. 78 с.
38. *Хлопова А. Ф.* Споры и пыльца верхней половины верхнего мела восточной части Западно-Сибирской низменности. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1961. 138 с.
39. *Цадер Э. С., Батяева С. К.* Литология и стратиграфия тарбаганской серии северной части центрального района Кузбасса (Чусовитинская мульда) // Новые данные по геологии и полезным ископаемым Зап. Сибири. Вып. 12. Томск, 1977. С. 14–19.

Геологический институт АН СССР
ВНИГРИ, Ленинград
ПГО «Южказгеология», Алма-Ата

Поступила в редакцию
4.V.1988

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–6. *Coniopteris simplex* (Lindl. et Hutt.) Harris: 1 — экз. 4751/41a, фертильное перо (×1); 2 — экз. 4751/41, противоотпечаток (×1); 3 — то же (×3); 4 — 4751/70, стерильное перо (×1); 5 — 4751/60, стерильное перо (×1); 6 — то же (×3).

Фиг. 7–9. *Sagenopteris phillipsii* (Brongn.) Presl, изолированные листочки (×1): 7 — экз. 4751/27; 8 — экз. 4751/54; 9 — экз. 4751/55.

Фиг. 10, 11. *Sagenopteris colpodites* Harris: 10 — экз. 4751/10,2, основание листочка (×1); 11 — экз. 4751/24, изолированный боковой листочек (×1).

Фиг. 12–15. *Elatocladus turutanovae* Dolud. изолированные побеги (×1): 12 — экз. 4751/105; 13 — экз. 4751/103; 14 — экз. 4751/76; 15 — экз. 4751/56.

Фиг. 16. *Elatocladus minutus* Dolud.; экз. 4751/83, побег, листья с четкой средней жилкой (×1).

Все образцы — Южный Казахстан, хребет Каратау, овраг Боролсай (стратотип боролсайской свиты); верхи средней юры (условно бат).

Объяснение к таблице V

Фиг. 1-2. *Nilssonia* aff. *baranovae* Burak.: 1 - экз. 4751/97, фрагмент листа ($\times 1$); 2 - то же, видны зубчики на верхушке сегментов ($\times 2$).

Фиг. 3. *Pterophyllum* sp.; экз. 4751/96 ($\times 1$).

Фиг. 4. *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Under) Heer; экз. 4751/109 ($\times 1$).

Фиг. 5. *Ginkgoites* ex gr. *sibirica* (Heer) Sew; экз. 4751/10 ($\times 1$).

Фиг. 6. *Czekanowskia* ex gr. *rigida* Heer; экз. 4751/40 ($\times 1$).

Фиг. 7-11. *Pagiophyllum setosum* (Phill.) Sew.: 7 - экз. 4751/46 ($\times 1$); 8 - то же ($\times 3$); 9 - экз. 4751/49 ($\times 3$); 10 - экз. 4751/78, побеги ($\times 1$); 11 - экз. 4751/39 ($\times 3$).

Фиг. 12. *Podozamites lanceolatus* (L. et H.) Schimper; экз. 4751/202, основание листа ($\times 1$).

Фиг. 13. Шишка хвойного, поперечное сечение; экз. 4751/74 ($\times 3$).

Все образцы - Южный Казахстан, хребет Каратау, овраг Боролсай (стратотип боролсайской свиты); верхи средней юры (условно бат).

УДК 551.761.1(470.1)

© 1989 г.

ЯРОШЕНКО О. П., ГОЛУБЕВА Л. П.

НОВЫЕ ВИДЫ СПОР ИЗ НИЖНЕГО ТРИАСА ПЕЧОРСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

Приводится описание новых видов спор родов *Aratrisporites* (Leschik) Playford et Dettmann — *A. robustus* sp. nov. и *Pechorosporites* Yaroshenko et Golubeva — *P. disertus* sp. nov., *P. intermedius* sp. nov., *P. uniformis* sp. nov. из нижнего триаса Печорской синеклизы. Предложена комбинация *Lundbladispора variabilis* (Jansonius) comb. nov. Дана характеристика трех комплексов из чаркабожской и харалейской свит (нижний триас).

На территории Печорской синеклизы отложения нижнего триаса представлены континентальными (аллювиальными, озерно-аллювиальными, озерными) преимущественно красноцветными образованиями с подчиненными маломощными прослоями сероцветных пород. Континентальная природа отложений, их резкая фациальная изменчивость, слабая охарактеризованность пород остатками фауны и макрофлоры затрудняют расчленение и корреляцию разрезов. Миоспоры в большинстве случаев являются единственным критерием при определении геологического возраста этих отложений. Они встречаются в большом количестве и отличаются значительным таксономическим разнообразием.

Из сероцветных прослоев изучено три разновозрастных комплекса миоспор: комплекс с *Pechorosporites disertus*, комплекс с *Densoisporites nejburgii* — *Lundbladispора variabilis* и комплекс с *Aratrisporites robustus* — *Verrucosisporites pseudomorulae*. Ранне триасовый возраст их устанавливается по сопоставлению с хорошо изученными комплексами из разрезов, стратиграфический интервал которых определен остатками фауны [18 — 20, 22—25, 30, 36], а также с учетом палинологических данных по другим разрезам как Лавразии, так и Гондваны [1, 8, 11, 20, 21, 28, 30, 31, 35].

Первый, предположительно индский комплекс с *Pechorosporites disertus* изучен из нижней подсвиты чаркабожской свиты. Было исследовано 15 образцов, которые происходят из разрезов: скв. 12 Филиппово, инт. 148,0—153,0 м; скв. 1 Усть-Цильма, инт. 646,0—652,0 м; скв. 6 Шапкино, инт. 1136,8—1141,8 м; скв. 114 Возей, инт. 1243,3—1248,1 м; скв. 116 Возей, инт. 1273,6—1279,9 м; скв. 11 Восточно-Хорейверская, инт. 1996,0—2001,0 м; скв. 257 Хоседаю, инт. 478,0—483,0 м; обн. Адзья, слой 6; скв. 656 Куш-Шор, гл. 483,0 м, 490,5 м, 490,6 м и 496,0 м; скв. 126 Кедоровый-Шор, гл. 669,6 м, 670,0 м, 711,0 м. Типичным для этого комплекса является обилие спор каватного строения, среди которых преобладают роды *Pechorosporites* (0,5—41,5%) — *P. coronatus*, *P. disertus* sp. nov., *P. intermedius* sp. nov., *P. uniformis* sp. nov. и *Aratrisporites* (0,5—80,0%) — *A. wollariensis* Helby, *A. paenulatus* Playford et Dettmann, *A. granulatus* (Klaus) Playford et Dettmann. Менее значительно участие спор такого же строения, принадлежащих другим родам: *Densoisporites nejburgii* (Schulz) Balme, *D. poatinaensis* Playford, *D. playfordi* (Balme) Dettmann, *Kraeuselisporites saeptatus* Balme, *Kraeuselisporites* sp., *Lundbladispора willmotti* Balme, *Lundbladispора* sp., *Rewanispора foveolata* de Jersey.

Существенными компонентами являются *Retusotrilletes radiatus* (Kara-Murza) Warjuchina, *Leptolepidites jonkeri* (Jansonius) Yaroshenko et Golubeva, *Anaplanisporites stipulatus* Jansonius, *Propriisporites pocockii* Jansonius. Представители родов *Cyathidites*, *Dictyophyllidites*, *Punctatisporites*, *Osmundacidites*, *Nevesisporites*, *Discisporites*, *Polycingulatisporites* и *Trip-*

lexisporites playfordii (de Jersey et Hamilton) Foster обнаружены в большинстве разрезов в меньшем количестве. Спорадически встречаются *Naumovaspores* sp. и *Camptotriletes* sp. Пыльца представлена стриадно-гештатными формами (1,5–11,0%): *Taeniaesporites noviaulensis* Leschik, *T. pellucidus* (Goubin) Balme, *T. transversundatus* Jansonius, *Protohaploxypinus samoilovichii* (Jansonius) Hart, *P. pantii* (Jansonius) Orlowska-Zwolinska, *Strotersporites jansonii* Klaus, а также и нестриатными формами (1,5–10,5%): *Alisporites australis* de Jersey, *Klausipollenites staplinii* Jansonius, *K. schaubergeri* (Pot. et Klaus) Balme, *Platysaccus queenslandi* de Jersey. Пыльца *Cycadopites* составляет 12–23%. Редкими экземплярами представлены *Crustaesporites globosus* Leschik, *Gnetaceaepollenites* sp., *Lueckisporites* sp. и *Vittatina* sp.

Второй комплекс с *Densoisporites nejburgii* — *Lundbladispores variabilis* определен из верхней подсвиты чаркабожской свиты и отнесен предположительно к раннему оленеку. Он изучен из 10 образцов в разрезах скв. 12 Филиппово, гл. 99,6 м, 98,5 м, инт. 96,2–98,9 м, гл. 95,0 м, 92,0 м, инт. 91,4–96,2 м; 88,1–96,2 м, 77,5–88,1 м, 62,5–65,7 м, и скв. 3 Песчаноозерская (о-в Колгуев), инт. 1698,2–1706,4 м. В комплексе преобладают споры рода *Punctatisporites* (14,0–38,5%) и каватные споры (11–47%). Последние представлены родом *Densoisporites* (3,0–25,5%): *D. nejburgii*, *D. playfordi*, *D. poatinaensis* и *Lundbladispores variabilis* (Jansonius) comb. nov. (6,0–13,5%). В отличие от первого комплекса количество спор *Aratrisporites* и *Pechorosporites*, а также *Leptolepidites jonkeri*, *Retusotriletes radiatus*, *Anaplanisporites stipulata*, *Rewanispora foveolata*, *Proporisporites roscoeki* заметно уменьшается. Неравномерно встречаются споры родов *Nevesisporites*, *Discisporites* и *Polycingulatisporites*. Наблюдаются увеличение количества пыльцы *Taeniaesporites pellucidus* и, напротив, уменьшение содержания двухмешковых нестриатных форм. Характерно постоянное присутствие сфероморфных акритарх *PterospERMOPsimorpha*. В разрезе скв. 3 Песчаноозерская отмечено большое количество *Cyclotriletes oligogranifer* Mädlar (около 30%) и присутствие представителей рода *Verrucosisporites* (8%).

Третий комплекс с *Aratrisporites robustus* — *Verrucosisporites pseudomogulae* был установлен из отложений харалейской свиты и датирован предположительно позднеоленекским возрастом. Изученные 11 образцов происходят из разрезов: скв. 13 Трусово, гл. 125,1 м; скв. 92 Тобыш, инт. 286,0–296,0 м; скв. 3 Песчаноозерская, инт. 1540,9–1547,7 м и скв. 140, гл. 1094,0 м (о-в Колгуев); скв. 73 Шапкино, гл. 520,0 м, 547,1 м; скв. 133 Кумья, гл. 1200,5 м и инт. 1254,2–1265,4 м; скв. 14 Хальчую, гл. 1441,4 м; скв. 1 Кишицево, гл. 551,0 и 553,0 м. В нем доминируют споры родов *Aratrisporites* (4,5–80%): *A. robustus* sp. nov., *A. granulatus*, *A. paenulatus* и *Verrucosisporites* (8,5–30,5%): *V. remyanus* Mädlar, *V. thuringiacus* Mädlar, *Verrucosisporites* sp. Значительная роль принадлежит представителям родов *Nevesisporites*, *Discisporites*, *Polycingulatisporites*, составляющих 0,5–27%. Встречены споры *Cycloverrutriletes presselensis* Schulz (0–2,5%), *Punctatisporites triassicus* Schulz (0–10%). В отличие от второго комплекса здесь наблюдается уменьшение количества спор *Densoisporites nejburgii*, *Kraeuselisporites saeptatus*, *Rewanispora foveolata*, *Pechorosporites* spp., а также двухмешковой пыльцы.

Примечательным для изученных комплексов является массовое развитие в них спор каватного строения, таксономический состав которых меняется от комплекса к комплексу. По мнению ряда исследователей [13–15, 17, 26, 29, 34], эти споры принадлежат или сближаются с плауновидными растениями, получившими широкое распространение в раннем триасе [9, 18]. Примером предполагаемой связи дисперсных спор с макроостатками в данном районе могут служить совместные находки многочисленных спор *Aratrisporites* (более 60% в скв. 656 Куш-Шор, гл. 490,5 м) и *Tomiostrubus* (= *Pseudoaraucarites*), определенного из того же слоя С. В. Мейеном [10].

Описываемый материал хранится в Тимано-Печорском отделении ВНИГРИ, г. Ухта и в Геологическом институте АН СССР (ГИП).

Табл. VI, фиг. 6–8; табл. VII, фиг. 9 (см. вклейку)

Aratrisporites sp. 1: Буданов и др., 1972, табл. 2, фиг. 4.

Aratrisporites sp.: Голубева, 1979, табл. 4, фиг. 15, 16.

Aratrisporites sp. 6: Варюхина, 1982, табл. 34, фиг. 6.

Aratrisporites sp. 7: Варюхина, 1982, табл. 34, фиг. 7.

Aratrisporites spp.: Варюхина, Голубева, 1983, табл. 2, фиг. 8, 9, 12.

Название вида *robustus* лат. — грубый.

Голотип — ТПО ВНИГРИ, № 4599/4465; Печорская синеклиза, скв. 1 Кипиево, гл. 551 м; нижний триас, харалейская свита.

Описание. Споры однолучевые. Очертание спор овальное. Голотипом выбран экземпляр с широкоовальным очертанием. Экзина двухслойная, внутренний слой гладкий, внешний — губчатый, орнаментирован грубыми скульптурными элементами: конусами, шипами, книжаловидными, пальцеобразными и булавовидными выростами. Длина выростов 2–8 мк, на отдельных экземплярах достигает 10–15 мк (у голотипа 3–8 мк). Ширина основания выростов 1,5–3 мк (у голотипа 2–2,5 мк). Однолучевой рубец толстый, его ширина 2–6 мк, иногда в нем наблюдается открытая щель. Отмечены многочисленные экземпляры, соединенные в диады и тетрады. Длина внешнего слоя 40–84 мк (у голотипа 54 мк), внутреннего слоя — 32–54 мк (у голотипа 46 мк), ширина внешнего слоя 20–48 мк (у голотипа 45 мк), внутреннего слоя 20–36 мк (у голотипа 30 мк).

Сравнение. Описанные экземпляры отличаются от других видов этого рода главным образом характером выростов. Некоторое сходство их наблюдается с *A. goulburniensis* Helby [27] из верхней части Уоллар Сандстоун Нового Южного Уэльса и *A. flexibilis* Playford et Dettmann [32] из отложений, отнесенных к среднему — верхнему триасу Лейк-Крик, однако размеры печорских спор и их скульптурных элементов превышают таковые австралийских форм.

Замечания. Споры рода *Aratrisporites* с грубой орнаментацией впервые были показаны Н. А. Колода [1] из верхней половины нижнего триаса Чешской губы (Мезенская синеклиза). Наблюдаемые на нашем материале формы с различными массивными выростами, казалось бы, дают возможность выделить несколько видов, однако внимательное рассмотрение многочисленных экземпляров позволяет, с одной стороны, выявить степень изменчивости спор и, с другой — отметить особенности сохранности скульптуры. На некоторых формах наблюдалась смешанная орнаментация, т. е. на одном экземпляре можно видеть почти все виды выростов, причем отдельные выросты усеяны зернами, другие — округлыми мелкими бородавками или группами бородавок, иногда создающими членистое строение выростов. Учитывая эти обстоятельства, мы объединили споры, обладающие разнообразными скульптурными элементами, и включили их в один вид *A. robustus*. Такое разнообразие скульптурных элементов, с осложнением некоторых из них, можно отнести, по-видимому, за счет повреждения орнаментации при фоссилизации спор (табл. VI, фиг. 6).

Подобный тип повреждения был отмечен Н. А. Волковой [6] на оболочках докембрийских и кембрийских акритарх Русской платформы. Ранее этим автором [5] были описаны гладкие оболочки под названием *Lophosphaeridium* sp. 1, ошибочно приписанные из-за их повреждения за бугорчатые. В действительности они представляют собой лейосферидии, покрытые мелкими кокками. Этот пример позволяет сделать предположение, что и у описываемых спор мы имеем дело с подобными повреждениями скульптуры, образовавшимися под воздействием бактерий или грибов.

Распространение. Нижний триас, харалейская свита; Печорская синеклиза. Верхняя часть баскунчакской серии; Мезенская синеклиза.

Материал. Изучены многочисленные экземпляры из скв. 13 Тру-

сово, гл. 125,1 м; скв. 92 Тобыщ, гл. 297 м; скв. 140 о-в Колгуев, гл. 1049 м; скв. 3 Песчаноозерская, инт. 1540,0—1547,7 м; скв. 1 Кипиево, гл. 551 и 553 м; скв. 73 Шапкино, гл. 520 и 547 м; скв. 133 Кумжа, гл. 1200,5 м; инт. 1254,2—1265,4 м; скв. 14 Хыльчую, гл. 1441,4 м; скв. 126 Кедровый Шор, гл. 160 м. Измерено около 80 экз. удовлетворительной сохранности.

Род *Pechorosporites* Yaroshenko et Golubeva, 1984

Pechorosporites disertus Yaroshenko et Golubeva, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 4, 5; табл. VII, фиг. 1—3

Kraeuselisporites sp.: Варюхина, Голубева, 1983, табл. 2, фиг. 1; Ярошенко, Голубева, 1984, табл. 2, фиг. 1.

Kraeuselisporites sp.: Гоманьков и др., 1986, табл. 13, фиг. 6.

Kraeuselisporites sp. 2: Гоманьков и др., 1986, табл. 14, фиг. 11.

Название вида *disertus* лат. — ясный, определенный.

Голотип — ГИН, № 4599/5752-а; Печорская синеклиза скв. 12 Филиппово, инт. 148,0—153,0 м; нижний триас, нижняя подсвита чаркабожской свиты.

Описание. Споры трехлучевые, каватные. Экваториальное очертание округлое, округло-треугольное. Экзина двухслойная, состоящая из внутреннего слоя, образующего центральное гладкое тело, и из покрывающего его полностью внешнего гребчатого слоя. Внешний слой скульптурирован выростами: конусами, столбиками, сосочками, бородавками, которые, в свою очередь, часто украшены дополнительными шипиками. Скульптурные выросты равномерно или неравномерно расположены на дистальной стороне и на экваторе и имеют тенденцию группироваться, образовывать ряды, цепочки, полужамкнутые ячей. Такое расположение скульптурных элементов часто создает на дистальной стороне своеобразный орнамент в виде намечающейся неправильной сетки (табл. VII, фиг. 2). Внешний край зоны, образованный иногда сросшимися выростами, является более светлым и тонким. Тетрадный рубец четкий, иногда открытый, образующий трехлучевую щель. Лучи прямые или слегка извилистые, равны от $1/2$ до полного радиуса центрального тела. Наблюдаются формы, соединенные в диады и тетрады.

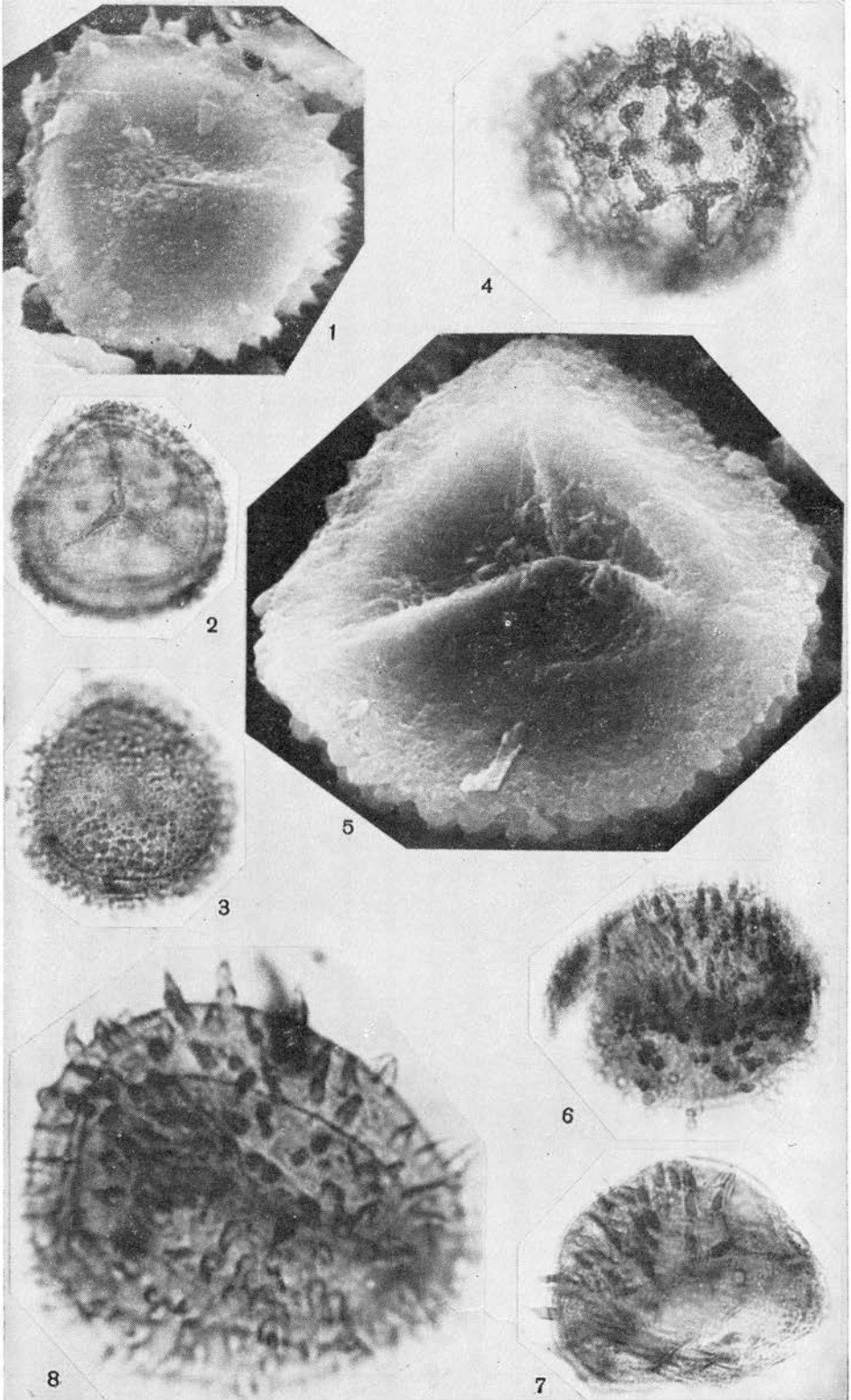
Размеры, мк: общий диаметр спор — 40—80 (у голотипа — 75), диаметр центрального тела — 30—49 (у голотипа — 41,5), длина выростов — 1,5—7,7 (у голотипа — 1,5—6), ширина основания выростов — 1,5—6 (у голотипа — 1,5—6,1), длина дополнительных шипиков — 1—5 (у голотипа — 1—3).

Изменчивость. Скульптурные выросты сильно варьируют как по форме, так и по размеру, от толстых конусов до тонких столбиков и сосочков. Орнамент, образованный тонкими выростами, отличается изящным рисунком. Дополнительные шипики на выростах в ряде случаев слабо развиты и имеют вид зерен, а последние, в свою очередь, иногда бывают редуцированы. Наблюдаются экземпляры (в скв. 656 Куш-Шор, скв. 116 Возей, скв. 11 Восточно-Хорейверская), которые обладают массивными конусообразными выростами с бифуркатными кончиками и перфорированным основанием, другие орнаментированы смешанным типом выростов.

Сравнение. От типового вида *P. coronatus* Yaroshenko et Golubeva описываемый вид отличается отсутствием дистальной короны и наличием дополнительных шипиков на выростах.

Распространение. Нижний триас, чаркабожская свита; Печорская синеклиза; нижний триас, Московская синеклиза.

Материал. Многочисленные экземпляры хорошей и удовлетворительной сохранности из скв. 12 Филиппово, инт. 148,0—153,0 м, 88,1—96,2 м; скв. 6 Шапкино, инт. 1136,8—1141,8 м; скв. 656 Куш-Шор, гл. 496,0 и 483,0 м; скв. 126 Кедровый Шор, гл. 669,6 м; скв. 114 Возей, инт. 1243,3—1248,1 м; скв. 116, инт. 1273,6—1279,9 м; общ. Адзья и другие местонахождения. Измерено 37 экз.



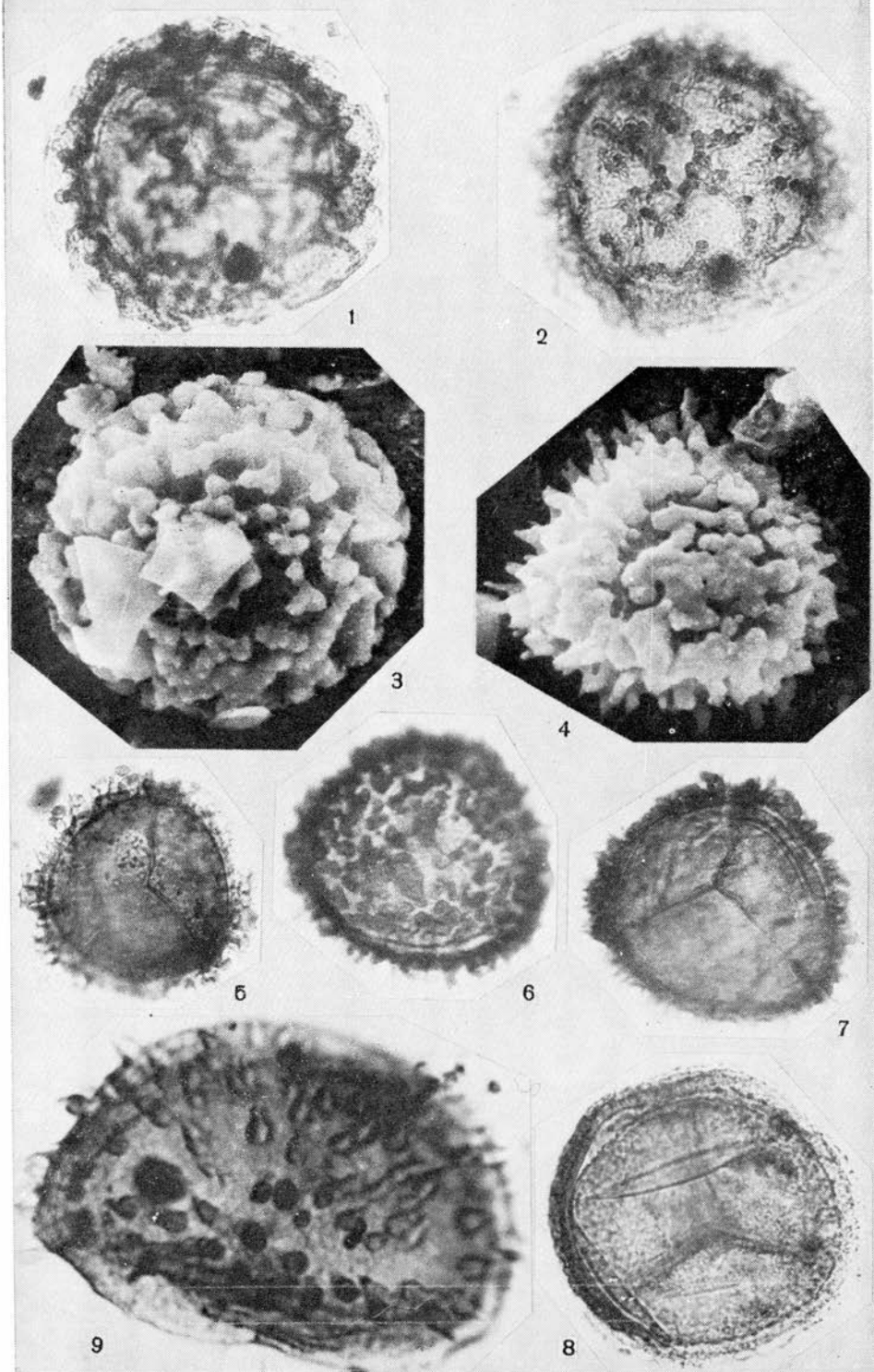


Табл. VII, фиг. 4–7

Kraeuselisporites sp. 4: Варюхина, 1982, табл. 1, фиг. 10; табл. 4, фиг. 5.

Kraeuselisporites sp.: Варюхина, Голубева, 1983, табл. 1, фиг. 11, 15.

Название вида *intermedius* лат. — промежуточный.

Голотип — ГИН АН СССР, № 4599/5752-4; Печорская синеклиза, скв. 12 Филиппово, инт. 148,0–153,0 м; нижний триас, нижняя подсвита чаркабожской свиты.

Описание. Споры трехлучевые, каватные, округлого, округло-треугольного очертания. Внутренний слой образует центральное тело с гладкой поверхностью; по его контуру наблюдаются складки смятия. Центральное тело покрыто внешним губчатым слоем как с дистальной, так и с проксимальной стороны. Внешний слой скульптурирован на дистальной стороне и на экваторе различными выростами — бородавками, шипами, иглами, конусами, полуконусами с двойными или пальчатыми разветвлениями. Скульптурные элементы часто сливаются, образуя на дистальной стороне уплотнения неправильной конфигурации (табл. VII, фиг. 4, 6) или кольца, петли, изогнутые валики. На экваторе вследствие соединения скульптурных выростов иногда образуются трабекулы. Нередко скульптурные элементы украшены дополнительными мелкими зернами, бородавками. Тетрадный рубец четкий, длина лучей равна от $\frac{1}{2}$ до полного радиуса центрального тела, иногда лучи заходят за его пределы.

Размеры, мк: общий диаметр спор — 40–75 (у голотипа — 51), диаметр центрального тела — 26–49 (у голотипа — 38,5), длина выростов — 1,5–12 (у голотипа — 1,5–7,7), ширина основания выростов — 1,5–10 (у голотипа — 1,5–9,2).

Изменчивость. Форма выростов сильно варьирует, и на некоторых экземплярах она представлена разнообразными элементами — от шипов и бородавок до булавовидных и кинжаловидных образований. Нередко в основании выростов наблюдается перфорация.

Сравнение. Описываемый вид отличается от *P. coronatus* отсутствием короны, от *P. disertus* и *P. uniformis* — более разнообразной формой выростов.

Замечания. Вид включает формы с разнообразными вариациями скульптурных элементов, что, по-видимому, отражает большую изменчивость спор.

Распространение. Нижний триас, нижняя подсвита чаркабожской свиты; Печорская синеклиза.

Материал. Многочисленные экземпляры, скв. 12 Филиппово, инт. 148,0–153,0 м; скв. 1 Усть-Цильма, инт. 646,0–652,0 м; скв. 656 Куш-Шор, гл. 483,0 м; 490,6 м; 496,0 м; скв. 114 Возей, инт. 1243,3–1248,1 м; скв. 116 Возей, инт. 1273,6–1279,9 м. Измерено более 40 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности.

Pechorosporites uniformis Yaroshenko et Golubeva, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–3

Kraeuselisporites sp. 1: Гоманьков и др., 1986, табл. 14, фиг. 10.

Название вида *uniformis* лат. — однообразный.

Голотип — ГИН АН СССР, № 4599/06142-2; Печорская синеклиза, скв. 12 Филиппово, инт. 148,0–153,0 м; нижний триас, нижняя подсвита чаркабожской свиты.

Описание. Споры трехлучевые. Экваториальное очертание треугольное, треугольно-округлое. Внутренний слой образует центральное тело с гладкой поверхностью. Наблюдаются складки смятия, сопровождающие центральное тело. Внешний слой губчатый, покрывает полностью центральное тело. Скульптура внешнего слоя на дистальной стороне и на экваторе представлена шипиками или конусообразными выростами. Тет-

радный рубец четкий, лучи его прямые или слегка извилистые и равны от $1/2$ до полного радиуса центрального тела.

Размеры. мк: общий диаметр спор — 35–66 (у голотипа — 40), диаметр центрального тела — 23–50 (у голотипа — 26,5), длина выростов — 1–4 (у голотипа — 2), диаметр основания — 1–5 (у голотипа — 1,5).

Изменчивость. Наблюдается небольшая изменчивость в форме выростов: наряду с простыми отмечены редкие конусовидные выросты, верхушки которых иногда имеют бифуркатные или трифуркатные разветвления. На некоторых экземплярах наблюдается перфорация оснований выростов.

Сравнение. Описываемый вид отличается от других видов этого рода более однообразными по форме выростами и меньшим их размером.

Распространение. Нижний триас, чаркабожская свита, Печорская синеклиза; нижний триас, Московская синеклиза.

Материал. Измерено 27 экз. хорошей и удовлетворительной сохранности из скв. 12 Филиппово, инт. 148,0–153,0 м; скв. 656 Куш-Шор, гл. 483,0 м, 490,5 м, 490,6 м.

Род *Lundbladispora* (Balme) Playford, 1965

Lundbladispora variabilis (Jansonius) Yaroshenko et Golubeva, comb. nov.

Табл. VII, фиг. 8

Aculeisporites variabilis: Jansonius, 1962, табл. 11, фиг. 35–39; Reinhardt, Schön, 1967, табл. 1, фиг. 1; Варюхина, 1975, табл. 2, фиг. 17; 1982, табл. 14, фиг. 5; Тужикова, 1981, табл. 2, фиг. 1–3.

Описание. Споры трехлучевые, каватные, экваториальное очертание округлое до округло-треугольного. Экзина двухслойная. Внутренний слой образует центральное тело с концентрическими складками смятия. На нем часто наблюдаются межлучевые папиллы. Внешний слой губчатый или зернистый, покрывает полностью центральное тело. Дистальная сторона равномерно орнаментирована грубыми зернами или шипиками. Последние наблюдаются по внешнему контуру экватора. Проксимальная сторона покрыта мелкими зернами или вовсе редуцирована. Тетрадный рубец четкий, иногда слегка утолщен. Длина лучей равна радиусу центрального тела или несколько превышает его. Лучи прямые или извилистые.

Размеры. мк: общий диаметр — 35–50, диаметр тела — 30–40, размер зерен — 1–1,5, длина шипиков — 1–1,5, редко — 2, ширина шипиков — 1–1,5.

Сравнение. Отличается от других видов рода зернистым орнаментом и более мелкими выростами.

Замечания. На многих экземплярах этого вида наблюдались межлучевые папиллы, характерные для рода *Lundbladispora*. Данный признак не отмечается для спор рода *Aculeisporites*.

Распространение. Нижний триас, верхняя подсвита чаркабожской свиты, Печорская синеклиза; ветлужская серия, Предуральский прогиб; нижний триас, формация Тоад-Грейлинг, Западная Канада; нижний триас ГДР.

Материал. Измерены многочисленные экземпляры из верхней подсвиты чаркабожской свиты в скв. 12 Филиппово, инт. 62,5–99,6 м и скв. 3 Песчаноозерская, инт. 1698,2–1706,4 м.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буданов Г. Ф., Колода Н. А., Молин В. А. Разрез триаса южного побережья Чешской губы // Стратиграфия и палеонтология перми и триаса севера Европейской части СССР: Тр. Ин-та геол. Коми филиала АН СССР. 1972. Вып. 19. С. 70–84.
- Варюхина Л. М. Миоспоровые комплексы из красноцветной толщи нижнего триаса острова Колгуев // Ежегодник Ин-та геол. Коми филиала АН СССР. 1975. С. 77–83.

3. *Варюхина Л. М.* Спорово-пыльцевые комплексы Печорской синеклизы и их стратиграфическое значение. Сыктывкар, 1982. 128 с. Деп. в ВИНТИ 21.07.1982, № 3918-82.
4. *Варюхина Л. М., Голубева Л. П.* Палинологические комплексы триасовых отложений Тимано-Печорской провинции и их коррелятивы // Стратиграфия и корреляция осадков методами палинологии: Матер. IV палинол. конф. Тюмень, 1981. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 101–107.
5. *Волкова Н. А.* Акритархи Северо-Запада Русской платформы // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1969. Вып. 206. С. 224–235.
6. *Волкова Н. А.* Типы поврежденных оболочек докембрийских и кембрийских акритарх // Палеонтол. журн. 1974. № 4. С. 101–108.
7. *Голубева Л. П.* Комплексы мiosпор триасовых отложений стратотипических разрезов Большесынинской впадины Предуральяского прогиба // Стратиграфия Урала и Предуралья: Тр. Ин-та геол. и геохим. УНЦ АН СССР. 1979. Вып. 147. С. 87–143.
8. *Гоманьков А. В., Кюнтцель М. К., Мейен С. В.* Новые данные о растительных остатках из верхней перми и нижнего триаса Русской платформы. М., 1986. 95 с. Деп. ВИНТИ 24.11.1986, № 7994-В.
9. *Добруссина И. А.* Триасовые флоры Евразии // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1982. Вып. 365. 196 с.
10. *Енцова Ф. И., Калантар И. З., Голубева Л. П., Тельнова В. Д.* Граница перми и триаса в Северном Приуралье // Сов. геология. 1974. № 2. С. 105–118.
11. *Романовская Г. М., Обоничкая Е. К.* О корреляции европейских и сибирских палинофлор триаса // Палинологические таксоны в биостратиграфии: Тез. V Всесоюз. палинол. конф. М.: ГИН АН СССР, 1985. С. 176–177.
12. *Тушкикова В. И.* Палинологические критерии для датирования и корреляции нижнетриасовых отложений Урала // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1981. Т. 56. Вып. 3. С. 73–83.
13. *Ярошенко О. П.* Морфология спор *Pleuromeia rossica* и *Densosporites nejburgii* // Палеонтол. журн. 1975. № 3. С. 101–106.
14. *Ярошенко О. П.* Каватные споры нижнего триаса и их связь с плауновидными растениями // Палеонтол. журн. 1985. № 1. С. 113–119.
15. *Ярошенко О. П.* Микроспоры из спорангия плауновидного *Tomostrobus radiatus Neuburg* (нижний триас, Кузбасс) // Палинология в СССР. Новосибирск: Наука, 1988. С. 77–79.
16. *Ярошенко О. П., Голубева Л. П.* Новый род *Pechorosporites Yaroshenko et Golubeva* gen. nov. из нижнего триаса // Проблемы современной палинологии. Новосибирск: Наука, 1984. С. 89–91.
17. *Ash S. R.* *Skilliostrobus* gen. nov., a new lycopsid cone from the Early Triassic of Australia // Alcheringa. 1979. V. 3. P. 73–89.
18. *Balme B. E.* Plant microfossils from the Lower Triassic of Western Australia // Palaeontology. 1963. V. 16. P. 12–40.
19. *Balme B. E.* Palynology of Permian and Triassic strata in the Salt Range and Surghar Range, West Pakistan // Univ. Press. Kansas. Spec. Publ. 1970. V. 4. P. 304–453.
20. *Balme B. E.* Palynology of Permian-Triassic boundary beds at Kap Stosch, East Greenland // Medd. Grønland. 1979. V. 200. № 6. p. 5–35.
21. *De Jersey N. J.* Early Triassic miospores from the Rewan Formation // Geol. Surv. Queensland. 1970. Publ. 345. Palaeontol. Pap. 19. 29 p.
22. *Dolby J. H., Balme B. E.* Triassic palynology of the Carnarvon basin, Western Australia // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1976. V. 22. № 2. P. 105–168.
23. *Fischer M. J.* The Triassic palynofloral succession in the Canadian Arctic Archipelago // AASP Contributions series. 1979. № 5B. P. 83–100.
24. *Foster C. B.* Permian plant microfossils of the Blair Athol Coal Measures, and basal Rewan formation of Queensland // Geol. Surv. Queensland. 1979. Publ. 372. Palaeontol. pap. 45. 244 p.
25. *Foster C. B.* Spore-pollen assemblages of the Bowen Basin, Queensland (Australia): their relationship to the Permian-Triassic boundary // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1982. V. 36. № 1–2. P. 165–183.
26. *Grauvogel-Stamm L., Düringer P.* *Annalepis zeilleri* Flische, 1910 emend., un organe reproducteur de Lycophte de la Lettenkohle de l'Est de la France. Morphologie, spores in situ et Paleoeologie // Geol. Rundschau. 1983. Bd 72. № 1. S. 23–51.
27. *Helby R. J.* Triassic plant microfossils from a shale within the Wollar Sandstone, N.S.W. // J. Proc. Roy. Soc. New South Wales. 1967. V. 100. № 2. P. 61–73.
28. *Helby R. J.* Review of Late Permian and Triassic palynology of New South Wales // Publ. Geol. Soc. Aust. 1973. № 4. P. 141–155.
29. *Helby R. J., Martin A. B. H.* *Cylostrobus* gen. nov. cones of lycopsidean plants from Narrabeen group (Triassic) of New South Wales // Austr. J. Bot. 1965. V. 13. P. 389–404.
30. *Jansonius J.* Palynology of Permian and Triassic sediments, Peace River Area, Western Canada // Palaeontographica. 1962. Abt. B. Bd 110. Lgf. 1–4. S. 35–98.
31. *Orłowska-Swolińska T.* Palynostratigraphy of the Buntsandstein in sections of Western Poland // Acta Paleontol. Polonica. 1984. V. 29. № 3–4. P. 161–194.
32. *Playford G., Dettmann M. E.* Rhaeto-Liassic Plant Microfossils from Leigh Creek Coal Measures, South Australia // Senckenbergiana Lethaea. 1965. Bd. 46. № 2–3. P. 127–181.

33. Reinhardt P., Schön M. Sporae dispersae aus dem Mittleren Buntsandstein (Untere Trias) Thüringens // Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss. 1967. Bd 9. № 9–10. S. 747–758.
34. Retallack G. J. The life and times of a Triassic lycopod // Alcheringa. 1975. V. 1. P. 3–29.
35. Schulz E. Sporen und Pollen aus dem Mittleren Buntsandstein des germanischen Beckens // Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss. 1964. Bd 6. № 8. S. 597–606.
36. Visscher H. The impact of palynology on Permian and Triassic stratigraphy in Western Europe // Rev. Palaeobot. and Palynol. 1974. V. 17. № 1–2. P. 5–19.

Геологический институт АН СССР
Тимано-Печорское отделение ВНИГРИ

Поступила в редакцию
22.II.1988

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–3. *Pechorosporites uniformis* sp. nov.: 1 – преп. № 4599/06142, проксимальная сторона, видны проксимальные нити; 2. 3 – голотип, преп. № 4599/06142-2: 2 – проксимальная сторона, 3 – дистальная сторона.

Фиг. 4, 5. *Pechorosporites disertus* sp. nov.: 4 – преп. № 4599/06142-8, виден дистальный орнамент; 5 – преп. № 4599/06142, проксимальный вид, наблюдаются проксимальные нити и характер выростов по экватору.

Фиг. 6–8. *Aratrisporites robustus* sp. nov.: 6 – преп. № 4599/4465, видны шарики, являющиеся остатками грибов или бактерий; 7 – голотип, преп. № 4599/4465; 8 – преп. № 4599/3174.

Экз. 1–5 происходят из нижней подсвиты чаркабожской свиты (инд), скв. 12 Филиппово, инт. 148,0–153,0 м. Экз. 6–8 происходят из харалейской свиты (верхний оленек), скв. 1 Кипиево, гл. 551,0 и 553,0 м.

Увеличение: 2–4, 6, 7 – $\times 750$; 1, 5, 8 – СЭМ; 1 – $\times 1000$, 5 – около $\times 2000$; 8 – $\times 1200$.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–3. *Pechorosporites disertus* sp. nov.: 1, 2 – голотип, преп. № 4599/5752-а: 1 – проксимальная сторона, 2 – дистальная сторона; 3 – преп. № 4599/06142, дистальная сторона.

Фиг. 4–7. *Pechorosporites intermedius* sp. nov.: 4 – преп. № 4599/06142; 6, 7 – голотип, преп. № 4599/5752-1; 5 – преп. № 4599/06142-5, видны проксимальные нити и характер выростов; 4, 6 – дистальная сторона, 5, 7 – проксимальная сторона.

Фиг. 8. *Lundbladispора variabilis* (Jansonius) comb. nov.; преп. № 4599/7487.

Фиг. 9. *Aratrisporites robustus* sp. nov.; преп. № 4599/3174.

Экз. 1–7 происходят из нижней подсвиты чаркабожской свиты (инд), скв. 12 Филиппово, инт. 148,0–153,0 м; экз. 8 происходит из верхней подсвиты чаркабожской свиты (нижний оленек), скв. 12 Филиппово, гл. 95,0 м; экз. 9 – из харалейской свиты (верхний оленек), скв. 1 Кипиево, гл. 553,0 м.

Увеличение: 1, 2, 5–7 – $\times 750$; 3, 4 – СЭМ, $\times 1000$; 8 – $\times 1000$; 9 – $\times 1200$.

МЕТОДИКА НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 56.072

© 1989 г.

БУРЗИН М. Б.

**МОДИФИКАЦИЯ МЕТОДИКИ ВЫДЕЛЕНИЯ ИЗ ПОРОД
ОГАНИКОСТЕННЫХ МИКРОФОССИЛИЙ ПРИМЕНИТЕЛЬНО
К РЕШЕНИЮ ПАЛЕОБИОЛОГИЧЕСКИХ ЗАДАЧ**

Описывается новая, модернизированная методика выделения из пород вендских органикостенных микрофоссилий, в результате которой из стандартных по весу проб пород удается получать значительно более богатые и представительные коллекции микрофоссилий. Установлены случаи образования естественных концентратов органических остатков в вендских породах. Рассмотрены аргументы, снимающие ограничения микрофитологического метода, которые связаны с проблемами инситаности ископаемых форм и засорения проб современной органикой.

Настоящая статья посвящена новым элементам микрофитологического анализа, которые позволяют по сути дела сформулировать новую модернизированную методику выделения органических остатков из породы (табл. 1), снимающую ограничения для широкого применения классических палеонтологических методов к докембрийским органикостенным микрофоссилиям, в том числе снимающую проблемы инситаности (о вымыве см. [5]) и засорения современной органикой. Новизна методики заключается в возможности получать значительно более богатый, представительный и минимально измененный материал по крупным формам органикостенных микрофоссилий (чем дают стандартные методы), уже приготовленный для изучения изменчивости и полиморфизма, при этом в самой методике заложена возможность получения решающих аргументов в пользу несомненной инситаности выделяемого материала.

В палеонтологии докембрия лучше всего изучены вендотениды [2], талломы которых имеют ширину от 0,1 до 6 мм и длину до 10 см, и органикостенные микрофоссилии, имеющие размеры менее 100 мкм. Отно от 100 мкм до 1 мм заполняется в основном немногочисленными находками, описанными Б. В. Тимофеевым, Н. А. Волковой, В. Г. Пятилетовым и А. А. Ищенко, систематический поиск форм этой размерности проводит Е. А. Асеева. Т. Н. Герман был предложен способ извлечения крупных фрагментов растительных остатков и микрофоссилий [3], благодаря которому были открыты две самых богатых микробиоты докембрия — лахандишская и мироедихинская. Однако способ Герман требует столь высокого мастерства, что, кажется, повторить такую кропотливую работу и собрать равные по богатству и представительности коллекции пока никто не смог.

При мацерации стандартным методом проб из отложений канпловской и колковской свит Волини (возможность отобрать керн и описания скважины были предоставлены Б. И. Власовым) были встречены фрагменты и редкие находки форм больших размеров. Удалось установить, что разрушение этих форм и тем самым обеднение комплекса произошло во время обработки проб — при измельчении породы, при центрифугировании (как это указано Герман), а также во время высушивания осадка в центри-

**Основные фазы стандартной методики микрофитологического анализа
и модернизированного метода выделения. Общие элементы даны курсивом**

Стандартная методика	Модернизированный метод выделения
Дробление породы	Раскалывание образца по слоистости на пластинки толщиной ок. 1 мм, размером 1 см ² [3]. Обогащение пробы за счет удаления крупно- и мелкозернистых отсортированных разностей пород, не содержащих органики
Кислотная обработка	<i>Кислотная обработка</i>
Отмучивание	<i>Отмучивание</i>
Центрифугирование	Деление осадка на фракции. Ручной отбор форм из фракции, оставшейся на сите 100 мкм. Сортировка комплекса по видам и помещение в капли-накопители. Фракция меньше 100 мкм <i>центрифугируется</i>
Приготовление препаратов из капли взвеси	Приготовление одновидовых препаратов из отобранных и ориентированных экземпляров. Для фракции менее 100 мкм <i>приготавливаются препараты из капли взвеси</i>

фужном стаканчике перед центрифугированием. При этом избирательному разрушению подвергаются именно наиболее крупные и сложноустроенные формы. Совершенно необходимым является исключение дробления породы и замена его раскалыванием по слоистости, как рекомендовала Герман.

Просмотр пробы и ручной отбор по Герман [3] крупных фрагментов и форм непосредственно из осадка затруднен из-за того, что кусочки перастворившейся породы и крупные фрагменты и пленки не позволяют использовать проходящий свет в бинокляре; сочетание же очень мелких и очень крупных форм приводит к быстрой утомляемости зрения и рассеивает внимание. Поэтому необходимой стадией в процессе обработки становится разделение осадка с органикой, прошедшего мацерацию и отмучивание, на фракции (тем самым выделяются размерности объектов, требующие разных подходов в изучении) с тем, чтобы избавиться, с одной стороны, от не до конца растворившихся кусочков породы и фрагментов различных глазом пленок, а с другой — от мелких форм, заполняющих поле зрения, рассеивающих внимание и маскирующих крупные микрофоссилии. Оптимальным оказалось применение медных почвенных сит с ячей 1 мм и 100 мкм [1]. Остающиеся на сите 1 мм фрагменты вендотенид и пленки легко различимы глазом; фракция, прошедшая сквозь сито 100 мкм, в дальнейшем подвергается центрифугированию и изготавливаются стандартные препараты. Размер 100 мкм выбран исключительно по техническим причинам, так как более мелкие формы требуют значительного зрительного напряжения при отборе под микроскопом МБС-9 и непропорционально больших затрат времени для отлова каждого экземпляра.

Использование по методу Г. Видаля [6] нейлоновых фильтров с ячей 7–20 мкм требует специального оборудования и применения ультразвуковой установки для очистки фильтров от микрофоссилий при том, что этот способ не принес столь же богатых коллекций, как способ Герман. Интересным является метод дезинтеграции пород с помощью ультразвука [4], позволяющий в известной степени избавиться от гидролиза органики в концентрированных кислотах. Однако нужно провести еще специальные эксперименты, чтобы убедиться, не происходит ли избирательного разрушения при такой дезинтеграции форм, имеющих отростки, и экземпляров крупнее какого-то определенного размера в зависимости от длины волны ультразвука.

Фракция, оставшаяся на сите 100 мкм, смывается в чашку Петри (диаметр 100 мм) и затем под микроскопом МБС-9 просматриваются отдельные порции осадка в воде, и из них извлекаются все целые формы

и фрагменты, а также наиболее интересные пленки. Отбор удобней всего производить волосом или иголкой дикобраза, из которой легко вытаскивается удобной формы острие. Осадок обязательно должен быть залит водой, так как органические остатки, прошедшие кислотную мацерацию, становятся гибкими, но при высушивании, как правило, прочно прилипают к стенкам чашки и кусочкам породы, облекая последние, а при последующем размачивании отделяются только фрагменты. При отборе сразу производится разделение комплекса на виды или группы, внутри которых виды различаются только при большом увеличении. Такое разделение позволяет уже на стадии отбора оценивать систематическое разнообразие, богатство выборок по каждому виду и внутривидовую изменчивость. Для этого предлагается использовать пластмассовые чашки Петри (диаметр 40 мм) — одну чашку на каждую пробу, в которые размещают 5—15 занумерованных капель консервирующего раствора [1]. В качестве последнего может использоваться глицерин (чда) в смеси со спиртом (5%-ный раствор спирта в глицерине), формалином (4%-ный раствор формалина в глицерине) или другим консервантом. Глицерин хорошо предохраняет формы от высыхания и просветляет их, консервант защищает от современных организмов, попадающих на поверхность капли, из воздуха и способных использовать слабоизмененную древнюю органику как субстрат для роста. Опыт использования таких капель-накопителей показывает, что в закрытых чашках Петри консервирующий раствор не высыхает в течение 3—5 лет, попавшая на поверхность капли органика легко удаляется и не прорастает, при правильном подборе объема капли такие чашки с каплями-накопителями могут транспортироваться.

Главным достоинством отбора материала в капли-накопители является исключительная наглядность представительности коллекции, легкое манипулирование формами и их простая доступность, а также возможность хранить материал, не перенесенный в постоянные препараты, в таком виде, когда он (в подавляющем большинстве проб в вендских отложениях встречены сплюснутые и непористые оболочки, лишенные значительного рельефа) может быть легко и полностью отмыт от консервирующего раствора и изучаться иными методами.

Непосредственно из капли специально выбираются и необходимым образом ориентируются экземпляры, которые заключаются в постоянные одновидовые препараты для изучения в световом микроскопе, при этом исследователь получает возможность не только повернуть каждый экземпляр интересующей его стороной, но и механически разделить слипшиеся формы и отличить их от истинных агрегатов, помещать в одном препарате выборку, наглядно отражающую внутривидовую изменчивость, стадии жизненного цикла и пр. Таким образом, становится возможным значительное расширение информации о каждом виде и переход от формальной к конгрегационной систематике.

В отложениях валдайской серии венда Восточно-Европейской платформы (Подолля, Волянь, Ленинградская обл. и Московская синеклиза) максимальное количество органикостенных микрофоссилий и органика наилучшей сохранности приурочены к тонко, ритмично построенным терригенно-глинистым породам, причем практически вся органика в ритме, имеющем мощность от нескольких миллиметров до первых сантиметров, находится в самой верхней части глинистого элемента ритма, который хорошо выделяется бурым, коричневым или черным цветом и иногда обособляется в виде тончайшего листовидного прослоя (возможно, к таким прослоям также может быть отнесено название ламинаритовые пленки). Такой прослой представляет собой естественный концентрат органики (в некоторых случаях удалось четко установить, что микрофоссилии и пленки лежат в несколько слоев в таком прослое), образовавшийся в ряде случаев во время осаждения самой тонкой и легкой части потока муть, иногда, вероятно, во время перерыва в осадконакоплении; в некоторых случаях можно говорить об образовании такой градиционной слоистости в результате штормовой переработки осадка. Такие про-

слои сложены самыми тонкими, обычно бескарбонатными глинами, органическим детритом и микрофоссилиями, которые могли претерпеть до осаждения на дно тот или иной перенос в пределах бассейна и сортировку. Цвет прослоя является хорошим показателем степени переработки (грязно-бурый) и изменения (черный) органики.

Проведенные эксперименты показали, что в таких ритмах практически вся органика оказывается приуроченной к описанным прослоям, в других же элементах ритма — в песчаниках, алевролитах и в нижней части глин (все эти элементы легко отличаются по цвету от обогащенного органикой прослоя) — не содержится никаких микрофоссилий и пленок при исследовании навесок по каждому прослою в 100–200 г. Крупные фрагменты вепротенид иногда встречаются в песчаниковых прослоях ритма, что, возможно, связано с их большими размерами и весом.

Наличие таких концентратов позволяет проводить обогащение пробы за счет удаления пустых прослоев и является серьезным аргументом против представления о вымыве микрофоссилий мигрирующими жидкостями и буровым раствором. Вымыв форм явно будет происходить в первую очередь именно в проницаемые (грубо- и крупнозернистые, пористые и трещиноватые) разности пород так, что количество и размеры вымываемых форм должны быть прямо пропорциональны проницаемости. При этом глины, являющиеся лучшим водоупором, в наименьшей степени будут засоряться вымытыми формами. Так как вероятность вымыва мелких форм выше, чем крупных, то выбор самых крупных микрофоссилий как объектов исследования позволяет максимально снизить вероятность засорения. Ручной отбор под биноклем, наблюдение экземпляров, не до конца отделенных от породы и приуроченных к четким прослоям глин, позволяет практически для большинства форм получить неопровержимые доказательства их инситуности.

Может быть снято и второе сомнение — о засорении пробы современными микроорганизмами. Процедура проверки основана на двух моментах. Во-первых, в глинистых породах все органические остатки крупнее 10–30 мкм сплюснены при уплотнении породы во время диагенеза. При этом, вероятно, происходит взаимопроникновение стенок друг в друга так, что любая микрофоссилия (будь то сфероморфные акритархи, трубчатые чехлы нитчатых форм или кутикулярные чехлы и трубки) на изломе не дает ступеньки и ведет себя как единая пластинка. Во-вторых, могут быть использованы оптические свойства (оптическая анизотропия) биологических макромолекул, т. е. их способность вращать плоскость поляризации света (свойство, открытое Л. Пастером). Вся древняя, палеотипная органика гаснет в скрещенных николях, современная же органика демонстрирует интерференционную окраску, поэтому сразу и наглядно все загрязнение выделяется в поле зрения. Яркой интерференционной окраской обладает роговое вещество волос, целлюлозное и искусственное волокно, хитин насекомых (даже после гидролиза концентрированной соляной кислотой), гифы, спорангиеносцы и спорангии оомицетов и аскомицетов. Интерференционная окраска спорополенина современной пыльцы и спор и вещества стенок актиномицетов слабее. Не наблюдается интерференционная окраска у меланизированных структур низших грибов из-за их непрозрачности.

Таким образом можно убедиться в достоверности и инситуности материала, а в случае доказательства вымыва необходимо показать, во-первых, что вымытые формы приурочены именно к проницаемым прослоям, а непроницаемые содержат собственный комплекс или немы, во-вторых, что вымытые формы доминируют именно среди самой мелкой фракции, а инситуные — среди крупной или она отсутствует, и, в-третьих, что именно формы, вымытость которых доказывается, содержатся в циркулировавших, например, нефтях в данной системе коллекторов и материнских пород. Для изученных районов и проб не удалось обнаружить каких бы то ни было аргументов в пользу вымыва или засорения выделенных комплексов микрофоссилий.

1. Бурзин М. Б. Вендские органикостенные микрофоссилии: размерность более 100 мкм // III Всесоюзн. симпозиум по палеонтол. докембрия и раннего кембрия: Тез. докл. Петрозаводск, 1987. С. 11–12.
2. Вендотениды Восточно-Европейской платформы / Гниловская М. Б., Ищенко А. А., Колесников Ч. М. и др. Л.: Наука, 1988. 160 с.
3. Герман Т. Н. Из опыта извлечения крупных растительных остатков и микрофоссилий с помощью химического растворения пород // Микрофоссилии СССР. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 81. Новосибирск: Наука, 1974, С. 97–99.
4. Медведева А. М. Методика выделения растительных микрофоссилий // Споры и пыльца в нефтях и породах нефтегазовосных областей СССР. М.: Наука, 1971. С. 13–16.
5. Хоментовский В. В. О вымыве мелких окаменелостей в древние толщи и связанных с ним проблемах // Геол. и геофиз. 1985. № 1. С. 6–12.
6. Vidal G. Late Precambrian microfossils from the Visingsö Beds in southern Sweden // Fossils and Strata. Oslo: Universitetsforl., 1976. № 9. P. 1–57.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
7.V.1988

»

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 563.124.3:551.762.33(282.254.43)

© 1989 г.

МАЦИЕВА Т. В., ТЕМИРБЕКОВА У. Т.

МИЛИОЛИДЫ ТИТОНА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА
(бассейн р. Терек)

В фораминиферовых комплексах верхней юры Северо-Восточного Кавказа значительную роль играют милиолиды. В пяти из девяти выделенных зон в качестве видов-индексов названы представители этой группы [8]. Одна из зон характеризует верхний титон. Из титонских отложений юга СССР по литературным данным известны следующие виды милиолид: *Quinqueloculina mitchurini* Dain, *Q. verbizhiensis* Dulub, *Q. podlubiensis* Terestschuk, *Q. egmontensis* Lloyd, *Sigmoilina subpanda* Lloyd, *Cornuspira caucasica* Hoffman, *Nautiloculina oolithica* Mohler, *Nubecularia masoviensis* Bielecka, *Ophthalmidium dilatatum* (Paalzow) [2, 5 и др.]. Это те представители милиолид, которые были изучены по целым экземплярам. Однако не из всех литологических разностей пород удается извлечь раковины. Отложения титона в разрезе у с. Балта на р. Терек (Северная Осетия) представлены карбонатной толщей: доломитами тонко- и мелкозернистыми, массивными и известняками органогенно-обломочными, оолитовыми, часто доломитизированными. Возраст этих пород подтверждается находками аммонитов. В доломитах найдены *Glochiceras nimbatus* (Opp.), *Taramelliceras disceptatum* Font., *T. cf. prolithographicum* (Opp.), *Lithacoceras ulmense* (Opp.) и др., свидетельствующие о нижнетитонском возрасте. В вышележащих известняках определены *Lithacoceras albulus* (Qu.), *L. siliceus paraboliferus* Berkch., *Paradiceras bicornatum* Pšel. и др., характерные для верхней части нижнего и среднего титона [7]. Изучение шлифов этих пород, проведенное в лаборатории Тематической экспедиции СевКавНИПИнефть, показало, что во многих из них содержится фауна фораминифер, в том числе и милиолид, которую не удается извлечь существующими способами. Определение их в шлифах затрудняется отсутствием изображений раковин в большинстве современных работ. Как правило, при описании приводятся рисунки и фото целых экземпляров. Однако в последние годы в связи с необходимостью расчленения карбонатных отложений мезозоя появился ряд работ, содержащих результаты изучения фораминифер в шлифах [4, 6, 9, 13 и др.]. В [4] описана ассоциация оксфордских фораминифер, изученных в шлифах. Приведенный мелководный комплекс содержит значительное число милиолид. Т. В. Мациева и У. Т. Темирбекова провели исследование валанжинских представителей этой группы по сечениям. Результаты этой работы будут опубликованы в трудах ЗИН АН СССР. Предлагаемая статья является попыткой описать и систематизировать сечения милиолид, встречающиеся в карбонатах Северо-Восточного Кавказа, в бассейне р. Терек у с. Балта. Всего было изучено 50 шлифов, содержащих не менее 100 сечений милиолид, которые приурочены в основном к известнякам верхней части нижнего и среднего титона и распределены довольно равномерно по разрезу. В основу исследований положены принципы, выработанные при описании фауны из валанжина. Кратко они сводятся к следующему. По расположению и строению камер определяется родовая принадлежность сечений. При этом учитывается показанное работами Ньягу [11, 12] значение для систематики строения устья. Изучение морфологии правильно клубковидных милиолид раннего мела позволило ему выделить новые роды — *Scythiloculina*, *Decussoloculina*, *Rumanoloculina* и др., для которых в качестве одного из отличительных признаков указывается строение, форма, положение устья и зуба. В неориентированных сечениях установить морфологию этих элементов, как правило, не удается, поэтому определение рода иногда условно. Затем по очертанию сечения, числу камер, составляющих раковину, и числу камер в наружной части, их поперечному сечению, типу сочленения смежных камер, соотношению стенок выпуклости мало- и многокамерной сторон, очертанию периферического края, толщине стенки и ее микроструктуре, размерам определяется вид. Приступая к определению, важно установить принадлежность продольных и поперечных сечений к одному виду. С этой целью подбираются такие сечения, у которых микроструктура стенки, размеры раковины и ее элементов соответствуют друг другу. Следует учитывать, что для правильно клубковидных форм более информативным является поперечное сечение, а для плоскосвернутых — продольное.

Авторы сознают некоторую условность выполненных определений и описаний новых видов только по сечениям, допускают возможность уточнения родовой и видовой принадлежности при последующих исследованиях. Разработка и применение новых методов извлечения раковин фораминифер из твердых пород позволит внести коррективы в приводимые описания. Однако на данном этапе исследований кажется, что предпринятая попытка систематизации материала будет полезна практике палеонтолого-стратиграфических работ. Ниже приводится описание шести видов, четыре из которых новые.

Под *Quinqueloculina Orbigny, 1826*

Quinqueloculina mitchurini Dain, 1971

Quinqueloculina mitchurini: Дайн, Кузнецова, 1971, с. 114, табл. I, фиг. 9, 10.

Голотип — ВНИГРИ, № 428/48; Среднее Поволжье; волжский ярус.

Описание (рис. 1, а-г). Поперечное сечение округлого очертания. Камер, образующих раковину, обычно 12–15. В наружной части пять камер, многокамерная сторона более выпуклая. Продольное сечение широкоовальное, длина превышает ширину в 1,6–2 раза. В плоскость продольного шлифа попадает до 10–14 камер. Стенка плотная однородная.

Размеры в мм¹:

Экз. №	ЧК	Дл	Ш	Т	ТС
8/1, продольное сечение	14	0,48	0,3	—	0,013
8/2, то же	10	0,47	0,2	—	0,013
8/3, поперечное сечение	12	—	0,2	0,14	0,013
8/4, то же	12	—	0,2	0,14	0,013

Изменчивость. Очертание поперечного сечения меняется от овального до треугольно-округлого, число камер колеблется в пределах 10–15.

Сравнение. Работа А. Я. Азбель [1] содержит описание и изображения поперечных сечений вида *Q. minima* (Wisniowski), позволяющие судить о близости к нему описываемого вида. Последний отличается большими размерами раковины (Дл — 0,48 против 0,22; Ш — 0,2 против 0,15; ТС — 0,013 против 0,007 мм), большим числом камер — 12–15 против 10–11.

Распространение. Титон Северо-Восточного Кавказа, волжский ярус Среднего Поволжья и Татарской АССР.

Материал. 6 поперечных и 4 продольных сечения из разреза у с. Балта.

Quinqueloculina stellata Matsieva et Temirbekova, sp. nov.

Название вида *stellata* лат. — звездообразная.

Голотип — Тематическая партия СевКавНИПИнефть, № 8/6; обнажение у с. Балта по р. Терек, обр. № 161; средний титон.

Описание (рис. 1, б-ж). Поперечное сечение неправильно-треугольных очертаний. Общее число камер, образующих раковину, достигает 18. С наружной стороны обычно пять камер. Камеры последнего оборота снабжены двумя киями. Продольное сечение широкоовальное, в плоскость шлифа попадает 13 камер. Длина превышает ширину в 1,3–1,6 раза. Стенка плотная.

Размеры в мм:

Экз. №	ЧК	Дл	Ш	Т	ТС
Голотип 8/6, поперечное сечение	17	—	0,27	0,2	0,026
8/9, то же	12	—	0,3	0,34	0,039
8/8, продольное сечение	18	0,5	0,34	—	0,039

Изменчивость. Очертание поперечного сечения меняется от овального до неправильно-угловатого, продольного — от широкоовального до овального. Длина раковины меняется от 0,27 до 0,65 мм.

Сравнение. Продольные сечения довольно близки к *Q. mitchurini* Dain. Отличаются большей толщиной стенки. Поперечные сечения отличаются килеватостью камер последнего оборота, а также большее число видимых камер — 18–15 против 11–12. От *Q. egmontensis* Lloyd [10], снабженного тонкой ребристостью, отличает наличие двух килей на камерах последнего оборота.

Материал. 4 поперечных и 3 продольных сечения из типового местонахождения.

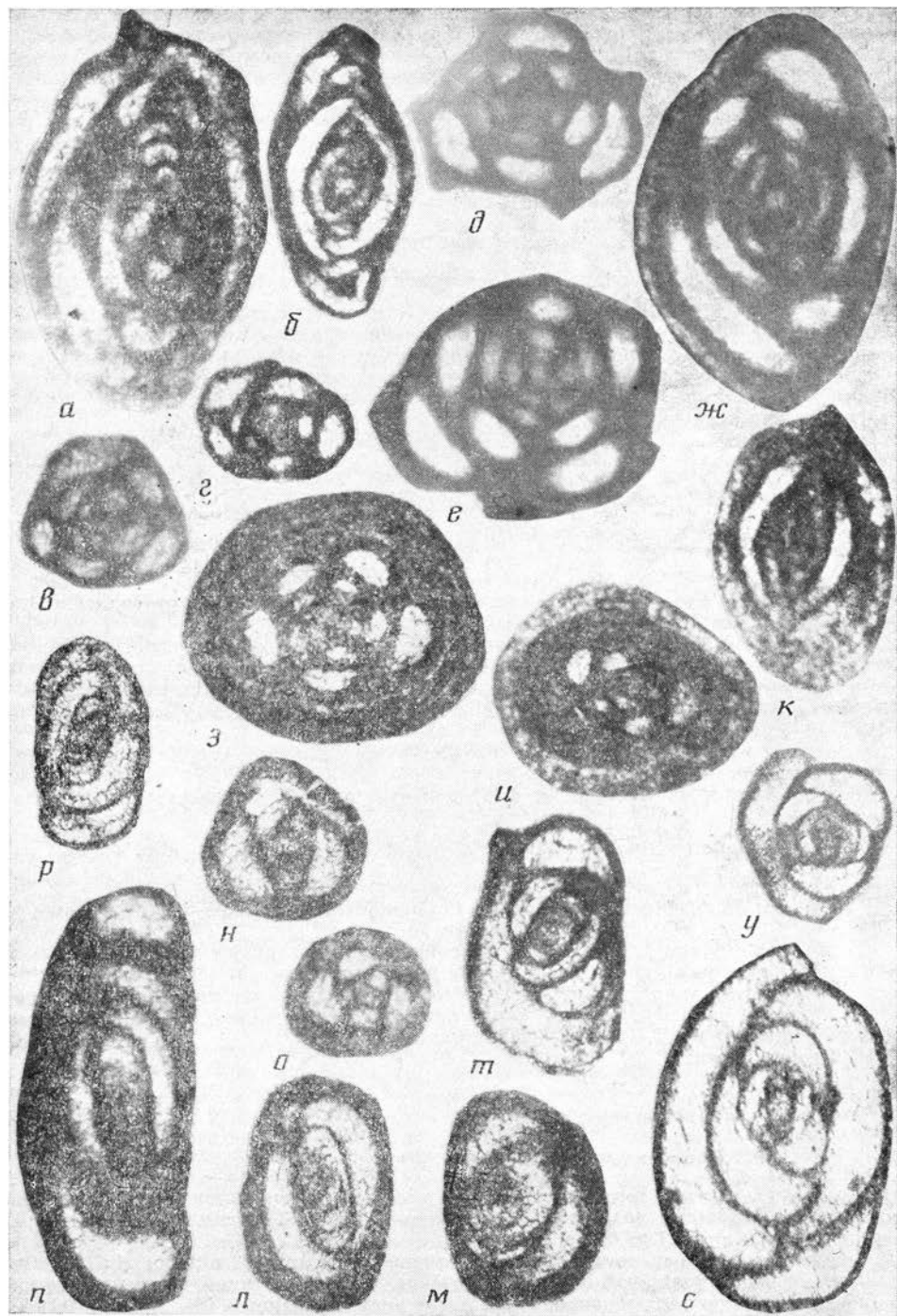
Quinqueloculina verbizhiensis Dulub, 1972

Quinqueloculina verbizhiensis: Дулуб, 1972, с. 29, табл. VI, фиг. 1, 2.

Голотип — УкрНИГРИ, № 364; кимеридж Украины.

Описание (рис. 1, з-к). Поперечное сечение имеет довольно правильное овальное очертание. Камер, образующих раковину, немногим более 11. В наружной части обычно пять камер. Стенка раковины зернистая.

¹ ЧК — число видимых в сечении камер, Дл — длина раковины, Ш — ширина раковины, Т — толщина раковины, ТС — толщина стенки последней камеры.



Размеры в мм:

Экз. №	ЧК	Дл	Ш	Т	ТС
8/9, поперечное сечение	10	—	0,26	0,2	0,039
8/10, то же	8	—	0,4	0,1	0,039
8/11, продольное сечение	4	0,35	0,2	—	—

Изменчивость. Очертания поперечного сечения меняются от овального до округлого, продольного — от удлинённо-овального до широкоовального.

Сравнение. Наиболее близок к *Q. semisphaeroidalis*, описанному М. М. Данич [3] из верхнего оксфорда — нижнего кимериджа Днестровско-Прутского междуречья. Различаются эти виды наиболее явно размерами и типом устья. Раковина у *Q. verbizhiensis* значительно крупнее (Дл — 0,4–0,7 против 0,18–0,3; Ш —

Рис. 1. Фораминиферы из титона разреза р. Терек у с. Балта (×115): а-г — *Quinqueloculina mitchurini* Dain. а — экз. № 8/1, продольное сечение, обр. № 118; б — экз. № 8/2, продольное сечение, обр. № 118; в — экз. № 8/3, поперечное сечение, обр. № 118; г — экз. № 8/4, поперечное сечение, обр. № 118; д-ж — *Quinqueloculina stellata* sp. nov., д — голотип № 8/6, поперечное сечение, обр. № 161; е — экз. № 8/7, поперечное сечение, обр. № 166; ж — экз. № 8/8, продольное сечение, обр. № 166; з-к — *Quinqueloculina verzhizhiensis* Dulub, з — экз. № 8/9, поперечное сечение, обр. № 170; и — экз. № 8/10, поперечное сечение, обр. № 170; к — экз. № 8/11, продольное сечение, обр. № 164; л-о — *Istriloculina fabaria* sp. nov., л — голотип № 8/12, продольное сечение, обр. № 121; м — экз. № 8/13, продольное сечение, обр. № 121; н — экз. № 8/14, поперечное сечение, обр. № 164; о — экз. № 8/15, поперечное сечение, обр. № 170; п, р — *Istriloculina rectoangularia* sp. nov., п — голотип № 8/16, поперечное сечение, обр. № 155; р — экз. № 8/17, продольное сечение, обр. № 152; с-у — *Istriloculina terekensis* sp. nov., с — голотип № 8/20, продольное сечение, обр. № 153; т — экз. № 8/21, продольное сечение, обр. № 177; у — экз. № 8/22, поперечное сечение, обр. № 118

0,4–0,7 против 0,13–0,22 мм; Т — 0,25–0,5 против 0,09–0,19), устье щелевидное, поперечное базальное, а у описанного Данич — округлое, срединное. Приводимые же изображения поперечных сечений очень близки. Поскольку в исследуемом материале строение устья выснить не удалось, а значения размеров раковины промежуточные (колеблются между максимальными для вида с меньшими размерами и минимальными с большими размерами), при определении предпочтение отдано виду, описанному из титонских отложений.

З а м е ч а н и е. Описываемый вид встречается в оолитовых известняках, в которых часто раковины фораминифер являлись ядром оолита. Раковинки располагаются внутри кальцитовой концентрически-слоистой, либо радиально-лучистой, либо смешанной оболочки, часто затрудняющей замеры параметров раковины. Этот вид, возможно, следует отнести к роду *Rumanoloculina* Neagu, 1984, однако для уверенности желательно изучить целые раковины.

Распространение. Средний титон Северо-Восточного Кавказа, кимеридж — титон Волюно-Подольской окраины Русской платформы и Предкарпатского прогиба.

М а т е р и а л. 12 поперечных продольных сечений из разреза у с. Балта.

Род *Istriloculina* Neagu, 1984

Istriloculina fabaria Matsieva et Temirbekova, sp. nov.

Название вида *fabaria* лат. — бобовидная.

Голотип — Тематическая партия СевКавНИПИнефть, № 8/12; обнажение у с. Балта по р. Терек, обр. № 121; верхи нижнего титона.

Описание (рис. 1, л — о). Поперечное сечение округлых очертаний. Общее число видимых камер достигает семи-восьми. С наружной стороны обычно три-четыре камеры. Продольное сечение овальное. В плоскость шлифа попадает обычно пять — семь камер. Толщина наружных стенок последних камер в 4 раза больше таковой предшествующих, что хорошо наблюдается и на продольных, и на поперечных сечениях. Стенка зернистая.

Размеры в мм:

	Экз. №	ЧК	Дл	Ш	Т	ТС
Голотип	8/12, продольное сечение	7	0,3	0,2	—	0,039
	8/13, то же	5	0,22	0,2	—	0,039
	8/14, поперечное сечение	8	—	0,2	0,2	0,039
	8/15, то же	8	—	0,17	0,17	0,039

Изменчивость. Длина раковины меняется от 0,2 до 0,3 мм, ширина — от 0,17 до 0,24 мм.

Сравнение. Имеет сходство с *I. rectoangularia*, описание которого приводится ниже. Отличается большей толщиной наружной стенки (39 мк против 13) и более овальным очертанием раковины.

З а м е ч а н и е. Вид отнесен к роду *Istriloculina* Neagu, 1984, так как последний легко диагностируется по сечениям (две-три ложнотрубчатые камеры в цикле).

М а т е р и а л. 2 поперечных и 4 продольных сечения из типового местонахождения.

Istriloculina rectoangularia Matsieva et Temirbekova, sp. nov.

Название вида *rectoangularia* лат. — прямоугольная.

Голотип — Тематическая партия СевКавНИПИнефть, № 8/16; обнажение у с. Балта по р. Терек, обр. № 155; средний титон.

Описание (рис. 1, п, р). Поперечное сечение округло-овального очертания. Число видимых камер достигает шести, в наружной части обычно три камеры. Продольное сечение прямоугольно-овального очертания, длина превышает ширину

в 2,0–2,6 раза. В плоскости шлифа насчитывается от 5 до 11 камер. Раковина тонкостенная.

Размеры в мм:

	Экз. №	ЧК	Дл	Ш	ТС
Голотип	8/16, продольное сечение	7	0,52	0,21	0,013
	8/17, то же	8	0,27	0,1	0,013

Изменчивость. Длина раковины изменяется от 0,27 до 0,53 мм, ширина — от 0,1 до 0,21 мм. Число камер, видимых в плоскости шлифа, колеблется от 5 до 11.

Сравнение. Наиболее близок к *I. fabaria* sp. nov. Об отличиях сказано в описании последнего.

Материал. 2 поперечных и 10 продольных сечений из типового местонахождения.

Istriloculina terekensis Matsieva et Temirbekova, sp. nov.

Название вида от местонахождения по р. Терек.

Голотип — Тематическая партия СевКавНИПИнефть, № 8/20; обнажение у с. Балта по р. Терек, обр. № 153; средний титон.

Описание (рис. 1, с — у). Поперечное сечение округлого очертания. Видимое число камер равняется 10, в наружной части три камеры. Продольное сечение широкоовальное. Длина превышает ширину в 1,6–1,5 раза. Изученные экземпляры состоят из 9–10 камер, стенка тонкая.

Размеры в мм:

	Экз. №	ЧК	Дл	Ш	Т	ТС
Голотип	8/20, продольное сечение	10	0,43	0,27	—	0,013
	8/21, то же	9	0,3	0,19	—	0,013
	8/22, поперечное сечение	10	—	0,19	0,2	0,013

Изменчивость. Очертание продольного сечения меняется от широкоовального до овального, поперечное сечение — от округлого до овального, длина — от 0,3 до 0,43 мм, ширина — от 0,19 до 0,27 мм.

Сравнение. Наиболее близок к *I. zujukensis* Matsieva et Temirbekova из валавжия Северо-Восточного Кавказа. Отличается более округлым очертанием поперечного сечения, в наружной части которого видны три камеры против двух.

Материал. 1 поперечное и 2 продольных сечения из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азбель А. Я. Уточнение родовой принадлежности некоторых позднеюрских *Miliolida* (фораминиферы) // Вопр. микропалеонтол. 1973. Вып. 16. С. 105–110.
2. Даин Л. Г., Кузнецова К. И. Зональное расчленение стратотипического разреза волжского яруса по фораминиферам // Вопр. микропалеонтол. 1971. Вып. 14. С. 103–105.
3. Данич М. М. Милиолиды // Моллюски и фораминиферы мезозоя Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1971. С. 85–215.
4. Долицкая И. В., Кузнецова К. И., Фортунатова Н. К. Ассоциация верхнеюрских фораминифер рифового массива хребта Гаурдак (Юго-Западный Гиссар) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 15. С. 80–90.
5. Дулуб В. Г. Фораминиферы юрских и нижнемеловых отложений Воыно-Подольской окраины Русской платформы и Предкарпатского прогиба // Тр. УкрНИГРИ. 1972. Вып. 27. С. 5–54.
6. Ефимова Н. А. Триасовые фораминиферы Северо-Западного Кавказа и Предкавказья // Вопр. микропалеонтол. 1974. Вып. 17. С. 54–83.
7. Зоны юрской системы в СССР. Л.: Наука, 1982. 140 с.
8. Макарьева С. Ф. Биостратиграфия верхнеюрских отложений южных районов СССР. Северный Кавказ // Биостратиграфия верхнеюрских отложений СССР по фораминиферам. Вильнюс: Мокслас, 1982. С. 96–104.
9. Jaffrezo M. Les formation carbonatées des Corbères (France) du dogger à l'aptien: micropaléontologia, stratigraphique, biozonation, paléocologie, extension der résultats a la Mésogée. P., 1984. 614 p.
10. Lloyd A. Polymorphinid, miliolid and rotaliform Foraminifera from the type Kimeridian // Micropaleontology. 1962. № 3. P. 369–383.
11. Neagu Th. Nouvelles donnees sur la morfologie du test, sur la systematique et la nomenclature des miliolides agatistheques du mesosoique // Rev. esp. micropaleontol. 1984. V. 16. № 1–3. P. 75–90.
12. Neagu Th. Berriasian-valanginian miliolid fauna of Southern Dobrogea (Romania) // Rev. esp. micropaleontol. 1985. V. 18. № 2. P. 201–220.
13. Peybernès B. Foraminifères benthique nouveau de l'Albien supérieur du Massif du turbon (Pyrénées espagnoles) // Benthos'83. II Sympos. internat. foraminifères benthiques. Pau, Bordeaux, 1984. P. 491–499.

Тематическая экспедиция СевКавНИПИнефть,
Грозный
Институт геологии Дагестанского филиала
АН СССР, Махачкала

Поступила в редакцию
7.VI.1988

РОД *KUMMELIA* (BIVALVIA) В ПАЛЕОЦЕНЕ КРЫМА

Двустворчатые моллюски *Kummelia* Stephenson, 1937 (сем. Gastrochaenidae), известные из мела – эоцена [1, 2], до настоящего времени не отмечались на территории СССР.

Автором найдено 10 экземпляров трубчатых «домиков» известковых трубок, выделявшихся этими сверлильщиками с редуцированной раковиной (семь штук в виде фрагментов внутренних мергелевых слепков и три с сохранившейся стенкой, замещенной халцедоном) в низах мергелей качинского (танетского) яруса палеоцена в междуречье Бодрак – Альма Горного Крыма. Три «домика» найдены непосредственно в породе, где они занимали вертикальное положение, будучи ориентированными расширенными и округленно замыкающимися, закрытыми концами книзу, а открытыми концами трубок – вверх. Остальные образцы собраны в осыпях на поверхности обнажений. Весь материал фрагментарный.

В правом борту долины Альмы, напротив с. Малиновка, два трубчатых «домика» были найдены *in situ* на уровне 0,5 м от подошвы качинских мергелей. Мергели песчанисто-алевритистые, с глобулярным глауконитом и кремневыми гравием и мелкими гальками в основании, залегают здесь непосредственно на верхнемеластрихтских отложениях. В мергелях обильны остатки моллюсков *Arctica morissi* (Nyst), *Cucullaea decussata* Park., *Pseudodonta antiqua* (Schwetz), *Amphidonte lateralis* (Nilss.), *Haustator kamyschinskensis* (Netsch.) и др., но за исключением раковин устриц, все они встречаются здесь в виде внутренних ядер и отпечатков. Один «домик» обнаружен *in situ* в основании качинских мергелей у пещерного городища Бакла, где эти мергели залегают на размытой поверхности известняков датского яруса.

Найденные трубки имеют удлиненную узкоконическую форму с характерными не вполне регулярными кольцевыми пережимами на внешней поверхности, более отчетливыми на внутренних ядрах (рис. 1). Строгой закономерности в изменении расстояний между пережимами по удлинению «домиков» не обнаруживается. Как на ядрах «домиков», так и на сохранившихся трубках замечается некоторое «оползание» нижних частей верхних кольцевых элементов относительно верхних частей ниже расположенных кольцевых элементов (рис. 1).

Наружная поверхность стенок трубок (сохранившаяся на трех экземплярах, подвергшихся раннему окремнению) неровная, шероховатая (рис. 1, а, б); внутренняя поверхность стенок, судя по рельефу поверхности ядер, гладкая, с мелкими, частью приостренными кольцевыми валиками (рис. 1, в, г), соответствующую

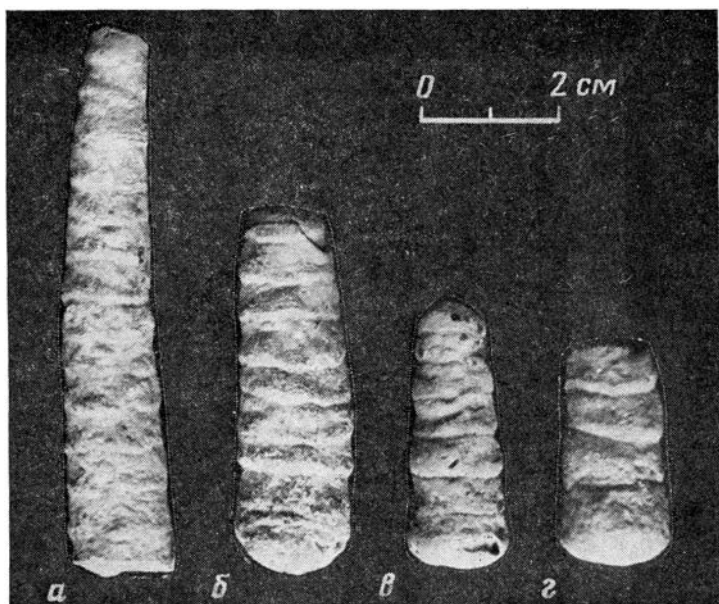


Рис. 1. Фрагменты трубок-домиков *Kummelia*, Геологический музей Криворожского горнорудного института: а, б – «домики» с сохранившейся стенкой, замещенной халцедоном; в, г – внутренние мергелевые ядра «домиков»; Крым, правобережье р. Альмы у с. Малиновка; верхний палеоцен, качинский (танетский) ярус

щими упомянутым кольцевым пережимам на наружной поверхности «домиков». Толщина стенки трубки-домика — 0,2–0,3 мм.

Длина (высота) наибольшего фрагмента «домика» в собранной коллекции — 75 мм (фиг. 1, а). Наружный диаметр трубок у их нижнего окончания, измеренный на пяти экземплярах, имеющих естественное округленное замыкание внизу, изменяется от 13 до 16 мм. О наружном диаметре трубок в их верхних открытых концах судить затруднительно, так как не попало ни одной трубки с безусловно целой начальной ее частью. Наименьший диаметр верхней части «домика» на одном экземпляре равен 7 мм.

Степень конусности трубок-домиков (определяемая отношением разности большего и меньшего диаметров к расстоянию между местами измерений) колеблется в пределах 0,08–0,12.

Описанные трубки-домики совершенно идентичны таковым *Kummelia americana* (Gabb) из свиты Эквайя (палеоцен) штата Мэриленд и свиты Винсентаун (нижний эоцен) штата Нью-Джерси (США) [1, 3, 4]. Однако уверенности в видовом тождестве крымских и американских *Kummelia* на основании большого сходства только их трубок нет, так как последние, несмотря на оригинальность, все же довольно просты по устройству и вследствие этого недостаточно информативны.

В двух преднамеренно раздавленных мергелевых слепках трубок крымских *Kummelia* раковин моллюска не обнаружено. Очевидно, будучи арагонитовыми и весьма тонкостенными, они подверглись растворению в раннем диагенезе, как и арагонитовые раковины других моллюсков, встречающиеся в этих породах исключительно в виде внутренних ядер и наружных отпечатков.

Kummelia — моллюск-фильтратор, адаптировавшийся к сверлению норок в мягких осадках. Как и некоторые другие сверлящие двустворки, он выделял плотную арагонитовую оболочку, выстилающую стенку высверливаемой норки, образуя трубку, противостоящую оплыванию или оседанию грунта и разрушению норки. Своеобразная морфология трубки-домика отражает, очевидно, периодичность процесса сверления (травления?) донного осадка и соответственно — наращивания «домика» книзу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Carter J. G. Ecology and evolution of the Gastrochaenacea (Mollusca, Bivalvia) with notes on the evolution of the endolithic habitat // Bull. Yale Peabody Mus. Nat. History. New Haven, 1978. V. 41. P. 1–92.
2. Keen A. M. Superfamily Gastrochaenacea // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. Mollusca 6(2)/Ed. Moore R. C. Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1969. P. N 700—N 702.
3. Savazzi E. Adaptations to tube dwelling in the Bivalvia // Lethaia. 1982. V. 15. № 3. P. 275–297.
4. Stephenson L. W. The stratigraphic significance of *Kummelia*, a new Eocene bivalve genus from New Jersey // J. Washington. Acad. Sci. 1937. V. 27. P. 58–64.

Криворожский
горнорудный институт

Поступила в редакцию
15.III.1988

УДК 564.581

© 1989 г.

КЕЛЕПТРИШВИЛИ Ш. Г.

О НАХОДКЕ ФРАГМОКОНА РАННЕМЕЛОВОГО БЕЛЕМНИТА

При изучении среднеаптских отложений по р. Хокодзь (Северный Кавказ) нами совместно с М. З. Шарикадзе (Грузинский политехнический институт) был найден интересный фрагмент ростра белемнита с сохранившимся фрагмоконом. Внешняя форма ростра, брюшная борозда в альвеолярной области и сифон, расположенный на брюшной стороне (рис. 1, а), указывают на принадлежность данного экземпляра к роду *Mesohibolites* Stolley (экз. хранится на кафедре геологии и палеонтологии Грузинского политехнического института, кол. № 9). Эта находка является уникальной. При захоронении в подавляющем большинстве случаев сохраняются лишь протоконх и начальные камеры фрагмокона, т. е. те части, которые защищались стенками ростра, на нашем же экземпляре последние камеры выходят далеко за пределы ростра. Из отложений аптского возраста фрагмокон такой величины еще не указывался.

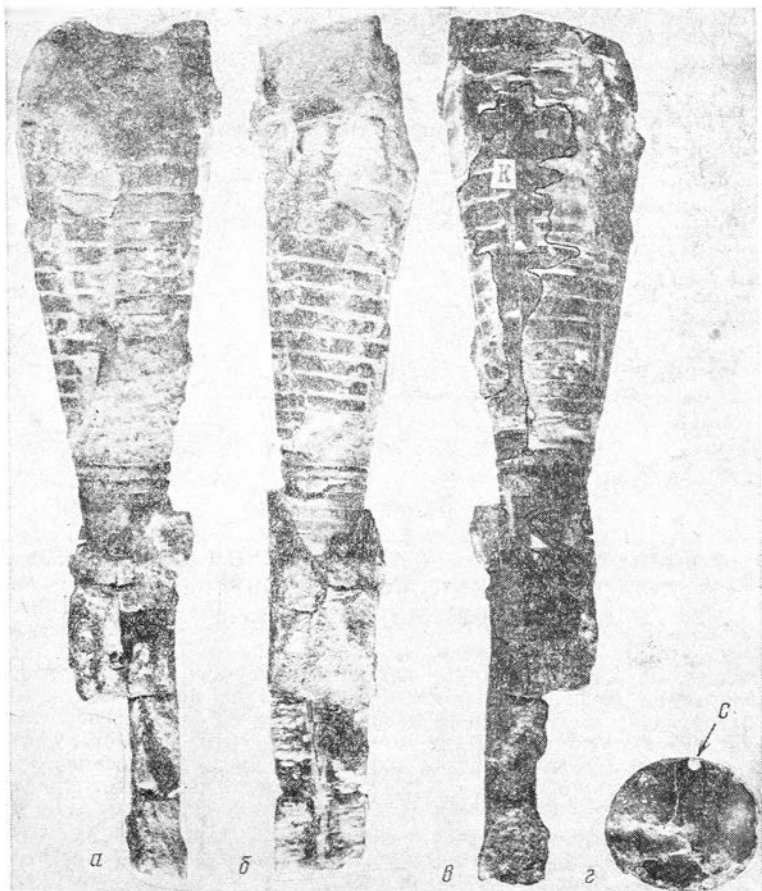


Рис. 1. Фрагмент ростра и фрагмокон *Mesohibolites* sp.; экз. № 9(10-1): а — с дорсальной стороны; б — с латеральной стороны; в — с вентральной стороны ($\times 1$); з — 45-я камера, вид спереди ($\times 1\frac{1}{3}$); Северный Кавказ, р. Хокодзь; средний ашт, зона *Parahoplites melchioris*. Обозначения: к — фрагмент конотeki, с — сифон

Ростр крупный, стройный, почти цилиндрического очертания. Длина сохранившейся части ростра равна 65 мм (предполагаемая длина ростра — около 110 мм). Дорсовентральный диаметр ростра в альвеолярной части равен 15,2, латеральный — 14,1 мм. Общая длина сохранившейся части фрагмокона — 100 мм, число камер 62 (рис. 1, б). В альвеоле расположены лишь 50 камер, а остальные камеры выходят за ее пределы. Расстояние между септами увеличивается в онтогенезе от 0,15 мм в начальных камерах до 2,5 — в последних. Фрагментарно сохранена конотeka, которая прослеживается до последних камер (рис. 1, в).

Сифон приближен к брюшной стороне ростра. Характер взаимоотношения сифона со протоконом и первыми септами остается неясным. Поперечное сечение сифона овальной формы, его большой диаметр совпадает с дорсовентральной плоскостью и на уровне 45-й камеры равен 1,25 мм, а малый диаметр расположен в латеральной плоскости, и его диаметр равен 1 мм (рис. 1, з).

Угол фрагмокона (альвеолярный угол) равен 22° . В поперечном сечении фрагмокон имеет округлую форму и лишь в верхней части слегка сдавлен дорсовентрально. По нашему мнению, это является следствием фоссилизации. На фрагмоконе частично сохранена конотeka, на спинной стороне которой, в пределах 30–40-й камеры, отчетливо наблюдаются дугообразно изогнутые линии нарастания. Вначале эти линии располагаются перпендикулярно оси фрагмокона, а затем выгибаются к верхней стороне.

Установлено, что у аммоидей эволюция септальной системы в пределах отдельных семейств была направлена от малосептального (тахиморфного) к многосептальному (брадиморфному) типу [2]. Вероятно, такая же закономерность существовала и у некоторых колеоидей, в частности у представителей семейства *Belemnitidae*, на что указывают составленные Г. К. Кабановым [1, рис. 32] септограммы для подсемейств *Duvallinae* и *Belemnopsinae*. Изученная нами форма *Mesohibolites* sp. (подсемейство *Belemnopsinae*), имеющая 62 камеры, подтверждает это предположение, как и мнение о том, что фрагмокон по своим размерам не уступал роству белемнита [3].

1. Кабанов Г. К. Скелет белемнитид. М.: Изд-во МГУ, 1967. 100 с.
2. Кванталиани И. В. Интерпретация септограмм некоторых мезозойских аммопоидей // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. № 5. С. 124–128.
3. Найдик Д. П. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. М.: Изд-во МГУ, 1969, 190 с.

Грузинский политехнический
институт, Тбилиси

Поступила в редакцию
23.III.1988

УДК 565.754

© 1989 г.

попов ю. а.

О НАЗНАЧЕНИЯХ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ НЕКОТОРЫХ МЕЗОЗОЙСКИХ ВОДНЫХ КЛОПОВ (НЕТЕРОПТЕРА, НЕРОМОРФА)

При подготовке аннотированного каталога вымерших водных клопов инфраотряда *Нероморфа* были переизучены голотипы трех видов клопов, описанных А. Бодэ [3] наряду с многими другими насекомыми из раннеюрского местонахождения Хонделаре (Брауншвейг, Нижняя Саксония). Эти три вида при описании были помещены в три рода семейства *Sisyrocoridae*, позднее сведенного в синоним к *Archegosimicidae* (*Leptopodoidea* [7]). В действительности они принадлежат к водным клопам семейства *Corixidae* и, более того, столь сходны по всем признакам, что должны быть отнесены не только к одному роду, но и к одному виду. Недавно благодаря любезности д-ра С. Ритковского мне удалось исследовать и голотип *Acromocoris angustus* Bode, который сохранился лучше других; по праву первого ревизующего я выбираю это название как имеющее первенство перед *Dichaspis* и *Strobilocoris*.

Судя по рисункам и описанию в работе Хуна [4], установленный им в семействе *Notonectidae* род *Clyemmys* (о разных написаниях этого названия см. ниже) не отличим от широко распространенного в Азии раннемелового рода *Clypestemma* Yu. Porov. [1].

За предоставление в распоряжение типовых образцов ископаемых остатков насекомых автор глубоко признателен д-ру Ритковскому (Dr. S. Ritzkowski, ФРГ) и д-ру А. Рёслеру (Dr. A. Rösler, ФРГ). Автор также благодарен И. М. Кержнеру (ЗИН) за ценные советы по номенклатуре ревизуемых полужесткокрылых.

СЕМЕЙСТВО CORIXIDAE LEACH, 1815

Род *Acromocoris* Bode, 1953

Acromocoris: Bode, 1953, с. 145.

Dichaspis: Bode, 1953, с. 137, syn. nov.

Strobilocoris: Bode, 1953, с. 138, syn. nov.

Типовой вид — *A. angustus* Bode, 1953; нижняя юра (лейас-ξ); Нижняя Саксония, ФРГ.

Диагноз. Мелкие, около 5 мм. Переднеспинка и щиток темно-коричневые, надкрылья со светлыми пятнами. Тело сверху гладкое, продолговато-овальное, с почти параллельными боковыми сторонами, длина тела вдвое больше ширины. Переднеспинка поперечная, ее ширина более чем вдвое превышает длину; задний край не полностью прикрывает щиток (*scutellum*). Открытая часть щитка маленькая. Надкрылья сильно склеротизированные, жилкование полностью отсутствует; перепоночка довольно широкая; эмболиум очень узкий и длинный, почти достигает вершины кориума; костальный надлом не выражен; клавус широкий, клавальный шов средней длины, но намного длиннее щитка (в 4 раза).

Видовой состав. Монотипический род.

Сравнение. От всех известных мезозойских родов кориксид отличается очень узким эмболиумом, отсутствием костального надлома и *Рсу*, а также очень маленьким щитком. Пятнистая окраска имеется также у раннемеловых азиатских *Diapheripinae*.

Замечание. Положение рода *Acromocoris* в семействе *Corixidae* неясно. Узкий и длинный эмболиум и очень маленький щиток характерны для современ-

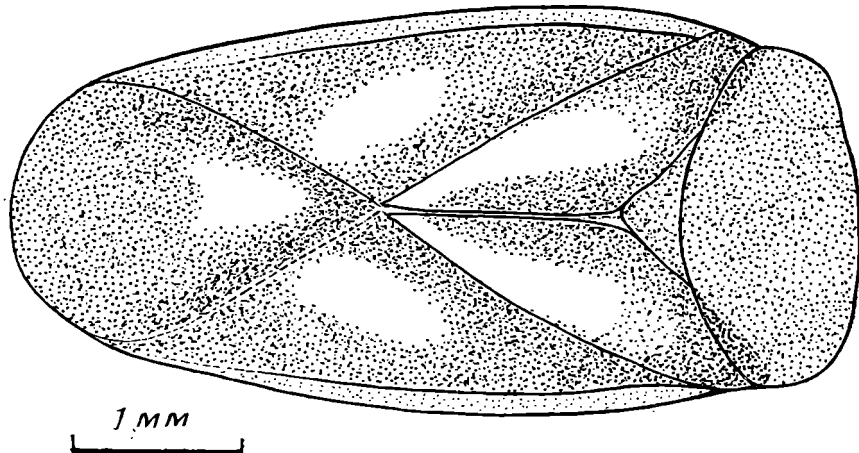


Рис. 1. *Acromocoris angustus* Bode, голотип № 402-11 (Or. 132)

ного подсемейства *Micronectinae*. В то же время широкий и относительно короткий клавус типичен для юрских *Archaeocorixinae*. Однако посредственная сохранность имеющих остатки не позволяет выявить необходимые дополнительные морфологические признаки.

Acromocoris angustus Bode, 1953

Acromocoris angustus: Bode, 1953, с. 145, табл. 7, фиг. 132.

Dichaspis laesa: Bode, 1953, с. 137, табл. 6, фиг. 121, syn. nov.

Strobilocoris mediocordatus: Bode, 1953, с. 138, табл. 6, фиг. 122, syn. nov.

Голотип — Музей геологии и палеонтологии Университета в Гёттингене (ФРГ), № 402-11 (Or. 132), позитивный отпечаток; Нижняя Саксония, Хонделлаге, около Брауншвейга; нижняя юра, тоар.

Описание (рис. 1). Надкрылья с крупными светлыми пятнами на кориуме, клавусе и перепончке. Боковые углы переднеспинки широко округленные, задний край заметно выпуклый, ширина переднеспинки в 2,5–2,6 раза превышает длину. Остальные признаки соответствуют родовым.

Размеры, мм: длина тела — 4,8–5,2, ширина — 2,35–2,5; переднеспинка — длина — 0,8–0,9, ширина — 2,1–2,3; длина надкрылий — 4,0–4,2; длина щитка — 0,35; длина клавального шва — 1,4–1,5.

Замечание. Пользуясь правом первого ревизирующего, я выбираю название *A. angustus* Bode, как наиболее хорошо сохранившийся остаток, в качестве имеющего первенство перед *Dichaspis laesa* Bode и *Strobilocoris mediocordatus* Bode.

Материал. Кроме голотипа еще два остатка голотипов из того же местонахождения из коллекции Геологического института Университета Клаусталля: *Dichaspis laesa* Bode (негативный отпечаток), Or. 120 (№ 139) и *Strobilocoris mediocordatus* Bode (позитивный отпечаток), Or. 121 (№ 134).

СЕМЕЙСТВО NOTONECTIDAE LATREILLE, 1802

Род *Clypostemma* Yu. Popov

Clypostemma: Ю. Попов, 1964, с. 64.

Clyemmys: Hong, 1982, с. 178, табл. 2 (также *Clemmys*, nom. praeocc., с. 12, 19, 30, 91–94, non Ritgen, 1828 и *Clyemmys*, с. 7, 182, 183), syn. nov.

Типовой вид — *Clypostemma xuphiale* Yu. Popov, 1964; нижний мел; Забайкалье, записная свита.

Диагноз. Крупные, 16–20 мм. Ширина головы почти вдвое превышает ее длину. Глаза занимают почти половину поверхности головы. Членики хоботка неравной длины. Средние голени без шипа. Задний край вентральных латеротергитов волосистый.

Видовой состав. Три вида из нижнего мела: *C. xuphiale* Yu. Pop., Сибирь, Монголия и Китай; *C. limpa* Lin, 1980, Южный Китай и *C. petila* Zhang, 1985, Северный Китай.

Замечания. В 1982 г. Хуном [4] был описан новый род, название которого в его работе фигурирует в трех разных написаниях. Как первый ревизирующий, я выбираю написание *Clyemmys* и отбрасываю *Clemmys* и *Clymmys*. Написание *Clemmys* чаще всего употребляется в тексте работы Хуна, но оно преокупировано (*Clemmys* Ritgen, 1828 — *Reptilia*, *Testudinidae*). Изучение описания единственного вида этого рода показывает полную идентичность основных таксономических при-

знаков с таковыми у всех известных мне раннемеловых представителей гладышей описанного мною рода *Clypostemma* [1, 2].

Возможно, синонимом *Clypostemma* является и *Canteronecta* Mazzoni, 1985 из нижнемеловых отложений формации Ла Кантера Аргентины [6].

Clypostemma xuphiale Yu. Popov

Clypostemma xuphiale: Попов, 1964, с. 64, табл. VII, фиг. 1–5, 7, 8, рис. 1, 2.

?*Clyemmys aquatilis*: Hong, 1982, с. 7, 12, 91, 178, 182, 183, табл. 2 (также *hydatidosa*, с. 92, *spatulata*, с. 93–94), ?syn. nov.

Диагноз. Длина тела превышает ширину в 2,6–2,8 раза. Вентральный брюшной киль волосистый. Ноги без видимых шипиков, кроме задних бедер.

Замечание. В работе Хуна [4], скорее всего в результате авторской небрежности, один и тот же вид назван в разных местах *aquatilis*, *hydatidosa* и *spatulata*. Пользуясь правом первого ревизиющего, я выбираю название *aquatilis* и качестве имеющего первенство перед *hydatidosa* и *spatulata*. Поскольку материал Хуна не был мною изучен, а нимфы, по которым было сделано описание, не обладают достаточными для определения таксономическими признаками, синонимия *C. aquatilis* не может быть установлена достоверно. Однако наиболее вероятно, что этот вид, описанный из провинции Ганьсу (свита Чицзиньцао) Северного Китая, идентичен с широко распространенным в нижнемеловых отложениях Забайкалья, Монголии и Китая *C. xuphiale* Yu. Pop. Возможно, к тому же виду относятся *C. limna* Lin, 1980 из провинции Чжэцзян (свита Фанъянь) Южного Китая [5] и *C. petila* Zhang, 1985 из провинции Шаньдун (свита Лайян) Северного Китая [8].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Попов Ю. А. Новое подсемейство водных клопов (Heteroptera) из мезозоя Забайкалья // Палеонтол. журн. 1964. № 2. С. 63–71.
2. Попов Ю. А. Историческое развитие полужесткокрылых инфраотряда Nepomorpha (Heteroptera) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 129. 230 с.
3. Bode A. Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen oberen Lias // Palaeontographica. 1953. Abt. A. Bd. 103. 375 S.
4. Hong Y. Mesozoic fossil insects of Jiuquan Basin in Gansu province. Beijing: Geol. Publ. House, 1982. 187 s.
5. Lin Q. Mesozoic insects from Zhejiang and Anhui provinces, China // Division and correlation on Mesozoic volcanosedimentary formation in Zhejiang and Anhui provinces. Beijing: Science Press, 1980. P. 211–234.
6. Mazzoni A. F. Notonectidae (Hemiptera, Heteroptera) de la formation La Cantera (Cretacico inferior), provincia de San Luis, Argentina // Bol. Acad. Nac. Cien. Cordoba, Argentina. 1985. T. 56. Entr. 3–4. P. 259–269.
7. Popov Yu. A., Wootton R. J. The Upper Liassic Heteroptera of Mecklenburg and Saxony // Syst. Ent. 1977. № 2. P. 333–351.
8. Zhang J. New data of the Mesozoic fossil insecta from Laiyang in Shandong // Geology of Shandong. 1985. V. 1. № 2. P. 23–39.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
18.VIII.1988

УДК 56.016.3:551.733(470.1/6)

© 1989 г.

ПРОТАСЕВИЧ Д. Л.

НОВЫЕ ОРДОВИКСКИЕ КОНОДОНТЫ МОСКОВСКОЙ СИНЕКЛИЗЫ

При изучении ордовикских конодонтов из центральной части Московской синеклизы (Вологодская область) был обнаружен ряд форм, относящихся к родам *Histiodela* и *Milaculum*. Материал происходит из мелкозернистых светло-серых доломитизированных известняков и светло-серых среднерзернистых кварцевых песчаников со слабой карбонатной цементацией, слагающих верхнюю часть кубенской и основание митинской свит ярославской серии (скважины Марьинская № 1, глубина 1964–1970 м и Урдомская № 2, глубина 1837,4–1870 м, пробуренные ПГО «Недра»). В изученном комплексе доминирует мультиэлементный вид *Phragmodus flexuosus* Moskalenko, характерный для палеобиогеографической провинции Мидконтинент, которая часто рассматривается как тепловодная [1]. Описываемые ниже формы являются, по-видимому, эндемичными, но следует отметить, что представители рода *Milaculum* более характерны для считающейся холодноводной Северо-Атлантической провинции [5], а род *Histiodela* является космополитом [3]. Изученный материал хранится на кафедре палеонтологии МГУ.

Род *Histiodellella* Harris, 1962*Histiodellella trilobata* Protasevitch, sp. nov.

Название вида от *trilobatus* лат. — трехлопастной.

Голотип — МГУ, У17-15; Вологодская обл., скважина Урдомская № 2, глубина 1859 м; карадокский ярус, митинская свита.

Описание (рис. 1, а—е). Аппарат представлен алятным и дигиратным элементами. Алятный элемент — асимметричные латерально уплощенные конодонты с хорошо выраженным главным зубцом и более или менее развитыми передним и задним стержнями с пологими, волнообразными второстепенными зубчиками. Главный зубец S-образно изогнут в переднезаднем направлении и несет вертикальные боковые валики, более выраженные на внутренней стороне. Передний стержень представлен пластиной, направленной вперед и вниз, килеобразно приосптреной в верхней части и несущей слитые, слабо выраженные зубчики. Задний стержень направлен перпендикулярно оси главного зубца назад и выраженных зубчиков не несет. Базальная полость глубокая, округлая в плане под главным зубцом и щелевидная в стержнях; в зубчики не заходит. Край базальной полости слабо волнистый. Дигиратный элемент асимметричный, уплощен в переднезаднем направлении, имеет хорошо выраженный главный зубец, боковые листовидные стержни и плохо оформленный задний стержень. Главный зубец прямой, конический, с пологовыпуклым передним краем. Задний край зубца несет вертикальный валик, переходящий в задний незазубренный стержень, боковые стороны килеобразно оттянуты и плавно переходят в боковые листовидные стержни субтреугольных очертаний, сильно уплощенные в переднезаднем направлении. Наружный боковой стержень значительно крупнее внутреннего, который может отсутствовать. Боковые края главного зубца и верхние края стержней имеют крайне слабо выраженную волнистость. Базальная полость доходит до $1/3$ высоты главного зубца и до $1/4$ — стержней. В плане полость веретеновидная с оттянутыми краями в боковых стержнях. Базальная полость имеет почти прямой край, со слабым вертикальным вырезом на заднем стержне. Цвет элементов от желтовато-серого до светло-коричневого.

Изменчивость. Алятные элементы описываемого вида могут быть построены в ряд по степени развитости стержней и зубчиков от практически геникулятного до ярко выраженного алятного. Всех их сближает характер изогнутости главного зубца, общие очертания, характер расположения валиков, стержней, форма зубчиков и др. Дигиратные элементы составляют по крайней мере две группы, отличающиеся формой главного зубца (от прямого узкоконического до листовидно-округлого) и степенью оформленности внутреннего стержня. Сходные с описываемыми алятные элементы были описаны Б. Купером из нижнеордовикских отложений Центральной Австралии [4].

Сравнение. От наиболее близкого вида *H. altifrons* Harris отличается сильным обособлением боковых стержней дигиратных элементов. От сходного *H. angulata* Moskal. отличается прямым главным зубцом.

Замечание. Не исключено, что в имеющемся материале присутствуют элементы двух различных видов *Histiodellella*.

Распространение. Карадокский ярус, верхняя часть кубенской и нижняя часть митинской свит центральной части Московской синеклизы.

Материал. Более 50 дигиратных и около 20 алятных элементов различной степени сохранности из скважин Марьинская № 1 и Урдомская № 2.

FAMILIAE INCERTAE

Род *Milaculum* Müller, 1973*Milaculum strobilaceum* Protasevitch, sp. nov.

Название вида от *strobilaceus* лат. — шишковидный.

Голотип — МГУ, № М16-23; Вологодская обл., скважина Марьинская № 1, глубина 1964 м; карадокский ярус, митинская свита.

Описание (рис. 1, д, е). Элементы округлой, грушевидной формы, билатерально симметричные, покрыты расположенными в шахматном порядке шипообразными мелкими коническими зубчиками. Базальный край ровный, с отчетливо выраженным отворотом наружу, выступающим в виде воротника в нижней части элемента. Форма базального края в плане округлая. Базальная полость глубокая, заходит во все зубчики, что придает внутренней поверхности элемента мелкоячеистый характер. Главный зубец, поры и прочая скульптура не выражены. Отношения: длины элемента к его высоте — 1,5; ширины к высоте — 1. Цвет от янтарно-желтого до светло-серого.

Сравнение. От наиболее сходного со элемента вида *M. scandicum* Müller отличается вертикальной уплощенностью, хорошо оформленными узкоконическими зубчиками, каплевидной формой базальной полости.

Замечание. 1. Согласно последним данным [2], аппарат представителей рода *Milaculum* Müller, 1973 состоит из трех основных элементов: Ст — уплощенные

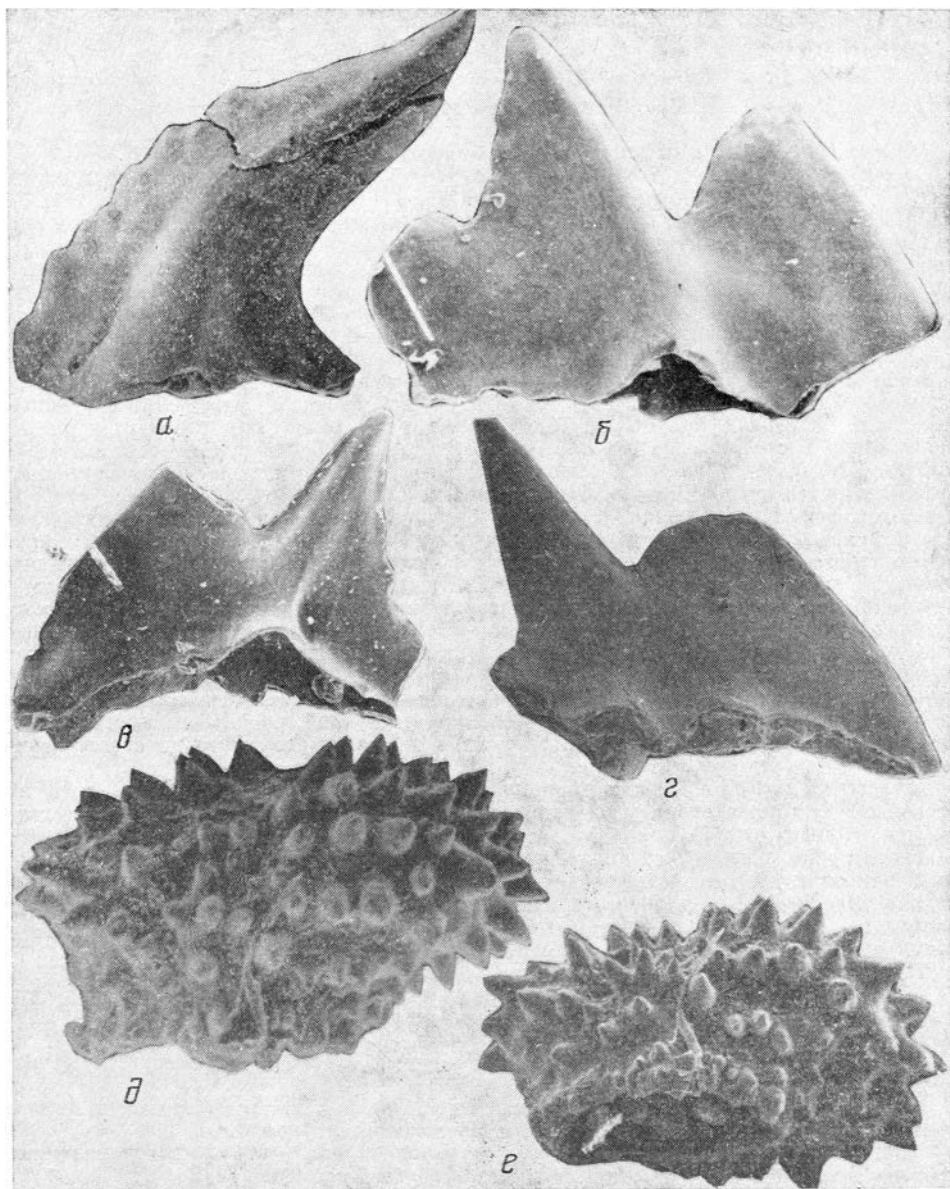


Рис. 1. Новые ордовикские конодонты: а-г — *Histiodellla trilobata* sp. nov.; а — экз. У15-3, алятый элемент сбоку (×60); скважина Урдомская № 2, глубина 1856 м; б-г — дигиратные элементы; б — голотип У17-15 спереди (×80); скважина Урдомская № 2, глубина 1859 м; в — экз. М16-9 сзади (×70); г — экз. М16-7 спереди (×75); скважина Марьинская № 1, глубина 1964 м; карадокский ярус, митинская свита; д, е — *Milaculum strobilaceum* sp. nov.; д — голотип М16-23 спереди снизу (×90); е — экз. М16-20 сбоку (×90); скважина Марьинская № 1, глубина 1964 м; карадокский ярус, митинская свита

овальные, Сг — уплощенные с оттянутым краем (каплевидные) и Со — конические. Описанные выше элементы не соответствуют ни одному из них и, вероятно, относятся к еще одному, четвертому типу, ближе всего находящемуся к Со элементу. Кроме того, присутствуют плоские формы без отчетливой базальной полости, являющиеся, возможно, Сп элементами данного вида. 2. В имеющемся материале встречаются формы, отличающиеся более мелкими размерами и, как правило, светло-серой окраской. Они могут быть ювенильными экземплярами описанного вида или относиться к близкому самостоятельному виду.

Распространение. Карадокский ярус, нижняя часть митинской свиты центральной части Московской синеклизы.

Материал. Более 20 экз. хорошей сохранности из скважин Марьинская № 1 и Урдомская № 2.

1. Москаленко Т. А. Конодонты // Ордовик западной части Иркутского амфитеатра. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 592. Новосибирск, 1984. С. 65–105.
2. Boogaard M. Some data on *Milaculum* Müller, 1973 // Scripta Geol. 1988. V. 88. P. 25.
3. Clark D. L., Sweet W. C., Bergström S. M. et al. Conodonts // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt W. Suppl. 2. Lawrence: Kansas Univ. Press, 1981. 201 p.
4. Cooper B. J. Early Ordovician Conodonts from the Horn Valley Siltstone, Central Australia // J. Palaeontol. 1981. V. 24. Pt 1. P. 147–183.
5. Müller K. J. *Milaculum* n. g., ein phosphatisches Mikrofossil aus dem Altpaläozoikum // Paläontol. Z. 1973. V. 47. № 3/4. S. 217–228.

Московский государственный
университет

Поступила в редакцию
18.VIII.1988

УДК 567.593:551.782(47+57)

© 1989 г.

БАННИКОВ А. Ф.

НЕОГЕНОВЫЕ ПАЛЬЦЕПЕРЫЕ (TELEOSTEI, POLYNEMIDAE) СССР

Пальцеперые (семейство Polynemidae) отличаются от других колючеперых (*Acanthopterygii*) рыб тем, что у них заостренное или тупое рыло выступает вперед за нижний рот, а в грудных плавниках нижние лучи свободны и служат органами осязания, иногда они сильно удлинены и превышают длину тела рыбы. Polynemidae – морские и солоноватоводные рыбы тропической зоны Атлантического, Индийского и Тихого океанов, наибольшее число их видов живет в Индо-Пацифике и предпочитает прибрежные, часто опресненные воды [4].

Л. С. Берг [1] и Г. У. Линдберг [5, 6] помещают Polynemidae в особый отряд Polynemiformes. Обычно считают, что пальцеперые наиболее близки к рыбам семейств Mugilidae и Sphyaenidae, поэтому их нередко и объединяли в один отряд (Mugiliformes [4, 9]) или подотряд (Percosoces [19] или Mugiloidei [10]). Ныне для этих трех групп обычно выделяют отдельные подотряды Polynemoidei, Sphyaenoidei и Mugiloidei в отряде Perciformes [11, 16, 17]; при этом отмечается, что рыбы этих подотрядов более близки друг к другу, чем к представителям каких-либо других групп рыб [20].

Изученность систематики семейства Polynemidae, к сожалению, оставляет желать лучшего. Со времени ревизии пальцеперых, выполненной Т. Гиллом [8], появилось очень мало новых данных по системе и филогении Polynemidae. Около 37 современных видов семейства обычно группируют в семь родов [15, 18, 20]: Galeoides Günther, Filimanius Myers, Pentanemus Günther, Polistonemus Gill, Eleutheronema Bleeker, Polynemus Linnaeus и Polydactylus Lacépède. Дж. Майерс [15] считает, что наиболее примитивен из пальцеперых род Polydactylus, а остальные роды являются более или менее прямыми деривативами полидактилоподобного предка. С другой стороны, в последнее время появляются публикации, где Polydactylus отнесен в синонимию Polynemus [7, 13]. До появления всеобъемлющей ревизии подотряда Polynemoidei (а ее необходимость явно назрела) мы присоединяемся к тем авторам, которые считают род Polydactylus реально существующим, тем более что в имеющихся определительных таблицах [6, 15, 18] он показан существенно отличающимся от Polynemus.

Ископаемая летопись Polynemidae очень скудна. По отолитам из среднего миоцена Португалии был описан вид кефалей *Mugil pragalensis* Jonet [14]. Недавно этот вид отнесен к пальцеперым «рода Polynemidarum» [17].

Скелетные находки ископаемых пальцеперых известны к настоящему времени лишь с территории СССР – из отложений, накопившихся в неогеновых бассейнах Паратетиса. В 1958 г. П. Г. Данильченко [2] описал из керна скважины, пробуренной в Красnodарском крае, вид *Polydactylus fossilis* Daniltschenko по единственному двустороннему отпечатку неполного скелета (без задней части тела; рис. 1) из нижнеплиоценовых отложений (нижний понт). Материал довольно скудный, поэтому родовое определение раннеплиоценового вида следует считать в известной мере условным. Представляется, что у *P. fossilis* в грудных плавниках лучей было несколько меньше, чем указал Данильченко [2, 3] (им отмечено 16–17 лучей), поскольку на отпечатке левый и правый грудные плавники наложены друг на друга.

В коллекции Палеонтологического института АН СССР (ПИИ), собранной А. А. Свиценой в 1953 и 1954 гг. в нижнесарматских отложениях Северной Молдавии (с. Наславча), обнаружено несколько экземпляров нового вида пальцеперых. На основании таких его признаков, как очень низко расположенные грудные плавники, наличие в них семи не длинных свободных лучей, примерно равные по дли-

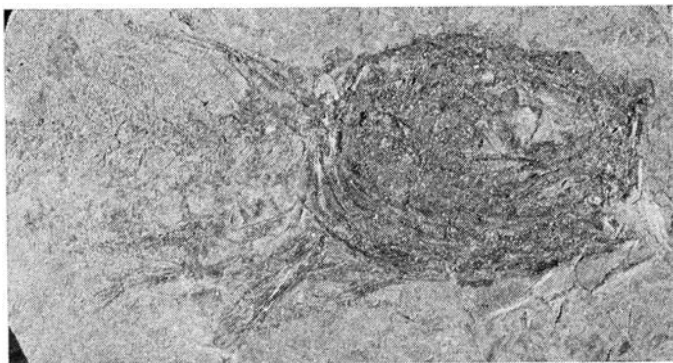


Рис. 1. *Polydactylus fossilis* Daniltshenko, голотип № 1309-6 ($\times 2,6$); Краснодарский край, Фрунзенская пл., скв. 30, инт. 1306–1316 м; нижний понт

не второй спинной и анальный плавники, сарматский вид можно отнести к роду *Polydactylus*. Ниже приводится его описание. К сожалению, на имеющемся материале плохо сохранился район черепа.

СЕМЕЙСТВО POLYNEMIDAE CUVIER, 1828

Род *Polydactylus* Lacépède, 1803

Polydactylus frivolus Bannikov, sp. nov.

Название вида *frivolus* лат. — ломкий.

Голотип — ПИН, № 1306-10, отпечаток полного скелета¹; Молдавская ССР, с. Наславча, Карпов Яр; верхний миоцен, нижний сармат.

Описание (рис. 2, 3). Тело удлиненное, с довольно высоким хвостовым стеблем. Максимальная высота тела составляет 18% его стандартной длины или немного больше. Голова небольшая, ее длина превышает высоту тела и составляет около 29% длины тела. Горизонтальный диаметр глаза почти вдвое короче заглазничного расстояния. Рыло тупое, заканчивается крупными *nasalia*, видимо, очень слабо выступает вперед за нижнюю челюсть. Рот нижний, крупный, сочленение нижней челюсти находится на вертикали заднего края орбиты. Нейрокраний невысокий *Parasphenoideum* прямое, проецируется в самой нижней части орбиты, несет продольный дорсальный гребень, высота которого увеличивается вперед (к этмоидам)². *Hyomandibulare* ориентировано вертикально. *Quadratum* имеет форму почти равнобедренного треугольника, к переднему его краю прикрепляется слабоизогнутое, удлиненное *ectopterygoideum*. *Entopterygoideum* очень тонкое, выстилает дно глазницы. *Metapterygoideum* более плотное, изометричное.

Район рта сохранился плохо. Зубы в челюстях мелкие, тонкие, реснитчатые, по-видимому, многорядные, *Dentale* удлиненное, очень невысокое в симфизе, в задней части раздваивается. *Interhyale* небольшое, палочковидное, слегка расширенное вентрально. *Epihyale* удлиненно-треугольное. Кости жаберной крышки сохранились фрагментарно, они довольно тонкие, покрыты чешуей. *Præoperculum* по переднему краю изогнуто умеренно. Глоточные зубы более массивные, чем челюстные, конические.

Сильно удлиненное *supracleithrum* связывает небольшое *posttemporale* с *cleithrum*. Ключица крупная, сильно наклонена и расположена ниже линии позвоночника. Основные косточки грудного плавника сохранились плохо (известно, что у пальцеперых верхняя часть грудного плавника прикрепляется к двум первым, верхним *radialia*, а нижняя — к четвертому; третьи *radiale* свободное, см. [1, 5, 6] и др.). Нижнее *postcleithrum* ребровидное, его дистальный конец почти доходит до заднего конца *pelvis*. Тазовые кости длинные, выклиниваются вперед, не доходя до *cleithrum* и, видимо, как у других *Polynemidae* [6], прочно связаны с *postcleithra*.

На экз. № 1306-53 *in situ* почти полностью сохранился правый отолит *sagitta*. Оtolith овальной формы, со слабобугорчатым дорсальным краем. Почти посередине внутренней поверхности отолита (немного ближе к верхнему его краю) проходит *sulcus acusticus*, большую его часть составляет *cauda*, слабо отделенное от *ostium*. На конце *cauda* немного загибается вниз. *Crista superior* выражено довольно слабо.

¹ На одном куске породы с голотипом, частично скрытый им, имеется фрагмент скелета (задняя часть тела) этого же вида пальцеперов.

² У. Грегори не показывает такого гребня в черепе современного *Polydactylus* sp. [12, рис. 114], хотя на рентгено снимке *P. xanthonemus* (Cuvier et Valenciennes) подобный гребень виден (рис. 4, a).



Рис. 2. *Polydactylus frivolus* sp. nov.: а – экз. № 1306-54, скелет без головы ($\times 2$); б – голотип № 1306-10, скелет ($\times 1,5$)

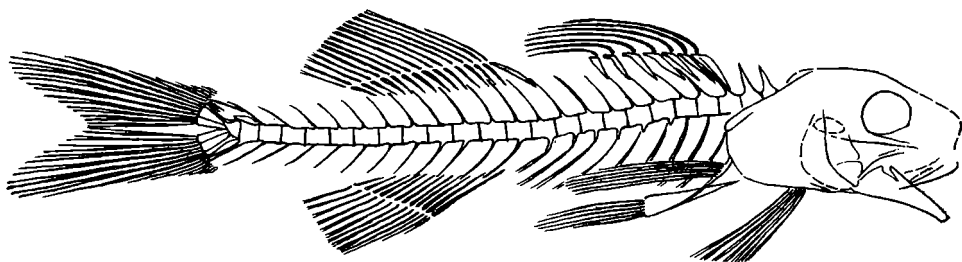


Рис. 3. *Polydactylus frivolus* sp. nov., схема скелета

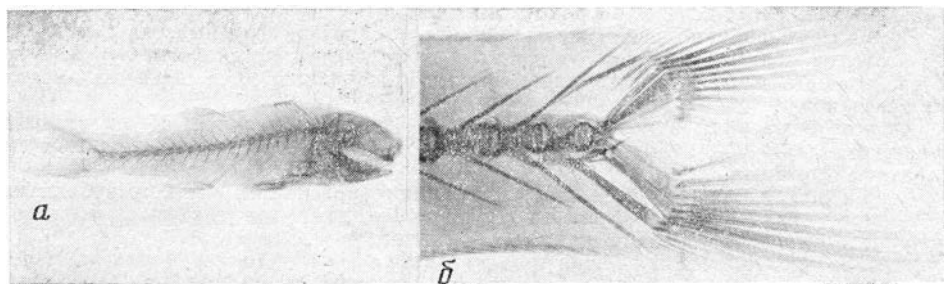


Рис. 4. Рентгеноснимки современных *Polydactylus* из кол. ЗИН АН СССР ($\times 1$): а – *P. xanthonemus* (Cuvier et Valenciennes), экз. № 5118, Восточная Индия; б – *P. indicus* (Shaw) (хвостовой скелет), экз. № 4691, Калькутта

Colliculi нет. Rostrum мощное, тупое, antirostrum не развито. Длина sagitta не превышает длины 1,5 средних туловищных позвонков.

В осевом скелете 24 позвонка, из них 11 туловищные. Линия позвоночника почти прямая. Длина туловищной части позвоночника составляет около 75% длины хвостовой части. Позвонки слабоудлиненные, пережатые посередине, с умеренно развитым продольным медиальным гребнем по бокам. Остистые отростки довольно короткие, тонкие, слабоизогнутые, наклонены назад. Первые три неуропофиза слегка утолщены. Передний гемальный отросток не отличается от последующих по форме и размерам. На хвостовом стебле остистые отростки почти не укорачиваются. Около шести задних туловищных позвонков несут парапофизы, удлиняющиеся назад. Foramina inferiora нет. Ребер 9 пар, они тонкие, заостренные, умеренной длины, наклонены назад и не доходят до вентрального профиля тела. Передние spiraclea прикрепляются близ основания передних плевральных ребер.

Второй преуральный позвонок укорочен очень слабо, несет низкий невральный гребень. *Hypuralia* и *parhypurale* автогенные (не слившиеся), два нижних *hypuralia* отделены от трех верхних глубокой и широкой гипуральной диафразой. Имеются *stegurale* и три *epuralia*, укорачивающиеся спереди назад и сходящиеся их верхними частями подобно тому, как это имеет место у современных полипнеид (рис. 4, 6).

Предорсальные кости не наблюдаются. Спинных плавников два, они широко отделены друг от друга, между ними нет свободных *interneuralia*. Первый спинной плавник состоит из семи довольно тонких колючек, вторая и третья из которых самые длинные, а последняя — самая короткая. Начинается плавник на вертикали четвертого-пятого, а заканчивается против восьмого позвонка. Высота первого спинного плавника в 1,5 раза превышает длину его основания, однако уступает максимальной высоте тела. *Interneuralia* плавника крупные, ланцетовидные, с тонкими продольными гребнями и немного отогнутым назад основанием, сзади укорачиваются. Первое *interneurale* расположено перед невральным отростком третьего позвонка, второе-третье входят в промежуток между третьим и четвертым неуропофизами, а остальные лученосцы примыкают сзади к невральным отросткам четвертого — седьмого позвонков.

Второй спинной плавник состоит из небольшого тонкого шипа и 15 мягких ветвящихся лучей. Начинается плавник на вертикали 12—13-го, а заканчивается против 18—19-го позвонка. Длина основания второго спинного плавника в 1,4—1,5 раза превосходит таковую первого спинного плавника. Первые мягкие лучи самые длинные, назад они постепенно укорачиваются. Высота второго спинного плавника лишь немного уступает длине его основания и еще чуть больше — высоте первого спинного плавника. *Interneuralia* второго спинного плавника более узкие и тесно сидящие, чем таковые первого спинного плавника; они также постепенно укорачиваются назад. По два-три птеригиофора мягких лучей входят в интервалы между невральными отростками позвонков. Последнее *interneurale* несет два луча.

В анальном плавнике две тонкие удлинняющиеся назад колючки и 10—11 мягких ветвящихся лучей. Начинается плавник на вертикали 15-го позвонка (позади начала второго спинного), а заканчивается против 19-го позвонка (под концом второго спинного). Первые мягкие лучи анального плавника самые длинные, назад они постепенно укорачиваются. Высота плавника примерно равна длине его основания. *Interhaemalia* сходны по форме с *interneuralia* второго спинного плавника, они также по два-три входят в промежутки между гемальными отростками.

Грудные плавники состоят из двух широко разделенных частей. Верхняя из них, довольно узкая в основании, прикрепляется сразу за жаберной крышкой (под третьим позвонком) и состоит из 10 (11?) лучей. Длина лучей соответствует длине шести-семи последних туловищных позвонков. Расположена верхняя часть грудного плавника невысоко: верхний луч находится примерно посередине между линией позвоночника и вентральным профилем тела.

Нижняя часть грудного плавника прикрепляется на горле, близ антеровентрального конца *cleithrum*, она также узкая в основании и состоит из семи (восьми?) удлинняющихся назад свободных лучей. Самый длинный из них достигает длины шести последних туловищных позвонков.

Брюшные плавники расположены значительно позади грудных, на вертикали 7-го позвонка, состоят из одного колючего и пяти мягких, ветвящихся лучей. Длина наибольшего луча брюшного плавника достигает длины пяти передних хвостовых позвонков.

Хвостовой плавник вильчатый, состоит из 17 главных лучей, 15 из которых ветвящиеся (1+8—7+1). Длина наибольших лучей примерно равна длине восьми последних позвонков.

Чешуя довольно крупная, ктеноидная, с многочисленными острыми зубчиками по заднему краю. От начала анального плавника до конца тела насчитывается около 25 вертикальных рядов чешуй. Боковая линия не наблюдается.

Размеры. Стандартная длина тела до 6 см.

Сравнение. От *P. fossilis* и всех современных видов *Polydactylus* отличается наличием не 10, а 11 туловищных позвонков. Кроме того, у многих современных видов — *P. indicus* (Shaw), *P. plebejus* (Broussonet) и др. — в нижней части грудного плавника имеется менее семи лучей; еще чаще эти лучи очень сильно удлинены.

Материал. Два полных и три неполных скелета из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Берг Л. С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 20. 286 с.
2. Данильченко П. Г. Два новых вида рыб из третичных отложений Кавказа // Матер. к Основам палеонтологии. Вып. 2. М., 1958. С. 95—98.
3. Данильченко П. Г. Отряд *Polypneiformes* // Ископаемые костистые рыбы СССР М.: Наука, 1980. С. 114—115 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
4. Жизнь животных. Т. 4. Ч. 1. Рыбы/Ред. Расс Т. С. М.: Просвещение, 1971. 655 с.
5. Линдберг Г. У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука, 1971. 471 с.

6. Линдберг Г. У., Легеза М. И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Часть 2. М.; Л.: Наука, 1965. 391 с.
7. FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Indian ocean (Fishing Area 57) and Western Central Pacific (Fishing Area 71)/Ed. Fischer W., Whitehead P. J. P. Rome, 1974. V. 1-4. P. var.
8. Gill T. N. Synopsis of the polynematoids // Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. 1861 (1862). P. 271-282.
9. Gosline W. A. Systematic position and relationships of the percocetine fishes // Pacif. Sci. 1962. V. 16. P. 207-217.
10. Gosline W. A. Functional morphology and classification of teleostean fishes. Honolulu: Hawaii Univ. Press, 1971. 208 p.
11. Greenwood P. H., Rosen D. E., Weitzman S. H., Myers G. S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1966. V. 131. Art. 4. P. 339-456.
12. Gregory W. K. Fish skulls: a study of the evolution of natural mechanisms // Trans. Amer. Philos. Soc. 1933. V. 23. Pt 2. P. 75-481.
13. Jayaram K. C. The freshwater fishes of India, Pakistan, Rangeladesh, Burma and Sri Lanka - a handbook. Calcutta: Zool. Surv. India, 1981. 475 p.
14. Jonet S. Etude des otolithes des téléostéens (Pisces) du Miocene des environs de Lisbonne // Comm. Trab. Serv. geol. Port. 1973. V. 56. P. 107-328.
15. Myers G. S. A new polynemid fish collected in the Sadong River, Sarawak, by Dr. William T. Hornaday, with notes on the genera of Polynemidae // J. Wash. Acad. Sci. 1936. V. 26. № 9. P. 376-382.
16. Nelson J. S. Fishes of the world. New York; London; Sydney, Toronto: J. Wiley & Sons, 1976. 416 p.
17. Nolf D. Otolithi piscium // Handbook of paleoichthyology. V. 10. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1985. 145 p.
18. Norman J. R. A draft synopsis of the orders, families and genera of recent fishes and fish-like vertebrates. L.: Brit. Museum (Natur. History), 1966. 649 p.
19. Regan C. T. Fishes // Encycl. Brit. 14th ed. 1929. V. 9. P. 305-328.
20. Sylva D. P., de. Polynemoidei: development and relationships // Ontogeny and systematics of fishes. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ. 1984. № 1. P. 540-541.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
20.VII.1988

УДК 561.44:551.762.2

© 1989 г.

ГОМОЛИЦКИЙ Н. П.

НОВЫЙ ВИД STENIS (CYCADALES) ИЗ ЮРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ

Представители рода *Stenis* редко встречаются в юрских отложениях Средней Азии. Впервые *Stenis* sp. из юрских отложений Заурунсая (бассейн р. Зеравшан) был описан в 1931 г. В. Д. Принадой [7] на основании изучения очень фрагментарного материала. Такие же фрагментарные остатки этого рода изучила Т. А. Сикстель [8] из Фан-Ягноба. Крупные листья *Stenis kirgisica* Brick из туокской свиты (аален) Ферганского хребта описаны Н. П. Гомолицким [1] и позднее Я. Х. Иминовым [6]. Из отложений верхнего триаса Памира он же описал *Stenis kushlini* Iminov [5]. Большие листья *Stenis gigantea* Brick известны из верхней подсвиты согульской свиты Шураба в Южной Фергане [6, 9] и гурудской свиты (аален - байос) сая Бахча в Яккабагских горах [2]. Небольшие размеры листьев с редкими косыми анастомозами характерны для *Stenis parvifolia* Iminov из средней юры Гиссарского хребта [6]. *Stenis angrenica* Gomolitzky с зубчатыми сегментами листьев и с хорошо сохранившейся фитолеммой описан из ангренойской свиты (средняя юра) Ангрена в Узбекистане [3].

В данной статье приводится описание *Stenis macrophylla* sp. nov. из средней юры (дегибадамская свита) юго-западных отрогов Гиссарского хребта. В том же слое, где собраны остатки этого вида, встречаются следующие растения: *Klukia westii* Jacob et Shukla, *Coniopteris angustiloba* Brick, *C. embensis* Pryn., *C. hymenophylloides* (Brongn.) Sew., *Eboracia lobifolia* (Phill.) Thom., *Caytonia asiatica* Gomolitzky, *Sagenopteris scabrella* Gomolitzky, *Williamsonia* sp., *Williamsoniella* sp., *Anomozamites nilssonii* (Phill.) Sew., *Nilssoniopteris kyzylardjensis* Gomolitzky, *N. mamillaris* Gomolitzky, *N. ajorpokensis* (Harris) Florin, *N. taciata* Samylyna, *Otozamites graphicus* (Leck.) Phill., *Ptilophyllum cutchense* Morr., *P. delleiae* (Gomolitzky) Iminov, *Cycadolepis orbicularis* Gomolitzky, *Nilssonia vittaeformis* Pryn., *N. orientalis* Heer, *N. hissarica* Gomolitzky, *N. brevis* Brongn., *N. polymorpha* Schenk, *N. incisoserrata* Harris, *Pseudoctenis takhtajanii* Gomolitzky, *Turketia angustifolia* Gomolitzky, *Ginkgo huttonii* (Sternb.) Heer, *Sphenarion latifolia* (Tur.-Ket.) Harris, *Eretmophyllum harrisii* Gomolitzky, *E. angustum* Gomolitzky, *Hissaria brickiae* Gomolitzky, *H. lanceolata* Gomolitzky, *Lindleycladus lanceolatus* (Lindl. et Hutt.) Harris, *Ferganiella urjanchaica*

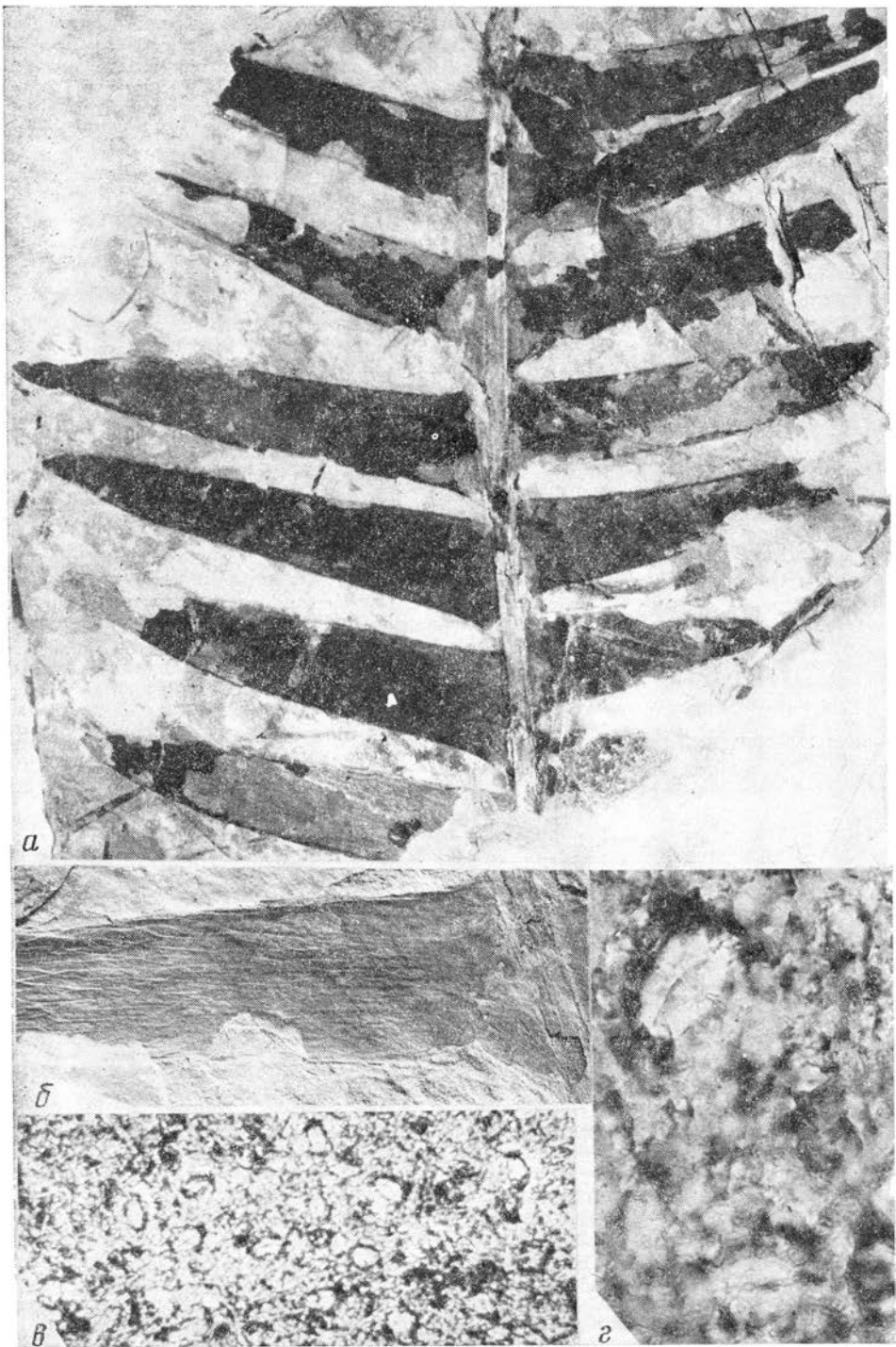


Рис. 1. *Ctenis macrophylla* sp. nov., голотип Кд-1726/14(71): а — фрагмент листа ($\times 1,5$); б — сегмент, на котором видны жилки ($\times 3$); в, г — нижняя эпидерма листа с устьицами; в — ($\times 100$), г — ($\times 400$)

Neuburg, *Thomasiocladius* cf. *zamioides* (Leck.) Florin, *Torreya moelleri* Florin, *Tomharrisia ramosa* Florin, *Pityocladus kobukensis* Sew., *Pityophyllum nordenskioldii* (Heer) Nath., *Elatides ketoviae* Gomolitzky, *Carpolithes cinctus* Nath.

В этом слое преобладают остатки *Ptilophyllum* и *Ginkgo*, много *Nilssoniopteris*, *Nilssonia*, *Hissaria*, часто встречаются *Turketia*, *Eretmophyllum*; хвощи не обнаружены, папоротники и хвойные редки.

Ниже приводится описание нового вида.

Род *Ctenis* Lindley et Hutton, 1834

Ctenis macrophylla Gomolitzky, sp. nov.

Название вида по характерному признаку — значительным размерам пластинки листа.

Голотип — БИН АН УзССР. № Кд-1726/14(71); юго-западные отроги Гиссарского хребта, Яккабагские горы, левый берег р. Кызылдарьи в 1 км западнее сая Бахча; дегибадамская свита, байос — бат.

Описание (рис. 1. а-г). Листья крупные, простые, сегментированные. Полная длина листа неизвестна, но превышает 12 см при ширине 13 см. Стержень листа шириной 4 мм покрыт продольными бороздками, сохранился в виде растрескавшейся углистой корочки. Сегменты треугольные, с заостренной верхушкой, 62–65 мм длиной и 16 мм шириной. Прикрепляясь к стержню, каждый сегмент низбегают нижним краем и соединяется с расположенным ниже сегментом. Расстояние между соседними сегментами, находящимися на стержне с одной стороны, не менее 6 мм. Жилки тонкие, дихотомизирующие, соединяются косыми анастомозами, образуя вытянутые петли. На 5 мм ширины сегмента приходится пять — семь жилок. Листья гипостоматные. Верхняя эпидерма представлена на препаратах в виде мелких фрагментов, состоящих из небольших клеток с узловатыми стенками. Клетки нижней эпидермы крупные и изодиаметрические, с прямыми стенками. Часто отдельные клетки плохо различимы. Устьица беспорядочно расположены в полосах между жилками. Над ними клетки нижней эпидермы более вытянутые. Устьица размером $(15-20) \times (30-50)$ мкм.

Сравнение. Описываемый вид трудно сравнивать с установленными ранее из Средней Азии крупнолистными *C. kirgisica* [1], *C. gigantea* [9], *C. afghanensis* Jacob et Shukla и *C. constrictus* Jacob et Shukla [11] из-за отсутствия у перечисленных видов эпидермальной характеристики. Новый вид отличается от них морфологически. Сегменты *C. macrophylla* треугольные, с заостренной верхушкой, тогда как у *C. kirgisica* они прямоугольные, с тупо закругленными верхушками и более крупными размерами. Сегменты *C. gigantea* широколинейные, с закругленными верхушками, 10–12 см длиной и 4–5 см шириной, с четырьмя-пятью жилками на 5 мм ширины сегмента, тогда как у *C. macrophylla* сегменты меньшего размера, треугольные, с заостренной верхушкой и более частыми жилками. От *C. samyliniae* Gomolitzky [4] описываемый вид отличается более крупными размерами листовой пластинки и треугольной формой сегментов. От английских видов *C. sulcicaulis* (Phill.) Ward и *C. reedi* Harris, описанными Т. Гаррисом [10], *C. macrophylla* также отличается: у *C. sulcicaulis* сегменты более вытянутые и на нижней эпидерме разбросаны основания волосков, а у *C. reedi* на 1 см ширины сегмента приходится 25 жилок и имеются основания трихом на нижней эпидерме.

Таким образом, треугольное очертание сегментов с заостренной верхушкой и наличие клеток с узловатыми стенками позволяют выделить описываемые листья в новый вид.

Материал. Два образца с отпечатками и фитолеймами фрагментов листьев (сборы автора) из типового местонахождения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гомолицкий Н. П. О некоторых видах юрской флоры Ферганского хребта // Ботан. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 396–399.
2. Гомолицкий Н. П. К стратиграфии юрских континентальных отложений Яккабагских гор (Средняя Азия) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1968. № 2. С. 110–116.
3. Гомолицкий Н. П. Новые юрские цикадофиты из Ангрена (Узбекская ССР) // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 8. С. 1199–1203.
4. Гомолицкий Н. П. Новые юрские цикадофиты Яккабагских гор (Узбекская ССР) // Ботан. журн. 1977. Т. 62. № 1. С. 86–89.
5. Иминов Я. Х. Несколько новых раннемезозойских цикадофитов из Средней Азии // Вопр. геол. и нефтегазоносности Узбекистана. Ташкент: Фан, 1971. Вып. 3.
6. Иминов Я. Х. Цикадофиты позднего триаса и юры Средней Азии и их значение для стратиграфии. Ташкент: Фан, 1976. 60 с.
7. Принада В. Д. Материалы к познанию мезозойской флоры Средней Азии // Тр. Главн. геологоразв. упр. 1931. Вып. 122. 59 с.
8. Сикстель Т. А. Юрская флора каменноугольного месторождения Фан-Ягноб // Тр. Ин-та геол. АН ТаджССР. 1952. Т. 2. 68 с.
9. Сикстель Т. А., Савицкая Л. И., Худайбердыев Р. Х. и др. Юрские растения из опорных разрезов Кугитанга и Шураба // Палеонтологическое обоснование опорных разрезов юрской системы Узбекистана и сопредельных районов. Л.: Недра, 1971. Сб. № 10. С. 164–206.
10. Harris T. M. The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales, Cycadales and Pteridosperma. London: Brit. Museum (Natur. History), 1964. 191 p.
11. Jacob K., Shukla B. N. Jurassic plants from the Saighan series of Northern Afghanistan and their palaeoclimatological and palaeogeographical significance // Palaeontologia Indica. 1955. New ser. V. 33. № 2. 64 p.

ХРОНИКА

© 1989 г.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ СЕКЦИЯ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА
ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ В 1988 г.

В течение года секция провела 26 заседаний, был прослушан 131 доклад; большая часть докладов была сделана на тематических заседаниях и совещаниях.

Наиболее обширной была программа Чтений памяти Сергея Викторовича Мейена, проведенных совместно с Геологическим институтом АН СССР. После вступительного доклада А. В. Гоманькова «Основные этапы научной деятельности С. В. Мейена» были рассмотрены «Проблемы методологии и этики в естественных науках». Этому были посвящены доклады: М. А. Розова — «Принцип сочувствия Мейена и специфика современного научного мышления», Р. С. Карпинской — «Философская позиция С. В. Мейена», Р. Г. Баранцева — «С. В. Мейен и А. А. Любищев», В. Ю. Милитарева — «С. В. Мейен как гносеолог», С. В. Чебанова — «Теория рефренов», К. Л. Кулля — «Происхождение видов без естественного отбора. Концепция распознавания» и А. А. Шарова — «Типологическая концепция времени и ее отражение в трудах С. В. Мейена». «Общие проблемы стратиграфии» рассматривались в следующей группе докладов: Ю. В. Тесленко — «Некоторые вопросы стратиграфической классификации», А. И. Киричковой — «Систематика древних растений и детальная фитостратиграфия», Е. В. Мовшовича — «Проблема корреляции пермских событий», В. И. Устрицкого — «Биостратиграфия позднего палеозоя и роль С. В. Мейена в ее изучении», Э. А. Молоствовского — «Общие вопросы магнитостратиграфии», Г. А. Заварзина и И. Н. Крылова — «Условия образования органогенных карбонатных толщ верхнего рифея (миньярская свита)», М. Г. Миниха — «Некоторые проблемы генезиса верхнепермских красцветных формаций» и И. И. Молоствовской — «Неморские остракоды верхней перми и их значение для стратиграфии».

Остальная часть Чтений была посвящена морфологии, систематике и эволюции древних растений. В ней прошли доклады: А. Р. Анапьева и Т. В. Захаровой — «О палеонтологических коллекциях как уникальных памятниках природы и о необходимости введения закона об их охране», Г. Н. Васильевой — «Морфология, систематика и филогенез раннекарбовых родеоптерид Восточного Урала», А. В. Богова — «Вклад С. В. Мейена в изучение верхнепермской флоры на примере филладодерм», И. М. Мащук — «Строение изолированных шишек и семенных чешуй хвойных из верхней перми Тунгусского бассейна», М. С. Игнатов — «Мхи из верхнепермских отложений Русской платформы», А. Б. Германа — «Гипотеза С. В. Мейена о гамогетеротопном происхождении покрытосеменных», М. А. Вороновой — «Закономерности эволюции нижнемеловых палинофлор и пути миграции репродуцировавших их растений», Г. Г. Манасево — «Ископаемые мхи из угленосных отложений перми Печорского бассейна и их значение для стратиграфии» и С. Г. Гореловой, С. П. Батяева и А. З. Узвицкого — «Взгляды С. В. Мейена на систематику и стратиграфическое распространение ангарских кордаитантовых и современное состояние этого вопроса».

Большой теме — «Стратиграфия и палеофлористика» на Чтениях были посвящены доклады: В. А. Анапьева — «К экостратиграфии континентального нижнего карбона Средней Сибири», М. А. Ошурковой — «Био- и экостратиграфия угленосных отложений карбона Центрального Казахстана», А. А. Гогановой и М. И. Радченко — «О разногласиях в определениях возраста верхнепалеозойских отложений Казахстана по фауне и флоре», Э. Ю. Сеймуратовой, Г. Ф. Ляпичева, Ю. И. Лямина и А. А. Гогановой — «Геология и стратиграфия верхнепалеозойских образований Токлауской и Успенской мегазон (Северное Прибалхашье)», К. З. Сальменовой — «Верхнепалеозойская флора Казахстана: проблемы и задачи», М. В. Дуранте — «Роль палеоботанических исследований С. В. Мейена для развития стратиграфии верхнего палеозоя», Ю. Г. Гора — «Позднепалеозойские фитохории Ангарида и роль С. В. Мейена в их выделении», С. Ф. Павлова и Н. И. Акулова — «Межзональная корреляция верхнепалеозойских отложений юга Тунгусского бассейна», И. С. Муравьева — «О возрасте воркутской серии Печорского бассейна», С. К. Пухонто — «Стратиграфическое значение флоры для расчленения угленосных отложений перми Печорского угольного бассейна», Т. А. Искандарходжаева — «К фитостратиграфии эффузивно-осадочных толщ верхнего палеозоя Восточного Узбекистана», В. П. Твердохлебова, Г. И. Твердохлебовой и А. В. Гоманькова — «Ландшафтные особенности Южного Предуралья в позднетатарское время», Г. Н. Садовникова и Э. Ф. Ор-

ловой — «Верхняя граница континентальной перми в Сибири», Н. К. Могучевой — «Изменение флоры на границе перми и триаса в Ангариде и фитостратиграфические границы в триасе Ангарида» и М. А. Ахметьева — «Географическая дифференциация флор земного шара в кайнозое».

Заседание памяти Елены Николаевны Поленовой секция провела совместно с ГИН АН СССР, Комиссией по микропалеонтологии Научного совета и Ассоциацией московских микропалеонтологов. На нем состоялось семь докладов: С. И. Яковлевой и И. Д. Ткачевой — «Ленинградский период научной деятельности Е. Н. Поленовой», А. Ф. Абушик — «Проблемы классификации палеозойских остракод», В. А. Чижовой — «Значение эволюционного и биомического факторов в развитии остракод для зональной стратиграфии», А. В. Каньгина — «Современное состояние и задачи остракодологических исследований в Сибири», Н. К. Бахарева — «О современном состоянии изучения девонских остракод Западной Сибири», Л. С. Базаровой и Н. К. Бахарева — «Состав и филогения рода *Miraculum* Polenova, 1960» и Л. М. Мельниковой — «Кембрийские брадорииды Казахстана».

Было проведено совещание «Стратиграфия и палеонтология континентальной перми и триаса СССР» с докладами: Г. И. Твердохлебовой — «Распределение остатков тетрапод в верхнетатарском подъярусе востока Восточно-Европейской платформы», Л. А. Воллосович — «К вопросу о верхней границе пермской системы (по материалам Тимано-Печорской провинции)», М. Г. Миниха — «Ихтиофауна в вопросах стратиграфии и палеогеографии поздней перми востока Восточно-Европейской платформы», В. П. Твердохлебова и Г. И. Твердохлебовой — «О следах четвероногого из верхнетатарских отложений Оренбургской области», М. Ф. Ивахненко — «Основные этапы развития фаунистических комплексов тетрапод перми Восточной Европы», М. А. Шишкина — «О трехчленном подразделении верхнетатарского подъяруса верхней перми по фауне наземных позвоночных», Д. Н. Есина — «Стратиграфическое значение изолированных чешуй палеонисцид», И. В. Новикова — «О фауне раннетриасовых позвоночных бассейнов р. Цильмы (Печорская область)», И. З. Калантар — «Палинологическая характеристика триаса Северного Урала», М. Н. Шелеховой — «Остракоды триаса Прикаспия и их стратиграфическое значение», М. А. Шишкина и В. Г. Очева — «О глобальной корреляции континентального триаса по наземным позвоночным» и А. Г. Сеникова — «Текодонты Восточной Европы и их стратиграфическое значение».

Продолжением многолетнего цикла явилась конференция «О работе Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции в 1987 г.». После вступительного доклада под тем же названием, сделанного В. А. Сысоевым, Р. Барсболдом и В. Ю. Решетовым, были прослушаны доклады: Е. К. Сычевой — «История пресноводной ихтиофауны неогена Монголии», Р. Барсболда — «О новом поздне меловом динозавре Монголии», Ю. М. Губина и М. Б. Ефимова — «Фауна рептилий и геологическое строение верхнемезозойского местонахождения Шара-Тэг (Заалтайская Гоби)», А. Г. Пономаренко — «Верхнепермская биота Юго-Восточной Монголии», Л. Н. Притыкиной — «Смена комплексов стрек в юре — мелу Монголии», С. М. Синицы — «Остракоды и стратиграфия юры и нижнего мела Центральной Монголии», П. Нармандаха — «Этапы развития черепах в мезозое и кайнозое Центральной Азии», В. Ю. Решетова — «Ранние этапы эволюции носорогов», Ж. Ендонджамца — «Ископаемые следы в нижнем кембрии Дзэбханской зоны и их стратиграфическое значение», О. А. Эрлангер — «Новые данные о ринхонеллидах девона Монголии», Ш. Суурьсурэна, Я. Ауринчимэг, И. П. Морозовой и Г. А. Афанасьевой — «Новые данные по фауне и стратиграфии каменноугольных отложений Северной Монголии», Х. С. Розман, Ч. Минжина, Л. И. Попеко и А. М. Ворожбитова — «Новые данные к стратиграфии силура Юго-Восточной Монголии» и П. Хосбаяра — «Поздне меловые континентальные отложения севера Монголии».

Большим разнообразием рассматривавшихся таксонов в докладах отличалась XXVIII Конференция молодых палеонтологов. Прослушаны доклады: О. В. Пикаловой и Е. А. Иващенко — «О морфологических особенностях палеозойских фораминифер Прикаспия», Е. Л. Зайцевой — «Фораминиферы и условия осадконакопления отложений среднего карбона северного борта Прикаспийской впадины», П. Е. Морозова — «Средне- и позднекаменноугольные брахиоподы рода *Choristites* Московской синеклизы», С. В. Николаевой — «Башкирские гониаты рода *Agastrioceras*», А. А. Школина — «Каменноугольные гониаты на Русской платформе», Е. Ю. Барабошкина — «Внутреннее строение раковины некоторых аптских аммонитов», Ан. Ф. Вейс — «Новая модель строения ростра белемнитов», А. Э. Олейника — «Первая находка брахиоподных надсемейства *Vaccinoidae* в эоцене Западной Камчатки», А. Э. Базиляна — «Астарты в плиоцене Северной Пацифики», К. Б. Баранова — «Род *Masoma* в плиоценовых отложениях о. Карагинского (Восточная Камчатка)», В. И. Воронкова — «Некоторые особенности методики изучения элементного состава минеральной компоненты раковин моллюсков», В. Б. Кушлиной — «Некоторые черты морфогенеза морских ежей рода *Hemaster*», А. В. Маркова — «Фасциолы морских ежей семейства *Schizasteridae*», А. Ю. Иванцова — «Ультраструктура трубки *Sabellidites cambriensis* (пононофоры (?) венда)», Д. Л. Протасевича — «Новые данные о конодонтах нижнего ордовика Ленинградской области», А. Н. Реймерса — «Конодонты французского яруса центральной части Московской синеклизы», Д. Л. Есина — «Чешуи лучеперых рыб-многоперов (?) в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской

платформы и проблемы геологической истории этой группы», И. А. Игнатьева — «Новая интерпретация *Pholidophyllum ornatum* Zsl. и обзор систематики порядка *Cordaitanthales*» и О. П. Тельновой — «Новая методика изготовления постоянных палинологических препаратов».

Большинство текущих заседаний секция провела совместно с Ассоциацией московских микропалеонтологов. Помимо сообщений о конкретных комплексах микроорганизмов на этих заседаниях был прослушан ряд докладов общего, методического или информационного характера. Так, Б. В. Поляков сделал доклад «Формирование понятий о пространстве и времени в науках о Земле», М. Н. Соловьева — «К рассмотрению ранних стадий онтогенеза фораминифер», Т. Н. Горбачик — «Становление планктонного образа жизни у фораминифер», А. А. Ашуров — «Методы отбора и изучения крупных фораминифер из карбонатных пород», Г. И. Немков и А. А. Ашуров — «О допалеогеновых нуммулитах и предполагаемых предках нуммулитид». Анализу итогов работы крупных совещаний были посвящены доклады: Г. И. Семиной, Т. В. Орешкиной и Э. П. Радионовой — «Основные направления в развитии диатомового анализа по итогам X международного симпозиума по современным и ископаемым диатомеям (Финляндия, август — сентябрь 1988 г.)», Б. Б. Назарова, И. Е. Хохловой и В. С. Вишневской — «Результаты и перспективы изучения радиолярий по итогам I международной конференции по радиоляриям (Марбург, июль 1988 г.)», М. Н. Соловьевой и Б. В. Полякова — «О I Всесоюзной школе по микропалеонтологии в Ярославле».

Информация о полевых совещаниях и анализ рассматривавшихся на них вопросов содержались в докладах: Т. И. Немировской — «Разрез пограничных отложений нижнего и среднего карбона Донбасса как один из претендентов на стратотип срединной границы карбона» и Н. Б. Гибшмап — «Фораминиферы срединной границы карбона». По палеозойским фораминиферам были также доклады М. Н. Соловьевой — «К характеристике фауны фораминифер среднего карбона азиатской части СССР», «Фораминиферы и биостратиграфия среднего карбона Южноевропейско-Африканской провинции», «Фораминиферы среднего карбона севера Русской плиты», «К фауне фораминифер позднего палеозоя Южной Монголии», «Особенности фораминиферовых ассоциаций о. Виктория (Полярный бассейн)», Ю. Я. Лившица и М. Н. Соловьевой — «Стратиграфия верхнего палеозоя о. Медвежий (Норвегия)», З. С. Румянцевой — «Зональное расчленение серпуховского и башкирского ярусов Среднего Тянь-Шаня по фораминиферам». К сообщениям, касающимся палеозойских фаун, относится и доклад А. А. Эрлангера «Стратотип гжельского яруса».

Мезозойским организмам были посвящены доклады: И. К. Елсуковой — «Позиция известковых водорослей в кораллово-водорослевых сообществах верхнеюрских рифогенных массивов Средней Азии», Н. А. Ефимовой — «Корреляция по фораминиферам верхнеюрских карбонатных отложений запада и юго-востока Туркмении», К. И. Кузнецовой и А. А. Григялис — «Сирийская юра. Фораминиферы и стратиграфия», И. В. Долицкой и Л. И. Несмеяновой — «Роль микрофауны для стратиграфии карбонатных отложений верхней юры и нижнего мела Южного Йемена».

Доклады по микроорганизмам кайнозоя в большинстве своем оказались связанными с восточными районами. Это доклады: Д. И. Витухина — «Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока СССР по радиоляриям», Э. П. Радионовой и И. Е. Хохловой — «Особенности развития кремневого планктона (радиолярии и диатомеи) в неогене тропической части Тихого океана», А. В. Алабушевой — «Стратиграфия и фораминиферы среднего эоцена Северо-Западной Камчатки и вопросы катагенеза», М. Я. Серовой и Л. И. Фотьяновой — «Датские и палеоценовые отложения Северо-Западной Камчатки». Комплексы кайнозоя других регионов рассматривались в докладах И. Е. Хохловой — «Палеоцен-эоценовые радиолярии Кипра (бассейн р. Парапеди)» и В. Н. Беньямковского, А. П. Левиной, В. Г. Пронина, Г. Э. Козловой, В. И. Железко, З. С. Паскарь, Э. С. Олейник, И. П. Табачниковой — «О возрасте тасаранской, саксаульской и нижней части чеганской свиты и о проблемах ярусного деления палеоцена и эоцена в свете новых данных».

Более общие, но близкие к этим проблемы рассматривались на других (организованных без участия Ассоциации московских микропалеонтологов) заседаниях секции в докладах: Д. П. Найдина и В. Н. Беньямковского «К вопросу о ярусном делении палеоцена» и Д. П. Найдина — «Стратотипы маастрихта, дания и монса». На этой группе заседаний были прослушаны и доклады, касающиеся отдельных групп животных: О. Н. Беляковой — «Поры и фиброзный слой замковых брахиопод», В. Н. Комарова «О системе брахиопод подсемейства *Spinatrupinae*», И. Н. Маслова — «Родовой состав среднедевонских мшанок Закавказья», Р. В. Егорова — «Комплекс гастропод подольского горизонта (средний карбон) Московской синеклизы», Л. А. Догужаевой и Г. К. Кабанова — «О прижизненном повреждении рostrа мелового белемнита», Ф. Х. Хакимова — «Стратиграфическая схема верхнего мела востока Средней Азии по аммонитам», О. В. Амитрова и А. А. Шевырева — «О Второй Всесоюзной школе по моллюскам», А. А. Селезневой и Е. К. Сычевской — «Триасовые рыбы Мадыгена».

Амитров О. В.

АЛЕКСАНДР МИХАЙЛОВИЧ ОБУТ

(1911—1988)

Советская наука понесла невосполнимую утрату — 23 декабря 1988 г. ушел из жизни Александр Михайлович Обут, палеонтолог и стратиграф с мировым именем, крупнейший знаток граптолитов и геологии палеозоя, профессор, доктор геолого-минералогических наук, почетный член Всесоюзного палеонтологического общества, действительный член Геологического общества Франции, заслуженный деятель науки РСФСР, бывший заведующий Лабораторией палеонтологии планктона Института геологии и геофизики СО АН СССР.

А. М. Обут родился 2 сентября 1911 г. в семье сельских медиков. Рано потеряв всех родных, он начал свою трудовую деятельность в Москве, освоив несколько рабочих профессий. В 1939 г. А. М. Обут закончил с отличием геолого-почвенный факультет Ленинградского университета. Рано проявившиеся у него научные склонности предопределили опубликование уже в 1939 г. первой монографической работы по палеозойским кораллам Средней Азии. Он был оставлен в аспирантуре, где начал изучение граптолитов. Однако война надолго прервала учебу. Во время финской кампании А. М. Обут был командиром разведывода и только после ранения был отозван с фронта. В дальнейшем он проводил геологические изыскания на стратегические виды минерального сырья в Сивильзии и пограничных с Китаем районах Средней Азии.

Только в конце 40-х годов А. М. Обут смог вернуться к избранной специализации в науке. После защиты кандидатской диссертации по силурийским граптолитам Средней Азии и публикации первой в СССР отдельной монографической работы по граптолитам А. М. Обут становится старшим научным сотрудником Палеонтологической лаборатории Института земной коры ЛГУ, а в последующем исполняет обязанности ее заведующего. Ясный ум, неординарное мышление, четкое выражение мыслей, огромная эрудиция, необыкновенная работоспособность, целеустремленность, преданность науке, внутренняя организованность позволили ему по достоинству занять одно из ведущих мест в советской и мировой палеонтологии. Исследования граптолитов у нас в стране А. М. Обут вывел на качественно более высокий уровень, заложив основы зональной стратиграфии нижнего палеозоя по граптолитам. Заядлый путешественник, А. М. Обут был неутомимым полевым исследователем, широким знатоком геологии, тонким ценителем природы. Большая часть крупнейших коллекций, обработанных А. М. Обутом за многие годы, была собрана им лично или при его участии и руководстве. Первоклассный каменный материал явился базой для монографического изучения граптолитов ордовика и силура Русской и Сибирской платформ и Урала. Обобщение региональных граптолитовых шкал, изложенное А. М. Обутом в виде докторской диссертации, привело его к созданию в конце 50-х годов первой для СССР зональной стратиграфической шкалы для ордовика и силура, сразу получившей мировое признание. На протяжении всей своей жизни А. М. Обут совершенствовал и уточнял граптолитовую шкалу, доводя ее до совершенства, детализируя и расширяя сферу ее применения от терригенных и карбонатных породам, от геосинклиналей к платформам, от среднего кембрия к раннему девону.

А. М. Обут основал советскую школу специалистов по граптолитам, он организовал при Проблемном совете АН СССР «Пути и закономерности исторического развития растительных и животных организмов» Комиссию по граптолитам и долгие годы возглавлял ее. В 1969 г. под его руководством в Новосибирске прошел первый из всесоюзных коллоквиумов по граптолитам, идея проведения которых легла в основу дальнейшей подготовки Международных симпозиумов по граптолитам, в организации и проведении которых А. М. Обут принимал деятельное участие. Он входил не только в Международную палеонтологическую ассоциацию, но и был членом подкомиссии по ордовика, силуру, девону Международной стратиграфической комиссии, а также соответствующих комиссий Межведомственного стратиграфического комитета СССР.

В начале 60-х годов А. М. Обут переходит на работу в Институт геологии и геофизики СО АН СССР, сначала на должность старшего научного сотрудника, затем заведующего новой, организованной им лабораторией. За последующие годы им был опубликован цикл монографий по граптолитам и стратиграфии нижнего палеозоя Таймыра, Казахстана, Приколымыя, а также крупных разделов по граптолитам в коллективных монографиях по кембрию-девону Таймыра, Киргизии, Сибирской платформы, Северо-Востока СССР, Чукотки, Алтая и Кавказа.

В 70-е годы А. М. Обут занялся изучением хитиновой и полихет (палеозойских

и современных) и опубликовал ряд интересных как для палеонтологов, так и для биологов сравнительно-морфологических работ. Заинтересовавшись влиянием космических факторов на эволюцию биосферы, А. М. Обут на основе оригинальных сопоставлений выявил ряд определенных закономерностей. В целом А. М. Обуту принадлежит авторство более 100 научных работ, в том числе 10 монографий. Он был автором обзора гемихордовых в «Основах палеонтологии», редактором и автором тома по силуру «Стратиграфии СССР», редактором журнала «Геология и геофизика».

У А. М. Обу́та был дар прирожденного педагога, обладающего неисчислимым запасом преподавательской энергии, свои знания он стремился без остатка передать многочисленным студентам, аспирантам, ученикам. Сотни геологов учились у него в Ленинградском горном институте, Ленинградском и Новосибирском университетах. Он непосредственно подготовил более 15 кандидатов наук, часть из которых впоследствии стала докторами наук. Являясь ведущим специалистом по грантолитам в СССР, А. М. Обут постоянно оказывал помощь производству в виде научных консультаций и определения коллекций различных групп ископаемых организмов. Он широко пропагандировал научные достижения как по линии общества «Знание», так и в специальных сообщениях на конференциях и симпозиумах у нас в стране и за рубежом — в Польше, Болгарии, Чехословакии, ГДР, Франции, Англии, Сингапуре, Новой Гвинее.

С 1941 г. А. М. Обут теснейшим образом связан со Всесоюзным палеонтологическим обществом и был в 1948–1950 гг. его секретарем, в 1954–1961 гг. — вице-президентом. Он был одним из организаторов Новосибирского отделения ВПО, возглавляя его с 1962 по 1978 г. В 1979 г. был избран почетным членом ВПО, а несколько ранее, в 1965 г., — действительным членом Геологического общества Франции.

За трудовые и научные достижения А. М. Обут был награжден орденом «Знак Почета», семью медалями, ему было присуждено звание «Заслуженный деятель науки РСФСР». Трудящиеся Советского района г. Новосибирска пять раз избирали его в состав районного Совета депутатов трудящихся.

Александр Михайлович был обаятельным и общительным человеком, неутомимым тружеником, скромным и внимательным другом. Высокая принципиальность и честность всегда были для него основными законами жизни. Близкие люди никогда не забудут его оптимизма и отзывчивости. Таким он останется навсегда в нашей памяти.

*Дубатов В. Н., Елкин Е. А., Каныгин А. В.,
Сенников Н. В., Соколов Б. С.*

МИХАИЛ СЕМЕНОВИЧ МЕСЕЖНИКОВ

(1931—1989)

Отечественная палеонтология понесла тяжелую утрату. 27 февраля 1989 г. скончался доктор геолого-минералогических наук, профессор Михаил Семенович Месежников.

М. С. Месежников родился 18 августа 1931 г., в г. Ленинграде. В 1950 г. поступил на нефтяной факультет Ленинградского горного института, который успешно закончил в 1955 г. и был направлен во ВНИГРИ. В 1964 г. он защитил кандидатскую диссертацию «Стратиграфия и аммониты юрских отложений Восточного склона Приполярного Урала». В 1972 г. М. С. Месежников становится заведующим отдела стратиграфии и палеонтологии ВНИГРИ, обязанности которого он исполнял последние 17 лет. В 1976 г. он блестяще защитил докторскую диссертацию на тему «Кимериджский и волжский ярусы Севера СССР». В 1988 г. ему было присвоено звание профессора.

Еще в студенческие годы определился интерес Михаила Семеновича к палеонтологии. С первых лет самостоятельной работы он возглавлял сначала небольшие, а затем все более крупные коллективы сотрудников института.

Полевые исследования М. С. Месежникова охватили многие районы СССР. Он стал обладателем уникальных коллекций аммонитов верхней юры и неоккома и лучшим знатоком опорных разрезов мезозоя Бореальной области и смежных с ней регионов.

Он написал 238 научных работ, из которых 210 опубликовано (в том числе 14 монографий личных и коллективных). Фундаментальными в цикле работ по биостратиграфии являются «Стратиграфия юрской системы Севера СССР» (1976), «Кимериджский и волжский ярусы Севера СССР» (1984), «Средний и верхний оксфорд Русской платформы» (1989).

М. С. Месежников считал аммониты наиболее совершенным инструментом биостратиграфии мезозоя, и поэтому значительная часть его трудов посвящена монографическому описанию верхнеюрских и раннемеловых аммонитов, где особое внимание было уделено изучению морфологии и систематике низших таксонов аммонитов — родов и видов, выяснению их диагностических признаков и изучению их изменений в восходящем разрезе. Это позволило М. С. Месежникову создать биостратиграфическую схему верхней юры, где отразилось все многообразие эволюции аммонитов. К наиболее интересным работам М. С. Месежникова относятся: «Кимериджские аммониты» (1969), «К систематике подрода *Amoeboceras*» (1973), «О развитии некоторых *Craspeditinae* на рубеже юры и мела» (1983) и др.

М. С. Месежников был глубоко убежден, что без овладения основами теории эволюции и общей филогенетики невозможно успешно заниматься биостратиграфией. Эти взгляды им были наиболее полно отражены в классической монографии «Общая стратиграфия» (1979), написанной в соавторстве с проф. Д. Л. Степановым.

М. С. Месежников являлся крупным специалистом по палеогеографии и палеобиогеографии мезозоя. Он участвовал в составлении «Атласа литолого-палеогеографических карт СССР», т. III (1968). Непосредственно под его руководством неоднократно составлялись литолого-палеогеографические карты мезозоя Западной Сибири, юры и мела Севера СССР. Он являлся одним из основных исполнителей монографии «Палеогеография Севера СССР в юрский период» (1983).

Михаил Семепович вел большую научно-общественную деятельность, он являлся членом бюро МСК СССР, председателем юрской комиссии МСК, членом Уральской и Сибирской РМСК, членом комиссии по стратиграфической классификации и номенклатуре, членом бюро комиссии по головоногим моллюскам, членом международных рабочих групп по стратиграфии верхней юры и по границе юрской и меловой систем, руководителем рабочей группы по верхнему ярусу юрской системы Международной стратиграфической комиссии.

Огромная научная эрудиция, энциклопедические знания во многих областях, остроумие, тактичное отношение и профессиональное уважение к коллегам, невзирая на их возраст и служебное положение, делали Михаила Семеновича естественным лидером всех коллективов, в которых он работал.

Лучшей памятью о нем будет развитие его взглядов и идей коллегами и учениками.

*Степанов Д. Л., Крымгольц Г. Я., Вавилов М. Н.,
Репин Ю. С., Чирва С. А., Яковлев С. П.,
Николаев А. И., Азбель А. Я., Козлова Г. Э.,
Тимошина Н. А., Федорова В. А., Рудавская В. А.,
Васильева Н. И., Жидкова Л. С., Шульгина Н. И.,
Алексеев С. Н., Прозоровская Е. Л., Калачева Е. Д.,
Сей И. И., Лобачева С. В., Богданова Т. Н.,
Розанов А. Ю., Захаров А. В.,*

СОДЕРЖАНИЕ «ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

за 1989 год

Алифанов В. Р. Новые прискагамы (Lacertilia) из верхнего мела Монголии и положение их в системе Iguania	4	73
Астафьева М. М. О представителях рода Maitaia (Bivalvia)	3	14
Афанасьева Г. А., Дагис А. С. Проблемы систематики брахиопод	2	3
Афанасьева О. Б. Новые цефаласпиды (Agnatha) из нижнего девона Подольи	3	51
Ахметьев М. А., Ильинская И. А. Виды семейства Anacardiaceae из нижнеолигоценовых отложений гряды Килин-Кериш Зайсанской впадины	2	79
Банников А. Ф. Первая находка чешуйчатых собачек (Teleostei) в сармате Молдавии	2	61
Баранов В. В. Новые девонские рипихонеллиды Северо-Востока СССР	1	42
Барсков И. С., Ржезницкий О. В. Строение органического матрикса призматического слоя раковины двустворчатых моллюсков родов Pinna и Anodonta	1	17
Бенгерек П. Новые виды мезозойских тлей (Shaposhnikoviiidae, Homoptera)	4	43
Вискова Л. А. Морфология и колониальная организация мшанок рода Diplosolen	2	22
Герман А. Б. Новые покрытосеменные из коньякских отложений Северо-Западной Камчатки	2	89
Грамм М. П., Егоров Г. И. Новый вид Cribroconcha (Ostracoda, Metacopida) из виле Ленинградской области	1	59
Грунт Т. А. Биogeография брахиопод отряда Athyridida	2	40
Долуденко М. П., Киричкова А. И., Сакулина Г. В., Фокина Н. И. О юрской флоре боролсайской свиты хребта Каратау (Южный Казахстан)	4	88
Дуброво И. А. Систематическое положение халпровского слона	1	78
Журавлева Ф. А. Новые псевдортоцератиды (Cephalopoda, Orthoceratida) из основания карбона Мугоджар	1	36
Захаров А. В. Новые виды аномокарид (Trilobita) из майского яруса верховьев реки Оленёк	1	51
Зимина В. Г. Плауновидные шевелевской толщи Южного Приморья	1	95
Калугина И. С. Новые психодоморфные двукрылые насекомые мезозоя Сибири (Diptera: Eurypteropteridae, Ptychopteridae)	1	65
Козлов М. В. Новые чешуекрылые (Papilionida) из верхней юры и нижнего мела	4	37
Курзанов С. М. О происхождении и эволюции инфраотряда динозавров Carnosauria	4	3
Лазарев С. С. Система девонских брахиопод подотряда Strophalosioidina	2	27
Лелешус В. Л. Органический мир ордовика и силура Средней Азии	1	25
Мейер-Меликян П. Р., Тельнова О. П. Спородерма франских и фаменских Archaeoperisaccus Naumova (результаты световой и электронной микроскопии)	1	88
Назаров Б. Б., Ормистон А. Р. Новые виды радиолярий из перми Урала и Невады	2	13
Новицкая Л. И., Каратайте-Талимаа В. И. Тип онтогенеза как критерий в реконструкциях филогенетических связей пиззих позвоночных	1	3
Пламядзла Г. С. Новые споманские Trochoidea юго-запада СССР	3	24
Пеномаренко А. Г. Новые жукелицы (Insecta, Coleoptera, Caraboidea) из юры и мела Азии	2	52
Садовников Г. И. Роды Taeniopteris, Nilssoniopteris и Nilssonia в поздне-триасовой флоре Ирана	3	95
Сайдаковский Л. Я. Харофиты из верхнекаменноугольных и пермских отложений европейской части СССР	3	84
Сенников А. Г. Новый эупаркерид (Thecodontia) из среднего триаса Приуралья	2	71
Сенников А. Г. Основные эволюционные закономерности развития локомоторного аппарата архозавров	4	63
Синиченкова Н. Д. Новые мезозойские поденки (Ephemera) из Монголии	3	30
Татарнинов Л. П. К эволюции поззрей у наземных позвоночных	3	3
Тенякова Р. Г. Новые виды беззамковых брахиопод из среднего ордовика Центрального Казахстана	4	15

Тхоржевский Э. С. Новые данные о юрских Nucleotidae (теребратулиды, брахиоподы)	4	25
Шапошников Г. Х., Венгерек П. Новые позднемезозойские тли (Oviparosphidae, Homoptera)	3	42
Шарапов Ш. О новом виде саблезубой кошки из позднего эоцено-эоцено-Афгано-Таджикской депрессии и эволюции рода Homotherium	3	73
Шевырева Н. С. Новые грызуны (Ctenodactyloidea, Rodentia, Mammalia) из нижнего эоцена Монголии	3	60
Шнишкин М. А. О строении позвонков у кистеперых-рипидистий	4	52
Ярошенко О. П., Голубева Л. П. Новые виды спор из нижнего триаса Печорской синеклизы	4	101

Методика научных исследований

Аксенова Г. А. Способ выделения микрофоссилий из высокомульгированных и высокопарафинистых нефтей	1	103
Аннстратенко В. В. Числовое описание формы раковины неморских двустворчатых моллюсков и его использование в систематике	2	101
Бурзин М. Б. Модификация методики выделения из пород органикостенных микрофоссилий применительно к решению палеобиологических задач	4	109

Краткие сообщения

Алифанов В. Р. Древнейший геккон (Lacertilia, Gekkonidae) из нижнего мела Монголии	1	124
Апкина Л. С. Новый конодонт из нижнего девона Зеравшанского хребта	1	119
Байшашов Б. У. Находки костей носорога рода Protaceratherium в Казахстане	2	116
Банников А. Ф. Неогеновые пальцеперые (Teleostei, Polynemidae) СССР	4	127
Белокрыс Л. С. Род Kummelia (Buvalvia) в палеоцене Крыма	4	119
Воронцова Т. Н., Кузьмин А. В. Новые представители рода Vjaloviodus (конодонты)	3	110
Вялов О. С. О следах птиц из плиоцена Ирана, приписываемых роду Urmignis	3	120
Гомолицкий Н. П. Новое юрское цикадовое из Средней Азии	4	131
Горохов А. В. Новый представитель семейства Raphidophoridae (Orthoptera) из балтийского янтаря	3	108
Губин Ю. М. О систематическом положении лабиринтодонтов из местонахождения Малая Кинель (Оренбургская область)	3	116
Келентришвили Ш. Г. О находке фрагмента раннемелового белемнита	4	120
Ким И. А., Сапельников В. П. Девонские брахиоподы рода Ivdeliniella (Pentamerida)	1	116
Ковалев В. Г. Мезозойское семейство короткоусых двукрылых Eremochaetidae	2	104
Кузьмин А. В., Юрченкова Т. А. Новый представитель рода Polygnathus (конодонты) из франского яруса	2	108
Леопова Т. Б., Воронов А. В. Онтогенетическое развитие лопастной линии раннепермского рода аммоноидей Synartinskia	1	113
Мациева Т. В., Темирбекова У. Т. Миллиолиты титона Северо-Востока Кавказа (бассейн р. Терек)	4	114
Миних М. Г. Первая находка зубной пластинки двоякодышащей рыбы в верхней перми СССР	1	121
Николаева С. В. Аммоноидеи рода Agastrioceras из карбона Тянь-Шаня	1	110
Повицкая Л. И., Каратают-Талимаа В. Н. Новая амфиаспида (Heterostraci) из нижнедевонских отложений Таймыра	3	112
Огурцова Р. Н., Сергеев В. П. Мегасфероморфиды чичканской свиты верхнего докембрия Южного Казахстана	2	119
Попов Ю. А. О названиях и систематическом положении некоторых мезозойских водных клонов (Heteroptera, Nepomorpha)	4	122
Протасевич Д. Л. Новые ордовикские конодонты Московской синеклизы	4	124
Раскатова М. Г. Споры родов Hystriospores и Ancyrospora из франских отложений центральной части Русской платформы	1	126
Сундуков В. М., Журавлев А. Ю. Первая находка криворылых в нижнем кембрии Сибирской платформы	3	101
Татаринев Л. П. О систематическом положении и образе жизни проблематичного верхнетриасового пресмыкающегося Sharovipteryx mirabilis	2	110
Тютюкова Л. А. Новый вид слепушонки (Rodentia) из позднего плиоцена Юго-Восточного Казахстана	2	112
Улановская Т. Е., Гридневский А. В. О ревизии фораминифер рода Siphonodosaria	1	107

Эрлангер О. А., Соломина Р. В. Микроструктура стенки раковины брахиопод семейства Licharewiiidae	3	103
Яковлева С. П. Новые подозарииды (фораминиферы) из волжских отложений Русской платформы	1	104

Рецензии и научные дискуссии

Счастливец Н. П. Fossil Invertebrates/Ed. Boardman R. S., Cheetham A. H., Rowell A. J. Palo Alto; Oxford; London; Edinburgh; Melbourne: Blackwell Scient. Publ., 1987. 713 p.	2	123
---	---	-----

Хроника

Алексеев А. С., Барсков И. С., Жамойда А. И. и др. Сопровождение специализированных советов по специальности «Палеонтология и стратиграфия»	3	123
Алексеев А. С., Барсков И. С. Всесоюзный коллоквиум по конодонтам девона	3	122
Амитров О. В. Всесоюзный коллоквиум по двусторчатым и брюхоногим моллюскам	2	125
Амитров О. В. Палеонтологическая секция Московского общества испытателей природы в 1988 году	4	134
Амитров О. В. II Всесоюзная школа по моллюскам	1	136
Амон Э. О., Казинцова Л. И. VIII Всесоюзный семинар по радиоляриям	1	130
Апекина Л. С., Апекин Ю. Н., Барсков И. С. Всесоюзная школа «Палеоботаника, палеоэкология и биостратиграфия конодонт»	1	132
Горбачик Т. Н., Алексеева Л. В. II Всесоюзный семинар «Биостратиграфия нижнемеловых отложений по данным фораминифер»	1	133
Колобова И. М. I Всесоюзная школа по трилобитам	1	134
Чувазов Б. И. IV Международные симпозиум по ископаемым водорослям	2	124
Шевырев А. А. Всесоюзный коллоквиум по головоногим моллюскам	1	137

* * *

Афанасьева Г. А., Ахметьев М. А., Банников А. Ф. и др. Владимир Васильевич Меннер (1905–1989)	3	126
Барсков И. С., Кульчинский Я. О., Меннер В. В. и др. Олег Степанович Вялов (1904–1988)	1	139
Дубатов В. Н., Елкин Е. А., Каныгин А. В. и др. Александр Михайлович Обут (1911–1988)	4	137
Степанов Д. Л., Крымгольц Г. Я. и др. Михаил Семенович Месежников (1931–1989)	4	138
Правила для авторов	1	141

СОДЕРЖАНИЕ

Курзанов С. М. О происхождении и эволюции инфраотряда динозавров Carnosauria	3
Тенякова Р. Г. Новые виды беззамковых брахиопод из среднего ордовика Центрального Казахстана	15
Тхоржевский Э. С. О юрских теребратулидах Nucleatidae (брахиоподы)	25
Козлов М. В. Новые чешуекрылые (Papilionida) из верхней юры и нижнего мела	37
Венгерек П. Новые виды мезозойских тлей (Shaposhnikoviidae, Homoptera)	43
Шишкин М. А. О строении позвонков у кистеперых-рипидистий	52
Сенников А. Г. Основные эволюционные закономерности развития локомоторного аппарата архозавров	63
Алифанов В. Р. Новые прискагамы (Lacertilia) из верхнего мела Монголии и положение их в системе Iguania	73
Долуденко М. П., Киричкова А. И., Сакулина Г. В., Фокина Н. И. О флоре боролсайской свиты хребта Каратау (Южный Казахстан)	88
Ярошенко О. П., Голубева Л. П. Новые виды спор из нижнего триаса Печорской синеклизы	101

Методика научных исследований

Бурзин М. Б. Модификация методики выделения из пород органикостенных микрофоссилий применительно к решению палеоботанических задач	109
--	-----

Краткие сообщения

Мацеева Т. В., Темирбекова У. Т. Милиолиды титона Северо-Восточного Кавказа (бассейн р. Терек)	114
Белокрыс Л. С. Род Kummelia (Bivalvia) в палеоцене Крыма	119
Келептришвили Ш. Г. О находке фрагмента раннемелового белемнита	120
Попов Ю. А. О назначениях и систематическом положении некоторых мезозойских водных клопов (Heteroptera, Nepomorpha)	122
Протасевич Д. Л. Новые ордовикские коподонты Московской синеклизы	124
Банников А. Ф. Неогеновые пальцеперые (Teleostei, Polynemidae) СССР	127
Гомолицкий Н. П. Новый вид Stenia (Cycadales) из юры Средней Азии	131

Хроника

Амитров О. В. Палеонтологическая секция Московского общества испытателей природы в 1988 г.	134
* * *	
Дубатовол В. Н., Елкин Е. А., Каныгин А. В. и др. Александр Михайлович Обут (1911—1988)	137
Степанов Д. Л., Крымгольц Г. Я., Вавилов М. Н. и др. Михаил Семенович Мессежников (1931—1989)	138

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

И. С. БАРСКОВ (главный редактор), Г. А. АФАНАСЬЕВА, Л. Ю. БУДАНЦЕВ,
Л. К. ГАБУНИЯ, Т. Н. ГОРБАЧИК, М. Ф. ИВАХНЕНКО, Д. Л. КАЛЬО,
А. Г. ПОНОМАРЕНКО, А. Ю. РОЗАНОВ (зам. главного редактора),
Л. П. ТАТАРИНОВ, А. Ф. БАННИКОВ (ответственный секретарь)

EDITORIAL BOARD:

I. S. BARSKOV (Editor-in-Chief), G. A. AFANASJEVA, L. Y. BUDANTSEV,
L. K. GABUNIA, T. N. GORBATCHIK, M. F. IVACHNENKO, D. L. KALJO,
A. G. PONOMARENKO, A. Yu. ROZANOV (Deputy Editor-in-Chief),
L. P. TATARINOV, A. F. BANNIKOV (Secretary)

Зав. редакцией Я. М. Кузьмина

Технический редактор *Т. Н. Смоляникова*

Сдано в набор 08.09.89	Подписано к печати 15.11.89	Т-18903	Формат бумаги 70×108 ^{1/16}
Высокая печать	Усл. печ. л. 12,6	Усл. кр.-отт. 20,2 тыс.	Уч.-изд. л. 15,6 Бум. л. 4,5
	Тираж 1515 экз.	Зак. 3432	Цена 1 р. 80 к.

Адрес редакции: 117868, Москва, В-321, ГСП-7, Профсоюзная ул., д. 123. ПИН АН СССР:
тел. 339-66-00

2-я типография издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 6