

**СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ:
КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2012**

ISBN 978-5-903825-23-3

Утверждено к печати Ученым советом Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН

СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ
И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2012. Российская академия наук,
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред.
А.Ю. Розанова, А.В. Лопатина, П.Ю. Пархаева. М.: ПИН РАН, 2012.
84 с. (22 илл., 6 таблиц, 5 фототаблиц).

В сборнике представлены статьи молодых палеонтологов, посвященные различным аспектам и методам современной палеонтологии – материалы VIII Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 3–5 октября 2011 г.).

ISBN 978-5-903825-23-3

Научный руководитель школы А.Ю. Розанов

Научный совет школы: А.С. Алексеев
И.С. Барсков
А.В. Лопатин
П.Ю. Пархаев
С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-23-3

© Коллектив авторов, 2012
© ПИН РАН, 2012
© А.А. Ермаков (обложка)

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. БОРИСЯКА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАФЕДРА ПАЛЕОНТОЛОГИИ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА
МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА им. М.В. ЛОМОНОСОВА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

СЕКЦИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

ПРОГРАММЫ ПРЕЗИДИУМА РАН:

«ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ И СТАНОВЛЕНИЯ БИОСФЕРЫ»,
«ЖИВАЯ ПРИРОДА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ»,
«ПОДДЕРЖКА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ»

ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ-ПАЛЕОНТОЛОГОВ

СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2012

VIII ВСЕРОССИЙСКАЯ ШКОЛА – 2011

Ответственные редакторы:
А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев



МОСКВА 2012

BORISSIAK PALEONTOLOGICAL INSTITUTE
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
DEPARTMENT OF PALEONTOLOGY OF THE GEOLOGICAL FACULTY,
MOSCOW STATE UNIVERSITY AFTER M.V. LOMONOSOV
PALEONTOLOGICAL SOCIETY
PALEONTOLOGICAL SECTION OF THE MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS (MOIP)
PROGRAMS OF THE PRESIDUM OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES:
«PROBLEMS OF LIFE ORIGIN AND BIOSPHERE FORMATION»,
«LIVING NATURE: MODERN STATE AND PROBLEMS OF DEVELOPMENT»,
«SUPPORT OF YOUNG SCIENTISTS»
ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC SCHOOL FOR YOUNG SCIENTISTS IN PALEONTOLOGY

MODERN PALEONTOLOGY: CLASSICAL AND NEW METHODS – 2012

EIGHTH ALL-RUSSIAN SCHOOL – 2011

Editors: A.Yu. Rozanov, A.V. Lopatin, P.Yu. Parkhaev

MOSCOW 2012



СОДЕРЖАНИЕ

<i>Предисловие</i>	7
<i>Н.В. Зеленков.</i> Кладистический анализ, эволюция и палеонтология	9
<i>М.Н. Уразаева, В.В. Силантьев.</i> Микроструктура раковин пермских неморских двустворчатых моллюсков рода <i>Palaeomutela</i> Amalitzky, 1891	26
<i>Л.В. Химченко, М.Н. Уразаева, В.В. Силантьев.</i> Микроструктура раковин неморских двустворчатых моллюсков рода <i>Concinella</i> Pogorevitsch in Betekhtina, 1966	32
<i>Д.С. Аристов.</i> Представители рода <i>Narkemina</i> Martynov (Insecta: Eoblattida: Snemidolestidae) из карбона Сибири	37
<i>А.Н. Волков.</i> Ископаемые жуки местонахождения Бабий Камень (пермь-триас Кузбасса)	49
<i>О.В. Рыжкова.</i> Клещи семейства <i>Enicosoridae</i> (Heteroptera, Leptopodomorpha) в нижнемеловых местонахождениях Монголии	55
<i>Е.А. Калякин.</i> Внутривидовая изменчивость морских ежей <i>Conulus matesovi</i> из верхнего мела Поволжья	60
<i>Д.В. Василенко, Р.А. Коростовский.</i> Местонахождение Урей в юрско-меловых толщах Забайкалья	65
<i>Д.В. Дуденков.</i> К истории северного оленя центра Европейской части России	75

CONTENTS

<i>Preface</i>	7
<i>N.V. Zelenkov</i> . Cladistic analysis, evolution and paleontology	9
<i>M.N. Urazaeva, V.V. Silantiev</i> . Shell microstructure of the Permian non-marine bivalves of the genus <i>Palaemutela</i> Amalitzky, 1891	26
<i>L.V. Khimchenko, M.N. Urazaeva, V.V. Silantiev</i> . Shell microstructure of the Permian non-marine bivalves of the genus <i>Concinella</i> Pogorevitsch in Betekhtina, 1966	32
<i>D.S. Aristov</i> . Members of genus <i>Narkemina</i> Martynov (Insecta; Eoblattida: Cnemidolestidae) from the Carboniferous of Siberia	37
<i>A.N. Volkov</i> . Fossil beetles from the Babiy Kamen' locality (Permian-Triassic of the Kuzbass)	49
<i>O.V. Ryzhkova</i> . Bugs of the family Enicocoridae (Hemiptera: Heteroptera: Leptopodomorpha) in the Lower Cretaceous localities of Mongolia	55
<i>E.A. Kalyakin</i> . Intraspecific variation of the sea urchins <i>Conulus matesovi</i> from the Upper Cretaceous of Volga Region	60
<i>D.V. Vassilenko, R.A. Korostovskii</i> . The Urey locality in the Jurassic – Cretaceous of Transbaikalia	65
<i>D.V. Dudenkov</i> . On the history of reindeer in the Central Part of European Russia	75

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сборник научных трудов молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2012» включает статьи, публикуемые по результатам работы Восьмой Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов.

Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» организована в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и проводится ежегодно с 2004 г. при участии Кафедры палеонтологии Геологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Московского отделения Палеонтологического общества, Секции палеонтологии Московского общества испытателей природы и при содействии программ Президиума РАН «Поддержка молодых ученых», «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» и «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Работа школы за предыдущие семь лет показала, что несмотря на определенные трудности с развитием фундаментальной науки в нашей стране, интерес к палеонтологии не ослабевает, и, что особенно важно для сохранения и дальнейшего развития этой уникальной области знаний, находящейся на стыке геологии и биологии, ежегодно к работе школ присоединяются все новые и новые молодые специалисты из различных городов и стран. На сегодняшний день Школа объединяет уже более 250 молодых участников из восьми государств (Азербайджан, Беларусь, Китай, Россия, США, Узбекистан, Украина, Франция), 34 городов (Архангельск, Баку, Благовещенск, Владивосток, Гавр, Дубна, Екатеринбург, Иркутск, Казань, Калуга, Киев, Луганск, Майкоп, Минск, Москва, Нанкин, Новокузнецк, Новосибирск, Нью-

Хейвен, Одесса, Омск, Пермь, Ростов-на-Дону, Санкт-Петербург, Саратов, Ставрополь, Сумы, Сыктывкар, Ташкент, Томск, Ундоры, Уфа, Чита, Шарыпово) и свыше 60 научных организаций.

Восьмая Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» проводилась 3–5 октября 2011 г. В работе школы приняли участие около 65 специалистов, среди которых молодые специалисты и студенты из России и Украины (Москва – 22 участника, Санкт-Петербург – 11, Иркутск – 8, Казань – 5, Саратов – 5, Владивосток – 3, Сыктывкар – 3, Луганск – 2, Архангельск – 1, Благовещенск – 1, Екатеринбург – 1, Киев – 1, Ростов-на-Дону – 1, Сумы – 1, Уфа – 1). Открыл конференцию научный руководитель школы академик А.Ю. Розанов (ПИН РАН). С лекционными докладами выступили ведущие российские ученые: д.б.н. Т.Б. Леонова (ПИН РАН, лекция «Морфогенез палеозойских аммоноидей»), член-корреспондент РАН А.В. Лопатин (ПИН РАН, лекция «Фоссилии и молекулы. Преодоление противоречий систематики млекопитающих»), д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН, лекция «Палеонтология и климат»), д.б.н. Д.Д. Соколов (МГУ, лекция «Современные представления о происхождении и ранней эволюции цветковых растений»), лауреат медали А.А. Борисяка «За развитие палеонтологии» член-корреспондент РАН Б.И. Чувашов (ИГГ УрО РАН, лекция «Раннепермская морская биота земного шара: провинциальные особенности, их палеоэкологическая интерпретация»). Молодые ученые сделали 38 устных и 9 стендовых докладов. Пять докладов отмечены дипломами Оргкомитета научной школы. В сборнике тезисов докладов конференции опубликованы 48 работ.

В настоящий сборник, подготовленный по материалам восьмой школы, вошли статьи, раз-

вивающие тематику докладов молодых специалистов: М.Н. Уразаевой, В.В. Силантьева (Казанский (Приволжский) федеральный университет) «Микроструктура раковин пермских неморских двустворчатых моллюсков рода *Palaeomutela Amalitzky*, 1891 и ее зависимость от степени сохранности материала», Л.В. Химченко, М.Н. Уразаевой, В.В. Силантьева (Казанский (Приволжский) федеральный университет) «Ассоциации неморских двустворчатых моллюсков из терминальных отложений вятского яруса (пермь)» Восточно-Европейской платформы, А.Н. Волкова (ПИН РАН) «Ископаемые жуки из местонахождения Бабий Камень (пермь-триас Кемеровская область)», О.В. Рыжковой (ПИН

РАН) «Новые данные о мезозойских клопах рода *Mesolygaus* (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Episcoridae)», Е.А. Калякина (Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского) «Внутривидовая изменчивость позднемеловых морских ежей *Conulus matesovi* в Поволжье». Кроме того в сборник включены статьи молодых ученых-палеонтологов Д.С. Аристова (ПИН РАН), Д.В. Василенко (ПИН РАН), Д.В. Дуденкова (Владими́ро-Сузда́льский музей-заповедник), Н.В. Зеленкова (ПИН РАН) и Р.А. Коростовского (Читинский государственный университет), ранее участвовавших в научных школах и продолжающих работу в выбранных направлениях.

А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев

КЛАДИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ, ЭВОЛЮЦИЯ И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

© 2012 г. Н.В. Зеленков

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

Общее признание филогенетической систематики (кладистики) связано с ее кажущейся объективностью и адекватностью отражения эволюции в системах, построенных на основании генеалогии. Однако строго монофилетические группы, включающие представителей различного эволюционного уровня, зачастую не имеют собственной истории, и поэтому кладистическая систематика способствует созданию таксонов со смешанной историей, которые не могут считаться естественными объектами. Напротив, парафилетические группы, не приемлемые с позиций кладистики, могут иметь свою собственную эволюционную историю, информация о которой в кладистической системе теряется. Информация о предке не только не заложена в концептуальной основе кладограммы, но и может быть существенно искажена. Поскольку среди ископаемых групп организмов наибольшее распространение имеют парафилетические таксоны, именно палеонтологи, использующие кладистическую методологию, вынуждены чаще всего игнорировать эволюционное содержание биоразнообразия при построении классификаций. В результате этого система перестает служить накоплению знаний об эволюции, а ископаемые организмы перестают играть роль в ее познании.

У всех нас должно быть искреннее желание узнать, почему олуши откладывают только одно яйцо, хотя могли бы два, а не воспользоваться этим фактом как поводом для дебатов.

Р. Докинз

Отсутствие в ископаемом состоянии множества переходных форм между современными организмами представлялось Ч. Дарвину наиболее очевидным и серьезным возражением против теории происхождения видов путем естественного отбора (Дарвин, 2009). Это указывает на то большое значение, которое придавал Дарвин ископаемым, а также объясняет новую и весьма значительную роль, которую играли вымершие организмы в глазах биологов после публикации *Происхождения видов* (напр., Patterson, 1981; Forey, 2004). Хотя ископаемые и до Дарвина классифицировались вместе с современными живот-

ными, после публикации *Происхождения видов* выявление родственных отношений между отдельными ископаемыми, а также между ними и рецентными группами животных стало необходимым условием эволюционной интерпретации биоразнообразия, а сама биологическая эволюция начала рассматриваться, в первую очередь, как филогения организмов.

Первоначально ископаемые организмы исследовались на предмет выявления отношений типа предок-потомок (подобный принцип был положен и в основу единственного филогенетического дерева, изображенного самим Дарвином – Dayrat,

2005); такая практика имела широкое распространение вплоть до второй половины XX в. (Patterson, 1981; Forey, 2004), но уже в конце XIX в. Л. Долло, изучая двоякодышащих рыб, пришел к выводу, что ни один из известных ископаемых и рецентных таксонов не может рассматриваться в качестве предка какого-либо другого (Nelson, 2004). Независимо от работы Долло, подобный подход получил дальнейшее развитие в т. н. филогенетической систематике (кладистике), нацеленной, в отличие от классических эволюционных исследований, не на восстановление отношений типа предок-потомок, а на поиск сестринских групп.

В отличие от эволюционной систематики, господствовавшей до 60-х гг. XX в. и признававшей, что классификация может или даже должна отличаться от генеалогии (напр., Bock, 1977), современная филогенетическая систематика, основы которой были заложены В. Хеннигом (Hennig, 1966), требует, чтобы система была точным отражением генеалогии (выраженной в иерархии сестринских групп). Наглядной иллюстрацией точки зрения, разделяемой сегодня подавляющим большинством биологов, может служить следующее высказывание Дж. Фэрриса: «Чтобы сделать это [отделить систематику от филогении], ... нужно показать, почему Дарвин был не прав, заключая, что лучшее объяснение иерархии живой природы – видообразование и происхождение таксонов путем преобразований, а также почему оба, Дарвин и Хенниг, были не правы, заключая из этого, что естественная система должна быть генеалогической... (Farris, 2000, с. 428)».

Обычно применяемый (особенно в англоязычной литературе) термин «филогенетическая систематика» для обозначения хенниговской методологии не удобен, поскольку последняя подразумевает вполне конкретный способ построения системы, адекватной филогенезу. Более верно будет называть такую систематику кладистической (см. также Несов, 1989; Павлинов, 1990). В.-Е. Райф (Reif, 2009) использует новый термин «филосистематика» для исследовательской программы, согласно которой процедура по определению положения биологического объекта в естественной классификации должна быть тождественна процедуре помещения данного объекта на филогенетическое дерево.

В настоящее время филогенетический анализ, основанный на кладистической методологии, подавляющему большинству исследователей представляется фактически единственным возможным способом изучения филогенеза, а, следовательно, и всей биологической эволюции в целом. Пожалуй, только в ботанике кладистика

рассматривается как альтернатива эволюционной таксономии (напр., Grant, 2003; Nordal, Stedje, 2005). Применительно же к зоологии и палеозоологии, практически любое заключение об эволюции принимается международным научным сообществом только в том случае, если оно выводится на основании результатов филогенетического (кладистического) анализа. Лишь немногие авторы отмечают, что кладограмма недостаточна для реконструкции эволюции признаков и тестирования эволюционных законов и гипотез (напр.: Frumhoff, Reeve, 1994; Cunningham, 1999). При этом, как неоднократно отмечалось (напр., Livezey, 2011), существует пробел между исследователями, занимающимися теорией филогенетических исследований и биологами (а также палеонтологами), вынужденными применять доступные методики в своей работе. В результате этого многие особенности современной кладистической методологии, критикуемые (или, чаще, критиковавшиеся в период становления парадигмы: Bock, 1974, 1977, 1981; Van Valen, 1978; Beatty, 1982; Brothers, 1985 и др.), не учитываются исследователями, практикующими кладистику для построения классификации и изучения эволюции. В частности, принятие т.н. «эволюционной концепции» вида (Wiley, 1981) позволяет рассматривать кладограмму как филогению (см. O'Keefe, Sander, 1999), что противоречит основам кладистической методологии и приводит к чудовищным последствиям в систематике.

Критические публикации в адрес современной филогенетики, хотя и довольно многочисленные, в основном касаются или философских оснований методологии в целом (напр., Песенко, 1989, 1991; Bock, 2004; Rieppel, 2004; Vogt, 2008; Zander, 2011), или ее отдельных принципов (например, принципа «всеобщего свидетельства»: Nelson, 2004; Rieppel, 2009). Критика также часто оказывается направлена против отдельных звеньев в цепи реконструкции филогении: так, например, часто считается, что современный кладизм страдает от недостаточного анализа морфологических признаков (Татаринов, 1984; Rieppel, Kearney, 2002; Wägele, 2004; Sereno, 2007, 2009; Kukalová-Peck, 2008; Assis, 2009; Winther, 2009; Mooi, Gill, 2010; Vogt et al., 2010). Особое место занимают также подходы, критикующие кладистику за неверное или упрощенное толкование ею эволюционного процесса (напр., Расницын, 1988; Hörandl, 2006, 2007; Rasnitsyn, 2006). Также многочисленны работы, посвященные «техническим» проблемам собственно кладистического анализа (напр., Nelson, Platnick, 1981; Павлинов, 1990; Scotland, 1992, 2000; Nixon, Carpenter, 1993; Nelson, 2004;

Wägele, 2004). В свою очередь нам представляется необходимым обратить внимание на тот факт, что кладистическая классификация может быть вполне пригодной для иерархического описания современного разнообразия организмов (см. Van Valen, 1978; Reif, 2009), но способна критическим образом исказить эволюционную информацию при включении в систему ископаемых таксонов. Проблемы вертикальной классификации одновременно современных и ископаемых организмов обсуждались еще на заре становления современных подходов к систематике (напр., Bigelow, 1961). Однако большинство авторов, высказывавшихся против использования филогении в создании классификации (напр., Любичев, 1923; Мейен, 1988; Bigelow, 1961), тем не менее считали филогенетический подход эволюционным. Основная же задача настоящей статьи – обратить особое внимание палеонтологов на незволюционность кладистического метода и, соответственно, филогенетической классификации, построенной с его помощью (см. также Кнох, 1998; Alexander, 2006; Hörandl, 2007, 2010; Zander, 2007, 2011). Проблема филогенетической классификации тесно связана с проблемой филогенетической номенклатуры – данной теме посвящено множество публикаций, и мы не будем останавливаться на этой проблеме (см. Benton, 2000; Brummitt, 2002; Fitzhugh, 2008). Не поддерживая эволюционность кладистической классификации, мы постараемся показать, что системы, построенные на генеалогии с применением методов кладистики, не могут считаться естественными и, что особенно важно, могут иметь только ограниченное применение в палеонтологии.

В настоящей работе не разбираются подробно принципы кладистической методологии – читатель найдет исчерпывающую информацию по этому вопросу в ряде специальных публикаций (напр., Павлинов, 1990, 1998, 2005; Kitching et al., 1998; Williams, Ebach, 2008).

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРЕЗУМПЦИИ В КЛАДИСТИКЕ

Кладистика по определению оперирует только сестринскими группами, и поэтому разрабатываемые ею филогенетические деревья не содержат информации об отношениях типа предок-потомок (подробнее см. ниже). В связи с этим, возникает вопрос – существует ли у кладистической методологии эволюционная основа? Спор по этому вопросу был начат более тридцати лет назад (напр., Gaffney, 1979; Platnick, 1979; Bock, 1981; Nelson, Platnick, 1981; Patterson, 1982) и, очевидно, не закончен до сих пор (напр., Kluge, 1997; Павлинов, 1998; Brower, 2000; Hörandl, 2007).

Основу кладистической методологии составляет парсимониальный анализ (согласно принципу экономии, из возможных вариантов филогенетических деревьев выбирается наиболее экономное, т.е. содержащее наименьшее количество эволюционных изменений признаков¹). Оппоненты кладистики часто указывают, что эволюция зачастую расточительна, и поэтому принцип экономии не может быть ведущим критерием в выборе филогенетического дерева. Однако кладисты уверены, что презумпции об эволюции не учитываются в парсимониальном анализе (напр., Platnick, 1979; Kitching et al., 1998; Brower, 2000). Наличие факта, противоречащего теории, означает, что либо наблюдение сделано неверно, либо теория не верна. Ошибочные наблюдения в филогенетике – это гомоплазии, т.е. сходства, приобретенные организмами независимо (в результате параллелизмов, эволюционных реверсий или конвергенций) и поэтому не указывающие на родство. Руководствуясь принципом экономии, филогенетик выбирает ту филогенетическую гипотезу, в которой оказывается меньше ошибочных наблюдений (гомоплазий), и больше сходства, унаследованного от общего предка (т.н. синапоморфного). Грубо говоря, наблюдая два сходных организма, исследователь предполагает, пока не доказано обратное, что их сходство является следствием близкого родства. Парсимониальный анализ, таким образом, основан на минимизации неверных наблюдений и не включает предпосылки о том, насколько параллелизмы и конвергенции распространены в природе (Farris, 1983).

Как справедливо отметил А.Я. Павлинов (1998), раз принцип экономии не предполагает натурального соответствия, то и филогенетические деревья, построенные с применением этого принципа, могут не иметь ничего общего с реальными филогениями. В определенной степени это так и есть: ведь чем родственнее группы, тем, с одной стороны, большее число сходств между ними является унаследованным, но одновременно и тем более вероятно, что в этих группах могли возникнуть параллельные эволюционные преобразования (Cain, 1982), которые не могут быть распознаны парсимониальным анализом.

А. Клюге (Kluge, 1997; см. также Wiley, 1975) отмечает, что дарвиновская эволюция в самом

¹ Методы наибольшего правдоподобия, широко применяемые в молекулярной кладистике, включают ту или иную модель эволюции признаков, и в этом смысле могут быть не экономны. Однако выбор между возможными филогенетическими деревьями, построенными с помощью отдельно взятой эволюционной модели, опять же основывается на принципе экономии.

общем виде представляет собой теоретическую основу, без которой кладистические гипотезы не могут быть выдвинуты. При этом используемый кладистикой принцип выделения групп на основании синапоморфного сходства (в противовес «фенетическому» подходу) также подразумевает необходимость некоторого априорного знания о полярности признаков, т. е. основан на предположениях об эволюции (напр., Farris, 1986). В ответ на это Э. Броуэр (Brower, 2000) утверждает, что выявленные сходства и различия между организмами (но не эволюция) суть единственное онтологическое обоснование конструирования кладограмм и выявления таксономических единиц. При этом иерархия рассматривается как эпистомологическая аксиома – неподтверждаемый, но полезный критерий упорядочивания данных (Brower, 2000). **Иерархическая структура** кладистической гипотезы, таким образом, по мнению Броуэра, поддерживается не наличием продвинутых признаков, а экономным распределением переходов между их различными состояниями (см. выше). Нужно заметить, однако, что подобное распределение в современном филогенетическом анализе в конечном счете всегда задается только внешней группой, выбор которой сам по себе представляет эволюционное допущение². При этом нужно иметь в виду, что единой иерархии, к которой часто апеллируют кладисты (Platnick, 1979 и др.), в природе не существует (см. подробнее: Кнох, 1998). Остальные указанные Броуэром особенности кладистического анализа, действительно, независимы от презумпций об эволюции. Здесь, однако, уместно привести высказывание Хеннига, указывавшего, что само «определение концепции филогенетической систематики основано на том факте, что воспроизведение... обычно имеет место только в рамках ограниченных репродуктивных сообществ, генетически изолированных друг от друга», и далее: «Все виды... происходят в результате разделения предшествующих гомогенных репродуктивных сообществ» (Hennig, 1965). Очевидно, таким образом, что

принцип строгой монофилии, постулируемый филогенетической систематикой, отражает представления об ограниченных репродуктивных сообществах как естественных биологических объектах (таксонах в системе понятий СТЭ или «операциональных таксономических единицах» в современной филогенетике), а принцип дихотомического формообразования следует из аллопатрической модели видообразования (см. также Rasnitsyn, 2006). Оба принципа используются и в современной кладистике; если и не в виде предположений об эволюции при сборе и анализе данных (в этом мы согласны с Броуэром: – Brower, 2000), то, по крайней мере, они однозначно заложены в схеме предоставления полученных результатов. Как классическая хенниговская методология, так и современная филогенетика не могут представить полученные данные иначе, чем в свете двух вышеуказанных презумпций. Поэтому несомненно, что значительную роль в успехе кладистической систематики сыграло ее соответствие синтетической теории эволюции (СТЭ), набиравшей популярность в середине XX в. (см. противоположное мнение в работах: Platnick, 1979; Szalay, Bock, 1991). На связь кладизма с СТЭ редко обращают внимание (напр., Rasnitsyn, 2006) – очевидно, ввиду того, что многие приверженцы СТЭ, в том числе, Э. Майр (Mayr, 1974, 1982; Mayr, Bock, 2002), были противниками кладистики.

В связи с вышесказанным важно сделать замечание об иерархии признаков, якобы наблюдаемой в природе и на основе которой строятся кладограммы, вне каких-либо предпосылок об эволюции. Плэтник (Platnick, 1979), а вслед за ним и большинство современных филогенетиков, утверждает, что выделение таксона возможно только на основании менее общего состояния признака. Например, тетраподы выделяются на основании наличия лап – данный признак сам по себе представляет менее общее состояние для признака «наличие конечностей» (Platnick, 1979, с. 544). Данное наблюдение, по Плэтнику, якобы независимо от эволюционных презумпций. Однако это не так. Очевидно, что для того, чтобы знать, что признак «наличие лап» является менее общим состоянием признака «наличие конечностей», мы должны иметь представления о трансформационной серии – о чем писал еще Хенниг (Hennig, 1966). Если у нас нет гипотез о трансформационной серии, то как мы узнаем, что плавники превратились в лапы, а не наоборот? Трансформационная серия может быть выведена на основании различных предпосылок, но все они – предпосылки об эволюции, в которых заложены априорные представления о том, как

² Современные компьютерные программы строят первоначальное филогенетическое древо без использования внешней группы, что подразумевает отсутствие априорных суждений об эволюции. Тем не менее, конечные деревья, используемые для построения суждений об эволюции, практически всегда подразумевают поляризацию признаков на основании включения внешней группы. Броуэр (Brower, 2000) отмечает, что деревья без внешней группы, таким образом, должны представлять собой сущность кладистики. Подобный подход, однако, означает расставание с Хенниговским методом; и современная кладистика в таком случае есть только современная версия численной (фенетической) систематики (напр., Wägele, 2004; Williams, Ebach, 2009).

протекал эволюционный процесс. Таким образом, ввиду того, что предпосылки об эволюции лежат в основе представления результатов³, кладистическая классификация (а также филогенетическая схема), представляющая собой исторический «нарратив», не может использоваться для тестирования по сути лежащих в ее основе более универсальных гипотез об эволюции (см. также: Bock, 1981; Szalay, Bock, 1991; Zander, 2011).

МОНОФИЛИЯ И ПАРАФИЛИЯ

Пожалуй, важнейшее требование (напр., Holmes, 1980; Farris, 1986), предъявляемое кладистической систематикой к классификации, заключается в неприемлемости парафилетических групп, т. е. групп, включающих не всех потомков общего предка. Удаление из системы позвоночных животных традиционных парафилетических групп высокого ранга (например, «насекомоядных» из млекопитающих, «веслоногих» и «ракшеобразных» из птиц), действительно, нужно считать прогрессом систематики XX в., ставшим возможным благодаря внедрению кладистической методологии. Эволюционная систематика (Симпсон, 2006; Bock, 1977; Mayr, 1982) оправдывает выделение парафилетических групп как таксономических единиц по двум причинам: во-первых, парафилетический таксон, такой как Reptilia, отражает степень эволюционной дивергенции (указывая на отличия, скажем, от птиц), и во-вторых, многие парафилетические группы удобны для рассмотрения в качестве предков более продвинутых таксонов (Kitching et al., 1998). Кладистика же утверждает, что признание парафилетических групп способствует потере кладистической информации – не все рыбы оказываются близкородственными, некоторые из рыб более родственны тетраподам. При этом отсутствие у парафилетической группы синапоморфий, с точки зрения кладистики, не позволяет выявить такую группу – ведь получается, что парафилетическая группа выделяется по признакам, которых у ее членов нет (напр., Platnick, 1979; Kitching et al., 1998; Williams, Ebach, 2008a)⁴.

³Фэррис (Farris, 1983) указывает на ряд других презумпций об эволюции, используемых в парсимониальном анализе: возможность обратной эволюции, непостоянство темпов эволюции, несоответствие эволюции отдельных признаков единократным стохастическим процессам.

⁴Кладистическая методология не позволяет рассматривать надвидовые таксоны в качестве предков других надвидовых таксонов (напр., Engelmann, Wiley, 1977; Wiley, 1981; Eldredge, Crascraft, 1980). Однако нужно иметь в виду, что именно по отношению к видам принцип монофилии применим еще в меньшей степени (Willman, 1983; Rieppel, 2010). Тем не менее очевидно, что предковый вид не обязательно идентичен своим потомкам (Клох, 1998, с. 11).

Отметим, что это широко распространенное мнение ошибочно. По-видимому, данная точка зрения берет начало из работы Плэтника (Platnick, 1979), в которой кладограмма (!) трех таксонов, не отличающихся морфологически, изображена как прямая линия (Platnick, 1979, fig. 2). На самом деле кладограмма, построенная для трех таксонов, не имеющих отличий, будет иметь вид неразрешимой трихотомии, что само по себе иллюстрирует то обстоятельство, что кладистический метод сам по себе не позволяет уменьшать число таксонов (т. е. синонимизировать таксоны), если мы заранее не знаем их границ (см. ниже). Выделение любой парафилетической группы основано не на отсутствии признаков, а на комбинации присутствующих и отсутствующих черт. Вполне очевидно, что даже выделение множества математических объектов возможно на основе комбинации признаков. Отсутствие у объекта какого-либо атрибута говорит не меньше о его свойствах, чем его присутствие. Учитывая уникальность эволюционной истории организмов (Zherikhin, 1999), очевидно, что отсутствие признаков несет большую информацию, чем отсутствие того или иного атрибута у математического объекта. В качестве примера приведем примитивных меловых птиц *Jeholornis*, во многом сходных с *Archaeopteryx* и сохранивших, в частности, длинный хвост из многих позвонков. Заявить, что мы не можем распознать данную группу лишь потому, что у них нет оформленного птичьего тела (т. е., что они не входят в состав клады *Ornithothoraces*, характеризующейся укороченным хвостом и более консолидированным туловищем), означает полностью проигнорировать эволюционную информацию. Уникальность этих созданий состоит именно в сохранении длинного костного хвоста, что, несомненно, отражает их морфофункциональную специфику. Редукция хвоста известна у более древних тетрапод, чем *Jeholornis*, и поэтому его сохранение нельзя рассматривать только как отсутствие продвинутого признака – хвост не укоротился лишь потому, что был неотъемлемой функциональной частью локомоторной системы этих птиц. Кладистика утверждает, что при отсутствии продвинутых черт мы не можем установить, к какой филогенетической линии принадлежат члены парафилетической группы. Хотя это и так, но, как будет показано ниже, это может быть невозможно даже в случае, когда кладистические отношения оказываются разрешенными.

Несомненно, что при признании парафилетических групп кладистическая информация теряется. Однако строго уподобляя систему кладо-

грамме, мы зачастую получаем классификацию, лишённую эволюционного содержания. То, что кладограмма не обязательно является отражением филогении – довольно тривиальное положение (напр., Szalay, 1977; Felsenstein, 1978; Van Valen, 1978; Eldredge, Cracraft, 1980; Nelson, Platnick, 1981; Wiley, 1981; Patterson, 1982; Песенко, 1989; Kitching et al., 1998; Walsh, 1998). Однако в связи с данным фактом обычно отмечается, что кладограмма не содержит информации об отношениях типа предок-потомок, суждения о которых по своей сути спекулятивны (но см. ниже), в отличие от объективной иерархии, якобы «присущей» живой природе и отражаемой на кладограмме (напр., Brower, 2000; Williams, Ebach, 2008). Тем не менее важно, что кладограммы не только не учитывают часть эволюционной информации (что само по себе не представляет проблемы), но также могут ее существенно исказить (см. ниже, а также Hörandl, 2006, 2007, 2010). При этом основная проблема состоит в том, что нет такого статистического показателя, на основании которого можно было бы выявить подобное несоответствие полученной топологии кладограммы реальному ходу эволюции. На эту особенность кладограмм в настоящее время практически не обращают внимания, в результате чего кладограмма для современного палеонтолога служит единственным доступным инструментом познания эволюции. В частности, Л. Уитмер (Witmer, 1995) предложил использовать кладистические отношения между современными и ископаемыми таксонами для реконструкции мягких тканей вымерших организмов – подход, ныне крайне широко распространенный.

Веским обоснованием неприемлемости парафилиетических таксонов служит представление о том, что *только монофилиетическая группа имеет свою историю* и поэтому обладает очевидным преимуществом перед всяческими другими группами (Patterson, 1982). Таким образом, только монофилиетические группы представляют собой биологические сущности (естественные группы – Hennig, 1966; Griffiths, 1974; Wiley, 1981; Kitching et al., 1998; Cantino, de Queiroz, 2010), подлежащие классифицированию. Очевидно, что именно представления о монофилиетических группах как природных сущностях, обладающих собственной историей, и обусловили успех филогенетической систематики. Здесь необходимо заметить, что возможны разные определения и толкования монофилиетической группы (Walsh, 1998); мы в дальнейшем отталкиваемся от кладистического определения, имеющего широчайшее использование

в настоящее время (напр., Kitching et al., 1998) и основанное на топологии кладограмм.

При рассмотрении процесса филогенеза в исторической перспективе становится очевидным, что кажущееся справедливым утверждение о том, что только монофилиетические группы имеют свою историю, оказывается ложным. Рассмотрим гипотетический пример. Предположим, что виды A_1 - A_4 (рис. 1, а) представляют собой монофилиетическую группу (таксон А), иерархия таксонов внутри которой задается иерархией синапоморфий, т. е. отражает реальную последовательность кладогенетических событий, приведших к формированию таксона А. Предположим, что в исторической перспективе один из видов этого таксона (в нашем примере A_2) дает начало новым видам A_5 и B_1 , при этом B_1 положит начало адаптивной радиации нового таксона Б, морфологически отличного от А (рис. 1, б). Что получается в результате подобного эволюционного события (см. также Zherikhin, 1999; Vasilyeva, Stephenson, 2008; Hörandl, 2006)? В соответствии с требованиями кладистики (т. н. эволюционной концепцией вида) предковый таксон А перестает существовать: он оказывается разбит на таксон А1, включающий A_1 - A_5 и B_1 , таксон А2, включающий A_3 - A_5 и B_1 , и таксон А3, включающий A_3 и A_4 (рис. 1, б). Кладистика не признает парафилиетический таксон А при исключении из него таксона Б. Тем не менее, представляется важным, что таксон А может являть собой объективную биологическую реальность и может иметь собственную историю, равно как и таксон Б. Если морфологическое преобразование, связанное с появлением таксона Б, обусловило освоение им новой экологической ниши (рис. 1, в), то вся дальнейшая эволюция Б и морфологические преобразования у его потомков не повлияют на историю таксона А, который сохранит свою предковую адаптацию и будет иметь свою собственную историю; теоретически, он может дать начало еще одному таксону. Также, например, отсутствие эволюционного новшества, характеризующего Б, может стать причиной вымирания таксона А. Совершенно иная история будет у таксона Б, обладающего собственной адаптацией и появившегося в результате адаптивной радиации вида B_1 . Очевидно, что никакой отдельной истории не может быть у таксона А2, несмотря на то, что этот таксон абсолютно корректен генеалогически и отвечает всем требованиям монофилиетического таксона в кладистической парадигме.

Очевидно, что в современном разнообразии организмов следует ожидать преобладания монофилиетических таксонов (терминальных групп).

Причиной относительной редкости очевидных парафилетических таксонов, вероятно, можно считать конкуренцию между потомками и представителями предковой группы (о чем писал еще Дарвин). Вытеснение промежуточных форм более специализированными как раз и должно приводить к наблюдаемым в современном биоразнообразии хиатусам между таксонами. Данный взгляд, очевидно, не справедлив по отношению к таксонам самого высшего ранга, таким как тип (напр., Gould, 1989), но в данном случае исключение, видимо, только подтверждает правило, поскольку конкуренция между сильно дивергировавшими таксонами в большинстве случаев сводится к минимуму. Современное биоразнообразие животных, таким образом, может быть вполне успешно охарактеризовано монофилетическими группами (Reif, 2009), и подобная классификация, в целом, будет эволюционной. Но как только современные (или аналогичные ископаемые) монофилетические таксоны дают потомков, то становятся парафилетическими, а, следовательно, должны быть исключены из классификации. Поэтому монофилетической будет только та группа, которая не эволюционирует (Van Valen, 1978; Несов, 1989; Песенко, 1991; Brummit, 2002; Mayr, Bock, 2002; Hörandl, 2006, 2007; Rasnitsyn, 2006; Zander, 2007). В связи с этим очевидно, что число парафилетических групп по мере «опускания» вглубь палеонтологической летописи будет расти. Применение кладистических методов в данном случае ничего не дает для понимания эволюции и никаким образом не отражает ее. Отдавая приоритет монофилетическим таксонам (таксон А3 в приведенном выше примере) в ущерб парафилетическим (таксон А) кладистическая методология при анализе ископаемых групп способствует созданию *таксонов со смешанной историей*. В этом смысле неестественность строго генеалогической (филогенетической) классификации кажется очевидной.

Сторонники кладистики могут оспорить вышеприведенное заключение тем, что высшие таксоны (к которым могут быть отнесены группировки видов А и Б) субъективны. Однако в данном вопросе мы согласны с М. Бентоном (Benton, 2000) в том, что реальность (а, следовательно и объективность) надвидовых таксонов состоит в том, что они включают одни виды, но не другие. Это заключение уязвимо для критики и поэтому требует специального пояснения. Л. Вэн Вэйлен (Van Valen, 1978; см. также Brothers, 1985), сходным образом отстаивавший возможность применения парафилетических групп, отмечал, что фрагменты клад, обособленные от других уни-

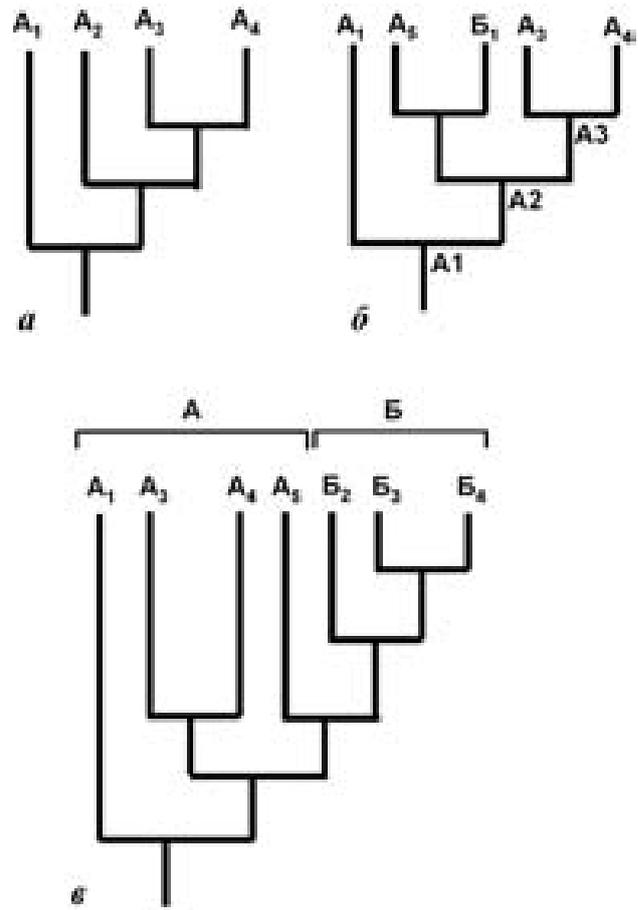


Рис. 1. Преобразование топологии кладограммы при последовательном кладистическом анализе эволюирующей группы, иллюстрирующее создание объектов со смешанной историей: *a* – кладограмма, иллюстрирующая монофилетическую группу, взаимное филогенетическое положение членов которой задается иерархией последовательно возникавших синапоморфий; *b* – та же кладограмма, но после видообразования, в результате которого таксон A_2 разделится на A_5 и B_1 ; *c* – кладограмма, иллюстрирующая дальнейшую эволюцию таксона B_1 , освоившего новую экологическую нишу. Адаптивная радиация предкового таксона B_1 привела к появлению таксонов B_2 , B_3 и B_4 . Обозначения: A_{1-5} , B_{1-4} – гипотетические таксоны; $A1$ – $A3$ – клады (монофилетические группы).

кальными адаптациями, существуют в природе, а не создаются нами («адаптивно равномерные группы существуют в природе даже в отсутствии таксономиста»). Однако в таком случае для операционального выделения таксона требуется, чтобы его адаптивные границы можно было установить. В ряде случаев это может быть так (например, черепахи среди рептилий, пингвины среди птиц). Но очевидно, что для многих таксонов четких адаптивных границ нет (что отмечает и сам Вэн Вэйлен). Кладистика, в отличие от эволюционной систематики, решает эту проблему, заключая, что мы не знаем, что есть таксон заранее, и познаем его только через филогению

(кладограмму). Однако поскольку у надвидовых таксонов А и Б в вышеприведенном примере есть собственные истории, их эволюционная (а, значит, и биологическая) объективность очевидна (см. также Brothers, 1985).

Видение высших таксонов как субъективных группировок полностью соответствует СТЭ, в рамках которой не существует разграничения между макро- и микроэволюцией. Тем не менее, многие современные исследователи склонны проводить качественную грань между этими процессами. Примечателен анализ морфологического разнообразия ископаемых групп, проведенный П. Вагнером (Wagner, 2000), и показавший, что признаки, характеризующие ту или иную кладу, в общем случае, не накапливаются по мере эволюции, а возникают уже в начальный период формирования клад. Результаты изучения современного разнообразия также неоднократно приводили к выводу о том, что интенсивное формообразование – обычное явление в период становления клад (Rabosky, Lovette, 2008). Так, например, недавно Э. Дерриберри с коллегами (Derryberry et al., 2011) заключил, что в истории таксономически богатого и морфологически разнообразного семейства кричащих воробьиных птиц Furnariidae, скорее всего, был этап взрывной диверсификации, а вся дальнейшая эволюция происходила с минимальными морфологическими изменениями (при этом, примечательно, что интенсивность кладогенеза не ослабевала со временем).

Эволюция внутри групп приводит к тому, что в базальной части кладограмм оказывается множество длинных ветвей («гребенок») при относительной редкости монофилетических групп. Примеров подобного рода можно привести множество. Зачастую именно такие группировки примитивных таксонов представляют собой парафилетические группы, выделяемые эволюционной (некладогической) систематикой. В частности, морфологическая филогения уток (Worthy, 2009) демонстрирует парафилию нырков (*Aythya*), если исключить из них крохалиных (*Mergini*). Устранение парафилетического таксона *Aythya* (рис. 2), необходимое с позиций кладогической методологии, противоречит здравому смыслу, и подобное действие, несомненно, лишено эволюционного содержания – *Aythya* представляют собой род уток, характеризующийся сходной морфологией и адаптациями и имеющий свою эволюционную историю. Причиной наблюдаемой частоты парафилетических групп в основаниях филогений может служить потеря синапоморфий (т. е. преобразование их в синапоморфии более инклюзивного таксона) предковой

монофилетической группой при формировании эволюционно продвинутых потомков.

Все вышесказанное справедливо только в том случае, когда удастся установить реальную иерархию монофилетических групп. Однако очевидно, что в ряде случаев кладогическая методология может препятствовать этому. В результате различных ошибок метода монофилетические и парафилетические группы довольно легко могут взаимозаменяться на кладограмме – данный эффект, насколько нам известно, ранее специально не обсуждался критиками кладогизма. Так, например, интересно проследить формирование монофилетической группы из примитивных членов клад. Рассмотрим вышеприведенный пример с таксонами А и Б. Вполне вероятно, что в процессе эволюции у членов таксона Б могут сформироваться новые апоморфии, а вымирание эволюционно примитивных членов таксона Б приведет к тому, что синапоморфии, ранее определявшие иерархию внутри таксона А, перестанут влиять на иерархическую структуру таксона Б. Например, иерархия видов таксона А может задаваться прогрессирующим строением челюстного аппарата, позволяющим терминальным таксонам А3 и А4 занимать новые экологические ниши. При формировании таксона Б челюстной аппарат преобразовался таким образом, что определить точную позицию таксона Б в иерархии видов таксона А окажется невозможным. В данном случае сходство, характеризующее предковый таксон А, превратится из симплезиоморфного в синапоморфное, в результате чего таксоны А1, А2, А3 и А4 объединятся в монофилетическую группу А, сестринскую к таксону Б. Возможно, что случаи, подобные этому, весьма распространены, в результате чего многие истинно парафилетические (с точки зрения генеалогии) группы рассматриваются как монофилетические, приводя к частичной согласованности между классическими эволюционными и кладогическими классификациями.

КОНЦЕПЦИЯ ПРЕДКА

Ядро теории эволюции составляют представления о преобразовании одних видов в другие. В связи с этим концепция предкового таксона представляется одной из наиболее существенных составляющих эволюционной биологии. Очевидно, что предков на уровне вида (если принять «эволюционную» концепцию) в современном разнообразии нет. Однако нельзя сомневаться в том, что в ископаемом состоянии существует вероятность (и, возможно, очень большая) найти истинно предковые формы. Например, нет никаких оснований сомневаться, что богатая плиоцен-плейстоценовая

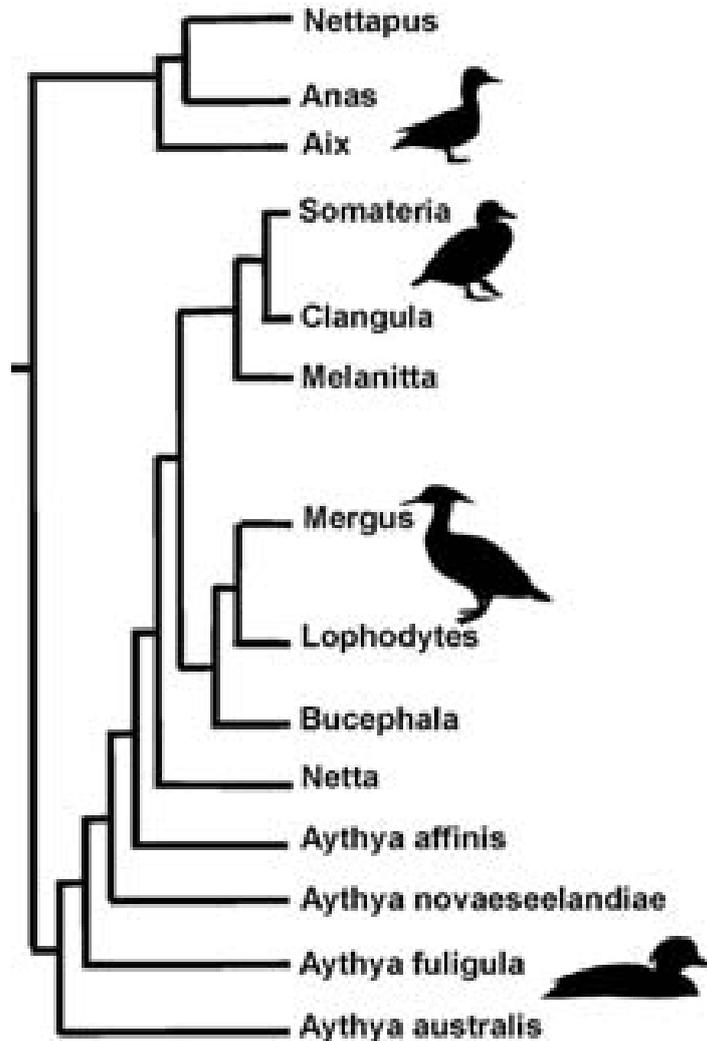


Рис. 2. Кладограмма, иллюстрирующая предполагаемые филогенетические отношения утиных (Aves: Anatidae) на основе анализа морфологических признаков (по: Worthy, 2009, с изменениями).

палеонтологическая летопись мелких млекопитающих наглядно демонстрирует эволюцию в отдельных филетических линиях. При этом массовость имеющегося палеонтологического материала позволяет проследить, как происходит возникновение и закрепление в популяциях новых морфологических признаков (Агаджанян, 2009). Предполагать при этом, что ни одна из известных популяций или видов не является предком какой-либо другой, попросту неэкономно (подробнее о возможности получения информации о предках на основании палеонтологической летописи см.: Gingerich, 1985; Wagner, 1995; Foote, 1996; Foote, Sepkoski, 1999; Fox et al., 1999; O'Keefe, Sander, 1999 и др.).

Разумеется, что для того, чтобы показать, что два таксона связаны взаимоотношениями типа

предок-потомок, нужно продемонстрировать, что в будущем никогда не будет открыт таксон, еще более подходящий на роль предка (Мейен, 1988). Принципиально это невозможно, однако в хорошо изученных группах организмов заключение о том, что некий таксон представляет собой предка другого таксона (см. Wiley, 1981, с. 106), нужно рассматривать как научную гипотезу, которая не может быть верифицирована, но может получить определенную поддержку (Песенко, 1991). Гипотезы с хорошей степенью поддержки представляют собой объективное научное знание; гипотеза о предке, таким образом, должна рассматриваться как важное научное обобщение на данном этапе накопления знания – она полностью отвечает требованиям к научным гипоте-

зам, поскольку может быть легко опровергнута новыми открытиями.

Рассмотрим то, с какими трудностями столкнется кладистика при исследовании форм, между которыми существуют реальные отношения типа предок-потомок (см. также O'Keefe, Sander, 1999; Hörandl, 2006). Обычно кладисты утверждают (напр., Platnick, 1979), что предок не может быть распознан, так как не имеет апоморфий, характеризующих его потомков (см. выше). Так, предположительный предок птиц эволюционного уровня *Archaeopteryx* не имеет признаков, характеризующих птиц, например, пигостиля, и помещается на кладограмме в качестве сестринской группы к птицам (Kitching et al., 1998). Однако, на наш взгляд, более критично для палеонтолога не то, что предок помещается в сестринскую группу, а то, что кладистические методы не позволяют установить, какому из исследуемых таксонов он ближе.

Рассмотрим модельный случай, при этом для простоты примем дихотомический принцип формообразования⁵. Допустим, что некая предковая популяция разделилась на две, одна из которых позднее также дихотомически поделилась, сформировав виды А и Б (рис. 3, а). Такое, например, возможно, если популяция-предок А и Б (назовем ее гипотетическим таксоном «Д» - гипотетическим потому, что до разделения на таксоны А и Б она не может быть идентифицирована и не отличима от таксона В) оказалась изолирована в условиях, отличных от тех, где жила общая предковая популяция, что могло спровоцировать формообразование. Оставшаяся предковая популяция (таксон В) сохранила предковый фенотип (что важно для нашего анализа) и не дала начала другим видам (т. н. почковидное видообразование, см. Hörandl, 2006), но со временем морфологически модифицировалась, превратившись в современный таксон Г. В результате кладистического анализа современные таксоны (А+Б) и Г окажутся сестринскими группами (рис. 3, б). Данная схема корректно отражает иерархию таксонов, между которыми нет отношений типа предок-потомок. Но что будет, если мы включим

в анализ ископаемый таксон В, представляющий собой предковую популяцию для Г? Хотя в рамках биологической концепции вида таксон В неотделим от таксона Г, если между этими формами наблюдается морфологическое различие, палеонтолог несомненно посчитает их различными видами; кроме того, различие между В и Г (даже без учета их видовой обособленности) уже само по себе может стать причиной включения В в филогенетический анализ при обнаружении этой формы в палеонтологической летописи. Возможно, два варианта кладистического решения анализа с учетом таксона В. (1) В и Г могут иметь синапоморфию, отсутствующую у А и Б. Такое возможно, например, в случае реверсии общей апоморфии предковой популяции у А и Б, а также в том случае, если таксон В приобрел эту апоморфию после изоляции популяции Д. В таком случае на кладограмме (рис. 3, в) мы получим два сестринских таксона (А+Б) и (В+Г). (2) если же у таксонов В и Г нет синапоморфий (например, у Г есть аутапоморфии), то мы получим кладограмму с неразрешенными филогенетическими отношениями между В, Г и (А+Б) (Рис. 3, з).

Очевидно, что таксон В в полученных кладограммах – предок таксона Г, но информация об этом не содержится в кладограмме. Кроме того, очевидно, что таксон В (но важно, что не Г) представляет собой предка также таксонов А и Б (в том смысле, что имеет характерный для их предка фенотип), однако из имеющихся кладограмм (рис. 3, в, з) мы не можем сказать не только о том, что он является предком, но и установить, какой из таксонов (В или Г) ближе к общему предку таксонов А и Б. На наш взгляд, именно эта особенность существенно ограничивает использование кладистического метода в реконструкции эволюции. Но, пожалуй, еще интереснее рассмотреть дальнейшую возможную диверсификацию потомков популяций В и Д. Если Г даст начало радиации видов, то таксон В, по сути представляющий предка А и Б, окажется в основании филума, включающего потомков таксона Г (таксоны Е-З; рис. 3, д). Таким образом, современная кладистика не обладает аппаратом, позволяющим обнаруживать близкородственные таксоны в том случае, если они расположены в основании разных филогенетических ветвей. Анализ признаков не всегда способен помочь в данном случае, поскольку таксоны, напрямую унаследовавшие апоморфии предков, не обязательно занимают базальное положение на кладограммах (Зеленков, 2011).

Неспособность выявить предка (или таксона, наиболее близкого к предку) кладистическим методом ставит под сомнение сам метод

⁵ Критики кладистики иногда утверждают, что сохранение предковых видов как отдельных сущностей лишает окружающий мир той иерархической структуры, которая может быть передана в виде кладограмм (напр., Hörandl, 2010). Это утверждение представляется неверным: сохранившаяся часть предкового вида после видообразования продолжает накапливать собственные изменения, которые станут ее апоморфиями (или синапоморфиями потомков). В то же время ряд черт останется неизменным, обусловив общий предковый иерархический уровень (синапоморфии всей клады).

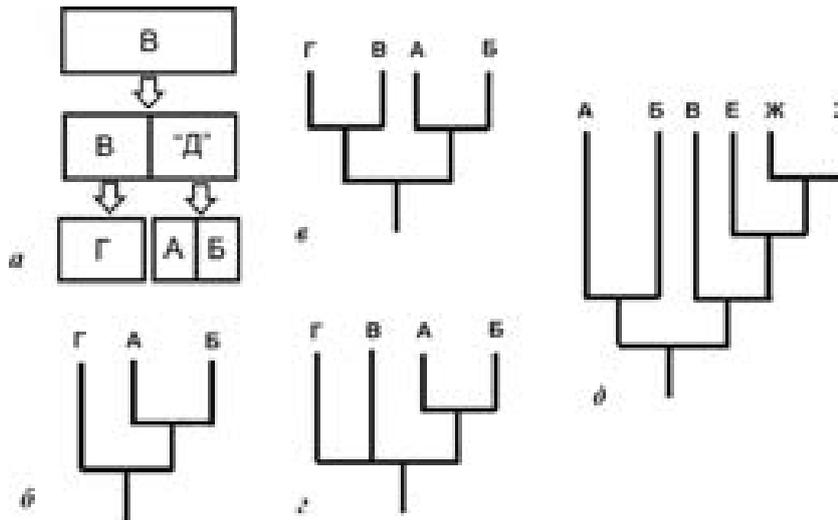


Рис. 3. Искажение информации о предке при кладистическом анализе: *a* – схема дробления гипотетического предкового таксона В с возникновением таксонов А, Б и Г; *б* – кладистические отношения между «современными» таксонами А, Б и Г, представляющими собой результат эволюции предкового таксона В; *в, г* – два возможных варианта кладограмм, получающихся при включении в анализ предка (таксона В) и иллюстрирующие невозможность выяснения кладистическими методами, какой из двух таксонов более родственен кладе А+Б; *д* – кладограмма, иллюстрирующая диверсификацию таксона Г с возникновением таксонов Е, Ж и З; в данном случае таксон В трактуется, как вероятно близкий к предку Е, Ж и З, хотя он также является и предком А+Б.

изучения эволюции на основании кладограммы. Первичность филогении в реконструкции эволюции была очевидна задолго до создания кладистики (напр., Северцов, 1925), однако ввиду отсутствия других объективных методик реконструкции филогении кладистический анализ сегодня видится единственным путем к изучению эволюции (напр., Harvey, Pagel, 1991). Эмбриогенез, долгое время считавшийся ключом к воссозданию эволюционных преобразований в филогении, ныне не рассматривается как прямое отражение филогенеза, в частности потому, что истинно гомологичные структуры могут формироваться в результате различных механизмов развития, в то время как один и тот же механизм развития может приводить к разным проявлениям формы у взрослых организмов (Hall, 2003).

Примером, иллюстрирующим применение кладистического подхода к реконструкции эволюции могут служить Strisores, группа птиц, включающая традиционных членов отрядов козодоеобразных и стрижеобразных. Монофилия Strisores поддерживается как морфологической кладистикой, так и молекулярными данными (Maug, 2010, 2011), в то время как внешний вид и внутренняя морфология этих птиц существенно различны. В соответствии с традиционным для морфологической кладистики принципом парсимонии, дневной образ жизни должен был возник-

нуть вторично при возникновении отряда стрижеобразных, поскольку все примитивные члены группы (парафиетические козодоеобразные) характеризуются ночным образом жизни (Maug, 2010). Тем не менее теоретически возможно, что примитивный для клады признак может проявляться только у филогенетически продвинутых таксонов (Зеленков, 2011). Кроме того, как было показано Р. Скотлэндом (Scotland, 2000), парсимониальный анализ выбирает ту кладограмму из возможных, в которой преобладают плезиоморфии, поскольку при наличии конфликта данных именно группировка признаков в плезиоморфии позволяет минимизировать число эволюционных событий. Из этого важного заключения следует, что минимизация длины кладограммы не означает максимизации согласованности между признаками (Scotland, 2000). В вышеприведенном примере не менее вероятно, что предок Strisores мог вести дневной образ жизни, характерный для подавляющего большинства птиц (Maug, 2010), однако утверждение об этом не может быть сделано на основании одной только кладограммы, поскольку внешняя группа не дает информации о предковом состоянии признаков (Nixon, Carpenter, 1993).

Хотя кладистический анализ применяется для установления филогенетического положения таксона, на его основании часто делаются также и таксономические заключения. При этом таксо-

номия страдает от вышеуказанных особенностей кладистики еще больше, чем реконструкция эволюции. Кладистическими методами можно показать отнесение находки к определенному таксону только в том случае, если находка оказывается частью его радиации (“nested”). Никакой таксономической информации для отдельно взятого таксона нельзя получить из кладограммы в том случае, если таксон оказывается в положении сестринской группы к ранее определенному таксону. Стоит относить его к ранее выделенному таксону или нет, для сестринских таксонов можно определить только типологически. Но еще хуже обстоит дело в том случае, когда мы имеем дело с формами, являющимися потомками некоей «предковой группы»: как было показано выше, кладистический анализ может неверно распознавать их филогенетическое положение, что означает, что чем примитивнее таксон (т.е., чем больше плезиоморфных признаков он содержит), тем больше вероятность ошибки при установлении его филогенетического положения, поэтому для ископаемых организмов вероятность неверного таксономического решения возрастает с приближением изучаемой формы к основанию ее филогенетической линии (см. также Hörandl, 2006).

НЕЕСТЕСТВЕННОСТЬ КЛАДИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ

Несмотря на пропаганду антиавторитаризма, кладисты склонны апеллировать к авторитету Дарвина (см., например, высказывание Фэрриса выше) при защите филосистематики. Дарвиновская эволюция подразумевает, однако, не только дивергенцию филетических линий, но и их собственную филетическую эволюцию (подробно о несоответствии филогенетической систематики дарвиновским идеям см. Юдин, 1974). Несомненно, что именно преобразование признаков составляет суть эволюции и должно учитываться биологами-систематиками не в меньшей степени, чем анализ топологии кладограммы, представляющей собой только иерархию соответствия между синапоморфиями. Тем не менее, кладистическая методология полностью игнорирует филетическую эволюцию без дивергенции. Такой подход, по-видимому, приемлем для классифицирования организмов, существующих в один момент времени (т. е. когда преобразование признаков у таксонов отсутствует), но при попытке классифицировать организмы, жившие в разные эпохи, филетическая эволюция, играющая важнейшую роль в формировании биологического разнообразия, не может не учитываться. Необходимо обратить внимание, что именно па-

леонтолог, применяя кладистический подход к созданию классификаций, в значительной мере лишает полученную систему эволюционного содержания.

Кроме того, существуют серьезные основания полагать, что филогенетическая систематика, основанная на принципах кладистики (т. н. «новая филогенетика» – Павлинов, 2005), не учитывает не только филетическую компоненту эволюции (о чем шла речь выше), но даже не включает и концепцию родства – основной критерий построения дарвиновской генеалогической системы. Неоднократно отмечалось (см. Nelson, 2004; Williams, Ebach, 2009), что кладистический анализ, по сути, представляет собой современную версию фенетической систематики, поскольку основан только на наборе сходств. Так, например, как можно установить родственные отношения между монофилетическими группами, для каждой из которых характерны взаимоисключающие состояния одного и того же признака (например, АВ имеет состояние 1, а ВС – состояние 2)? Внешняя группа не предоставляет информации (Nixon, Carpenter, 1993) об анцестральном состоянии признака (и, соответственно, об его эволюции) для исследуемой группы организмов: оба наблюдаемых состояния (1 или 2) признака могут быть как примитивными, так и апоморфными. Кладистический анализ при построении дерева в таком случае учитывает только сходство между таксонами. Уильямс и Эбах (Williams, Ebach, 2009) на этом основании считают кладистическую систему искусственной.

Очевидно, что кладистическая методология не позволяет делать заключения о предковых таксонах, даже если такие включены в филогенетический анализ, а также не учитывает филетической эволюции. Из этого следует, что классификация, изометричная кладограмме, имеет очень ограниченное эволюционное содержание. Кроме того, требование классифицировать только строго монофилетические группы способствует созданию объектов со смешанной историей (см. выше). Взаимоотношения между монофилетическими и парафилетическими группами, четко разделяемыми в теории филогенетической систематики, на практике оказываются очень непростыми. Как мы попытались показать выше, однозначно трактовать парафилетические группы как противоречащие идеям эволюции неверно. Э. Кнокс (Кнокс, 1998, с. 24) справедливо отмечает, что парафилетические группы сами по себе не противоречат онтологической структуре природы.

Таким образом, изометричные кладограммам классификации не отвечают требованиям, предъ-

являемым к естественным системам именно ввиду ограниченности заключенной в них эволюционной информации (см. также: Zander, 2011). И хотя существуют разные взгляды на принципы построения естественной системы (напр., Павлинов, 2005, 2011), очевидно, что наиболее существенное требование к ней заключается в том, чтобы она соответствовала действующей парадигме: пока биологическое разнообразие объяснялось актом творения, естественная система должна была отражать именно упорядоченность живых организмов в связи с творением, но после широкого принятия теории биологической эволюции естественная система обязана быть эволюционной (Воск, 1974). Подобная точка зрения соответствует представлению о том, что биологическая классификация (несмотря на единственность филогенетического дерева жизни) не существует в природе (Benton, 2000). Мнение Дж. Симпсона (Симпсон, 2006), утверждавшего, что «нечто, именуемое естественной классификацией» может быть только эволюционным, основано на его же убеждении в том, что «виды существуют, поскольку они эволюировали».

Существуют и другие представления о естественной системе. Вслед за философами науки У. Уэвеллом и Д. Миллем, А.А. Любищев (1923) определяет естественную систему как такую, «где количество свойств объекта, поставленных в функциональную связь с его положением в системе, является максимальным». На этом основании он считает филогенетическую систему (которую он, тем не менее, называет эволюционной) искусственной. Я.И. Старобогатов (1989), часто цитируемый в русскоязычной литературе в связи с данным вопросом, выступал с похожим мнением, определяя искусственную систему как систему, в которой отсутствует возможность прогноза большого числа свойств организмов (в отличие от естественной). Старобогатов отмечает, что концепция естественной системы, основанной на подлинных «внутренних сущностях» объектов, в настоящее время неприемлема. Примечательно однако, что он выводит определение искусственной системы из перечня систем, по его мнению, заведомо искусственных – такой подход к формулировке выглядит логически неверным. Несоответствие филогенетической системы критерию «естественной» часто описывается именно в свете ее недостаточной прогностичности (напр., Песенко, 1991; но см. Farris, 1979). Как удачно заметил Л.А. Несов (1989), кистеперая рыба *Osteolepididae* и серая ворона принадлежат к единой филогенетической линии, но на основе черт строения первой трудно прогно-

зировать свойства второй. Р.К. Бруммит спрашивает: «Разве я – костная рыба?» (Brummitt, 2006). Соглашаясь с подобными утверждениями, стоит отметить, что наибольшим предсказательным потенциалом обладают не филогенетические системы, а те, что построены одновременно с учетом родства и сходства, например, такие, которые включают полифилетические таксоны (Valentine, 1973, с. 101). Таким образом, степень прогностичности системы, особенно в свете широкого распространения параллельной эволюции, не может служить основным критерием ее искусственности. В отличие от предыдущих авторов, мы отмечаем, что искусственность филогенетической системы обусловлена ее несоответствием эволюционной парадигме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поскольку никто из биологов, очевидно, не будет спорить, что «видообразование и происхождение таксонов путем преобразований – лучшее объяснение иерархии живой природы» (Farris, 2000), **противоречие между сторонниками и противниками кладизма** сводится к вопросу: использовать ли для создания классификации строго только генеалогию? Несомненно, что «естественная система должна быть генеалогической», но *естественна ли сама по себе генеалогическая система?* Как мы попытались показать выше, это может быть не так, даже в том случае, если генеалогия действительно изометрична кладограмме.

Основная задача классификации – суммирование знаний об атрибутах организмов, что служит необходимым условием для применения классификации в других областях биологии, таких как биогеография, эмбриология и палеонтология (Nelson, Platnick, 1981). **Устойчивость классификации** выражается в ее прогностической силе; при этом система, включающая ископаемые организмы, также обязана предсказывать и обобщать наши знания об эволюции. Большинство выделенных кладистическими методами таксонов не могут быть описаны признаками, вследствие чего кладистические классификации не могут служить источником информации и теряют свою прогностическую силу (напр., Benton, 2000), кроме того, они не суммируют никакой биологической информации, кроме генеалогии. Можно сколько угодно долго спорить о философском обосновании той или иной классификационной парадигмы, но до тех пор, пока целью классификации является умножение наших знаний о природе (см. высказывание Докинза в эпиграфе), в основе классификации должны лежать

представления о характере эволюции (как общие, так и частные).

Морфологическая кладистика в настоящее время развивается, в основном, за счет исследований в палеонтологии. Палеонтология же представляет собой один из важнейших инструментов познания эволюции, и ее роль в построении естественной системы организмов не должна занижаться. Тем не менее, как было показано выше, именно палеонтология сильнее всего страдает от неэволюционности кладистики. Чтобы избежать проблем с классификацией ископаемых организмов, было предложено классифицировать формы, жившие в разные геологические эпохи, отдельно (Bigelow, 1961; Crowson, 1970; Griffiths, 1976). Однако поскольку палеонтология демонстрирует нам результаты эволюции, такой подход столь же (если не более) неэволюционен, как и простое совмещение ископаемых и современных форм в кладистической классификации. Один из возможных выходов из данной ситуации представ-

ляется в том, чтобы, как писал У. Бок (Bock, 1977), кладограмма и классификация существовали независимо. Как отмечает Б. Дэйрэт (Dayrat, 2005), отношения типа предок-потомок, составляющие основу дарвиновского представления о древе жизни, можно отразить только в виде филогенетического дерева, но не в виде той или иной классификации. Можно предложить строить кладограммы для форм, живших в одну эпоху, но для аккомодации их в сверхклассификацию или объективно конструируемое филогенетическое дерево необходим какой-то другой неоткрытый пока еще метод. И кто знает, может быть, мы вернемся к деревьям Геккеля, разрешение ветвей которых станет надежнее благодаря кладистическим классификациям, положенным в их основу. Строя подобные деревья, мы сможем перебросить мост между теоретическим (подразумевающей отношения типа предок-потомок) и операциональным (кладистической, в которой предки отсутствуют; Walsh, 1998) определениями монофилии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.К. Мелкие млекопитающие плиоцен-плейстоцена Русской равнины. М.: Наука, 2009. 676 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 289).
- Зеленков Н.В. Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц) // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 7. С. 883–890.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, в 2 кн. Кн. 2: Происхождение видов: Гл. VII–XV. М.: Терра-книжный клуб, 2009. 384 с.
- Любичев А.А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. инст. Перм. ун-та. 1923. Т. 2. № 3. С. 99–110.
- Мейен С.В. Проблемы филогенетической классификации организмов // Современная палеонтология. Т. 1 / Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. М.: Недра, 1988. С. 497–511.
- Несов Л.А. Параллелизмы и неравномерности эволюции как факторы, определяющие необходимость различения темпорального, генеалогического и градиентного подхода в систематике // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 171–190.
- Павлинов И.Я. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: Изд-во МГУ, 1990. 160 с.
- Павлинов И.Я. К проблеме аксиоматического обоснования эволюционной кладистики // Журн. общей биол. 1998. Т. 59. № 6. С. 586–605.
- Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). М.: КМК, 2005. 391 с.
- Павлинов И.Я. Концепции рациональной систематики в биологии // Журн. общей биол. 2011. Т. 72. № 1. С. 3–26.
- Песенко Ю.А. Методологический анализ систематики. 1. Постановка проблемы, основные методологические школы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 8–119.
- Песенко Ю.А. Методологический анализ систематики. 2. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 234. С. 61–155.
- Расницын А.П. Филогенетика // Современная палеонтология. Т. 1 / Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. М.: Недра, 1988. С. 480–497.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса (прогресс, регресс и адаптация). М.: Изд-во Думнова, 1925. 236 с.
- Симпсон Д.Г. Принципы таксономии животных. М.: КМК, 2006. 293 с.
- Старобогатов Я.И. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206. С. 191–222.
- Татаринев Л.П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 3–16.
- Юдин К.А. О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1974. Т. 53. С. 5–29.
- Alexander P.J. Descent and modification in evolutionary systematics // Taxon. 2006. V. 55. № 1. P. 4.
- Assis L.C.S. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics // Cladistics. 2009. V. 25. № 1. P. 1–17.
- Beatty J. Classes and cladists // Syst. Zool. 1982. V. 31. № 1. P. 25–34.

- Benton M.J.* Stems, nodes, crown clades, and rank-free lists: is Linnaeus dead? // *Biol. Rev.* 2000. V. 75. № 4. P. 633–648.
- Bigelow R.S.* Higher categories and phylogeny // *Syst. Zool.* 1961. V. 10. № 1. P. 86–91.
- Bock W.J.* Philosophical foundations of classical evolutionary classification // *Syst. Zool.* 1974. V. 22. № 4. P. 375–392.
- Bock W.J.* Foundations and methods of evolutionary classification // *Major patterns in vertebrate evolution* / Ed. M.K. Hecht. N.-Y.: Plenum Publ. Co., 1977. P. 851–895.
- Bock W.J.* Functional-adaptive analysis in evolutionary classification // *Amer. Zool.* 1981. V. 21. № 1. P. 5–20.
- Bock W.J.* Explanations in systematics // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 49–56.
- Brothers D.J.* Species concept, speciation, and higher taxa // *Species and speciation* / Ed. E.S. Vrba. Pretoria: Transvaal Mus., 1985. P. 35–42.
- Brower A.V.Z.* Evolution is not a necessary assumption of cladistics // *Cladistics.* 2000. V. 16. № 1. P. 143–154.
- Brummitt R.K.* How to chop up a tree // *Taxon.* 2002. V. 51. № 1. P. 31–41.
- Brummitt R.K.* Am I a bony fish? // *Taxon.* 2006. V. 55. № 2. P. 268–269.
- Cain A.J.* On homology and convergence // *Problems of phylogenetic reconstruction* / Eds K.A. Joysey, A.E. Friday. London: Acad. Press, 1982. P. 21–74.
- Cantino P.D., de Queiroz K.* International code of phylogenetic nomenclature. Version 4c. 2010. 102 p.
- Crowson R.A.* Classification and biology. London: Atherton Press, 1970. 350 p.
- Cunningham C.W.* Some limitations of ancestral character-state reconstruction when testing evolutionary hypotheses // *Syst. Biol.* 1999. V. 48. № 3. P. 665–674.
- Dayrat B.* Ancestor-descendant relationships and the reconstruction of the Tree of Life // *Paleobiol.* 2005. V. 31. № 3. P. 347–353.
- Derryberry E.P., Claramunt S., Derryberry G.* et al. Lineage diversification and morphological evolution in a large-scale continental radiation: the neotropical ovenbirds and woodcreepers (Aves: Furnariidae) // *Evolution.* 2011. V. 65. № 10. P. 2973–2986.
- Eldredge N., Cracraft J.* Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1980. 349 p.
- Engelmann G.F., Wiley E.O.* The place of ancestor-descendant relationships in phylogeny reconstruction // *Syst. Zool.* 1977. V. 26. № 1. P. 1–11.
- Farris J.S.* Information content of the phylogenetic system // *Syst. Zool.* 1979. V. 28. № 4. P. 483–519.
- Farris J.S.* The logical basis of phylogenetic analysis / *Advances in Cladistics.* V. 2 / Eds N.I. Platnick, V.A. Funk. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1983. P. 7–36.
- Farris J.S.* On the boundaries of phylogenetic systematics // *Cladistics.* 1986. V. 2. № 1. P. 14–27.
- Farris J.S.* Paraphyly, outgroups, and transformations // *Cladistics.* 2000. V. 16. № 4. P. 425–429.
- Felsenstein J.* The number of evolutionary trees // *Syst. Zool.* 1978. V. 27. № 1. P. 27–33.
- Fitzhugh K.* Abductive inference: implications for ‘Linnean’ and ‘phylogenetic’ approaches for representing biological systematization // *Evol. Biol.* 2008. V. 35. № 1. P. 52–82.
- Foote M.* On the probability of ancestors in the fossil record // *Paleobiol.* 1996. V. 22. № 2. P. 141–151.
- Foote M., Sepkoski J.J.* Absolute measurements of the completeness of the fossil record // *Nature.* 1999. V. 398. № 6726. P. 415–417.
- Forey P.L.* Systematics and paleontology // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 149–180.
- Fox D.L., Fisher D.C., Leighton L.R.* Reconstructing phylogeny with and without temporal data // *Science.* 1999. V. 284. № 5421. P. 1816–1819.
- Frumhoff P.C., Reeve H.K.* Using phylogenies to test hypotheses of adaptations: a critique of some current proposals // *Evolution.* 1994. V. 48. № 1. P. 172–180.
- Gaffney E.S.* An introduction to the logic of phylogeny reconstruction // *Phylogenetic analysis and paleontology* / Eds J. Cracraft, N. Eldredge. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1979. P. 79–111.
- Gingerich P.P.* Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions // *Paleobiol.* 1985. V. 11. № 1. P. 27–41.
- Gould S.J.* Wonderful life: The Burgess shale and the nature of history. N.-Y.: W.W. Norton & Co., 1989. 347 p.
- Grant V.* Incongruence between cladistics and taxonomic systems // *Amer. J. Bot.* 2003. V. 90. № 9. P. 1263–1270.
- Griffiths G.C.D.* On the foundations of biological systematics // *Acta Biother.* 1974. V. 23. № 1. P. 85–131.
- Griffiths G.C.D.* The future of Linnaean nomenclature // *Syst. Zool.* 1976. V. 25. № 2. P. 168–173.
- Hall B.K.* Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution // *Biol. Rev.* 2003. V. 78. № 3. P. 409–433.
- Harvey P.H., Pagel M.D.* The comparative method in evolutionary biology. Oxford, N.-Y., Tokyo: Oxford Univ. Press, 1991. 239 p.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics // *Ann. Rev. Entomol.* 1965. V. 10. № 1. P. 97–116.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Ill. Press, 1966. 263 p.
- Holmes E.B.* Reconsideration of some systematic concepts and terms // *Evol. Theor.* 1980. V. 5. № 1. P. 35–87.
- Hörandl E.* Paraphyletic versus monophyletic taxa – evolutionary versus cladistic classifications // *Taxon.* 2006. V. 55. № 3. P. 564–570.
- Hörandl E.* Neglecting evolution is bad taxonomy // *Taxon.* 2007. V. 56. № 1. P. 1–5.
- Hörandl E.* Beyond cladistics: extending evolutionary classifications into deeper time levels // *Taxon.* 2010. V. 59. № 2. P. 345–350.
- Kitching I.J., Forey P.L., Humphries C.J.* et al. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis.* Oxford: Oxford Univ. Press, 1998. 228 p.

- Kluge A.G.* Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses // *Cladistics*. 1997. V. 13. № 1. P. 81–96.
- Knox E.B.* The use of hierarchies as organizational models in systematics // *Biol. J. Linn. Soc.* 1998. V. 63. № 1. P. 1–49.
- Kukulová-Peck J.* Phylogeny of higher taxa in Insecta: finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies // *Evol. Biol.* 2008. V. 35. № 1. P. 4–51.
- Livezey B.* Progress and obstacles in the phylogenetics of modern birds // *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds* / Eds G. Dyke, G. Kaiser. London: John Wiley and Sons, 2011. P. 117–145.
- Mayr E.* Cladistic analysis or cladistics classification // *Z. Zool. Syst. Evol. Forsch.* 1974. Bd 12. H. 2. S. 94–128.
- Mayr E.* The growth of biological thought: diversity, evolution, and inheritance. Cambridge: Belknap Press, 1982. 974 p.
- Mayr E., Bock W.J.* Classifications and other ordering systems // *J. Zool. Syst. Evol. Research*. 2002. V. 40. № 4. P. 169–194.
- Mayr G.* Phylogenetic relationships of the paraphyletic ‘caprimulgiform’ birds (nightjars and allies) // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2010. V. 48. № 2. P. 126–137.
- Mayr G.* Metaves, Mirandornithes, Strisores and other novelties – a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2011. V. 49. № 1. P. 58–76.
- Mooi R.D., Gill A.C.* Phylogenies without synapomorphies – a crisis in fish systematics: time to show some character // *Zootaxa*. 2010. № 2450. P. 26–40.
- Nelson G.J.* Cladistics: its arrested development // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 127–147.
- Nelson G.J., Platnick N.I.* Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 567 p.
- Nixon K.C., Carpenter J.M.* On outgroups // *Cladistics*. 1993. V. 9. № 4. P. 413–426.
- Nordal I., Stedje B.* Paraphyletic taxa should be accepted // *Taxon*. 2005. V. 54. № 1. P. 5–6.
- O’Keefe F.R., Sander P.M.* Paleontological paradigms and inference of phylogenetic pattern: a case study // *Paleobiol.* 1999. V. 25. № 4. P. 518–533.
- Patterson C.* Significance of fossils in determining evolutionary relationships // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1981. V. 12. P. 195–223.
- Patterson C.* Morphological characters and homology // *Problems of phylogenetic reconstruction* / Eds K.A. Joysey, A.E. Friday. London: Acad. Press, 1982. P. 21–74.
- Platnick N.I.* Philosophy and the transformation of cladistics // *Syst. Zool.* 1979. V. 28. № 4. P. 537–546.
- Rabosky D.L., Lovette I.J.* Explosive evolutionary radiations: decreasing speciation or increasing extinction through time // *Evolution*. 2008. V. 62. № 8. P. 1866–1875.
- Rasnitsyn A.P.* Ontology of evolution and methodology of taxonomy // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 6. P. S679–S737.
- Reif W.-E.* Problematic issues of cladistics: 25. Fundamental theorems of phylosystematics // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 2009. V. 252. № 2. P. 145–166.
- Rieppel O.* What happens when the language of science threatens to break down in systematics: a Popperian perspective // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 57–100.
- Rieppel O.* Total evidence in phylogenetic systematics // *Biol. Philos.* 2009. V. 24. № 5. P. 607–622.
- Rieppel O.* Species monophyly // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2010. V. 48. № 1. P. 1–8.
- Rieppel O., Kearney M.* Similarity // *Biol. J. Linn. Soc.* 2002. V. 75. № 1. P. 59–82.
- Scotland R.W.* Cladistic theory // *Cladistics. A Practical Course in Systematics* / Eds P.L. Forey, C.J. Humphries, I.J. Kitching et al. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. P. 3–13.
- Scotland R.W.* Homology, coding, and three-taxon statement analysis // *Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis* / Eds R.W. Scotland, R.T. Pennington. London: Taylor and Francis, 2000. P. 145–182.
- Sereno P.C.* Logical basis for morphological characters in phylogenetics // *Cladistics*. 2007. V. 23. № 6. P. 565–587.
- Sereno P.C.* Comparative cladistics // *Cladistics*. 2009. V. 25. № 6. P. 624–659.
- Szalay F.S.* Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses // *Syst. Zool.* 1977. V. 26. № 1. P. 12–18.
- Szalay F.S., Bock W. J.* Evolutionary theory and systematics: relationships between process and patterns // *Zeitsch. Zool. Syst. Evol. Forsch.* 1991. V. 29. S. 1–39.
- Valentine J.W.* Coelomate superphyla // *Syst. Zool.* 1973. V. 22. № 2. P. 97–102.
- Van Valen L.* Why not to be a cladist // *Evol. Theory*. 1978. V. 3. P. 285–299.
- Vasilyeva L.N., Stephenson S.L.* The Linnaean hierarchy and ‘extensional thinking’ // *Open Evol. J.* 2008. V. 2. № 1. P. 55–65.
- Vogt L.* The unfalsifiability of cladograms and its consequences // *Cladistics*. 2008. V. 24. № 1. P. 62–73.
- Vogt L., Bartolomaeus T., Giribet G.* The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data // *Cladistics*. 2010. V. 26. № 3. P. 301–325.
- Wagner P.J.* Stratigraphic tests of cladistic hypotheses // *Paleobiol.* 1995. V. 21. № 2. P. 153–178.
- Wagner P.J.* Exhaustion of morphologic character states among fossil taxa // *Evolution*. 2000. V. 54. № 2. P. 365–386.
- Walsh S.L.* The history and semantics of the “monophyly debate” // *Evol. Theory*. 1998. V. 11. P. 307–323.
- Wägele J.-W.* Hennig’s phylogenetic systematics brought up to date // *Milestones in systematics* / Eds D.M. Williams, P.L. Forey. London: CRC Press, 2004. P. 101–125.

- Wiley E.O.* Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists // *Syst. Zool.* 1975. V. 24. № 2. P. 233–243.
- Wiley E.O.* Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. N.-Y.: John Wiley & Sons, 1981. 439 p.
- Williams D.M., Ebach M.C.* Foundations of systematics and biogeography. N.-Y.: Springer, 2008. 309 p.
- Williams D.M., Ebach M.C.* What, exactly, is cladistics? Re-writing the history of systematics and biogeography // *Acta Biotheor.* 2009. V. 57. № 1–2. P. 249–268.
- Willman R.* Biospezies und phylogenetische systematik // *Zeit. Zool. Syst. Evol.* 1983. Bd 21. S. 241–249.
- Winther R.G.* Character analysis in cladistics: abstraction, reification, and the search for objectivity // *Acta Biotheor.* 2009. V. 57. № 1–2. P. 129–162.
- Witmer L.M.* The extant phylogenetic bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils // *Functional morphology in vertebrate paleontology* / Ed. J.J. Thomason. N.-Y.: Cambridge Univ. Press, 1995. P. 19–33.
- Worthy T.H.* Descriptions and phylogenetic relationships of two new genera and four new species of Oligo-Miocene waterfowl (Aves: Anatidae) from Australia // *Zool. J. Linn. Soc.* 2009. V. 156. № 2. P. 411–454.
- Zander R.H.* When biodiversity study and systematics diverge // *Biodiversity.* 2007. V. 8. № 1. P. 43–48.
- Zander R.H.* Structuralism in phylogenetic systematics // *Biol. Theor.* 2011. V. 5. № 4. P. 383–394.
- Zherikhin V.V.* Cladistics in paleontology: problems and constraints // *Proc. 1st Palaeontomol. Conf. Moscow, 1998.* Bratislava: AMBa projects Intern., 1999. P. 193–199.

CLADISTIC ANALYSIS, EVOLUTION AND PALEONTOLOGY

N.V. Zelenkov

The phylogenetic systematics (cladistics) is generally accepted by biologists because the systems built on genealogy apparently adequately and impartially reflect evolution. But monophyletic groups that include taxa of different evolutionary levels may not have their own history, so the cladistic systematics forces biologists to create taxa with mixed history. Such taxa are obviously unnatural. On contrary, paraphyletic groups, never accepted by cladistics, may have evolutionary history. The information on the evolutionary history of such paraphyletic groups is lost in cladistic systems. The information about ancestors is not only neglected by cladistics, but the inclusion of ancestors to the phylogenetic analysis can result in distortion of the true phylogeny. Creating cladisitic classifications, paleontologists have to neglect evolutionary history of taxa more often since the paraphyletic taxa are especially common in the fossil record. Thus when fossils are considered, a cladistic system adds nothing to our understanding of evolution.

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИН ПЕРМСКИХ НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА PALAEOMUTELA AMALITZKY, 1891

© 2012 г. М.Н. Уразаева, В.В. Силантьев

Казанский (Приволжский) федеральный университет
e-mail: urazaeva.m.n@mail.ru, vsilant@gmail.com

Рассмотрена микроструктура арагонитовых раковин рода *Palaeomutela Amalitzky*, 1891 из пермских отложений Тимано-Печорской платформы и кальцитовых раковин этого же рода из пермских отложений Восточно-Европейской платформы. Уточнены микроструктурные признаки раковин рода *Palaeomutela*. Дополнен диагноз рода *Palaeomutela* и семейства *Palaeomutelidae* Lahusen, 1897.

ВВЕДЕНИЕ

Микроструктура раковин является одним из основных признаков, используемых в систематике вымерших групп двустворчатых моллюсков на родовом и более высоком уровне (Carter, 1990; Попов, 1992; Силантьев, 2010). Ранг признака обосновывается сложным механизмом формирования раковин моллюсками.

Раковины двустворчатых моллюсков представляют собой многослойный биокomпозитный материал, состоящий из кристаллов (кристаллитов) карбоната кальция, погруженных в органическую матрицу. Этот легкий и прочный агрегат сложной архитектуры обладает уникальными структурными свойствами, которые у каждого таксона моллюсков зависят от эволюционных путей его развития. Органическая матрица, синтезируемая в экстрапаллиальной полости животного, является каркасом, в котором происходит нуклеация неорганических кристаллов, их ориентировка и рост. После захоронения раковины именно сохранность органической матрицы определяет возможности сохранения структуры первичного кристаллического материала (Carter, 1990; Васильев, 2003; Vonucci, 2007; Barskov, 2008).

Двустворчатые моллюски строят свои раковины либо целиком из арагонита, либо из арагонита и кальцита. Очевидно, что структурные особенности наиболее сохранены у раковин, сложенных первичным арагонитом (Carter, 1990). Перекристаллизация арагонита в диагенетический кальцит может как сохранять первичную арагонитовую структуру слоев раковины (Newell, 1942; Carter, Tevesz, 1978a, б; Carter, 1990), так и в различной степени затушевывать ее, вплоть до полного уничтожения.

Установлено, что в пермских отложениях Тимано-Печорской платформы имеется большое количество местонахождений первично арагонитовых раковин неморских двустворчатых моллюсков (Хасанова и др., 2010), единичные находки которых ранее были известны только из перми Северо-Западного Китая (Brand et al., 1993). На территории Восточно-Европейской платформы и Предуральяского краевого прогиба раковины *Palaeomutela* имеют кальцитовый состав (Хасанова, Силантьев, 2010; Хасанова и др., 2010), поэтому можно предположить, что их первичная микроструктура в той или иной мере изменена перекристаллизацией.

Цель работы состоит в определении возможности использования микроструктурных признаков раковин *Palaeomutela* для таксономии при разной степени сохранности ископаемого материала. При выполнении работы решались следующие задачи: 1) уточнение микроструктурных особенностей раковин на материале наилучшей сохранности (первично арагонитовые раковины); 2) изучение влияния перекристаллизации первичного арагонита в кальцит на микроструктурные признаки раковин; 3) выяснение характера визуализации микроструктурных признаков при малых оптических увеличениях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследования послужили коллекции пермских неморских двустворчатых моллюсков А.К. Гусева и В.В. Силантьева, хранящиеся в Геологическом музее Казанского федерального университета (ГМ КФУ, колл. №№ 30 и 36).

Минералогический состав раковин определялся рентгенографическим анализом раковинного вещества на дифрактометре ДРОН-2. Изучение микроструктур раковин проводилось на сканирующих электронных микроскопах Carl Zeiss Кабинета приборной аналитики Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (г. Москва). Изучались вертикальные сколы и пришлифовки, протравленные слабым раствором муравьиной кислоты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. *Микроструктура арагонитовых раковин рода Palaeomutela.* Изучение серии сколов арагонитовых раковин представителей рода *Palaeomutela* из пермских отложений Тимано-Печорской платформы позволило установить их пятислойное строение (рис. 1), в то время как в раковинах большинства других родов пермских неморских двустворок, как правило, диагностируется только три слоя (Хасанова и др., 2010).

Внешний слой (слой 1) имеет толщину около 30 мкм и сложен простыми вертикальными призмами (SP). Не исключено, что он представляет собой внешнюю часть нижележащего слоя раковины.

Слой 2 (150-300 мкм) характеризуется комаргинальной, т. е. ориентированной параллельно краям створки, ветвящейся перекрещено-пластинчатой (CL(com)) структурой, с тонкими, узкими скрещенными (перекрестными и ветвящимися) пластинами первого порядка.

Средний слой (слой 3) толщиной около 100-300 мкм имеет радиально ориентированную перекрещено-пластинчатую структуру (CL(rad)). Это первая достоверная документация подобной структуры, характерной для раковин брюхоногих моллюсков, в основном слое раковины *Bivalvia*.

Между средним и внутренним слоями расположен паллиальный миостракум (слой 4) толщиной 20-50 мкм с неправильной простой призматической структурой (PM).

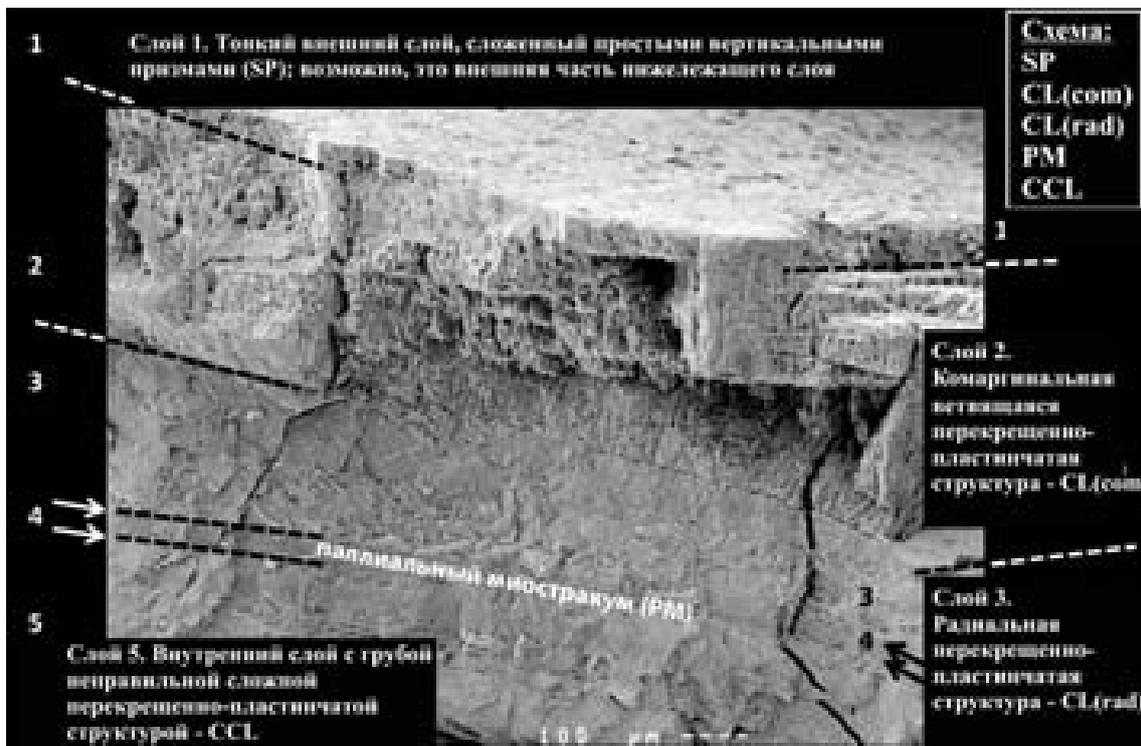


Рис. 1. Микроструктура арагонитовой раковины *Palaeomutela corpulenta* Gusev, 1990, экз. ГМ КФУ, № 36/10-52-3, радиальный скол; Тимано-Печорская провинция, р. Бол. Сяня; средняя пермь, казанский ярус.

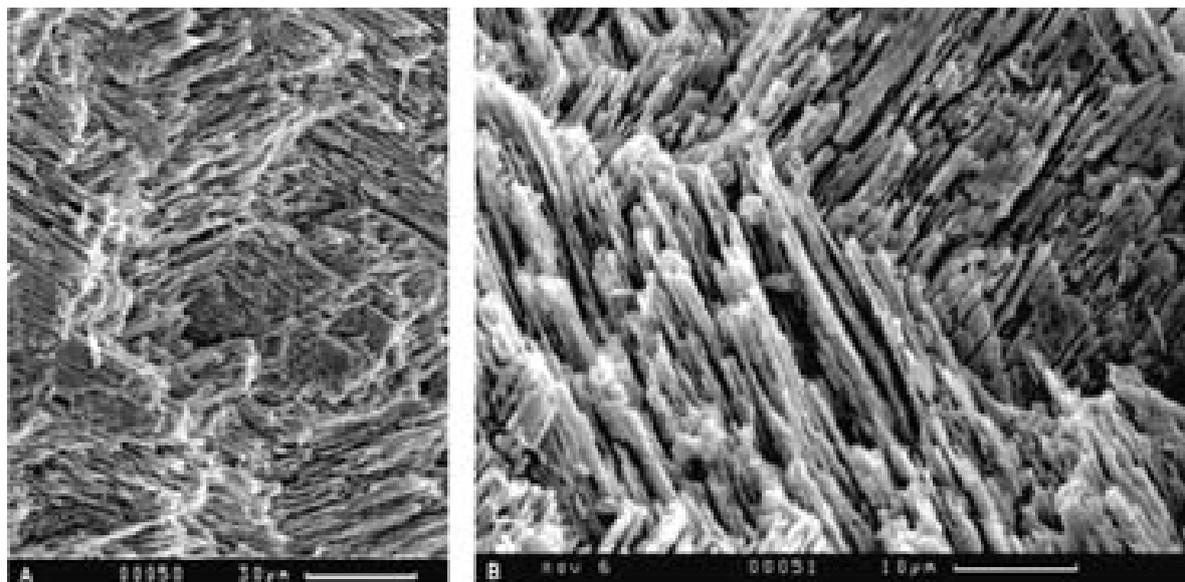


Рис. 2. Радиально ориентированная перекрещено-пластинчатая структура (CL(rad)) среднего слоя (слой 3) раковины *Palaeomutela corpulenta* Gusev, 1990, экз. ГМ КФУ, № 36/10-2206, радиальный скол: *a* – поверхности (плоскости) радиально ориентированных пластин, располагающихся в плоскости фотографии вертикально, сечение немного скошено и на сколах пластин видна ориентация слагающих их элементов (пластин) второго порядка, направленных под углом друг к другу в соседних пластинах, что создает «перекрестный» рисунок; *б* – разнонаправленные кристаллиты, слагающие пластины второго порядка; Тимано-Печорская провинция, р. Бол. Сыня, обн. 63-69/1; средняя пермь, казанский ярус.

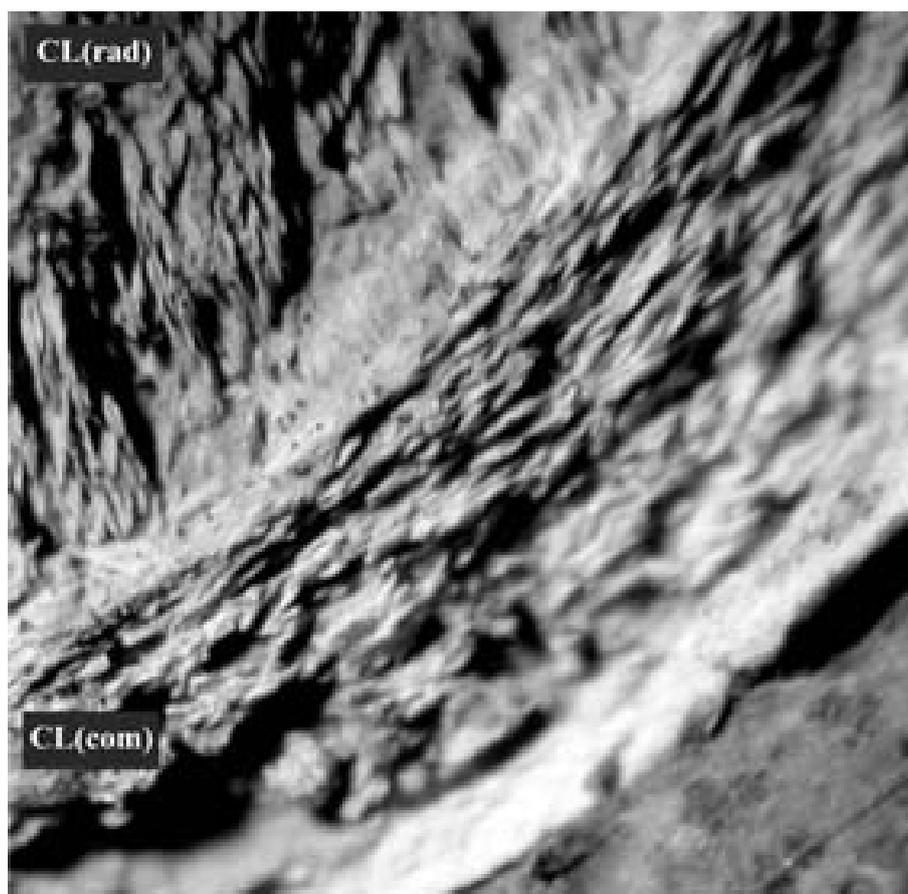


Рис. 3. Вид сверху на фрагмент скола ниже-передней части створки раковины *Palaeomutela*, экз. ГМ КФУ, № 36/10-2218 (x 40): внешний слой отсутствует, виден слой 2 (CL(сom)) с пластинами первого порядка, направленными параллельно краю створки (в правом нижнем углу снимка); там, где слой 2 сколот (левая верхняя часть снимка), проступают радиально ориентированные пластины слоя 3 (CL(rad)); Тимано-Печорская провинция, р. Перебор, обн. 337; средняя пермь, казанский ярус.

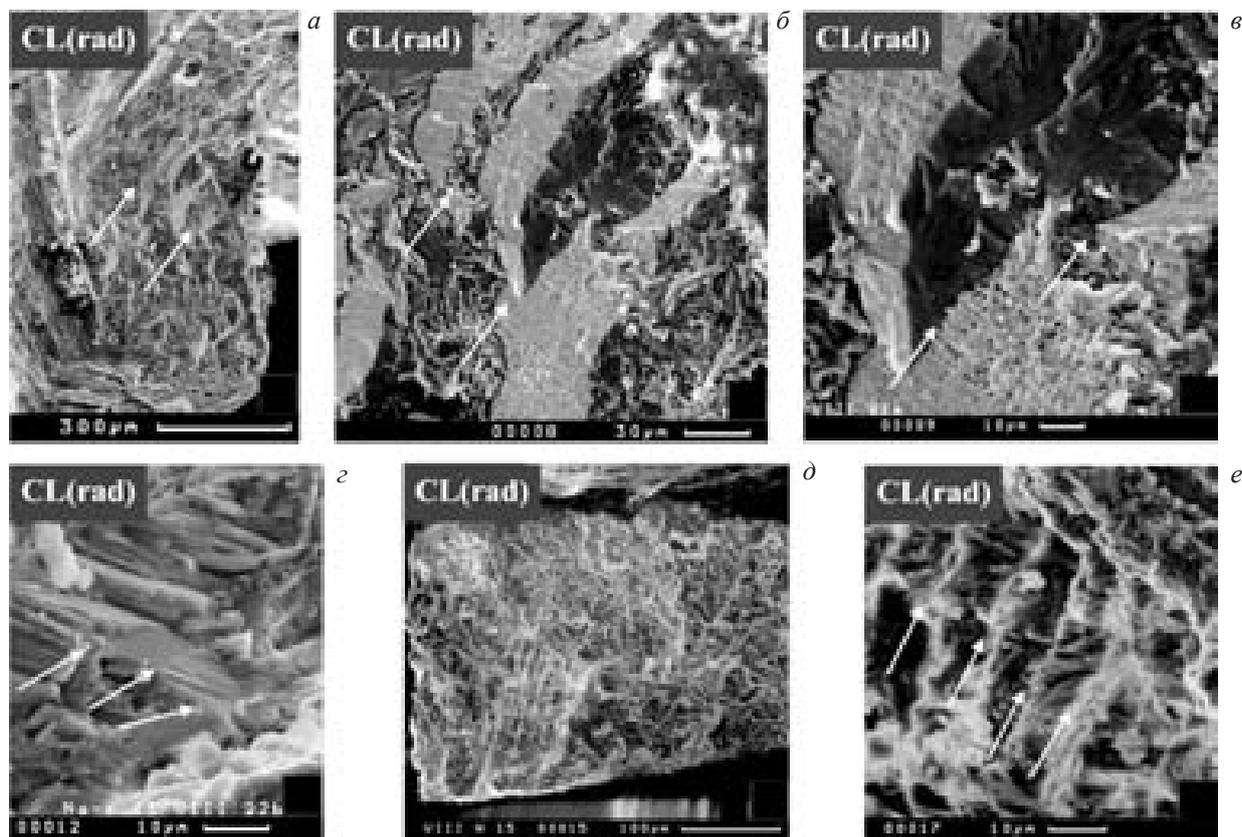


Рис. 4. Радиальная перекрещено-пластинчатая структура кальцитовых раковин рода *Palaeomutela*: *a-c* – экз. ГМ КФУ, № 36/10-1108, радиальный скол раковины в области верхнего края створки при разных увеличениях; *d, e* – экз. ГМ КФУ, № 36/10-1108, радиальный скол раковины в средней части створки; *р.* Волга, г. Нижний Новгород; верхняя пермь, северодвинский ярус (стрелками показаны границы радиальных пластин первого порядка).

Внутренний слой (слой 5) раковины толщиной 200–400 мкм характеризуется грубой неправильной сложной перекрещено-пластинчатой (CCL) структурой.

Свободное пространство между кристаллитами, образовавшееся вероятно за счет растворения части органической матрицы, подчеркивает структуру слоев раковин и делает возможным ее распознавание при слабых оптических увеличениях (рис. 3).

2. *Микроструктура кальцитовых раковин рода Palaeomutela.* Изучение под сканирующим микроскопом серии ориентированных пришлифовок и сколов кальцитовых раковин представителей рода *Palaeomutela* из пермских отложений Восточно-Европейской платформы позволило подтвердить доминирование радиально ориентированных перекрещено-пластинчатых микроструктур в основном (среднем) слое раковины (рис. 4).

Структуры внешних слоев (призматическая и комаргинальная перекрещено-пластинчатая) и внутреннего слоя (сложная перекрещено-

пластинчатая) в кальцитовых раковинах рода *Palaeomutela* определяются под сканирующим микроскопом не достаточно уверенно. Значительно лучше эти структуры наблюдаются в прозрачных шлифах и репликах (рис. 5).

При выветривании и / или искусственной химической препарировке раковин радиальные и комаргинальные пластины первого порядка перекрещено-пластинчатых слоев раковин (слои 2 и 3) нередко доступны для наблюдения при малых увеличениях ($\times 40-60$) оптического микроскопа (рис. 6, *a, б*). В некоторых случаях радиальная перекрещено-пластинчатая микроструктура проявляется на внешней поверхности раковин в виде радиальной микроскульптуры (бороздок), покрывающей поверхность раковины между черепитчатыми линиями роста (рис. 6, *в, г*). В ряде случаев при замещении вещества раковины глинистыми минералами некоторые микроструктурные особенности строения раковины могут сохраняться и быть доступны для наблюдения либо на отпечатках (чаще), либо на ядрах створок.

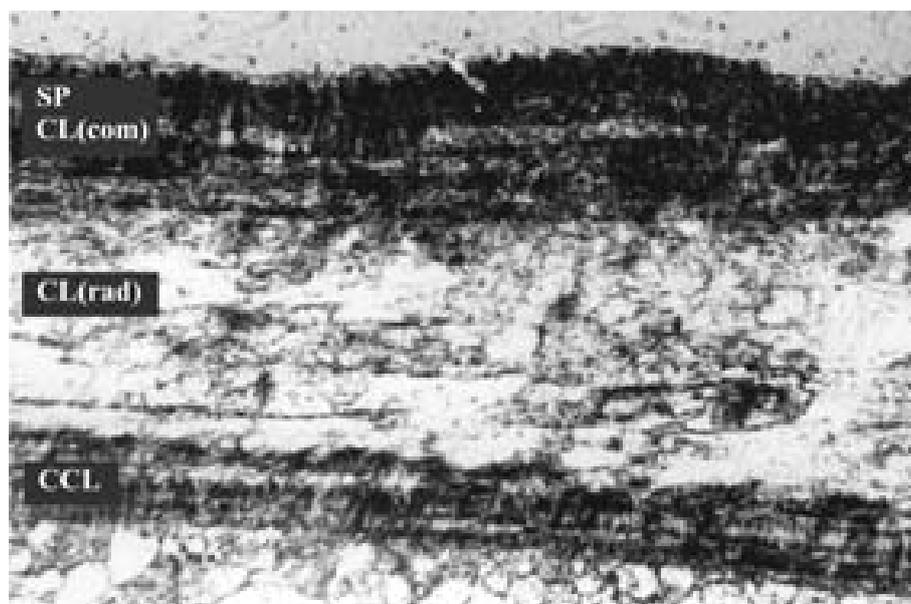


Рис. 5. Радиальное сечение кальцитовой раковины *Palaeomutela tschuvashica* (Gusev, 1990), экз. ГМ КФУ, № 36/9001, прозрачный шлиф (x 50); р. Волга, р. Аниш; верхняя пермь, северодвинский ярус (обозначения – см. рис. 1).

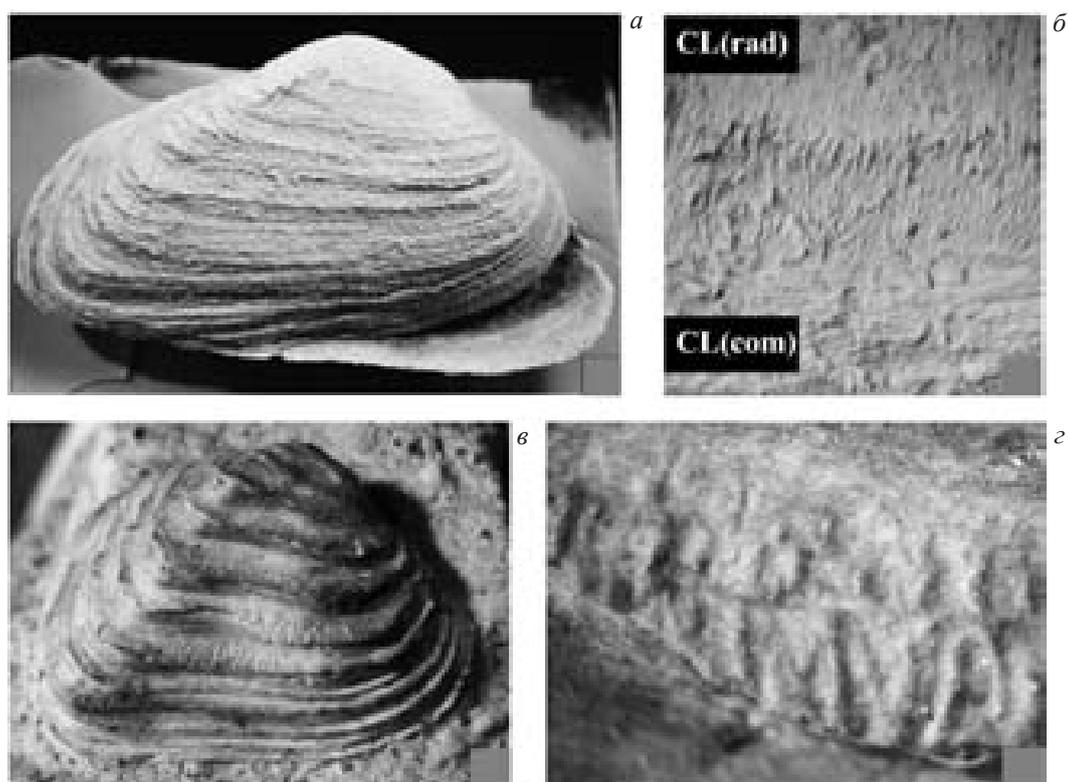


Рис. 6. Проявление микроструктуры на поверхности раковин: *а, б* – *Palaeomutela numerosa* Gusev, 1990, голотип № 30/3130: *а* – правая створка раковины (x 2), *б* – выветрелая поверхность створки (x 30); видны радиальные пластины первого порядка среднего слоя раковины, перекрываемые комаргинальными пластинами слоя 2 (в нижней части снимка); разрез «Монастырский овраг», р. Волга, Тетюшский р-н, Татарстан; средняя пермь, уржумский ярус, терминальные слои; *в, г* – *Palaeomutela curiosa* Amalitzky, 1892, экз. ГМ КФУ, № 36/11-1107: *в* – правая створка раковины (x 4), *г* – радиальные бороздки микрокультуры, отражающие радиальную перекрещено-пластинчатую микроструктуру; р. Вятка; верхняя пермь, вятский ярус.

ВЫВОДЫ

1. Изучение арагонитовых раковин позволило существенно уточнить микроструктурные признаки раковин рода *Palaeomutela* и дополнить диагноз рода и семейства: слой 1 (внешний) – простая призматическая структура; слой 2 – комаргинальная перекрещено-пластинчатая структура; слой 3 (средний) – радиальная перекрещено-пластинчатая структура; слой 4 (паллиальный миоостракум) – неправильная простая призматическая структура; слой 5 (внутренний) – неправильная сложная перекрещено-пластинчатая структура.

2. Установлено, что при перекристаллизации арагонита в кальцит сохраняются основные микроструктурные особенности раковин рода

Palaeomutela, доступные для наблюдения, как на сканирующих электронных микроскопах, так и на оптических микроскопах в отраженном и проходящем (в шлифах и прозрачных репликах) свете.

3. Определены признаки перекрещено-пластинчатых микроструктур (комаргинальной и радиальной), наблюдаемые при малых оптических увеличениях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа М.Н. Уразаевой (Хасановой) поддержана грантом компании ОПТЭК (Carl Zeiss), проект «Микроструктура арагонитовых раковин неморских двустворчатых моллюсков – новый взгляд на систематику древней группы фауны», 2011 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Н.* Скелетная биогеохимия моллюсков. Харьков: Экограф, 2003. 284 с.
- Попов С.В.* Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1992. 46 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 245).
- Силантьев В.В.* Современное состояние систематики класса *Bivalvia* (двустворчатые моллюски) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. Геол. 2010. Т. 85. Вып. 3. С. 38–48.
- Хасанова М.Н., Зверева А.В., Силантьев В.В.* Микроструктура арагонитовых раковин неморских двустворчатых моллюсков рода *Concinella* Rogojevitsch in Betekhtina, 1966 из пермских отложений Печорского Приуралья // Матер. V Междунар. конф. «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии», Москва, 22-23 ноября 2010 г. М.: ПИН РАН, 2010. С. 117–119.
- Хасанова М.Н., Силантьев В.В.* Арагонитовые раковины неморских двустворчатых моллюсков рода *Palaeomutela* Amalitzky, 1891 из пермских отложений Печорского Приуралья // Матер. XIX молод. науч. конф. «Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента», Сыктывкар, 8-10 декабря 2010 г. Сыктывкар: Институт геологии КНЦ УрО РАН. С. 287–289.
- Barskov I.S.* Biomineralization and evolution. Coevolution of the mineral and biological worlds // *Biosphere Origin and Evolution* / Eds N. Dobretsov et al. New York: Springer, 2008. P. 211–218.
- Bonucci E.* Biological calcification: normal and pathological processes in the early stages, Berlin: Springer, 2007. 592 p.
- Brand U., Yochelson E.L., Eagar R.M.C.* Geochemistry of Late Permian non-marine bivalves: implications for the continental paleohydrology and paleoclimatology of Northwestern China // *Carbonates and Evaporates*. 1993. V. 8. № 2. P. 199–212.
- Carter J.G.* (ed.). Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. vii + 832 p.
- Carter J.G., Tevesz M.J.S.* Shell microstructure of a Middle Devonian (Hamilton Group) bivalve fauna from central New York // *J. Paleontol.* 1978a. V. 52. P. 859–880.
- Carter J.G., Tevesz M.J.S.* The shell structure of *Ptychodesma* (Cyrtodontidae; *Bivalvia*) and its bearing on the evolution of the Pteriomorphia // *Philos. Trans. Roy. Soc. L.* 1978b. B 284. P. 367–374.
- Newell N.D.* Late Paleozoic pelecypods: Mytilacea // *Kansas State Geol. Surv. Publ.* 1942. V. 10. P. 1–115.

SHELL MICROSTRUCTURE OF THE PERMIAN NON-MARINE BIVALVES OF THE GENUS *PALAEOMUTELLA* AMALITZKY, 1891

M.N. Urazaeva, V.V. Silantiev

The microstructure of aragonite shells of the genus *Palaeomutela* Amalitzky, 1891 from the Permian of Timan-Pechora Province and calcite shells of the same genus from the Permian of East-European Platform is studied. The microstructural features of shells in the genus *Palaeomutela* are clarified. The diagnoses of genus *Palaeomutela* and the family Palaeomutelidae Lahusen, 1897 are emended.

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИН НЕМОРСКИХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ РОДА *CONCINELLA* POGOREVITSCH IN BETEKHTINA, 1966

© 2012 г. Л.В. Химченко, М.Н. Уразаева, В.В. Силантьев

Казанский (Приволжский) федеральный университет
e-mail: Liliya.Himchenko@ksu.ru, Urazaeva.M.N.@mail.ru, vsilant@gmail.com

Рассмотрена микроструктура арагонитовых раковин неморских двустворчатых моллюсков рода *Concinella Pogorevitsch in Betekhtina, 1966* из пермских отложений Печорского Приуралья.

ВВЕДЕНИЕ

Раковины двустворчатых моллюсков – многослойный биоконструктивный материал, состоящий из кристаллов (кристаллитов) карбоната кальция, погруженных в органическую матрицу. Этот легкий и прочный продукт чрезвычайно сложной архитектуры обладает уникальными структурными свойствами, которые у каждого таксона формировались в ходе уникальной эволюционной истории. Органическая матрица, синтезируемая в экстрапаллиальной полости животного, является каркасом, в котором происходит нуклеация неорганических кристаллов, их ориентировка и рост. После захоронения раковины именно сохранность органической матрицы определяет возможности сохранения первичного кристаллического материала (Carter, 1990; Васильев, 2003; Bonucci, 2007; Børskov, 2008 и др.). Микроструктура слоев раковин является одним из признаков, используемых в систематике вымерших групп двустворчатых моллюсков на родовом и более высоком уровне (Carter, 1990; Попов, 1992 и др.). Однако возможности его использования ограничиваются сохранностью материала.

Двустворчатые моллюски строят свои раковины либо целиком из арагонита, либо из арагонита и кальцита. Поэтому при изучении ископаемых моллюсков считается, что структурные особенности наиболее сохранены у раковин, сложенных первичным арагонитом (Carter, 1990). Перекристаллизация арагонита в диагенетический кальцит может как сохранять реликтовую арагонитовую структуру слоев раковины (Newell, 1942; Carter, Tevesz, 1978a, b; Carter, 1990), так и в различной степени затушевывать ее, вплоть до полного уничтожения. Определение степени сохранности (измененности) первичной структуры у перекристаллизованных раковин имеет большое значение для установления систематической значимости наблюдаемых структур.

Первично арагонитовые раковины неморских двустворчатых моллюсков (НДМ) рода *Concinella Pogorevitsch in Betekhtina, 1966* впервые установлены в пермских отложениях России (рис. 1). Микроструктурные особенности этих раковин существенно дополнили диагноз рода. Сравнение микроструктур арагонитовых и перекристаллизованных раковин *Concinella* из разных местонахождений позволило определить степень



Рис. 1. *Concinella concinna* (Jones): *а* – экз. 30/3332, ядро с фрагментами стенки раковины; Тимано-Печорская провинция, правый берег р. Печора, в 3 км выше д. Усть-Сопля; *б* – экз. ГМ КФУ, № 30/3330, раковина; там же; *в* – экз. ГМ КФУ, № 56/2039, раковина; Кузнецкий бассейн.

сохранности первичных структур при диагенетических изменениях раковинного вещества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследования послужили коллекции В.И. Чалышева, И.С. Муравьева и А.К. Гусева, хранящиеся в Геологическом музее им. А.А. Штуkenберга Казанского федерального университета (ГМ КФУ, колл. № 30). Всего обработано более 50 образцов с пермскими НДМ из 20 обнажений и 5 скважин, расположенных в Печорском Приуралье в пределах Большесынинской впадины и гряды Чернышева. Для сравнения были изучены образцы из коллекции (ГМ КФУ, колл. № 36) пермских НДМ из ильинской подсерии кольчугинской серии Кузнецкого бассейна (сб. И.В. Будникова, Л.Г. Перегоедова, СНИИГГиМС).

Визуальное определение степени сохранности первичных арагонитовых раковин у НДМ контролировалось рентгенографическим анализом раковинного вещества на модернизированном дифрактометре ДРОН-2.

Изучение микроструктур раковин проводилось на сканирующих электронных микроскопах (СЭМ) Кабинета приборной аналитики Палеонтологического института им. А.А. Борисьяка РАН (г. Москва). Изучались вертикальные сколы и пришлифовки раковин, протравленные слабым раствором муравьиной кислоты.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

В целом, степень изученности пермских НДМ Большесынинской впадины и гряды Чернышева достаточно высокая. Работы В.В. Погоревича (1977), А.К. Гусева (Муравьев, 1972; Гусев, 1990), Н.Е. Яцук (Бетехтина и др., 1987) и особенно Г.П. Канева (1977, 1985, 1989, 1990, 1994; Варюхина

и др., 1981 и др.) содержат большое количество описаний таксонов различного ранга (главным образом родов и видов), данные по их стратиграфическому распространению, различные варианты зональных схем. Нужно отметить, что все перечисленные авторы отличаются разными подходами к систематике НДМ. В частности, их взгляды на объем рода *Concinella* и на стратиграфическое распространение относимых к нему видов, как правило, различны. Определение минерального состава и изучение микроструктуры раковин пермских НДМ в указанных работах не проводились.

Род *Concinella* был впервые описан В.В. Погоревич в рукописном отчете 1951 г. Позднее О.А. Бетехтина (1966, с. 198) опубликовала описание *Concinella Pogorevitsch*, 1951 с указанием типового вида *Posidonomya concinna* Jones, 1901 (кольчугинская серия Кузнецкого бассейна). Согласно статье 50.1.1. МКЗН (International..., 1999), датой установления рода следует считать 1966 г., а его автором является В.В. Погоревич, как исследователь прямо ответственный за номенклатурный акт и критерии пригодности таксона. Существующие в публикациях иные указания на дату установления и авторство рода *Concinella* некорректны.

Род *Concinella Pogorevitsch* in Betekhtina, 1966 в настоящее время (Силантьев, Картер, 2010) относится к надсемейству *Prokopievskioidea* H. Vokes, 1967. Положение семейства *Prokopievskioidea* в общей системе класса *Bivalvia* следующее: подкласс **Autobranchia Grobben, 1894**, инфракласс *Pteriomorpha* Beurlen, 1944, надсемейство *Prokopievskioidea* H. Vokes, 1967.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рентгенографический анализ раковин *Concinella* из различных местонахождений Печорского Приуралья во всех случаях выявил наличие первичного арагонита. Интенсивность

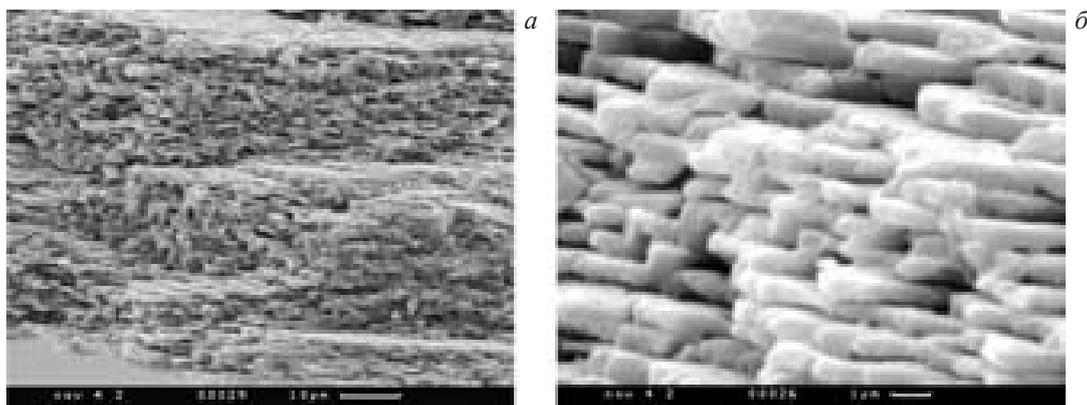


Рис. 2. Микроструктура раковин *Concinella concinna* (Jones), экз. ГМ КФУ, № 30/5910: *а* – внутренний перламутровый слой раковины; *б* – внутренний перламутровый слой при большем увеличении; Тимано-Печорская провинция, р. Большая Сыня, в 12 км выше д. Кыдзрасью.

диагностических рефлексов арагонита на дифрактограммах позволяет говорить о его значительно более высоком содержании по сравнению с кальцитом, имеющим, вероятно, вторичную природу. Раковины *Concinella* из Кузнецкого бассейна состоят целиком из кальцита, что говорит об их полной или частичной перекристаллизации.

В изученных арагонитовых раковинах типового вида *Concinella concinna* (Jones) из вертнинской свиты уржумского яруса Среднепечорского поднятия наблюдается хорошо сохранившееся перламутровое строение среднего и внутреннего слоев раковин, внешний слой отсутствует (рис. 2). Граница между средним и внутренним слоями постепенная. Толщина изученных раковин составляет в среднем 0.2 мм.

В раковинах этого же вида из ильинской подсерии (уржумский ярус) Кузнецкого бассейна, напротив, наблюдается внешний, предположительно первично кальцитовый, слой раковины с неправильной простой призматической структурой.

Границы призматического слоя резкие, что позволяет предполагать сохранность первичного кальцита. Призмы, слагающие внешний слой, имеют неправильную форму, отличаясь этим от правильных простых призм раковин большинства двустворчатых моллюсков. В то же время, сходные неправильные кальцитовые призмы наблюдаются у некоторых представителей морского надсемейства *Ambonychioidea*. Внутренние слои раковины у кузбасских форм перекристаллизованы и представлены синтаксиальным диагенетическим кальцитом, миметически повторяющим призматическую структуру внешнего слоя (рис. 3). Толщина изученных раковин составляет в среднем 0.12 мм.

Полученные данные позволили дополнить диагноз рода *Concinella* Pogorevitsch in Betekhtina, 1966: внешний слой раковины кальцитовый, структура неправильная простая призматическая; средний и внутренний слои арагонитовые перламутровые. При перекристаллизации арагонитовые слои могут полностью утрачивать первоначальную структуру.

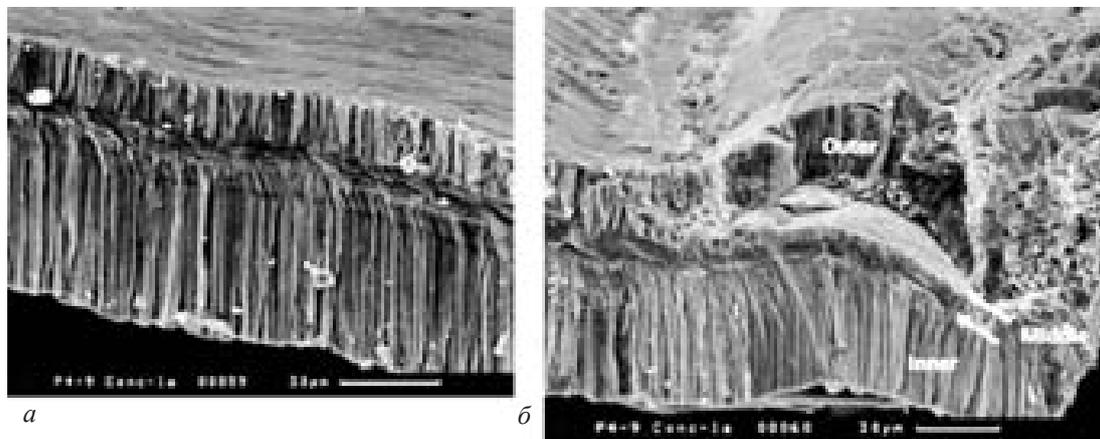


Рис. 3. Микроструктура кальцитовой раковины *Concinella concinna* (Jones), экз. ГМ КФУ, № 36/4003; Кузнецкий бассейн.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ И ВЫВОДЫ

Вопросы биоминерализации раковин двустворчатых моллюсков, значение микроструктурных признаков раковин для систематики класса, проблемы сохранности первичного вещества и микроструктурных признаков рассмотрены в ряде крупных обобщающих работ (Carter, 1990; Васильев, 2003; Bonucci, 2007 и др.).

В палеозойских отложениях местонахождений раковин двустворчатых моллюсков с сохранившимся арагонитом немного и почти все они приурочены к морским фациям. Раковины пермских неморских двустворчатых моллюсков с сохранившимся арагонитом до настоящего времени были известны только с территории Северо-Западного Китая (Brand et al., 1993). Во многих пермских местонахождениях НДМ вещество раковины полностью отсутствует (Бетехтина, 1966; Гусев, 1990).

Считается, что сохранение первичного арагонита у ископаемых раковин определяется главным образом умеренно восстановительными условиями осадконакопления (Hall, Kennedy, 1967; Kennedy, Hall, 1967; Degens, 1970). Такие условия снижают скорость бактериального разложения органической матрицы раковины и поэтому гидрофобные компоненты органической матрицы продолжают предохранять арагонит от воздействия грунтовых вод. Имеется мнение, что аминокислоты могут препятствовать переходу арагонита в кальцит посредством эпитака-

сиального эффекта, образуя защитный нарост на поверхности кристаллов (Jackson, Bischoff, 1971). Существенно восстановительные условия среды, хотя и снижают скорость бактериального разложения, но имеют противоположный эффект благодаря воздействию кислых поровых вод, способствующих быстрому растворению арагонитовых, а подчас и кальцитовых, слоев раковины (Carter, 1990).

Род *Concinella* интересен тем, что его типовой вид *Concinella concinna* (Jones) хорошо маркирует уржумский ярус в пределах всей Ангарской палеозоогеографической области. Между тем, использование только внешних систематических признаков привело к тому, что стратиграфическое распространение типового вида в Печорском бассейне определялось в объеме всей печорской серии (Гусев, 1990, с. 154), что снижало его корреляционный потенциал.

Полученные в ходе данной работы микроструктурные признаки рода *Concinella* на материале разной степени сохранности (первично арагонитовом и перекристаллизованном) не только дополняют его диагноз, но и позволяют проводить таксономическую диагностику по фрагментарным остаткам раковин из местонахождений разных палеозоогеографических провинций. В перспективе использование микроструктурных признаков позволит уточнить видовой объем рода *Concinella* и детализировать стратиграфические интервалы распространения его видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бетехтина О.А. Верхнепалеозойские неморские пелициподы Сибири и Восточного Казахстана. М.: Наука, 1966. 242 с.
- Бетехтина О.А., Старобогатов Я.И., Яцук Н.Е. Некоторые вопросы номенклатуры и систематики позднепалеозойских неморских двустворчатых моллюсков // Система и филогения ископаемых беспозвоночных. М.: Наука, 1987. С. 37–49.
- Варюхина Л.М., Канев Г.П., Колода Н.А. и др. Корреляция разнофациальных разрезов верхней перми Севера Европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. 160 с.
- Васильев А.Н. Скелетная биогеохимия моллюсков. Харьков: Экограф, 2003. 284 с.
- Гусев А.К. Неморские двустворчатые моллюски верхней перми Европейской части СССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1990. 295 с.
- Канев Г.П. Новые позднепермские абиеллиды севера Предуралья // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Вып. 4. М.: Наука, 1977. С. 40–41.
- Канев Г.П. Зональное расчленение угленосных отложений перми Печорского бассейна по неморским двустворкам // Тр. Ин-та геол. Коми фил. АН СССР. Вып. 54. Сыктывкар, 1985. С. 65–70.
- Канев Г.П. Новые позднепермские неморские двустворки Приуралья и Пай-Хоя // Тр. Ин-та геол. КНЦ УрО АН СССР. 1989. Вып. 71. С. 47–59.
- Канев Г.П. Палеонтологическая характеристика угленосных свит. Двустворки // Угленосная формация Печорского бассейна. Л.: Наука, 1990. С. 30–37.
- Канев Г.П. Пермские двустворчатые моллюски гряды Чернышева. Сыктывкар: КНЦ УрО РАН, 1994. 82 с.
- Муравьев И.С. Стратиграфия и условия формирования пермских отложений Печорского Приуралья. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1972. 203 с.
- Погоревич В.В. Некоторые неморские двустворки угленосной перми Печорского бассейна // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. Вып. 345. М.: Наука, 1977. С. 44–70.
- Попов С.В. Микроструктура раковины некоторых групп двустворчатых моллюсков. М.: Наука, 1992. 46 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 245).
- Силантьев В.В., Картер Дж. Пермские неморские двустворчатые моллюски: изменения в систематике // Геология и нефтегазоносность северных районов Урало-Поволжья. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2010. С. 107–109.

- Barskov I.S.* Biomineralization and evolution. Coevolution of the mineral and biological worlds // *Biosphere Origin and Evolution* / Eds N. Dobretsov et al. New York: Springer, 2008. P. 211–218.
- Bonucci E.* Biological calcification: normal and pathological processes in the early stages. Berlin: Springer, 2007. 592 p.
- Carter J.G.* (ed.). Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends. V. 1. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. vii + 832 p.
- Carter J.G., Tevesz M.J.S.* Shell microstructure of a Middle Devonian (Hamilton Group) bivalve fauna from central New York // *J. Paleontol.* 1978a. V. 52. P. 859–880.
- Carter J.G., Tevesz M.J.S.* The shell structure of *Ptychodesma* (Cyrtodontidae; Bivalvia) and its bearing on the evolution of the Pteriomorpha // *Philos. Trans. Roy. Soc. L.* 1978b. B 284. P. 367–374.
- Degens E.T.* Molecular nature of nitrogenous compounds in sea water and recent marine sediments // *Organic Matter in Natural Waters. Occas. Publ. Inst. Mar. Sci. (Alaska)*. 1970. № 1. P. 77–106.
- Hall A., Kennedy W.J.* Aragonite in fossils // *Proc. Roy. Soc. L.* 1967. B 168. P. 377–412.
- International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition. London: International Trust for Zoological Nomenclature. 1999. xxix + 306 p.
- Jackson T.A., Bischoff J.L.* The influence of amino acids on the kinetics of the recrystallization of aragonite to calcite // *J. Geol.* 1971. V. 79. P. 493–497.
- Kennedy W.J., Hall A.* The influence of organic matter on the preservation of aragonite in fossils // *Proc. Geol. Soc. L.* 1967. V. 1643. P. 253–255.
- Newell N.D.* Late Paleozoic pelecypods: Mytilacea // *Kansas State Geol. Surv. Publ.* 1942. V. 10. P. 1–115.

SHELL MICROSTRUCTURE OF THE PERMIAN NON-MARINE BIVALVES OF THE GENUS *CONCRINELLA* POGOREVITSCH IN BETEKHTINA, 1966

L.V. Khimchenko, M.N. Urazaeva, V.V. Silantiev

The microstructure of aragonite shells of the non-marine pelecypod genus *Concinella* Pogorevitsch in Betekhtina, 1966 from the Permian of the Ural-Pechora area is studied.

УДК 595.73:551.735.2 (571.5)

**ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА NARKEMINA MARTYNOV
(INSECTA: EOBLATTIDA: CNEMIDOLESTIDAE) ИЗ КАРБОНА СИБИРИ**

© 2012 г. Д.С. Аристов

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

Переописан типовый материал *Narkemina angustata* Martynov, 1930, *N. angustiformis* Sharov, 1961 и *N. genuina* Sharov, 1961 (Insecta: Eoblattida: Cnemidolestidae) из верхнего карбона Сибири. Виды *N. angustiformis* и *N. genuina* восстановлены из синонимов. На дополнительном материале показана индивидуальная изменчивость жилкования *N. angustiformis*.

Верхнекарбоновые Eoblattida на территории России немногочисленны. Из нескольких местонахождений Сибири описаны представители семейств Cnemidolestidae, Gerapompidae и Spanioderidae (Аристов, в печати). К семейству Cnemidolestidae относится род *Narkemina* Martynov, 1930, рассматриваемый в данной работе. Род *Narkemina* был описан в семействе Narkemidae (Мартынов, 1930). Позднее было описано семейство Narkeminidae (Pinto, Ornellas, 1991), впоследствии сведенное в синонимы к Ischnoneuridae (Rasnitsyn, 2002). К Ischnoneuridae (=Aetophlebiidae, =Narkeminidae) были отнесены верхнекарбоновые роды *Ischnoneura* Brongniart, 1893, *Ctenoptilus* Handlirsch, 1906, *Ischnoneurilla* Handlirsch, 1919, *Protodiamphipnoa* Brongniart, 1885 из местонахождения Комментри (стефанский ярус Франции), *Aetophlebia* Scudder, 1885 из Мэзон Крик (демойнский ярус Иллинойса, США), *Narkemina* Martynov, 1930 из верхнего карбона Сибири, местонахождений Винсдор (демойнский ярус Миссури, США) и Боитува (подсерия Итараре Бразилии), *Paranarkemina* Pinto et Ornellas, 1980 из местонахождения Бахо-де-Велиз (стефанский ярус Аргентины) и *Narkeminopsis* Whalley, 1979 из вест-

фальского Рэдстока в Великобритании (Rasnitsyn, 2002). Поскольку род *Ischnoneura* сейчас перенесен в Huperlida (Rasnitsyn, Aristov, 2012), корректным названием семейства для оставшихся родов является Cnemidolestidae Handlirsch, 1906. Сходную по объему группу родов O. Бету рассматривал как отряд Cnemidolestodea. В Cnemidolestodea им были включены рода *Cnemidolestes* Handlirsch, 1906 из Комментри, *Protodiamphipnoa*, *Bouleites* Lameere, 1917, *Ischnoneura*, *Narkemina*, *Narkeminopsis*, *Aetophlebia*, *Amphiboliacridites* Langiaux et Parriat, 1974 из местонахождения Монсо-ле-Мин (стефанский ярус Франции), *Paranarkemina* и *Narkema* Handlirsch, 1911 из Мэзон-Крик (Béthoux, 2005). По нашему мнению, семейство Cnemidolestidae включает роды *Cnemidolestes*, *Protodiamphipnoa*, *Bouleites*, *Narkemina*, *Narkeminopsis*, *Aetophlebia*, *Amphiboliacridites*, *Paranarkemina*, *Narkema* из числа уже упомянутых, а также *Carpenteroptera* Pinto, 1990 из местонахождений подсерии Итараре Фазенда Хука (штат Санта Катарина) и Дураснал (штат Риу-Гранди-ду-Сул) в Бразилии, *Velizphlebia* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007 из Бахо-де-Велиз (Martins-Neto et al., 2007), а также несколько родов из верхнекарбоновых местонахож-

дений Чуня (Красноярский край, Эвенкийский НО, Эвенкийский р-н, левый берег р. Чуня, правого притока р. Подкаменная Тунгуска, в 12 км ниже устья р. Ёробы; катский горизонт, катская свита), Изыхские Копи (Россия, Республика Хакасия, 20 км юго-западнее г. Абакан, правый берег р. Абакан у п. Изыхские Копи; белоярская свита) и нижнепермского местонахождения Кедровка (Кемеровская обл., правобережье р. Томь, левый склон долины р. Кедровка, балахонская серия, верхнебалахонская подсерия, ишановский горизонт; нижняя пермь, кунгурский ярус: Щербаков, 2008), описание которых находится в печати (Аристов, в печати). Для этих родов наиболее характерны SC, заканчивающаяся на R, полностью или частично редуцированная MP и CuA, образующая два ветвящихся ствола, чаще всего образующие два направленных друг к другу гребня. Из всех перечисленных выше родов в Cnemidolestidae не включен род *Stenoptilus* (= *Ischnoneurilla*; Béthoux, Nel, 2005). Для переднего крыла этого рода характерно преко-стальное поле и задние ветви на CuA, что не свойственно остальным кнемидолестидам. Положение рода *Stenoptilus* в пределах Eoblattida является неясным.

В верхнем карбоне Сибири (балахонская серия, нижнебалахонская подсерия, алыкаевская свита) известны три представителя рода *Narkemina*. Из местонахождения Верхотомское (правобережье р. Томь в 15 км ниже г. Кемерово, правый склон долины р. Б. Чесноковки выше с. Верхотомское) описана *Narkemina angustata* Martynov, 1930 (Мартынов, 1930; Шаров, 1961). Из Желтого Яра (Крапивинский р-н, правый берег р. Томь ниже устья р. Змеинки и выше д. Ивановка) и Завьялово (Новосибирская обл., Тогучинский р-н, ж.-д. выемка у с. Завьялово) описаны *N. angustiformis* Sharov, 1961 и *N. genuina* Sharov, 1961, соответственно (Шаров, 1961). Представители *N. angustata* указывались из местонахождения Чуня (Расницын, 1980; Стороженко, 1998). *N. angustiformis* и *N. genuina* были сведены в синонимы к *N. angustata* (Расницын, 1980; Стороженко, 1998, соответственно), ниже обосновывается самостоятельность обоих видов. Представители *Narkemina* из Чуни отнесены нами к *N. angustiformis*, к этому же виду относятся крылья из Изыхских Копей (см. ниже). *N. angustiformis* является одним из наиболее многочисленных видов насекомых в Чуне и некоторых слоях местонахождения Изыхские Копи. В Желтом Яре, напротив, несмотря на большие сборы, эоблаттиды представлены одним экземпляром этого вида. Обсуждаемый вид уникален среди эоблаттидовых не только достаточно ши-

роким географическим распространением, но и тем, что известен из нескольких близких по возрасту, но не разновозрастных местонахождений. Белоярская свита (Изыхские Копи) залегает на побережной свите, которая, как и катская свита (Чуня), сопоставляется с верхами мазуровской – низами алыкаевской свиты (Стратиграфический словарь..., 1977).

Широко распространенные и достаточно многочисленные Cnemidolestidae являются одними из немногих карбоновых эоблаттид, для которых возможна реконструкция образа жизни. Кнемидолестиды были крупными насекомыми с пронотумом без параноталий, с сильно увеличенными хватательными передними ногами и направленными вперед голени средних и задних ног (рис. 1). Отсутствие параноталий пронотума и направленные вперед голени всех трех пар ног характерны для специализированных фитофилов. Такое строение ног обеспечивает не опорное, как у наземных насекомых, а подтягивающее движение, характерное для обитателей растительности и водных реофилов. Параноталии пронотума, образующие полное кольцо, служат для защиты крыльев при движении в подстилке. У открытоживущих форм параноталии не развиты или у некоторых представителей Dictyoneridea представляют собой два латеральных крыловидных выроста. Очень крупные хватательные ноги большинства кнемидолестид характерны для специализированных хищников-засадников (Горохов, 2004). Cnemidolestidae представляли собой крупных, плохо летающих (из-за соотношения размеров ног и крыльев) фитофилов, ведущих образ жизни хищников-засадников. Такой образ жизни характерен для современных богомолов и некоторых прямокрылых. Для многих кнемидолестид характерна криптическая, чаще поперечно-полосатая (рис. 1, а, в) окраска. Такая окраска могла служить защитой как от крупных стрекоз Meganeuridae, так и от мелких насекомоядных завропсид типа *Petrolacosaurus*, которые могли обитать на растениях (А.Г. Сенников, личн. сообщ.). Именно защитой от последних могла объясняться окраска уникального для карбона *Protodiamphipnoa gaudryi* (рис. 1, б). На темных крыльях этого насекомого, помимо мелких пятен, имеются два крупных поперечных светлых пятна с темной серединой, напоминающих глаза. Такая окраска у современных насекомых служит защитой от птиц. Защитная окраска характерна для представителей семейства из местонахождений Северной Америки и Европы, находившихся в низких палеоширотах (Eskov, 2002). Для кнемидолестид из высокоширотных местонахождений

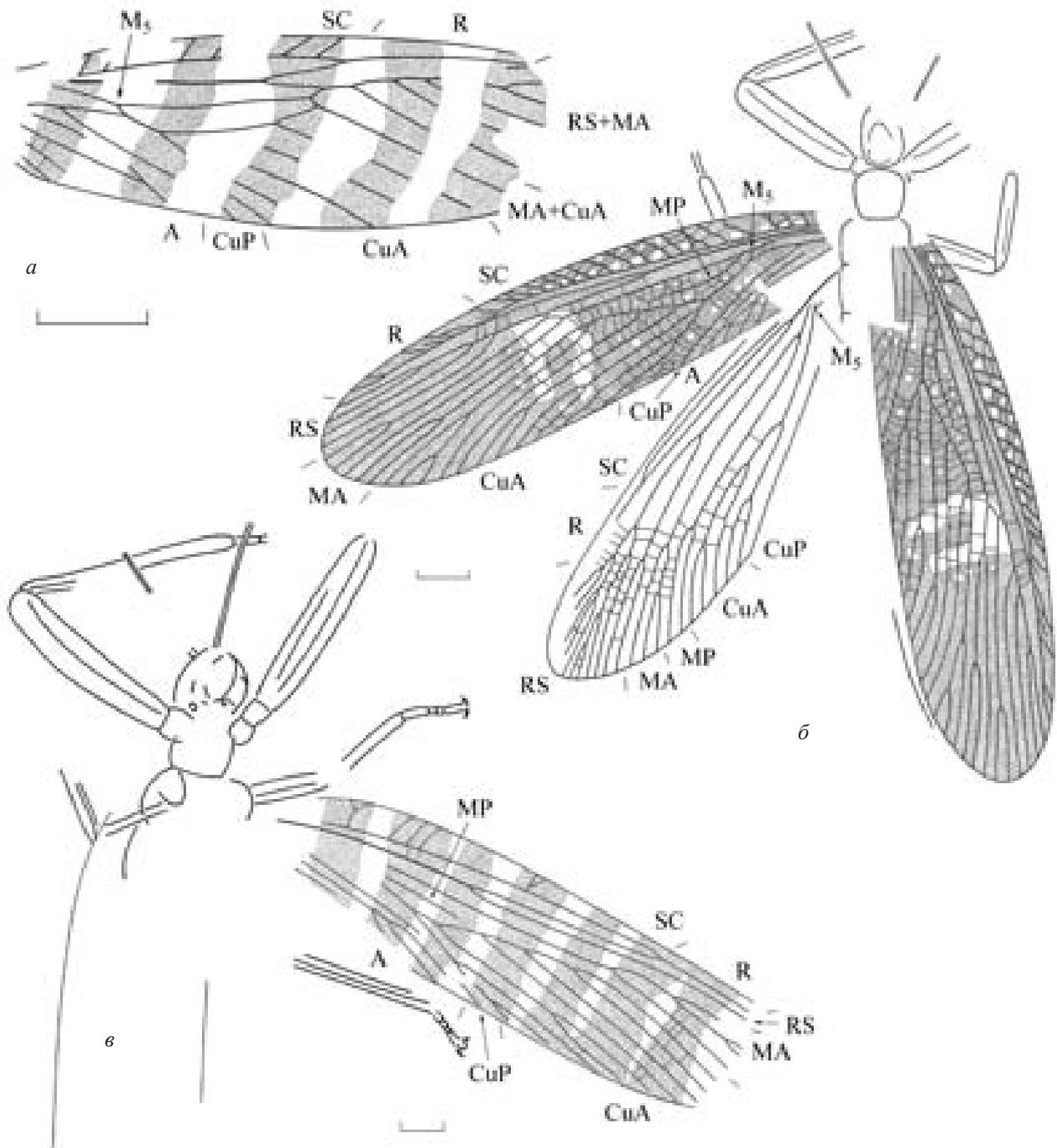


Рис. 1. Представители семейства Snemidolestidae (масштабная линейка – 5 мм): *a* – *Narkeminopsis eddi* Whalley, 1979, голотип NHM, In. 64531; отпечаток переднего крыла; Великобритания, Рэдсток, Эйвон; вестфальский ярус D, верхний карбон (хранится в Natural History Museum, London); *б* – *Protodiamphipnoa gaudryi* (Brongniart, 1885), реконструкция на основе неотипа MNHN-DHT-R51400, экз. MNHN-DHT-R51393, MNHN-DHT-R51045 и литографии (Brongniart, 1885, табл. II, фиг. 1); *в* – *Snemidolestes woodwardi* (Brongniart, 1893), голотип MNHN-DHT-R51272, общий вид; Франция, Алье, местонахождение Комментри; стефанский ярус В-С, верхний карбон.

Южной Америки и Сибири криптическая окраска не характерна (Pinto, Adami-Rodrigues, 1999; рис. 2, 3). Это объясняется, вероятно, отсутствием в этих местонахождениях стрекоз (Мартынова, 1961; Pinto, Adami-Rodrigues, 1999) и мелких завропсид (Сенников, личн. сообщ.). Следует отметить, что некоторые насекомые-фитофаги демонстрируют криптическую окраску и в низких и в

высоких палеоширотах. Например, для многочисленных в Чуне и Изыхских Копях *Tchirkovaea G. Zalessky, 1931 (Ductioneurida)* характерна пятнистая криптическая окраска (Родендорф, 1961; Sinitshenkova, 2002). Такая окраска служила, вероятно, защитой от кнемидолестид, единственных крупных хищных насекомых в этих местонахождениях.

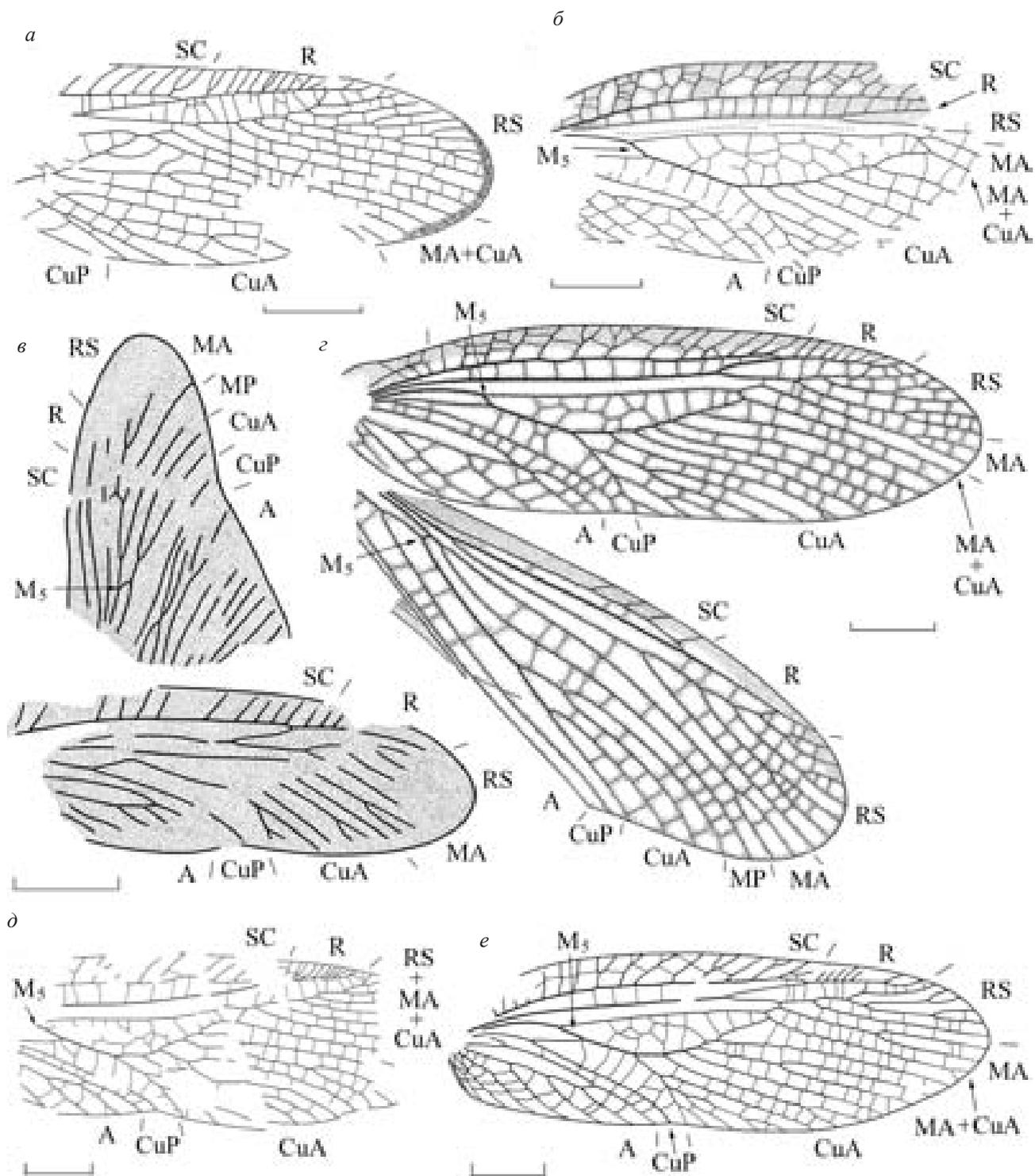


Рис. 2. Представители рода *Narkemina* из верхнего карбона Сибири (масштабная линейка – 1 мм (в) и 5 мм – остальные): а – *N. angustata* Martynov, 1930, голотип ПИН, № 3115/129, переднее крыло субимаго; Кемеровская обл., местонахождение Верхотомское; б, г–е – *N. angustiformis* Sharov, 1961: б – голотип ПИН, № 1281/249, переднее крыло субимаго; Кемеровская обл., местонахождение Желтый Яр; алыкаевская свита, нижнебалахонская подсерия; г – переднее и заднее крыло субимаго, реконструкция на основе экз. ПИН, № 3115/97; д – экз. ПИН, № 3115/120, переднее крыло субимаго; е – экз. ПИН, № 3115/249, переднее крыло имаго; Красноярский край, местонахождение Чуня; катская свита; в – *Narkemina* sp., экз. ПИН, № 5384/14, крыловые зачатки; Республика Хакасия, местонахождение Изыхские Копи; белоярская свита.

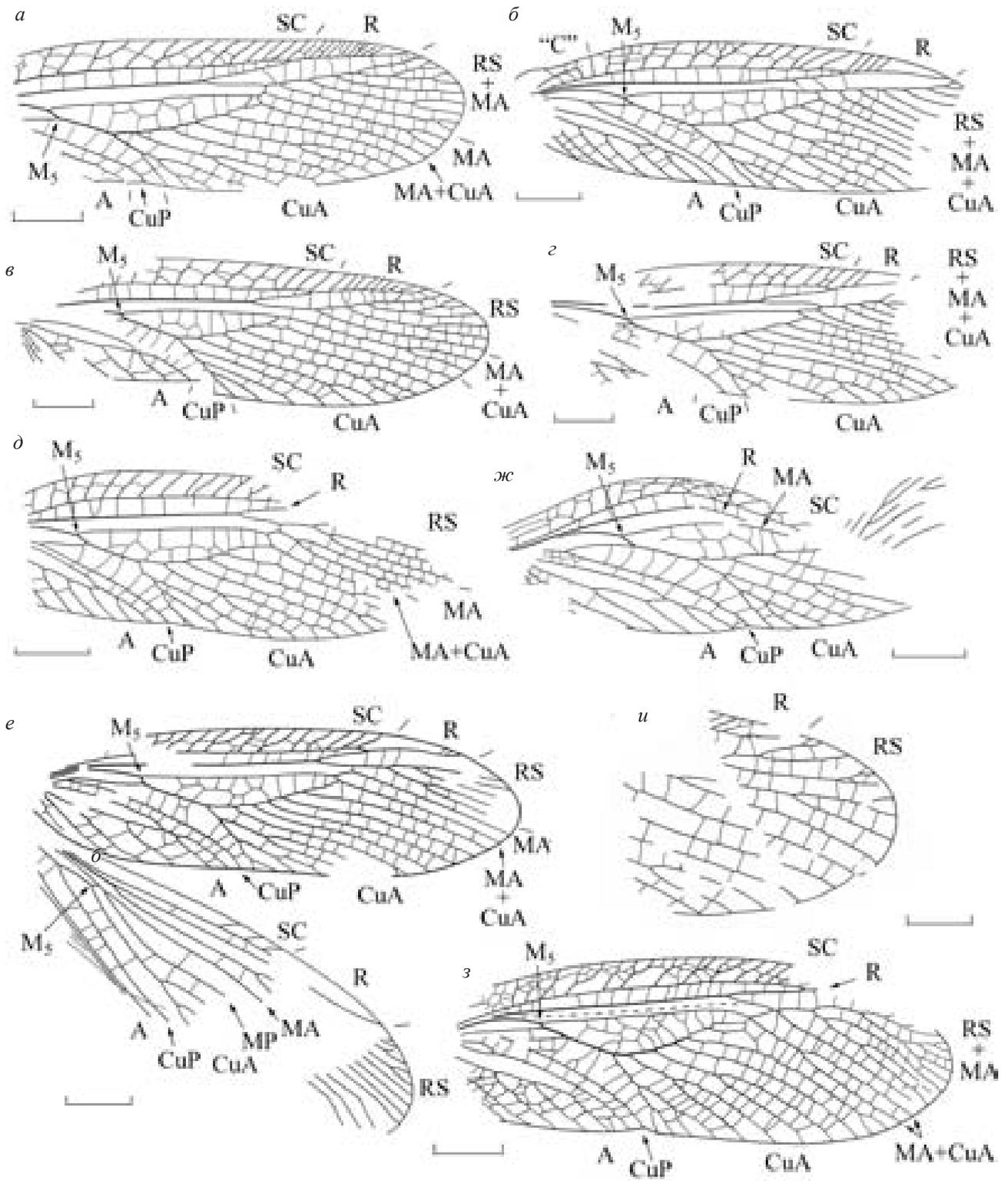


Рис. 3. Представители рода *Narkemina* из верхнего карбона Сибири (масштабная линейка – 2 мм (*и*) и 5 мм (остальные): *а–з* – *Narkemina angustiformis* Sharov, 1961, субимаго: *а* – экз. ПИН, № 3115/120, *б* – экз. ПИН, № 3115/121, *в* – экз. ПИН, № 3115/245; *г* – экз. ПИН, № 3115/220; *д* – экз. ПИН, № 3115/228, передние крылья; *е* – экз. ПИН, № 3115/97, переднее и заднее крыло; Красноярский край, местонахождение Чуня; катская свита, верхний карбон; *ж* – экз. МГЦС, № 1/8/03/119-120, *з* – экз. ПИН, № 5384/18, передние крылья; Республика Хакасия, местонахождение Изыхские Копи; белоярская свита, верхний карбон; *и* – *N. genuina* Sharov, 1961, голотип ПИН, № 742/58, переднее крыло субимаго; Россия, Кемеровская обл., местонахождение Завьялово; алыкаевская свита, нижнебалахонская подсерия.

Для *N. angustata* предполагается развитие по типу археметаболии, при котором имеются крылатые стадии субимаго и имаго (Расницын, 1998; Стороженко, 1998). Первая отличается недоразвитыми половыми органами и более толстыми крыльями с развитой гиподермой. Такой тип развития характерен для поденок, палеодиктиоптер и некоторых гриллоблаттид. Крыловые зачатки нимфы *Narkemina* sp. (рис. 2, в), кожистые, темные с нечетким, но узнаваемым жилкованием. Для отпечатков субимагинальных крыльев по сравнению с имагинальными характерна более кожистая, темная мембрана крыла и нечеткие очертания жилок (рис. 2, б, г, е). Имагинальные крылья (рис. 2, д) отличаются светлой мембраной и четкими жилками. Субимагинальные крылья могут быть меньше имагинальных или равными им по величине. Для *N. angustata* предполагалось наличие двух субимагинальных и имагинальной стадий с длиной переднего крыла соответственно 32-34, 35-37 и 39-43 (Стороженко, 1998). Часть материала, использованного в этих промерах, была описана как новые роды и виды (Аристов, в печати). Измерения передних крыльев, определенных нами как *N. angustiformis*, показало, что длина субимагинальных и имагинальных крыльев колеблется от 38 до 40 мм. Субимагинальные крылья не удалось разделить на размерные классы, разница в размерах объясняется, вероятно, индивидуальной изменчивостью. Это позволяет предполагать для *N. angustata* наличие одной субимагинальной стадии, не всегда отличающейся по размеру от имаго. Наличие одной субимагинальной стадии, не отличающейся по размерам от имаго, характерно для современных поденок.

Материал, включая типы, хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) и Музее геологии Центральной Сибири, г. Красноярск (один экз. *N. angustiformis*). Автор признателен А.П. Расницыну (ПИН РАН) за ценные замечания и О.Ф. Якуниной (МГЦС) за предоставление материала для изучения. Работа поддержана грантом РФФИ, № 10-04-01713 и программой Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем».

Отряд Eoblattida Handlirsch, 1906

Семейство Cnemidolestidae Handlirsch, 1906

Род *Narkemina* Martynov, 1930

Narkemina: Мартынов, 1930, с. 1229; Шаров, 1961, с. 167; 1962, с. 122; Pinto, Ornellas, 1978, с. 311; Lewis, 1979,

с. 754; Расницын, 1980, с. 150; Pinto, 1980, с. 288; Pinto et al., 1980, с. 208; Carpenter, 1992, с. 133; Storozhenko, 1997, с. 5; Стороженко, 1998, с. 71; Pinto, Adami-Rodrigues, 1999, с. 120; Rasnitsyn, 2002, с. 258; Brauckmann, Nerd, 2005, с. 44; Martins-Neto et al., 2007, с. 90; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 15.

Типовой вид – *N. angustata* Martynov, 1930.

Диагноз. Костальное поле в 1.5 раза шире субкостального. SC заканчивается на R. RS начинается в конце базальной трети или у середины крыла. MP полностью редуцирована, MA ветвится за основанием RS. CuA начинает ветвиться перед основанием RS. A_1 слита в своей дистальной трети с A_2 . Крыло без поперечных полос или «глазчатого» рисунка.

Видовой состав. Три вида из верхнего карбона: *N. angustata* Martynov, 1930 из местонахождения Верхнетомское, *N. angustiformis* Sharov, 1961 из Желтого Яра (алыкаевская свита Кемеровской обл.), Чуни (катская свита Красноярского края), Изыхских Копей (белоярская свита Хакасии) и *N. genuina* Sharov, 1961 из Завьялово (алыкаевская свита Кемеровской обл.). Последние два вида восстановлены нами из синонимов (см. ниже).

Сравнение. Наиболее сходен с *Narkeminois* Whalley, 1979 из вестфальских отложений верхнего карбона Великобритании и Германии по сочетанию отсутствия MP с анастомозом A_1+A_2 . *Narkemina* отличается более широким костальным полем и отсутствием поперечных полос. У *Narkeminois* костальное поле у основания RS равно по ширине субкостальному, крыло с поперечными полосами (Whalley, 1979; Brauckmann, Nerd, 2005; рис. 1, а).

Замечания. Возможно, к *Narkemina* относится фрагмент крыла из верхнекарбонного местонахождения Мавононо на Мадагаскаре (Pinto, Ornellas, 1978). Из верхнего карбона Бразилии в роде *Narkemina* были описаны *N. rodendorfi* Pinto et Ornellas, 1978 из местонахождения Боитува и *N. rochacamposi* Pinto et Ornellas, 1978 из местонахождения Дураснал (Pinto, Ornellas, 1978). Для *N. rodendorfi* был описан род *Irajanarkemina* Martins-Neto, Gallego et Brauckmann, 2007, *N. rochacamposi* перенесен в род *Carpenteroptera* Pinto, 1990 (Martins-Neto et al., 2007). Для *N. windsoriensis* Lewis, 1979 из местонахождения Винсдор (демойнский ярус верхнего карбона, Миссури, США) характерна нередуцированная MP (Lewis, 1979), и этот вид относится к новому роду, описание которого находится в печати (Аристов, в печати).

***Narkemina angustata* Martynov, 1930**

Табл. I, фиг. 1–3

Narkemina angustata: Мартынов, 1930, с. 1230, рис. 6; Шаров, 1961, с. 168, рис. 93, табл. 10, фиг. 53; 1962, с. 122, рис. 296; Pinto, Ornellas, 1978, с. 311; Lewis, 1979, с. 755; Расницын, 1980, с. 150; Pinto et al., 1980, с. 208, табл. I, фиг. 3; Pinto, 1990, с. 8, рис. 3b; Pinto, 1992, с. 289; Carpenter, 1992, с. 133, рис. 77.7a; Storozhenko, 1997, с. 5, рис. 3, 4; Storozhenko, 1998, с. 71, рис. 110-113; Pinto, Adami-Rodrigues, 1999, с. 120; Rasnitsyn, 2002, с. 257, рис. 356; Brauckmann, Nerd, 2005, с. 48; Rasnitsyn, Aristov, 2010, с. 15, рис. 16; Gu et al., 2011, с. 313, рис. 7.

Г о л о т и п – ПИН, № 1079/25, отпечаток переднего крыла; местонахождение Верхотомское, Кемеровская обл., Россия; верхний карбон, алыкаевская свита.

О п и с а н и е (рис. 2, а). Передний край переднего крыла в дистальной половине слабовыпуклый. Костальное поле у основания RS в 1.5 раза шире субкостального. SC с простыми и дихотомирующими передними ветвями, не соединенными поперечными жилками, заканчивается на R у середины крыла. Передние ветви R простые и дихотомирующие, частые, не соединенные поперечными жилками, R заканчивается на переднем крае крыла. Основание RS расположено в конце базальной трети крыла на уровне вершины CuP. RS свободный, начинает ветвиться у середины крыла, в базальной части гребенчатый назад, в дистальной вперед. Одна из ветвей RS слита с R, передние ветви выходят на передний край крыла. MA слита с CuA до своего разделения на ветви, с двумя-тремя ветвями. Передний ствол CuA гребенчатый назад, с 9-10 ветвями, две из которых слиты с MA. Задний ствол CuA разделяется перед своей серединой на две ветви. Вершина CuP прямая. Костальная жилка проходит параллельно заднему краю крыла на небольшом расстоянии от него (табл. I, фиг. 2). Поперечные жилки простые и H-образные в интеррадиальном и медиальном полях. Мембрана без следов затемнения, вдоль вершины крыла проходит полоса мелкоморщинистой мембраны (табл. I, фиг. 3).

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла около 30, наибольшая ширина – 10.5, ширина у вершины R – 8.5.

М а т е р и а л. Голотип.

***Narkemina angustiformis* Sharov, 1961**

Табл. I, фиг. 4–10; табл. II, фиг. 1–6

Narkemina angustiformis: Шаров, 1961, с. 168, рис. 94, табл. 10, фиг. 54; 1962, с. 123, рис. 297; Lewis, 1979, с. 755; Pinto et al., 1980, с. 208, табл. I, фиг. 2. *Narkemina angustata* (part.): Расницын, 1980, с. 150;

Carpenter, 1992, с. 133, рис. 77. 7a; Storozhenko, 1998, с. 71; Brauckmann, Herd, 2005, с. 48.

Г о л о т и п – ПИН, № 1281/249, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; местонахождение Желтый Яр, Кемеровская обл., Россия; верхний карбон, алыкаевская свита.

О п и с а н и е (рис. 2, в–е, 3, а–з). Передний край переднего крыла выпуклый по всей длине или в дистальной половине слабоогнутый. Основание костального поля расширено, отделено короткой «костальной» жилкой, не выходящей на передний край крыла. Костальное поле у основания RS в 1.5 раза шире субкостального. Передние ветви SC простые или с несколькими окончаниями, соединяющие их поперечные жилки субпараллельно переднему краю крыла. SC заканчивается на R около границы дистальной трети крыла, R с частыми, чаще простыми и не соединенными поперечными жилками передними ветвями. R заканчивается на переднем крае крыла, радиальное поле до основания RS без поперечных жилок, с продольной радиальной складкой. Основание RS расположено у середины или перед дистальной третью крыла за уровнем вершины CuP. RS свободный или слит с MA+CuA, начинает ветвиться в своей базальной трети, чаще гребенчатый назад или ветвящийся беспорядочно. Одна из ветвей RS слита с R, передние ветви выходят на передний край крыла, RS с 6-10 окончаниями. Основание M соединено с CuA за счет мощной M₅ (более мощной, чем M после отхождения M₅ и CuA до впадения M₅). MP полностью редуцирована, MA или ее задняя ветвь слита с CuA сразу за основанием RS, свободная MA простая или двуветвистая, MA+CuA с одним-двумя окончаниями. CuA до впадения M₅ изогнута S-образно. Передний ствол CuA гребенчатый назад, с шестью-восемью ветвями, одна из которых слита с MA. Задний ствол CuA чаще гребенчатый вперед, реже ветвится беспорядочно, с четырьмя-шестью ветвями. Вершина CuP изогнута. A₁ с «ячейкой» в основании, слита с A₂, A₁+A₂, с одним-двумя окончаниями. A₂ гребенчатая назад с пятью-семью ветвями. Костальная жилка проходит параллельно заднему краю крыла на небольшом расстоянии от него (табл. I, фиг. 6). Поперечные жилки чаще простые, в медиальном, интеркубитальном и основании кубитального поля образуют два или три (в медиальном) ряда ячеек. Мембрана у субимаго затемнена вдоль переднего края крыла и жилок или крыло полностью темное, мембрана без мелкоморщинистых участков. Передний

край заднего крыла слабовыпуклый, костальное поле равно по ширине субкостальному или шире его. SC с простыми передними ветвями, заканчивается на R перед дистальной третью крыла. R после слияния с SC изогнут S-образно, заканчивается на переднем крае крыла. Основание RS расположено в базальной четверти крыла, RS начинает ветвиться за серединой крыла, гребенчатый назад. RS с восемью ветвями, одна из которых слита с R, передние ветви заканчиваются на переднем крае крыла. M соединена с CuA за счет короткой M_5 , разделяется на уровне основания RS на MA с коротким развилком и нормально развитую простую MP. CuA у своей середины дихотомически ветвится, с четырьмя окончаниями, CuP заканчивается за серединой крыла. A_1 простая, анальная область крупная, подворачивающаяся под крыло.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла около 38-40, наибольшая ширина – 11.5-13, ширина у вершины R – 8-9.5; длина заднего крыла – 35-37.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида SC, заканчивающейся около границы дистальной трети крыла, и RS, начинающимся около середины крыла, за уровнем вершины CuP. У *N. angustata* SC заканчивается у середины крыла, а RS начинается в базальной его трети на уровне вершины CuP (см. выше).

З а м е ч а н и я. *Narkemina angustiformis* была сведена в синонимы к *N. angustata* (Расницын, 1980). Однако изучение дополнительного материала из Чуни и Изыхских Копей выявило достаточно различий для восстановления *N. angustiformis* из синонимов.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, №№ 3115/229, 249 (передние крылья имаго); 97 (переднее и заднее крылья субимаго); 120-122, 220, 228, 245 (передние крылья субимаго); 107, 233 (задние крылья субимаго; Чуня, катская свита Красноярского края); экз. ПИН,

№№ 5384/17, 18 и экз. МГЦС, № 1/8/03/119-120 (передние крылья субимаго; Изыхские Копи, белоярская свита Хакасии).

***Narkemina genuina* Sharov, 1961**

Табл. II, фиг. 7

Narkemina genuina: Шаров, 1961, с. 168, рис. 95-97, табл. 10, фиг. 55.

Narkemina angustata (part.): Стороженко, 1998, с. 71; Brauckmann, Herd, 2005, с. 48.

Г о л о т и п – ПИН, № 742/58, прямой и обратный отпечаток неполного переднего крыла; местонахождение Завьялово, Кемеровская обл., Россия; верхний карбон, алыкаевская свита.

О п и с а н и е (рис. 3, *u*). R с частыми, дихотомизирующими, передними ветвями, заканчивается на переднем крае крыла. Одна из ветвей RS соединена с R. Передняя ветвь RS гребенчатая назад, частично выходит на передний край крыла. Следующая ветвь, вероятно принадлежащая RS, также гребенчатая назад. Поперечные жилки простые, прямые. Мембрана без затемнения, вдоль вершины крыла без мелких морщинок.

Р а з м е р ы в мм: длина переднего крыла около 23, ширина у вершины R – 6.

С р а в н е н и е. *N. genuina* отличается от *N. angustata* меньшими размерами, гребенчатой назад дистальной частью RS и отсутствием полосы мелкоморщинистой мембраны вдоль вершины крыла. По гребенчатой назад дистальной части RS *N. genuina* сходна с *N. angustiformis*, от которого также отличается меньшими размерами (см. выше).

З а м е ч а н и я. *Narkemina genuina* была сведена в синонимы к *N. angustata* (Стороженко, 1998). Неполная сохранность голотипа этого вида не позволяет с уверенностью ни принять предложенную синонимию, не отвергнуть ее. До получения дополнительного материала из Завьялово нам представляется преждевременным синонимизировать *N. genuina* с каким-либо другим видом *Narkemina*.

М а т е р и а л. Голотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов Д.С. Новые и малоизвестные Eoblattida (Insecta) из палеозоя России // Палеонтол. журн. (в печати).

Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чтения памяти Н.А. Холодковского. СПб.: Русс. энтомол. об-во, 2004. Вып. 57. № 1. 54 с.

Мартынов А.В. О палеозойских насекомых Кузнецкого бассейна // Изв. Главн. Геол.-Развед. Упр. 1930. Т. XLIX. № 10. С. 1221–1248.

Мартынова О.В. Местонахождения палеозойских насекомых в Кузнецком бассейне и собранные коллекции // Палеозойские насекомые Кузнецкого

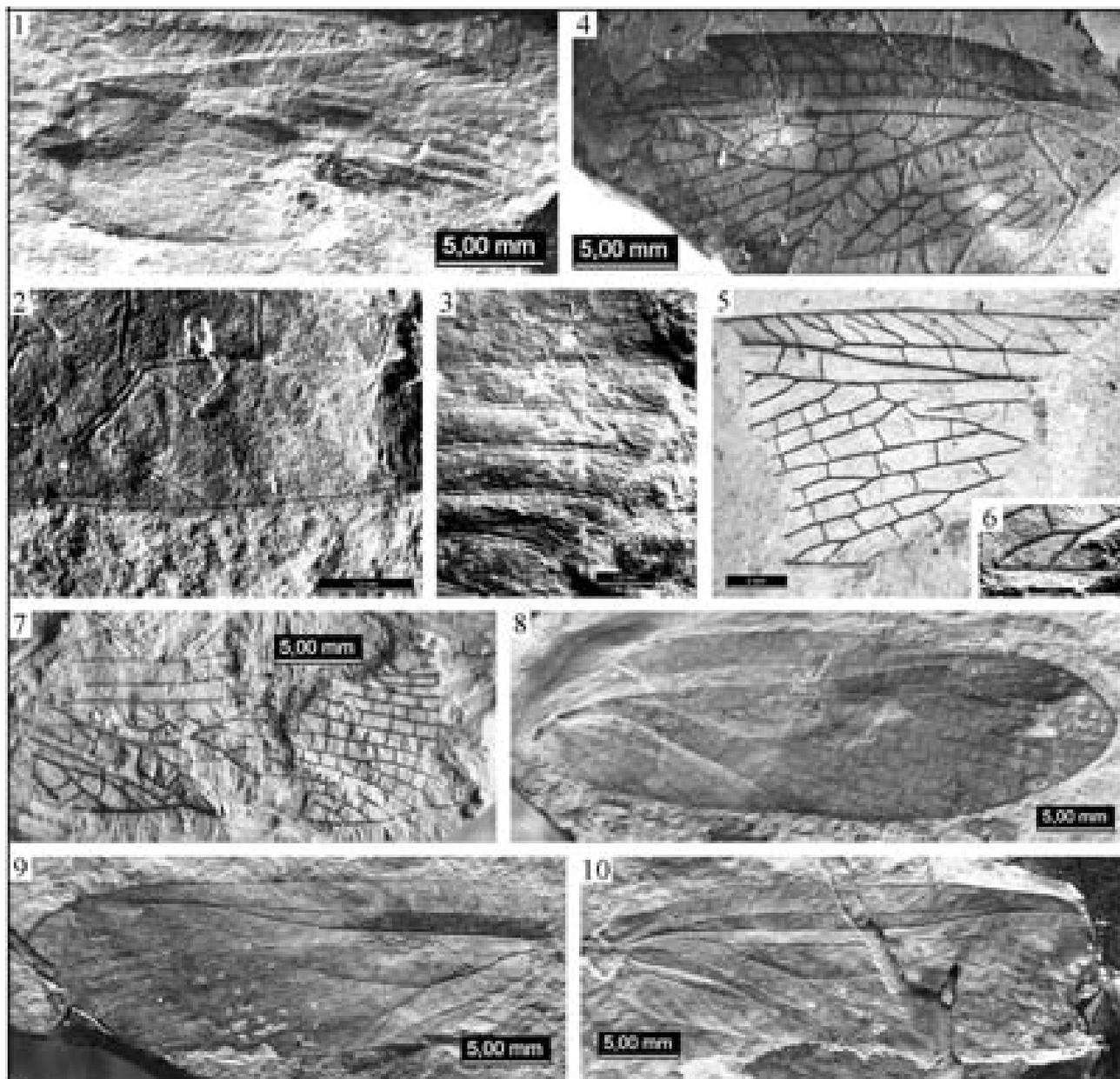
- бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 9–28 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 85).
- Расницын А.П.* Происхождение и объем класса насекомых. Надотряд Perlidea. Отряд Grylloblattida // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 148–154 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 178).
- Родендорф Б.Б.* Отряд Diaphanopteroidea // Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 77–83 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 85).
- Стороженко С.Ю.* Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.
- Стратиграфический словарь СССР. Карбон, пермь. Л.: Недра, 1977. 535 с.
- Шаров А.Г.* Отряды Protoblattodea, Paraplecoptera // Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 157–234 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 85).
- Шаров А.Г.* Отряды Protoblattodea, Paraplecoptera // Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 116–134.
- Щербаков Д.Е.* О пермских и триасовых энтомофаунах в связи с биогеографией и пермо-триасовым кризисом // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 15–33.
- Béthoux O.* Cnemidolestodea (Insecta): an ancient order reinstated // J. Syst. Palaeontol. 2005. V. 3. № 4. P. 403–408.
- Béthoux O., Nel A.* Some Palaeozoic ‘Protorthoptera’ are ‘ancestral’ Orthopteroids: major wing braces as clues to a new split among the ‘Protorthoptera’ (Insecta) // J. Syst. Palaeontol. 2005. V. 2. № 4. P. 285–309.
- Brauckmann C., Herd K.J.* Insekten-Funde aus dem Westfalium D (Ober-Karbon) des Piesberges bei Osnabrück (Deutschland). T. 2: Neoptera // Osnabrücker Naturwiss. Mitteil. 2005. Bd 30/31. P. 19–65.
- Brongniart C.* 1885. Les insectes fossiles des terrains primaires, coup d’oeil rapide sur la faune entomologique des terrains paléozoïques // Bull. Soc. Sci. Nat. Rouen. Sér. 3, 21e. P. 50–68.
- Carpenter F.M.* Superclass Hexapoda // Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt 4: Arthropoda. 3–4 / Eds R.C. Moore et al. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1992. 655 p.
- Eskov K.Yu.* Geographical history of insects // History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 427–437.
- Gu J., Béthoux O., Ren. D.* Longzhua loculata n. gen. n. sp., one of the most completely documented Pennsylvanian Archaeorthoptera (Insecta; Ningxia, China) // J. Paleontol. 2011. V. 85. № 2. P. 303–314.
- Lewis S.E.* A new specimen of insect (Protorthoptera: Narkemidae) from the Verdigris Formation (Pennsylvanian) of the West Central Missouri // J. Paleontol. 1979. V. 53. № 3. P. 754–756.
- Martins-Neto R.G., Gallego O.F., Brauckmann C., Cruz J.L.* A review of the South American Palaeozoic entomofauna. Pt I: The Ischnoneuroidea and Cacurgoidea, with description of new taxa // African Invertebrates. 2007. V. 48. № 1. P. 87–101.
- Pinto I.D.* A new Upper Carboniferous paraplecopteran insect from South Brazil // Pesq. Inst. Geoc. UFRGP Porto Alegre. 1990. V. 17. № 1–2. P. 7–10.
- Pinto I.D.* Carboniferous insects from Argentina. V. Narkeminiidae Pinto et Ornellas, 1991 – Ordo Paraplecoptera // Ann. Acad. Bras. Ci. 1992. V. 64. № 3. P. 289–292.
- Pinto I.D., Adami-Rodrigues K.* A Revision of South American Paleozoic insects // Proc. 1 Palaeontomol. Conf. Bratislava, 1999. P. 117–124.
- Pinto I.D., Ornellas L.P.* Carboniferous insects (Protorthoptera and Paraplecoptera) from the Gondwana (South America, Africa and Asia) // Pesq. Inst. Geoc. UFRGP Porto Alegre. 1978. № 11. P. 305–321.
- Pinto I.D., Ornellas L.P.* Upper carboniferous insects from Argentina. II. Familia Narkemocacurgidae (Paraplecoptera) // Bol. Acad. Nacion. Ci. Cordoba. 1980. V. 53. № 3–4. P. 278–291.
- Pinto I.D., Ornellas L.P., Puper L.* Fossil insects and the problem of Permo-Carboniferous boundaries // Act. 2 Congr. Argentino Paleontol. Biostratigr. & 1 Congr. Latinoamer. Paleontol. Buenos Aires. 1980. V. 4. P. 207–213.
- Pinto I.D., Ornellas L.P.* Substitute names for the extinct Insecta families Narkemocacurgidae Pinto & Ornellas, 1978 and Cacurgonarkemina Pinto, 1990 // Pesq. Inst. Geoc. UFRGP Porto Alegre. 1991. V. 18. № 1. P. 93.
- Rasnitsyn A.P.* Subclass Scarabeona. Winged insects. Order Eoblattida Handlirsch, 1906 // History of insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2002. P. 75–82, 256–263.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S.* New Eoblattida (Insecta) from the Permian of Russia // Russian Entomol. J. 2010. V. 19. № 1. P. 13–20.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S.* New insects from Middle and Upper Permian of European Russia // Paleontol. J. 2012. Suppl. 5 (in press).
- Sinitshenkova N.D.* Order Dictyoneurida Handlirsch, 1906 // History of insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. 2002. P. 116–120.
- Storozhenko S.Yu.* Classification of order Grylloblattida (Insecta) with description of new taxa // Far East Entomol. 1997. № 42. P. 1–20.
- Whalley P.E.S.* New species of Protorthoptera and Protodonata (Insecta) from the Upper Carboniferous of Britain, with a comment on the origin of wings // Bull. Brit. Museum Natur. Hist. (Geol.). 1979. V. 32. P. 85–90.

**MEMBERS OF GENUS *NARKEMINA* MARTYNOV (INSECTA: EOBLATTIDA:
CNEMIDOLESTIDAE) FROM THE CARBONIFEROUS OF SIBERIA**

D.S. Aristov

The type materials on *Narkemina angustata* Martynov, 1930, *N. angustiformis* Sharov, 1961 and *N. genuina* Sharov, 1961 (Insecta: Eoblattida: Cnemidolestidae) from the Upper Carboniferous of Siberia are redescribed. *N. angustiformis* and *N. genuina* are reinstated from synonyms. Variability of venation of *N. angustiformis* is demonstrated on additional material.

Таблица I

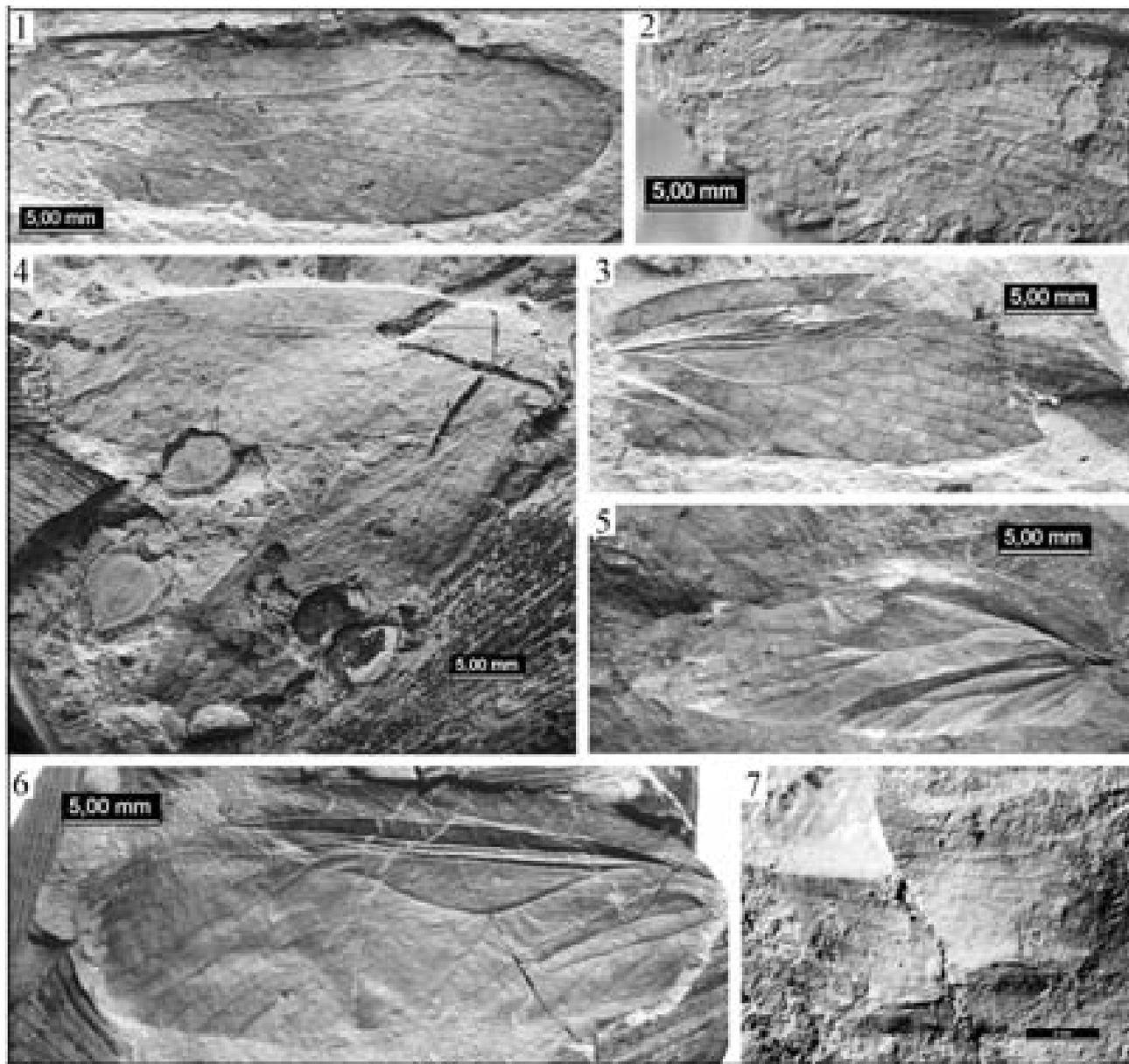


Объяснение к таблице I

Фиг. 1–3. *Narkemina angustata* Martynov, 1930, голотип ПИН, № 3115/129: 1 – общий вид переднего крыла субимаго, 2 – фрагмент заднего края крыла, 3 – фрагмент вершины крыла; Кемеровская обл., местонахождение Верхотомское; алыкаевская свита.

Фиг. 4–10. *Narkemina angustiformis* Sharov, 1961: 4 – голотип ПИН, № 1281/249, переднее крыло субимаго; Кемеровская обл., местонахождение Желтый Яр; алыкаевская свита; 5, 6 – экз. ПИН, № 3115/229: 5 – фрагмент переднего крыла имаго, 6 – фрагмент заднего края крыла, 7 – экз. ПИН, № 3115/249, переднее крыло имаго, 8 – экз. ПИН, № 3115/122, 9 – экз. ПИН, № 3115/120, 10 – экз. ПИН, № 3115/121, передние крылья субимаго; Красноярский край, местонахождение Чуня; катская свита.

Таблица II



Объяснение к таблице II

Фиг. 1–6. *Narkemina angustiformis* Sharov, 1961: 1 – экз. ПИН, № 3115/245, 2 – экз. ПИН, № 3115/220, 3 – экз. ПИН, № 3115/228, передние крылья субимаго, 4 – экз. ПИН, № 3115/97, переднее и заднее крылья субимаго; Красноярский край, местонахождение Чуня; катская свита; 5 – экз. МГЦС, № 1/8/03/119-120, 6 – экз. ПИН, № 5384/18, передние крылья субимаго; Республика Хакасия, местонахождение Изыхские Копи; верхний карбон, белоярская свита.

Фиг. 7. *Narkemina genuina* Sharov, 1961, голотип ПИН, № 742/58, переднее крыло субимаго; Россия, Кемеровская обл., местонахождение Завьялово; алыкаевская свита.

ИСКОПАЕМЫЕ ЖУКИ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ БАБИЙ КАМЕНЬ (ПЕРМЬ-ТРИАС КУЗБАССА)

© 2012 г. А.Н. Волков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
e-mail: andreish7@mail.ru

Обсуждается комплекс ископаемых жуков из местонахождения Бабий Камень, Кузнецкий бассейн, мальцевская свита, кедровские слои, терминальная пермь – базальный триас.

Любые находки ископаемых остатков, в том числе и жуков, на границе перми и триаса особенно интересны, поскольку в это время в биосфере проходили процессы, приведшие к самому масштабному вымиранию в истории Земли. Экологический кризис на рубеже перми и триаса является крупнейшей биосферной катастрофой, которая привела к вымиранию около 96 % всех морских видов и около 70 % наземных видов позвоночных. Выделяются несколько причин этой катастрофы, наиболее вероятная из них – климатические изменения, вызванные массовым излиянием лав (Сибирские траппы).

Изучение местонахождений ископаемых организмов терминальной перми и базального триаса является очень важным этапом на пути познания причин столь глобальной катастрофы. Многими авторами достаточно подробно изучены фаунистические и экосистемные перестройки на примере позвоночных животных и флористических сообществ. Очень мало работ посвящено насекомым. Эта группа весьма важна, поскольку является доминантной по разнообразию, как в современной, так и в древних наземных экосистемах (Пономаренко, Сукачева, 2001).

Одной из наиболее интересных групп насекомых в перми становятся жуки. К верхней перми они достигли довольно высокого таксономического разнообразия, которое резко упало в раннетриасовых ориктоценозах (Ponomarenko, 2000; Пономаренко, 2010). Снизилось не только таксономическое разнообразие, но и размеры жуков – к верхнепермскому времени их средний размер уменьшился приблизительно вдвое за счет исчезновения из геологической летописи более крупных ксилофильных форм (Ponomarenko, 2004).

Остатки жуков конца перми известны из нескольких районов: в средней Сибири (в Тунгусском и Кузнецком бассейнах), в Европейской части (Аристово и Вязники), в Австралии, Монголии и Южной Африке. В последовательности позднепермских фаун Кузнецкого бассейна и Европейской России можно видеть постепенный переход в доминировании от купедеоидных к схиозороидным архостематам (Пономаренко, 2004). Надкрылья жуков с точечными бороздками для пермских представителей которых было предложено формальное семейство *Permosynidae* (Tullyard, 1924), доминируют в местонахождении Вязники (Пономаренко, 2011). Среди них могут

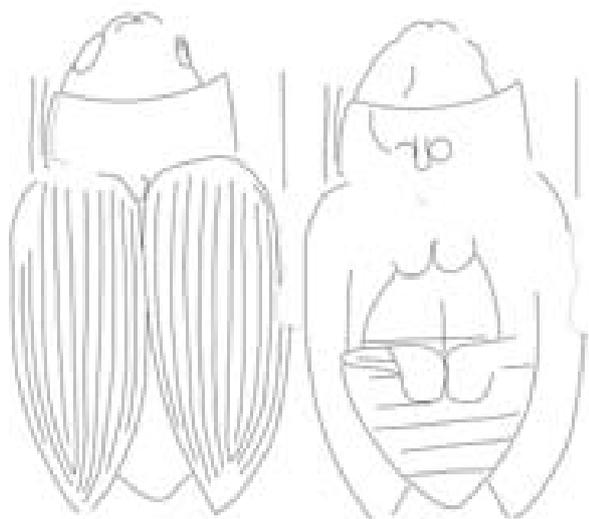


Рис. 1. *Ademosynoides asiaticus* Martynov, 1936, голотип ПИН, № 1062/2. Масштабная линейка 1 мм.

быть надкрылья, принадлежащие жукам высших подотрядов Aderphaga и Polyphaga.

Многочисленные остатки жуков были собраны в 2001 г. палеоэнтомологическим отрядом ПИН РАН на местонахождении Бабий Камень. Оно расположено на правом берегу р. Томь в 10 км ниже п. Усть-Нарык, Новокузнецкого района, Кемеровской области. Отложения местонахождения Бабий Камень относят к кедровским слоям мальцевской свиты. Первые находки

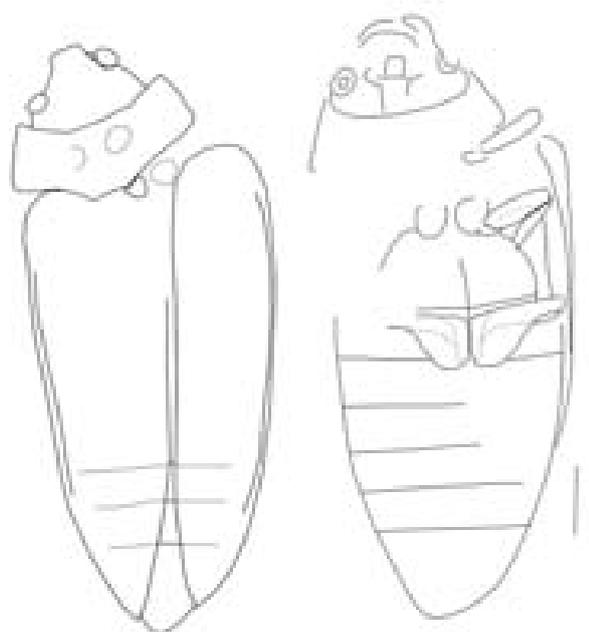


Рис. 2. *Triaplus* sp., экз. ПИН, № 4887/72. Масштабная линейка 1 мм.

остатков жуков были сделаны здесь еще в тридцатых годах прошлого века палеоботаником М.Ф. Нейбург. Один из них (рис. 1) был описан А.В. Мартыновым (1936).

Данные различных авторов по поводу возраста мальцевской свиты Бабьего Камня сильно отличаются. М.В. Дуранте и У. Лувсанцег (2002) всю мальцевскую свиту отнесли к триасу. В.Р. Лозовский (1998) считал, что низы мальцевской свиты – это пермь, а верхи – триас. А.В. Гоманьков и С.В. Мейен (1986) считали ее пермской, соответствующей вятско-ветлужскому перерыву. В одной из новейших публикаций мальцевская свита определенно отнесена к перми и ее возраст считается вятским (Кухтинов и др., 2011).

Всего в кедровских слоях мальцевской свиты Бабьего Камня собрано около 150 остатков насекомых. Доминируют жуки (50 %), на втором месте – гриллоблаттиды (19 % – Tomiidae и Genitziidae, известные из верхней премии и нижнего триаса), на третьем – равнокрылые (12 %, Prosbolidae – верхняя пермь, Hylcellidae – триас–мел). По единичным находкам известны прямокрылые, тараканы, поденки и сетчатокрылые. Помимо насекомых многочисленны остатки рыб (в основном чешуи), среди которых отсутствуют типичные триасовые формы, что также может свидетельствовать в пользу пермского возраста слоев. Сочетание позднепермских и триасовых групп насекомых, остракод, рыб и флоры указывает на то, что местонахождение Бабий Камень является наиболее близким к пермотрисовой границе.

Многие остатки жуков представляют собой изолированные надкрылья. Но все же есть небольшое количество относительно целых экземпляров, что дало возможность определения остатков до естественных семейств. Все жуки из Бабьего Камня очень мелкие и лишь некоторые из них достигают 10 мм, что значительно затрудняет их изучение с помощью светового микроскопа. Поэтому для детального изучения был использован сканирующий микроскоп TESCAN/Vega XMU Кабинета приборной аналитики ПИН РАН (табл. III).

Часть относительно целых остатков можно с уверенностью отнести к семействам из подотряда Archostemata: это семейства Schizophoridae и Ademosynidae. Представители этих семейств характерны для поздней перми и триаса, что делает эти находки вполне ожидаемыми. Представители архостемат с купедоидными надкрыльями во все не найдены (отсутствие этих ксилобионтов может иметь те же причины, что и раннетриа-

совый перерыв в угленакоплении). Помимо архостематных жуков в комплексе присутствуют наиболее ранние представители подотряда Aderphaga – это остатки, относимые к семействам Triaplidae и Trachyrachidae. Впервые представители этих семейств были описаны из поднетриасовых отложений (мадыгенская свита) урочища Мадыген, Киргизия. В Бабьем Камне имеется новый вид из семейства Triaplidae, отнесенный к роду Triaplus (рис. 2) (Волков, в печати). Также в коллекции есть некоторое количество остатков жуков из семейства Trachyrachidae, в том числе Ademosynoides asiaticus Martynov, 1936 (рис. 1). Первоначально вид был описан Мартыновым как представитель семейства Ademosynidae, но в свете новых данных его следует относить к Trachyrachidae, и вид требует переописания. Все Eodromeina из Бабьего камня имеют надкрылья с точечными бороздами, тогда как у большинства мезозойских надкрылья гладкие.

Из подотряда Polyphaga возможно присутствуют остатки Hydrophiloidea, Elateroidea и Vugridae. Такой разнообразный и продвинутый состав вовсе не характерен для раннетриасовых и даже для большинства среднетриасовых местонахождений. Так, в вятских местонахождениях Аристово и Вязники большинство остатков принадлежат наиболее продвинутым жукам. Одно из надкрылий, судя по многочисленным щетинконосным порам, полностью покрывающим надкрылье, должно принадлежать жуку из высшего подотряда Polyphaga (Пономаренко, 2003). Ни в одном из других позднепермских и раннетриасовых местонахождений не найдено относительно целых остатков жуков, только лишь изолированные надкрылья. В связи с этим, мы не можем сказать, какие именно из продвинутых жуков представлены в этих местонахождениях.

Что касается комплекса остатков изолированных надкрылий, то в нем прослеживается немного иная картина, чем с целыми жуками. Изолированные надкрылья нельзя с определенной уверенностью отнести к естественным таксонам, поэтому их можно классифицировать только по формальным таксонам. Разнообразие довольно низкое, большинство изолированных надкрылий жуков имеют точечные бороздки и могут относиться к формальному семейству Permosenidae, описанному из позднепермского местонахождения Бельмонт в Австралии (Tylliard, 1924). Помимо пермосинидных, имеются единичные гладкие

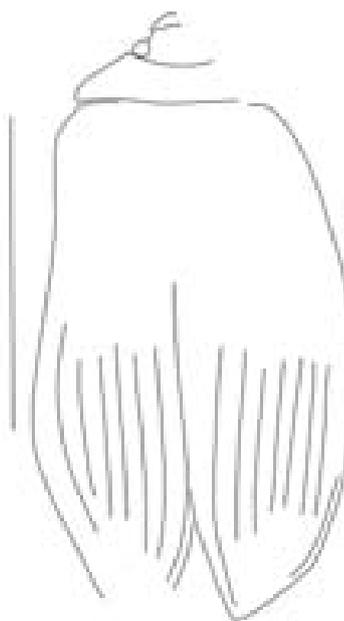


Рис. 3. Polyphaga gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 4887/54. Масштабная линейка 1 мм.

схизофороидные надкрылья, купидоидных надкрылий вовсе не найдено. Такой состав фауны соответствует фаунам жуков из верхневятских отложений Европейской части России (местонахождения Аристово и Вязники).

Таким образом, жуки являются доминирующей группой в местонахождении Бабий Камень. Относительно целые остатки жесткокрылых можно отнести к трем основным подотрядам: Archostemata, Aderphaga и Polyphaga, что делает комплекс жуков довольно разнообразным и продвинутым. Это может свидетельствовать о том, что подотряды Aderphaga и Polyphaga появились намного раньше, чем считалось, на рубеже перми и триаса.

Комплекс изолированных надкрылий жуков не отличается от жуков верхневятских местонахождений Аристово и Вязники. Возраст местонахождения Бабий Камень остается спорным, но несомненно, что данное местонахождение может считаться по возрасту наиболее близким к пермтриасовой границе.

Автор выражает благодарность А.Г. Пономаренко за консультации и помощь в написании статьи, а также Р.А. Ракитову за помощь в электронномикроскопическом исследовании остатков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волков А.Н. Новый вид семейства *Triaplidae* из местонахождения Бабий Камень // Палеонтол. журн. 2012 (в печати).
- Гоманьков А.В., Мейен С.В. Татаринская флора (состав и распространение в поздней перми Евразии). М.: Наука, 1986. 174 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 401).
- Дуранте М.В., Лувсанцэвэн У. Особенности развития южной ветви Субангарской палеофлористической области // Сб. памяти В.А. Вахрамеева / М.А. Ахметьев и др. (ред.). М.: ГЕОС, 2002. С. 247–261.
- Кухтинов Д.А., Лозовский В.Р., Воронкова Е.А. О находке неморских остракод *Darwinuloscopina* в отложениях формации Гоудикенг Западного Китая в связи с проблемой межрегиональной корреляции верхнепермских отложений // Недр Поволжья и Прикаспия. 2011. Вып. 68. С. 12–21.
- Мартынов А.В. О некоторых новых материалах членистоногих животных из Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1936. № 6. С. 1251–1255.
- Пономаренко А.Г. Первая находка остатков жуков (*Permosynidae*, *Coleoptera*) в верхнетатарских отложениях европейской части России // Палеонтол. журн. 2003. № 2. С. 65–68.
- Пономаренко А.Г. Жесткокрылые (*Insecta*, *Coleoptera*) второй половины перми Ангариды и Гондваны // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса северной Евразии. Матер. V Междунар. конф. посвящ. 159-летию со дня рождения В.П. Амалицкого (1860–1917). М.: ПИН РАН, 2010. С. 102–107.
- Пономаренко А.Г. Новые жесткокрылые (*Insecta*, *Coleoptera*) местонахождения Вязники, терминальная пермь Европейской России // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 55–63.
- Пономаренко А.Г., И.Д. Сукачева. Насекомые конца триаса – начала юры // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4 / А.Г. Пономаренко, А.Ю. Розанов, М.А. Федонкин (ред.) М.: ПИН РАН, 2001. С. 97–107.
- Losovsky V.R. The Permian-Triassic boundary in the continental series of Eurasia // *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol.* 1998. V. 143. P. 273–283.
- Ponomarenko A.G. New beetles from the Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 3. P. S312–S316.
- Ponomarenko A.G. Beetles (*Insecta*, *Coleoptera*) of the Late Permian and Early Triassic // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. Suppl. 2. P. S185–S196.
- Tillyard R.J. Upper Permian *Coleoptera* and a new order from the Belmont beds, New South Wales // *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 1924. V. 49. P. 429–435.

FOSSIL BEETLES FROM THE BABIY KAMEN' LOCALITY (PERMIAN–TRIASSIC OF THE KUZBASS)

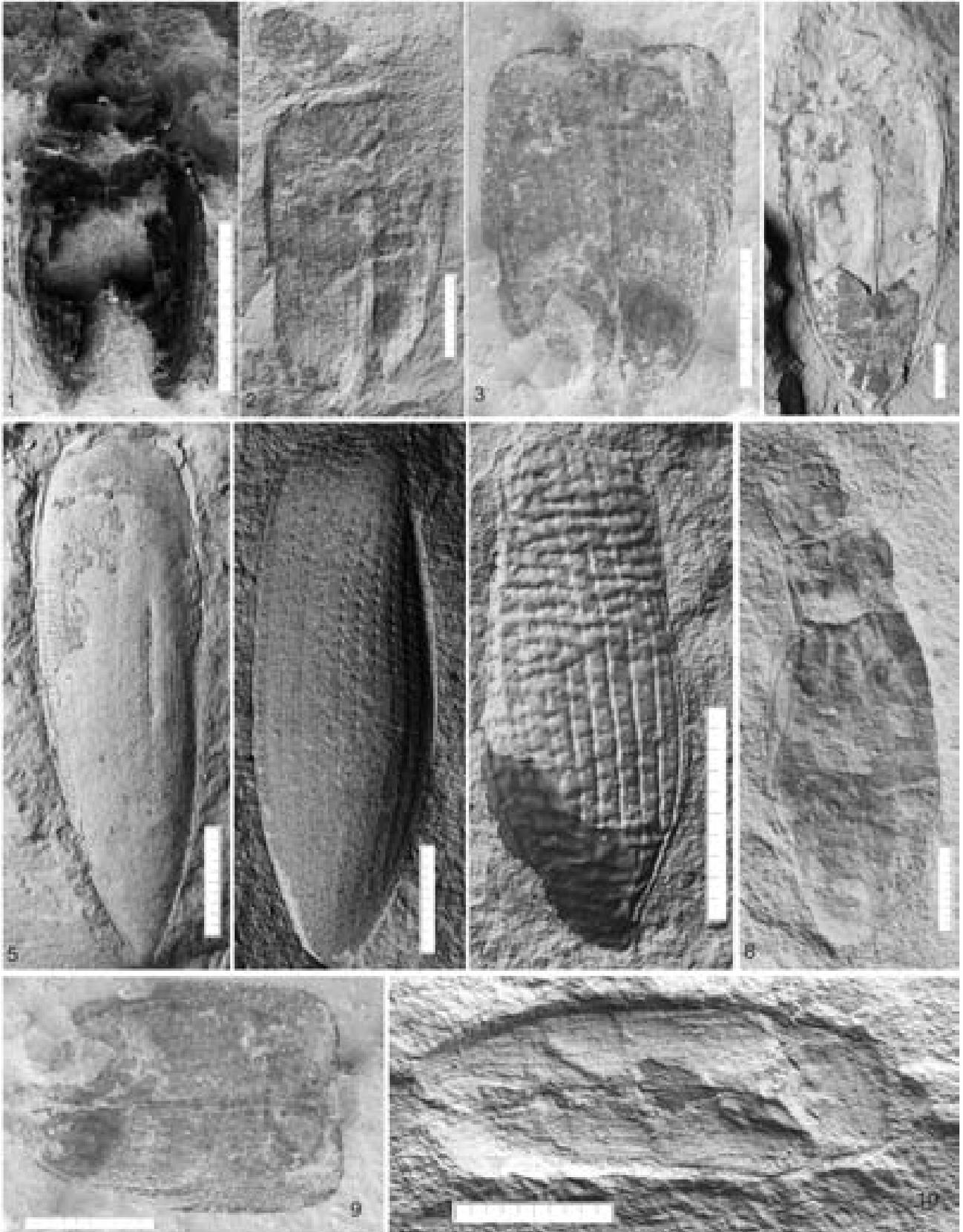
A.N. Volkov

The assemblage of fossil beetles from the BabiY Kamen' Locality of the Kuznetsky Basin is studied. The insects originate from the boundary Permian-Triassic layers of the Maltsevskaya Formation, Kedrovskie Beds.

Объяснение к таблице III

- Фиг. 1. *Ademosynoides asiaticus* Martynov, 1936, голотип ПИН, № 1062/2 (линейка 0.5 мм).
- Фиг. 2. *Trachypachidae* gen. et sp. indet. 1, экз. ПИН, № 4887/79 (линейка 0.5 мм).
- Фиг. 3. *Trachypachidae* gen. et sp. indet. 2, экз. ПИН, № 4887/56 (линейка 0.5 мм).
- Фиг. 4. *Triaplus* sp., экз. ПИН, № 4887/72 (линейка 1 мм).
- Фиг. 5. *Schizocoleidae* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 4887/76 (линейка 1 мм).
- Фиг. 6. *Rhombocoleidae* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 4887/54 (линейка 0.5 мм).
- Фиг. 7. *Polyphaga* gen. et sp. indet. 1, экз. ПИН, № 4887/101 (линейка 0.5 мм).
- Фиг. 8. *Polyphaga* gen. et sp. indet. 2, экз. ПИН, № 4887/102 (линейка 0.5 мм).
- Фиг. 9. *Haliplomorpha* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 4887/91 (линейка 0.5 мм).
- Фиг. 10. *Elateromorpha* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 4887/78 (линейка 1 мм).

Таблица III



УДК 565.754:551.763.1(517)

КЛОПЫ СЕМЕЙСТВА ENICOCORIDAE (НЕТЕРОПТЕРА, ЛЕПТОПОДОМОРФА) В НИЖНЕМЕЛОВЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ МОНГОЛИИ

© 2012 г. О.В. Рыжкова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
e-mail: helgaryzhkova@gmail.com

Рассматривается численность и видовой состав клопов семейства *Enicocoridae* в различных нижнемеловых местонахождениях Западной и Юго-Восточной Монголии с замечаниями о палеоэкологии семейства. Приведенные данные подтверждают отнесение местонахождений к двум разным зоогеографическим областям раннего мела.

Семейство лептоподоморфных клопов *Enicocoridae* является одной из доминирующих групп в раннемеловых фаунах Монголии и Китая и представляется достаточно перспективным для корреляции соответствующих отложений. Ю.А. Попов (1980), установивший это семейство из монгольского местонахождения Манлай, отнес его к инфраотряду *Enicoserphalomorpha*, но плохая сохранность отпечатков не позволила более точно определить положение эникокорид в системе инфраотряда. Более поздние сборы из других нижнемеловых местонахождений Монголии позволили расширить диагноз семейства и отнести его к инфраотряду *Leptopodomorpha*, сблизив с сальдоидными семействами: юрским *Archegocimicidae* и современным *Saldidae* (Попов, 1986).

Первое описание представителя эникокорид – *Mesolygaeus laiyangensis* Ping, 1928 было сделано из нижнемелового местонахождения Лайан в Северо-Восточном Китае (Ping, 1928). Бин, а впоследствии Линь включали этот вид в состав семейства *Lygaeidae* (Lin, 1976, 1982a, b). В 1990 г. для этого вида формально было выделено семейство *Mesolygaeidae* (Hong, Wang, 1990). Различные авторы рассматривали *Mesolygaeidae*

в качестве семейства неясного систематического положения (Hong, Ren, 1990; Hong, 1995) и справедливо включали его в состав надсемейства *Saldoidea* (Hong, Wang, 1990; Zhang, 1991, 1993). Теперь установлено, что семейство *Mesolygaeidae* Hong et Wang, а также *Xishanidae* Hong, 1981, которое описано из Люшаньфэна в Северо-Восточном Китае (Hong, 1981) и синонимизировано с *Archegocimicidae* Handlirsch, 1906 Поповым (1988), являются синонимами семейства *Enicocoridae* (Shcherbakov, Popov, 2002; Zhang et al., 2005; Рыжкова, в печати). Некоторые авторы предлагают также включить *Enicocoridae* в состав *Saldidae* в ранге подсемейства (Shcherbakov, Popov, 2002; Zhang et al., 2005).

Mesolygaeus laiyangensis является важным компонентом фауны *Ephemeroptera* биоты Жехе (Grabau, 1923; Zhang, 1992). Эта фауна обнаружена во многих местонахождениях Восточной Азии. Чжан выделяет в ее составе три комплекса насекомых (Zhang, 1992), из которых особенно широко распространен наиболее молодой комплекс *Mesolygaeus*, включающий также *Coptoclava longipoda*, *Chironomaptera gregaria* и *Chironomaptera vesca*. Вид *M. laiyangensis* обнару-

жен во множестве нижнемеловых местонахождений Китая, а также в местонахождении Гурван-Эрэний-Нуру в Западной Монголии, где встречается наряду с эндемичным для Монголии представителем семейства *Enicosoridae* – *Mongolocoris tibialis* (Роров, 1986), перенесенным в новый род из рода *Enicosoris* Роров, 1980 (Рыжкова, в печати). находка одного и того же вида в отложениях Китая и Западной Монголии весьма необычна. В комплексе водных насекомых Гурван-Эрэний-Нуру, а также в другом западномонгольском местонахождении Мянгад большинство доминирующих видов восточной Азии заменено их экологическими аналогами, принадлежащими к другим таксонам. В частности, отсутствуют такие массовые восточноазиатские формы, как *Ephemeroptera* и *Coptoclava*, а род *Chironomaptera* занимает подчиненное положение (Насекомые..., 1986). Из этого можно сделать вывод, что местонахождения Западной Монголии относятся к иной биогеографической единице, чем остальная Восточная Азия (Пономаренко, Попов, 1980). Вероятно, эта палеозоогеографическая область входит в состав европейской провинции Европейско-Синийской палеобиогеографической области (Вахрамеев, 1970, 1984; Пономаренко, 1983). Общая численность клопов в этих местонахождениях довольно высока и достигает 27 % в Гурван-Эрэний-Нуру и 45 % в Мянгаде. В Гурван-Эрэний-Нуру *Enicosoridae* составляют 13 % от числа всех полужесткокрылых, причем *Mongolocoris tibialis*, по-видимому, доминирует среди представителей семейства, а *Mesolygaeus laiyangensis* насчитывает значительно меньшее число экземпляров, хотя точное определение соотношения видов затруднено из-за плохой сохранности большинства образцов. В Мянгаде обнаружено всего два отпечатка эникокорид, составляющие менее 1 % от

числа клопов в местонахождении. К сожалению, их родовая принадлежность пока неизвестна, поскольку эти отпечатки утеряны.

Другую группу составляют нижнемеловые местонахождения юго-восточной области Монголии (рис. 1), относящиеся к иной биогеографической провинции, чем местонахождения Западной Монголии. В раннем мелу на этой территории распространились обширные мелководные озера в ландшафтах, выровненных поверхностными излияниями базальтов, которые происходили здесь в начале мезозоя. По-видимому, эти ландшафты подвергались сильной эрозии, связанной с отсутствием покрытосеменных растений (Пономаренко, Калугина, 1980; Пономаренко, 1983). В таких условиях из-за нерегулируемого стока и слабой выраженности речных русел должны были постоянно происходить наводнения. Вышедшие из берегов реки заливали обширную пойму, в которой лежали озера с сильно изменчивой площадью водного зеркала, окруженные плоской равниной. Эти периодически заливаемые берега были заняты амфибиотическим сообществом, представленным гелофитной растительностью (Krassilov, 1981). Вероятнее всего, именно на литоральных осушаемых участках обитали клопы семейства *Enicosoridae*. Кроме того, характерные черты комплекса водных насекомых Манлая, а именно, отсутствие фильтраторов и пелофилов, наличие хищников и широкое распространение адаптаций к плавающему образу жизни, показывают, что подобные озера были меромиктическими, глубинные слои воды в них не перемешивались, вследствие чего формировалась обширная придонная бескислородная зона (Калугина, 1974; Пономаренко, Калугина, 1980). Поэтому продуценты в самом озере Манлай были представлены



Рис. 1. Раннемеловые местонахождения клопов семейства *Enicosoridae* в Монголии.

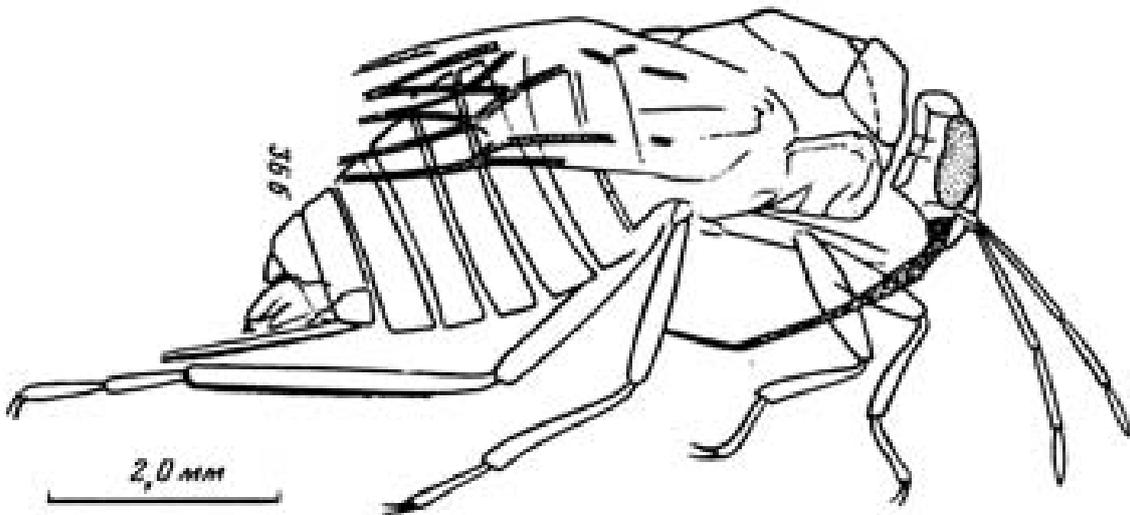
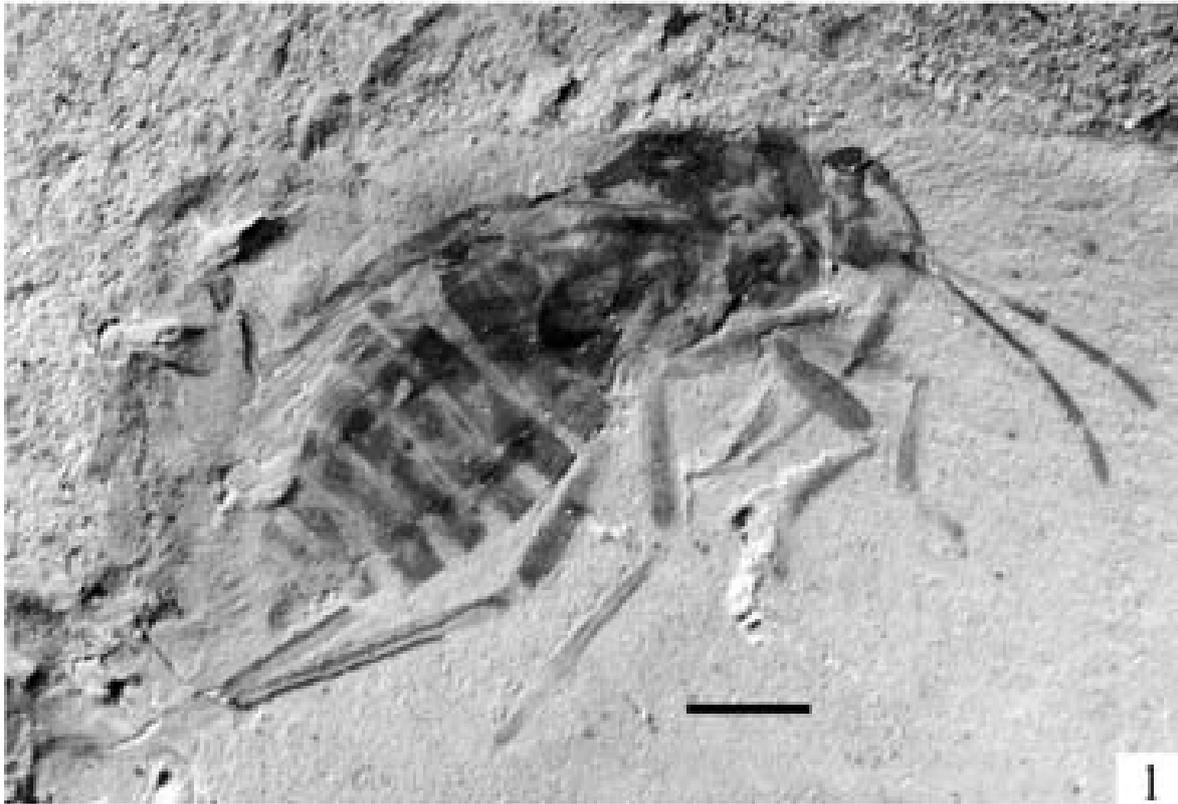


Рис. 2. *Mongolocoris tibialis* (Попов, 1986); экз. ПИН, № 3149/855: *а* – фотография, масштабная линейка 1 мм; *б* – прорисовка (Попов, 1986); Зап. Монголия, Гурван-Эрэний-Нуру; нижний мел, гурванэрэнская свита.

пелагическими планктонными организмами и растительными матами. Эти уникальные сообщества, весьма типичные для мезозойских озер, были образованы каркасом из плавающих плауновидных растений, вокруг которых группировались мелкие плавающие печеночники, зеленые водоросли и цианобактерии (Пономаренко, 2007, 2010). Существует предположение, что как раз эникокориды и населяли эти плавающие агрегаты (Zhang et al., 2005; Пономаренко, 2007).

По-видимому, именно с предполагаемым образом жизни эникокорид связано их главное отличие от других сальдоидных клопов, выраженное в необычно большой длине задних лапок. Они составляют от 0.65 (у *Mongolocoris tibialis*, рис. 2) до 0.82 (у видов нового рода из местонахождения Улан-Тологой) длины задних голеней.

Впервые в Юго-Восточной Монголии эникокориды появились еще до окончания активных вулканических процессов на этой территории,

в местонахождении Цаган-Субурга, отложения которого сложены в основном вулканическими пеплами (Верзилин, Калмыкова, 1993). Местонахождения Юго-Восточной Монголии характеризуются преобладанием эникокорид среди остальных клопов: в Манлае они составляют 26 экземпляров из 41 находки полужесткокрылых (63 %), в Цаган-Субурге – 57 из 59 (96 %). При этом доля клопов в общем числе находок насекомых невелика и составляет около 2 % в Манлае и менее 8 % в Цаган-Субурге. Попов (1980) описал для представителя *Enicosoridae* из местонахождения Манлай вид *Enicosoris manlaicus*, который при дальнейшем изучении оказался синонимом *Mesolygaeus laiyangensis* (Zhang, 1991; Hong, Ren, 1992; Hong, 1995; Рыжкова, в печати). В Цаган-Субурге обнаружены пока еще не описанные формы эникокорид, по-видимому, близкие к видам, описанным из Улан-Тологая.

Среди местонахождений Юго-Восточной Монголии особенно выделяется Улан-Тологой, в котором клопы составляют 81 % от всех находок и представлены исключительно семейством *Enicosoridae*. Остальные насекомые представлены

немногочисленными двукрылыми-хаборидами (14.6 %), жуками-копточлавидами (1.4 %), домиками ручейников (3 %) и единичной находкой поденки *Ephemeroptera* (Пономаренко, неопубликованные данные), что соответствует характерным раннемеловым сообществам Восточной Азии. Обнаруженные здесь клопы представляют собой новый эндемичный род с двумя новыми видами (Рыжкова, в печати). Такое обилие этих клопов, совершенно необычное для наземных насекомых, позволяет предположить, что представители этого рода обитали не на берегу, а на плавающем мате (Пономаренко, личн. сообщ.). Судя по отсутствию клопов-кориксид, характерных для солоноватоводных водоемов, и наличию ручейников и поденок, первые из которых живут в условиях повышенной солености редко, а вторые – почти никогда, можно сделать вывод, что бывший здесь водоем был пресноводным.

В заключение можно еще раз подчеркнуть, что данные по клопам семейства *Enicosoridae* в нижнемеловых местонахождениях Монголии подтверждают отнесение Западной и Юго-Восточной Монголии к разным биогеографическим единицам раннего мела.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вахрамеев В.А.* Юрские и раннемеловые флоры // Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. С. 213–281 (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 208).
- Вахрамеев В.А.* Климатическая и фитогеографическая зональность земного шара в раннем мелу // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. об-ва. 1984. Т. 27. С. 199–209.
- Верзилин Н.Н., Калмыкова Н.А.* Цеолитовые мезозойские отложения Юго-Восточной Монголии. СПб: Изд-во СПбГУ, 1993. 160 с.
- Калугина Н.С.* Изменение подсемейственного состава хирономид (Diptera, Chironomidae) как показатель возможного эвтрофирования водоемов в конце мезозоя // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Нов. сер. 1974. Т. 79. Вып. 6. С. 45–56.
- Пономаренко А.Г.* Насекомые в мезозойских континентальных водоемах Северной Азии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 194. С. 143–151.
- Пономаренко А.Г.* Эволюция экосистем континентальных водоемов // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2007. С. 228–259.
- Пономаренко А.Г.* Членистоногие в эволюции континентальных водоемов // Вестн. РАН. 2010. Т. 80. № 10. С. 880–889.
- Пономаренко А.Г., Калугина Н.С.* Общая характеристика насекомых местонахождения Манлай // Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1980. Вып. 13. С. 68–81.
- Пономаренко А.Г., Попов Ю.А.* О палеобиоценозах раннемеловых озер Монголии // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 3–13.
- Попов Ю.А.* Настоящие полужесткокрылые (Heteroptera) из нижнемеловых отложений Манлай // Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1980. Вып. 13. С. 48–51.
- Попов Ю.А.* Пелоридиновые и клопы. *Peloriidiina* (= *Coleorrhyncha*) et *Cimicina* (= *Heteroptera*) // Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1986. Вып. 28. С. 50–84.
- Попов Ю.А.* Новые мезозойские пелоридиновые и клопы (Hemiptera: *Coleorrhyncha* et *Heteroptera*) из Восточного Забайкалья // Палеонтол. журн. 1988. № 4. С. 67–77.
- Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии / Расницын А.П. (ред.). М.: Наука, 1986. 214 с. (Тр. Совмест. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 28).
- Рыжкова О.В.* Новые представители сальдоидных полужесткокрылых семейства *Enicosoridae* (Hemiptera: *Heteroptera*: *Leptopodomorpha*) из нижнего мела Монголии // Палеонтол. журн. (в печати).

- Grabau A.W.* Cretaceous fossils from Shantung // Bull. Geol. Surv. China. 1923. № 5. P. 164–181.
- Hong Y.* Discovery of new Early Cretaceous insects from Xishan, Beijing // Bull. Tianjin Inst. Geol. Min. Res. 1981. № 4. P.87–94.
- Hong Y.* Fossil Insects of the Southern Ordos Basin // Acta Geol. Gansu. 1995. V. 4. № 1. P. 1–13.
- Hong Y., Ren D.* Supplement characteristics of the family Mesolygaeidae Hong et Ren, 1992 // Mem. Beijing Nat. Hist. Museum. 1992. V. 51. № 3. P. 1–53.
- Hong Y., Wang W.* Insecta of Laiyang Formation // The stratigraphy and paleontology of Laiyang Basin, Shandong. Beijing: Geol. Publ. House, 1990. P. 89–105.
- Krassilov V.A.* Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1981. V. 34. P. 207–224.
- Lin Q.* The Jurassic fossil insects from western Liaoning // Acta Palaeontol. Sin. 1976. V. 15. № 1. P. 97–116.
- Lin Q.* Insecta // Paleontological atlas of East China. Pt III. V. 1. Nanjing: Nanjing Inst. Geol. Min. Res. 1982a. P. 148–155.
- Lin Q.* Class Insecta // Palaeontological atlas of north-west China: Shaanxi-Gansu-Ningxia Volume. Pt II. Mesozoic and Cenozoic. Xian: Xian Inst. Geol. Min. Res. 1982b. P. 70–83.
- Ping C.* Cretaceous fossils from Shantung // Palaeontol. Sin. 1928. Ser. B. V. 13. F. 1. P. 1–56.
- Shcherbakov D.E., Popov Y.A.* Superorder Cimicida Laicharting, 1781 Order Hemiptera Linné, 1758. The bugs, cicadas, plantlice, scale insects, etc // History of insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 143–157.
- Zhang J.* Going further into Late Mesozoic mesolygaeids (Heteroptera, Insecta) // Acta Palaeontol. Sin. 1991. V. 30. № 6. P. 679–704.
- Zhang J.* Late Mesozoic entomofauna from Laiyang, Shandong province, China, with discussion of its palaeoecological and stratigraphical significance // Cret. Res. 1992. № 13. P. 133–145.
- Zhang J.* A contribution to the knowledge of insects from the Late Mesozoic in Southern Shaanxi and Henan provinces, China // Palaeoworld. 1993. № 2. P. 49–56.
- Zhang J., Golub V.B., Popov Yu.A., Shcherbakov D.E.* Ignotingidae fam. nov. (Insecta: Heteroptera: Tingoidea), the earliest lace bugs from the upper Mesozoic of eastern China // Cret. Res. 2005. V. 26. № 5. P. 783–792.

**BUGS OF THE FAMILY ENICOCORIDAE
(HEMIPTERA: HETEROPTERA: LEPTOPODOMORPHA)
IN THE LOWER CRETACEOUS LOCALITIES OF MONGOLIA**

O.V. Ryzhkova

The abundance and species composition of Enicocoridae bugs in different Lower Cretaceous localities of Western and Southeastern Mongolia is studied with remarks on their paleoecology. These data confirm that the localities belong to two different palaeozoogeographical areas.

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРСКИХ ЕЖЕЙ CONULUS MATESOVI ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА ПОВОЛЖЬЯ

© 2012 г. Е.А. Калякин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
e-mail: eakalyakin@mail.ru

В Поволжье максимальное количество и наибольшее таксономическое разнообразие ископаемых морских ежей связано с отложениями нижнего кампана. Многочисленны представители родов *Echinocorys* и *Micraster*, реже встречаются *Conulus*, *Galeola*, *Offaster* и *Isomicraster*. Наиболее значительные захоронения панцирей в Поволжье приурочены к интервалам так называемого «узловатого мела», вскрытых в карьерах «Большевик» и «Коммунар» (г. Вольск). Здесь среди богатого комплекса морских ежей встречаются представители *Conulus matesovi* Posl. et Mosk. В ходе изучения этого вида установлена изменчивость параметров панцирей.

В Поволжье, как и в соседних Крыму, Кавказе и Закаспии, быстрое развитие и распространение богатого комплекса морских ежей отмечается в раннем кампане (Мамедализаде, 2011). Однако в Поволжье эта группа заметно отличается от соседних регионов меньшим видовым разнообразием и более редкой встречаемостью. Среди прочих, в раннем кампане на территории региона (Вольская впадина) появляется новый вид ежей конулид – *Conulus matesovi* Posl. et Mosk., ареал обитания которого включает Крым, Кавказ, Закаспий и Западную Европу (Германия).

В ходе полевых работ 2009–2011 гг. собрана небольшая коллекция этого вида (16 экз.). Автором так же изучен материал по ископаемым эхиноидеям из фондов Вольского краеведческого музея (Калякин и др., 2010). Вся выборка происходит из нижнекампанских пород так называемого «узловатого мела» карьеров «Большевик» и «Коммунар», г. Вольск в интервале 0.9–1.3 м ниже кровли слоя. Данный интервал сложен

мергелем узловатой текстуры, обусловленной наличием обломков белого мергеля удлиненно-овальной формы, заключенных в маломощные прослои зеленовато-серого и серого мергеля, по которым развиты стилолитовые швы.

В слое присутствует богатый комплекс морских ежей: *Echinocorys marginatus* (Goldf.), *E. ova-tus* Leske, *E. cf. gibbus* Lam., *E. cf. conoideus* Gold., *Conulus matesovi* Posl. et Mosk., *Micraster coravium* Posl. et Moskv., *Isomicraster cf. faasi* Rouch., *I. gibbus* (Lam.), *Offaster pilula* Lam., *O. cf. pomeli* Munier-Chalmas. Найдены аммониты *Eurachydiscus levyi* (Gross.), *Pachydiscus complanatus* Coll., белемниты *Belemnitella mucronata mucronata* (Schloth.), *B. mucronata senior* Now., иноцерамиды *Cataceramus dariensis* Dobr. et Pavl., *C. dariensis kopetdagensis* Arzum., *C. karakalensis* Arzum., *C. sarumensis* Woods, *C. muelleri* (Petr.), *Orthoceramus lamarcki* (Park.) *O. lamarckistumckei* (Heinz), *Cremnoceramus waltersdorfensis* (Andert) и *Sphaeroceramus schloenbachi* (Bohm) (Олферьев и др., 2009).

Семейство Conulidae Lambert, 1911

Род Conulus Leske, 1778

Conulus matesovi Poslavskaja et Moskvina, 1959

Табл. III, фиг. 1–4

Conulus matesovi: Пославская, Москвин, 1959, с. 251.

Г о л о т и п – экз. изображенный Н.А. Пославской и М.М. Москвиным (1959, табл. 3, фиг. 2), место хранения – геол. фак-т МГУ им. М.В. Ломоносова; верхний мел, нижний кампан, Поволжье, г. Вольск.

О п и с а н и е. Панцирь высокий, правильной конической формы. Макушка узкая, округленная. К амбитусу панцирь полого выгибается и затем образует узко закругленный переход к основанию. Основание пентагональное, округло-пентагональное с заметно вытянутой задней частью. Перистом почти круглый. Перипрокт большой, овальный, краевой. Сложные пластинки (триады) расположены только в приротовой части амбулакров, примерно до половины расстояния между ртом и перегибом.

Р а з м е р ы в мм и отношения:

Экз. СГУ, №	Ширина	Длина	Высота	Длина / Ширина
201/1	36	42	33	1.17
201/2	38.5	44	34	1.14
201/3	38	44	36	1.16
201/4	36.5	42		1.15
201/5	37	42	35	1.14
201/7	39	45	38	1.15
201/8	36	40		1.11
201/9	37.5	44	31	1.17
201/10	39	43	36	1.10
201/11	38	42		1.11
201/12	37	44		1.19
201/13	37	41		1.11
201/14	40	45		1.13
201/15	38	43		1.13
201/16	40	46.5	39	1.16

С р а в н е н и е. Отличается от других видов рода правильно конической формой панциря с узкой макушкой, пентагональным основанием с оттянутой задней частью, почти круглым перистомом и большим овальным перипроктом. Кроме того, диагностичным признаком вида является расположение сложных пластинок только в приротовой части амбулакров.

З а м е ч а н и я. Среди представителей *Conulus matesovi* выделяются формы, имеющие различия,

обусловленные неодинаковой степенью округлости основания панциря.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, кампан Западной Европы (Германия), Крыма, Кавказа, Азербайджана, Закаспия и Поволжья.

М а т е р и а л. 16 панцирей из Сенгилеевской свиты нижнего кампана; карьеры «Большевик» и «Коммунар» в близ Г. Вольска,

В ходе анализа панциря *Conulus matesovi* установлено, что степень округлости основания панциря у разных особей варьирует. Выражается это в том, что значения длины панциря изменяются в больших пределах (40–46.5 мм), нежели значение его ширины (36–40 мм). Помимо этого, высота панциря по-разному соотносится со степенью округлости основания. Пентагональные и округло-пентагональные основания присущи как «низким» так и «высоким» панцирям. Подобные морфологические вариации ранее исследователями не отмечались. Представители вида из нижнего кампана Германии имеют более крупные размеры, чем вольские формы, но также отличаются по соотношению параметров основания и высоты панциря (Frerichs, 2003).

На основании промеров (длина, ширина, высота) панцирей построены графики соотношения значений выбранных параметров (рис. 1, 2).

На первом графике (рис. 1) четко обособить отдельные морфологические области не представляется возможным. Однако видно, что в общей линейной тенденции есть два локуса (К и Н). Увеличение размеров основания происходит непропорционально, особи с одинаковой шириной основания имеют различие в длине до 3 мм, и наоборот особи с одинаковой длинной имеют различия в ширине до 2 мм. Второй график (рис. 2) отражает соотношение отношения длина / ширина панциря и его высоты. Однако и здесь нет возможности однозначного выделения морфогрупп. «Низкие» и «высокие» панцири характеризуются основаниями разной степени округлости.

Проявление отмеченных вариаций, вероятно, обусловлено двумя причинами. Первая – это отражение онтогенетической изменчивости особей, находящихся на разных возрастных стадиях. Вторая – это проявление начальных стадий формирования фенотипов вида, характеризовавшихся некоторыми отличиями в приспособлении к условиям среды, характеру субстрата и трофической обособленности. Однако объем выборки и ее узкая географическая локализация, ограниченная двумя местонахождениями, не позволяет достоверно объяснить данное наблюдение. Изучение этого вопроса, в дальнейшем, несомненно, будет продолжено.

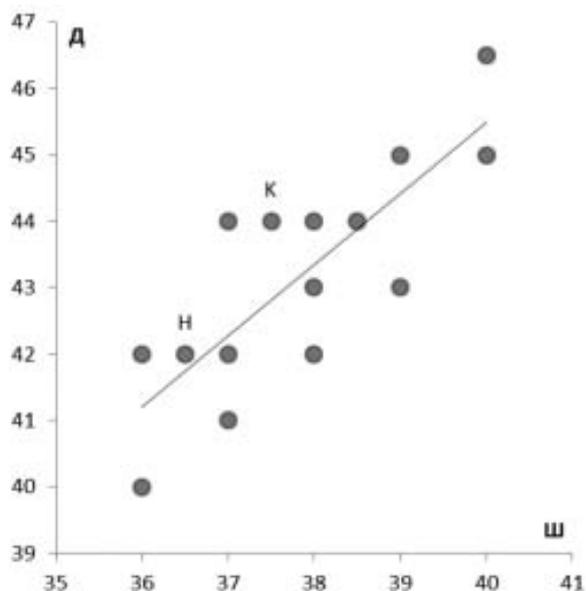


Рис. 1. Соотношение длины (Д) и ширины (Ш) панциря.

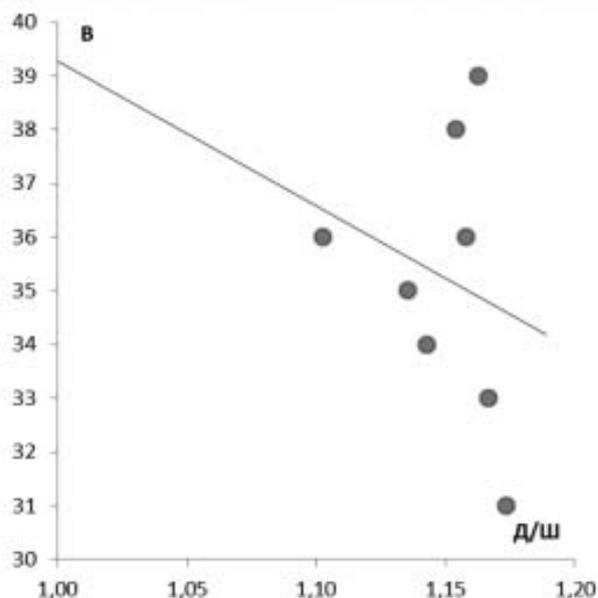


Рис. 2. Соотношение степени округлости основания (Д/Ш) и высоты (В) панциря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Калякин Е.А., Сельцер В.Б., Брехов В.В. Коллекция поздне меловых эхиноидей (морские ежи) из фондов Вольского краеведческого музея // Матер. V Всерос. совещ. «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии». Ульяновск: Изд-во Ульяновского ун-та, 2010. С. 179–181.
- Мамедализаде А.М. Палеозогеографическое районирование кампанского и маастрихтского морских бассейнов Кавказа и Закаспия по морским ежам // Палеонтол. журн. 2011. № 2. С. 34–38.

- Олферьев А.Г., Беньямовский В.Н., Иванов А.В. и др. Верхнемеловые отложения севера Саратовской области. Статья 1. Разрез карьера «Большевик» в окр. Вольска // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2009. Т. 84. Вып. 2. С. 5–22.
- Пославская Н.А., Москвин М.М. Echinodermata. Иголокожие // Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат, 1959. С. 237–304.
- Frerichs U. Seltene (irregulare) Seeigel aus dem Campan von Hover und Misburg // Arbeitskreis paläontol. Hannover, 2003. Ht 1. S. 1–13.

INTRASPECIFIC VARIATION OF SEA URCHINS *CONULUS MATESOVI* FROM THE UPPER CRETACEOUS OF VOLGA REGION

Е.А. Kalyakin

The abundance and high taxonomic diversity of fossil sea urchins in the Volga Region dates as the Early Campanian. The group is represented mostly by the genera *Micraster* and *Echinocorys*, whereas the species of *Conulus*, *Galeola*, *Offaster* and *Isomicraster* are less numerous. The most significant amounts of fossil sea urchins in the Volga Region come from so-called “nodular chalk” found in “Bolshevik” and “Kommunar” quarries in the vicinity of Vol’sk Town. The species *Conulus matesovi* Posl. et Mosk is found here in the rich assemblage of sea urchins. The peculiar variability of tests of this species was noted during the morphometric study of the material.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–4. *Conulus matesovi* Posl. et Mosk., панцири (x 1); г. Вольск, карьер «Большевик», сенигилеевская свита, верхний мел, нижний кампан; 1 – экз. СГУ, № 201/9: 1а – снизу, 1б – сзади, 1в – сбоку; 2 – экз. СГУ, № 201/1: 2а – снизу, 2б – сзади, 2в – сбоку; 3 – экз. СГУ, № 201/5: 3а – снизу, 3б – сзади, 3в – сбоку; 4 – экз. СГУ, № 201/7: 4а – снизу, 4б – сзади, 4в – сбоку.

Таблица IV



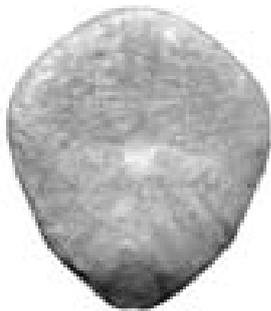
1а



1б



1в



2а



2б



2в



3а



3б



3в



4а



4б



4в

УДК 567: 551.763 (571.55)

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ УРЕЙ В ЮРСКО-МЕЛОВЫХ ТОЛЩАХ ЗАБАЙКАЛЬЯ

© 2012 г. Д.В. Василенко*, Р.А. Коростовский**

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

**Забайкальский государственный университет, г. Чита
e-mail: rk_rk@mail.ru

Рассмотрены растения, рыбы, остракоды, моллюски, насекомые и свидетельства взаимодействий членистоногих и растений из местонахождения Урей Забайкалья (тигинская свита, верхняя юра? – нижний мел). Приведено геологическое описание разреза и реконструкция обстановки седиментации. По комплексу органических остатков Урей сравнивается с местонахождением Черновские Копи. Выдвинуто предположение, что основные отличия этих двух комплексов, затрудняющие их корреляцию с выделенными биостратиграфическими подразделениями, связаны с особенностями палеоэкологии и тафономии, а не с возрастными различиями.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение позднемезозойских органических остатков и вмещающих их отложений в Забайкальском крае ведется с 1840-х гг. Большая часть местонахождений известной сейчас фауны и флоры была исследована в 1950–1980-х гг. во время проведения работ по составлению геологических карт масштаба 1:50 000 и 1:200 000 и в результате различных тематических работ. Однако до сих пор остаются разрезы, которые в силу каких-либо причин палеонтологически не изучены или изучены не в полной мере и нуждаются в дополнительных исследованиях. Один из таких разрезов вскрыт в результате разработки Урейского месторождения бурого угля. Местонахождение открыто в 2006 г. сотрудниками Геологического научного центра (ГНЦ) ЗабГУ (С.М. Сеница, Р.А. Коростовский и др.). В 2009 г. экспедиционным отрядом Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) проведены полевые работы на разрезе. В резуль-

тате собран дополнительный материал, позволяющий говорить об Урее как о новом местонахождении, занимающем особое место среди известных юрско-меловых местонахождений Забайкалья.

Урейское угольное месторождение расположено в Дульдургинском районе Забайкальского края в верхнем течении р. Урей в 45 км к западу от с. Дульдурга (50°38'730" с.ш., 112°50'338" в.д.). Геологическое описание базируется на разрезе, составленном С.М. Сеницей с дополнениями авторов настоящей статьи. Остракоды, рыбы, моллюски хранятся в ЗабГУ (колл. № 1022) и ИПРЭК СО РАН (колл. без №), растительные остатки, насекомые и биоповреждения листьев растений – в ПИН РАН (колл. № 5245).

Авторы выражают благодарность С.М. Сенице (ИПРЭК СО РАН) за предоставленный материал, А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за определение Coleoptera, обсуждение рукописи и ценные замечания, Н.В. Горденко (ПИН РАН) за консультацию по растительным остаткам, П. Вршанскому

(Comenius University, Bratislava) за определение остатков Blattodea, И.Д. Сукачевой (ПИН РАН) за определение Trichoptera, А.П. Расницыну за помощь в определении материала (все группы насекомых), обсуждение рукописи и ценные замечания. Мы благодарны Е.В. Карасеву (ПИН РАН) и А.Ф. Медведеву (МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в сборе материала на местонахождении. Работа поддержана грантом РФФИ № 11-04-01712 и Программой Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем».

ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ

Угленосные отложения, выполняющие Урейскую впадину, вытянуты субмеридионально и относятся к Хэнтэй-Даурской структурно-фациальной зоне (Решения..., 1994). Они представлены конгломератами, песчаниками, алевролитами и аргиллитами с прослоями углей и соответствуют одному крупному трансгрессивному ритму. По данным ГДП-200, общая мощность свиты в центральной части впадины достигает 1000 м. Грубообломочные породы развиты близ бортов грабена, аргиллиты и песчаники распространены в центральной и восточной частях (Пехтерев и др., 2002; Митрофанов и др., 2003). Разрабатываемые карьерным способом прослой углей расположены в северо-восточном направлении в восточной части впадины. Северо-восточная стенка карьера обнажает ритмично переслаивающиеся терригенные и терригенно-карбонатные породы, которые смяты в систему складок с осями, направленными преимущественно в северном направлении и осложненными небольшими крутопадающими асимметричными изоклинальными складками второго порядка и серией разрывных нарушений.

На угольном пласте с линзами кирпично-желтых мергелей, содержащих грубый растительный детрит (подошва не установлена, видимая мощность 3 м) залегают:

Пачка 1. Пачка частого ритмичного переслаивания темно-серых углистых алевролитов (до 30 см), алевролитов (до 20 см) и аргиллитов (до 0.5 см) с редкими прослоями желто-серых мелкозернистых до алевролитистых песчаников (до 50 см). Породы тонко горизонтально-слоистые, в песчаниках пылеватый растительный детрит подчеркивает неясную линзовидную слоистость.

На границе алевролитов и аргиллитов и в алевролитах обнаружены напластования и пластовые захоронения многочисленных игольчатых листьев *Pityophyllum*, редки *Czekanowskia*, *Baiera* и фрагменты листьев *Ginkgoites*, папо-

ротников *Sphenopteris*. На листьях *Pityophyllum* присутствуют следы яйцекладок насекомых и другие биоповреждения листьев. В песчанистых алевролитах встречаются редкие раковины двустворчатых моллюсков. Мощность – 5 м.

Пачка 2. Пачка частого ритмичного переслаивания темно-серых неясно горизонтально-слоистых алевролитов (до 10 см), темно-коричневых тонко горизонтально-слоистых аргиллитов (до 0.5 см) и кремowych неясно горизонтально-слоистых мергелей (до 7 см). Мергели часто линзуются, их границы неровные, бугристые с карманами. В мергелях встречаются трещины усыхания, а в аргиллитах – знаки ряби. В мергелях верхней части пачки обнаружены включения постдиагенетических кальцитов кремово-белесого цвета с фунтиковой текстурой, имеющие форму линз. По напластованиям алевролитов и аргиллитов в рассеянных захоронениях обнаружены листья *Pityophyllum*, более редки целые листья *Baiera*, единичны *Ginkgoites* и *Sphenobaiera*, репродуктивные органы *Ixostrobus*, *Leptostrobus*, семена *Carpolites*. В мергелях встречены целые скелеты рыб *Lycoptera fragilis* Hussakof, 1932, в алевролитах и линзах мергелей присутствуют гнездовые и рассеянные захоронения створок и целых раковин двустворчатых моллюсков *Ferganococoncha*. Многочисленны листья хвойных *Pityophyllum*, редки шишки *Ixostrobus* и остатки насекомых. На хвойных встречаются яйцекладки насекомых, более редки галлы и следы питания. Значительная часть листьев *Baiera* имеет следы грибных поражений. Обнаружены единичные створки остракод *Daurina* sp. Кровля пачки не установлена, видимая мощность – 6 м.

Пачка 3. Серые мелкозернистые песчаники с четко видимой косою слоистостью и с единичной рассеянной хаотично мелкой галькой магматических пород. Подошва пачки не установлена, видимая мощность – 0.5 м.

Пачка 4. Алевролиты сизые с грубой горизонтальной текстурой. Мощность – 3 м.

Пачка 5. Пачка представлена ритмичным частым переслаиванием светло-коричневых неясно горизонтально-слоистых мергелей (до 5 см), темно-коричневых слабо диагенезированных тонко горизонтально-слоистых аргиллитов (до 5 см) и редкими прослоями темно-серых горизонтально-слоистых алевролитов (до 10 см), с прослойками черных тонко горизонтально-слоистых углистых алевролитов (до 3 см). В алевролитах на границе с мергелями обнаружены единичные скелеты рыб *Lycoptera fragilis*, створки остракод *Daurina*, *Darwinula*, листья *Pityophyllum*, редки листья *Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*, фрагмен-

ты *Sphenopteris*, *Cladophlebis*, часты генеративные органы *Leptostrobus* и семена *Pityospermum*. Растительный детрит присутствует как в линзах, так и по напластованию пород. Мощность – 10 м.

Пачка 6. Алевролиты серые массивные неясно слоистые, переходящие в песчанистые. Мощность – 8 м.

Пачка 7. Пачка ритмично переслаивающихся серых неясно горизонтально-слоистых алевролитов (до 7 см), темнокоричневых тонко горизонтально-слоистых аргиллитов (до 3 см) и кремневых горизонтально-слоистых мергелей (до 10 см). В мергелях и на границе алевролитов и мергелей найдены редкие листья *Pityophyllum* и фрагменты тел насекомых. Мощность – 30 м.

Пачка 8. Пачка представлена серыми массивными средне и крупнозернистыми песчаниками с четко видимой косой слоистостью, с прослоями сизых неясно горизонтально-слоистых алевролитов (до 15 см). Мощность – более 20 м.

Сверху пачки с размывом перекрываются слабо диагенезированными желто-серыми мелко-среднезернистыми массивными песчаниками с включениями галек в основном интрузивного состава (до 15 см). Из-за особенностей разработки карьера граница между пачками 2 и 3 не была достоверно установлена.

Наблюдаемый в разрезе цикл развития водоема начинается с привноса терригенного материала на мощную толщу, обогащенную растительными остатками, давшую начало расположенному в основании разреза угольному пласту. Осадконакопление могло происходить в условиях водоема в веерной зоне конуса выноса временных водотоков либо в широкой пойме реки. При благоприятных условиях на таких участках развивались торфяники, давая начало угольным пластам, что довольно обычно для мезозойского этапа угленакопления. Новый цикл терригенной седиментации мог быть связан с активизацией урейского грабена. Вместе с терригенным материалом в бассейн приносится растительный материал склонового и пойменного комплексов. Листья часто фрагментированы, что свидетельствует о длительности их переноса к месту захоронения.

Вверх по разрезу наблюдается уменьшение интенсивности стока, осадок становится более тонким, исчезают прослойки песчаника. Ритмичное строение пород характеризует непостоянность границ и глубины водоема. В толще часто переслаивающихся алевролитов и аргиллитов появляются маломощные прослойки мергеля. Аргиллиты и тонкослоистые алевролиты содержат большое количество листьев растений, как правило, без следов длительной транспортировки. Наличие

поверхностей с трещинами усыхания и знаками ряби объясняется периодическим пересыханием водоема, причем трещины усыхания присутствуют в основном на поверхности мергелистых прослоев. Приуроченность остатков обитателей лесной подстилки – тараканов к мергелистым прослоям, может свидетельствовать об активизации в это время периодического сноса почвенного слоя с окружающих плоскотин (террас или заросших застарелых прирусловых наносов), что существенно изменяло pH водоема и на фоне сокращения регулярного стока приводило к колебаниям уровня воды вплоть до частичного пересыхания водоема. На границе мергелей и алевролитов, а иногда в мергелях присутствует различной размерности растительный детрит со следами биодеструкции, в то время как остатки тараканов, как правило, не имеют существенной деформации, что также косвенно подтверждает наше предположение о периодическом слабоинтенсивном площадном сносе с расположенных поблизости залесенных плоскотин. Озерные и болотные карбонаты могли образоваться при формировании почвенного слоя на лимнических фациях при колебаниях уровня насыщенных солями магния и кальция грунтовых вод (Alonso-Zarza, 2003), но в таком случае мы наблюдали бы соответствующие четкие текстуры и, возможно, минерализованные следы корней растений. Следует заметить, что генезис озерных и болотных карбонатов в мезозойских континентальных отложениях Забайкалья все еще остается недостаточно изученным, поэтому наши предположения носят предварительный характер.

После периода существования водоема в режиме периодически меняющихся гидрохимических условий с отложением тонкого материала и периодическим пересыханием, мы наблюдаем очередной цикл терригенной седиментации, начинающийся с заноса грубым терригенным осадком. Косая слоистость мелкозернистых песчаников с примесью мелкой гальки, а затем пачка немых алевролитов с горизонтальной текстурой (пачки 3 и 4) указывают на некатастрофический, однонаправленный на данном участке водоток с последующим снижением его интенсивности. Участок по-прежнему расположен в центральной части зоны разгрузки водотоков, и в него поступает, в основном, только хорошо отсортированный и окатанный материал. Отложения пачки 5 литологически похожи на отложения пачки 2. В периоды, когда pH водоема близка к нормальной или выше, создаются условия для захоронения растений, рыб и остракод. В отличие от условий формирования второй пачки, вблизи водоема нет

обильной растительности. Остатки растений со следами переноса, а из насекомых захороняются преимущественно надкрылья жуков, устойчивые к транспортировке. Эпизоды изменения режима водоема с колебаниями уровня воды по-прежнему часты, но периоды, благоприятные для формирования карбонатов, менее продолжительны, наблюдаемая часть водоема не пересыхает.

Отложения верхней части разреза (*пачки 6, 8*) свидетельствуют об усилении эрозии в районе и возобновлении привноса грубого материала с довольно продолжительным периодом снижения его интенсивности (мощность алевролитовой пачки 7–30 м). В это время неоднократно менялся режим водоема, но наиболее тонкие фации – аргиллиты – здесь не отлагались. Органические остатки редки и сильно фрагментированы. Не представлены остатки растений типично пойменного комплекса.

РАСТЕНИЯ

Остатки растений в ориктоценозах местонахождения многочисленны, сохранность в основном хорошая, в некоторых частях разреза на остатках часто сохраняется углистое вещество, реже кутикула. В захоронении доминируют целые листья голосеменных, реже встречаются семена и другие генеративные органы. Ориктоценозы содержат остатки хвойных (*Pityophyllum*), чекановских (*Czekanowskia*), гинкговых (*Ginkgoites*, *Baiera*, *Sphenobaiera*), папоротников *Sphenopteris*, *Cladophlebis*, плауновидных(?), репродуктивные органы *Ixostrobus*, *Leptostrobus* и семена *Carpolites* и *Pityospermum* (определения предварительные).

С большой долей уверенности можно сказать, что урейский комплекс относится к Сибирской палеофлористической области (приурочена к зоне влажного умеренного климата того времени). В захоронении представлена растительность поймы (чекановский и папоротники) и склонов (гинкговые). Сосновые (*Pityophyllum*) могли расти как в пойме и на склонах, так и представлять плакорную растительность (Н.В. Горденко, устн. сообщ.).

РЫБЫ

Остатки рыб в разрезе распределены крайне неравномерно и сосредоточены в двух маломощных (до 5 см) слоях (*пачки 2 и 5*). Всего собрано 10 остатков *Lycoptera fragilis* Hussakof, 1932 (табл. V, фиг. 1). В коллекции один экземпляр полного скелета без грудных и брюшных плавников, один фрагмент скелета с черепом без хвостового отдела и без плавников, и один фрагмент скелета со спинным и анальным плавниками. Остальные остатки в виде

изолированных костей и костей в сочленении.

Находки *L. fragilis* отмечаются (Яковлев, 1968) в отложениях нижнего мела Монголии (дзунбаинская свита) и Западного Забайкалья (холбоджинская и байсинская свиты). В Забайкалье они также известны из угленосных отложений Черновской мульды (местонахождение Черновские Копи) и из вскрытых скважинами отложений Западно-Урулконгуйской впадины. В Черновских Копях *L. fragilis* встречается совместно со специфическим комплексом насекомых, корреляция которого с широко распространенными комплексами Забайкалья и Монголии пока затруднительна (Синиченкова, 1998; Василенко, 2005а).

НАСЕКОМЫЕ И ДРУГИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ

Остатки **насекомых** в ориктоценозах местонахождения довольно редки (всего собрано 30 экз.) и приурочены к аргиллитам *пачки 2* и мергелистым прослоям *пачки 7*. Они принадлежат представителям четырех отрядов насекомых (в порядке численного доминирования остатков): Coleoptera, Blattodea, Trichoptera и Odonata. Последние два отряда известны по единичным находкам.

Наиболее часто встречаются находки изолированных надкрыльев, реже целых тел жуков (Coleoptera). Одно из надкрыльев принадлежит обычному для юры водному дитискоидному жуку рода *Liadytes* (?) (табл. V, фиг. 6). По надкрылью в Урее известен также обычный для юры род *Memptus* – вероятно, водный адефаг. Очень крупное надкрылье более всего похоже на некоторых *Lasiosynidae*, известных из верхнеюрского Каратау, но не исключено, что это может быть и надкрылье крупной коптоклавиды (А.Г. Пономаренко, устн. сообщ.). Еще два остатка – целый жук (табл. V, фиг. 2) и среднего размера изолированное надкрылье принадлежат златкам (*Buprestidae*), личинки которых питаются древесиной. Находки златок довольно часты в меловых отложениях и очень редки в юрских. Один целый жук (табл. V, фиг. 5) принадлежит *Staphylinidae* – исключительно наземной группе, приуроченной в основном к хорошо увлажненным напочвенным местообитаниям. Остаток принадлежит представителю рода *Synoxytelus*, который был описан из нижнего мела Китая (*Yixian Fm*). Этот род был широко распространен в раннем мелу и никогда не встречался в юрских отложениях (*Chenyang Cai*, устн. сообщ.). Жуки показывают наибольшее таксономическое разнообразие в сравнении с другими группами животных, известных из Урея.

Тараканы (Blattodea) представлены фрагментами крупных тел и изолированными передними крыльями (табл. V, фиг. 3). Остатки принадлежат семейству Caloblattinidae, известному из нижней юры Германии, верхней юры и нижнего мела Монголии и нижнего мела Франции. Урейские формы наиболее близки к раннемеловым представителям семейства (П. Вршанский, устн. сообщ.).

Из Урея известна одна находка личиночного домика ручейника (Trichoptera). Это крупная постройка из упорядоченно уложенных фрагментов листьев хвойных (табл. V, фиг. 4), по строению наиболее близкая к *Folindisia (Acrindusia) malefica* Sukatsheva, 1982 (И.Д. Сукачева, устн. сообщ.). Вид известен из альба и сеномана Хабаровского Края и характеризуется высоким уровнем конструктивного совершенства постройки. Тип материала постройки и его укладка свидетельствуют об обитании личинки в относительно спокойной гидродинамической среде с обилием остатков растений.

Среднего размера неполная личинка стрекозы (Odonata), известная по единственной находке (табл. V, фиг. 7), относится к подотряду Anisoptera. Неполная сохранность остатка не позволяет определить его точнее, однако личинки стрекоз либеллулоидного облика, к которым относится находка из Урея, не известны не только из юрских, но и из нижнемеловых отложений. Широкое уплощенное брюшко, лишенное волосков, может свидетельствовать о реофильном образе жизни.

Двустворчатые моллюски, находки которых приурочены к алевролитам и мергелистым прослоям, представлены единственным видом *Ferganacosncha subcentralis* Tschernyschow, 1937 (Синица и др., 2007). Вид описан из средней юры Ферганы и впоследствии найден в юре Донбасса и Сибири, меловых отложениях Китая и Монголии. В Забайкалье известен из угленосных отложений Тугнуйской, Букачачинской, Баингольской, Нерчуганской и Гусиноозерской впадин (Колесников, 1964). Ранее считалось, что вид указывает на среднеюрский возраст вмещающих отложений, но его находки в достоверно меловых отложениях (Букачачинская и Гусиноозерская впадины, формация Цзюфотан Китая (Jiufotang Fm, Jehol Group) и др.), в том числе и в угленосных толщах, дали основания считать, что ферганоконхи – моллюски с плотным конхиолиновым периостракумом, по-видимому, приурочены к «лесным» или заболоченным водоемам, а их стратиграфическое распространение не ограничено средней юрой.

Синицей из ориктоценозов определены остатки **остракод** родов *Daurina* и *Darwinula* (Синица и др., 2007). В Забайкалье остракоды рода *Darwinula* наиболее разнообразны в отложениях тургинской свиты (5 видов). Они также известны из ундино-даинской серии (1 вид) и из кутинской свиты (1 вид). Род *Daurina* известен из усть-карской свиты (2 вида), фаунистический комплекс которой занимает промежуточное положение между ундино-даинским и тургинским горизонтами, но наиболее разнообразны они, как и *Darwinula*, в тургинской свите нижнего мела (5 видов) (Синица, 1993).

СВИДЕТЕЛЬСТВА ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И РАСТЕНИЙ

Из местонахождения Урей известен один из самых богатых на сегодняшний день юрско-меловых комплексов биоповреждений растений в Азии. По разнообразию форм и типов повреждений листьев он сравним с комплексом из местонахождения Черновские Копи (Василенко, 2005б, 2006), но пока значительно уступает ему по объему материала. В захоронении присутствуют краевые следы питания тканями (погрызы), листовые галлы и эндофитные яйцекладки.

Следы питания в виде округлых выемок по краю линейных листьев, подчеркнутые валиком каллюсовой ткани, наиболее часто встречаются на листьях позднемезозойских голосеменных. На видовом уровне следы питания соответствуют известным из Черновских Копей и некоторых других забайкальских местонахождений и представлены *Pinovulnus regularis* Vasilenko, 2006 и *P. erectus* Vasilenko, 2006. Интерпретировать подобные биоповреждения пока затруднительно, но вероятнее всего они вызваны наземными насекомыми.

Эндофитные яйцекладки занимают второе место по частоте встречаемости после следов питания тканями (краевых повреждений) и представлены единственным видом *Paleoovoidus rectus* Vasilenko, 2005. Этот вид, описанный из местонахождения Черновские Копи и известный также из нижнемелового местонахождения Семён (Белая Гора), по всей видимости, обычен для верхнемезозойских континентальных отложений Забайкалья. Такого типа яйцекладки могли принадлежать стрекозам.

Листовые галлы, кроме известных ранее из континентальных верхнеюрских-нижнемеловых отложений Забайкалья *Paleogallus zherikhini* Vasilenko, 2005 и *P. porusiformis* Vasilenko, 2005, представлены одной новой формой. Это довольно крупное образование на листе *Phoenicopsis* sp.,

имеющее вид веретеновидного вздутия, в результате которого пораженный участок листа оказывается утолщенным в два раза по сравнению с непораженной частью. *P. zherikhini* мог быть вызван как насекомыми, так и грибами, а *P. roguiformis* может являться результатом деятельности клещей (Василенко, 2005б). Новая форма повреждения, вероятнее всего, принадлежит насекомым. Также из Урея известны находки галлов, несколько отличающихся от *P. zherikhini* и, возможно, являющиеся их иной формой сохранности.

Из местонахождения Урей по единственной находке известно очень тонкое **образование неясного происхождения** на листе *Pityophyllum* sp., напоминающее ход в толще листа. «Ход» начинается от края листовой пластинки, углубляется и, разворачиваясь, выходит на тот же край. Кутикула листа остается неповрежденной, а сам «ход» на отпечатке имеет четкий рельеф.

В целом, урейский комплекс очень похож на черновский не только по уровню разнообразия биоповреждений, но и таксономически. Из специфических, характерных пока только для Урея форм, можно отметить единственную находку крупного листового галла и упомянутое выше образование неясного происхождения. В Урее отсутствуют следы питания *Pinovulnus serpentiformis* Vasilenko, 2006, характерные для Черновских Копей, но это может объясняться несопоставимым количеством находок. Особенностью урейского комплекса является также то, что здесь практически все повреждения встречаются на линейных листьях *Pityophyllum*, а листья гинкговых, в отличие от Черновских Копей, практически не повреждались.

Находка второго (после Черновских Копей) наиболее полного комплекса биоповреждений листьев растений, а также отдельные находки биоповреждений растений, характерных для этого комплекса в других юрско-меловых местонахождениях Забайкалья и Сибири, позволяют считать его типичным для данного стратиграфического интервала. Характерными видами этого позднеюрско-раннемелового комплекса ихнотаксонов можно считать наиболее часто встречаемые повреждения со стабильными морфологическими признаками, такие как эндофитные яйцекладки *Paleoovoidus rectus* и краевые объедания узких линейных листьев *Pinovulnus regularis*.

Необходимо отметить, что наши частые указания на сходство урейского и черновского ихнокомплексов пока не рассматриваются как основание для стратиграфической корреляции вмещающих толщ, а отражают скорее схожесть палеоэкологической обстановки.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ НАХОДОК

При составлении геологической карты масштаба 1:1 000 000 в 1979 г. и во время выполнения ГДП-200 породы, на основании сходства литологического состава с угленосными отложениями в Алтано-Кыринской депрессии, были отнесены к тигнинской свите нижнего мела (Пехтерев и др., 2002; Митрофанов и др., 2003). Синица на основании находок моллюсков *Ferganosoncha subcentralis* датирует урейскую толщу средней юрой (Синица и др., 2007).

В настоящее время для юрских и нижнемеловых континентальных отложений на территории Восточного и Центрального Забайкалья выделено три биостратиграфических горизонта (Решения..., 1994; Олейников, 2002) – ундинодаинский (позднеюрский), тургинский (раннемеловой) и кутинский (раннемеловой), каждый из которых охарактеризован специфическим комплексом органических остатков. Наиболее четко горизонты обособлены по рыбам, насекомым и остракодам.

В урейской толще все остатки рыб принадлежат *Lycoptera fragilis*, считавшимся характерным видом для кутинского горизонта. Комплекс остракод на родовом уровне свидетельствует скорее о тургинском возрасте вмещающих отложений. Не в пользу юрского возраста также находка личинки стрекозы типично мелового облика, остатки тараканов, личиночный домик ручейника и комплекс жуков. Биоповреждения листьев растений пока известны из немногих местонахождений, поэтому использовать их для датировки отложений преждевременно. Однако очевидное сходство урейского и черновского комплексов биоповреждений заставляют по-новому взглянуть и на местонахождение Черновские Копи. Тем более, что из этого местонахождения также известны находки *Lycoptera fragilis*, а возраст вмещающих отложений не выяснен. Некоторые группы насекомых в Черновских Копях также указывают на меловой возраст отложений, кроме комплекса жуков, который имеет юрский облик. Таким образом, Черновские Копи и Урей – два довольно крупных и интересных забайкальских местонахождения, которые пока не вписываются ни в один выделенный для Забайкалья биостратиграфический горизонт. Биостратиграфические горизонты выделены по комплексам остатков из широко распространенных в Забайкалье фаций крупных равнинных (тургинский горизонт), относительно небольших горных и подпрудных (ундинодаинский горизонт) озер с терригенно-вулканогенной

седиментацией и крупных существенно гумифицированных озер с нормальной терригенной седиментацией (кутинский). Урейский и черновский палеоводоемы, очевидно, не принадлежат первым двум типам. Это относительно небольшие равнинные водоемы, расположенные в лесной зоне с обильным поступлением растительного материала и развитием угленосности. Некоторое сходство они обнаруживают с кутинскими озерами. В Забайкалье есть толщи, нака-

пливавшиеся в похожих условиях (тугнуйская, букачачинская, ново-павловская и др.), но либо из них пока неизвестны остатки животных, либо комплексы очень сильно обеднены и поэтому не коррелируемы. Вероятно, основные отличия этих комплексов, затрудняющие их корреляцию с выделенными биостратиграфическими подразделениями, связаны с особенностями палеоэкологической и тафономической обстановок, а не с возрастными различиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василенко Д.В.* Новые равнокрылые стрекозы (Insecta: Odonata: Chlorolestidae, Nemiphlebiidae) из мезозойского местонахождения Черновские Копи (Забайкалье) // Палеонтол. журн. 2005а. № 3. С. 55–58.
- Василенко Д.В.* Повреждения мезозойских растений Черновских Копей (Забайкалье) // Палеонтол. журн. 2005б. № 6. С. 54–59.
- Василенко Д.В.* Краевые повреждения листьев хвойных и гинкговых из мезозоя Забайкалья // Палеонтол. журн. 2006. № 3. С. 53–55.
- Колесников Ч.М.* Стратиграфия континентального мезозоя Забайкалья // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и кайнозойских отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.-Л.: Наука, 1964. С. 5–138.
- Митрофанов А.М., Бизяев И.О., Абдукаримова С.Ф.* и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации м-ба 1:200 000. Серия Даурская. Лист М-49-ХVII (Нарасун). Объяснительная записка. СПб.: Изд-во СПб картфабрики ВСЕГЕИ, 2003. 111 с. (МПР РФ, ГГУП «Читагеолсъемка»).
- Олейников А.Н.* (ред.). Атлас фауны и флоры палеозоя-мезозоя Забайкалья. Новосибирск: Наука, 2002. 713 с.
- Пехтерев С.И., Герасимов Е.П., Кунько Г.Г.* и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации м-ба 1:200 000. Серия Даурская. Лист М-49-XXXVI (Чита). Объяснительная записка. СПб.: Изд-во СПб картфабрики ВСЕГЕИ, 2002. 130 с. (МПР РФ, ГГУП «Читагеолсъемка»).
- Решения четвертого межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья. Хабаровск, 1994. Схема 36. С. 1–17.
- Синица С.М.* Остракоды верхнего мезозоя Восточного Забайкалья // Мезозойские насекомые и остракоды Азии. М.: Наука, 1993. С. 139–154.
- Синица С.М., Коростовский Р.А., Спиридонов А.В.* Новое местонахождение позднемезозойских органических остатков в Забайкалье // Наш край. Сб. статей. Чита: Изд-во Забайкал. гос. гум.-пед. ун-та, 2007. С. 69–74.
- Синиченкова Н.Д.* Новые поденки из верхнемезозойского Забайкальского местонахождения Черновские Копи (Insecta: Ephemera = Ephemeroptera) // Палеонтол. журн. 1998. № 2. С. 64–69.
- Яковлев В.Н.* Ихтиофауна мезозойских озер Сибири // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, 1968. С. 189–202.
- Alonso-Zarza A.M.* Palaeoenvironmental significance of palustrine carbonates and calcretes in the geological record // Earth Sci. Rev. 2003. V. 60. P. 261–298.

THE UREY LOCALITY IN THE JURASSIC–CRETACEOUS OF TRANSBAIKALIA

D.V. Vassilenko, R. A. Korostovskii

Plants, fishes, ostracods, molluscs, insects and evidence of plant-arthropods interactions from the Urey locality in Transbaikalia (Tigna Formation, Upper Jurassic – Lower Cretaceous) are considered. The geological section description and reconstruction of the environment of sedimentation are shown. The Urey and Chernovskie Kopy localities fossils complexes are compared. The assumption that the main differences between these two complexes, complicating their correlation with selected biostratigraphic units were made, it is associated with features of paleoecological and taphonomical environments, rather than differences of geological age.

Объяснение к таблице V

Все изображенные экземпляры происходят из тигнинской свиты Забайкалья
(верхняя юра ? – нижний мел)

Фиг. 1. *Lycoptera fragilis* Hussakof, 1932, экз. ЗабГУ, № 1022/16, отпечаток скелета.

Фиг. 2. Отпечаток тела жука *Vuprestidae* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5245/7.

Фиг. 3. Отпечаток крыла *Caloblattinidae* gen. et sp. indet., экз. ПИН, № 5245/1.

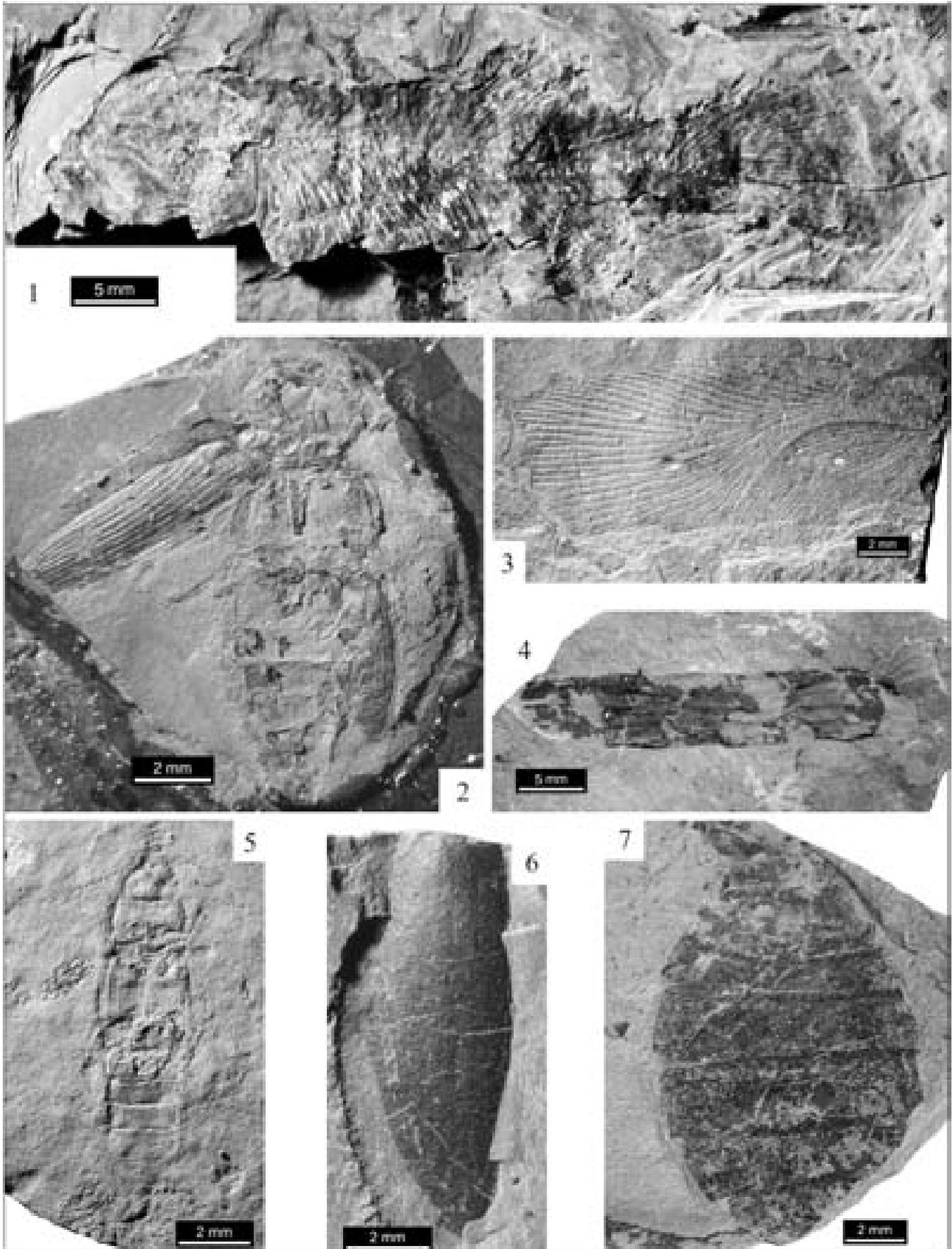
Фиг. 4. Личиночный домик ручейника *Folindisia* (*Acrindusia*) cf. *malefica* Sukatsheva, 1982, экз. ПИН, № 5245/19.

Фиг. 5. Отпечаток тела жука *Synoxytelus* sp., экз. ПИН, № 5245/8.

Фиг. 6. Изолированное надкрылье жука *Liadytes* (?) sp., экз. ПИН, № 5245/9.

Фиг. 7. Отпечаток фрагмента тела личинки стрекозы (*Odonata*, *Anisoptera*), экз. ПИН, № 5245/16.

Таблица V



К ИСТОРИИ СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ ЦЕНТРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2012 г. Д.В. Дуденков

Владими́ро-Сузда́льский музей-заповедник
e-mail: dan.dudenkoff@yandex.ru

Проведено сравнительное исследование размеров первых фаланг ископаемого тундрового северного оленя, обитавшего в позднем плейстоцене в центре Русской равнины, и современного тундрового северного оленя, большую часть года обитающего в европейской тундре России. Установлено изменения границ ареала вида в центральных частях России в XVIII–XX вв.

Ареал северного оленя *Rangifer tarandus* в позднеледниковое время включал почти всю Восточно-Европейскую равнину. Северная граница ареала вида совпадала с положением края ледникового щита, а южная граница достигала берега Чёрного моря и включая в себя Северный Крым (Верещагин, 1981).

Большое значение для изучения таксономии северного оленя имеет посткраниальный материал (Макарова, 1989). Для вида особенно важно изучение скелета конечностей – пястных и плюсневых костей. Среди остатков животного, хранимых в фондах отдела природы Государственного Владимиро-Суздальского музея-заповедника, своей относительной многочисленностью выделялась уникальная коллекция первых и вторых фаланг. Она была собрана в ходе археологических работ в 1970-1980 гг. на верхнепалеолитических стоянках «Сунгирь» и «Русаниха» (радиоуглеродная датировка 29-25 тыс. лет) где данный вид был одним из основных объектов охоты палеолитического человека (Стародубцева и др., 2008). При визуальном осмотре имеющегося частью искусственно расколотого в древности скелетного материала (фрагментов черепов – 5 экз., нижних и верхних

челюстей – 6 экз., рогов – 2 экз., астрагалов – 11 экз., пяточных костей – 8 экз., ладьевидных костей – 5 экз., копытных фаланг – 8 экз., метаподий – 1 экз., позвонков – 7 экз., лопаток – 6 экз.) стало очевидно, что позднеплейстоценовый северный олень был представлен мелкой разновидностью, которая по своим размерам и пропорциям близка к его тундровому подвиду. Следует учесть, что и по заключению В.И. Громова (1966) на стоянке «Сунгирь» встречены останки, принадлежащие главным образом именно мелкой его форме, но и останки крупных особей также находили.

Цель статьи – установление одной из морфометрических характеристик позднеплейстоценового северного оленя (*Rangifer tarandus*), в восточной части Русской равнины. Такое территориальное ограничение объема исследования связано с тем, при этом в работе был использован весь хранимый в фондах отдела природы Государственного Владимиро-Суздальского музея-заповедника, ископаемый материал по *R. tarandus* с ранее хорошо археологически изученных палеолитических стоянок «Сунгирь» и «Русаниха». Следует отметить, что северные посткраниальные материалы с «Русанихи» ранее детально не изучались.

Проведено сравнение серийного костного материала – коллекции первых и вторых фаланг ископаемого северного оленя. Размеры первых фаланг древних особей сравнивались по материалам коллекции Зоомузея МГУ с размерами фаланг современного тундрового северного оленя, ныне обитающего на европейском севере Русской равнины. Вторые фаланги ископаемых северных оленей только измерялись. По имеющимся литературным данным устанавливалось колебания границ ареала вида на территории ряда современных областей центральной России и территории нынешней Владимирской области в XVIII-XX вв.

В голоцене при начавшихся перестройках климата и ландшафтов Русской равнины тундровый северный олень мог трансформироваться в подвид лесного северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus*) встречавшегося в центральных областях России вплоть до начала XX в. Лесной северный олень в основном использует пищевые ресурсы таёжной зоны, которые являются более продуктивными биотопами по сравнению с биотопами тундровой зоны. Высокий снежный покров в таежной зоне обуславливает более крупные конечности лесного подвида северного оленя. Следует отметить, что лесные северные олени в целом крупнее тундровых, что связано с более богатой пищевой базой и условиями существования близкими к оптимальным для этого вида. На особенности морфологии и экстерьера лесного подвида указывал Э. Эверсман, осматривавший в 1840 г. оленей, убитых в марийских лесах (где они встречались до 80-х гг. XIX в.), отметил, что они отличаются от сибирских северных оленей более крупными размерами. Лесные северные олени отличаются большей массой и ростом, высоконогостью, компактностью туловища, глубокой грудью, темным цветом. Следует отметить, что одно-двухлетние тундровые олени, переселенные в таежную зону, к пяти годам (когда заканчивается рост скелета) превосходят тундровых предков контрольной группы и достигают таких же размеров, как и представители лесного подвида. Особенно быстро отвечает на изменение условий рост метаподий, вследствие чего лесные олени имеют более длинные ноги (Егоров, 1971). Морфологические отличия тундровых оленей от лесных укладываются в схему преобразований объясняемых пedomорфозом – мелкие размеры, укороченные роострум и конечности (Баскин, 1989).

Современные сезонные перекочёвки северного оленя массовые и масштабные. В относительно недавнем историческом прошлом в ходе

сезонных миграций целые популяции северного оленя могли попадать зимой на территорию Владимирской губернии. Биотопами для базирования северных оленей в период зимней миграции могли быть заболоченные участки Мещёры и Лухского полесья.

Документальные данные, подтверждающие обитание северного оленя во Владимирской области в прошлом весьма скудны. Очертание границ ареала северного оленя в Европейской части России за историческое время менялись очень сильно. Особенно это относится к южной границе ареала. Наиболее резко и быстро южная граница отступила к северу в Европейской части России. Остается также неясным, обитал ли северный олень во многих означенных в литературе местностях постоянно или только заходил осенью на зимовку с севера. Во второй половине XIX в. южная граница ареала северного оленя в центре Европейской части России проходила от г. Твери на восток, южнее Углича и через северо-восточную часть Московской губернии выходила к Александрову. Далее на восток линия границы не вполне ясным путём через владимирские леса шла на р. Лух, впадавшую в р. Клязьму немного ниже Вязников (Гептнер и др., 1961). Московский таксидермист Ф.К. Лоренц указывал, что ему была доставлена шкура северного оленя-самца, добытого на границе Московской, Тверской и Владимирской губерний в Александровском уезде (Лоренц, 1881). В 1863 г. в газете «Владимирские губернские ведомости» отмечалось, что в Гороховецком уезде крестьянин Захаров добыл трех оленей. По мнению местных жителей того времени, олени появились со стороны Волги из Нижегородской губернии. В XIX в. численность северного оленя во Владимирской губернии была крайне низка. Едва ли на него существовал промысел, тем более появлялся в губернии он только заходом. В XIX в. были попытки искусственного разведения северных оленей. Так, в 1859 г. в № 2 журнала «Сельское хозяйство» сообщалось: «Во Владимирском уезде в имении Н.А. Бутурлина, в Кинжанах, в сосновом парке с прудом удачно разводятся в продолжение десяти лет северные олени, привезенные в 1850 г. из Москвы. Привезены были дикие самец и самка, на 1-й и 2-й годы детей не было, в 1853 г. родился самец, в 1854 г. – самка, в 1855 г. – самец, в 1856 г. – самка, так что каждый год с 1853 г. олени приносили по одному детенышу. К 1857 г. считалось, кроме старой пары, две пары молодых, но некоторые еще не плодились, из них самый первый из молодых пал, а самка нынешнем летом 1857 г. убежала и была убита под городом Ковровом» (Сысоев, 1970).

В конце XVIII в. отмечались регулярные заходы северного оленя в Весьегонский уезд Тверской губернии с севера (Кириков, 1966). В этом же уезде на северных оленей охотились в 1830-х гг. (Вильдермет, 1842). Интересен факт, что Л.Н. Толстой в Тверской губернии охотился на северных оленей. В 70-х гг. XVIII в. они водились в Смоленской губернии в лесной даче Бельского уезда, расположенной по рекам Деревеньке, Чернейке. В Московской губернии в XVIII в. северный олень держался в лесах Клинского уезда (Кириков, 1966).

В 50-60-х гг. XIX в. оленей в Центральной части Русской равнины, по-видимому, было мало. Их численность снизилась по сравнению с концом XVIII в. В Тверской губернии они появлялись как случайные гости, но пришекснинские болота на территории современной Ярославской области и некоторые другие местности на севере Ярославской губернии были известны как места обитания северных оленей. Пришекснинские охотники охотились за ними преимущественно по насту. Добыча за зимний сезон в этом районе была невелика и составляла 50-60 штук (Кириков, 1966). Высказывалось предположение, что северный олень спустился сюда по заболоченным лесам и моховым болотам, протянувшимся с севера до Белоозера и р. Шексны. Последний олень в междуречье Мологи и Шексны был добыт в 1920 г. (Исаков, 1949). Встречался он в Пошехонском, Мологском, Угличском уездах Ярославской губернии (Шестаков, 1926). Отдельные особи встречались в окрестностях Переславского озера. На севере Костромской области его ловили в колоды и капканы, которые устанавливали на тропах зверей, а так же отстреливали из ружья (Шашков, 1974). В начале XX в. южная граница ареала отодвинулась к северу. Так, в 20-х гг. XX в. северные олени лишь изредка встречались на северной окраине Центральной части Русской Равнины, в лесах по р. Лице и р. Чагодоше, а также Устюженском и Кирилловском районах Вологодской области (Кириков, 1966).

В XVIII-XIX вв. северный олень был более многочисленным в Волго-Камском крае, где он обитал в зоне южной тайги. Отвечая на запрос Сената (1762 г.), Унженская воеводская канцелярия перечислила обычных зверей, водившихся в воеводстве, и назвала среди них и оленя. В 60-е гг. XIX в. олени были обычными в Варнавинском и Макарьевском уездах по рр. Тошне, Торгаку, Луху и Лапшанге (Кириков, 1966). В Нижегородской губернии на оленей охотились в Семёновском уезде в лесах по р. Керженцу. Сообщалось: «Оленей было в Нижегородской гу-

бернии достаточно даже в конце 40-х годов, что можно заключить на основании одной заметки, напечатанной в «Нижегородских Губернских Ведомостях» в 1849 году, в которой говорится, что крестьяне Семёновского уезда редкую зиму не ловят оленей». При этом к 1875 г. отмечалось почти полное исчезновение животных на этих территориях (Салмыков, 1875).

Во второй половине XIX в. численность оленей в Нижегородской губернии постоянно снижалась. Уже в 70-х гг. XIX в. их стало меньше, чем прежде, в долине р. Ветлуги. Здесь они поддерживались до начала XX в. В 80-х гг. XIX в. в лесах Макарьевского уезда Нижегородской губернии наблюдались сезонные перекочёвки оленей: весной они шли от Керженца к востоку, а осенью тянулись ближе к Керженцу. Олени держались главным образом по огромным болотам – Кузьмьярскому, Шумскому и некоторым другим (Кириков, 1966). Охотник Лепковский писал в «Охотничьей газете» за 1895 г., с. 65: «В казенных лесных дачах: Лысковской, Семёновского уезда, Ивановской и Каменской, Макарьевского уезда, водятся олени, принадлежащий к роду северных, но отличающийся во многом от типичного северного оленя» (Пузанов и др., 1942).

Характер заметок о местах обитания и сезонных кочевках северного оленя в этой части ареала указывает на постоянный характер его обитания здесь и на вероятную принадлежность к лесному подвиду.

Снижение численности оленя привело к тому, что в 1884 г. в Ивановской лесной даче Нижегородской губернии « для великокняжеской охоты нашли только гурт в 20 голов». Н.В. Туркин в книге «Звери России» отмечал: «В 1895 году по приблизительному счёту налицо было до 2000 голов, а встретить стада в 100-150 голов не было редкостью». Старожилы, опрошенные А.Н. Формозовым в 1920-1921 гг., рассказывали, что на их памяти стада оленей, отыскивая ягель в борах, так перекапывали снег, что трудно было ходить на лыжах (Формозов, 1935). Этот же автор отмечал: «Мой отец Н.Е. Формозов в 90-х годах ещё застал оленей в Усть-Керженском лесничестве и успешно охотился за ними. В Шарьинском районе, по словам местных охотников, оленей было много также в 90-х годах XIX в. Встречались табуны по 3-4 десятка голов». По данным Г.В. Пяткина, олень изредка встречался на Верхней Унже (Турдиевская волость), в Шаталовской лесной даче и в казенных лесах Паломской волости (кон. XIX в.). В конце зимы олени паслись то в борах,

наягельниках, то переходили на болота и объедали на деревьях висячие лишайники (Кириков, 1966). Последние олени, по данным Л.И. Гиршфельда, были добыты в Макарьевском казенном лесничестве близ границы Варнавинского ещё зимой 1917-1918 гг. В этой связи интересно сообщение проф. Пузанова, датированное 1932 г.: «В бытность свою в деревне Чёрная Маза, Лысковского района, я и (В.И. Козлов) обратили внимание, что на воротах дворов и на наличниках некоторых домов в этой деревне висят прибитые рога северного оленя, а в одну из экскурсий в лесу, километрах в пяти от Чёрной Мазы, в сторону реки Керженца, мною был найден рог северного оленя с куском черепа, который сохранился в лесном овражке, как вещественное доказательство недавнего пребывания здесь этого животного» (Пузанов и др., 1942). Старые охотники полагали, что часть оленей была выбита, а часть ушла после постройки железной дороги из г. Нижнего в г. Котельнич, так как дорога пересекла пути их миграций, где они раньше держались, и с того времени вся прилегающая местность стала оживлённой и людной (Кириков, 1966).

В Костромской губернии они оставались дольше, встречаясь в Кологривском районе еще в 1929 г. В 1912 г. они забежали из Вологодской губернии в Солигаличский уезд этой губернии и в окрестности г. Буя (Дюбюк, 1920).

На территории области ископаемые останки северного оленя, относимые к плейстоценовому периоду (рядом собраны материалы по шерстистому носорогу, мамонту, первобытному бизону, плейстоценовой лошади) собраны автором в аллювиальных отложениях р. Оки в районе с. Ляхи Меленковского района (Дуденков, 2004). В ходе раскопок культурного слоя древнерусского города Ярополч Залесского (XII-XIII вв.) их обнаружили в Вязниковском районе (Седова, 1978). В Гусь-Хрустальном районе они отмечены в культурном слое верхнепалеолитического (?) поселения в районе д. Сивцево на р. Гусь (Скулов, 2004). Других мест концентрации останков вида на территории Владимирской области мне не известно, они, вероятно, встречались при археологических работах на памятниках разного возраста, но не были определены и изучены.

Сравнительные морфометрические исследования первых фаланг ископаемого и современного тундрового северного оленя приведены в таблицах (все измерения выполнены штангенциркулем). Вторые фаланги ископаемой формы промерены без сравнения.

Выводы. (1) Сравнительные морфометрические исследования имеемых первых фаланг ископаемого северного оленя обнаруженного на палеолитических стоянках «Сунгирь» и «Русаниха», а ныне обитающего на европейском севере Русской равнины показывают, что обитавшие здесь в позднем плейстоцене животные представлены мелкой тундровой формой. (2) За прошедший временной промежуток размерные характеристики этих костей конечностей мало изменились, хотя и отмечено незначительное их увеличение у современной тундровой формы. (3) Владимирская губерния в XVIII-XIX вв. являлась в Европейской части России не постоянной южной границей ареала, а одним из участков южной границы чрезвычайно редких заходов северного оленя. Здесь он, очевидно, находился не в оптимальных условиях, хотя благоприятные для него боры-беломошники были. Вероятно, что в это время вид был представлен лесной формой. (4) В XVIII-XX вв. численность и область распространения северного оленя в центральной и восточной части Русской равнины неуклонно сокращалась, данный вид оказался очень чувствительным к изменению природных условий. Непосредственное преследование, т. е. охота, хотя и не играла основной роли в исчезновении оленя, все же отразилась на его поголовье. Основную же роль в исчезновении оленя, по всей вероятности, сыграло довольно интенсивное заселение северных лесных районов и сопутствующие ему рубки сосновых, сухих боров, а также пожары в борах, ягельниках и на моховых болотах, являвшихся основным местом обитания северного оленя в центре России. Окончательно среду обитания вида изменила мелиорация заболоченных территорий и проведение многочисленных путей сообщений, увеличивших фактор беспокойства животных. Возможно, большую роль в сокращении поголовья оленей сыграли и частые эпизоотии. Перспективы реакклиматизации северного оленя в центральной России в настоящее время очевидно нецелесообразны.

Таблица 1. Ископаемые северные олени (по материалам верхнепалеолитических стоянок «Сунгирь» и «Русаниха» из коллекции Государственного Владимиро-Суздальского музея-заповедника): первые фаланги

Порядковый номер	Общая длина фаланги	Высота проксимального эпифиза	Ширина дистального эпифиза	Ширина проксимального эпифиза	Памятник, год находки и место положения в культурном слое
1	51.2	21.0	17.0	19.4	-
2	49.0	20.0	16.0	18.0	С-1975, р-III
3	50.1	21.0	16.2	19.3	С-1973, р-II, кв. 143а
4	54.0	23.1	18.4	21.0	III-147, №80
5	47.2	20.0	16.3	20.0	С- 1975, р-III, гор. III, кв. 136у
6	44.2	18.3	15.2	18.2	-
7	51.3	21.1	18.1	19.1	В-1974, р-II, гор. II
8	52.4	22.0	17.0	21.0	С-1987, р-IIА, гор.7, кв. 2л
9	48.4	20.0	17.2	20.1	С-87, р-IIА, гор.7, кв. 2д
10	53.1	21.4	18.4	20.3	ч/147, гор. V, № 88
11, проксимальный эпифиз, частично обломан	43.4	16.1	17.1	-	-
12	46.1	17.4	15.0	19.0	С-1989, р-IIА, г. 6-7, кв. 8ж
13	40.4	18.3	17.3	18.1	-
24, проксимальный эпифиз частично обломан	38.0	16.3	16.1	-	-
25	36.1	16.2	16.0	16.3	-
26	45.1	18.3	15.3	19.1	-
27	52.0	22.3	19.0	20.4	-
28	51.4	22.1	18.3	22.0	-
29	51.1	21.1	17.3	20.1	-
33	48.0	23.0	19.0	22.0	Гор. 4, кв. 5г, № 53
34	48.0	22.5	18.5	22.2	Гор. 4, кв. 5г, № 53
35	49.0	21.2	18.0	21.0	Гор. 7, кв.7б, № 64
36	50.2	21.2	18.0	21.2	Гор. 7, кв.7б, № 64
37	50.3	20.4	18.0	21.3	С-1974, р-III, гор. III, кв. 129 у
38	49.4	21.2	18.2	22.3	С-1974, р-III, гор. III, кв. 129у
39, молодая особь	38.2	18.0	16.0	16.0	С-1974, р-IV, гор. I, кв. 152ю
40, проксимальный эпифиз частично обломан	40.4	19.2	15.0	19.0	С-1974, р-III, гор. IV, ф-142
32, фрагмент			18.0		В-1974, р-2, гор. IV, Б153

Таблица 2. Ископаемые северные олени (по материалам верхнепалеолитических стоянок «Сунгирь» и «Русаниха» из коллекции Государственного Владимиро-Суздальского музея-заповедника): сводная таблица измерений первых фаланг ископаемого северного оленя

Параметры измерений	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее значение
Общая длина	36.1	54.0	47.3
Высота проксимального эпифиза	18.0	23.1	20.1
Ширина дистального эпифиза	15.0	19.0	17.1
Ширина проксимального эпифиза	16.0	22.3	19.0

Таблица 3. Ископаемые северные олени (по материалам верхнепалеолитических стоянок «Сунгирь» и «Русаниха» из коллекции Государственного Владимиро-Суздальского музея-заповедника): вторые фаланги

Порядковый номер	Общая длина фаланги	Высота проксимального эпифиза	Ширина дистального эпифиза	Ширина проксимального эпифиза	Памятник, год находки и место положения в культурном слое
14	35.3	20.3	14.3	19.0	С-1974, р-III, гор. 4, кв. Ф197
15	34.2	19.4	15.1	16.4	С-1975, р-III, гор. III, 136х
16	38.0	19.0	16.0	18.0	-
17	38.0	19.1	15.0	17.4	-
18	36.1	20.1	15.1	17.1	С-1973, р-2, гор. 3, кв. 11
19	34.2	18.2	14.0	17.0	С-1973, р-III
20	33.2	18.0	15.2	17.1	-
21, дистальный частично эпифиз обломан	33.3	19.0	-	17.1	-
22	29.0	16.0	13.2	15.0	С-1974, р-4, гор. 1, кв. 162
23	36.2	21.0	16.2	17.0	-
30	37.4	19.3	15.1	17.1	-
31	38.0	18.4	14.4	17.2	-
32, дистальный эпифиз частично обломан	36.2	19.0	-	17.2	-
41	38.0	21.0	18.0	19.0	Р-1981, гор. 4, кв. 5г, №54
42	36.0	20.2	17.3	19.4	Р-1981, гор. 5, кв. 5г, №55
43	36.4	20.0	16.0	18.0	-
44	36.4	20.0	16.0	18.2	-

Таблица 4. Ископаемые северные олени (по материалам верхнепалеолитических стоянок «Сунгирь» и «Русаниха» из коллекции Государственного Владимиро-Суздальского музея-заповедника): сводная таблица измерений вторых фаланг ископаемого северного оленя

Параметры измерений	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее значение
Общая длина	29.0	38.0	35.6
Высота проксимального эпифиза	16.0	20.3	19.2
Ширина дистального эпифиза	13.2	18.0	15.3
Ширина проксимального эпифиза	15.0	19.4	17.4

Таблица 5. Современные тундровые северные олени (Республика Коми, из коллекции Зоомузея МГУ): первые фаланги

Колл. номер	Общая длина фаланги	Высота проксимального эпифиза	Ширина дистального эпифиза	Ширина проксимального эпифиза
113003	51.4	22.0	19.0	22.4
	52.2	22.4	19.0	22.4
	49.4	21.0	19.4	22.2
	52.2	21.4	19.4	22.4
	51.4	23.0	20.0	22.0
	54.2	24.0	19.2	22.2
	51.0	22.0	19.4	22.4
	51.0	22.2	19.2	22.2
102073	49.0	21.0	18.2	21.2
	47.4	21.0	18.0	21.2
	48.2	21.0	19.0	21.4
	52.2	21.2	19.0	21.2
	51.0	21.0	19.0	21.2
S 111308	49.2	21.2	17.4	22.0
	50.0	20.2	17.4	21.3
	53.0	22.2	18.0	22.0
	50.3	21.0	16.0	21.0
	51.0	21.4	18.0	21.2
	53.4	22.0	18.0	20.3

Таблица 6. Современные тундровые северные олени (Республика Коми, из коллекции Зоомузея МГУ): сводная таблица измерений первых фаланг современного северного оленя

Параметры измерений	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее значение
Общая длина	47.4	54.2	50.9
Высота проксимального эпифиза	20.2	24.0	21.6
Ширина дистального эпифиза	16.0	20.0	18.5
Ширина проксимального эпифиза	21.2	22.4	21.6

REINDEER BACKGROUND OF RUSSIA'S EUROPEAN REGION

D.V. Dudenkov

Comparative research concerning the size of fossilized tundra reindeer (*Rangifer tarandus*), which inhabited in late Pleistocene in the centre of the Russian Plain, first phalanxes, and the ones of modern species, dwelling in Russian European Tundra most of the year, has been held. The changes in the species natural habitat boundaries in the central Russian territories in 18-20 centuries have been established.

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

**СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ:
КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2012**

ПИН РАН, 2012 г.

Ответственные редакторы: А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев

Компьютерная верстка М.К. Емельяновой

Сборник подготовлен и издан при поддержке программ Президиума РАН
«ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖИЗНИ И СТАНОВЛЕНИЯ БИОСФЕРЫ»,
«ЖИВАЯ ПРИРОДА: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПРОБЛЕМЫ РАЗВИТИЯ»,
«ПОДДЕРЖКА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ»

Подписано в печать 10 сентября 2012 г. Формат 60x88/8. Гарнитура «Таймс».

Печать офсетная. Бумага офсетная.

12 усл. п.л., 9 уч.-изд. л.

Тираж 500 экз.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии «Лакшери Принт»

Москва, ул. Архитектора Власова, д. 21, к. 3

Заказ №