

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. БОРИСЯКА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



*На правах рукописи*

Бакаев Александр Сергеевич

РАЗВИТИЕ ФАУНЫ ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ-ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ  
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Научный руководитель

Сычевская Евгения Константиновна

д.б.н.

Москва – 2021

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	7
Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	15
1.1 Материалы.....	15
1.2 Методика работы.....	15
Глава 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРМСКИХ АКТИНОПТЕРИГИЙ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЕВРОПЫ.....	19
2.1 Первый этап (первичное накопление данных) .....	19
2.2 Второй этап (обобщения данных) .....	21
2.3 Современный этап.....	25
Глава 3. МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ ЗУБОВ И ЧЕШУЙ ПАЛЕОЗОЙСКИХ КОСТНЫХ РЫБ.....	36
3.1 Морфология и гистология чешуй палеозойских костных рыб.....	36
3.2 Морфология и гистология зубов палеозойских костных рыб.....	53
Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА.....	57
4.1 Принимаемая система костных рыб.....	57
4.2 Систематическая часть.....	57
Класс Osteichthyes Huxley, 1880.....	57
Отряд Discordichthyiformes A.Minich, 1998.....	57
Семейство Discordichthyidae A.Minich, 1998.....	57
Род <i>Discordichthys</i> A. Minich, 1998.....	58
<i>Discordichthys spinifer</i> A. Minich, 1998.....	59
Род <i>Geryonichthys</i> A. Minich, 1998.....	60
<i>Geryonichthys longus</i> A.Minich, 1998.....	60
Род <i>Mutovinia</i> Minich, 1992.....	63
<i>Mutovinia stella</i> Minich, 1992.....	63
Подкласс Actinopterygii Cope, 1887.....	65
Ordenis inc. sed. ....	65

Familiae inc. sed. ....	65
Род <i>Burguklia</i> Kazantseva-Selezneva, 1980.....	65
<i>Burguklia minichorum</i> Bakaev, Kogan, 2020.....	65
Отряд Palaeonisciformes Hay, 1902.....	69
Семейство Palaeoniscidae s. str. Aldinger, 1937.....	69
Род <i>Palaeoniscum</i> Blainville, 1818.....	70
<i>Palaeoniscum kasanense</i> Geinitz et Vetter, 1880.....	70
Род <i>Uranichthys</i> A. Minich, 2009.....	72
<i>Uranichthys pretoriensis</i> A.Minich, 2009.....	73
Отряд Elonichthyiformes Kazantseva, 1977.....	76
Семейство Acrolepididae Aldinger, 1937.....	76
Род <i>Palaeostrugia</i> Esin, 1995.....	76
<i>Palaeostrugia rhombifera</i> (Eichwald, 1857).....	76
Род <i>Acropholis</i> Aldinger, 1937.....	77
<i>Acropholis stensioei</i> Aldinger, 1937.....	77
<i>Acropholis</i> cf. <i>stensioei</i> Aldinger, 1937.....	80
Род <i>Kazanichthys</i> Esin, 1995.....	81
<i>Kazanichthys golyushermensis</i> Esin, 1995.....	81
<i>Kazanichthys viatkensis</i> Esin, 1995.....	83
<i>Kazanichthys uralensis</i> A.Minich, 2009.....	85
Семейство (?) Acrolepididae Aldinger, 1937.....	86
Род <i>Strelnia</i> A. Minich, 1995.....	86
<i>Strelnia insolita</i> (Esin), 1996.....	86
<i>Strelnia certa</i> A. Minich, 2009.....	89
Род <i>Sludalepis</i> A.Minich, 2001.....	91
<i>Sludalepis spinosa</i> A. Minich, 2001.....	91
Семейство Boreolepididae Aldinger, 1937.....	91
Род <i>Boreolepis</i> Aldinger, 1937.....	91
<i>Boreolepis tataricus</i> Esin, 1996.....	91
Familie inc. sed. ....	93
Род <i>Samarichthys</i> A. Minich, 1990.....	93
<i>Samarichthys luxus</i> A.Minich, 1990.....	93
<i>Samarichthys nikolaevae</i> (Esin, 1996).....	96
Семейство Elonichthyidae Aldinger, 1937.....	97

Род <i>Elonichthys</i> Giebel, 1848.....	97
<i>Elonichthys contortus</i> Esin, 1995.....	97
Род <i>Alilepis</i> Yankevich, 1998.....	98
<i>Alilepis esini</i> A. Minich, 2006.....	98
Род <i>Varialepis</i> A. Minich, 1990.....	99
<i>Varialepis bergi</i> A. Minich, 1990.....	99
<i>Varialepis stanislavi</i> A. Minich, 2009.....	104
<i>Varialepis vitalii</i> A. Minich, 2009.....	107
Отряд Scanilepiformes Sytchevskaya, 1999.....	108
Семейство Evenkiidae Selezneva, 1985.....	108
<i>Toyemia tverdochlebovi</i> Minich, 1990.....	111
<i>Toyemia blumentalis</i> A. Minich, 2009.....	115
Отряд Platysomiformes Aldinger, 1937.....	117
Семейство Platysomidae Young, 1866.....	117
Род <i>Platysomus</i> Agassiz, 1833.....	117
<i>Platysomus biarmicus</i> Eichwald, 1857.....	117
<i>Platysomus bashkirus</i> Minich, 1992.....	119
Семейство (?) Platysomidae Young, 1866.....	121
Род <i>Kargalichthys</i> Minich, 1992.....	121
<i>Kargalichthys efremovi</i> Minich, 2009.....	123
<i>Kargalichthys pritokensis</i> Minich, 1992.....	124
Отряд Eurynotoidiformes Minich et A. Minich, 1990.....	125
Семейство Eurynotoididae Minich et A. Minich, 1990.....	125
Род <i>Eurynotoides</i> Berg, 1940.....	126
<i>Eurynotoides costatus</i> (Eichwald, 1861) .....	126
Род <i>Lapkosubia</i> A. Minich, 1990.....	129
<i>Lapkosubia tokense</i> A. Minich, 1996.....	130
<i>Lapkosubia</i> sp.....	132
Род <i>Kichkassia</i> Minich, 1990.....	134
<i>Kichkassia furkae</i> Minich, 1990.....	135
Род <i>Isadia</i> A. Minich, 1990.....	136
<i>Isadia suchonensis</i> A. Minich, 1990.....	136
<i>Isadia opokiensis</i> A. Minich et Andrushkevich, 2017.....	142
<i>Isadia arefievi</i> A. Minich, 2015.....	144

	<i>Isadia aristoviensis</i> A. Minich, 1990.....	150
	<i>Isadia</i> sp. 1.....	154
	<i>Isadia</i> sp. 2.....	154
Глава 5.	НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО СИСТЕМАТИКЕ И МОРФОЛОГИИ КОСТНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ И ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ.....	156
5.1	Данные по систематике.....	156
5.2	Зубная система <i>Eurynotoidiformes</i> .....	159
5.3	Специализация различных морфотипов зубов <i>Eurynotoidiformes</i> и их современные аналоги.....	169
5.4	Замечания по номенклатуре таксонов.....	174
Глава 6.	СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОСТНЫХ РЫБ И ЗОНАЛЬНОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ СРЕДНЕЙ-ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ.....	177
6.1	Казанский ярус.....	181
6.2	Уржумский ярус.....	187
6.3	Северодвинский ярус.....	194
6.4	Вятский ярус.....	206
6.5.	Новая биостратиграфическая шкала среднепермского (биармийского) и верхнепермского (татарского) отделов по рыбам.....	216
Глава 7.	БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИХ ФАУН КОСТНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ - ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ.....	222
7.1	Климат пермского периода.....	223
7.2	Палеобиогеографические области.....	223
7.3	Палеогеография средней-верхней перми Европейской части России и среда обитания рыб.....	226
7.4	Эволюция фауны костных рыб Европейской части России в средней-верхней перми.....	228
7.5	Биогеографические связи фауны костных рыб средней и верхней перми Европейской части России.....	229
	ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ.....	236
	СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	238

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ.....	280
КАТАЛОГ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ.....	338

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Пермские отложения Европейской части России содержат многочисленные и разнообразные остатки рыб. Их изучение составляет одну из важнейших задач для познания эволюции позднепалеозойской биоты в пределах данной части суши. Круг первоочередных аспектов такого исследования предполагает уточнение систематического состава ископаемых комплексов рыб, изучение морфологии и эволюции их доминантных групп, а также выявление характера смены ихтиофаун в геологическом времени. Анализ преобладающих морфологических адаптаций позволяет далее составить представление об экологии региональных сообществ и о динамике ее изменений в течение перми. Особенности состава изученных ихтиокомплексов открывают также возможность оценить их биогеографические связи вне региона исследований. Кроме того, выводы об этапности развития региональной ихтиофауны могут быть сопоставлены с данными о характере смене сопутствующих наземных тетрапод, что позволит детализировать основу для палеонтологической стратификации вмещающих пермских осадков.

Костные рыбы перми Европейской части России изучены достаточно подробно, но основное внимание, традиционно, уделялось использованию данной группы для нужд стратиграфии [Есин, Машин, 1996; Миних, Миних, 1999; Миних, Миних, 2009]. Двумя коллективами авторов были созданы альтернативные, во многом противоречащие друг другу зональные схемы [Есин, Машин, 1996; Миних, Миних, 1999], из которых наиболее часто используется второй вариант. Обе схемы имеют и принципиальное сходство – в них выделяются два крупных этапа развития фауны: с индекс-родами *Platysomus* и *Toyemia*. При этом А.В. и М.Г. Миних проводили границу между платисомусовой и тойемиевой ассоциациями в основании северодвинского яруса, а Д.Н. Есин – примерно в середине верхнесеверодвинского подъяруса. Противоречия между двумя вариантами, на данный момент, не решены. Прояснение спорных вопросов и разработка способа их решения с опорой на новые материалы и новые методы исследования - одна из задач диссертации.

Отдельную задачу составляет ревизия состава ихтиофауны средней-верхней перми региона. В нескольких работах [Есин, Машин, 1996; Миних, Миних, 2009] выделены фаунистические комплексы и установлен их таксономический состав. В последней крупной обобщающей сводке [Миних, Миних 2009] состав средне-верхнепермской ихтиофауны Европейской России включает 7 отрядов: Dipnoiformes, Cheirolepiformes, Palaeonisciformes, Elonichthyiformes, Platysomiformes, Saurichthyiformes, Eurynotoidiformes, Discordichthyiformes. Филогенетические связи двух последних эндемичных отрядов на данный момент не ясны, а

морфологическое строение их крайне своеобразно и недостаточно изучено. Ревизия морфологии и анализ филогенетических связей этих двух групп - также одна из задач диссертации.

В отношении анализа систематического состава и биологических адаптаций изучаемых рыб главным предметом рассмотрения является ряд доминирующих пермских таксонов. Так, Eurynotoidiformes, представленные шестью родами: *Adzvalepis*, *Eurynotoides*, *Alvinichthys*, *Kichkassia*, *Lapkosubia*, *Isadia* - известных как по фрагментарным, так и по цельноскелетным остаткам. И если строение зубов первых трех не известно, то последние три отличаются от других палеозойских костных рыб своей поликуспидной (многовершинной) коронкой [Миних, Миних, 2009], строение которой особенно разнообразно у рода *Isadia* [Миних и др., 2015]. Высказывались предположения, что строение поликуспидных коронок было связано с адаптацией рыб к фитофагии [Esin, 1997; Миних, Савельев, 2002; Миних, Миних, 2009], однако тому не имелось весомых доказательств. Морфология черепа эвринотоидов также отлична от таковой у большинства палеозойских лучеперых и, как отмечалось, по отсутствию контакта maxillare с praeperculum и наличию supramaxillare близка к организации Holostei, особенно к Osprida, Amiida и Aspidorhynchida. Ранее отмечалось сходство зубов Eurynotoidiformes с таковыми у современных Acanthuridae [Миних, Миних, 2009] и Cichlidae [Буланов, Миних, 2017], но без подробного анализа сходств и различий. Изучение таких признаков, как, например, следов износа зубной системы, а также других важных для интерпретации трофических специализаций признаков никогда не проводилось. Конкурентные взаимоотношения с тетраподами и строение зубного аппарата Eurynotoidiformes обсуждались ранее [Буланов, 2006], и был предварительно рассмотрен вопрос о происхождении этого отряда [Буланов, Миних, 2017].

Исследование трофической специализации отдельных представителей эвринотоидной группы (родов и видов) и их функциональных аналогов среди современных рыб-фитофагов, а также определение места, занимаемого этими рыбами в трофической структуре пермских сообществ - одна из задач работы.

Другая эндемичная группа рассматриваемых сообществ - отряд Discordichthyiformes - морфологически очень сильно отличается от большинства костных рыб, в первую очередь, наличием шипов как на спинных, так и грудных плавниках. Кроме того, по изолированному материалу описаны «брюшные шипы» [Миних, 2006], наличие которых недостаточно обосновано. Помимо большого количества изолированного фрагментарного материала по этой группе (плавниковых шипов, чешуй и дермальных костей), для дискордихтиформов известны также фрагменты скелета *Discordichthys* [Миних, 2006] и цельноскелетные остатки

Mamulichthys [Миних, 2014] . Высказывалось мнение что этот отряд «...совмещает признаки четырех классов рыб – плакодерм, акантод, хрящевых и костных...» [Миних, 1998, стр. 48]. Однако филогенетические связи данной группы рыб остаются неясными, а постулированная принадлежность ее к Actinopterygii [Миних, 1998; Миних, Миних, 2009] должным образом не обоснована. Уточнение систематического положения и анализ филогенетических связей отряда Discordichthyiformes – еще одна из задач диссертации.

Практически не исследовалось гистологическое строение элементов скелета пермских рыб Европейской части России. Единственное краткое исследование на эту тему [Есин, 1989б], посвященное гистологии чешуи *Toyemia tverdochlebovi*, послужило основанием для вывода, что данный вид является предком современного *Polypterus*, и что ранее предполагавшийся предок последнего – род *Evenkia* из нижнего триаса Сибири - не подходит на эту роль из-за слабого развития дентинового слоя в чешуе. Есин [1995б] отнес *Toyemia* к «order incertae sedis». По современным данным, *Evenkia* является представителем отряда Scanilepiformes [Sychevskaya, 1999], предкового для современных полиптерид [Selezneva, 1985; Giles et al., 2017]. Изучение нового материала по *Toyemia* из коллекции ПИН РАН позволит получить новые данные по морфологии этого рода и его родственным связям со Scanilepiformes и полиптеридами. Это также входит в задачи диссертации.

Остаются слабо изученными биогеографические связи и возможности использования фауны костных рыб перми Европейской России. Д.Н. Есин указывал на некоторое сходство между пермскими фаунами лучеперых рыб цехштейна (Центральная и Западная Европа) и казанских прибрежно-морским отложений Восточно-Европейской платформы [Aldinger, 1937]. Есть и несколько общих видов: *Acrolpholis stensioei*, *Palaeoniscum freieslebeni*, *Acrolepis sedgwicki*, *Boreolepis jenseni*, *Muensterichthis buergeri* (?), и общих родов: *Elonichthys*, *Pygopterus*, *Platysomus* [Есин, 1995б]. До недавнего времени считалось, что на границе перми и триаса на Восточно-Европейской платформе существовал большой стратиграфический перерыв, охватывавший значительную часть вучапинского и весь чансинский ярус Международной стратиграфической шкалы [Gradstein et al., 2012]. Но, как было недавно показано, на границе перми и триаса в Европейской части России крупные перерывы отсутствуют [Golubev, 2019]. Задачей работы нашей является отслеживание событий, сопровождавших переход от пермской ихтиофауны к триасовому сообществу.

Биогеографические связи пермской ихтиофауны Европейской части России с сообществами других областей (Катазии, Гондваны и Ангариды) не анализировались. Их анализ - одна из задач диссертации.

**Материал.** В работе было изучено более 20 тысяч изолированных чешуй и зубов и 15 крупных фрагментов и целых скелетов из 65 местонахождений, имеющих возраст от основания казанского до кровли вятского ярусов Европейской части России. Образцы были собраны лично автором или переданы для изучения к. г.-м. н. В. К. Голубевым, к. б. н. В. В. Булановым, к. б. н. А. Г. Сенниковым, д. г.-м. н. В.В., Силантьевым, к. б. н. И. С. Шумовым, к. б. н. О. П. Шиловским, М. С. Наумчевой, У. И. Карасевой, В. В. Жариновой. Материал хранится в ПИН РАН. №№ коллекций 5652, 5673, 5674, 5675, 5676, 5677, 5778, 5779, 5780, 5784, 5785, 5786, 5788, 5787.

Образцы происходят из 59 местонахождений Европейской части России, расположенных на территории Архангельской, Владимирской, Вологодской, Ивановской, Нижегородской, Кировской, Самарской, Оренбургской областей, Пермского края, Республик Татарстан, Башкортостан, Мари-Эл, Коми, Удмуртия.

Кроме того, был изучен типовой и сравнительный материал в коллекциях Саратовского государственного университета (СГУ), Казанского (Приволжского) университета (КФУ), Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ), Фрайбергской горной академии (Германия, ФГА; TU Bergakademie Freiberg), а также музея в городе Галле.

#### **Цели и задачи.**

1. Изучение материала по пермским рыбам, особенно по эндемичным отрядам *Discordichthyiformes* и *Euryotoidiformes* из коллекций ПИН РАН, Саратовского, Санкт-Петербургского, Пермского государственных университетов и др.

2. Изучение фрагментарных остатков (чешуй, зубов, дермальных костей) пермских костных рыб путем использования следующего комплекса методик, ранее редко применявшихся к данному материалу:

изготовление прозрачных шлифов; сканирование на рентгеновском томографе;

фотографирование в иммерсионной жидкости;

изучение ультраструктуры ганоинового поля и площадок прикрепления коллагеновых волокон ганоидных чешуй с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

3. Ревизовать некоторые таксоны средне- и позднепермских рыб Европейской части России.

4. Функциональная интерпретация скелетных элементов (черепа, зубов, чешуйного покрова) таксонов рыб из средней и верхней перми изучаемого района и определение их трофических адаптаций. Выяснение роли костных рыб в экосистемах путем применения актуалистического метода.

5. Выявление этапов развития фауны костных рыб и оценка характера смены их комплексов в средней и поздней перми Европейской части России.

6. Построение новой зональной шкалы средней-верхней перми изучаемого региона по костным рыбам.

7. Выявление биогеографических связей и миграционных путей, определение степени эндемизма фауны костных рыб средней и поздней перми Европейской России.

#### **Научная новизна.**

1. На основе изучения обширного материала (более 20 тысяч изолированных чешуй и зубов и 15 крупных фрагментов и целых скелетов из 65 местонахождений средней-верхней перми Европейской части России) получены новые данные по морфологии, гистологии и ультраструктуре чешуи и зубов костных рыб. Применение новых методик, ранее почти не использовавшихся для изучения пермских рыб (анализ микроскульптуры, гистологии чешуи, строения васкулярной системы и др.) позволило расширить диагнозы 35 видов. Описан один новый вид (*Burguklia minichorum*), и морфотипы зубов (для *Isadia opokiensis*) и чешуй (для *Isadia arefievi*), изменена семейственная и отрядная принадлежность 6 родов и 12 видов костных рыб. Согласно кодексу зоологической номенклатуры уточнено время публикации 15 видов рыб. В итоге ревизии совокупный состав средне-верхнепермской ихтиофауны костных рыб включает 58 описанных видов, принадлежащих 34 родам, 12 семействам и 9 отрядам.

2. Обоснованы новые представления или гипотезы о систематическом положении ряда групп или таксонов, характерных для средне- и позднепермских ихтиофаун Европейской России.

а) *Discordichthyiformes* отнесены к базальным *Osteichthyes*;

б) Род *Toyemia* рассматривается как ранний представитель *Scanilepiformes*;

в) *Eurynotoidiformes* - вероятно, составляет группу наиболее древних фитофагов среди лучеперых рыб.

3. На основе анализа комплексов костных рыб детализирована зональная схема для средней-верхней перми Европейской части России. Выделены новые зоны *Kazanichthys golyushermensis* - *Palaeoniscum kasanense*, *Kazanichthys viatkensis*- *Palaeoniscum kasanense*, *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*, *Uranichthys pretoriensis* - *Isadia suchonensis*, *Toyemia tverdochlebovi* - *Varialepis stanislavi*, *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensis*, *Isadia arefievi* - *Toyemia blumentalis*, отличающиеся от ранее предложенных зон как объемом, так и индекс-таксонами.

4. Для казанско-вятского стратиграфического интервала выявлено три этапа развития ихтиофауны: казанский – существование богатого сообщества морских рыб, уржумско-

раннесеверодвинский – постепенное изменение состава семейств и родового и видового разнообразия внутри семейств, переход от солоноводной к пресноводной фауне рыб; позднесеверодвинско-вятский – резкое изменение состава фаунистических комплексов костных рыб на границе с предыдущим этапом, переход от суперкомплекса *Platysomus* к *Toyemia*.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Подробное описание как изолированного костного материала (с применением современных методик), так и целых скелетов *Toyemia* проливает свет на раннюю эволюцию наиболее плезиоморфных современных лучеперых рыб – Polypteriformes.

Изучение трофических специализацией Eurynotoidiformes позволит понять механизм перехода к фитофагии как среди актиноптеригий, так и других водных позвоночных. Подробное описание Discordichthyiformes с применением современных методик даст возможность установления филогенетических связей этих загадочных рыб и лучше понять эволюцию базальных костных рыб в целом. Изучение эволюции трофической структуры пермских ихтиофаун позволит полнее выявить сущность биотических изменений, происходивших накануне наиболее масштабного вымирания в истории Земли, и, возможно, лучше понять причины, предпосылки и последствия самого пермо-триасового кризиса.

Детализация зональной схемы средней-верхней перми Европейской России по актиноптеригиям способствует более ее точному расчленению и может использоваться для геолого-съемочных работ.

#### **Основные защищаемые положения:**

1. На основе анализа комплексов костных рыб предложена новая зональная схема для средней-верхней перми Европейской части России. Выделены зоны *Kazanichthys golyushermensis* - *Palaeoniscum kasanense*, *Kazanichthys viatkensis*- *Palaeoniscum kasanense*, *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*, *Uranichthys pretoriensis* - *Isadia suchonensis*, *Toyemia tverdochlebovi* - *Varialepis stanislavi*, *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensis*, *Isadia arefievi* - *Toyemia blumentalis*, отличающиеся от ранее предложенных зон как объемом, так и индекс-таксонами. Зоны характеризуются определенными зональными комплексами, что отражает этапы развития сообществ костных рыб.
2. Эволюцию фауны костных рыб средней-поздней перми Европейской России можно разделить на три больших этапа казанский, уржумско-раннесеверодвинский и позднесеверодвинско-вятский. При этом преобладающим путем миграции в казанском этапе было море, в уржумско-раннесеверодвинском этапе – пресные водоемы, а в позднесеверодвинско-вятском этапе функционировавшие пути миграции были утрачены, что привело к росту эндемизма.

3. Пересмотрено систематическое положение ряда таксонов. В частности, *Discordichthyiformes* выведены из состава *Actinopterygii*, и определены, как единственные пермские базальные *Osteichthyes*. А *Toyemia* выведена из состава семейства *Gonatodidae* и определена, как наиболее ранний представитель *Scanilepiformes*.
4. *Eurynotoidiformes* – наиболее древние специализированные фитофаги среди лучеперых рыб, освоившие к концу перми большинство трофических специализаций, характерных для современных рыб-фитофагов.

**Публикации и апробация работы.** По результатам исследования опубликованы 5 статей в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI; 2 статьи в сборнике статей, индексируемом WoS; и 12 тезисов докладов. Они были представлены на 12, 13, 16 Всероссийских научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2015, 2016, 2019), LXI-XX сессиях Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2016, 2018, 2019, 2020), Международных Головкинских чтениях (Казань, 2017, 2019), и Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора В. Г. Очева (Москва, 2018), а также на 88-м и 90-м Ежегодных заседаниях немецкого палеонтологического общества (Германия, 2017, 2019).

**Объем и структура работы.** Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, основных результатов, каталога местонахождений списка цитируемой литературы из 453 наименований, среди которых 221 на иностранных языках, и 39 фототаблиц и объяснений к ним. Работа содержит 35 рисунков и 9 таблиц. Общий объем работы составляет 279 страниц без фототаблиц и подписей к ним, а также каталога местонахождений.

**Благодарности.** Автор хочет выразить искреннюю благодарность научному руководителю Е.К. Сычевской (ПИН РАН) за помощь на всех этапах подготовки работы, а также: PhD И. Когану (ФГА), к.г.-м.н. В.К. Голубеву (ПИН РАН, г. Москва), к.б.н. В.В. Буланову (ПИН РАН), к.б.н. А. Г. Сенникову (ПИН РАН), д. г.-м. н. В.В. Силантьеву (КФУ), к. г.-м. с. М.С. Наумчевой (ПИН РАН), А.Н. PhD Й.В. Шнайдеру (ФГА), к. г.-м. н. А.О. Иванову (СПбГУ), к. б. н. И.С. Шумову (Вятский палеонтологический музей), к. б. н. О.П. Шиловскому (КФУ), к. б. н. О.А. Лебедеву (ПИН РАН), У.И. Карасевой (Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского), В.В. Жариновой (КФУ) за помощь в сборе и обработке материала и продуктивные дискуссии; д. б. н. А.П. Расницыну (ПИН РАН), к. б. н. О.А. Лебедеву (ПИН РАН), д. б. н. А.О. Аверьянову (ЗИН РАН), к. г.-м. н. А.О. Иванову (СПбГУ) за ценные советы в вопросах зоологической номенклатуры. Автор признателен к. б. н. Р.А. Ракизову (ПИН РАН) за помощь при съемке материала на СЭМ, к. б. н. Е.В. Карасеву (ПИН

РАН) и С. Эбершпрехер (ФГА) за помощь при съемке тонких шлифов на оптическом поляризационном микроскопе, С.П. Нилову (РЦ «Геомодель») за микротомографирование и реконструкцию чешуй, к. г.-м. н. Д.В. Пинахиной (СПбГУ) за помощь в подготовке шлифов. Огромное спасибо моей супруге О.Д. Стрельниковой (ПИН РАН) и всем родным и близким за терпение и поддержку. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (проекты 17-04-01937, 19-34-90040, 21-54-10003).

## **Глава 1.**

### **МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

#### **1.1 Материалы**

В работе было изучено около 20 тыс. чешуй и зубов разной степени сохранности из средней и верхней перми Восточной Европы. Большинство чешуй имеют повреждения различной степени, чаще всего – обломанные выступающие части чешуи (антеродорсальный угол, сочленовный выступ, зубцы заднего края и т.д.). В некоторых местонахождениях (например Сундырь 1, Гремячка и т.д.) большая часть скелетных элементов окатана и несет четкие следы абразии. Это связано, как правило, с активным гидродинамическим режимом среды. В других случаях присутствуют следы мацерации. Цельносkeletalные остатки встречаются гораздо реже, чем изолированные элементы. Для определения таксономической принадлежности остатков рыб отбирались те чешуи, на которых сохранились основные систематически значимые признаки (см. главу 3).

Материал происходит из 42-х разрезов и 65 местонахождений (рис. 1). Образцы были собраны лично автором или переданы для изучения В. К. Голубевым, М. С. Наумчевой, В. В. Булановым, А. Г. Сенниковым, В. В. Силантьевым, А. О. Ивановым, И. С. Шумовым, О. П. Шиловским, У. И. Карасевой, В. В. Жариновой. Большая часть использованных в работе образцов хранится в ПИН РАН, в коллекциях № 5652, 5673, 5674, 5675, 5676, 5677, 5778, 5779, 5780, 5784, 5785, 5786, 5788, 5787.

Был изучен типовой и сравнительный материал в коллекциях музеев СГУ (сборы А.В. и М.Г. Миних, Д.И. Янкевича, С.О. Андрушкевича), КФУ (сборы Б.П. Кротова, М.Г. Солодухо и др.), СПбГУ (сборы Хабакова А.В.), Санкт-Петербургском горном университете (сборы Э. Эйхвальда), а также музеев в городах Гаале, Фрайберг (ФРГ).

#### **1.2 Методика работы**

Для извлечения материала из породы проводилась химическая и физическая препарация. В ходе работы с песчаником на известковом цементе весьма продуктивным оказалось применение 5% -10% уксусной кислоты. Образец выдерживался от 3-х до 10-ти суток, после чего осадок на дне емкости последовательно пропускался через сита с размером ячеек 3, 1, 0,5 мм. Для извлечения костного материала из глин и рыхлых песчаников порода размачивалась в воде. Для этого образец по возможности измельчался и помещался в воду на 5-10 суток. Если по прошествии суток порода разрушалась, то полученный осадок просеивался через описанную выше последовательность сит с различным диаметром ячеек. Если порода оставалась

неразрушенной, то применялось кипячение при периодическом добавлении соды, после чего раствор остужался и промывался. Не разрушившиеся остатки породы вновь подвергались кипячению, а осадок промывался на сите.

При применении кислоты обнаружился очень неприятный побочный эффект – клеи и пропитка, которыми были обработаны некоторые образцы, белели и начинали пузыриться, что весьма существенно снижало качество этих объектов и их пригодность для дальнейшего изучения. Удалять вздувшиеся пленки и белые разводы приходилось с помощью растворителя (96 % раствор этилового спирта).

В некоторых случаях для удаления породы нами был использован электро-триммер DREMEL 290-1 (JZ) ENGRAVER, предназначенный для гравировки по различным поверхностям. А для наиболее мелких и тонких образцов (в основном – чешуй) мы применяли набор игл различного размера. Швейные иглы крепились в цанговый держатель, после чего подтачивались по мере затупления. Самую тонкую препаровку выполняли с помощью игл от медицинских шприцов разного размера и стоматологических инструментов.

Отмытая и развалившаяся порода просматривалась под бинокулярами МБС-10 или Микромед МС-2-ZOOM, после чего изолированные костные остатки отбирались из отмытой породы с помощью тонких кисточек.

Экземпляры чешуй и зубов наилучшей сохранности отбирались для каждого таксона с целью изучения на СЭМ. Их электронные микрофотографии были выполнены в кабинете приборной аналитики ПИН РАН на микроскопах Cambridge CamScan-4 (напыление золотом или золотом-палладием) с микроанализатором LINK-860, TESCAN VEGA-II XMU и TESCAN VEGA-III XMU (без напыления или с напылением золотом или золотом-палладием), оба с микроанализатором Inca Energy от Oxford Instruments Analytical, а также в Фрайбергской Горной Академии (Германия) на микроскопе Jeol JSM-6400 (напыление углеродом). Фотографирование общего вида чешуй, как правило, проводилось в режиме обратно рассеянных электронов (BSE), который, в отличие от режима вторичных электронов (SE), лучше передает рельеф поверхности, однако дает изображения меньшего разрешения.

Снимки скелетов рыб были сделаны на фотоаппарате Canon EOS 650D с макрообъективом Canon EF 100mm f/2.8 Macro USM. Для получения изображений лучшего качества использовался брекетинг фокусировки, проводившийся с помощью программ Helicon Remote 3.2.7, после чего произведен стекинг полученной серии снимков в Helicon Focus 7.6.1 Pro + Portable.

Васкулярная система изучалась посредством фотографирования чешуй, помещенных в иммерсионную жидкость (в нашем случае – в анисовое масло). Ранее данный метод активно

применялся для изучения внутреннего строения зубов акул (например см. Иванов [2014]). Материал был отснят в кабинете приборной аналитики ПИН РАН с помощью бинокюляра Leica MZ16 с фотонасадкой. В данном случае также были произведены брекетинг снимков в Helicon Remote 3.2.7 и стекинг в Helicon Focus 7.6.1 Pro + Portable.

Для изучения трехмерного строения васкулярной системы применялась микротомография (описание методики см. [Qu et al, 2013; Ivanov et al., 2015]). Модели изображения сделаны на томографе Bruker SkyScan 1172 (РЦ «Геомодель», СПбГУ).

Микроструктура чешуй акантод изучалась в шлифах. Большая часть шлифов была произведена на базе геологического института ФГА. Меньшая часть произведена в ПИН РАН по методике, описанной Д. В. Пинахиной [2019]. Предметное стекло с небольшим количеством полиметилакрилатного термопластика Glass Fil (для принтеров) нагревалось на плитке, пока он не начинал плавиться. Материал помещался в расплавленную каплю данного термопластика. Затем предметное стекло быстро перемещалось под микроскоп с помощью пинцета, где микроостаток ориентировался необходимым образом иглой. После этого предметное стекло снова нагревалось на плитке в течение нескольких секунд. После остывания наружная поверхность капли полировалась на водостойкой шлифовальной бумаге Mirka WPF с зерном P800 до P2000 (в зависимости от размера образца), с последовательным уменьшением гранул. Периодически при шлифовании предметное стекло с образцом и шлифовальная бумага тщательно промывались во избежание образования трещин. После чего капля пластика отделялась от стекла и приклеивалась прошлифованной стороной к другому предметному стеклу лаком для ногтей “Top Coat”. После застывания лака (около 1 часа), образец шлифовался на бумаге Mirka WPF с зерном P800 до P2000 с последовательным уменьшением гранул. Съемка шлифов производилась в ФГА на поляризационном микроскопе ZEISS Axio Lab.A1 с фотонасадкой, а также в лаборатории палеоботаники ПИН РАН на микроскопе AXIOPLAN-2 с фотонасадкой Leica DFC420.

Для изучения структуры гиперминерализованных тканей шлифы протравливались 10–20 секунд 10% соляной кислотой, а затем в течение часа промывались в проточной воде. Фотографии протравленных шлифов были получены на СЭМ TESCAN VEGA-II XMU в кабинете приборной аналитики ПИН РАН.

При изучении топологической изменчивости чешуи (описание чешуйного покрова см. ниже) была использована методика (рис. 3), впервые предложенная Д.И. Есиным [1990] на примере эвринотоида *Eurynotoides costatus* (Eichwald, 1861) (= *Amblypterina costata* sensu Esin, part.). Данная методика была успешно использована для описания чешуйного покрова базальных костных рыб *Ligulalepis* [Burrow, 1994], *Psarolepis* [Qu et al., 2013], *Guiyu* [Cui et al.,

2019], *Andreolepis* [Chen et al., 2012], *Sparalepis* [Choo et al., 2017] и актиноптеригий *Moythomasia* [Trinajstic, 1999a, b], *Mimipiscis* [Trinajstic, 1999b; Choo, 2011], *Donnrosenia* [Long et al., 2008], *Gogosardina* [Choo et al., 2009], *Burguklia* [Bakaev, Kogan, 2020]. Значительная выборка описанных подобным образом таксонов позволила нам с большей точностью перенести описанные закономерности топологической изменчивости на изученный материал. В двух публикациях были предложены модифицированные варианты данной схемы, основанные на биометрической обработке чешуй [Chen et al., 2012; Cui et al., 2019].

К сожалению, данный метод не применим для высокотелых рыб, таких, как *Platysomiformes*, по причине иных пропорций тела и закономерностей топологической изменчивости чешуй.

Морфология чешуй (рис. 2) была описана по терминологии, предложенной Шульце [1966], и впоследствии модифицированной несколькими авторами [Esin 1990, Burrow 1994, Qu et al. 2013a; Bakaev, Kogan, 2020]. Ультраскульптуры чешуй описана по терминология Мэрс [Märss, 2006], а для описания гистологии использована модифицированная терминология по [Sire et al., 2009; Schultze 2016, 2018, Qu et al., 2013a, b, 2015, 2017].

## Глава 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРМСКИХ АКТИНОПТЕРИГИЙ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЕВРОПЫ

### 2.1 Первый этап (первичное накопление данных)

Первые остатки пермских рыб, получившие научные описания, происходят из так называемой формации медистых песчаников. Она представляет собой обогащенные медью континентальные и морские отложения нижней и средне перми [Ефремов, 1954; Наугольных, 2002]. Эти отложения протянулись широкой полосой от современного Пермского Края на севере до Оренбургской области на юге, через восточную часть Удмуртии и Татарстана, юг Кировской области и западную часть Башкирии [Ефремов, 1954, рис. 78]. Медистые песчаники начали разрабатываться еще в энеолите (середина III – середина II тыс. до н. э.; см. например [Голдина, 1999]), и активно продолжались в средневековье. Однако «второе дыхание» местные разработки меди получили в XVIII и XIX вв. Добыча производилась в многочисленных рудниках, рассеянных по всей площади распространения медистых отложений.

В медистых породах находили различные остатки животных и растений, лишь малая часть которых впоследствии попала в руки исследователей. К изучению этого материала приложили руки знаменитые ученые XIX столетия - Г. И. Фишер фон Вальдгейм, Э. Эйхвальд, Р. И. Мурчисон и др., также занимавшиеся исследованием других остатков животных и растений из медистых песчаников [Ефремов, 1954]. Не разработанность методик работы с материалом, отсутствие стратиграфических схем и систематики ограничивало возможности работы с материалом только лаконичными описаниями и, в редких случаях, рисунками образцов.

Географическое положение рудников отражает их возраст. Так, рудники Пермской (Мотовилихской) дистанции сосредоточены в Пермском крае и в основном имеют в уфимский возраст. К этой группе также относятся рудники, располагавшиеся в окрестностях Юговского и Троицкого медеплавильных заводов. Белебеевские рудники (Сантагулловская группа) расположены в Башкирии и в основном имеют казанский возраст. Рудники Оренбургской дистанции (Каргалинская группа) сосредоточены в Оренбургской области и имеют в основном уржумский возраст [Наугольных, 2002].

Изучение пермских актиноптеригий Европейской части России началось в начале XIX века с публикации работы Г. И. Фишера фон Вальдгейма [Fischer von Waldheim, 1829]. Один из образцов – череп рыбы, место находки которого не указано автором – был приписан черепахе *Chelonia radiata*. Еще один образец, не имеющий привязки, был описан как новый вид трески – *Gadus polynemus*. Последний образец, по утверждению Фишера, из местонахождения реки Миак в Сибири (скорее всего бассейн р. Миас или р. Миак, притока р. Демы [Есин, 1995а]). Это

участок сохранившегося чешуйного покрова, не был определен точнее, но отмечалось, что он больше напоминает чешую рептилии, чем рыбы [Fischer von Waldheim, 1829].

Несколько позже в письмах к Л. Агассицу Г. И. Фишер фон Вальдгейм [Fischer von Waldheim, 1838] подробнее описывает последний образец и дает ему название – *Myliobatis fossile*. Два года спустя [Fischer von Waldheim, 1840] он приводит еще один образец с чешуями рыб, однако опять же приходит к выводу о том, что это скорее чешуи рептилий. Еще через два года [Fischer von Waldheim, 1842] им описывается данный образец как чешуйный покров рыбы под названием – *Tetraganolepis murchisoni*. В той же статье описан еще один образец – *Palaeoniscus tschevkini*. Оба экземпляра происходят из Троицких медных рудников (предположительно расположенных в окрестностях современного города Соликамск в Пермском крае).

Четыре года спустя Э. Эйхвальд [Eichwald, 1846] публикует работу, в которой указывает в списке ископаемых рыб, два вышеупомянутых вида, а также *Palaeoniscus lepidurus* Ag. и *Platysomus biarmicus*. Первое описание последнего вида он публикует только в 1857 году [Eichwald, 1857]. Р. И. Мурчисон в 1845 году [Мурчисон и др., 1849] упоминает палеонисков из Каргалинских рудников (располагались в современной Оренбургской области), и *Palaeoniscus lepidurus* Ag. из Пермской губернии, *Palaeoniscus tschevkini* Fisch. из Белебеевского уезда (современная Башкирия), *Tetraganolepis murchisoni* Fisch. из Троицка (Пермский край) и *Platysomus biarmicus* Eichwald из Каргалы (Оренбургская область).

В 1850 г. Фишер описывает новый вид – *Trachelacanthus stshurovski* [Fischer von Waldheim, 1850] из пермских отложений бассейна р. Вынь, а позже [Fischer von Waldheim, 1851] переописывает «череп черепахи» *Chelonia radiata* как череп рыбы под новым названием – *Ommatolampes eichwaldi*.

В 1854 И. Лисенко приводит образец из медистых песчаников без более точной привязки [Лисенко, 1854], определенный им как *Lepidotus striatus*, описанный ранее Л. Агассицем [Agassiz, 1833]. В том же году Д. Планер [1854] публикует работу, в которой приводит еще один образец рыбы из медистых песчаников, не определив его систематической принадлежности.

В 1857 Э. Эйхвальд [Eichwald, 1857] дает описания ряда ранее известных таксонов (*Palaeoniscus tschevkini* Fisch. и *Ommatolampes eichwaldi* Fisch.) а также новые виды *Acrolepis reticulata* (обнаружен в окрестностях г. Орел, вероятно из девонских отложений) вместе с пермскими *Acrolepis macroderma*, *Palaeoniscus tuberculatus* и *Palaeoniscus nanus* из Каргалинских рудников. Через три года [Eichwald, 1860] выходит его обобщающая работа, в которой он дает новые описания ранее известным видам рыб - *Palaeoniscus (Trachelacanthus)*

*stschurovski* (Fisch.), *Acrolepis (Tetraganolepis) murchisoni* (Fisch.), *Palaeoniscus tscheffkini* Fisch., *Acrolepis macroderma* Eichw., *Palaeoniscus tuberculatus* Eichw., *P. nanus* Eichw., а также описывает новые таксоны рыб, происходящие из Каргалинских рудников: *Platysomus biarmicus* Eichw., *P. costatus* Eichw., *Amblypterus orientalis* Eichw., *Acrolepis rhombifera* Eichw.

В 1880 г. Х. Гейниц [Geinitz et Vetter, 1880] по материалам из под села Печищи (современный Татарстан), хранящимся в Горном музее в Санкт-Петербурга, описывает новый вид рыбы – *Palaeoniscus kasanensis* Geinz et Vetter.

В 1894 году А. В. Нечаев [1894] ревизует восемь ранее выделенных (см. выше) видов рыб: *Palaeoniscus tuberculatus* Eichw., *P. nanus* Eichw., *P. costatus* Eichw., *P. tscheffkini* Fisch., *P. kasanensis* Geinitz et Vetter, *Acrolepis macroderma* Eichw., *A. rhombifera* Eichw., *Amblypterus orientalis* Eichw., а также приводит еще два образца из Юговских рудников (располагались в окрестностях Юговского завода, современный Пермский край)– *Palaeoniscus* sp. nov., *Palaeoniscus* sp. indet.

## 2.2 Второй этап (обобщения данных)

Второй этап изучения пермских лучеперых рыб Европейской части России связан с систематизацией накопленного объема данных, связанный с ростом знаний о систематике живых существ и о стратиграфии. От лаконичных описаний имеющегося материала происходит переход к развернутым описаниям, как правило, снабженным рисунками, определению систематического положения выделенных таксонов и попытками определения стратиграфического положения костеносных пород в разрезе (чему способствовала разработка первых региональных стратиграфических схем). Однако, как и на первом этапе, большая часть изучаемого материала (за некоторыми исключениями, см. ниже) происходит из медных рудников и не имеет точной географической и стратиграфической привязки, что существенно снижает ценность материала для стратиграфии. В этот период описано несколько новых таксонов, но систематика лучеперых рыб по-прежнему оставалась недостаточно разработанной, из-за чего большинство как ранее выделенных, так и новых родов и видов относились к сем. *Palaeoniscidae*.

Наибольший вклад в изучение фауны лучеперых рыб внесли известные ученые Б.П. Кротов, А.В. Хабаков и Л. С. Берг. Они создали основу для дальнейшего изучения группы в данном регионе, однако никто из них не занимался пермскими лучеперыми рыбами Европейской части России целенаправленно. Не проводилось целенаправленных экспедиций и раскопок, а новый материал, в лучшем случае, собирался с поверхности во время общих геологических экскурсий. В большинстве новые работы этого обобщающего этапа

базировались на старых сборах из медистых песчаников, часто не имеющих полноценных привязок. Практически не были охвачены изучением остатков рыб верхние горизонты пермской системы (во время формирования которых отложение обогащенных медью пород прекратилось). Также значительные площади распространения пермских отложений, отдаленные от Урала (бассейн реки Северной Двины, верхнее Поволжье и т.д.) и также лишенные обогащенных медью отложений.

Работа Б.П. Кротова [1904] является наиболее важным обобщением материала на тот момент. Впервые все описанные экземпляры им были разделены между семействами *Platysomidae* (куда был зачислен *Platysomus biarmicus* Eichw.), *Palaeopysnodontidae* (куда он отнес челюсть, определенную им как *Palaeopysnodus* sp.) и *Palaeoniscidae* (куда отнесены все остальные определенные им таксоны). Также впервые дано определение стратиграфического уровня, с которого происходит материал. В частности, выделены ярусы P1 (объединяющий уфимские отложения), P2, именуемый «цехштейном» (на тот момент так называли морские отложения современного казанского яруса) и P3, именуемый «ярус пестрых мергелей» (на тот момент так именовались все средне-верхнепермские континентальные отложения). Кроме образцов, собранных рабочими при выработке медистых песчаников, также описан материал, собранный различными специалистами геологами (А.А. Штукенбергом, М.Э. Ноинским, А. В. Нечаевым и др.) вот время геологических экскурсий. Кротов использовал также зубы и чешуи, которые не использовались ранее.

Даны достаточно развернутые, снабженные рисунками описания 14 видов описанных ранее (см. выше) рыб: *Palaeoniscus tuberculatus* Eichw., *P. nanus* Eichw., *P. lepidurus* Ag., *P. tschevkini* Fisch., *P. kasanensis* Gein. et Vetter, *P. costatus* Eichw., *P. stschurovski* Fisch., *Amblypterus orientalis* Eichw., *Acrolepis macroderma* Eichw., *A. rhombifera* Eichw., *A. cf. murchisoni* (Fisch.), *Platysomus biarmicus* Eichw., *Pygopterus* cf. *mandibularis* Ag., *P. cf. latus* Egert. В той же работе Б.П. Кротовым [1904] описываются еще четыре вида: *Palaeoniscus curtus* Krotov, *P. netschaevi* Krotov, *P. kargalensis* Krot. (все три вида происходят из Каргалинских рудников, возраст - P3), *Amblypterus permensis* Krot. (Юговские рудники, P1). Еще три образца не определены до вида: *Palaeoniscus* sp. (Юговские рудники, P1), *Acrolepis* sp. (Каргалинские рудники, P3), *Palaeopysnodus* sp. (Мамадышский уезд казанской губернии, современный Татарстан, P3).

Последующие работы связаны с началом масштабных геолого-съёмочных работ. Серия работ была опубликована А.В. Хабаковым [1924, 1927; Chabakov, 1927]. Так, в 1924 г. он дополнил диагнозы ранее описанных из медистых песчаников видов *Acrolepis rhombifera* Eichwald и *A. murchisoni* (Fischer). Для последнего выделен, взамен утерянного оригинала,

неотип (отдельная чешуя, определенная Эйхвальдом как *Acrolepis murchisoni*). Хотя в работе привязка не указана точнее, следует предположить, что определенные Эйхвальдом чешуи происходят из Троицкого рудника (принадлежит к Мотовилихской дистанции и, по современным данным, имеет уфимский возраст) [Хабаков, 1924].

В 1927 г. были опубликованы А.В. Хабаковым три статьи, посвященные пермским рыбам Европейской части России [1927а, б; Chabakov, 1927]. В первой статье он описал вид *Atherstonia razumovski* Ch. [1927а], включив ее в сем. Palaeoniscidae. В работе отмечено, что ни географической привязки, ни стратиграфической привязки установить не удалось. При осмотре автором коллекции Э. Эйхвальда, хранящейся в Горном музее при Санкт-Петербургском горном университете, по время изучения типового экземпляра *Atherstonia razumovski* Ch., ранее описанного Хабаковым (отпечаток и противоотпечаток целого скелета рыбы в расколотой песчаниковой конкреции) была обнаружена сопроводительная этикетка № 94/107. На ней образец был определен, как *Palaeoniscus tuberculatus* Eichw., но не в качестве голотипа данного вида (который находится в той же коллекции, на образце под номером 95/107). В качестве места находки указаны Каргалинские рудники. Во второй статье им были выделены основные литологические типы пород, в которых встречаются остатки рыб [Хабаков, 1927б].

В третьей статье [Chabakov, 1927] он привел список синонимов (в частности свел *Myliobatis fossile* Fisch. к *Platysomus biarmicus* Eichw., и *Ommatolampes eichwaldi* Fisch. к *Acrolepis* sp.). В той же работе он приводит названия ряда таксонов (*Acrolepis krotovi* Ch., *Atherstonia planeri* Ch., *Platysomus speciosus*, *Colobodus* sp.), однако, не привел их описания, из-за чего эти таксоны имеют статус *nomen dubium* [Chabakov, 1927]. Роды *Platysomus* и *Colobodus* были в данной работе включены в состав сем. Catopteridae, а все остальные изученные пермские лучеперые – в сем. Palaeoniscidae. Также он приводит предполагаемый им стратиграфический уровень, с которого происходят те или иные виды рыб. В составе верхней перми выделены казанский и татарский ярусы. Первый разделен на уфимский горизонт (современный уфимский ярус), брахиоподовый и пелициподовый известняки (охватывают морские отложения современного казанского яруса), а второй – не расчленен. Почти все приведенные в списке виды помещены в уфимские отложения, и только *Platysomus biarmicus*, *Colobodus* sp., *Acrolepis rhombifera* и *A. macroderma*, *A. krotovi*, *Amblypterus orientalis*, *Pygopterus* cf. *latus* (Egert.), *Palaeoniscus kasanensie*, *P. tscheffkini* отмечены им в собственно средние и верхнепермских отложениях. К сожалению, в этой работе не приведены номера образцов и географические привязки, на которые опирался автор при присвоении подобных датировок.

В следующей публикации А.В. Хабаков [1939] приводит более подробные описания ряда видов, избранных в качестве руководящих форм: *Palaeoniscus kasanensie* Gein. et Vetter

(морские верхнеказанские отложения), *Acrolepis macroderma* Eichw. (казанские морские отложения и медистые песчаники, «татрские» отложения), *A. rhombifera* Eichw. (медистые песчаники казанского яруса и морские верхнеказанские отложения), *Platysomus biarmicus* Eichw, (верхняя часть казанского яруса, нижняя часть «татарских» отложений, то есть современный уржумский ярус) *Amblypterus orientalis* Eichw. (медистые песчаники казанского яруса и нижняя часть «татарских» отложений), *A. tuberculatus* (Eichw.) (медистые песчаники казанского яруса), *Paramblypterus costatus* (Eichw.) (казанский ярус). Последние два вида, ранее относимые к роду *Palaeoniscus*, А.В. Хабаков переводит в состав ранее выделенных на центрально и западноевропейском материале родов *Amblypterus* и *Paramblypterus* соответственно. Род *Platysomus* он относит к сем. *Platysomidae*, а остальные формы оставляет в составе сем. *Palaeoniscidae*. Несмотря на некоторую расплывчатость определений и отсутствие более точных стратиграфических привязок, определения возраста, данные в этой работе, близки современным данным.

Л.С. Берг [1940] описал два вида рыб, отнесенные к новым родам (включаемых им в сем. *Palaeoniscidae*), на материале из медистых песчаников (Горный музей, коллекция Э. Эйхвальда). В этой работе впервые приводятся номера образцов. *Eurynotoides ciprion* Berg описан по образцу № 1/2860, определенному Эйхвальдом, как *Palaeoniscus nanus* Eichw, происходящему из Каргалинских рудников и имеющему, по современным данным, верхнеказанский или уржумский возраст. По мнению Д.Н. Есина [Есин, 1995а], в соответствии с правилами номенклатуры данный вид следует называть *Eurynotoides nanus* (Eichw.). Однако голотип *Palaeoniscus nanus* хранится в той же коллекции под номером 95/107 (на одном фрагменте породы с голотипом *Palaeoniscus tuberculatus*). Таким образом, за *Eurynotoides ciprion* Berg следует считать валидным таксоном, так как в качестве голотипа использован другой образец, а не голотип *Palaeoniscus tuberculatus*. Однако, сходство голотипов столь велико, что *Eurynotoides ciprion* Berg можно считать младшим синонимом *Eurynotoides nanus* (Eichw.). Выделение нового рода (*Eurynotoides*) для этого материала также можно считать оправданным.

Второй вид - *Amblypterina costata* (Eichw), описан по голотипу *Palaeoniscus costatus* Eichw. из Каргалинских рудников. И если А.В. Хабаков ранее поместил данный вид в состав существующего рода ранее отнесенного *Paramblypterus* (см. выше), то Берг выделил для него новый род – *Amblypterina* [Берг, 1940]. Оба вида помещены Бергом в сем. *Palaeoniscidae*.

Следующей работой, посвященной пермским рыбам, было описание обнаруженного в 1947-м году скелета платисомиформной рыбы из разреза Печищи (Татарстан), определенной М. Г. Солодухо [1951] как *Platysomus* cf. *biarmicus* Eichw. Впервые для образца была дана весьма точная стратиграфическая привязка – слои «нижний мыльник» серии (по

современным представлениям – пачки) «подбой». Данная пачка входит в состав печищинских слоев верхнеказанского подъяруса (см. главу 6) и, таким образом, данный образец оказывается первым четко привязанным скелетом пермской рыбы в Европейской части России.

«Основы палеонтологии» [Берг и др., 1964] подытоживают результаты более чем векового изучения пермских лучеперых Европейской части России. В этой работе были приведены диагнозы родов лучеперых рыб (а также упомянуты некоторые относящиеся к ним виды), описанные или же встречающиеся в данном регионе: *Trachelacanthus* (*Tr. stschurovsci*), *Palaeoniscum* (*P. kasanense*), *Eurynotoides* (*E. ciprion*), *Atherstonia* (*A. rhazumovski*), *Acrolepis*, *Amblypterus* (*A. orientalis*, *A. tuberculatus*, *A. curtus*), *Amblypterygia* (*A. costata*), *Platysomus* (*P. biarmicus*). Для некоторых из них приведены рисунки. После этого начинается качественно новый этап в изучении фауны пермских рыб Восточной Европы.

### 2.3 Современный этап

Современный этап в изучении фауны лучеперых рыб связан с расширением геологосъемочных работ в изучаемом регионе во второй половине XX века. В связи с этим создаются новые и ревизуются и детализируются уже существующие региональные и локальные стратиграфические схемы. Для большей детализации зональных схем начинаются специализированные исследования (и специализирующиеся на данной теме исследователи) пермской ихтиофауны Европейской части России, проводятся экспедиции и раскопки, которыми охватываются ранее малоизученные регионы. Развитие геологических и биологических знаний позволяет построить зональные схемы по актиноптеригиям и предложить более детализированную систематику. На этом этапе начинают применяться новые методы изучения ископаемых остатков, позволившие подробнее изучить морфологию, а также онтогенез и экологические специализации разных групп пермских актиноптеригий.

В 70-х годах XX века к изучению пермских актиноптеригий приступили М. Г. и А. В. Миних (а впоследствии и их ученики) из НИИ геологии Саратовского госуниверситета (далее - СГУ). В 1971-м году во время экспедиции в Республику Коми открыто местонахождение Усть-Коин на реке Вычегде (казанский ярус), где в ходе раскопок собран представительный материал по пермским рыбам. В том же и в последующие годы было открыто несколько местонахождений из уржумско-вятского интервала (см. главу 6) в разрезе на реке Сухоне (Вологодская область) [А. Миних и др., 2019], позднее ставшем стратотипическим [Татарские слои..., 2001]. Особенно стоит отметить открытие важнейшего местонахождения Кичкасс в Оренбургской области. В процессе планомерных раскопок на нескольких уровнях были

найжены целые скелеты как костных, так и хрящевых рыб, что позволило собрать наиболее представительную коллекцию пермских рыб Европейской части России в НИИ геологии СГУ. Собранный в том же местонахождении богатый сопутствующий палеонтологический материал (остракоды, конхостраки, бивальвии, тетраподы, растения) позволил дать весьма точную относительную датировку (наиболее верхняя часть уржумского яруса), что сыграло важную роль в улучшении региональных стратиграфических схем.

Сначала исследования А.В. и М.Г. Миних в основном были связаны с хрящевыми рыбами [Молостовский и др., 1973; Миних, 1975], но далее они стали больше внимания уделять лучеперым рыбам [Молостовский и др., 1979; Очев и др., 1979; А. Миних, Миних, 1979; А. Миних, Миних, 1981а, б]. В указанных работах наибольшее внимание уделялось распределению остатков ихтиофауны в разрезах и использованию их на этой основе для расчленения и корреляции толщ. В 1986 году были написаны три важные работы, депонированные в ВИНТИ, где впервые описывается собранные сотрудниками НИИ геологии СГУ целые скелеты профессионально отпрепарированных рыб из ключевого местонахождения Кичкасс. Помимо выделения новых видов, в данном случае выделяются и таксоны более высокого порядка – семейства и отряды. В первой [А. Миних, 1986] по целым скелетам отличной сохранности был подробно описан новый вид – *Varialepis bergi* A. Minich, для которого выделено новое семейство – *Varialepididae*, отнесенный к отряду *Elonichthyiformes*. В другой [А. Миних, Миних, 1986] – выделен новый отряд *Lapkodontiiformes* A. Minich с одним семейством *Lapkodontidae* и тремя родами: *Lapkodontia* (*L. uranensis* A. Minich), *Kichkassia* (*K. furcodentis* Minich), *Isadia* (*I. suchonensis* A. Minich). В третьей работе [Миних, 1986] был переописан *Platysomus biarmicus* Eichw. и описан новый вид и род *Kargalichthys efremovi* Minich из семейства *Platysomidae*.

В конце 80-х годов к изучению пермских рыб присоединяется Д.Н. Есин – сотрудник кафедры палеонтологии Московского госуниверситета (МГУ). Одной из главных заслуг этого автора является широта подходов и методик, которые он применял к исследованию лучеперых рыб (см. ниже). В 1989 году вышла первая работа, посвященная тафономии пермских рыб [А. Миних, Миних, 1989]. В том же году вышли в свет две работы Д. Н. Есина [1989а,б], была посвящена краткому описанию методики работы с изолированными чешуями палеонисков (до того момента слабо разработанной), что позволяло расширить возможности таксономической идентификации такого материала. Вторая была посвящена гистологии чешуи ганоидной рыбы (через год описанной как *Toyemia tverdochlebovi*, см. ниже), где впервые для лучеперых рыб средней и верхней перми Европейской части России были изготовлены тонкие шлифы. На основании гистологии чешуи был сделан вывод, что данный вид является предком

современных полиптерусов, в то время как род *Evenkia* из нижнего триаса Сибири, ранее считавшаяся кандидатом на эту роль [Selezneva, 1985], не соответствует ей из-за слабого развития дентинового слоя.

В дальнейшем [А. Миних, Миних 1990] был ревизован ранее выделенный отряд *Lapkodontiiformes*, его название заменено на *Eurynotoiiformes*, и рассматривая его в составе единственного одноименного семейства, включающего *Eurynotoides* Berg (*E. nanus* (Eichw.), *E. costatus* (Eichw.)), *Lapkosubia* A. Minich (*L. uranensis* A. Minich, *L. barbalepis* A. Minich), *Kichkassia* Minich (*K. furcae* Minich), *Isadia* A. Minich (*I. suchonensis* A. Minich, *I. aristoviensis* A. Minich). В той же работе были описаны еще два новых вида рыб: *Toyemia tverdochlebovi* Minich (отнесен к сем. *Gonatodidae*, отр. *Elonichthyiformes*) из северодвинского яруса Оренбургской области и *Samarichthys luxus* A. Minich (отнесен к сем. *Karaunguriidae*, отр. *Cheirolepiformes*) из вышеупомянутого местонахождения Кичкасс [А. Миних, Миних 1990]. В том же году опубликовано описание *Varialepis bergi* A. Minich [А. Миних, 1990], на этот раз – в Палеонтологическом журнале.

Одной из важнейших работ в истории исследования пермских лучеперых рыб России является выпущенная в 1990 году статья Д. Н. Есина, в которой он продолжил свои исследования по анализу изолированных чешуй лучеперых рыб на примере подробного описания ганоидного чешуйного покрова *Amblypterina costata* (Eichwald) (= *Eurynotoides costatus* (Eichw.)) [Есин, 1990]. Предложенная им методика исследования изолированных чешуй с учетом их топологической изменчивости, развернуто описанная в данной статье, широко используется палеоихтиологам разных стран (см. главу 3).

В 1991 Д. Н. Есин [Есин, 1991a] опубликовал наиболее полный обзор истории изучения пермских рыб Восточной Европы, в котором рассматриваются все посвященные данной теме публикации, от первых работ Г. И. Фишера фон Вальдгейма до работ самого Д.Н. Есина, и приводится список синонимии таксонов, отражавший его взгляд на эту проблему. Также им описан голотип *Tetraganolepis murchisoni* Fischer., получившего новое название *Grygorichthys murchisoni* (Fischer), и включенного в состав сем. *Rhadinichthyidae*, отр. *Cheirolepiformes* [1991b]. В том же году М.Г. и А.В. Миних [1991] выпустили тезисы конференции, посвященные пермской ихтиофауне Восточной Европы.

В 1992 была опубликована статья коллектива авторов [Миних и др., 1992], посвященная тафономии местонахождения Кичкасс. В том же году вышли две работы М. Г. Миних, посвященные роли тафономи в интерпретации генезиса местонахождений рыб [Миних, 1992a], а также описаны отнесенные к сем. *Platysomidae*, отр. *Platysomiformes* новые виды *P. bashkirus* Minich (из верхнеказанского подъяруса Башкирии), *Kargalichthys pritokensis* Minich

(верхнеказанский подъярус Оренбургской области), *Mutovinia stella* Minich (северодвинский ярус Вологодской области) [Миних, 1992б]. В той же работе ранее приведенный из м. Печищи М.Г. Солодухо [1951] экземпляр «*Platysomus cf. biarmicus* Eichw.» описан, как *Platysomus soloduchi* Minich.

Годом позже тот же экземпляр был независимо описан Д.Н. Есиным как *Eurysomus soloduchoi* Esin [Есин, 1993]. В этой работе описан еще один представитель сем. Platysomidae – *Wardichthys inobilis* Esin (ранее описанный как *Kargalichthys pritokensis* Minich, но на другом материала из другого местонахождения). Также в 1993 г. вышло две краткие публикации коллектива из СГУ [Minikh, A. Minikh, 1993; А. Миних, Янкевич, 1993].

Послойное распределение остатков рыб в важнейшем разрезе Монастырский Овраг (охватывает границу уржумского и северодвинского ярусов) в Татарстане приводится в статье В. В. Силантьева и Д. Н. Есина [1993]. В том же году первая краткая заметка, посвященная онтогенезу пермских актиноптеригий Восточной Европы [Есин, 1993]. В 1994 г. опубликована одна небольшая заметка [Миних, А. Миних, 1994].

В 1995 году Д.Н. Есин опубликовал развернутую и подробную работу, посвященную онтогенетическому развитию чешуйного покрова палеозойских лучеперых рыб [Esin, 1995]. Благодаря использованию сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) удалось проанализировать как рост самого чешуйного покрова, так и модель роста отдельных гребней скульптуры в разных таксонах и изменение деталей ультраскульптуры ганоина чешуй в онтогенезе. На данный момент это единственная работа в мире, раскрывающая онтогенез чешуи палеозойских лучеперых рыб в таких разных аспектах.

В том же году были написаны две депонированные работы с описаниями рыб из северодвинско-вятских отложений бассейна р. Сухоны и Южного Приуралья [А. Миних, 1995], а также уржумско-северодвинских отложений Приказанского Поволжья [А. Миних, Миних, 1995]. В первой описаны *Strelnia certa* A. Minich и *Toyemia blumentalis* A. Minich, а во второй *Kasanilepis chupaevensis* A. Minich и *Lapkosubia tokense* A. Minich. Кроме того вышла одна обзорная работа по стратиграфическому расчленению и корреляции пермских отложений по ихтиофауне [Миних, А. Миних, 1995], однако без построения зональной схемы.

В том же году были подробно описаны рыбы казанского яруса: ранее известные из верхней перми Центральной и Западной Европы *Elonichthys contortus* Esin, а также новые *Kazanichthys golyushermensis* Esin, *Acropholis kamensis* Esin., *Koinichthys ivachnenkoi* Esin; установлено значительное сходство состава казанской ихтиофауны Европейской России и ихтиофауны центрально и западноевропейских формаций Цехштейн и Марл Слейт [Есин, 1995б]. Подробно ревизована коллекция Геологического музея им. А. А. Штуkenберга КФУ,

описаны три новых таксона *Palaeostrugia rhombifera* (Eichw.), *Alvinichthys curtus* (Krotov) и *Varialepis orientalis* (Eichw.) [Есин, 1995а].

В том же году Д. Н. Есин защитил кандидатскую диссертацию [Есин, 1995в], где изложил результаты своих исследований. Диссертация содержала подробный анализ стратиграфического распределения остатков рыб и схему зонального расчленения отложений; описания ряда таксонов, в том числе и нигде более не опубликованных: *Watsonichthys noinski* Esin *Paramblypterus kucenkoi* Esin, *P. gubini* Esin, *P. dozmeri* Esin, *Orenburgichthys macroderma* (Eichwald), имеющих сейчас статус *nomen nudum*; подробное описание методики работы; особенности онтогенетической и топологической изменчивости чешуй рыб; реконструкцию трофической специализации пермских рыб на основе анализа морфологии. Эту, к сожалению не опубликованную, диссертацию следует считать одной из центральных работ по пермским актиноптеригиям. В том же году В. Л. Машин защитил дипломную работу, посвященную пермским рыбам р. Сухоны. В ней были описаны три новых вида: *Varialepis totmensis* Mashin, *Varialepis minichorum* Mashin, *Acropholis suchonensis* Mashin. Эта работа так и не была опубликована. В нашем распоряжении имеются только черновики.

В 1996 г. был опубликован раздел монографии, посвященный рыбам из верхней перми Поволжья и Прикамья [А. Миних, Миних, 1996]. Туда вошли описания *Kasanilepis chupaevensis* А. Minich и *Lapkosubia tokense* А. Minich, ранее приведенные в депонированной работе [А. Миних, Миних, 1995].

Тоже в 1996 г. была опубликована стратиграфическая часть диссертации Д.Н. Есина, и, в частности, схема распространения ихтиокомплексов (см. таблицу 1 в главе 6), а также описание нескольких таксонов: *Acropholis silantievi* Esin (уфимские отложения в Республике Коми), *Kazanichthys viatkensis* Esin (местонахождение Шихово-Чирки, Кировская область, верхнеказнакий подъярус), *Acroctenolepis nikolaevae* Esin (впоследствии включенный в состав рода *Samarichthys*), *Boreolepis tataricus* Esin, *Amblypteryna grandicostata* Esin, *A. pectinata* Esin (все три таксона – из северодвинско-вятских отложений реки Сухоны) [Есин, Машин, 1996].

В 1997 г. написана работа, посвященная корреляции разрезов рек Волги и Сухоны [Миних, А. Миних, 1997], однако также без выделения зональной схемы.

В 1997 г. вышла в печать работа, посвященная трофике пермских лучеперых рыб Европейской России [Есин, 1997]. Большинство известных таксонов были разделены между трофическими группами (склерофаги, специализированные склерофаги, бентофаги, фитофаги, мелкие и крупные хищники) на основании строения зубной системы. Впервые установлена фитофагия эвринотидиформных рыб, реконструирована трофическая структура в сообществах

рыб. Одним из наиболее значимых выводов было отнесение рыб отряда Eurynotoidiformes к фитофагам, хотя и без приведения подробных доказательств для такого вывода.

В 1998 г. публикуется работа [А.Миних, 1998] с описанием нового отряда Discordichthyiformes, в который включается ранее описанный род *Mutovinia* (*M. stella* Minich) и новые рода *Discordichthys* (*D. spinifer* A. Minich из местонахождения Кичкас), *Geryonichthys* (*G. longus* A. Minich; *G. burchardi* A. Minich из северодвинских отложений Вологодской и Оренбургской областей соответственно). Важнейшими выводами данной работы было отнесение описанных остатков (чешуй и плавниковых шипов) к новому отряду костных рыб (в рамках актиноптеригий), хотя ранее шипы относили к хрящевым рыбам, а чешуи – к представителям сем. Platyosomidae, и утверждение о крайнем морфологическом своеобразии данного таксона, сочетающего, по мнению авторов, черты костных, хрящевых и даже пластинокожих рыб.

В том же году выходит множество тезисов докладов, посвященных стратиграфическому распространению различных видов рыб в разрезах Восточной Европы [Миних, А.Миних, 1998а; Миних и др., 1998а, б].

Из этих публикаций особенно важна статья [Миних, Миних, 1998б], в которой проводится весьма подробный анализ стратиграфического распространения пермских рыб и впервые публикуется зональная шкала для средней и верхней перми Европейской части России по рыбам. В шкале выделяются платисомусовый и тойемиевый этапы развития ихтиофауны региона, граница которых совпадает с границей уржумского и северодвинского ярусов. В 1998 г. защищается докторская диссертация М. Г. Миних, где приводится анализ стратиграфического распространения остатков рыб, пересматривается принимаемая систематика и дается тафономический анализ местонахождений [Миних, 1998].

В 1999 г. выходит ряд новых публикаций, посвященных стратиграфическому распространению остатков рыб и построению более подробной, новой зональной шкалы по рыбам [Миних, А. Миних, 1999а, б, в, г, д; Миних и др., 1999], активно использовавшейся в дальнейшем (см. рис. 2.1).

Также публикуется список ранее описанных рыб перми и триаса Европейской части России [Миних, 1999].

В 2000 г. напечатаны три работы, посвященные: методам изучения изолированных чешуй [А. Миних, 2000]; вопросам межрегиональной корреляции [Миних, Миних, 2000]; обобщению итогов и перспектив изучения пермской ихтиофауны Европейской России.

**Таблица 1.** Схема стратиграфии средней и верхней перми Восточно – Европейской платформы (из [А. Миних, Миних, 2009а]).

ОБЩАЯ СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ШКАЛА [2005]				БИЗОНАЛЬНЫЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ							ПАЛЕО-МАГНИТНАЯ ШКАЛА [Молоствовский, 1983, с уточнениями]								
				ОСТРАКОДЫ [Молоствовская, 1999]			ИХТНОФАУНА [Миних, А.Миних, 1999]		ТЕТРАПОДЫ [Сенинков, Голубев, 2007]										
ОТДЕЛ	ЯРУС	ПОДЯРУС	ГОРИЗОНТ	СУПЕР-КОМПЛЕКС	НАДЗОНА	ЗОНА	СУПЕР-КОМПЛЕКС	ЗОНА	ПОДЗОНА	СУПЕР-КОМПЛЕКС	НАДЗОНА	ЗОНА	ПОДЗОНА	ГИПЕРЗОНА	ПОЛЯРНOSTЬ	ОРТОЗОНА			
ТАТАРСКИЙ	СЕВЕРОВИНСКИЙ	ВЕРХНИЙ	ВЕРХНИЙ	СУХОНЕЛЛИДИДНЫЙ	Wjatkellina – Suchonella	Wjatkellina fragiloides – Suchonella typica	ТОЙЕМИЕВЫЙ	Toyemia blumentalis	Gnathorhiza otschevi – Mutovinia sennikovi	ТЕРИОДОНТОВЫЙ	Scutosaurus	Archosaurus rossicus	Scutosaurus karpinskii	Croniosuchus paradoxus	ИЛЛАВАРРА	R <sub>2</sub> P			
									Toyemia blumentalis – Isadia aristoviensis								Toyemia blumentalis – Strelnia certa	Proeilginia permiana	Jarlinius mirabilis
									Toyemia tverdochlebovi – Mutovinia stella										
		Suchonellina inornata – Prasuconella stelmachovi	Toyemia tverdochlebovi – Platysomus biarmicus			Deltavjatia viatkensis		Ulemosaurus svijagensis											
												Suchonellina inornata – Prasuconella nasalis	Зона Platysomus biarmicus – Kargalichthis efreмовi	Estemmenosuchus uralensis					
									Suchonellina inornata – Prasuconella nasalis								Зона Kargalichthis pritkensis	Parabradysaurus silantjevi	
	ПАЛЕОДАРВИНУЛИДНЫЙ	Paleodarwinula – Kalissula	Paleodarwinula fragiliformes – Prasuconella nasalis	ПЛАТИСОМУСОВЫЙ	ДИНОЦЕФАЛОВЫЙ	Titanophoneus	Clamorosaurus nocturnus												
								Paleodarwinula fainae – Prasuconella tichvinskaja		Зона Koinichthis ivachnenkoi									
									Paleodarwinula paralleloformis – Garjainovula lija		Зона Acropholis silantjevi								
			Paleodarwinula oninea – Faluniella prolata				Зона Platysomus solikamskensis – Ufalepis magnificus					КИАМАН	R <sub>1</sub> P						
								Paleodarwinula oninea – Faluniella prolata		Зона Platysomus solikamskensis – Ufalepis magnificus									
									Paleodarwinula oninea – Faluniella prolata		Зона Platysomus solikamskensis – Ufalepis magnificus								

В 2001 г. опубликовано множество работ, посвященных распространению остатков рыб в верхнепермских отложениях [А. Миних, 2001; Миних, А. Миних, 2001; Minikh et al., 2001;

Молостовская и др., 2001; Сенников и др., 2001]. Кроме того вышла работа, посвященная палеогеографической реконструкции на основе анализа состава ихтиофауны [Minikh, A. Minikh, 2001].

Основным же результатом данного года был выход в свет двух монографий, посвященных стратотипическим «татарским» (с уржумского по вятский ярус) отложениям рек Вятки [Стратотипический разрез..., 2001] и Сухоны [Татарские отложения..., 2001]. В обеих монографиях была описана ихтиофауна из соответствующих разрезов, впервые приведено ее послышное распространение в подробно описанных разрезах, а во второй монографии был описан ряд новых таксонов: *Suchonichthys molini* A. Minich, *Plotnikovichthys. gorodokensis* A. Minich, *Sludalepis spinosa* A. Minich [А. Миних, 2001].

В 2002 г. в свет вышло несколько работ, посвященных стратиграфическому распространению рыб в том или ином разрезе [Миних, А. Миних, 2002; Миних и др., 2002; Молостовская и др., 2002; Молостовский и др., 2002а, б; Очев и др., 2002] и в частности – на реке Кожим [Грунт и др., 2002а] и полуострова Канин [Грунт и др., 2002а; Grunt et al., 2002]. В том же году вышли две работы, посвященная экологическим адаптациям лучеперых рыб поздней перми Европейской России [Миних, Савельев, 2002; Савельев, 2002].

В 2003 г. была опубликована только одна работа [Миних и др., 2003] по рыбам северного Приуралья (бассейны р. Кожим и Печера).

В 2004 г. вышел ряд небольших заметок по пермской ихтиофауне и ее значении в стратиграфии Европейской России [Миних, Миних, 2004а, б; Minikh, A. Minikh, 2004; Молостовский и др., 2004; Очев и др., 2004].

В 2005 г. опубликовано две работы. Одна [А. Миних, Миних, 2005] посвящена палеоэкологии пермских рыб, вторая – изучению распространения остатков рыб в различных типах осадков [Tverdokhlebov et al., 2005].

В 2006 г. вышла статья о дискордихтиформных рыбах [А. Миних, 2006], дополняющая публикацию 1998 [Миних А., 1998]. В ней описан новый вид рода *Mutovinia* (*M. sennikovi* A. Minich) из вятских отложений оренбургской области. Кроме того, вышла работа, посвященная общим стратиграфическим вопросам (с привлечением данных по рыбам) [Молостовский и др., 2006]. Наиболее обширной работой стала монография, посвященная перми п-ва Канин [Верхняя пермь полуострова Канин, 2006], в которой был представлен подробный анализ распространения остатков лучеперых рыб в разрезе и описан ряд новых таксонов: *Nadteyichthys innae* A. Minich, *Alilepis elegans* A. Minich, *A. secunda* A. Minich, *A. kolguevensis* A. Minich, *A. esini* A. Minich. Последний вид – переописанный материал по «*Acentrophorus varians* Kirkby», чешуи которого были описаны Есиным [1995а] из нижеказанских отложений.

В 2007 г. вышли в свет две обзорные работы, посвященные общим стратиграфическим вопросам (с привлечением данных по рыбам) [Гришанов и др., 2007] и относительным датировкам основных событий в региональной ихтиофауне [А. Миних, Миних, 2007].

В 2008 г. опубликовано три работы по стратиграфическому расчленению пермских отложений (с привлечением данных по рыбам) [Миних, А. Миних, 2008; Minich et al., 2008] и палеогеографической интерпретации тафономических данных [А. Миних и др., 2008].

В 2009 г. в свет вышло множество новых работ, посвященных различным стратиграфическим вопросам (с привлечением материала по рыбам) [Голубев и др.; Балобанов и др., 2009а, б; Миних и др., 2009;], основным событиям в истории позднепермской ихтиофауны [А. Миних, Миних, 2009б], а также зональной шкале по рыбам [А. Миних, Миних, 2009в] и краткому обзору ихтиофауны перми Европейской России [Minich et al., 2009]. Кроме того были описаны четыре новых таксона: *Kazanichthys uralensis* A. Minich, *Varialepis stanislavi* A. Minich, *V. vitalii* A. Minich, *Uranichthys pretoriensis* A. Minich [А. Миних, 2009].

Пожалуй, наиболее значимой работой, посвященной пермской фауне актиноптеригий Европейской части России, является обзорная монография А. В. и М. Г. Миних [2009а], в которой были собраны почти все имевшиеся на тот момент по заявленной теме данные. В ней были собраны почти все имевшиеся на тот момент актуальные данные по актиноптеригиям описываемого интервала. Обобщена информация по стратиграфии, в том числе приведена наиболее часто используемая на данный момент [Arefiev et al., 2015] зональная шкала (она представлена на рис. 1). Подробно разобрана систематика и приведен морфологические описания, подкрепленные большим количеством схем и фотографий материала. Обсуждается тафономическая и палеоэкологическая интерпретация местонахождений пермских рыб, присутствуют краткий исторический обзор и карта района исследований.

В 2010 г. опубликованы работы, посвященные следам жизнедеятельности организмов [Миних, А. Миних, 2010], реконструкции палеообстановок [Newell et al., 2010]. В том же году опубликован краткий очерк по истории изучения пермской ихтиофауны в бассейне Северной Двины [А. Миних, Миних, 2010].

В 2011 г. вышла статья, посвященная норам двоякодышащих рыб [А. Миних, Миних, 2011], а также стратиграфии пермо-триасовых отложений Владимирской области.

В 2012 г. был опубликован ряд работ, посвященный общим стратиграфическим вопросам (с привлечением материала по рыбам) [Голубев и др., 2012а, б, в]. Кроме того, описано распространение остатков рыб в Монастырском и Ключеском Оврагах [Миних, Андрушкевич, 2012].

В 2013 г. была опубликована новая, несколько измененная и дополненная зональная шкала по рыбам [Миних, А. Миних, 2013].

Из работ 2014 г. стоит, в первую очередь, отметить описание из местонахождения Кичкасс нового таксона *Mamulichthys ignotus* A. Minich [А. Миних, 2014], голотип которого явился единственным целым скелетом дискордихтиформной рыбы. Также описана ихтиофауна из перми в окрестностях г. Вязники [А. Миних и др., 2014] и пограничных, северодвинско-вятских отложений р. Сухоны [Миних, А. Миних, 2014].

В 2015 г по изолированным зубам был описан новый представитель эвринотоидиформов - *Isadia arefievi* A. Minich [А. Миних и др., 2015], и ряд работ, посвященных пограничным отложениям перми и триаса [Миних и др., 2015].

В 2016 г. опубликована комплексная стратиграфическая работа (с привлечением данных по рыбам) по вязниковским отложениям бассейна Малой Северной Двины [Арефьев и др., 2015], а также опубликован список типовых образцов пермских и триасовых лучеперых рыб из Музея землеведения СГУ [Миних и др., 2016].

В 2017 г. вышла работа, посвященная конвергенции зубной системы эвринотоидных рыб и сеймуриаморфных парарептилий [Буланов, А. Миних 2017]. Также был описан новый вид эвринотоидиформов - *Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich [А. Миних, Андрушкевич, 2017], и опубликованы данные о значении пермской и триасовой ихтиофауны в стратиграфии северного Урала [Миних и др., 2017].

Наиболее важной из работ по ихтиофауне, начиная с 2010-го года следует считать публикацию обновленной версии зональной шкалы по рыбам для бассейна Северной Двины [А. Миних, Миних, 2018]. В ней были существенно пересмотрены границы распространения ихтиокомплексов и, соответственно, зон (см. таблицу 1). Так, например, по сравнению с предыдущей шкалой (см. рис. 2.1.), существенно пересмотрен интервал распространения суперкомплексов *Platysomus* и *Toyemia* (вместо подошвы северодвинского яруса она была помещена в среднюю часть верхнесеверодвинского подъяруса), а сами суперкомплексы заменены на надзоны *Platysomus – Uranichthys* и *Toyemia – Isadia*. В статье на прямую не обозначено, является ли предложенная шкала локальной и, таким образом, представляет дополнение предыдущей зональной шкалы 1999-го года, или же представляет собой самостоятельную региональную шкалу, призванную заменить предыдущий вариант.

В 2019 г. в обзоре состояния изученности пермской ихтиофауны Европейской России приводятся основные данные по известным таксонам рыб в разрезах средней и верхней перми Восточной Европы [Миних, А. Миних, Андрушкевич, 2019]. В данную статью были включены новые виды и роды пермских лучеперых и хрящевых рыб, не вошедшие в предыдущую

обзорную работу [А. Миних, Миних, 2010]. Дана стратиграфическая привязка рыб к ярусным или более дробным подразделениям шкалы.

Наиболее значимой работой последних лет, дополняющей статью [А. Миних, Миних, 2018], является опубликованная в 2020 г. зональная шкала по рыбам для бассейнов Волги и Урала [А. Миних и др., 2020]. Она существенно отличается от схемы для бассейна Северной Двины, и в значительной степени повторяет предыдущий вариант шкалы 1999-го года [Миних, А. Миних, 1999а]. По всей видимости две новые шкалы [А. Миних, Миних, 2018; А. Миних и др., 2020] являются региональными и дополняют друг друга в рамках Европейской части России, являясь альтернативой предыдущей версии. Подробный анализ этих зональных шкал см. в главе 6.

Таким образом за более чем 170 лет изучения лучеперых рыб средней и верхней перми Европейской части России была проделана колоссальная работа: описано более 80-ти видов костных рыб, на местном материале выделено три семейства (*Varialepididae*, *Eurynotoiidae* и *Discordichthyidae*) и два отряда (*Eurynotoiiformes* и *Discordichthyiformes*); установлена значимость их изолированных остатков для стратиграфии, предложены дробные зональные схемы; рассмотрены различные аспекты морфологии (в том числе гистологическое строение и строение ультраструктуры чешуй некоторых видов), биологии (онтогенетическое развитие чешуйного покрова), экологии и тафономии (трофические специализации, реконструкция сообществ рыб, распределение между различными типами фаций и т.д.). Однако, нет единого варианта зональной схемы, и, до сих пор нет единого мнения, какой рубеж смены фаунистических комплексов рыб можно считать наиболее значимым в масштабах всей Европейской части России – в подошве северодвинского яруса, или же в средней части верхнесеверодвинского подъяруса. Этот вопрос является ключевым в рамках построения единой зональной схемы.

С 2015-го года [Бакаев, 2015, 2016а, 2016б, 2017, 2018а, 2018б, 2019а, 2019б, 2020; Бакаев и др., 2018; Голубев и др., 2018, 2019; Бакаев, Буланов, 2021; Bakaev et al., 2017; Bakaev, 2017, 2019; Mouraviev et al., 2018; Silantiev et al., 2018; Kogan, Bakaev, 2019; Bakaev et al., 2020; Bakaev, Kogan, 2020; Pindakiewicz et al., 2020].

### **Глава 3. МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ ЗУБОВ И ЧЕШУЙ ПАЛЕЗОЙСКИХ КОСТНЫХ РЫБ**

По систематика палеозойских костных рыб накоплен богатый фактологический материал. Появление нового материала, в том числе по наиболее ранним представителям крупных систематических групп, таких как *Sarcopterygii* и *Actinopterygii*, существенно сокращает разрыв между таксонами высокого ранга. Например, наиболее древние костные рыбы, для которых известны скелетные остатки (а не только изолированные фрагменты скелета) *Guiyu* и *Sparalepis* (из позднего силура Китая) [Choo et al., 2017], отнесены к саркоптеригиям. Но эти роды рассматриваются в качестве сестринской клады для всех остальных, более поздних саркоптеригий, так как они сочетают признаки, характерные для более поздних саркоптеригий (строение щеки и оперкулярно-гулярного аппарата, способ сочленения чешуй) и плакодерм (медианные спинные пластины, отсутствие эмали на зубах и т.д.) [Choo et al., 2017]. По этой причине необходимо рассматривать строение скелетных элементов различных групп костных рыб в сравнительном аспекте, несмотря на то, что далеко не все эти группы представлены в средней-поздней перми Европейской России.

Поскольку исследуемый в работе материал представлен в основном разрозненными чешуями и зубами, наше внимание было сосредоточено на методике анализа этих элементов скелета.

#### **3.1 Морфология и гистология чешуй палеозойских костных рыб**

Изолированные элементы скелетов привлекали внимание ученых с самого начала становления ихтиологии. Так, одной из первых классификаций рыб было предложенное Л. Агассицем [Agassiz, 1833–1843] разделение рыб на четыре отряда: ганоидов, ктеноидов, плакоидов, циклоидов. Основой данной систематики (переработанной впоследствии) было морфологическое и гистологическое строение чешуй представителей этих отрядов. Он описал множество различных деталей строения, в том числе извитые каналы васкулярной системы и тонкие прямые каналы (впоследствии названные каналами Вильямсона). Значительный вклад в изучение чешуй ганоидного и плакоидного типа внес В. С. Вильямсон [Williamson, 1849], изучив многие мелкие детали строения. Так, он ввел термин «ганоин», отличая тем самым прозрачный слой чешуи некоторых лучеперых рыб от настоящей призматической эмали. Так же им введен термин «космин», подразумевая под этим дентиновый слой в ганоидных чешуях, для того, чтобы отличить его от дентина зубов. Им также была описана сложная порово-канальная система в чешуе саркоптеригии *Megalichthys*. Подробное описание и качественные изображения гистологического строения актиноптеригий и саркоптеригий (в том числе

современных *Lepisosteus* и *Polypterus*) были выпущены Е.С. Гудричем [Goodrich, 1907, 1909]. В. Гросс [Gross, 1956] подробно описал строение порово-канальной системы в чешуях различных групп саркоптеригий, а также предложил достаточно развернутую номенклатуру для различных типов полостей и каналов. В дальнейшем перечисленные выше открытия позволили расширить и углубить знания о строении чешуй разных групп костных рыб.

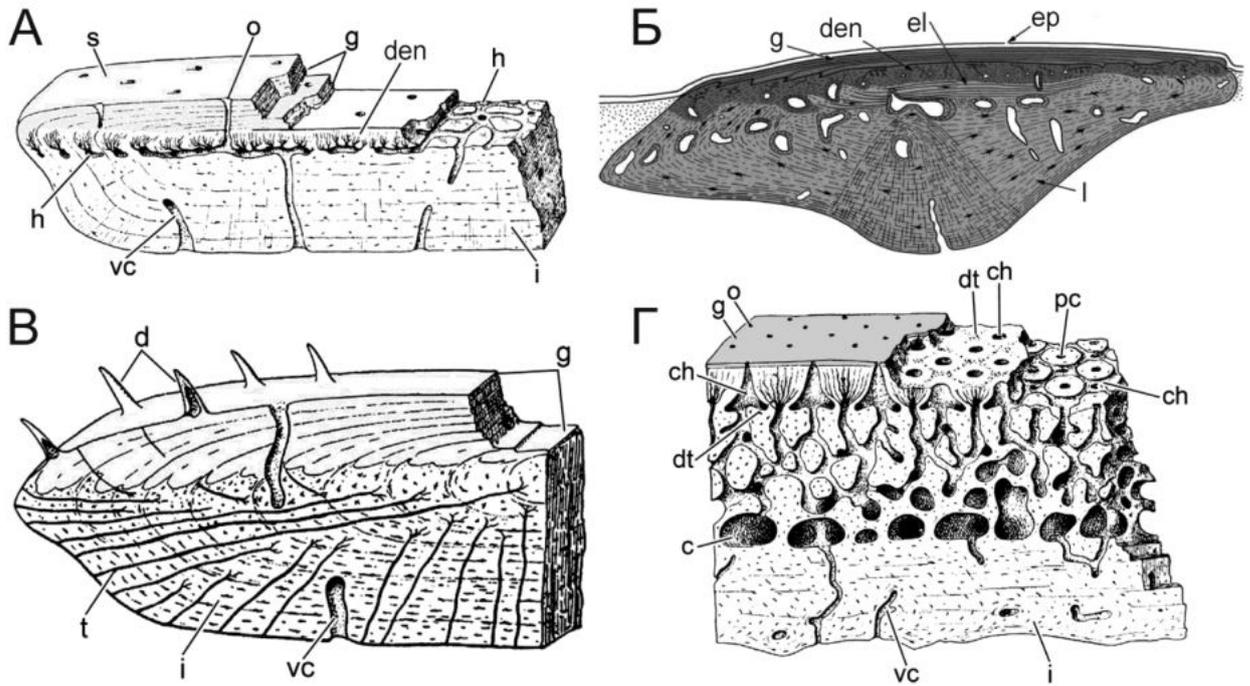
**Основные типы чешуй.** По современным данным [Schultze, 2016, 2018], чешуи всех костных рыб можно разделить на два основных типа: 1) эласмоидные - тонкие, сильно налегающие друг на друга чешуи, длинная ось которых параллельна длинной оси тела рыбы; ромбоидные – толстые, несущие сочленовные элементы чешуи, длинная ось которых наклонена относительно длинной оси тела рыбы. Эласмоидные чешуи делятся на два подтипа – амиоидные (с радиально расположенными гребнями скульптуры) и циклоидные (в концентрически расположенными гребнями скульптуры). К циклоидному типу так же принадлежат ктеноидные чешуи, ранее выделявшиеся в отдельный тип [Schultze, 2016, 2018].

Эласмоидные чешуи представляют относительно тонкую пластинку, основным компонентом которой является эласмодин – относительно минерализованное новообразование чешуи костных рыб, представленное слоистой тканью из скрученных коллагеновых волокон и фанероподобной ориентацией («plywood-like arrangement») [Sire et al., 2009]. Этот тип ткани независимо возник в различных линиях актиноптеригий и саркоптеригий. Эласмодин не содержит остеоцитов (дифференцированных костных клеток мезодермального происхождения, замурованных в толще костной ткани), но иногда содержит неясного происхождения клетки (эласмоциты по [Meunier, 1984]). Сверху эласмодин может быть покрыт разными типами ткани (наружным и лимитирующим слоем у телеостей, эмалью и дентином у актинистий) [Sire et al., 2009]. Среди палеозойских рыб эласмоидные чешуи встречаются в основном у различных саркоптеригий – актинистий и дипноморф [Sire et al., 2009]. Единственной палеозойской лучеперой рыбой с эласмоидными (а именно циклоидными) чешуями является *Sphaerolepis kounoviensis* (Frič) из позднего карбона Чехии [Štamberg, 2016]. В перми Европейской части России эласмоидные чешуи не обнаружены.

Ромбоидные чешуи так же делятся на несколько типов (рис. 1): ганоидные (среди которых выделяются палеонискоидные, лепизостеоидные и полиптероидные) и космоидные чешуи [Schultze, 2016, 2018]. В дальнейшем термин «ганоидные рыбы» используется для обозначения всех рыб, имеющих ганоидные чешуи, но не как систематическая категория.

Космоидные чешуи характерны для большинства палеозойских саркоптеригий, и отличаются от остальных типов ромбоидных чешуй развитием космина (рис. 1Г). Ранее предлагались различные трактовки значения данного термина (например Х. Альдингер

[Aldinger, 1937] использовал термин для обозначения дентинового слоя чешуй). Однако в современной трактовке космин представляет из себя не один тип ткани, а комбинацию из настоящей эмали, дентинового слоя и порово-канальной системы (более подробное описание отдельных типов ткани см. ниже) [Schultze, 2016, 2018].



**Рис. 1.** Трехмерная реконструкция ромбоидных чешуй: А – палеонискоидного типа, лучеперая рыба *Eurynotus crenatus*, Нижний Карбон, (по Goodrich, 1907, fig. 198B и Goodrich, 1909, fig. 191B, с изменениями); Б – полиптероидного типа, современная лучеперая рыба по [Sire et al., 2009, fig. 13A]; В – лепистоидного типа, современная лучеперая рыба *Lepisosteus osseus* (по Goodrich, 1907, fig. 199 and Goodrich, 1909, fig. 192, с изменениями); Г – космоидного типа, лопастеперая рыба *Megalichthys hibberti*, Карбон (по Goodrich, 1907, fig. 197A and Goodrich, 1909, fig. 190A, с изменениями). Сокращения: с – большие васкулярные полости, ch – камеры космоидного слоя, d – поверхностные зубцы, den – дентин, dt – дентиновые каналы, el – эласмодин, ep – эпидермис, g (в А, Б, В) - ганоин, g (в Г) – тонкий наружный слой гиперминерализованной ткани, h – горизонтальные каналы васкулярной системы, i – изопедин, o – поровые отверстия, o – поры васкулярной системы, pc – пульпарные полости, из которых выходят дентиновые каналы, s – поверхность ганоина, t – каналы Вильямсона, vc – вертикальные каналы васкулярной системы, по [Schultze, 2015 с изменениями].

Чешуя (рис. 1А) палеонискоидного типа представляет собой трехслойную пластинку, состоящую из изопедина, дентина и ганоина, пронизанных каналами васкулярной системы.

Чешуя лепизостеоидного типа сходна с палеонискоидной, но полностью лишена дентинового слоя, а вместо каналов васкулярной системы слои кости и ганоина пронизывают каналы Вильямсона [Schultze, 2016, 2018]. Чешуя полиптероидного типа (характерна для *Polypteriformes*, известных с позднего мела и доживших до наших дней) была выделена позже других, и еще более сходна с палеонискоидной, но между дентином и костью находится еще один, четвертый слой ткани, имеющей фанероподобную организацию волокон [Sire, 1990]. Некоторые авторы предлагают считать эту ткань эласмодином, гомологичным одноименной ткани эласмоидных чешуй [Sire et al., 2009], но данная ткань возникает в полиптероидных чешуях параллельно другим линиям актиноптеригий [Schultze, 2016, 2018].

**Основные типы ткани ромбоидных чешуй костных рыб.** Базальную часть формирует изопедин – ламеллярная кость, содержащая замурованные между ламеллами костной ткани остециты. Через данный слой проходят каналы васкулярной системы. В некоторых случаях каналы васкулярной системы заключены в остеоны – трубчатые костные структуры, окружающие просвет Гаверсова канала, содержащего кровеносные сосуды и нервы [Ørvig, 1978; Талимаа и др., 1988].

Второй слой состоит из одонтодов. Это зубоподобные составные части дермального скелета, основной тканью которых является дентин, который в большинстве случаев покрыт гиперминерализованной (менее 10% органического вещества в зрелом состоянии) тканью [Ørvig, 1977; Талимаа и др., 1988; Rücklin, Donoghue, 2019]. У большинства палеозойских актиноптеригий одонтоды сгруппированы в одонтокомплексы – агломерации или скопления одонтодов, последовательно прирастающих сбоку или сверху друг к другу во время последовательных стадий роста [Ørvig, 1978; Талимаа и др., 1988].

Дентин имеет внутреннюю полость, от которой идут дентиновые каналы, при жизни содержавшие отростки одонтобластов – клеток мезодермального происхождения. Почти у всех костных рыб одонтоды состоят из ортодентина, который отличается от других типов дентиноподобной ткани отсутствием замурованных клеток или сосудов и аморфностью матрикса, не образующего тубулярных структур [Талимаа и др., 1988; Sire et al., 2009]. В ортодентине одонтобласты расположены на внутренней поверхности пульпарной полости, а их отростки проникают в толщу ортодентина [Талимаа и др., 1988; Smith, Sansom, 2000]. У наиболее древних костных рыб, таких как *Lophosteus* [Jerve et al., 2016], дентин образует дентеоны – остеоно-подобные структуры, так же имеющие тубулярную структуру и окружающие просвет каналов, но не Гаверсовых, а пульпарных, и состоящие из дентина [Sire et al., 2009].

Последний, самый тонкий слой, состоит из эмалеподобного вещества – ганоина (подробнее см. ниже), который имеет на своей поверхности ультраскульптуру, обычно в виде небольших микротуберкул [Schultze, 2016].

**Ганоин, эмаль, энамелюид.** В чешуе почти всех палеозойских костных рыб, за исключением *Lophosteus* [Gross, 1969, 1971; Botella et al., 2007; Jerve et al., 2016], одонтоды покрыты гиперминерализованными тканями. Для их обозначения обычно употребляют термины ганоин, эмаль и энамелюид. Однако номенклатура этих тканей до сих пор не устоялась окончательно и по-разному трактуется различными исследователями, что вынуждает подробнее обосновать принимаемую нами номенклатуру.

Энамелюид - это гиперминерализованная ткань, имеет апризматическую структуру, органический матрикс формируется одонтобластами (так же, как и матрикс дентина), имеющими мезенхимальное происхождение, в то время как минерализация и удаление органического матрикса происходит с помощью амелобластов (через базальную мембрану), [Sasagawa, Ishiyama, 2005; Sasagawa et al., 2009, 2013]. Амелобласты – клетки, имеющие эпидермальное происхождение, участвующие в формировании большинства гиперминерализованных тканей позвоночных. Благодаря такой модели образования граница с подстилающим дентином не четкая, в матрикс энамелюида проникают многочисленные отростки одонтобластов, заключенные в каналы, являющиеся продолжением дентиновых трубочек [Meinke, 1982; Richter, Smith, 1995; Sasagawa, Ishiyama, 2005; Sasagawa et al., 2009, 2013]. Таким образом, энамелюид представляет собой гиперминерализованный дентин [Schultze, 2016]. По современным данным, у палеозойских костных рыб энамелюид представлен только в составе зубов (см. ниже).

Эмаль – это однослойная гиперминерализованная ткань, полностью производимая (как минеральная, так и органическая компоненты) амелобластами (клетками внутреннего слоя эпидермиса), то есть имеющая эпидермальное происхождение и формирующаяся над базальной мембраной [Талимаа и др., 1988; Schultze, 2016, 2018]. Именно этот тип ткани содержится в зубах тетрапод и саркоптеригий, а так же в зубах саркоптеригий.

Ганоин – это, как правило, многослойная гиперминерализованная ткань (слои налегают друг на друга), что и отличает его от настоящей эмали [Schultze, 2016]. Ранее неоднократно высказывалось мнение о гомологичности ганоина и энамелюида, распространенного среди хрящевых рыб [Gross, 1966, Ørving, 1967]. Гомологичность ганоина настоящей эмали зубов саркоптеригий убедительно продемонстрирована в ряде работ [Sire et al., 1987, 2009; Sire, 1995; Zylberberg et al., 1997; Richter, Smith, 1995; Sasagawa et al., 2009, 2013; Qu et al., 2015]. Формирование органического матрикса ганоина, так же, как его минерализация и удаление

происходит с помощью амелобластов. Из-за этого граница эмали/ганоина костных рыб с подстилающим дентином четкая, отростки одонтобластов как правило не проникают в эти ткани. Ранее Т. Эрвигом [Ørvig, 1978] продолжения дентиновых канальцев были обнаружены в ганоине дермальных костей современных лучеперых рыб – полиптерусов. Однако данное наблюдение не опровергает гомологичности эмали и ганоина, так как каналы в ганоине скорее гомологичны эмалевым веретенам (*fusus enameli*) – продолжениям дентиновых канальцев, проникающих даже в эмалевый слой зубов млекопитающих. Кроме вышеперечисленных примеров гомологию эмали/ганоина костных рыб и эмали млекопитающих доказывается сходством молекулярной [Zylberberg et al., 1997; Sasagawa et al., 2009, 2013] и генетической [Qu et al., 2015] основы формирования этих тканей. Ганоин так же, как и эмаль чешуй саркоптеригий, имеет псевдопризматическую структуру и многочисленные линии задержки роста [Richter, Smith, 1995; Sasagawa et al., 2009, 2013].

Основным отличием эмали чешуй саркоптеригий от ганоина является ультраскульптура. Под этим термином понимаются элементы рельефа ткани, чей размер меньше 50  $\mu\text{m}$ . Элементы рельефа большего размера следует считать скульптурой [Märss, 2006]. Так, ганоин покрыт мелкими бугорками (микротуберкулами), около 10  $\mu\text{m}$  в диаметре. Такая ультраскульптура очень характерна для ганоина лучеперых рыб и отличается от эмали кистеперых рыб (представленной полигональными площадками), большинства (но не всех) акантод, хрящевых рыб и бесчелюстных [Märss, 2006]. Микротуберкулы интерпретируются как центры размещения амелобластов [Schultze, 2016]. Форма ультраскульптуры ганоина отражает иной, по сравнению с саркоптеригиями, процесс секреции базального слоя эпидермиса актиноптеригий [Sire et al., 1987]. Форма бугорков зависит от формы амелобластов, и вытянутые бугорки ганоина указывают на растянутые амелобласты [Bakaev, Kogan, 2020]. По всей видимости, наиболее растянуты амелобласты на наиболее неровных частях рельефа чешуи, что определяет вытянутую форму микротуберкул ганоина на резких гребнях скульптуры.

Были попытки применить бугорки ультраскульптуры ганоина для различения видов актиноптеригий [Gayet, Meunier, 1986; Meunier, Gayet 1992, 1996]. Однако Д.Н. Есин [1995б] указывал на то, что форма трабекул изменяется в зависимости от расположения на самой чешуе: в зонах роста трабекулы вытянутые и более уплощенные, а на остальных участках округлые. Это подтверждается нашими данными (см. главу 4). Также указывалось на то, что у современных *Polypterus senegalus* наблюдается половой диморфизм по данному признаку: у самцов микротуберкулы более высокие, крупные и округлые, у самок – более сглаженные, мелкие и вытянутые [Komagata et al., 1993]. Таким образом, форма бугорков отражает только

форму эпидермальных клеток и их расположение, что позволяет сомневаться в значимости этого признака для систематики палеозойских саркоптеригий.

**Порово-канальная система.** Внутри чешуй расположена васкулярная система (см. рис. 2). Среди современных рыб она особенно хорошо развита у *Polypterus* (рис. 7) [Goodrich, 1909]. У данного рода каналы васкулярной системы заполнены в основном аморфными клетками, между которыми проходят капилляры и нервы. Таким образом, данная система выполняет роль иннервации и кровоснабжения тканей чешуи и, вероятно, эпидермиса [Kerr, 1952]. В чешуях палеонискоидного типа васкулярная система представлена вертикальными каналами, проходящими через костный слой и слой ганоина и открывающимися порами на наружной и внутренней сторонах чешуи, и богатой сетью горизонтальных каналов, расположенных внутри дентинового слоя (рис. 1А) [Goodrich, 1909]. Однако строение васкулярной системы космоидных чешуй значительно сложнее (рис. 1Г). В. Гросс разработал подробную терминологию для обозначения того или иного типа каналов [Gross, 1956].

Различия в строении васкулярной системы двух основных групп костных рыб сильно затрудняло гомологизацию тех или иных типов каналов. Однако недавно удалось гомологизировать различные типы каналов, благодаря томографическому изучению трехмерных моделей чешуй один из наиболее примитивных костных рыб, таких, как *Psarolepis* и *Andreolepis* [Qu et al., 2016]. Так, для в чешуе *Andreolepis* выделены вертикальные каналы основания, соединяющие васкулярные каналы с внутренней стороной чешуи (где открываются порами). Собственно васкулярные каналы, образующие горизонтальную сеть в толще изопедина и открывающиеся многочисленными мелкими порами вдоль одонтодов. Отдельные длинные каналы «подстилают» вытянутые вдоль одонтоды и связаны друг с другом множеством коротких каналов-перемычек, образуя единую сеть, соединяющую все одонтоды. Пульпарные каналы и полости, так же подстилают одонтоды и вытянуты горизонтально, как и длинные васкулярные каналы, но не образуют коротких каналов-перемычек и не сообщаются с пульпарными каналами соседних одонтодов.

Пульпарные каналы оканчиваются немногочисленными крупными поровыми полостями, открывающимися порами на поверхности чешуи. Строение порово-канальной системы в чешуях *Lophosteus* очень сходно с порово-канальной системой *Andreolepis* [Jerve et al., 2016]. Строение порово-канальной системы чешуй *Andreolepis* в общем сходно с *Psarolepis*, но у первого рода отсутствуют сетчатые каналы («Mesh canal»), соединяющие пульпарные полости у второго рода [Qu et al., 2016]. И если строение порово-канальной системы более продвинутых саркоптеригий дополнительно усложняется, то строение васкулярной системы актиноптеригий напротив – упрощается. Так, из вышеперечисленных отделов в чешуе присутствуют только

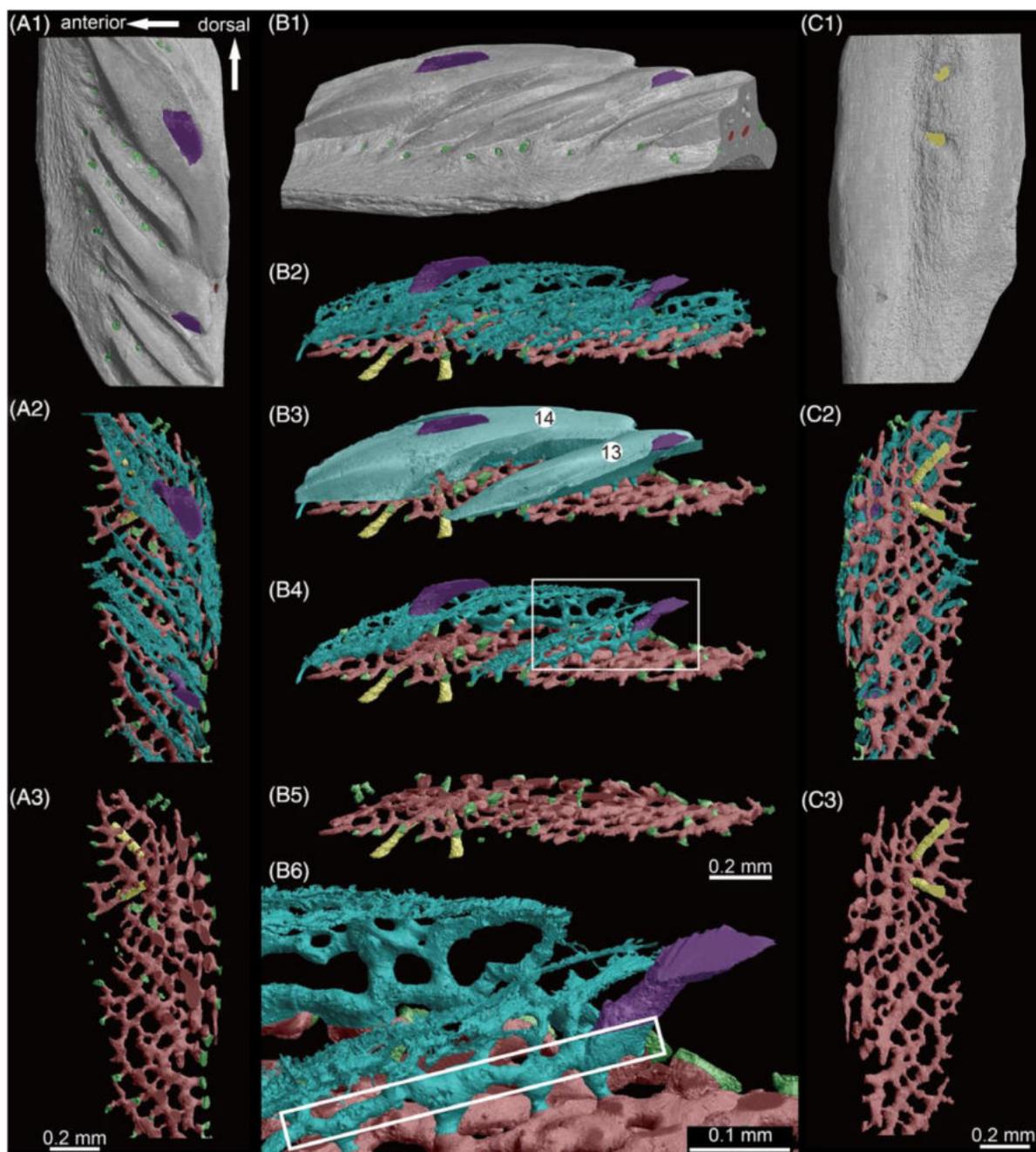
каналы основания и васкулярные каналы [Qu et al., 2016]. Пульпарные каналы сливаются в единую с васкулярными каналами сеть, расположенную на границе дентинового и изопединового слоя, формируя верхнюю стенку подстилающих одонтоды каналов.

Однако в чешуях наиболее архаичной современной лучеперой рыбы - *Polypterus* строение каналов васкулярной системы выглядит несколько сложнее: часть горизонтальных каналов (более широкие) расположена в толще изопедина, а другая часть (более узкие) – на границе дентина и изопедина или непосредственно в толще изопедина (рис. 1Б) [Sire et al., 2009]. Так же усложненная по сравнению с типичными палеонискоидными чешуями порово-канальная система обнаружена в чешуях триасовых предков *Polypterus* – *Scanilepiformes* [Aldinger, 1937; Giles et al. 2017]. Вероятно, это усложнение вторично, но для различения заключенные в дентиновый слой каналы в дальнейшем будут именоваться пульпарными, а в изопединовый слоя - васкулярными.

В чешуях лепизостеоидного типа (рис. 1В) крупная сеть каналов отсутствует, но представлены короткие, почти не ветвящиеся каналы (остатки васкулярной системы), а так же значительно более тонкие и короткие каналы Вильямсона [Sire, Meunier, 1994]. Эти каналы не образуют единой сети, открываются мелкими порами на поверхности чешу (как наружной, так и внутренней), от которых вглубь идет единственный, но сильно ветвящийся на множество мелких, кончающихся в толще кости канальцев. На внутренней стороне канала находятся клетки Вильямсона (вероятно, это остеобласты, не дифференцировавшиеся до остеоцитов и не замурованные в толще кости). Плазматические отростки этих клеток проникают вглубь канальцев и выполняют питательную функцию. По видимому, эти каналы не происходят от васкулярной системы, а появляются независимо [Sire, Meunier, 1994].

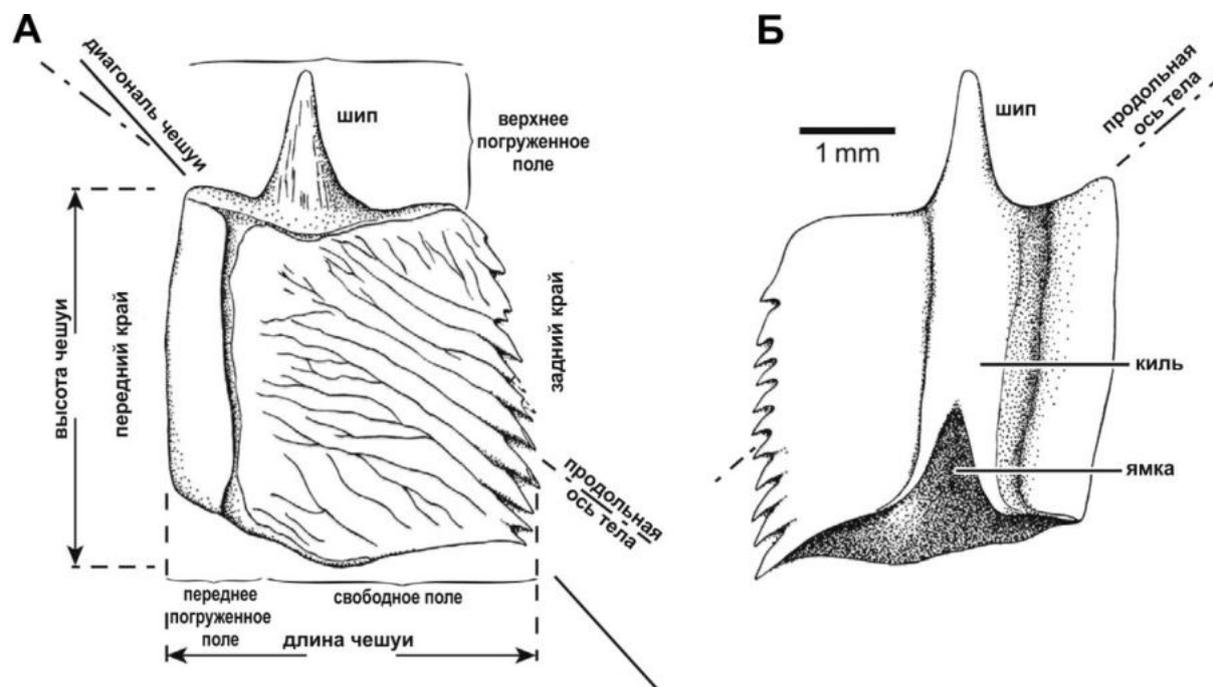
**Общая морфология ганоидных чешуй.** Все чешуи на теле ганоидной рыбы (то есть рыб, имеющих ганоидную чешую, но не формирующих единый таксон) можно разделить на пять категорий: ромбические чешуи боковой поверхности тела; непарный ряд чешуй вдоль спины и иногда парный вдоль брюха; мелкие квадратные или удлиненные чешуи, покрывающие с обеих сторон кожные лучи - лепидотрихии; одна или несколько характерных чешуй, окружающих анальное отверстие; фулькры на передних краях плавников [Есин, 1995б].

Наиболее информативны чешуи первого типа. Для описания морфологии боковых чешуй ганоидного типа нами взята за основу терминология (рис. 3), впервые предложенная Х.П. Шульце [Schultze, 1966], а затем творчески переработанная и дополненная Д.Н. Есиным [Есин, 1990].

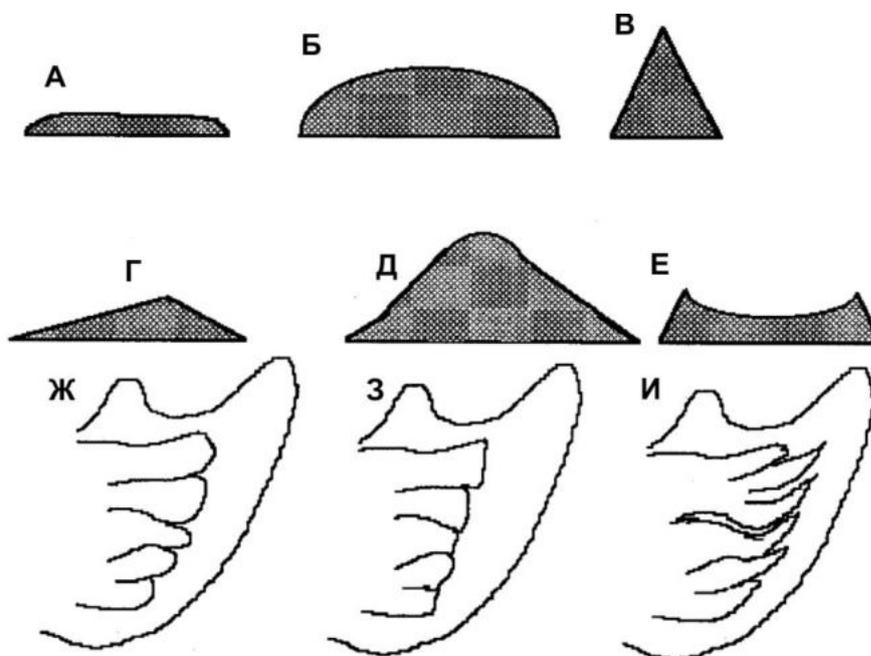


**Рис. 2.** Порово-канальная система внутри чешуи *Andreolepis*. (A1–A3) – снаружи; (B1–B6) – антеролатерально. Цифрами в круге показаны наиболее молодые одонтоды. B6 – увеличенная часть B4, ограниченная прямоугольником. В B6 белый прямоугольник показывает ориентированный горизонтально пульпарный канал, от которого субвертикально отходит поровая полость. (C1–C3) - снизу. Цветом обозначены (цветная версия доступна в PDF-формате рукописи): фиолетовый – поровая полость; красный – васкулярные каналы; желтый – каналы основания; зеленый – поры васкулярной системы; бирюзовый - пульпарные каналы или полости. По [Qu et al., 2016, fig. 10].

На наружной поверхности чешуи выделяется (рис. 3): 1) свободное поле – поверхность, покрытая ганоином или дентином; 2) погруженное поле – поверхность кости, не покрытая ганоином или дентином [Есин, 1995б].



**Рис. 3.** Ромбоидная ганоидная чешуя лучеперой рыбы *Siemensichthys macrocephalus* (Agassiz), с внешней (А) и внутренней (Б) стороны. По [Schultze, 2016, fig. 2].



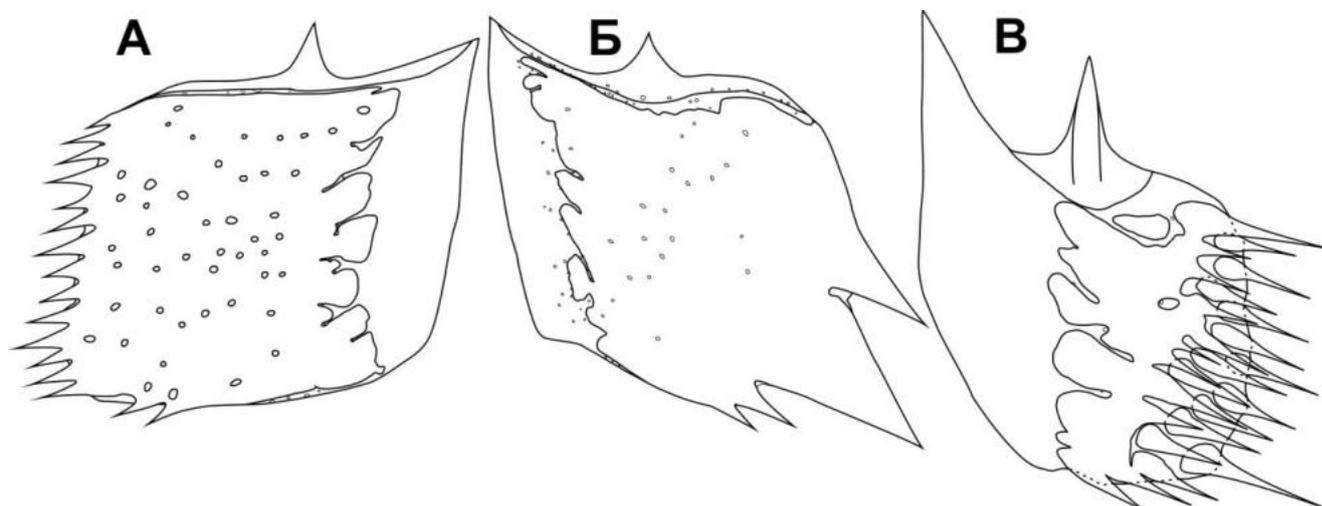
**Рис. 4** А-Е - форма гребней в разрезе: А – плоско-округленная, Б - округленная, В - высоко (остро-) треугольная, Г - плоско-треугольная, Д - округленно-треугольная, Е – вогнутая.

Ж-З - различные формы окончаний языковидных выступов на переднем крае свободного поля  
 А - округлые, Б — прямые, В – заостренные. По [Есин, 1995б, рис. 1.6, рис. 4.8].

Свободное поле чешуи не перекрывается соседними чешуями (в состоянии покоя) и при жизни рыбы покрыто только эпидермисом – верхним слоем кожи эпидермального происхождения. Свободное поле, как правило, несет скульптуру в виде гребней, валиков или зубцов различной формы, но может быть просто гладким. Гребни скульптуры чаще всего ориентированы в диагональном направлении, но так же могут быть вытянуты вдоль нижнего или верхнего края чешуи. Форма гребней бывает весьма различна (рис. 4). Гребни разделены бороздами различной ширины и длины. Как правило, вдоль гребней скульптуры расположены поры. Расположение пор свободного поля отражает процесс роста чешуи, даже если не демонстрирует выраженной закономерности, так как поры соединены с каналами васкулярной системы, связанными с одонтодами.

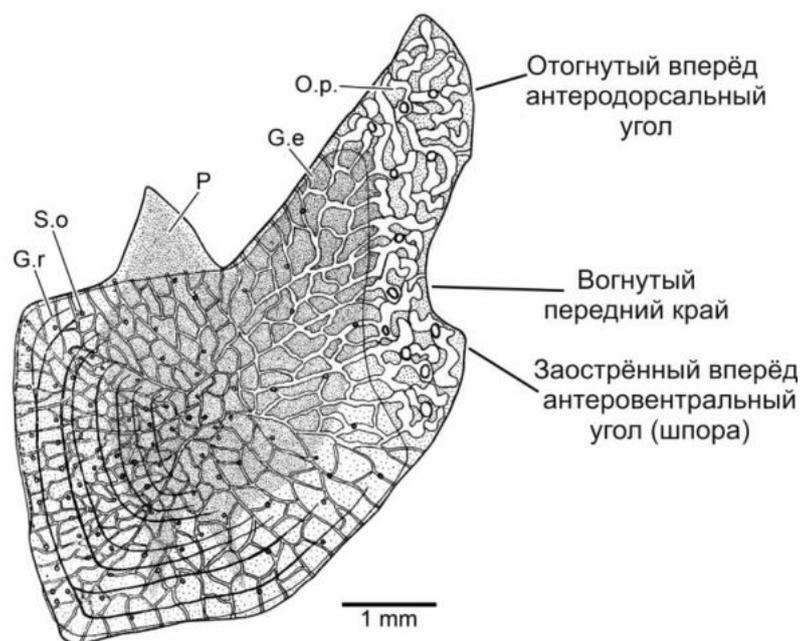
Важным диагностическим признаком чешуи является строение переднего края свободного поля. Оно определяется формой языковидных выступов – передних концов гребней скульптуры, которые могут быть округлыми, прямыми или заостренными (рис. 5), а так же иметь различную длину, ширину и численность. Обычно языковидные выступы несут скульптуру второго порядка в виде тонких гребешков, направляющихся вершины гребня к его краям. Этот признак не является систематическим, но указывает на возможность дальнейшего роста чешуи [Есин, 1995б].

Задний край свободного поля может быть гладким или зазубренным. Выделяют три типа зубцов (рис. 6): серратный (зубцы короткие, не симметричные), пектинатный (зубцы длинные, несимметричные), дентикулятный (зубцы короткие, симметричные) [Schultze, 1966].



**Рис. 5.** Различные типы зубцов заднего края чешуй: А - дентикулятные, *Palaeoniscum kasanense* Geinitz et Vetter, 1880, чешуя участка В; Б - сerratные, *Uranichthys pretoriensis* A.Minich, 2009, чешуя участка В-С; В - пектинатные, *Isadia arefievi* A. Minich, 2015, чешуя участка В.

Погруженное поле расположено вдоль переднего и, как правило, верхнего краев чешуи. Соотношение площади поверхностей, занятых погруженным и свободным полем сильно различается в зависимости от положения на теле рыбы (так, в чешуях задней части тела погруженное поле значительно меньше, чем на передних чешуях) и ее видовой принадлежности. При жизни рыбы погруженное поле перекрывалось сверху задним соседней чешуи (рис. 3А), и было погружено в дерму – нижние слои кожи мезодермального происхождения [Есин, 1995б].



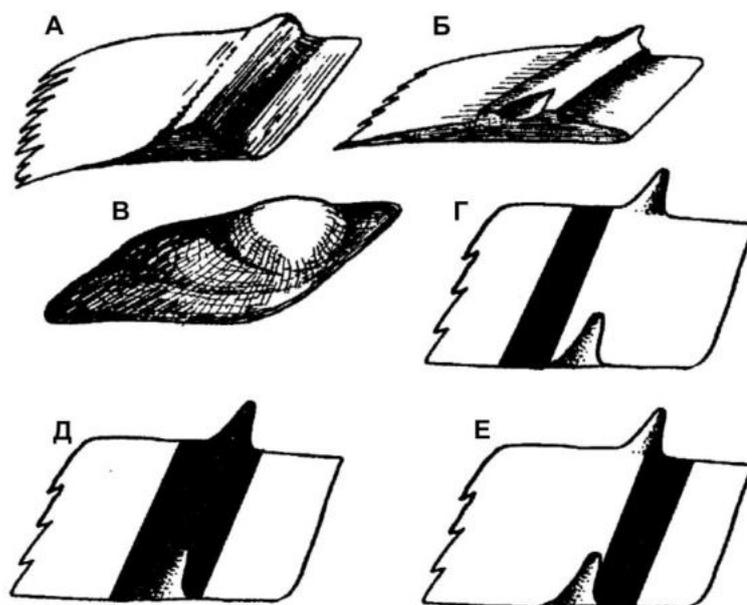
**Рис. 6.** Общая форма и порово-канальная система чешуи современной лучеперой рыбы *Polypterus bichir*, в проходящем свете. Сокращения: граница ганоинового покрова (свободного поля); G.r – линия роста; O.p – погруженное поле; P - шип; S.o - поры. По [Kerr, 1952, fig. 1].

Форма антеродорсального угла различна: он может быть как очень высоким (превышать высоту свободного поля), так и слабо развитым. Его конец может быть заостренным или округлым. Довольно характерным признаком является отогнутой вперед антеродорсальный угол, характерный для чешуй полиптероидного (рис. 7) и лепистеоидного типов, но почти не встречающийся среди палеонискоидных чешуй [Есин, 1995б]. Форма антеровентрального угла так же разнообразна. Он может быть прямой или в различной степени скошенный (рис. 7).

Скошенный угол может быть вогнутым или прямым. Сочетание вогнутого переднего края чешуи и скошенного антеровентрального угла создает заостренный вперед выступ – «шпору» (рис. 7) [Есин, 1995б].

Шип – выступ костного основания чешуи, вставляющийся в ямку вышестоящей чешуи, расположенную на внутренней стороне чешуи. Шип всегда соответствует размерам ямки верхней чешуи. Шип может быть высоким и низким, с широким и узким основанием, с заостренной, притупленной или округленной вершиной. Может быть слегка наклонен в сторону переднего или заднего края [Есин, 1995б].

Киль – это костный валик, находящийся на внутренней стороне чешуи, и, как правило, вытянутый вертикально. К килю крепится большое количество Шарпеевых волокон – коллагеновых волокон компактного слоя кожи. Обычно в нижней части киля располагается ямка, а вверху он постепенно переходит в выступ. Киль может иметь различную форму (прямоугольный, округлый), сечение (плоский, вогнутый, выпуклый), а так же быть смещен вперед или назад относительно прямой линии, соединяющей шип и ямку (рис. 8) [Есин, 1995б].



**Рис. 7.** Форма и положение киля. А - треугольный, Б - плоский, В - в виде округлого вздутия; Г - смещен вперед, Д - центральный, Е - назад. По [Есин, 1995б, рис. 1.5].

Коньковые чешуи симметричны, так как их ряд проходят вдоль спинного или брюшного края тела. Передний край U-образно изогнут, задний каплевидно вытянут и заострен, иногда несет зубцы, расположенные симметрично. Ряды коньковых чешуй на плавниках чаще всего переходят в фулькральные чешуи (фулькры) [Есин, 1995б].

Фулькры – вытянутые парные или непарные чешуи, оторачивающие передний край плавников. Могут нести зубцы [Есин, 1995б].

Анальные чешуи – одна или две крупные чешуи (крупнее окружающих их боковых чешуй), окружающих анальное отверстие. Сходны внешне с коньковыми чешуями, но не имеют характерного U-образного вогнутого переднего края [Есин, 1995б].

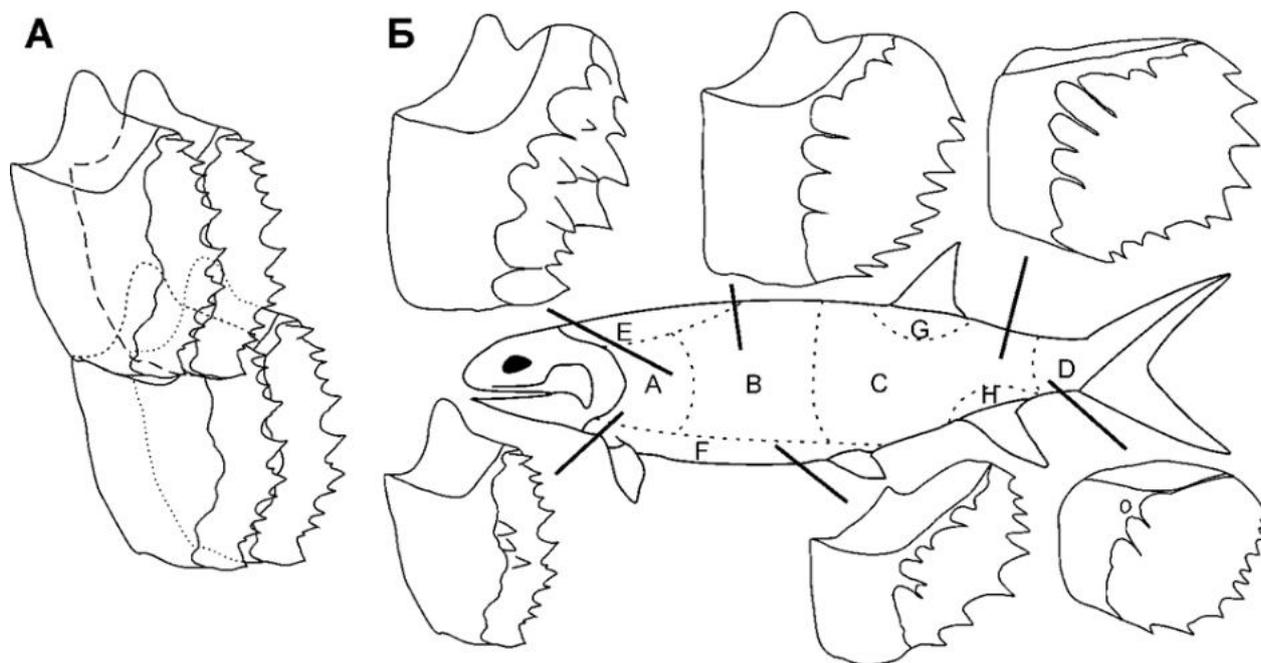
Чешуи (гемисегменты) лепидотрихий. Плавниковые лучи ганоидных рыб образованы лепидотрихиями, состоящими из коротких чешуй. Чешуи покрывают плавник с двух сторон и, таким образом, каждый сегмент лепидотрихии состоит из двух гемисегментов [Zylberberg, Meunier, 2013]. Гемисегменты небольшие, прямоугольные или квадратные. Их погруженное поле обычно узкое или не представлено вообще; вдоль заднего края могут быть зубцы [Есин, 1995б]. Они состоят из тех же тканей, что и боковые чешуи (изопедина, дентина и ганоина) [Zylberberg, Meunier, 2013; Zylberberg et al., 2016]. Гемисегменты лепидотрихий имеют упрощенную (по сравнению с боковыми чешуями), но достаточно развитую васкулярную систему. Горизонтальные васкулярные каналы так же, как и у боковых чешуй, подстилают гребни скульптуры. На внутренней стороне несут выраженный киль (часто смещенный назад), содержащий многочисленные Шарпеевы волокна [Zylberberg, Meunier, 2013; Zylberberg et al., 2016].

Лигамент между чешуйками соседних лучей частично минерализован. В соседних лучах чешуи соединяются с помощью заметных выступов – апофиз (на переднем крае), входящих в небольшое углубления (на заднем крае) [Zylberberg, Meunier, 2013; Zylberberg et al., 2016].

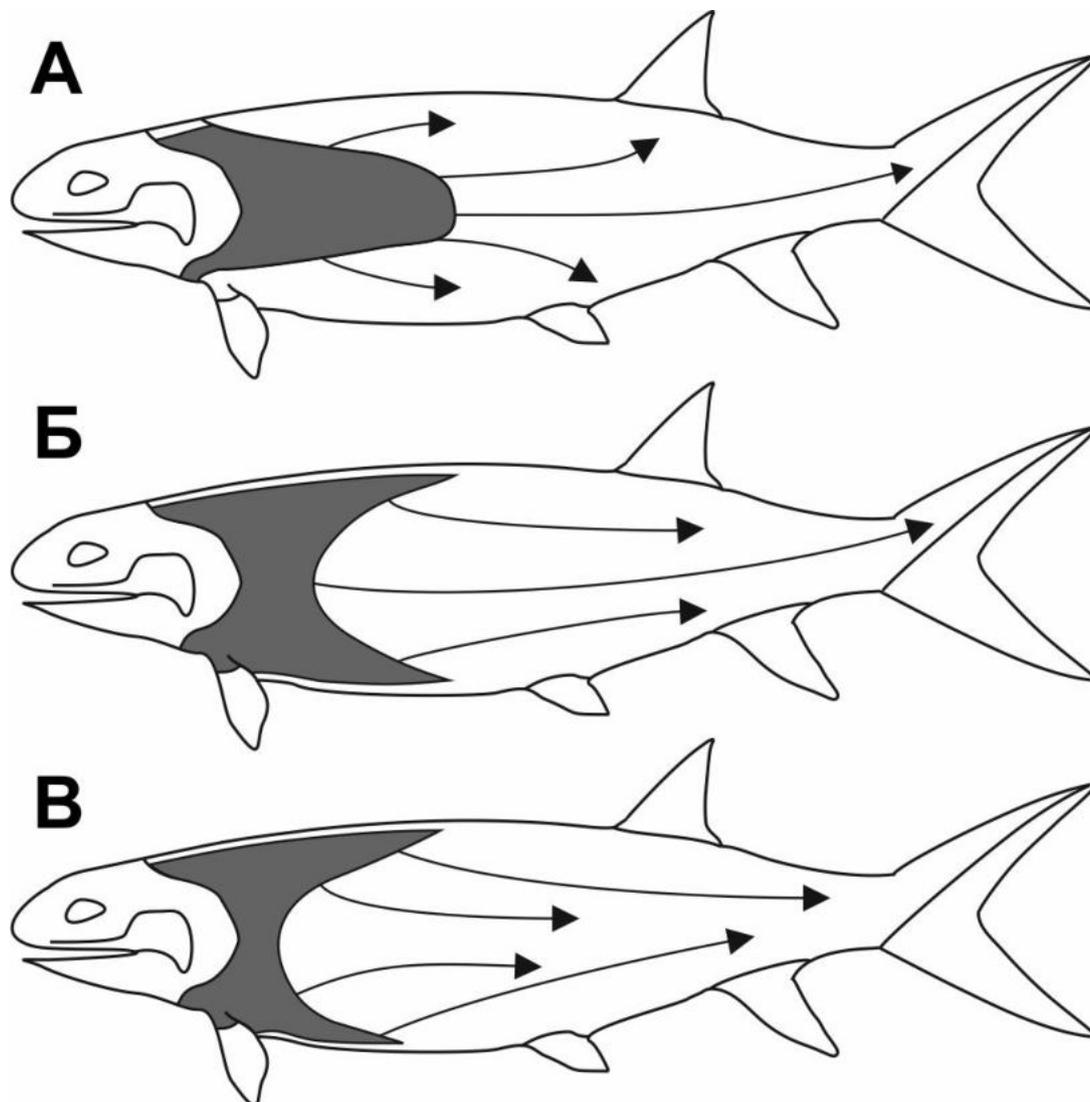
Боковые чешуи и чешуи лепидотрихий очень похожи в гистологическом и в морфологическом отношении, но развиваются из разных закладок – боковые чешуи из мезодермы (кроме ганоина), а чешуи лепидотрихий – из плавниковой складки эктодермального происхождения [Zylberberg, Meunier, 2013; Zylberberg et al., 2016]. Сами лучи минерализуются в проксимодистальном направлении, а заканчиваются неминерализованными актинотрихиями. Лепидотрихии, происходят от чешуй тела и больше сходны с ними, нежели с фулькрами. В свою очередь, сегменты лепидотрихий телеостей – это трансформированные парные чешуи лепидотрихий ганоидных рыб.

**Морфология чешуйного покрова ганоидных рыб.** Ганоидные чешуи соединяются между собой в вертикальные и горизонтальные ряды (рис. 8А). Чешуи в вертикальном ряду соединяются между собой посредством шипа (на верхнем крае) и ямки (на нижнем крае), а также с помощью коллагеновых волокон, крепящихся к краям чешуи и, частично, к килю [Gemballa, Bartsch, 2002]. У некоторых рыб (например, Polypteridae) шип несет медиальный гребень (не имеющий следов крепления волокон), входящий в соответствующий паз ямки [Gemballa, Bartsch, 2002, fig. 9]. По всей видимости эта структура предотвращает скручивание вертикального ряда чешуй. Киль и ямка позволяют избежать какого-либо горизонтального

смещения. Чешуи в горизонтальных рядах соединены только коллагеновыми волокнами, крепящимися к килю, и образующими вместе с волокнами вертикальных рядов многослойную соединительную ткань компактного слоя дермы (*stratum compactum*) [Gemballa, Bartsch, 2002, fig. 10]. В местах ее прикрепления кость имеет характерную пористую структуру, в то время как на других участках – гладкую поверхность [Gemballa, Bartsch, 2002]. Таким образом, чешуйный покров ганоидных рыб отличается одновременно высокой упругостью и гибкостью, что обеспечивает защиту [Duro-Royo et al., 2015], подвижность [Gemballa, Bartsch, 2002], защищает от хищников и паразитов, а так же снижает сопротивление воды при плавании [Fletcher et al., 2014]. В экспериментах над современными Polypteridae показано, что многослойная структура обеспечивает ганоидным чешуям оптимальное соотношение легкости и механической прочности [Bruet et al., 2008]. Упругостью обусловлен специфический механизм легочного дыхания Polypteridae, при котором выдох осуществляется за счет сокращения мышц стенки тела, а вдох – за счет упругого расширения чешуйного покрова [Brainerd, 1994]. Последнее обусловлено тем, что вертикальные ряды чешуй, связанные коллагеновыми волокнами и укрепленные шипом и ямкой образуют упругие, косо направленные кольца, налегающие друг на друга, и имеющие возможность друг по другу скользить. Эта стопка упругих колец соединена в единый цилиндр продольными волокнами компактного слоя. При сокращении соматической мускулатуры цилиндр сжимается, а потом распрямляется за счет соединяющих чешуи коллагеновых волокон, восстанавливая свою форму [Brainerd, 1994].



**Рис. 8.** Строение чешуйного покрова базальных актиноптеригий на примере *Burguklia minichorum* Вакаев et Коган: А – схема сочленения и взаиморасположения чешуй из передней части тела; Б – распространение морфологических типов чешуй на теле рыбы, по [Есин, 1990].



**Рис. 9.** Распределение морфологических признаков чешуи на теле рыбы: А – область сильного развития элементов сочленения (киля, ямки, шипа) на чешуях; Б – область развития погруженного поля; В – область, несущая хорошо развитую скульптуру. Стрелками показано сокращение степени выраженности признака [Есин, 1995].

**Изменчивость ромбоидных чешуй.** Изменчивость морфология боковых чешуй ганоидных рыб достаточно высока, и наиболее значимой является топологическая изменчивость. При изучении топологической изменчивости чешуи была использована методика (рис. 8), впервые предложенная Д.Н. Есиным [Есин, 1990, 1995б] на примере эвринотоида *Eurynotoides costatus* (Eichwald, 1861). Данная методика была успешно использована для описания чешуйного покрова базальной костной рыбы *Andreolepis* [Chen et al., 2012], базальных

саркоптеригий *Ligulalepis* [Burrow, 1994], *Psarolepis* [Qu et al., 2013a], *Guiyu* [Cui et al., 2019], *Sparalepis* [Choo et al., 2017] и базальных актиноптеригий *Moythomasia* [Trinajstic, 1999a, b], *Mimipiscis* [Trinajstic, 1999b; Choo, 2011], *Donnrosenia* [Long et al., 2008], *Gogosardina* [Choo et al., 2009], *Burguklia* [Bakaev, Kogan, 2020]. Значительная выборка таксонов, чей чешуйный покров описан подобным образом, позволила нам с большей точностью перенести описанные закономерности топологической изменчивости на изученный материал.

Рассматриваемая методика предполагает разделение тела ганоидной рыбы на несколько зон (рис. 8Б). Для получения корректных данных сравниваются только чешуи одинаковых зон. Тем самым учитываются морфологические особенности чешуй разных участков тела, обусловленные функциональными различиями [Есин, 1995б]. Так, чешуи передней части тела высокие, с хорошо развитыми сочленовными элементами и более выраженными элементами скульптуры, что связано с малой подвижностью этого отдела туловища, необходимостью наибольшей защиты жизненно важных органов [Gemballa, Bartsch, 2002], уменьшения сопротивления воды, наиболее сильного именно в передней части туловища [Fletcher et al., 2014]. В то же время, чешуи хвостовой части ромбические, с плоским ганоиновым полем, они лишены шипа и ямки, что обусловлено необходимостью высокой подвижности хвостового отдела, отсутствием жизненно важных органов и пониженным сопротивлением воды. Общие закономерности топографической изменчивости различных признаков чешуй в представлены на рис. 9.

Чешуи подвержены возрастным изменениям. Д.Н. Есин [Esin, 1995] различает три возрастных стадии: ювенильную, подростковую и взрослую. В первом случае чешуя представляет собой четырехугольную костную пластинку с отдельными низкими гребнями ганоина. Бугорки ультраскульптуры – вытянутые, валикообразные. Во втором, подростковом возрасте, появляются сочленовные элементы (сочленовный шип, ямка и киль). На свободном поле ганоиновые гребни занимают значительно большее пространство и становятся выше; на заднем крае появляются зубчики (если они есть у представителей данного вида). Бугорки ультраскульптуры укорачиваются. На последней стадии чешуя приобретает свои характерные очертания (индивидуальные для каждого вида рыб). Бугорки ультраскульптуры становятся более округлыми [Esin, 1995б].

Остальные признаки (соотношение длины и высоты чешуи, размер шипа и ямки и т.д.) варьируют [Есин, 1990]. Среди всех представленных признаков выделяются постоянные (систематически-значимые) и непостоянные (изменяются в зависимости от положения на теле рыбы и ее возраста). К постоянным признакам относится тип скульптуры свободного поля (то есть характер рисунка гребней), степень рассеченности переднего края свободного поля,

отсутствие или наличие зазубренности на заднем крае чешуи. Все остальные признаки (соотношение длины и высоты, развитие шипа, ямки, антеродорсального угла и так далее) крайне топографически изменчивы. Обычно гребни скульптуры в передней части тела значительно выше и крупнее, чем в задней, хотя рисунок их расположения принципиально сходен.

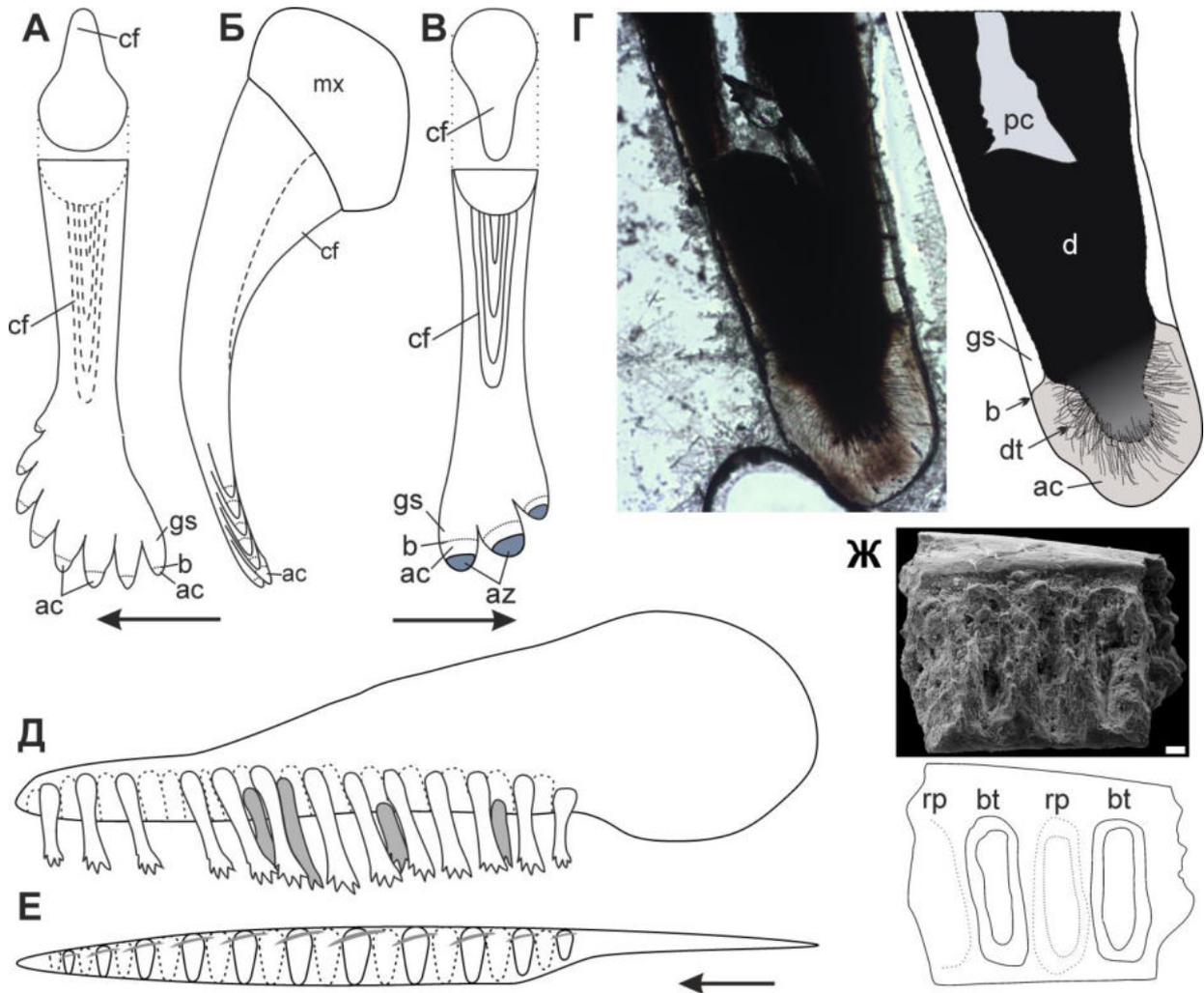
### 3.2 Морфология и гистология зубов палеозойских костных рыб

Зубная система позвоночных выполняет ряд функций, важнейшая из которых – механическая обработка пищи. Зубоподобные структуры несколько раз независимо появлялись в различных линиях позвоночных (в том числе у конодонтов и телодонтов) [Rücklin, Donoghue, 2019]. Зубы, гомологичные зубам четвероногих и рыб, впервые появляются у плакодерм [Rücklin et al., 2012; Rücklin, Donoghue, 2019]. Зубы плакодерм, как и зубы акантод, состояли из дентинового слоя и пульпарной полости и не выпадали по мере истирания, а проблема износа решалась добавлением новых зубов по мере роста челюстей [Rücklin et al., 2012; Qu et al., 2013b]. Сменные зубы появились, по всей видимости, независимо у костных рыб и продвинутых хрящевых рыб [Chen et al., 2016]. В настоящее время большинством специалистов признается теория происхождения зубов из дермальных одонтодов («outside-in») [Rücklin, Donoghue, 2019].

У наиболее древних базальных костных рыб (*Lophosteus*, *Andreolepis*, *Psarolepis*) зубы также состоят из дентина и пульпарной полости [Qu et al., 2015]. В качестве зубов [Botella et al., 2007] рассматривались одонтоды, образующие вертикальные ряды на лингвальном крае челюстных костей *Lophosteus* и *Andreolepis*. Но в более поздних работах [Cunningham et al., 2012] этот тезис был поставлен под сомнение, а сами маргинальные одонтоды не образуют вертикальные ряды и не сменяются, и являются не зубами, а элементами дермальной скульптуры. Однако впоследствии было показано, что маргинальные одонтоды *Andreolepis* – настоящие зубы, последовательно сменяющиеся в результате резорбции основания и, таким образом, образующие семейства [Chen et al., 2016]. Зубы *Andreolepis* расположены в пределах «зубного поля» с неровной лабиальной границей, по мере роста кости сдвигающейся все более лингвально. Принципиально сходным образом зубы в челюстных костях *Lophosteus* [Chen et al., 2020]. Кроме зубов на челюстных костях *Lophosteus* и *Andreolepis* [Chen et al., 2016, 2017], как и многие базальные саркоптеригии [Zhu et al., 2019], имели зуба на парасимфизеальных зубных пластинках (parasymphysial tooth whorls) и внутренний зубной ряд, расположенный на зубных пластинках.

Зубы древнейших костных рыб, таких, как *Lophosteus*, *Andreolepis* и *Psarolepis* конические, состоят из дентина и лишены гиперминерализованных тканей [Qu et al., 2019].

Стоит отметить, что часть костей черепа (в том числе и покровные челюстные кости) формируются клетками нервного гребня (но не собственно эктодермы), берущими на себя функцию мезенхимы [Douarin, 2012]. Таким образом, дентин (и энамеллоид) зубов и дермальных одонтодов покровных костей черепа так же образуется за счёт клеток нервного гребня.



**Рис. 10. Строение зубов палеозойских лучеперых рыб (на примере Eurynotoidiformes). А-В - номенклатура элементов челюстных зубов: А – вид с лингвальной стороны (на основании *Isadia suchonensis* A. Minich, 1986), Б – вид спереди (показана модель крепления на основании *Lapkosubia* sp.), В – с лабиальной стороны (на основании *Isadia aristoviensis* A. Minich, 1990); Г – гистологическое строение зуба *Isadia aristoviensis* A. Minich, 1990, экз. ПИН, № 5676/10 (слева – фото шлифа, справа – его прорисовка); Вологодская область, Великоустюгский р-он, местонахождение Элеанора; верхневятский подъярус, саларевская свита; Д, Е - расположение зубов на верхнечелюстной кости у Eurynotoidiformes: Д**

– вид с лабиальной стороны (серым показаны сменные зубы ); E – вид с базальной стороны (серым показана форма рабочей поверхности зубов); Ж – фрагмент верхней (?) челюсти *Isadia* sp., экз. ПИН 5652/501 (сверху – микрография, снизу – его прорисовка); Владимирская область, Вязниковский район, местонахождение Быковка; вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита. Условные обозначения: ac – акродиновый колпачок , az – площадки истирания , b – наружная граница акродинового колпачка и ганоина , bt – сломанный зуб , cf – контрфорс , cr – коронка, gs – поверхность ганоина , гр – ямка резорбированного зуба. Длина масштабной линейки для G – 100  $\mu$ m.

Зубы саркоптеригий, за исключением дипной, покрыты настоящей эмалью [Qu et al., 2015]. Кроме того, характерной чертой зубов большинства саркоптеригий является плицидентин [Талимаа и др., 1988]. Данный тип дентина похож на ортодентин, но формирует сложную ламеллярную складчатую структуру в основании зубов, увеличивая, тем самым, его механическую прочность [Meunier et al., 2015; Doeland et al., 2019]. Зубная система дипной претерпела наибольшие изменения по сравнению с большинством саркоптеригий. Механическая обработки пищи у них происходит за счет не сменяющихся зубных пластин, растущих на протяжении всей жизни и не имеющих эмали (состоят только из дентина) [Smith, Sansom, 2000; Smith, Johanson, 2011]. Эти зубные пластины расположены на entopterygoideum (в верхней челюсти) и prearticulare (в нижней челюсти), так как челюстные кости, несущие зубы у остальных саркоптеригий редуцированы [Smith, Johanson, 2011].

У одной из древнейших и наиболее примитивных базальных актиноптеригий, *Cheirolepis canadensis* (Whiteaves), зубы не имеют ни ганоина, ни эмали, однако кончик зуба состоит из гиперминерализованной ткани – акродина (подробней см. ниже) [Meunier et al., 2018]. Зубы более продвинутых палеозойских актиноптеригий, как и у наиболее примитивных современных лучеперых рыб (Polypteridae и Lepisosteidae) состоят из трех элементов: акродинового колпачка, воротничкового ганоина и дентинового основания (рис. 10 Г) [Ørvig, 1978; Meinke, 1982; Richter, Smith, 1995; Sasagawa, Ishiyama, 2005; Sasagawa et al., 2009, 2012 и др.]. Акродиновый колпачок – первое, что начинает формироваться в процессе роста нового зуба. Эта гиперминерализованная ткань имеет апризматическую структуру и является одним из типов энамелоида: органический матрикс формируется одонтобластами, дифференцирующимися из клеток нервного гребня, в то время, как минерализация и удаление органического матрикса происходит с помощью амелобластов (через базальную мембрану), дифференцирующихся из клеток зубного эпителия (имеющих собственно эктодермальное происхождение) [Sasagawa, Ishiyama, 2005; Sasagawa et al., 2009, 2013]. Благодаря такой модели роста акродин имеет

следующие признаки. Поверхность акродинового колпачка гладкая, так как его матрикс формируется под базальной мембраной эпителия, и амелобласты (клетки внутреннего слоя эпителия) не оставляют на нем ультраструктуры. Граница с подстилающим дентином не четкая, в матрикс акродина проникают многочисленные отростки одонтобластов, заключенные в каналы, являющиеся продолжением дентиновых трубочек. Происходит это потому, что матрикс дентина и акродина формируется как целое, и лишь после этого его верхняя часть минерализуется в большей степени, чем нижележащий дентин [Meinke, 1982; Richter, Smith, 1995; Sasagawa, Ishiyama, 2005; Sasagawa et al., 2009, 2013].

Воротничковый ганоин тонким слоем покрывает дентиновое основание зуба и нижнюю часть акродинового колпачка. Он формируется последним из элементов зуба только при участии амелобластов и мало отличается от ганоина чешуй и дермальных костей как гистологически, так и ультраструктурой, состоящей из вытянутых микротуберкул [Richter, Smith, 1995; Sasagawa, Ishiyama, 2005; Sasagawa et al., 2009, 2012 и др.]. Характерная ультраструктура ганоина позволяет легко отличить его от других типов гиперминерализованных тканей и лучше понять морфологию и гистологию зубов базальных актиноптеригий [Märss, 2006]. Дентиновое основание зубов как минимум некоторых базальных лучеперых рыб так же, как и у саркоптеригий, имеет плицидентиновую складчатость, что было показано на примере *Polypterus* [Germain, Meunier 2017] и *Cheirolepis* [Meunier et al., 2018]. Хотя данный признак выражен у актиноптеригий в значительно меньшей степени, а сам плицидентин устроен значительно проще лабиринтовой складчатости зубов саркоптеригий.

## ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА

### 4.1 Принимаемая система костных рыб

В предыдущих работах все палеозойские костные рыбы из средней и верхней перми Европейской России, очевидно не принадлежавшие к лопастеперым рыбам объединялись в рамках надотряда *Palaeonisci* [А. Миних, Миних, 2009a]. Однако этот таксон не используется в современных работах [Sallan, 2014; Romano et al., 2016; Giles et al., 2017]. Систематика палеозойских лучеперых рыб (в особенности таксонов высокого ранга) является столь противоречивой, что в современных кладистических работах авторы просто отказываются от использования таксонов надродового ранга, лишь относя описываемые виды к лучеперым рыбам (см. например [Choo et al., 2009; Choo, 2011; Choo et al., 2017]). Таксоны уровня отрядов и семейств мы принимаем по работам А.П. Казанцевой-Селезневой [1981] и А.В. Миних, М.Г. Миних [2009a] с существенными изменениями, которые более подробно обсуждаются в главе 5. Этот вариант систематики выбран потому, что в большинстве как более ранних, традиционных (например [Aldinger, 1937]), так и более поздних, кладистических (например [Choo et al., 2009; Choo, 2011; Choo et al., 2017; Giles et al., 2017]) работ, посвященных палеозойским костным рыбам, исследуемые нами таксоны не рассматриваются. Многие виды костных рыб из средней-верхней перми Европейской России описаны только по изолированным костям и чешуей, что затрудняет их сравнение (и построение единой систематической схемы) с материалом из других регионов, описанным по целым скелетам, но не снабженным описаниями чешуйных покровов. Сколь-либо полная ревизия систематики палеозойских лучеперых рыб в рамках данной работы невозможна.

**Примечание.** Информация о таксонах семейственного и родового ранга присутствует в том случае, если в процессе исследования появились важные новые данные о них.

### 4.2. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Класс *Osteichthyes* Huxley, 1880

Отряд *Discordichthyiformes* A.Minich, 1998

Семейство *Discordichthyidae* A.Minich, 1998

**Типовой род** – *Discordichthys* A. Minich, 1998.

**Диагноз.** В грудных, брюшных и спинных планиках присутствуют шипы с толстыми стенками, довольно глубоко погружены в тело и покрыты с боков и сзади высокими мощными бугорками. Непарные шипы симметричны. Дистальные костные сегменты (шипы) грудных плавников асимметричны, с вентрально открытой продольной полостью. Тело покрыто высокими прямоугольными чешуями с неразвитым антеродорсальным углом и высоким шипом

с широким основанием (по ширине примерно совпадает с костной пластиной чешуи). Чешуи и дермальные кости покрыты скульптурой из бугорков, представленных отдельными дентиновыми одонтодами, не несущими гиперминерализованной ткани и ультраскульптуры, но часто имеющими вертикальные ребра или зубчики. Одонтоды полые, соединены горизонтальной системой пульпарных каналов, под которой находится вторая горизонтальная система васкулярных каналов.

**Состав семейства.** Три рода: *Mutovinia* Minich, 1992; *Discordichthys* A.Minich, 1998; *Geryonichthys* A.Minich, 1998, *Mamulichthys* A. Minich.

**Распространение.** Пермь, верхняя часть среднепермского (биармийского) отдела и верхнепермский (татарский) отдел Восточно Европейской платформы.

**Сравнение.** Семейство монотипичного отряда.

**Замечание.** Гистологическое и морфологическое строение чешуй *Discordichthyidae* (описание у разных родов см. ниже) крайне своеобразно, и напоминает наиболее древних костных рыб, в особенности силурийского *Lophosteus* [Gross, 1969, 1971; Botella et al., 2007; Jerve et al., 2016]. Эти сходства включают: отсутствие ганоина и связанной с ним ультраскульптуры на одонтодах; звездообразные одонтоды, гребни которых осложнены зубчиками (особенно выраженная у *Mutovinia*); развитие дентеонов в одонтодах; строение восходящих каналов («aufsteigender, dentinbildender Kanal» по [Gross, 1969]); развитие сети васкулярных каналов в верхнем слое кости, заключенных в остеоны; общая форма чешуи (прямоугольность, отсутствие киля и развитого антеродорсального угла, широкое основание киля).

Наличие одновременно пульпарных каналов (в основании одонтодов) и хорошо развитой сети васкулярных каналов (в толще кости) так же сходно со строением васкулярной системы *Andreolepis* [Gross, 1968, Qu et al., 2013b, 2017]. Однако существенным отличием представителей семейства *Discordichthyidae* от *Lophosteus* и *Andreolepis* является отсутствие погруженных одонтодов. Возможно, одонтоды чешуй полностью резорбировались. Все вышеперечисленные признаки говорят о крайней архаичности *Discordichthys*. Однако для выяснения точного систематического положения рода (как и отряда в целом) требуется более детальное изучение дермального скелета.

Род *Discordichthys* A. Minich, 1998

*Discordichthys*: A. Миних, 1998, с. 53; 2006, с. 92.

**Типовой вид** – *Discordichthys spinifer* A.Minich, 1998.

**Диагноз.** Спинных плавниковых шипов два. Крышечная кость треугольной формы. Орбита сзади ограничена тремя продольно вытянутыми *postorbitalia*. Челюсти с одним рядом близко посаженных крупных конических, лингвально загнутых, зубов с прозрачными вершинами, и серией мелких зубов по наружному краю. Дermalные кости орнаментированы несколькими почти правильными продольными рядами длинных, высоких, округлых в сечении бугорков, несущих «корону» из зубчиков. Пространства между ними относительно широкие. Орнамент костей и чешуй из высоких бугорков разных размеров и формы [А. Миних, 1998].

**Видовой состав.** Типовой вид из среднепермского (биармийского) отдела Оренбургской области.

**Сравнение.** От *Mutovinia* A.Minich и *Mamulichthys* A. Minich *Discordichthys* отличается более вытянутыми бугорками скульптуры чешуй, почти лишёнными (за редким исключением) вертикальных ребер. От *Geryonichthys* A.Minich *Discordichthys* отличается менее высокими и тонкими бугорками скульптуры, несущими хорошо развитые зубчики.

*Discordichthys spinifer* A. Minich, 1998

Фототабл. I, фиг. 1-3; рис. 11В-Д.

1998 *Discordichthys spinifer*: А. Миних, с. 54, табл. 1, рис. 1; 2006, с. 92, рис. 1, табл. XVI, фиг. 1-6.

2009 *Discordichthys spinifer*: А. Миних, Миних, с. 211-213, рис. 29, табл. 62, фиг. 1-5.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/В-1, неполный скелет; местонахождение Кичкасс Оренбургская область, Переволоцкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, верхняя часть аманакской свиты.

**Диагноз.** Аналогичен диагнозу рода.

**Описание.** Чешуи тонкие, скульптурированы высокими, овальными относительно редко посаженными одонтодами. Они узкие, овальные или заостренно-овальные, в сечении округлые, округло-треугольные и треугольные. Задние концы их длиннее основания и образуют нависающий короткий и тупой зубец. Одонтоды не соединяются друг с другом, не образуют сплошного покрова. Между ними на поверхность выходит костная ткань. Граница между гладкими дентиновыми одонтодами и пористой костной тканью четкая. В основании одонтодов находится крупная пульпарная полость, сообщающаяся с внешней средой через короткие поровые каналы. По этой причине крупные поры сгруппированных вокруг бугорков. Некоторые одонтоды очень сильно сплюснуты с боков. В некоторых случаях встречаются одонтоды, несущие небольшие вертикальные ребра (благодаря чему приобретают звездообразную форму), которые могут нести направленные вертикально вверх зубчики.

Однако, данные ребра наблюдаются только в нижней части бугра, никогда не доходя до вершины. Поверхность одонтодов не несет заметной ультраструктуры.

На поврежденных чешуях заметно строение каналов васкулярной системы. Они расположены на двух уровнях – в основании одонтодов (пульпарные каналы) и в толще костного слоя (собственно васкулярные каналы).

**Сравнение.** Вид монотипичного рода.

**Замечание.** Несмотря на широкое распространение остатков этого вида в распоряжении автора находится только фрагментарный материал. По всей видимости это связано с хрупкостью конструкции чешуй.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус Европейской части России.

**Материал.** 153 чешуи в колл. ПИН РАН № 5157 удовлетворительной и плохой сохранности.

Род *Geryonichthys* A. Minich, 1998

*Geryonichthys*: А. Миних, 1998, с. 51; 2006, с. 96.

**Типовой вид** – *Geryonichthys longus* A. Minich, 1998.

**Диагноз.** Плавниковые шипы длинные на брюхе и короткие, сильно выпуклые шипы в грудном плавнике. Орнамент костей из высоких бугорков овальной формы. Чешуи высокие, покрыты узкими, овальными в сечении, вытянутыми бугорками, немного заостренными сзади.

**Видовой состав.** Типовой вид и *G. burchardi* A. Minich, 1998 из северодвинского и вятского ярусов верхней перми Восточной Европы.

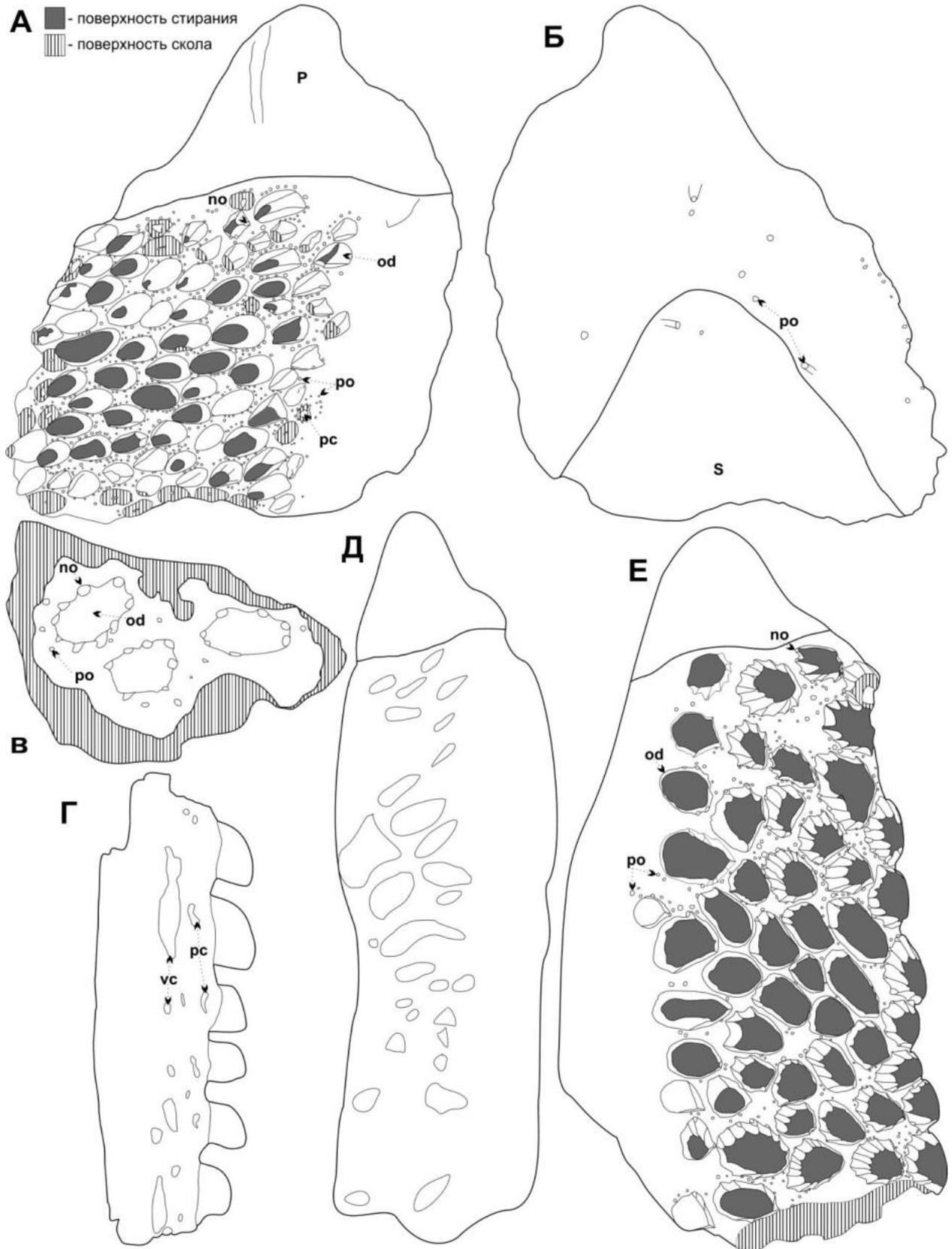
**Сравнение.** От *Mutovinia* Minich и *Mamulichthys* A. Minich *Geryonichthys* отличается более тонкими и вытянутыми бугорками на чешуях и дермальных костях, почти не несущими вертикальных ребер. От *Discordichthys* A. Minich отличается более тонкими и плотно посаженными бугорками скульптуры чешуй и костей, менее развитыми зубчиками на них. Высокое сходство строения чешуи *Geryonichthys longus* с таковой *Discordichthys spinifer* указывает на близкое родство обеих таксонов.

*Geryonichthys longus* A. Minich, 1998

Фототабл. I, фиг. 4-8; рис. 11А, Б.

1998 *Geryonichthys longus*: А. Миних, с. 51, табл. 1, рис. 3а, б; 2006, с. 96, табл. XVII, фиг. 5-10.

2009 *Geryonichthys longus*: А. Миних, Миних, с. 216-217, рис. 30, табл. 64, фиг. 1-3, 5-8.



**Рис. 11.** Строение чешуй различных *Discordichthyidae* A. Minich. А, Б – *Geryonichthys longus* A. Minich, 1998: А – с наружной стороны, Б – с внутренней стороны; В-Д – *Discordichthys spinifer* A. Minich, 1998: В – фрагмент чешуи с бугорками скульптуры, Г – скол чешуи, демонстрирующий строение васкулярной системы, Д – целая чешуя, с наружной стороны; Е –

*Mutovina stella* Minich, 1992, целая чешуя, с наружной стороны. Условные обозначения: по – зубчики на одонтодах, od - одонтоды, pc – пульпарные каналы, po – поровые отверстия, rc – радиальные каналы, vc – васкулярные каналы.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/898, брюшной плавниковый шип без дистального кончика; местонахождение Мutowино Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка.

**Диагноз.** Плавниковые шипы слабо изогнутые. Чешуи высокие, покрыты высокими, диагонально вытянутыми и тонкими, овальными в сечении бугорками.

**Описание.** Боковые чешуи высокие, тонкие, прямоугольные. Края прямые. Антеродорсальный угол практически не выражен. Оба задних угла прямые. Сочленовный шип треугольный, очень широкий, плоский, основание его часто почти равно ширине чешуи; часто несет вертикальные борозды. Ямка также очень широкая и длинная (обычно достигает примерно до половины высоты чешуи). Киль не выражен. За килем расположены беспорядочно разбросанные немногочисленные поры.

Погруженное поле занимает 1/3 - 1/4 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой, окончания языковидных выступов прямые. Чешуи имеют скульптуру, очень сходную со скульптурой *Discordichthys spinifer*: несут высокие, овальные, бугорки. Однако, эти бугорки расположены ближе друг к другу. К тому же почти нет бугорков, несущих ребра и зубцы на своей поверхности. Одонтоды этого вида также не несут ультраскульптуру, как и у *D. spinifer*. Коньковые чешуи треугольные. Вдоль переднего края наблюдается свободное от скульптуры погруженное поле, занимающее 1/3 - 1/4 длины чешуи. Скульптура почти неотличима от боковых чешуй, однако одонтоды, находящиеся около заднего края гораздо длиннее остальных, и образуют зубцы, выступающие за задний край костной пластины.

**Сравнение.** От *G. burchardi* данный вид отличается иным строением спинного плавникового шипа и дистального сегмента грудного плавника, а также довольно не упорядоченными и менее плотно сидящими рядами бугорков в скульптуре костей.

**Замечание.** Форма чешуи (прямоугольность, отсутствие кия и развитого антеродорсального угла, широкое основание кия) напоминает чешуи *Lophosteus* [Gross, 1969, 1971; Jerve et al., 2016], так и *Andreolepis* [Gross, 1968; Chen et al., 2012; Qu et al., 2013b, 2017]. Кроме того, для *Geryonichthys longus* характерны те же сходства с *Lophosteus*, что и для *Discordichthys spinifer*.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский и вятский ярусы Европейской части России.

**Материал.** 520 чешуй и костей в колл. ПИН РАН № 5674 хорошей и удовлетворительной сохранности.

Род *Mutovinia* Minich, 1992

*Mutovinia*: Миних, 1992, с. 144; А.Миних, 1998, с. 49; А.Миних, 2006, с. 93.

**Типовой вид** – *Mutovinia stella* Minich, 1992

**Диагноз.** Плавниковые шипы погруженные, прямые, с широким основанием и округло-зауженным концом. Чешуи крупные, высокие, налегающие. Скульптура чешуй и дермальных костей состоит из высоких бугорков округлой формы, покрытых вертикальными ребрами, что придает им звездообразную форму.

**Видовой состав.** *M. stella* Minich и *M. sennikovi* А.Миних из верхнего (татарского) отдела перми Европейской России.

**Сравнение.** Отличается от всех остальных родов семейства скульптурой из ребристых, звездообразных, округлых одонтодов.

**Распространение.** Род характерен для верхней половины северодвинского яруса и вятского яруса татарского отдела верхней перми Восточной Европы.

*Mutovinia stella* Minich, 1992

Фототабл. I, фиг. 9-12; рис. 11Е.

1992 *Mutovinia stella*: Миних, с. 145, табл. 2, фиг. 3; А. Миних, 1998, с.50, табл. 1, рис. 2а, б; 2006, с. 95, табл. XVII, фиг. 1-4.

2009 *Mutovinia stella*: А. Миних, Миних, с. 214-215, табл. 63, фиг. 1-6.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104–Б/1102-1, чешуя; местонахождение Мутовино Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка.

**Описание.** Боковые чешуи высокие, тонкие, прямоугольные. Края прямые. Антеродорсальный угол практически не выражен. Оба задних угла прямые. Сочленовный шип треугольный, очень широкий, плоский, основание его часто почти равно ширине чешуи; часто несет вертикальные борозды. Ямка также очень широкая и длинная (обычно достигает примерно до половины высоты чешуи). Киль не выражен. За килем расположены беспорядочно разбросанные немногочисленные поры.

Погруженное поле занимает  $1/3 - 1/4$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой, окончания языковидных выступов прямые. Чешуи и кости орнаментированы крупными, мощными бугорками двух основных типов. Первый тип – крайне характерные звездообразные бугорки, с приостренной вершиной, от которой вниз идут очень ярко выраженные ребра, почти затухающие в нижней части. Второй тип – крупные бугорки разнообразной, в основном овальной формы. Между двумя типами нет резкого перехода. В некоторых случаях ребра несут выраженные зубчики, сходные с таковыми *Discordichthys spinifer*. Одонтоды бугорки расположены ближе друг к другу. Ультраскульптура на поверхности одонтоды отсутствует.

Коньковые чешуи треугольные. Вдоль переднего края наблюдается свободное от скульптуры погруженное поле, занимающее  $1/3 - 1/4$  длины чешуи. Скульптура почти неотличима от боковых чешуй, однако одонтоды, находящиеся около заднего края гораздо длиннее остальных, и образуют зубцы, выступающие за задний край костной пластины.

Ганоинового слоя нет (он не просматривается ни в нормальном, ни в поляризованном свете). Гистологическое строение чешуи своеобразно: они состоят только из дентиновых одонтодов и слоистой клеточной кости, образующей основание. Одонтоды скульптуры отстоят друг от друга и разделены костью, грибовидные в сечении: верхняя часть расширена, но к основанию немного сужается. Внутри нижней части одонтодов располагается пульпарная полость, переходящая в просвет пульпарного канала, заключенного в концентрические слои дентина, то есть образующего дентеоны (дентиновые остеоны по [Ørvig, 1967]). В основании одонтода дентин заключает в себе клетки (одонтоциты), благодаря чему приобретает вид трубчатого клеточного дентина с чертами вазодентина и остеодентина. В стороны от пульпарного канала отходят короткие поровые каналы, открывающиеся порами вокруг основания одонтода. От пульпарной полости в толщу дентина отходят восходящие дентиновые каналы, так же заключены в дентеоны, разветвляющиеся на множество тонких дентиновых трубочек. Пульпарные каналы сообщаются с залегающими в верхнем слое кости васкулярами каналами, заключенные в концентрические слои клеточной кости. Подобные структуры напоминают вторичные остеоны кости тетрапод, и указывают на перестроение структуры кости. От сплетений и сети каналов вниз идут вертикальные каналы, пронизывающие костный слой.

Костный слой толстый. В верхней части заключает в себя крупные полости остеоцитов. Множество Шарпеевых волокон, устремленных к центральной части чешуи, пронизывает почти всю костную пластину, не образуя мест с повышенной концентрацией.

**Сравнение.** От *M. sennikovi* A.Minich *M. stella* отличается в среднем менее крупными размерами особей и отсутствием выраженной асимметрии бугорков скульптуры, вершина которых расположена ближе к средней части бугорка (у *M. sennikovi* вершина бугорка явно смещена назад).

**Замечания.** Многие бугорки очень сильно стертые, вследствие чего их верхняя часть сильно уплощена и несет множество тонких царапин. Это может приводить к тому, что большая часть бугорков кажется совершенно лишенной вертикальных ребер, что не соответствует прижизненной ситуации. Ребра наиболее четко выражены в верхней части бугорков, где испытывают наибольшую механическую нагрузку и подвержены стиранию.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский и вятский ярусы Европейской части России.

**Материал.** 147 чешуй и костей в колл. ПИН РАН № 5676, 5674 удовлетворительной и хорошей сохранности.

Подкласс Actinopterygii Cope, 1887

Группа «Palaeopterygii»

Подгруппа «Palaeonisci»

Ordinis inc. sed.

Familiae inc. sed.

Род *Burguklia* Kazantseva-Selezneva, 1980

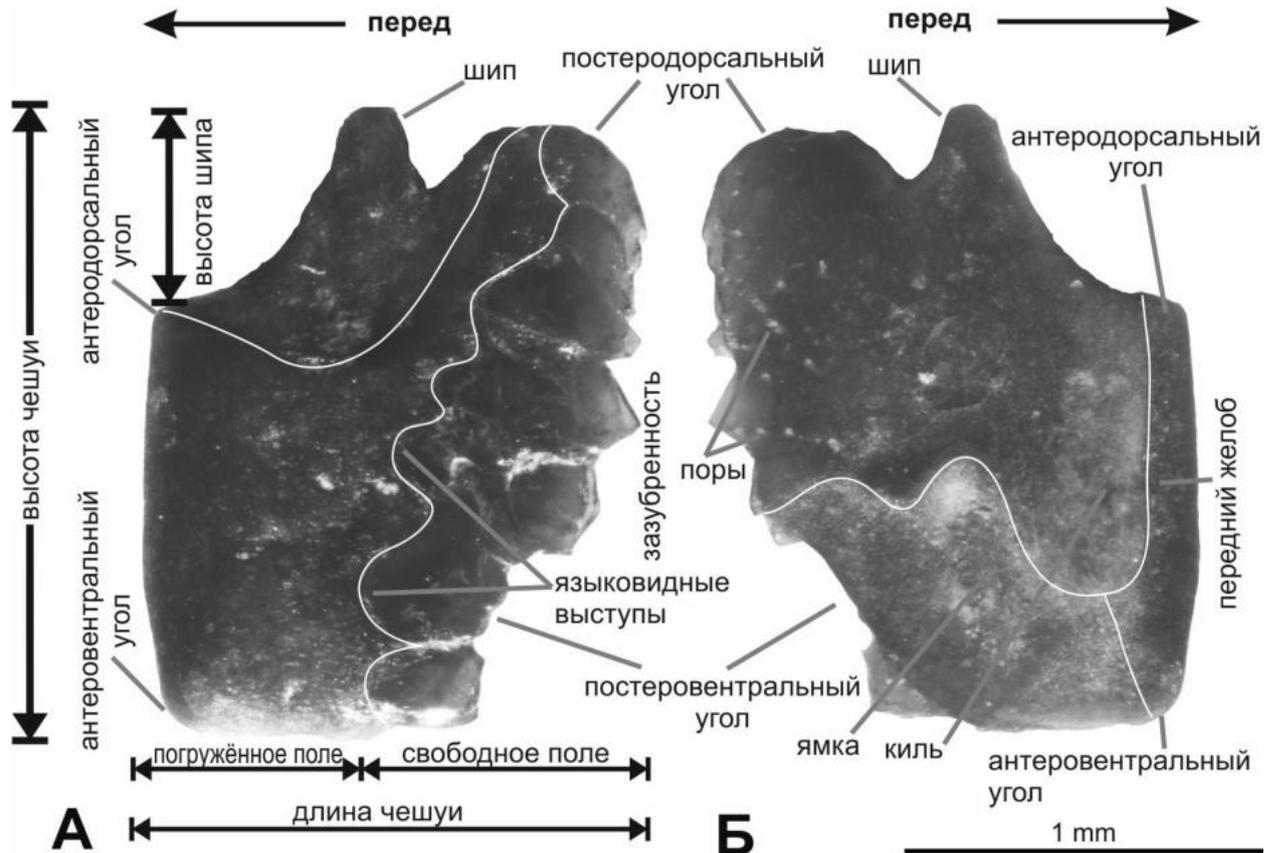
*Burguklia minichorum* Вакаев, Kogan, 2020

Фототабл. II, фиг. 1-8; фототабл. III, фиг. 1-4; фототабл. IV, фиг. 1-5; рис. 12.

**Голотип.** ПИН №5157/582, чешуя участка А; Кировская область, Арбажский район, обнажение 196, на правом берегу р. Вятки чуть, выше бывшей д. Повойска, в 6 км выше северной оконечности о-ва Васильковского и в 2 км выше устья р. Кишкиль, подробное описание см. [Стратотипический разрез..., 2001]; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, котельничская свита, слободские слои.

**Описание.** Участок А. Чешуи неправильно прямоугольные, высокие (высота в 1,5-2 раза больше длины), толстые. Передний край прямой, задний скошен. Верхний край вогнут, нижний слегка выгнут. Передние нижний и верхний углы прямые, задненижний очень сильно срезан, постеродорсальный выпуклый. Сочленовный шип и ямка развиты хорошо и достигают половины высоты тела чешуи, расположены в середине длины. Сочленовный шип имеет очень

широкое основание. Киль хорошо развит, сильно смещен вперед, гораздо ближе к переднему краю, чем к линии, соединяющей шип и ямку.



**Рис. 12** Голотип *Burguklia minichorum* Vakaev et Kogan, 2020 (ПИН РАН № 5157/582), чешуя зоны А: А – с наружной стороны, Б – с внутренней стороны. местонахождения Повойска (Кировская область, Арбажский район); верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, сухонский горизонт, котельническая свита, слободские слои. С используемой терминологией.

Погруженное поле развито как у переднего края, так и у верхнего. Переднее погруженное поле достигает  $2/3$  длины чешуи. Свободное поле короткое (около  $1/3$  длины), начинается позади линии, соединяющей выступ и ямку, имеет хорошо развитый ганоиновый слой и резко возвышается над погруженным полем. Его передний край не образует прямой линии, в верхней части слегка наклонен назад, слабо рассечен очень короткими канавками. Окончания языковидных выступов округлые. Короткие гребни скульптуры очень широкие (всего до 6-7) и короткие, почти не разделены канавками и либо кончаются отдельными зубцами, не достигнув заднего края, либо сливаются в единое поле. Задний край несет от 4 до 7 серратных зубцов.

Чешуя под номером ПИН № 5157/583, вероятно, происходит из передней части зоны А, и отличается наиболее широким передним погруженным полем, а так же наибольшим размером сочленовного шипа и ямки. Чешуя №5157/582 происходит из задней части зоны А, так как и ширина переднего погруженного поля, и размеры сочленовного шипа и ямки у нее не так велики.

Участок В. Похожи на чешуи участка А, неправильно прямоугольные, но толще, высота их почти равна длине. Свободное поле занимает около половины длины чешуи. Передний край прямой, задний скошен. Дорсальный край резко вогнут, вентральный – слегка выгнут. Антеровентральный и верхний углы прямые, постеровентральный очень сильно срезан, постеродорсальный выпуклый. Сочленовный шип и ямка меньше, чем на чешуях участка А, расположены в середине длины. Сочленовный шип имеет очень широкое основание. Киль хорошо развит, сильно смещен вперед.

Погруженное поле развито как у переднего края, так и у верхнего. Переднее погруженное поле достигает 1/2 длины чешуи. Свободное поле с хорошо развитым ганоиновым слоем, около 1/2 длины, несколько приподнятое над поверхностью погруженного поля. Передний край немного сильнее, чем на чешуях участка А, рассечен короткими, сужающимися кзади канавками. Окончания языковидных выступов округлые. Короткие гребни скульптуры направлены диагонально, сливаются в единое поле, практически не образуя зубов. Задний край несет несколько серратных зубцов (в выборке отсутствуют чешуи данного участка с хорошо сохранившимися зубцами).

Участок С. Неправильно прямоугольные, толстые, высота их в 1,5-2 раза меньше длины. Свободное поле занимает около 2/3 длины чешуи. Передний край прямой, задний и вентральный края слабо выгнуты. Дорсальный край слабовогнут, антеровентральный и антеродорсальный углы прямые, постеровентральный очень сильно срезан, постеродорсальный выпуклый. Сочленовный шип и ямка очень низкие, с широким основанием, расположены первой трети чешуи, или же не развиты вообще. Киль в виде вертикального широкого вздутия, также сильно смещен вперед.

Погруженное поле хорошо развито как у переднего края, так и у верхнего. Переднее погруженное поле достигает 1/3 длины чешуи. Свободное поле с хорошо развитым ганоиновым слоем, около 2/3 длины, несколько вздутое. Передний край выгнут вперед и вверх, рассечен канавками до конца первой трети свободного поля. Окончания языковидных выступов округлые. Короткие и широкие гребни скульптуры сливаются в единое поле, образуя зубцы. Задний край несет до 7 серратных зубцов.

Чешуи под номерами ПИН № 5157/ 585 и № 5157/586 происходят из нижней части зоны С, на что указывает их вытянутая форма. А чешуи № 5157/587 и № 5157/588 происходят из задней части зоны С, на что указывает совершенно не развитые сочленовные элементы (шип и ямка).

Участок D. Прямоугольно-округлые, очень толстые, высота их примерно равна длине. Свободное поле занимает около 2/3 длины чешуи. Передний и дорсальный края относительно прямые, несколько закруглены, задний и вентральный края закруглены. Антеровентральный и антеродорсальный углы очень слабо выражены, задние закруглены. Сочленовный шип не выражен. Киль не выражен, но на внутренней стороне чешуи имеется выраженное вздутие. Погруженное поле развито как у переднего края, так и у дорсального. Переднее погруженное поле занимает 1/3 длины чешуи. Свободное поле с хорошо развитым ганоиновым слоем, около 3/4 длины, несколько вздуто над поверхностью погруженного поля. Передний край закруглен и рассечен короткими канавками, а перед ним могут наблюдаться небольшие островки ганоина. Окончания языковидных выступов округлые или прямые. Короткие гребни скульптуры сливаются в единое поле. Задний край несет несколько серратных зубцов.

Чешуи ПИН № 5157/589 и № 5157/590 происходят, скорее всего, из передней части участка D, так как имеют не ромбическую форму (как чешуи эпицеркальной лопасти хвоста других палеозойских лучеперых), а также достаточно широкое свободное поле.

На данный момент другие типы чешуй, достоверно относящиеся к данному виду, обнаружить не удалось.

Ультраскульптура. Свободное поле чешуй покрыто мелкими (менее 10  $\mu\text{m}$  в диаметре) бугорками. Бугорки на плоской поверхности в центральной части свободного поля имеют округлую форму, а расстояние между вершинами соседних бугорков составляет примерно 10  $\mu\text{m}$ . Однако на переднем крае гребней свободного поля бугорки имеют вытянутую форму, и тем длинней, чем на менее ровной поверхности они расположены.

Гистология чешуи. Для изучения гистологии использована чешуя участка С (недалеко от границы с В), достаточно информативного для изучения морфологических признаков. В описании использована терминология, введенная ранее [Sire et al., 2009; Qu et al., 2013].

Чешуя палеонискоидного типа [Sire et al., 2009; Schultze; 2016], состоит из трех типов ткани (от наружной поверхности к внутренней): ганоина, ортодентина и содержащей полости остеоцитов слоистой кости. Ганоин относительно толстый, делится на множество хорошо заметных слоев. Этот слой демонстрирует двулучепреломление в проходящем свете. В поляризованном свете заметны стержнеподобные структуры, которые указывают на то, что кристаллиты расположены перпендикулярно поверхности слоев ганоина. Подобное строение

ганоина наблюдается у многих палеозойских лучеперых, например у *Palaeoniscum* [Richter, Smith, 1995]. Дентиновый слой развит слабо, и представлен отдельными, немногочисленными одонтодами. В основании одонтодов располагаются каналы васкулярной системы. Через слой проходят многочисленные дентиновые каналы, что очень характерно для ортодентина древних позвоночных [Sire et al., 2009]. Основание чешуи довольно толстое, и представлено псевдоламеллярной костью с большим количеством полостей остеоцитов.

По общим очертаниям продольный срез чешуи *B. minichorum* очень похож на срез чешуи *Ligulalepis toombsi* Schultze [Schultze, 1968, рис. 6], не смотря на то, что морфология и изменчивость чешуй *L. toombsi* [Schultze, 1968; Burrow, 1994] очень сильно отличается от *B. minichorum*. Передний край чешуи закруглен, киль формирует четко выраженный мощный выступ, включающий в себя многочисленные коллагеновые. Впереди и позади кия расположены два параллельных килю валика. Задний валик, назван Х.-П. Шульце [Schultze, 1968] «вторичным килем» (zweiter "Kiel"). Однако, «вторичный киль», в отличие от собственно кия, не несет коллагеновых волокон. Киль от переднего валика и «вторичного кия» отделен довольно глубокими канавками. Подобные структуры можно обнаружить у многих палеозойских рыб [Qu et al., 2013, рис. 12].

Рыба, вероятно, была гибкой, угревидной (на что указывают крупные погруженное поле и слабое развитие артикуляционных элементов на большей части тела).

**Сравнение.** От *B. gdali* новый вид отличается (на чешуях участков А и Б): более выпуклым постеродорсальным углом, существенно поднимающимся над уровнем антеродорсального угла; более высокими шипом и ямкой; значительно более широким передним погруженным полем; короткими и широкими бороздками на переднем крае свободного поля; широкими, немногочисленными гребными свободного поля, начинающимися закругленными языковидными выступами; отсутствием пор на свободном поле чешуи (отверстия васкулярной системы расположены у переднего края свободного поля или в коротких бороздках); отсутствием бороздок, рассекающих заднюю часть свободного поля на отдельные, оканчивающиеся зубцами гребни.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский и вятский ярусы Европейской части России.

**Материал.** 181 чешуя в колл. ПИН РАН № 5157 хорошей и удовлетворительной сохранности.

Отряд Palaeonisciformes Hay, 1902

Семейство Palaeoniscidae s. str. Aldinger, 1937

Род *Palaeoniscum* Blainville, 1818

*Palaeoniscum kasanense* Geinitz et Vetter, 1880

Фототабл. V, фиг. 1-7, рис. 13А.

1880 *Palaeoniscum kasanense*: Geinitz et Vetter, с. 35;

1894 *Palaeoniscum kasanense*: Нечаев, с. 384;

1904 *Palaeoniscum kasanense*: Кротов, с. 16;

1939 *Palaeoniscum kasanense*: Хабаков, с. 211,

1995 *Palaeoniscum kasanense*: Есин, с. 127, табл. XI, фиг.4, 6-13.

2009 *Palaeoniscum kasanense*: А. Миних, Миних, с. табл. 8, фиг. 1-6, 8.

**Голотип.** Колл. Горного музея Санкт-Петербургского горного университета, № 94/155; правый берег р. Волги, местонахождение Печищи, Республика Татарстан, Приказанский район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, верхнеказанский подъярус, печищинские слои, (пачка подбой, слой нижний мыльник).

**Описание.** Участок А. Чешуи, высота которых немного превышает длину. Антеродорсальный угол высокий, оттянут вверх, конец заострен. Антеровентральный угол несильно скошен, закруглен, образует небольшую шпору, постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты, высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип выше антеродорсального угла. Киль плоский, центральный. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле неширокое, занимает 1/3-1/4 длины чешуи. Часто несет бороздки, направленные от его переднего конца к переднему края свободного поля. Свободное поле занимает около 3/4 длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые окончания. Гребни скульптуры плоско-округлые в сечении; доходят не далее, чем до конца первой четверти свободного поля, где сливаются, образуя гладкую поверхность, усеянную многочисленными, беспорядочно расположенными порами. Разделяющие гребни короткие, узкие борозды не имеют общего направления и направлены хаотично. Вдоль переднего края иногда встречаются мелкие изолированные островки ганоина. Задний край, и задняя часть нижнего края, несут многочисленные (до 19) дентикулятные зубцы, как правило разделенные неглубокими желобками (ганоиновый покров сохраняется, дентиновый слой никогда не обнажается).

Участок В. Чешуи, высота которых примерно равна длине. Края прямые. Антеровентральный угол несколько скошен, антеродорсальный угол высокий. Постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты, но не столь высоки, расположены в середине длины. Сочленовный шип равен

антеродорсальном углу высоте. Киль плоский, центральный. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

По характеру соотношения свободного и погруженного поля, а также по их структуре сходны с чешуями участка А. На заднем, и, иногда, на нижнем крае чешуи многочисленные (до 12) дентикулятные зубцы.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,3 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Сочленовный шип и ямка выражены очень слабо. Киль в виде валика. Погруженное поле составляет  $1/5$  длины чешуи. Свободное поле рассечено короткими бороздками, как и на чешуях участка В, а гладкая поверхность покрыта множеством пор. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Задний и нижний края постеровентрально несут дентикулятные зубцы (до 6).

Участок D. Чешуи правильной ромбической формы. От участка С отличаются не выдающимся антеродорсальным углом. Высота их в 2 раза больше длины. Погруженное поле в виде узкой полоски вдоль переднего края. Окончания языковидных выступов почти прямые. Свободное поле очень слабо рассечено прямыми бороздками. Поры на внутренней стороне не выражены.

Участок F. Чешуи наиболее сходны с участком С, но длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены слабо, последний плоско-округлый. Скульптура свободного поля сходна со скульптурой чешуй участка С. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи лежат многочисленные, равномерно расположенные поры. Задний и нижний края постеровентрально несут дентикулятные зубцы (до 6).

Чешуи участка E. Чешуи почти каплевидной формы. Шип и ямка отсутствуют, киль в виде бугра. Погруженное поле довольно широкое, более  $1/3$  длины чешуи. Окончания языковидных выступов округлые. Бороздки очень короткие. Гладкое свободное поле покрыто множеством пор. На заднем конце до 6 зубцов. Поры на внутренней стороне малочисленны.

Гистология чешуи. Для изучения гистологии использована чешуя участка С (недалеко от границы с В), достаточно информативного для изучения морфологических признаков.

Чешуя палеонискоидного типа, состоит из трех типов ткани (от наружной поверхности к внутренней): ганоина, дентина и содержащей слоистой кости. Слой ганоина довольно толстый (около  $1/6$  толщины чешуи), делится на множество хорошо заметных слоев. Этот слой демонстрирует двойное лучепреломление в проходящем свете. В поляризованном свете заметны стержнеподобные структуры, которые указывают на то, что кристаллиты расположены

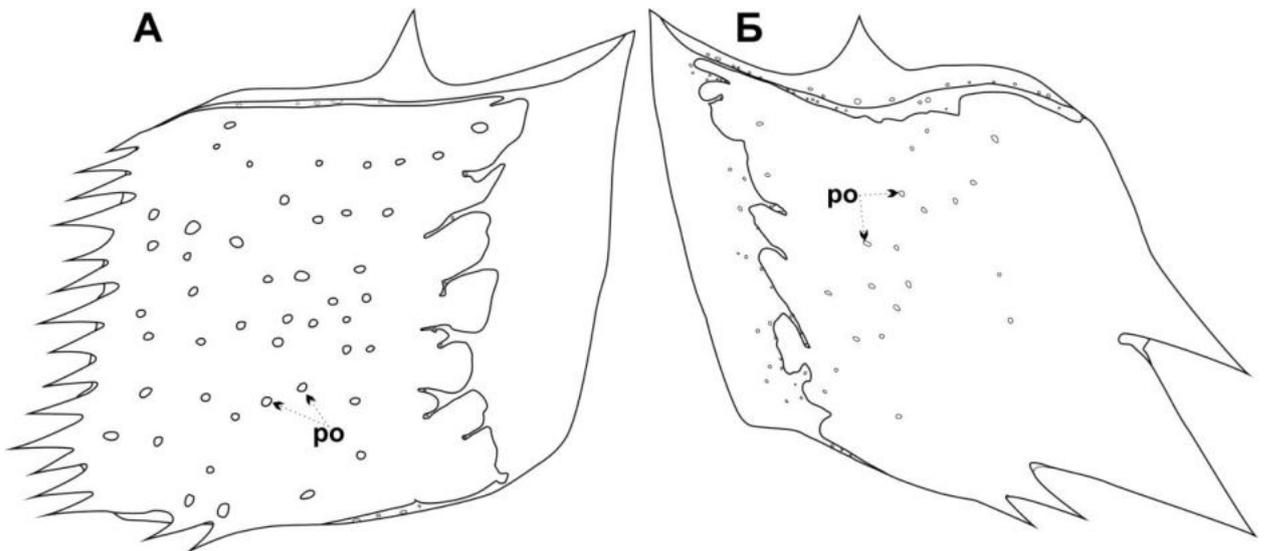
перпендикулярно поверхности слоев ганоина. Каждый слой ганоина вставляется между одонтодами того же и последующих поколений. Слой ганоина пронизан вертикальными каналами, представляющими собой поровые полости [Qu et al., 2016]. Одонтоды расположены бок о бок; подобная серия одонтодов из разных поколений образует одонтокомплекс.

Подобное гистологическое строение чешуи наблюдается у многих палеозойских лучеперых, в том числе у близкого родственника *Palaeoniscum kasanense* - *Palaeoniscum freieslebeni* Blainville [Richter, Smith, 1995]. На использованных шлифах дентиновый слой с трудом отличается от костного, но заметно, что он значительно тоньше как костного, так и ганоинового слоев, и состоит из нескольких поколений одонтодов. В основании одонтодов располагаются немногочисленные и слабо развитые каналы васкулярной системы.

**Сравнение.** От *P. freieslebeni* Blainville отличается более короткими бороздками на свободном поле, равномерным их распределением вдоль переднего края, большим числом пор на поверхности ганоина. Сравнение с другими представителями рода невозможно в виду необходимости его ревизии и исключения всех условно включаемых в него видов (что является слишком сложной задачей в рамках данного исследования).

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, верхнеказанский подъярус, печищинские слои, (пачка подбой, слой нижний мыльник).

**Материал.** 993 чешуй в колл. ПИН РАН № 5800, 5799 хорошей и удовлетворительной сохранности.



**Рис. 13.** Строение чешуй Palaeoniscidae s. str. Aldinger. А – *Palaeoniscum kasanense* Geinitz et Vetter, 1880, чешуя участка В; Б – *Uranichthys pretoriensis* A.Minich, 2009, чешуя участка В-С. Условные обозначения: как на рис. Н.

*Uranichthys pretoriensis* A.Minich, 2009

Фототабл. VI, фиг. 1-7; рис. 13Б.

2009 *Uranichthys pretoriensis*: А. Миних, с. 137, табл. 1, фиг. 5; рис. 1 д, е.2009 *Uranichthys pretoriensis*: А. Миних, Миних, с. 105, рис. 8, табл. 23, фиг. 5; Табл. 23, фиг. 6-9

**Голотип.** Колл СГУ, № 104-Б/3062, чешуя; правобережье р. Большой Уран, местонахождения Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, аманакская свита.

**Описание.** Участок А. Чешуи, высота которых значительно (примерно в 1,5 - 2 раза) превышает длину. Передний и задний края прямые. Дорсальный сильно вогнут, вентральный эквивалентно выгнут. Антеродорсальный угол невысокий, оттянут вверх, конец заострен. Антеровентральный угол несильно скошен, закруглен, образует небольшую шпору, постеровентральный угол немного срезан, закруглен, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развитые, очень высокие, расположены на уровне середины длины чешуи. Сочленовный шип много выше антеродорсального угла. Киль плоский, несколько смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи лежат немногочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле неширокое, занимает 1/3 длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые окончания. Передний край очень слабо (или вообще не) рассечен бороздами, но от начала языковидных выступов поднимаются ярко выраженные треугольные заостренные гребни, разделенные не глубокими ложбинками. Высокие гребни доходят до середины свободного поля или несколько дальше, постепенно затухая. Задняя часть свободного поля гладкая, почти лишенная пор. Рядом с этими гребнями могут быть развиты другие, меньших размеров, идущие под острым углом к основному хребту. В целом, эти гребни напоминают гипертрофированные гребешки второго порядка, из которых один становится основным, остальные играют подчиненную роль. Вдоль переднего края на наиболее приближенных к голове чешуйках встречаются отдельные зубоподобные гребешки. Задний край, и задняя часть нижнего края, несут многочисленные (до 15) дентикулятные (иногда приближающиеся по форме к серратным) зубцы, как правило, разделенные неглубокими желобками (ганоиновый покров сохраняется, дентиновый слой никогда не обнажается).

Участок В. Чешуи, высота которых немного больше длины. Передний и задний края прямые. Вентральный слабо выгнутый, дорсальный – слабо вогнутый. Антеровентральный угол несколько скошен, антеродорсальный угол относительно высокий. Постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развитые, но не столь высоки, как

на участке А, расположены в середине длины чешуи. Сочленовный шип выше уровня антеродорсального угла. Киль плоский, центральный. Между килем и задним краем чешуи лежат многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле занимает не более  $1/4$  длины чешуи. Передний край прямой. Языковидные выступы имеют округлые окончания. Гребни скульптуры плоско-округлые в сечении; доходят не далее, чем до конца первой четверти свободного поля, где сливаются, образуя гладкую поверхность, в передней части которой расположены поры. Поры образуют наклонную линию, идущую от сочленовного шипа к антеровентральному углу свободного поля. В задней же части пор почти нет. Разделяющие гребни короткие, узкие борозды в основном направлены горизонтально или диагонально, но часть из них отклоняется вверх или изгибается. Вдоль переднего края иногда встречаются мелкие изолированные островки ганоина. На заднем, и, иногда, на нижнем крае чешуи многочисленные (до 9) серратные зубцы. Однако, зубцы могут располагаться и только в нижней части заднего края.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,3 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Сочленовный шип и ямка малы. Киль в виде валика. Погруженное поле составляет менее  $1/5$  длины чешуи. Свободное поле рассечено короткими бороздками, как и на чешуях участка В, за которыми расположена сходная линия пор, начинающаяся от середины второй половины дорсального края. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи лежат многочисленные, равномерно расположенные поры. Задний и нижний края постеровентрально несут серратные зубцы (до 6).

Участок D. Чешуи правильной ромбической формы. От участка С отличаются не выдающимся антеродорсальным углом. Высота их в 2 раза больше длины. Погруженное поле в виде узкой полоски вдоль переднего края. Окончания языковидных выступов почти прямые. Свободное поле очень слабо рассечено прямыми бороздками. Поры на внутренней стороне не выражены. Задний край иногда несет немногочисленные (не более 3) серратные зубцы.

Чешуи участка I. Коньковые чешуи характерной, сердцевидной формы. Передний край вогнут, погруженное поле неширокое (не более  $1/6$  длины чешуи). Передний край свободного поля несколько неровный. Окончания языковидных выступов округлые или неправильной формы. Гребни скульптуры высокие, ярко выраженные, округлые или округло-треугольные в сечении. Разделяющие их борозды обычно довольно короткие, но могут доходить до середины поля. Гребни расположены продольно в медиальной части, и концентрически в латеральных. На заднем конце те же гребни образуют короткие, мощные зубцы.

Чешуи участка II. Сходны с участком I, но имеют гораздо менее выраженную скульптуру. Передний край погруженного поля рассечен короткими, тонкими бороздами, которые продолжают короткими замкнутыми бороздками и порами. Ближе к хвосту чешуи все сильнее вытягиваются в длину, а задний конец становится удлинено-ланцетным.

Чешуи лепидотрихий. Высокие, довольно толстые, с прямыми краями. Сочленовные элементы не выражены, но есть суставные поверхности. «Киль» плоский. Свободное поле с ровными краями, совершенно гладкое. Зубцов нет.

Гистология чешуи. Для изучения гистологии использована чешуя участка C и B, достаточно информативного для изучения морфологических признаков.

Чешуя палеонискоидного типа, состоит из трех типов ткани (от наружной поверхности к внутренней): ганоина, дентина и содержащей слоистой кости. Слой ганоина очень толстый (может составлять более 1/3 толщины чешуи), делится на множество хорошо заметных слоев. Этот слой демонстрирует двойное лучепреломление в проходящем свете. В поляризованном свете заметны стержнеподобные структуры, которые указывают на то, что кристаллиты расположены перпендикулярно поверхности слоев ганоина. Слой ганоина пронизан вертикальными каналами, представляющими собой поровые полости.

Дентиновый слой довольно тонкий. Одонтоды расположены бок о бок; подобная серия одонтодов из разных поколений образует одонтокомплекс. Каждый слой ганоина вставляется между одонтодами того же и последующих поколений. От верхней части каналов радиально расходятся проходят многочисленные дентиновые каналы. Основание чешуи довольно толстое, и представлено псевдоламеллярной костью с большим количеством полостей остецитов. С верхнего и нижнего краев и, в особенности, через киль в толщу кости проникают многочисленные Шарпеевы волокна.

На фотографиях чешуй в иммерсионной жидкости заметны каналы васкулярной системы. Наилучшим образом видны горизонтальные каналы васкулярной системы. Каналы не образуют регулярную сеть, особенно под антеродорсальной частью свободного поля (где их расположение хаотично). От края центральной части чешуи к заднему и нижнему краю идут радиальные каналы. В некоторых местах они соединены нерегулярно расположенным короткими «продольными» каналами. Вниз от горизонтальной сети васкулярных каналов отходят вертикальные базальные каналы, открывающиеся порами на нижней стороне чешуи. Вдоль вентрального и дорсального краев все радиальные каналы соединены крупным, хорошо различимым концентрическим каналом, открывающимся на краях чешуи порами.

**Сравнение.** Вид монотипичного рода.

**Замечания.** Чешуи *Uranichthys pretoriensis* были первоначально описаны Д.Н. Есиным в его кандидатской диссертации [1995в] как *Paramblypterus kucenkoi*, однако описание так и не было опубликовано. Чешуи рода *Paramblypterus* практически никогда не имеют скульптуры [Dietze, 2000]. Передний край не рассечен бороздками, а задний край не несет зубцов (эти признаки мы наблюдали на коллекционном материале в нескольких музеях Германии: музее Университета Галле-Виттенберг им. Мартина Лютера и музее Фрайбергской Горной академии). Несмотря на то, что в рукописи Есина вид *P. kuchenkoi* был описан раньше, следует признать приоритетным опубликованное название *U. pretoriensis* авторы, год. Наибольшее сходство наблюдается в строении чешуй *U. pretoriensis*, и *Palaeoniscum kasanense*: характер рассеченности свободного поля, гладкий ганоиновый покров, зазубренность вдоль заднего и нижнего края и т.д. Также сходно гистологическое строение чешуй: довольно толстый, сплошной ганоиновый слой; довольно тонкий, но образующий одонтокомплекс слой дентина и толстая базальная пластинка. Сходное с *U. pretoriensis* строение васкулярной системы имеет другой вид рода *Palaeoniscum* – *P. freieslebeni* Blainville [Aldinger, 1937], что указывает на довольно близкое родство и позволяет отнести оба рода к одному семейству.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус Европейской части России.

**Материал.** 1127 чешуй в колл. ПИН РАН № 5785, 5788 хорошей и удовлетворительной сохранности и 6 крупных фрагментов скелетов из местонахождения Воздвиженка В.

Отряд *Elonichthyiformes* Kazantseva, 1977

Семейство *Acrolepididae* Aldinger, 1937

Род *Palaeostrugia* Esin, 1995

*Palaeostrugia rhombifera* (Eichwald, 1857)

Фототабл. VII, фиг. 12-13; рис. 14Ж.

1860 *Acrolepis rhombifera*: Eichwald, с. 1580, pl. 56, f. 8;

1861 *Acrolepis rhombifera*: Эйхвальд, с. 482, табл. 25, фиг. 8 a, b, c;

1894 *Acrolepis rhombifera*: Нечаев, с. 382;

1904 *Acrolepis rhombifera*: Кротов, с. 10, табл. 1, фиг. 5 a-d;

1924 *Acrolepis rhombifera*: Хабаков, с. 1057, табл. 16, фиг. 8;

1939 *Acrolepis rhombifera*: Хабаков, с. 214, табл. 50, фиг. 1 a, b, 2;

1995 *Palaeostrugia rhombifera*: Есин, с. 73, рис. 1, фиг. 1, 2.

2009 *Palaeostrugia rhombifera*: А. Миних, Миних, с. 99, табл. 17, фиг. 1, 2.

**Голотип.** Колл. Горного музея Санкт-Петербургского горного института, № 99/107, скелет; Оренбургская область; пермь, среднепермский (биармийского) отдел.

**Описание.** Чешуи тонкие. Обычно ромбические. Антеродорсальный угол, острый, часто слабо оттянут вверх. Сочленовный шип и ямка маленькие, только на чешуях из передней части тела. Киль либо плоский, несколько смещенный вперед, либо в виде плоскоокруглого валика. Погруженное поле широкое, слегка вздутое. Окончания языковидных выступов заостренные или заостренно-округлые. Гребни очень высокие, узкие, треугольные в сечении, малочисленные (не более 5, чаще 1-2), за задний край не выходят и не образуют зубцов. Направлены в целом диагонально, но, как правило, несколько изогнуты. Гребни несут ярко выраженные гребешки второго порядка. Борозды между гребнями очень широкие.

**Сравнение.** Вид монотипичного рода.

**Замечания.** Материал многочисленный, но фрагментарный. Предполагается, что топологическая изменчивость сходна с таковой у *Acropholis*. Кроме того, чешуи *Palaeostrugia* очень сходны с ювенильными и субадультными чешуями *Acropholis*, описанными Д. Н. Есиным [Esin, 1995]. На почти ромбической чешуе, с практически не выраженными сочленовными элементами, развивается один-два узких, но высоких гребня. Гребешки второго порядка также являются признаком не завершеного онтогенеза. Вероятно, подобный морфологический тип чешуи отражает то, что эволюция данного вида происходила путем фетализации.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийского) отдел Европейской части России

**Материал.** 39 чешуй в колл. ПИН РАН № 5157, в основном удовлетворительной сохранности.

Род *Acropholis* Aldinger, 1937

*Acropholis stensioei* Aldinger, 1937

Фототабл. VII, фиг. 7-11; рис. 14Б.

1937 *Acropholis stensioei*: Aldinger, p. 37, text-fig. 4-13, 77; taf. 5-10, taf. 11, f. 1-3, taf. 12-14, taf. 24, f. 1.

1995 *Acropholis stensioei*: Есин, с. 124, табл. XI, фиг. 23, 24, 27, 28, 30-33.

2009 *Acropholis stensioei*: А. Миних, Миних, с. 64-65.

**Голотип.** Обр. № 1 [Aldinger, 1937, табл. 5]; пермь, верхнепермский (лопинский) отдел, посидономиевые сланцы верхней перми Восточной Гренландии.

**Описание.** Участок А. Чешуя крупная, толстая, почти прямоугольная, высота примерно в 1,3 раза превышает длину. Антеродорсальный угол ни на одной чешуе выборки не

сохранился, но, вероятно, был высок. Антеровентральный угол скошен, задненижний – острый. Шип который, сближенный с антеродорсальным углом. Гребень в виде округлого валика. Свободное поле широкое, около 1/2 длины чешуи, несколько вздутое. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые. Гребни скульптуры длинные (некоторые доходят до заднего края), неширокие, округлые в сечении. Борозды между гребнями относительно узкие, в них располагаются мелкие поры. У заднего края гребни сливаются, образуя единый зубец. Некоторые гребни начинают сливаться у самого начала свободного поля. Гребни в центральной части параллельны большой диагонали чешуи, а на периферии – почти параллельны краям, расположены концентрически.

Участок В. Чешуи сходны с участком А, но имеют более квадратную форму (высота их примерно равна длине). Сочленовный шип выражен очень слабо, еще сильнее смещен к антеродорсальному углу (который также не сохранился ни на одной чешуе выборки). Гребней скульптуры меньше, чем на чешуях участка А.

Участок С. Почти правильно ромбические, очень толстые чешуи, высота меньше длины примерно в 1,5 раза. Сочленовный шип не выражен, киль в виде плоскоокруглого валика. Гребней скульптуры меньше, чем на чешуях участка В. В сечении гребни плоскоокруглые. Свободное поле занимает не более 1/3 длины чешуи.

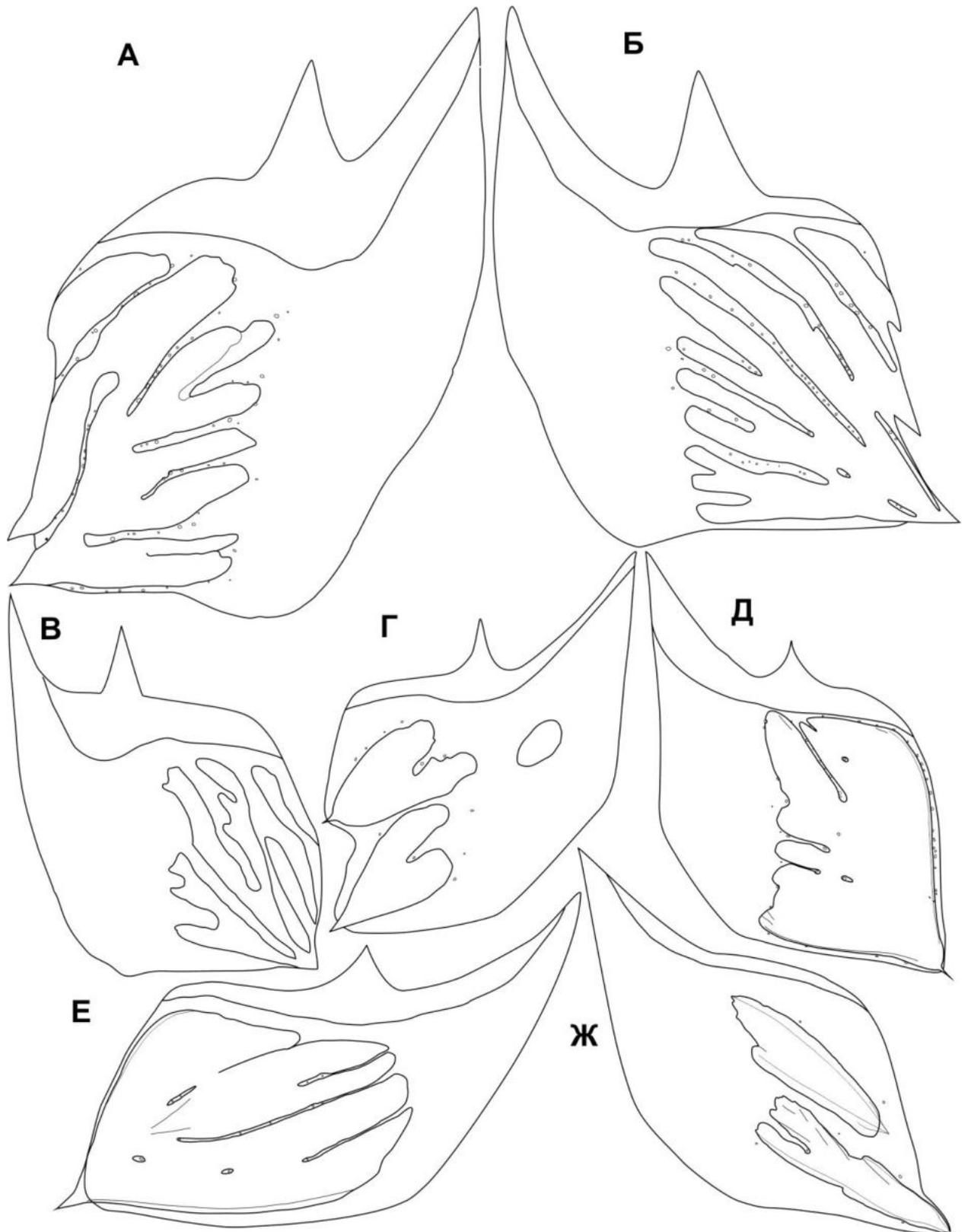
Участок D. Чешуи ромбической формы, очень толстые. Сочленовные элементы не развиты, киль в виде бугра. Гребни скульптуры малочисленные (2-4), но более высокие, округло-треугольные в сечении. Свободное поле занимает не более 1/4 длины чешуи.

Участок F. Очень длинные чешуи (высота укладывается в длину более 4 раз). Антеродорсальный угол вытянут вперед. Сочленовные элементы не выражены, киль в виде бугра. Гребни скульптуры малочисленные (2-4), плоско-округлые и округлые. Погруженное поле занимает около 2/3 длины чешуи.

**Сравнение.** От *Acropholis kamensis* Esin и *A. silantievi* Esin данный вид отличается более узкими гребнями скульптуры и разделяющими их бороздами. Кроме того, гребни скульптуры *A. stensioei* более уплощенные, округлые в сечении, сливаются в задней части свободного поля в почти плоскую поверхность.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус Европейской части России и верхнепермский (лопинский) отдел Восточной Гренландии.

**Материал.** 89 чешуй в колл. колл. ПИН РАН № 5800 в основном удовлетворительной сохранности.



**Рис. 14.** Строение чешуй Acrolepididae Aldinger. А – *Acropholis* cf. *stensioei* Aldinger, 1937, чешуя участка А; Б– *Acropholis* *stensioei* Aldinger, 1937, чешуя участка А; В – *Acropholis* *katensis* Aldinger, 1937, чешуя участка Б; Г - *Kazanichthys* *golyushermensis* Esin, 1995, чешуя участка А; Д - *Kazanichthys* *viatkensis* Esin, 1996, чешуя участка А; Е - *Kazanichthys* *uralensis*

A.Minich, 2009, чешуя участка С; Ж - *Palaeostrugia rhombifera* (Eichwald, 1857), чешуя участка С.

*Acropholis* cf. *stensioei* Aldinger, 1937

Фототабл.VIII. фиг. 2, 3, 5-10; рис. 14А.

**Описание.** Участок А. Высота чешуи примерно в 1,3 раза превышает длину. Антеродорсальный угол ни на одной чешуе выборки не сохранился, но, вероятно, был высок. Антеровентральный угол скошен, постеровентральный – острый. Шип короткий, сближенный с антеродорсальным углом. Гребень в виде округлого валика. Свободное поле широкое, около более 1/2 длины чешуи, несколько вздутое. Передний край свободного поля прямой или изогнутый. Окончания языковидных выступов округлые. Гребни высокие, в сечении округлые (у чешуй взрослой стадии) или округло-треугольные (у подростковой стадии). Борозды между гребнями относительно широкие (около 1/2 ширины гребней), но глубокие. Гребни попарно сливаются, после чего образуют после чего образуют 1-2 зубца у заднего края. Борозды между гребнями относительно узкие, в них располагаются мелкие поры. Некоторые гребни, напротив, разделяются у средней части свободного поля глубокими бороздами. Гребни в центральной части параллельны большой диагонали чешуи, а на периферии – почти параллельны краям, расположены концентрически.

Участок В. Чешуи сходны с участком А, но имеют более квадратную форму (высота их примерно равна длине). Сочленовный шип выражен очень слабо, еще сильнее смещен к антеродорсальному углу (который также не сохранился ни на одной чешуе выборки). Гребней скульптуры меньше, чем на чешуях участка А.

Участок С. Почти правильно ромбические, очень толстые чешуи, высота меньше длины примерно в 1,5 раза. Сочленовный шип не выражен, киль в виде плоскоокруглого валика. Гребней скульптуры меньше, чем на чешуях участка В. В сечении гребни плоскоокруглые. Свободное поле занимает не более 1/3 длины чешуи.

Участок Д. Чешуи ромбической формы, очень толстые. Сочленовные элементы не развиты, киль в виде бугра. Гребни скульптуры малочисленные (2-4), но более высокие, округло-треугольные в сечении. Свободное поле занимает не более 1/4 длины чешуи.

**Сравнение.** Из всех вышеперечисленных видов чешуи морфотипа *Acropholis* cf. *stensioei* в наибольшей степени схожи с *A. stensioei*, а наблюдаемые различия могут объясняться онтогенетической изменчивостью: многие чешуи из исследованной выборки принадлежат молодым особям.

**Распространение.** Северодвинские

**Материал.** 40 чешуй в колл. ПИН РАН №5652, 5788 различной сохранности.

Род *Kazanichthys* Esin, 1995

*Kazanichthys golyushermensis* Esin, 1995

Фототабл. IX, фиг 1-8; фототабл. VII, фиг. 1-6; рис. 14Г.

1995 *Kazanichthys golyushermensis*: Есин, с. 125, табл. X, фиг. 1-11.

2009 *Kazanichthys golyushermensis*: А. Миних, Миних, с. 67, табл. 3, фиг. 1-9

**Голотип.** Колл. МГУ, № 263-401/2-2 чешуя; правый берег р. Кама, местонахождение Голюшерма, Удмуртская республика, Алнашский район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганские слои.

**Описание.** Участок А. Чешуи, высота которых примерно равна длине, тонкие. Антеродорсальный угол, вероятно, был очень высоким, сильно оттянутым вверх (в выборке не сохранилось целых чешуй из этого участка). Антеровентральный угол сильно скошен, постеровентральный угол заострен, немного оттянут назад и вниз, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка невысокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип имеет широкое основание, ниже антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед.

Погруженное поле широкое, развито как у переднего края, так и у верхнего. Переднее погруженное поле достигает 1/2 длины чешуи. Языковидные выступы малочисленные, имеют заостренные окончания. Гребни скульптуры высокие, округло-треугольные в начале, далее треугольные в сечении; доходят до половины свободного поля, где либо сливаются, либо доходят до заднего края и кончаются короткими зубцами, не выходящими за задний край чешуи. Гребни и разделяющие их борозды в центральной части свободного поля имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. Постеровентральный угол несет единственный зубец. Ганоин не доходит до краев чешуи, поэтому задний и нижний края имеют кант не перекрытой кости.

Участок В. Тонкие чешуи, высота примерно равна длине. Края прямые. Антеровентральный угол сильно скошен, антеродорсальный угол очень высокий, сильно оттянут вверх. Постеровентральный угол заострен, немного оттянут назад и вниз, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип невысокий, ямка короткая. Сочленовные элементы расположены в середине длины. Сочленовный шип имеет широкое основание, ниже антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед. Немного позади и внизу кия 3-4 поры.

Погруженное поле развито как у переднего края, так и у верхнего. Переднее погруженное поле достигает 1/2 длины чешуи. Языковидные выступы малочисленные, имеют округлые окончания. Гребни скульптуры плоские и плоско-треугольные в сечении, доходят

примерно до половины свободного поля, после чего сливаются в единое поле, которое образует оттянутый в постероventальном направлении шип. Гребни и разделяющие их борозды в центральной части свободного поля имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. По нижнему и заднему концу идет тонкий кант свободной кости.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Сочленовный шип и ямка выражены очень слабо. Киль в виде валика. Свободное поле составляет  $\frac{2}{3}$  длины чешуи. Верхнее не выражено. Окончания языковидных выступов слабо округлые. Гребни скульптуры плоские, разделены узкими бороздками и доходят примерно до половины свободного поля, после чего сливаются. Гребни и разделяющие их борозды в центральной части свободного поля имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. Костный кант не выражен. Немного позади и внизу киля 3-4 поры.

Участок D. Чешуи правильной ромбической формы. От участка С отличаются не выдающимся антеродорсальным углом. Высота их в 2 раза больше длины. Погруженное поле в виде узкой полоски вдоль переднего края. Окончания языковидных выступов прямые. Гребни скульптуры также доходят до середины свободного поля. Поры на внутренней стороне не выражены.

Участок F. Чешуи наиболее сходны с участком С, но длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены слабо, последний плоско-треугольный. Однако языковидные выступы могут быть заостренными, а гребни скульптуры треугольными в сечении. Гребни и разделяющие их борозды в центральной части свободного поля имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. Немного позади и внизу киля 3-4 поры.

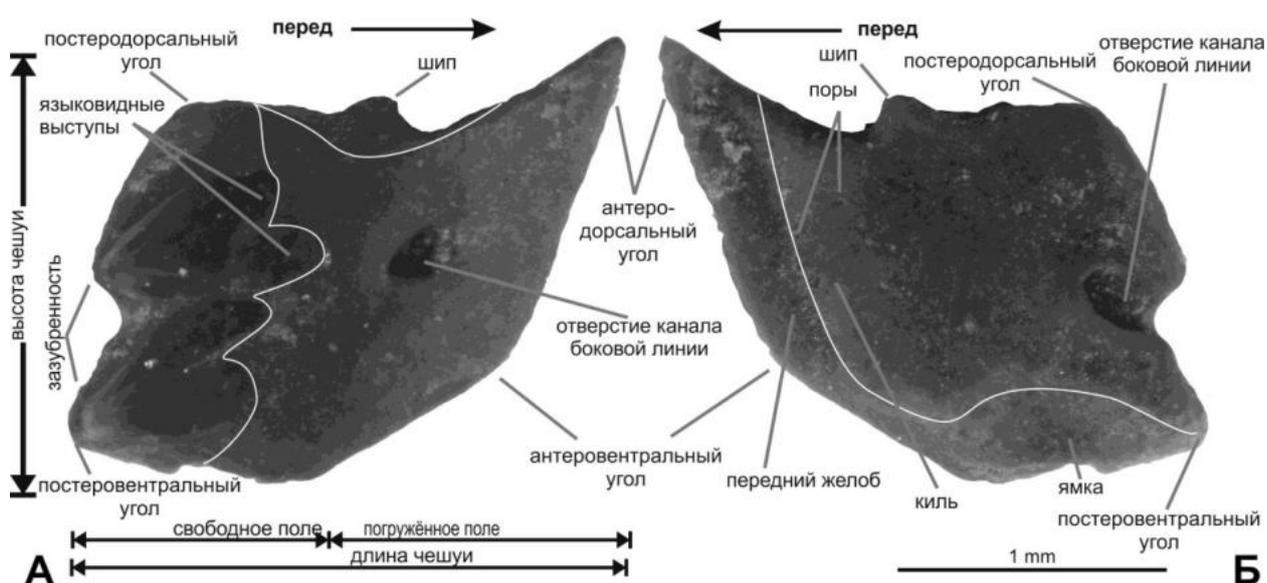
Участок E. Чешуи почти каплевидной формы. Шип и ямка отсутствуют, киль в виде бугра. Погруженное поле как сверху, так и снизу широкое, около  $\frac{1}{2}$  длины чешуи. Окончания языковидных выступов округлые. Гребни скульптуры округло-треугольные, в постероventральном углу сливаются. Гребни и разделяющие их борозды в центральной части свободного поля имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. Костный кант по заднему и нижнему краю присутствует. Немного позади и внизу киля 2-3 поры.

Зубы бульбообразные, низкие, мощные; широкие в средней части и сужающиеся к основанию; плотно посажены. Пульпарная полость крупная. Вершина тупая, покрыта заостренными, треугольными в сечении гребнями.

**Сравнение.** От *Kazanichthys viatkensis* Esin и *K. uralensis* A.Minich *K. golyushermensis* значительно более высокими и резкими гребнями скульптуры, более рассеченным свободным полем, широкими и длинными бороздами между гребнями.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус Европейской части России.

**Материал.** Около 2000 чешуй в колл. ПИН РАН № 5799, 5800 хорошей и удовлетворительной сохранности, 3 фрагмента челюстей с сохранившимися зубами в колл. *golyushermensis*



**Рис. 15.** *Kazanichthys golyushermensis* Esin, 1995 (ПИН РАН № 5799/10), чешуя зоны А: А — с наружной стороны, Б — с внутренней стороны. Местонахождение Сентяк, (Республика Татарстан, Елабужский район); верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, сухонский горизонт, котельническая свита, слободские слои. С используемой терминологией.

*Kazanichthys viatkensis* Esin, 1995

Фототабл. X, фиг. 1-7; рис. 14Д.

1996 *Kazanichthys viatkensis*: Esin, с. 281, табл. 5.5-1, фиг. 4-6, рис. 5.5-8.

2009 *Kazanichthys viatkensis*: А. Миних, Миних, с. 67, табл. 3, фиг. 10-12; табл. 4, фиг. 1; табл. 11, фиг. 5-8.

**Голотип.** Колл. МГУ № ШЧ-4/2, неполный скелет без головы, с плохо сохранившимися грудными, брюшными и анальными плавниками; правый берег р. Вятка, выше устья р. Чепца, местонахождение Шихово-Чирки, Кировская область, Проницкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои.

**Описание.** Участок А. Чешуи, высота которых примерно равна длине, тонкие. Антеродорсальный угол, очень высокий, сильно оттянут вверх. Антеровентральный угол сильно скошен, постеровентральный угол заострен, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка невысокие, но хорошо развитые, расположены в середине длины чешуи. Сочленовный шип имеет широкое основание, ниже антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед. Немного позади и внизу кия 3-4 поры.

Погруженное поле широкое, развито у переднего края. Переднее погруженное поле достигает  $1/2$  длины чешуи. Свободное поле занимает около  $1/2$  длины. Языковидные выступы малочисленные, имеют округлые окончания. Гребни скульптуры в основном плоско-округлые, только отдельные гребни треугольные в сечении; доходят до конца первой трети свободного поля, где сливаются, и только единичные доходят до заднего края и кончаются короткими зубцами. Гребни и разделяющие их борозды, берущие начало от антеродорсальной части свободного поля, имеют диагональное направление, а на периферии расположены концентрически, почти параллельно краям. У заднего края ганоин образует пару зубцов, не выходящих за край чешуи, задний и вентральный края имеют кант не перекрытой кости.

Участок В. Чешуи, высота примерно равна длине, тонкие. Края прямые. Антеровентральный угол сильно скошен, антеродорсальный угол очень высокий, сильно оттянут вверх. Постеровентральный угол заострен, немного оттянут назад и вниз, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка не высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип имеет широкое основание, ниже антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед. Немного позади и внизу кия, прямо над ямкой 4-5 поры.

Погруженное поле развито как у переднего края, так и у дорсального. Переднее погруженное поле достигает  $1/2$  длины чешуи. Свободное поле занимает около  $1/2$  длины. Языковидные выступы малочисленные, имеют округлые окончания. Гребни скульптуры плоские в сечении, доходят примерно до конца первой трети свободного поля, после чего сливаются в единое поле, которое образует оттянутый в постеровентральном направлении шип. Отдельных гребней, доходящих до заднего края без слияния, нет. Кант свободной кости, идущий по нижнему и заднему краям, почти не выражен.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Сочленовный шип и ямка выражены очень слабо. Киль в виде валика. Свободное поле составляет  $\frac{2}{3}$  длины чешуи. Верхнее не выражено. Окончания языковидных выступов слабо округлые. Гребни скульптуры плоские, разделены узкими бороздками и доходят примерно до половины свободного поля, после чего сливаются. Костный кант не выражен.

Участок D. Чешуи правильной ромбической формы. От участка С отличаются не выдающимся антеродорсальным углом. Высота их в 2 раза больше длины. Погруженное поле в виде узкой полоски вдоль переднего края. Окончания языковидных выступов прямые. Но гребни скульптуры также доходят до середины свободного поля.

Участок F. Чешуи наиболее сходны с участком С. но длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены очень слабо, последний плоско-треугольный. Однако языковидные выступы округлые, гребни скульптуры плоские или плоскоокруглые в сечении.

Коньковые чешуи. Почти каплевидной формы. Шип и ямка отсутствуют, киль в виде бугра. Погруженное поле неширокое, на переднем крае имеет небольшую вырезку, образующую два выдающихся вперед конца. Задний конец сильно вытянут. Погруженное поле длинное. Передний край рассечен относительно короткими, тонкими бороздками. Бороздки доходят до  $\frac{1}{4}$  длины свободного поля, далее продолжают в средней части короткими бороздками и порами. Гребни скульптуры плоские. Костный кант отсутствует.

**Сравнение.** От *Kazanichthys golyushermensis* A.Minich *K. viatkensis* отличается менее выраженными гребнями скульптуры, слаборассеченным свободным полем, очень короткими межгребневыми бороздами. От *K. uralensis* A.Minich *K. viatkensis* отличается меньшими размерами выступающей из-под ганоинового покрова вдоль нижнего и заднего края полоски кости и меньшим количеством пор на свободном поле.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус Европейской части России.

**Материал.** 743 чешуй в колл. ПИН РАН № 5802 хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Kazanichthys uralensis* A.Minich, 2009

Фототабл. IX, фиг. 9; рис. 14E.

2009 *Kazanichthys uralensis*: А.Миних, с. 134, табл. 1, фиг. 6.

*Kazanichthys uralensis*: А. Миних, Миних, с. 68, табл. 3, фиг. 15.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/2756-1, фрагмент чешуйного покрова; правый берег р. Урал, местонахождение Рычковка-1, Оренбургская область, Переволоцкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, аманакская свита.

**Описание.** Чешуи мелкие, тонкие, ромбические. Постероventральный угол оттянут вниз, образует характерный зубец. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые. Гребни широкие, плоскоокруглые в сечении. Борозды длинные, доходят до задней трети свободного поля, имеющие в целом диагональное направление. Также на ганоине есть поры, продолжающие борозды. По заднему и нижнему краю встречается слабо выраженный кант не перекрытой кости. Внизу и позади от киля множество пор.

**Сравнение.** От *Kazanichthys golyushermensis* A.Minich *K. uralensis* отличается менее выраженными гребнями скульптуры, слаборассеченным свободным полем, очень короткими межгребневыми бороздами. От *K. viatkensis* A.Minich *K. uralensis* отличается более развитой полоски кости, выступающей из-под ганоинового покрова вдоль нижнего и заднего края и большим количеством пор на свободном поле.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус Европейской части России.

**Материал.** 4 чешуи в колл. ПИН РАН № 5157 удовлетворительной сохранности.

Семейство (?) Acrolepididae Aldinger, 1937

Род *Strelnia* A. Minich, 2009

*Strelnia insolita* (Esin), 1996

Фототабл. XI, фиг. 1-7, фототабл. XIV, фиг. 11, 12; рис. 16А.

1996 *Reticulolepis insolita*: Esin, с. 282, рис. 5.5-II, фиг. 8-10.

**Голотип.** Колл. МГУ № SU 32 PL 15/1, чешуя из передней части туловища; левый берег реки Сухоны у с. Полдарса, местонахождение Полдарса, Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, устьполдарские слои.

**Описание.** Участок А. Высокие, неправильно прямоугольные чешуи. Высота превышает ширину. Сочленовный шип высокий, с широким основанием. Его средняя линия проходит чуть впереди переднего края свободного поля. Передний край прямой. Антеродорсальный угол сильно вытянут вверх и, очевидно, превышал сочленовный шип (на типовом экземпляре этот угол обломан). Антеровентральный угол срезан под очень крутым углом (порядка 70 град.).

Постероventральный угол также срезан, но под незначительным углом (около 5 град.). Вентральный край чешуи очень выпуклый, приостренный. Дорсальный край сильно вогнутый. Ямка глубокая и длинная, киль хорошо выражен.

Свободное поле составляет около половины длины чешуи. Передний край его почти прямой. Окончания языковидных выступов округлые. Гребни широкие, округлые в сечении. Борозды, разделяющие гребни, в основном неширокие и гораздо уже гребней, вытянуты по диагонали чешуи. В бороздах находятся многочисленные поры. Большинство гребней продолжают до середины чешуи, где анастомозируют или оканчиваются заостренными выступами. За ними берут начало гребни второго порядка. Некоторые гребни проходят до заднего края чешуи, где, наряду с гребнями второго порядка, оканчиваются, лишь немного выходя за край костной пластинки, образуют серратные зубцы. Наиболее короткие и ярко выраженные гребни наблюдаются в постеродорсальном и антеровентральном углах свободного поля.

Участок В. Чешуи этого участка морфологически сходны с чешуями участка А. Ямка хорошо выражена и доходит до середины высоты основной части чешуи. Киль поврежден. Погруженное поле занимает около  $2/5$  длины чешуи. Окончания языковидных выступов округлые. Гребни ниже, чем на чешуях участка А. Разделяющие их борозды уже гребней, и оканчиваются у конца первой трети чешуи, после чего почти все гребни сливаются в единое поле. На второй трети располагается большое число небольших, вытянутых в диагональном направлении ямок. Задняя треть рассечена неглубокими, неширокими бороздами. Разделенные этими бороздами гребни образуют серратные зубцы.

Участок С. Высота от 1,5 до 2 раз меньше длины чешуи. Антеродорсальный угол почти прямой, слабо оттянут вверх. Сочленовный шип невысокий. Антеровентральный угол скошен под углом около 40 град. Вентральный край слегка выгнут. Дорсальный край слегка вогнут. Киль в виде округлого валика. Погруженное поле составляет около трети длины чешуи. Передний край свободного поля образуют плосковыпуклые закругленные гребни, разделенные неширокими бороздами, доходящими до конца передней четверти свободного поля. После гребни сливаются в единое ганоиновое поле, осложненное многочисленными мелкими ямками и занимающее вторую и третью четверти свободного поля. Задняя часть свободного поля подразделяется неширокими короткими бороздами на отдельные гребни, выходящие за задний край чешуи и образующие серратные зубцы.

Участок D. Ромбические чешуи, длина которых более чем в два раза превышает высоту. Погруженное поле занимает около четверти длины чешуи. Антеродорсальный угол низкий, антеровентральный скошен под незначительным углом (около 10 град.). Сочленовный шип и

ямка отсутствуют. Киль выражен хорошо. Передняя часть свободного поля рассечена немногочисленными бороздами разной длины. Средняя часть свободного поля несет ямочки. Задняя часть свободного поля разделяется глубокими бороздами на отдельные гребни, выходящие за задний край чешуи и образующие длинные серратные зубцы.

Ультраскульптура. Свободное поле чешуи покрыто мелкими (менее 10  $\mu\text{m}$  в диаметре) бугорками. Бугорки на плоской поверхности в центральной части свободного поля имеют округлую форму, а расстояние между вершинами соседних бугорков составляет примерно 10  $\mu\text{m}$ . Бугорки более рельефные в краевых частях свободного поля и на поверхности гребней, а по краям гребней имеют вытянутую форму. В центральной части свободного поля бугорки более уплощенные и широкие, расстояния между ними меньше.

Гистология чешуи. Для изучения гистологии использованы чешуи участка С, достаточно информативного для изучения морфологических признаков. Чешуя палеонискоидного типа, состоит из трех видов ткани (от наружной поверхности к внутренней): ганоина, ортодентина и содержащей полости остеоцитов слоистой кости. Ганоин относительно толстый (до  $\frac{1}{4}$  толщины чешуи), делится на множество хорошо заметных слоев. Этот слой демонстрирует двойное лучепреломление в проходящем свете. В поляризованном свете заметны стержнеподобные структуры. Дентиновый слой развит относительно слабо, и представлен расположенными один за другим одонтодами, образующими одонтокомплекс. Краевые части ганоиновых слоев внедряются между соседними одонтодами. В основании одонтодов располагаются горизонтальные васкулярные каналы. От верхней части каналов радиально расходятся проходят многочисленные дентиновые каналы. Основание чешуи довольно толстое, и представлено псевдоламеллярной костью с большим количеством полостей остеоцитов. С верхнего и нижнего краев и, в особенности, через киль в толщу кости проникают многочисленные Шарпеевы волокна.

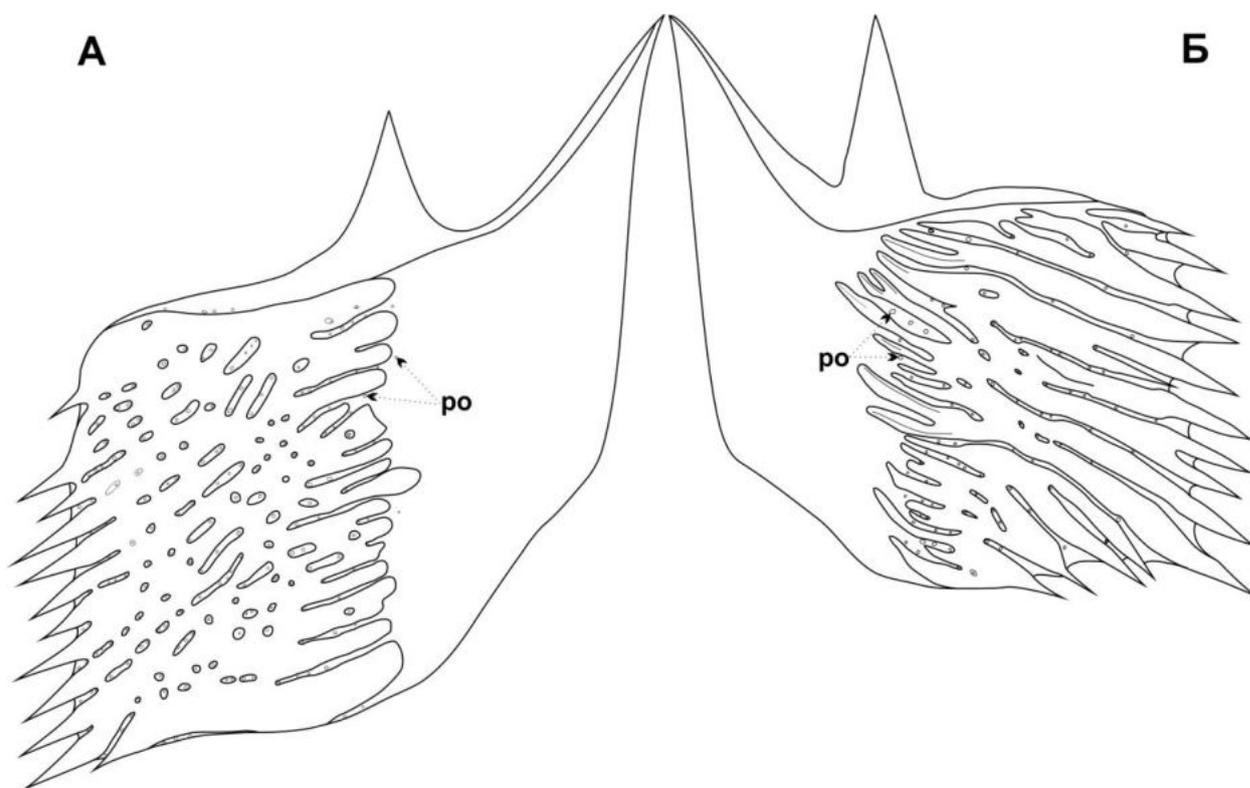
**Сравнение.** От сходного вида *Strelnia certa* A. Minich отличается менее ярко выраженной скульптурой: у *S. certa* гребни, образующие скульптуру свободного поля, более выпуклые, а разделяющие их борозды (на соответствующих участках чешуйного покрова) глубже, шире и многочисленнее, чем у *S. insolita*. Так, на чешуях участков В и С рассекающие переднюю часть свободного поля борозды у *S. certa* шире разделяемых ими гребней и проходят дальше, чем у *S. insolita*, а борозды, рассекающие заднюю часть, глубже и берут начало ближе к передней части чешуи. Соответственно свободное поле в целом более изрезано, а скульптура четче и ярче выражена у *S. certa*.

**Замечание.** Тип ультраструктуры и гистологическое строение *S. insolita* характерен для базальных лучеперых рыб, [Reissner, 1859; Aldinger, 1937; Schultze, 1966, 1968, 1977, 2016, 2018; Вакаев, Kogan, 2020a].

Мы предполагаем, что *S. insolita* менее специализированный и предковый для *S. certa* вид, что выражено в меньшем развитии у него признаков орнамента чешуи. Это также подтверждается распространением *S. certa* в более молодых частях разреза р. Сухоны с устьеполдарской по кичугскую пачки [Молостовская и др., 2001].

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус Европейской части России

**Материал.** Двадцать чешуй в колл. колл. ПИН РАН № 5788 различной сохранности.



**Рис. 16.** Строение чешуй *Strelnia* A. Minich. А – *Strelnia insolita* (Esin), 1996, чешуя участка В; Б – *Strelnia certa* A. Minich, 2009, чешуя участка В. Условные обозначения: как на рис. 11.

*Strelnia certa* A. Minich, 2009

Фототабл. X, фиг. 9-10; рис. 16Б.

1995 *Strelnia certa*: А. Миних, с. 9, фиг. 1, in litt.

2009 *Strelnia certa*: А. Миних, Миних, с. 84, рис. 12-14, табл. 25, фиг. 1-5

**Голотип.** СГУ, № 104-Б/1326-1, чешуя с передне-боковой части тела рыбы; правый берег р. Сухоны, местонахождение Устье Стрельны Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, полдарская свита, стрельненская пачка.

**Описание.** Участок В. Высокие, неправильно параллелограммовидные чешуи. Высота почти равна длине чешуи. Сочленовный шип высокий, с широким основанием. Его средняя линия проходит на уровне переднего края свободного поля. Передний край прямой. Антеродорсальный угол сильно вытянут вверх и превышает сочленовный шип. Постеродорсальный угол слабо закруглен. Антеровентральный угол срезан под очень крутым углом (порядка 70 град.). Постеровентральный угол также срезан, но под незначительным углом (около 5 град.). Вентральный край чешуи очень выпуклый, заостренный; дорсальный край вогнутый.

Погруженное поле составляет около половины длины чешуи. Передний край прямой. Языковидные выступы заостренные, их окончания слегка отогнуты вверх. Гребни вначале округлые, а затем плоскоокруглые в сечении; в начале свободного поля узкие, затем сливаются в единое поле. Борозды, разделяющие гребни, достаточно широкие, почти равны гребням, загнутые. Есть один короткий и мощный, широкий, оканчивающийся тупым зубцом гребень непосредственно под сочленовным шипом. Свободное поле в средней части несет множество пор и коротких борозд. В задней трети его пересекают постепенно расширяющиеся, глубокие борозды. В целом гребни и борозды свободного поля располагаются вдоль большой диагонали. Борозды иногда раздваиваются и образуют вставочные короткие гребни. Образованные бороздами гребни заканчиваются длинными и многочисленными, крупными пектинатными зубцами.

Участок С. Ромбические чешуи, высота которых меньше длины в 2 раза. Антеродорсальный угол почти прямой, слабо оттянут вверх. Антеровентральный угол тупой. Сочленовный шип и ямка не выражены. Вентральный край слегка выгнут. Дорсальный край слегка вогнут. Киль выраженный, прямой, округло-треугольный.

Погруженное поле составляет около четверти длины чешуи. Скульптура свободного поля сходна с таковой участка В, гребни плоскоокруглые в сечении. В верхней части свободного поля есть короткие гребешки. В задней части также присутствуют вставочные гребни. Задний край несет гребнистые зубцы.

Участок II (?). Чешуи характерной удлинненно-сердцевидной формы, билатерально-симметричные. Передний край сильно вогнут. Задний вытянут. Погруженное поле короткое, около 1/6-1/8 длины чешуи. Свободное поле покрыто округлыми, продольными гребнями в

центральной части, и буграми по бокам. Гребни и бугры кончаются зубцами, не выходящими за край чешуи. На заднем крае находится мощный, немного рассеченный бороздами ганоиновый бордюр, несущий многочисленные гребневидные зубцы.

**Сравнение.** От близкого вида *Strelnia certa* A. Minich *S. insolita* отличается более ярко выраженной скульптурой из значительно более узких и редких гребни, а разделяющие их борозды (на соответствующих участках чешуйного покрова) глубже, шире и многочисленнее, чем у *S. insolita*.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский и вятский яруса Европейской части России.

**Материал.** 150 чешуй в колл. колл. ПИН РАН № 5652 хорошей сохранности.

Род *Sludalepis* A. Minich, 2001

*Sludalepis spinosa* A. Minich, 2001

Фототабл. XI, фиг. 8, рис. 16Б.

2001 *Sludalepis spinosa*: А. Миних, с.161, табл. XXII, фиг. 1-3.

2009 *Sludalepis spinosa*: А. Миних, с. 63, табл. 1, фиг. 8-10.

**Голотип.** СГУ, 104-Б/1322-1; боковая чешуя; правый берег р. Стрельна, под урочищем Городок, местонахождение Стрельна, Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) ярус, полдарсская свита.

**Описание.** Участок С. Прямоугольные, почти квадратные чешуи. Сочленовный шип невысокий, с широким основанием. Передний край прямой. Антеродорсальный угол низкий, развит слабо. Постеродорсальный и антеровентральный углы слабо закруглены. Антеровентральный угол срезан под очень крутым углом (порядка 70 град.). Постеровентральный угол также срезан, но под незначительным углом (около 5 град.). Нижний край чешуи немного выпуклый, верхний край немного вогнутый.

Погруженное поле составляет около трети длины чешуи. Передний край прямой. Языковидные выступы закругленные. Гребни округло-треугольные в сечении, почти не сливаются в единое поле, хаотично «наплывая» друг на друга и оканчиваясь заостренными шипами. Борозды, разделяющие гребни, короткие, незакономерно извивающиеся. На изучаемом материале зубцы заднего края не сохранились.

**Сравнение.** Вид монотипичного рода.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) ярус, северодвинский ярус Европейской части России.

**Материал.** 1 чешуя в колл. 5788 удовлетворительной сохранности.

## Семейство Boreolepididae Aldinger, 1937

Род *Boreolepis* Aldinger, 1937*Boreolepis tataricus* Esin, 1996

Фототабл. XII, фиг. 1-10.

1996 *Boreolepis tataricus*: Есин, с. 282, рис. 5.5-II, фиг. 8-10.2009 *Boreolepis tataricus*: А. Миних, с. 63, табл. 1, фиг. 8-10.

**Голотип.** Колл. МГУ № ПР 203/1-2, изолированная чешуя средней части тела; местонахождение Пронькино, Оренбургская область, Сорочинский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдела, вятский ярус, кутулукская свита.

**Описание.** Участок А. Чешуи прямоугольно-ромбической формы. Переднее погруженное поле составляет  $1/4$  длины чешуи. Антеродорсальный угол очень низкий, почти не выраженный. Сочленовный шип низкий, с широким основанием. Киль плоский или слабо выражен. Орнамент свободного поля состоит из тонких диагональных, треугольных в сечении извилистых гребней, берущих начало на его переднем и верхнем краях. Гребни разделены глубокими бороздами, несущими поровые отверстия. Гребни осложнены тонкой струйчатостью из гребешков второго порядка. Некоторые гребни сливаются, доходя до заднего края в виде коротких заостренных зубцов, редко выходящих за край костной пластины. Часть зубцов не доходит до заднего края чешуи, кончаясь заостренными зубцами.

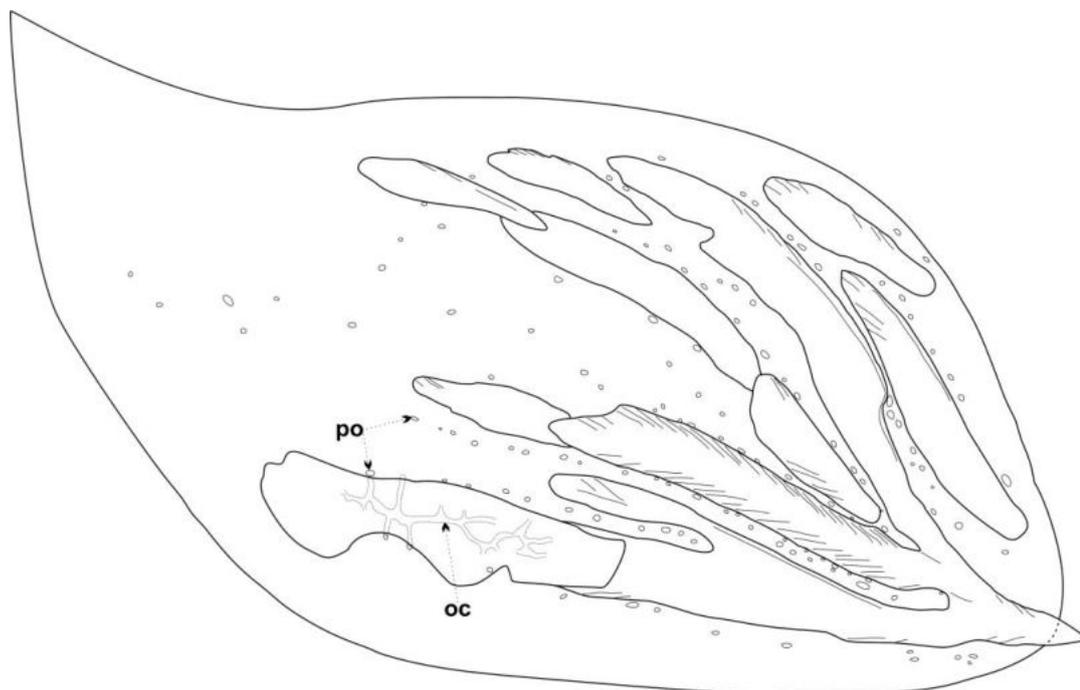
Участок В. Чешуи удлинненно-ромбической формы. Переднее погруженное поле составляет  $1/5$  длины чешуи. Антеродорсальный угол очень низкий, почти не выраженный. Сочленовный шип отсутствует. Киль плоский или слабо выражен. Орнамент свободного поля аналогичен орнаменту чешуй участка А и состоит из тонких диагональных извилистых гребней. Гребни сливаются, доходя до заднего края в виде коротких заостренных зубцов, редко выходящих за край костной пластины. Часть зубцов не доходит до заднего края чешуи, кончаясь заостренными зубцами, нависающими над свободным полем позади гребней.

Участок С. Чешуи удлинненно-ромбической формы. Переднее погруженное поле составляет менее  $1/5$  длины чешуи. Антеродорсальный угол очень низкий, почти не выраженный. Сочленовный шип отсутствует. Киль не выражен. Орнамент свободного поля состоит из тонких диагональных извилистых гребней, округло-треугольных в сечении. В отличие от участков В и С почти все гребни сливаются, образуя дихотомически ветвящуюся «ветвь», кончающуюся в постероventральном углу одним единственным зубцом.

**Сравнение.** Вид монотипичного рода.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдела, верхнесеверодвинский подъярус и вятский ярус Европейской части России.

**Материал.** 37 чешуи в колл. колл. ПИН РАН № удовлетворительной сохранности.



**Рисунок 17.** Строение чешуи *Boreolepis tataricus* Esin, 1996. Условные обозначения: ос – подстилающие каналы, остальные – как на рис. 11.

Familie inc. sed.

Род *Samarichthys* A. Minich, 1990

*Samarichthys luxus* A. Minich, 1990

Фототабл. XIII, фиг. 7-8; рис. 18А.

1990 *Samarichthys luxus*: А. Миних, с. 100, табл. VII, фиг. 1-2.

2009 *Samarichthys luxus*: А. Миних, Миних, с. 70-71, табл. VI, фиг. 1-2; табл. 7, фиг. 1-5.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/Р-96, почти полный скелет; местонахождения Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, аманакская свита.

**Описание.** Участок А. Чешуи прямоугольные. Высота превышает длину в 2 раза. Антеродорсальный угол высокий, сильно оттянут вверх, конец заострен. Антеровентральный угол сильно скошен, закруглен, постероventральный угол острый, постеродорсальный тупой.

Передний и задний края прямые. Дорсальный вогнутый, вентральный выпуклый. Сочленовный шип имеет широкое основание, расположен в середине длины. Ямка длинная. Сочленовный шип, вероятно, был высоким, выше антеродорсального угла (на чешуях в

выборке не сохранился). Киль плоский, смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи находятся многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле занимает  $1/3$  длины чешуи. Языковидные выступы имеют заостренные окончания. Гребни скульптуры очень высокие, треугольные в сечении, короткие, несут очень четко выраженные гребешки второго порядка, заканчиваются заостренными зубцами, не выходящими за край чешуи. Ближе к передней части расположены несколько более длинные гребни (не более половины свободного поля), в задней же части преобладают короткие гребешки. Разделяющие их борозды несколько шире или равны гребням, несут очень многочисленные поры. Гребни могут довольно сильно извиваться, соединяться и разделяться на отдельные ветви, однако в целом направлены диагонально. Задний край не несет зубцов.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка А рядом признаков. Высота примерно в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Дорсальный и вен тральный края почти прямые. Сочленовный шип мал, как и ямка; ниже антеродорсального угла. Киль округло-треугольный, смещен вперед. Погруженное поле составляет не более  $1/5$  длины чешуи. Свободное поле скульптурировано гребнями, аналогичными таковым участка А, имеющими сходное направление и дифференциацию (в передней части длинные, в задней – короткие). Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Задний край обычно не несет зубцов.

Участок D. Чешуи правильной ромбической формы. От чешуй участка С отличаются не выдающимся антеродорсальным углом. Высота их в 2 раза больше длины. Шип и ямка не выражены, киль выражен плохо. Погруженное поле узкое, не более  $1/5$  длины. Свободное поле несет аналогичные чешуям участка С гребни. Пory на внутренней стороне не выражены.

Участок F. Наиболее сходны с участком С. Но длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип с широким основанием. Ямка и киль выражены достаточно хорошо, последний плоский, смещен вперед. Скульптура свободного поля сходна со скульптурой чешуй участка С, но длинные, ветвящиеся гребни преобладают. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

На фотографиях чешуй в иммерсионной жидкости заметны горизонтальные каналы васкулярной системы. Каналы подстилают гребни скульптуры, открываясь по бокам от них поровыми отверстиями. Таким образом, основные каналы повторяют рисунок, образованный этими гребнями. Вниз от горизонтальной сети васкулярных каналов отходят вертикальные базальные каналы, открывающиеся порами на нижней стороне чешуи.

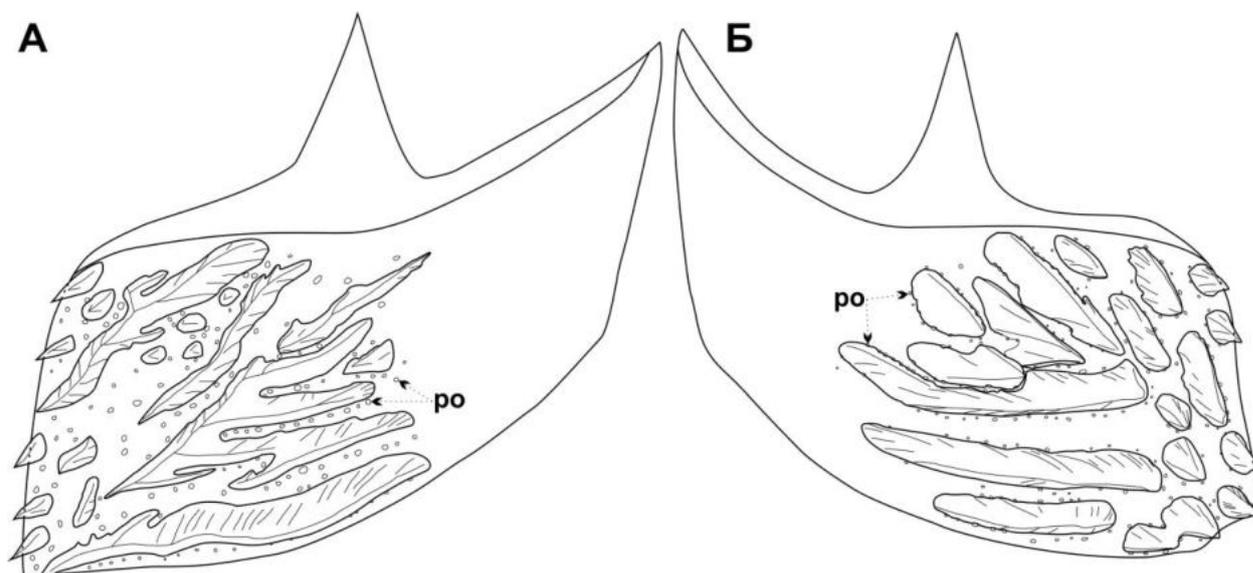
**Ультраскульптура.** Гребни скульптуры чешуй покрыты мелкими (до 10  $\mu\text{m}$  в диаметре) сильно вырванными бугорками. Бугорки направлены от вершины гребней к их периферии. Какой-либо существенной изменчивости в размерах и форме бугорков не обнаружено.

**Сравнение.** *Samarichthys luxus* очень похож на *S. nikolaevae*, но отличается от него несколько более высокими и узкими гребнями, а также прямыми, относительно широкими окончаниями языковидных выступов. Почти не выделяются зоны длинных продольных гребней в антеровентральной половине свободного поя, и коротких треугольных в постеродорсальной. Но в целом отличия малозначительны, и могут объясняться эффектом малой выборки.

**Замечание.** Тип ультраскульптуры ганоина *Samarichthys luxus* принципиально сходен с большинством других базальных лучеперых рыб, чешуи которых также покрыты бугорками [Reissner, 1859; Ermin et al., 1971; Schultze, 1966, 1968, 1977, 2016, 2018; Bakaev, Kogan, 2020a]. Различия в форме бугорков ультраструктуры у *Samarichthys luxus* отражают своеобразный процесс роста ганоина, отличный от роста настоящей эмали лопастеперых рыб [Sire, 1987; Schultze, 2016]. Вероятно, эпидермальные клетки были более растянуты на неровных частях скульптуры (на гребнях, около поровых отверстий и т.д.), что и обуславливает характер ультраскульптуры данного вида. Аналогичное строение васкулярной системы характерно для некоторых базальных лучеперых рыб, таких, как *Boreolepis janseni* Aldinger [Aldinger, 1937]. Однако в данном случае рисунок гребней слишком своеобразен для заключения о близком родстве.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус Европейской части России.

**Материал.** 85 чешуй в колл. ПИН РАН № 5157 хорошей и удовлетворительной сохранности.



**Рисунок 18.** Строение чешуй *Samarichthys* A. Minich. А – *Samarichthys luxus* A.Minich, 1990, чешуя участка В-С; Б – *Samarichthys nikolaevae* (Esin, 1996), чешуя участка В-С. Условные обозначения: как на рис. 11.

*Samarichthys nikolaevae* (Esin, 1996)

Фототабл. XI, фиг. 1-6; рис. 18Б.

1996 *Acroctenolepis nikolaevae*: Есин, с. 285, рис. 5.5-11 а, б, табл. 5.5-4, фиг. 7.

2009 *Samarichthys nikolaevae*: А. Миних, Миних, с. 71, табл. 7, фиг. 6-9.

**Голотип.** Колл. МГУ № ШЧ 1/12, неполный скелет с несохранившейся головой и грудными плавниками; правый берег р. Вятка, выше устья р. Чепца, местонахождение Шихово-Чирки, Проницкий район, Кировская область; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои.

**Описание.** Участок А. Чешуи прямоугольные. Высота превышает длину в 2 раза. Антеродорсальный угол высокий, сильно вытянут вверх, конец заострен. Антеровентральный угол сильно скошен, закруглен, постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой.

Ямка длинная. Сочленовный шип высокий, выше антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи находятся многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле занимает 1/3 длины чешуи. Языковидные выступы имеют заостренные окончания. Гребни скульптуры высокие, треугольные в сечении, короткие в постеродорсальной части свободного поля и более длинные, параллельные нижнему краю чешуи в антеровентральной части свободного поля. Гребни несут выраженные гребешки второго порядка, заканчиваются заостренными зубцами, не выходящими за край чешуи. Гребни могут довольно сильно извиваться, соединяться и разделяться на отдельные ветви, однако в целом направлены диагонально. Задний край несет короткие зубцы, которыми оканчиваются доходящие до края гребни.

Участок В. Чешуи мало отличимые от участка А, за исключением того, что высота превышает длину в 1,5 раза или примерно равна ей.

Участок С. Чешуи прямоугольно - ромбические, отличающиеся от чешуй участка А рядом признаков. Высота примерно в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Дорсальный и вентральный края почти прямые. Сочленовный шип мал, как и ямка; ниже антеродорсального угла. Киль округло-треугольный, смещен вперед. Погруженное поле составляет не более 1/5 длины чешуи. Свободное поле скульптировано гребнями, сходными с

таковым участка А, однако отличающиеся большей длиной: гребни, идущие вдоль нижнего края, могут достигать заднего края чешуи. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи открываются многочисленные, равномерно расположенные поры. Задний край обычно не несет зубцов. Наблюдаемая ультра скульптура не отличается от таковой у *Samarichthys luxus*.

**Сравнение.** *Samarichthys nikolaevae* очень похож на *S. luxus* (Esin, 1996) но отличается более уплощенными и широкими гребнями, а также прямыми, относительно широкими окончаниями языковидных выступов. Кроме того, четче выделяются зоны длинных продольных гребней в антеровентральной половине свободного поля, и коротких треугольных – в постеродорсальной.

**Замечание.** Данный вид, впервые был установлен Есиным, но отнесен к другому роду [Есин, Машин, 1996]. А.В. и М.Г. Миних [2009] рассматривали его также как отдельный вид, несмотря на очень значительную степень сходства с *Samarichthys luxus*. Оба таксона надежно отличаются только при наличии репрезентативной выборки чешуй. В целом отличия малозначительны, и могут объясняться эффектом малой выборки.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, Европейской части России.

**Материал.** 85 чешуй в колл. ПИН РАН № 5802 хорошей и удовлетворительной сохранности.

Семейство *Elonichthyidae* Aldinger, 1937

Род *Elonichthys* Giebel, 1848

*Elonichthys contortus* Esin, 1995

Фототабл. XIV, фиг. 4, 5; рис. 19А.

1995 *Elonichthys contortus*: Esin, с. 126, табл. X, фиг. 12, 16-22.

2009 *Elonichthys contortus*: А. Миних, Миних, с. 88, табл. 10, фиг. 1-6; табл. 11, фиг. 1-3.

**Голотип** – Колл. МГУ, № 263-301/3-6; север Европейской части России, местонахождение Усть-Коин, Республика Коми, Князьпогостский район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус.

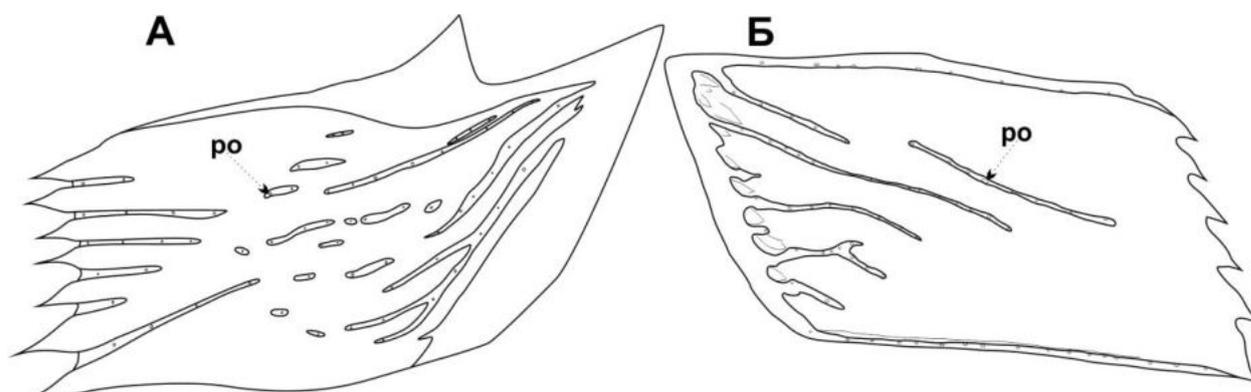
**Описание.** Чешуи мелкие, прямоугольные, тонкие. Высота всегда меньше длины. Края прямые. Антеродорсальный и постероventральный углы заостренные. Антероventральный и постеродорсальный тупые. Сочленовный шип и ямка на изученном материале отсутствуют. Киль плоский. Погруженное поле узкое, не более 1/8 длины. Окончания языковидных выступов прямые, несут выраженные гребешки второго порядка. Свободное поле гладкое, рассечено тонкими бороздками, начинающимися как от переднего края, так и от верхнего. Образованные

гребни направлены диагонально. Задний край несет дентикулятные, немногочисленные зубцы. Поры на внутренней стороне малочисленны, развиты в задней части чешуи.

**Сравнение.** От *Elonichthys punctatus* Aldinger отличается отсутствием на поверхности свободного поля многочисленных пор. Как отмечалось ранее [А. Миних, Миних, 2009а] известно более 30 видов рода *Elonichthys*, сравнение с которыми весьма затруднительно до проведения ревизии рода.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус Европейской части России.

**Материал.** 74 чешуи в колл. ПИН РАН № 5799 хорошей и удовлетворительной сохранности.



**Рисунок 19.** Строение чешуй *Elonichthyidae* Aldinger. А – *Elonichthys contortus* Esin, 1995, чешуя участка С; Б – *Alilepis esini* A. Minich, 2006, чешуя участка С. Условные обозначения как на рис. 11.

Род *Alilepis* Yankevich, 1998

*Alilepis esini* A. Minich, 2006

Фототабл. XIV, фиг. 1-3; рис. 19Б.

1995 *Acentrophorus varians* (Kirkby), Есин, с.129, табл. XI, фиг. 1, 2, 3, 5, sensu Esin.

2006 *Alilepis esini*: А. Миних, с. 185, табл. XXIX, фиг. 1-4.

2009 *Alilepis esini*: А. Миних, Миних, с. 92-93, табл. 12, фиг. 1-6; табл. 13, фиг. 1-4.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/2875-1, боковая чешуя в задней половине тела; полуостров Канин, северо-восточное побережье Чешской губы, между устьем р. Большая Крутая и мысом Надтейсаля, Ненецкий автономный округ; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский (?) ярус.

**Описание.** Чешуи мелкие, прямоугольные, тонкие. Высота всегда меньше длины. Края прямые. Антеродорсальный и постероventральный углы прямые. Антеровентральный и постеродорсальный – тупые. Сочленовный шип и ямка маленькие, с широким основанием,

посередине длины чешуи. Киль выраженный, плоский, чуть смещен вперед. Погруженное поле узкое, не более 1/5 длины. Окончания языковидных выступов прямые, несут множество выраженных гребешков второго порядка. Передний край прямой, вдоль него располагаются от 1 до 5 рядов очень коротких, зубоподобных гребешков. За гребешками начинается почти гладкое свободное поле, рассеченное тонкими бороздками, начинающимися как от переднего, так и от верхнего краев поля и идущими диагонально в верхней части и горизонтально в нижней. Задний край, по всей видимости, оканчивался дентикулятными зубцами (на нашем материале не сохранившимися). Поры на внутренней стороне малочисленны, в задней части чешуи.

**Сравнение.** От всех видов рода отличается слабейшим развитием антеродорсального угла. От *Alilepis kolguevensis* A. Minich *A. esini* отличается отсутствием вертикальных длинных гребней вдоль переднего края свободного поля. От *Alilepis elegans* Yankevich *A. esini* значительно меньшим числом пор и отсутствием гребешков второго порядка на свободном поле. От *Alilepis secunda* A. Minich *A. esini* отличается менее густой посадкой и меньшим числом вертикальных рядов треугольных гребешков в передней части свободного поля; также более крупными размерами сочленовного шипа.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус центральной части Европейской части России и, возможно, уржумский (?) ярус северной части того же региона.

**Материал.** 450 чешуй в колл. ПИН РАН № 5799 хорошей и удовлетворительной сохранности.

Род *Varialepis* A. Minich, 1990

*Varialepis bergi* A. Minich, 1990

Фототабл. XV, фиг. 1-9; рис. 20.

1986 *Varialepis bergi*: А. Миних, с. 4, рис. 1, 2; in litt.

1990 *Varialepis bergi*: А. Миних, табл. IX, фиг. 1, 2.

2009 *Varialepis bergi*: А. Миних, Миних, с. 118-121, табл. 26, фиг. 1-3; табл. 27, фиг. 1; табл. 28, фиг. 1-6; табл. 29; фиг. 1; табл. 30, фиг. 1-3; табл. 31, фиг. 1-2.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/Р-1; целая рыба хорошей сохранности; местонахождения Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, аманакская свита, возраст.

**Описание.** Участок А. Чешуи, высота которых немного превышает длину. Антеродорсальный угол высокий, оттянут вверх, конец заострен. Антеровентральный угол не

скошен, закруглен, образует небольшую шпору, постероventральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты, высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип выше антеродорсального угла. Киль плоский, немного смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле неширокое, занимает  $1/3-1/4$  длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые окончания и несут четко выраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры достаточно резкие, плоско-треугольные в сечении, заостренные наружу, начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Разделяющие гребни борозды длинные, относительно широки, но уже самих гребней, несут многочисленные поры. Гребни сходятся поперек. В антеродорсальной части свободного поля они имеют диагональное направление, на остальной же поверхности расположены концентрически, и образуют вписанные друг в друга прямоугольники, сходящиеся примерно у задней трети большой диагонали чешуи, образуя общее поле. Часто это поле прорезано идущей вдоль него бороздой. Задний край, и задняя часть нижнего края, могут нести до 6 серратных зубцов. Однако, задний край может быть и совершенно лишен зубцов. Какой-либо закономерности данного признака нами не выявлено.

Участок В. Высота примерно равна длине. Края прямые. Антероventральный угол несколько скошен, антеродорсальный угол вытянут вверх. Постероventральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты, но не столь высоки, как на чешуях участка А, расположены в середине длины. Сочленовный шип примерно равен антеродорсальному углу. Киль плоский, центральный. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле неширокое, менее  $1/4$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов закруглены, гребешки второго порядка выражены меньше, чем на чешуях участка А. Гребни скульптуры плоскоокруглые в сечении, хорошо выражены у антеродорсального угла свободного поля, начинаются как от переднего, так и от верхнего края. Борозды, разделяющие гребни, короче и уже, чем на участке А, доходят лишь до середины свободного поля. Практически все гребни направлены диагонально. Вдоль верхнего и нижнего края отдельные гребни плохо выражены, почти сразу сливаются в единое поле. Разделяющие их борозды очень коротки. Однако невысокие валики, продолжающиеся за слившимися гребнями, расположены концентрически. Между этими валиками расположены короткие борозды и отдельные поры. На заднем, и, иногда, на нижнем крае чешуи расположены серратные зубцы (до 6). Однако, на значительном числе чешуй зубцы вообще отсутствуют.

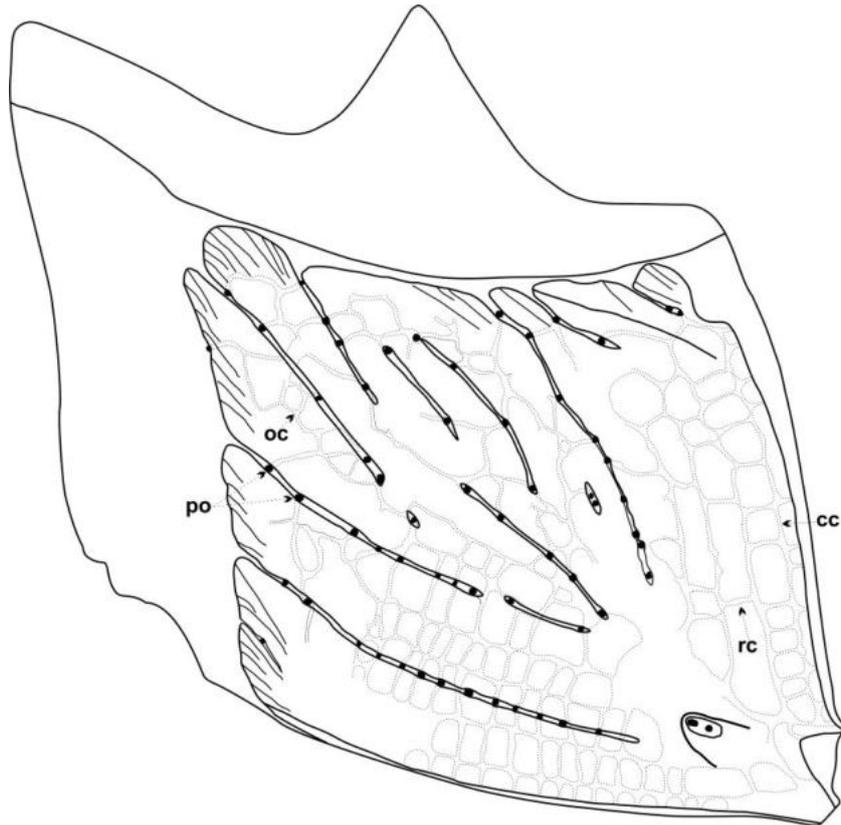
Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,3 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Сочленовный шип и ямка выражены относительно слабо. Киль плоский. Погруженное поле составляет менее  $1/5$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые или прямые, часто неправильной формы. Отдельные гребни скульптуры не выражены. Однако, свободное поле рассечено достаточно длинными (до середины свободного поля) бороздами. Борозды очень узкие, часто довольно сильно извиваются и ветвятся. У переднего края свободного поля они могут соединяться, образуя небольшие изолированные поля ганоина. В целом же борозды направлены диагонально, но часто сильно изогнуты в передненижнем направлении, особенно в нижней части чешуи. Как и на чешуях участка В, гладкая поверхность покрыта порами. Но расположены они без видимой закономерности (не образуют концентрически направленных рядов). Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Задний и, частично, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 9). Однако, как и на других участках тела, чешуи могут вообще не иметь зубцов на заднем крае.

Участок D. Чешуи прямоугольной формы. Длина превышает высоту в два и более раз.

Погруженное поле составляет менее  $1/5$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Антеродорсальный угол прямой. Антеровентральный часто оттянут вниз, образуя небольшую шпору. Шип и ямка не выражены. Киль в виде валика. Окончания языковидных выступов округлые или прямые, часто неправильной формы. Отдельные гребни скульптуры не выражены. Однако, свободное поле рассечено короткими бороздами. Борозды очень узкие, часто довольно сильно извиваются и ветвятся. У переднего края свободного поля они могут соединяться, образуя небольшие изолированные поля ганоина. В целом же борозды направлены диагонально, но часто бывают изогнуты в передненижнем направлении, особенно в нижней части чешуи. Как и на чешуях участка С, гладкая поверхность покрыта порам. Задний и, частично, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 5). Однако, как и на других участках тела, чешуи могут вообще не иметь зубцов на заднем крае.

Участок F. Чешуи сильно вытянутые, длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены слабо, погруженное поле занимает около  $1/2$  длины чешуи, и развито не только у переднего, но и у верхнего края свободного поля. Скульптура сходна со скульптурой чешуй участка С, за тем исключением, что значительная часть гребней начинается от верхнего края свободного поля. Задний и, особенно, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 6).

Участок E. Чешуи, высота которых немного превышает длину. Антеродорсальный угол невысокий, вершина его сильно закруглена. Антеровентральный угол скошен, закруглен, постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты слабо или вообще не развиты. Шип имеет широкое основание, но ниже антеродорсального угла. Киль плоский, немного смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, хаотично расположенные поры.



**Рис. 20.** Строение чешуи участка С *Varialepis bergi* A. Minich. Пунктиром показано строение васкулярной системы (прорисовка с фототабл XV, фиг. 9). Условные обозначения: сс – концентрические каналы, гс – радиальные каналы, остальные – как на рис. 11 и 17.

Погруженное поле неширокое, занимает 1/3 - 1/4 длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые окончания или заострены. Гребни скульптуры резкие, треугольные в сечении, несут выраженные гребешки второго порядка почти по всей длине. Они заострены наружу, начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Разделяющие гребни борозды длинные, относительно широки, но уже самих гребней, несут многочисленные поры. Гребни сходятся поперно. В антеродорсальной части свободного поля может быть несколько отдельных гребней. Там же гребни имеют диагональное направление, на остальной же части расположены концентрически, и, по образному выражению Есина [1992], напоминают луковичу в разрезе. Гребни, сходящиеся примерно у задней трети большой диагонали чешуи,

образуют короткие перемычки, в некоторых случаях обособленные в отдельные зубцы. Задний край не несет зубцов.

На фотографиях чешуй в иммерсионной жидкости заметны каналы васкулярной системы. Наилучшим образом видны горизонтальные каналы васкулярной системы. Строение васкулярной системы демонстрирует топологическую изменчивость. У чешуй передней части тела под антеродорсальной частью свободного поля находится несколько крупных каналов, подстилающих гребни скульптуры. Подстилающие каналы толстые, открываются по бокам гребней серией поровых отверстий. От края центральной части чешуи к заднему и нижнему краю идут радиальные каналы. Вдоль заднего и нижнего края, в периферийной части свободного поля заметны линии роста, отделяющие друг от друга поколения одонтодов и связанные с ними слои кости и ганоина. Внутри каждого нового поколения одонтодов располагаются концентрические каналы, как правило не сообщающиеся с поверхностью чешуи. Лишь в некоторых местах заметны короткие каналы, открывающиеся порами на поверхности ганоина. Концентрические каналы разных поколений соединены друг с другом радиальными каналами, кончающимися на краях чешуи рядом поровых отверстий. Благодаря этому на периферии свободного поля формируется сеть каналов с закономерно расположенными «ячейками», образованными концентрическими и радиальными каналами.

На чешуях из задней части тела подстилающие гребни каналы антеродорсальной части свободного поля не выражены (так как не выражены сами гребни). На их месте находятся незакономерно извивающиеся каналы, так же открывающиеся на поверхности свободного поля в бороздах, разделяющих гребни. От центра к периферии идут радиальные каналы, оканчивающиеся порами на нижнем и заднем крае чешуи. В некоторых местах они соединены нерегулярно расположенным короткими «продольными» каналами. В отличие от чешуй передней части тела тут не формируется правильная сеть с закономерно расположенными ячейками.

**Сравнение.** *Varialepis bergi* отличается от *V. stanislavi* и *V. vitalii* менее выраженными вертикальными гребнями вдоль переднего края свободного поля. От *Varialepis oris* данный вид отличается вогнутым и выпуклым соответственно дорсальным и вентральным краями и более широкой передней сочленовной поверхностью.

**Замечание.** Строение васкулярной системы в чешуях задней части тела в наибольшей степени сходно с типичными представителями отряда *Elonichthyiformes*, такими, как *Elonichthys punctatus* Aldinger [Aldinger, 1937, textfig. 53]. По нашему мнению это свидетельствует о родственных отношениях *Varialepis* и *Elonichthys* и подтверждает верность отнесения обоих таксонов к одному отряду. Однако чешуи передней части тела демонстрируют несколько более

необычную закономерность. Каналы антеродорсальной части свободного поля, подстилающие гребни и открывающиеся по бокам от них рядами поровых отверстий указывают на то, что первоначальный рост чешуи происходил так же, как у базальных костных рыб, например *Ligulalepis toombsi* Schultze, *Dialipina salgueiroensis* Schultze и *Orvicuina* sp. из раннего девона Шпицбергена [Schultze, 1968], *Andreolepis hedei* Gross из позднего силура Скандинавии [Qu et al., 2013, 2016]. Однако в дальнейшем модель роста сменилась на более прогрессивную, характерную для более поздних палеозойских лучеперых рыб.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский и северодвинский яруса Европейской части России.

**Материал.** 1468 чешуй в колл. ПИН РАН № 5157 хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Varialepis stanislavi* A. Minich, 2009

Фототабл. XIV, фиг. 6-10; рис. 21А.

2009 *Varialepis stanislavi*: А. Миних, с. 135, табл. 1, фиг. 2, 4; рис. 1- а, б, в, г.

2009 *Varialepis stanislavi*: А. Миних, Миних, с. 124-125, рис. 17, табл. 34, фиг. 7

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/2893-1, фрагмент чешуйного покрова; Вологодская обл., Полдарский район, р. Сухона, местонахождение Городок-1; татарский отдел (верхняя пермь), северодвинский ярус, полдарская свита.

**Описание.** Участок А. Чешуи, высота которых немного превышает длину. Антеродорсальный угол оттянут вверх, невысокий, конец заострен. Антеровентральный угол не скошен, закруглен, постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты очень хорошо, высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип значительно выше антеродорсального угла. Киль плоский, немного смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле неширокое, занимает менее 1/5 длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые окончания и несут четко выраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры достаточно резкие, но тонкие, плоско-треугольные в сечении, заостренные наружу, начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Разделяющие гребни борозды длинные, довольно узкие, уже самих гребней, несут многочисленные поры. Гребни сходятся поперек. В антеродорсальной части свободного поля имеют диагональное направление, на остальной же части расположены концентрически, и образуют вписанные друг в друга прямоугольники, сходящиеся примерно у задней трети большой диагонали чешуи,

образуя общее поле. Часто это поле прорезано идущей вдоль него бороздой. Задний край и задняя часть нижнего края могут нести серратные зубцы (до 6). Однако, задний край может быть и совершенно лишен зубцов. Весьма характерным признаком является наличие канта не перекрытой кости на некоторых чешуях. особенно он заметен между зубцами.

Участок В. Тонкие чешуи, высота примерно равна длине. Края прямые. Антеровентральный угол несколько скошен, антеродорсальный угол слабо вытянут вверх. Постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты, но не столь высоки, как на чешуях участка А, расположены в середине длины. Сочленовный шип выше антеродорсального угла. Киль плоский, центральный. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле неширокое, менее  $1/6$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов закруглены, гребешки второго порядка выражены меньше, чем на чешуях участка А. Гребни скульптуры плоскоокруглые в сечении, хорошо выражены у антеродорсального угла свободного поля, начинаются как от переднего, так и от верхнего края. Борозды, разделяющие гребни, короче и уже, чем на участке А, доходят лишь до середины свободного поля. Практически все гребни направлены диагонально. Вдоль верхнего и нижнего края отдельные гребни плохо выражены, почти сразу сливаются в единое поле. Разделяющие их борозды очень коротки. Однако невысокие валики, продолжающиеся за слившимися гребнями, расположены концентрически. Между этими валиками расположены короткие борозды и отдельные поры. На заднем, и, иногда, на нижнем крае чешуи расположены серратные зубцы (до 6). Однако, на значительном числе чешуй зубцы вообще отсутствуют.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,3 раза меньше длины, антеродорсальный угол оттянут слабо. Сочленовный шип и ямка выражены относительно слабо. Киль плоский. Погруженное поле составляет менее  $1/7$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые или прямые, часто неправильной формы. Отдельные гребни скульптуры не выражены. Однако, свободное поле рассечено достаточно длинными (до середины свободного поля) бороздами. Борозды очень узкие, часто довольно сильно извиваются и ветвятся. У переднего края свободного поля они могут соединяться, образуя небольшие изолированные поля ганоина. В целом же борозды направлены диагонально, иногда сильно изогнуты в передненижнем направлении, особенно в нижней части чешуи. Как и на чешуях участка В, гладкая поверхность покрыта порами. Но расположены они без видимой закономерности (не образуют концентрически направленных рядов). Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно

расположенные поры. Задний и, частично, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 9). Однако, как и на других участках тела, чешуи могут вообще не иметь зубцов на заднем крае.

Участок D. Чешуи прямоугольной формы. Длина превышает высоту в два и более раз.

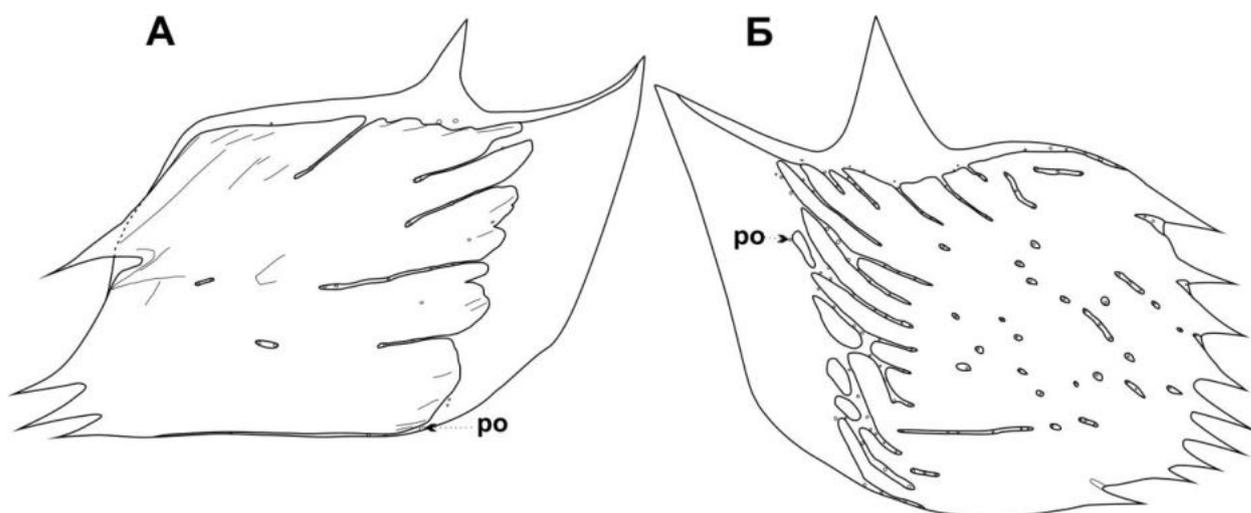
Погруженное поле составляет менее 1/10 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Антеродорсальный угол прямой. Антеровентральный часто вытянут вниз, образуя небольшую шпору. Шип и ямка не выражены. Киль в виде валика. Окончания языковидных выступов округлые или прямые, часто неправильной формы. Отдельные гребни скульптуры не выражены. Однако, свободное поле рассечено короткими бороздами. Борозды очень узкие, часто довольно сильно извиваются и ветвятся. У переднего края свободного поля они могут соединяться, образуя небольшие изолированные поля ганоина. В целом борозды направлены диагонально, но часто бывают изогнуты в передненижнем направлении, особенно в нижней части чешуи. Как и на чешуях участка C, гладкая поверхность покрыта порами. Задний и, частично, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 5). Однако, как и на других участках тела, чешуи могут вообще не иметь зубцов на заднем крае.

Участок F. Чешуи сильно вытянутые, длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены слабо. Погруженное поле занимает около 1/2 длины чешуи, и имеется не только у переднего, но и у верхнего края свободного поля. Скульптура сходна со скульптурой чешуй участка C, за тем исключением, что значительная часть гребней начинается от верхнего края свободного поля. Задний и, особенно, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 6).

Участок E. Чешуи, высота которых немного превышает длину. Антеродорсальный угол не высокий, вершина его сильно закруглена. Антеровентральный угол скошен, закруглен, Постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты слабо или вообще не развиты. Шип имеет широкое основание, но ниже антеродорсального угла. Киль плоский, немного смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, хаотично расположенные поры.

Погруженное поле, по всей видимости, было не широким (не сохранилось на чешуях выборки). Языковидные выступы имеют округлые окончания или заострены. Гребни скульптуры резкие, треугольные в сечении, несут выраженные гребешки второго порядка почти по всей длине. Они заострены наружу, начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Разделяющие гребни борозды длинные, относительно широки, но уже самих гребней, несут многочисленные поры. Гребни сходятся поперек. В антеродорсальной части свободного поля может быть несколько отдельных гребней. Там же гребни имеют диагональное

направление, на остальной же части расположены концентрически, и, по образному выражению Есина [1992], напоминают луковицу в разрезе. Гребни, сходящиеся примерно у задней трети большой диагонали чешуи, образуют короткие перемычки, в некоторых случаях обособленные в отдельные зубцы. Задний край не несет зубцов.



**Рисунок 21.** Строение чешуй *Varialepis* A. Minich, 1990. А – *Varialepis stanislavi* A. Minich, 2009, чешуя участка С; Б – *Varialepis vitalii* A. Minich, 2009, чешуя участка С. Условные обозначения: как на рис. 11.

**Сравнение.** От *Varialepis bergi* A. Minich и *V. oris* Yankevich *V. stanislavi* отличается более наклонными и хорошо развитыми гребнями скульптуры в передней части свободного поля, более широкими бороздами между ними, а также характером слияния гребней на свободном поле чешуи: у *V. bergi* начало слияния гребней происходит вдоль дорсального края. От *V. vitalii* A. Minich данный вид отличается менее развитыми вертикальными гребнями вдоль переднего края свободного поля.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус.

**Материал.** 446 чешуй в колл. ПИН РАН № 5785 хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Varialepis vitalii* A. Minich, 2009

Фототабл XVI, фиг. 1-11; рис. 21Б.

2009 *Varialepis vitalii*: А. Миних, с. 136, табл. 1, фиг. 1, 3.

2009 *Varialepis vitalii*: А. Миних, Миних, с. 125, табл. 34, фиг. 1-3.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/1560-а, передняя часть рыбы с плохо сохранившейся головой; правый берег ручья Блюменталь, в 3 км восточнее д. Блюменталь Беляевского района Оренбургской обл., местонахождение Блюменталь-3; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кульчумовская свита.

**Описание.** Чешуи тонкие. Края прямые. Антеровентральный угол несколько скошен, антеродорсальный угол слабо вытянут вверх. постеровентральный угол острый, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка развиты, как и у других видов, расположены в середине длины. Сочленовный шип выше антеродорсального угла. Киль плоский, центральный. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Погруженное поле неширокое. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов закруглены. Гребни скульптуры Уплощенно-треугольные в сечении, задний край приподнят и заострен. Борозды, разделяющие гребни, относительно широкие. Практически все гребни направлены диагонально. Вдоль дорсального и вентрального краев отдельные гребни плохо выражены, почти сразу сливаются в единое поле. Разделяющие их борозды очень коротки. Однако невысокие валики, продолжающиеся за слившимися гребнями, расположены концентрически. Между этими валиками расположены короткие борозды и отдельные поры. На заднем, и, иногда, на нижнем крае чешуи расположены серратные зубцы (обломаны почти у всех чешуй выборки).

**Сравнение.** От *Varialepis bergi* отличается более наклонными и хорошо развитыми гребнями скульптуры в передней части свободного поля, плоско-треугольными в сечении гребнями и более широкими бороздами между ними; а так же характером слияния гребней на свободном поле чешуи: у *V. bergi* начало слияния гребней происходит вдоль дорсального края. От *V. stanislavi* отличается плоско-треугольными в сечении гребнями и более широкими бороздами между ними.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус.

**Материал.** Около 200 чешуй в колл. ПИН РАН № 5674, 5787, 5786 удовлетворительной и плохой сохранности.

Отряд Scapiliformes Sytchevskaya, 1999

Семейство Evenkiidae Selezneva, 1985

Род *Toyemia* Minich, 1990

**Типовой вид** – *Toyemia tverdochlebovi* Minich, 1990.

**Диагноз.** Хвостовой стебель короткий. Кости крыши черепа скульптурированы длинными, далеко отстоящими гребнями. Чешуйный покров из крупных чешуй, орнаментированных

гребнями, бороздками и ямками. Чешуи прямоугольной формы, их антеродорсальный угол сильно развит, имеет округленное окончание, сильно отогнут вперед. Антеровентральный угол слабо заострен и часто направлен вперед. Задний край чешуй ровный, не несет зубцов. Сочленовный шип имеет заостренную вершину, несет достаточно высокий вертикальный гребень вдоль средней линии. Скульптура чешуй в задней части свободного поля в виде концентрических плоскоокруглых валиков (особенно выраженных в нижней части), разделенных неглубокими ложбинками. В ложбинках находятся многочисленные мелкие поры, располагающиеся концентрически вдоль линий нарастания чешуй. Чешуи лепидотрихий несут характерные округлые и округло-треугольные, вертикальные и субвертикальные гребни. В задней части гребни заменяет единое, гладкое ганоиновое поле, несущее поры.

**Видовой состав.** Два вида: *T. tverdochlebovi* Minich, 1990 и *T. blumentalis* A. Minich, 1995 из верхней перми Европейской России.

**Сравнение.** *Toyemia* отличается от *Evenkia* более слабым развитием заостренного вперед антеровентрального угла, более рассеченным передним краем свободного поля и более упорядоченным расположением пор. Однако вышеперечисленные признаки хорошо «читаются» только при наличии значительной выборки чешуй от особей разного возраста, и в целом следует признать очень высокую степень сходства этих двух родов. От *Oshia Toyemia* отличается более упорядоченным расположением поровых отверстий и большей рассеченностью переднего края свободного поля и скульптурой ганоина из концентрических валиков (у *Oshia* валики идут в диагональном направлении).

**Замечание.** Чешуи *Toyemia* впервые упомянул и изобразил Б.П. Кротов, указав на их сходство с *Polypterus* [1904], однако, не дав им формального описания и названия. Д.Н. Есин также отмечал сходство гистологии чешуй с современным *Polypterus* (наличие мощного дентинового слоя), и предполагал, что *Toyemia* может быть древнейшим прямым предком современных Polypteridae, в то время как сканилепиформы *Evenkia eunoptera* Berg из раннего триаса Сибири и *Oshia ferganica* Sytchevskaya из среднего триаса Средней Азии составляли сестринскую, близкородственную основному филуму тупиковую ветвь [Есин, 1995в].

Впервые мысль о сходстве чешуй типового вида Scanilepiformes - *Scanilepis dubia* (Woodward) из позднего триаса Скандинавии и *Polypterus* высказал Г. Альдингер [1937], указывая на общность гистологического строения васкулярной системы (в частности – развитие синусообразно расширенных каналов, а также отложения концентрических колец костной ткани внутри каналов). В дальнейшем сходство в гистологическом строении чешуй *Scanilepis* и *Polypterus* было отмечено Х.-П. Шульце [1968], обратившем внимание на характерное увеличение концентрации полостей остеоцитов вокруг каналов васкулярной системы этих

родов. В.Н. Яковлев [1973] в своей докторской диссертации отметил сходство строения чешуй *Evenkia eunoptera* и *Polypterus*. Но после изучения более полного скелетного материала *Scanilepis* [Lehman, 1979] идея о родстве двух родов была отвергнута. Позднее на роль непосредственного предка *Polypterus* была предложена *Evenkia* [Selezneva, 1985]. Е.К. Сычевская [1999] объединила *Evenkia* и *Scanilepis* в рамках отряда Scanilepiformes, но поместила в семейства Evenkiidae и Scanilepidae соответственно. Однако Evenkiidae были признаны скорее сестринским таксоном, демонстрирующим сходные морфологические тренды, нежели предком Polypteridae [Сычевская, 1999]. Происхождение Polypteridae от Scanilepiformes было убедительно подтверждено благодаря подробному томографическому изучению скелетного материала еще одного представителя сканилепиформов - *Fukangichthys longidorsalis* Su [Giles et al. 2017].

Полученные нами результаты демонстрируют близкое сходство в строении чешуй *Toyemia* и *Evenkia* и *Oshia*, четко отличающие их от остальных изученных нами палеозойских лучеперых по таким внешним признакам, как форма антеродорсального угла, сочленовного шипа и характер скульптуры свободного поля (чешуй тела и лепидотрихий).

Сходство гистологического строения чешуй *Toyemia* (подробное описание см. ниже) и *Evenkia eunoptera*, *Oshia ferganica*, *Scanilepis dubia* (описания см. [Aldinger, 1937; Schultze, 1968; Ørvig, 1978]), отличающие их от других изученных нами лучеперых, заключаются в следующем. Концентрация полостей остеоцитов вдоль каналов васкулярной системы (у *Toyemia* признак выражен в меньшей степени, чем у других представителей семейства); в кости каналы выстланы концентрическими слоями костной ткани; в дентине формируются дентеоны, а сам дентин приобретает черты вазодентина и остеодентина. Дентиновый слой у всех трех видов развит достаточно слабо, но примерно в равной степени, что опровергает утверждение Д.Н. Есина [1989] о том, что *Evenkia* лишена дентинового слоя.

Чешуя *Toyemia tverdochlebovi* имеет те же общие признаки с чешуей *Polypterus*, что и с *Evenkia* и *Oshia*: форма антеродорсального угла, сочленовного шипа, характер скульптуры свободного поля (чешуй тела и лепидотрихий); развитие широких, синусообразно расширенных каналов под погруженным полем; каналы в центральной части чешуи образуют сложные, трехмерные сплетения, и расположены не только в основании дентинового слоя, но и в верхней части кости (описания этих признаков у Polypteridae см. [Kerr, 1952; Sire, 1990; Sire et al., 2009; Gemballa, Bartsch, 2002; Duro-Royo et al., 2015]). Ультраскульптура *Toyemia* не отличается от таковой Polypteridae [Ermin et al., 1971; Komagata et al., 1993].

Однако у *Toyemia* в чешуях не обнаружено характерного для полиптерид слоя эласмоидной ткани [Meunier, Gayet, 1988; Meunier, Gayet, 1992; Gayet et al., 1992; Sire, 1990; Sire

et al., 2009]. Кроме того, большинство признаков (развитие синусообразно расширенных каналов, концентрация полостей остеоцитов вокруг каналов васкулярной системы и т.д.) выражены у *Toyemia* в меньшей степени, чем у полиптерид. Однако в целом сходство чешуй поразительное, и указывает на сохранения большого количества консервативных признаков у современных Polypteridae. Чешуи большинства других исследованных нами пермских видов лучеперых (*Palaeoniscum kasanense* Geinitz et Vetter, *Uranichthys pretoriensis* A.Minich, *Strelinia insolita* (Esin), *Varialepis bergi* A. Minich, *Burguklia minichorum* Bakaev & Kogan) в целом соответствуют по гистологическому строению генерализованному плану палеонискоидной чешуи.

Таким образом, это еще раз подтверждает верность отнесения *Toyemia* к Scanilepiformes как самого древнего известного представителя группы.

*Toyemia tverdochlebovi* Minich, 1990

Фототабл. XVII, фиг. 1-12; рис. 22Аб Б.

1990 *Toyemia tverdochlebovi*: Миних, с. 98, табл. VII, фиг. 1-4.

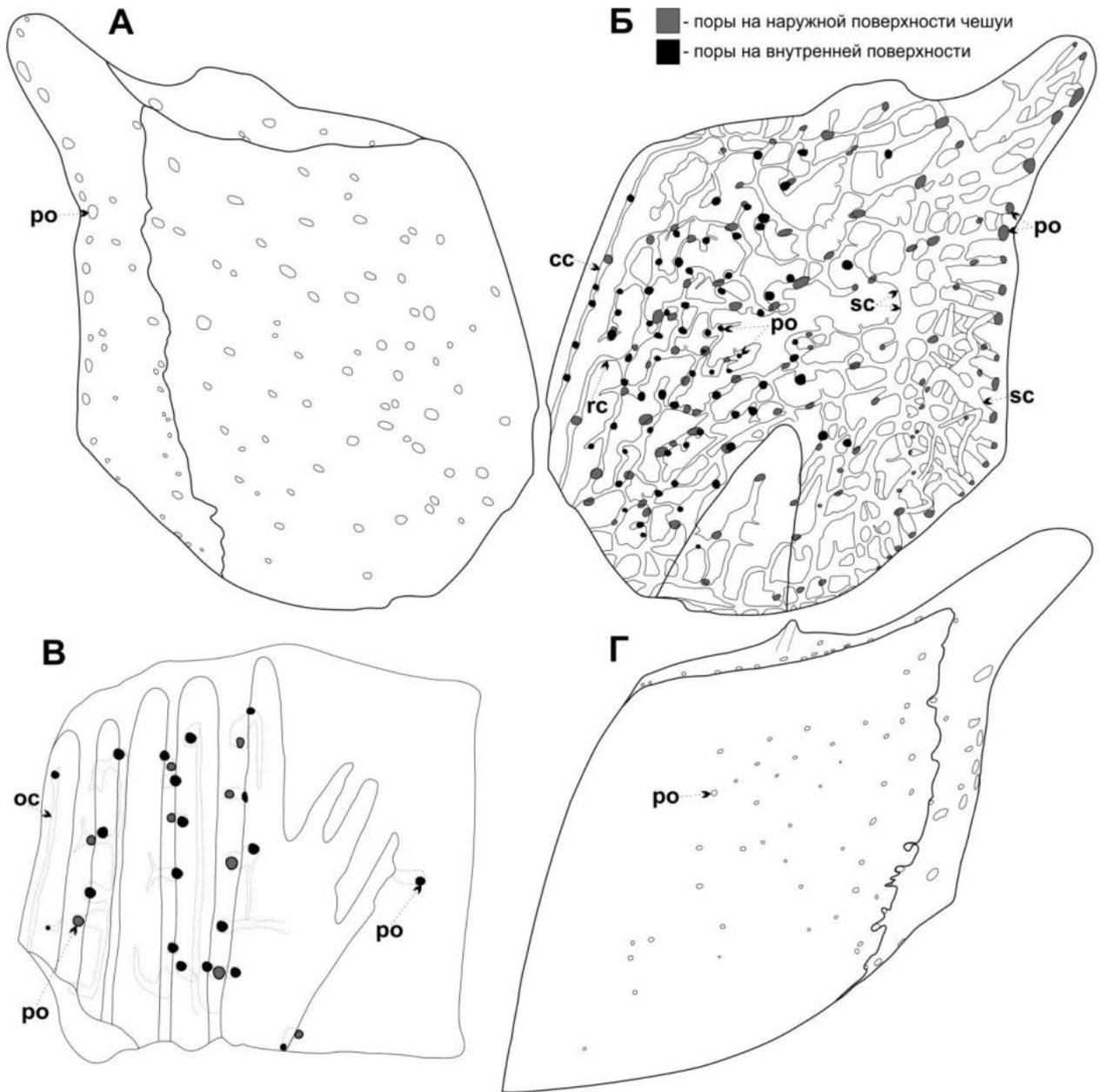
2009 *Toyemia tverdochlebovi*: А. Миних, Миних, с. 106-107, рис. 9, табл. 21, фиг. 1; табл. 22, фиг. 1-4; табл. 23, фиг. 1-4.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/988 а, б, в: рыба с разрушенной головой и неполно сохранившимся чешуйным покровом и плавниками; местонахождение Бабинцево, Оренбургская область, Грачевский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, малокинельская свита.

**Описание.** Участок А. Чешуи прямоугольной формы. Высота их в 1,5-2 раза превышает длину. Передний край слабо вогнут. Антеродорсальный угол сильно развит, имеет округленное окончание, сильно отогнут вперед. Антеровентральный угол слабо заострен и часто направлен вперед. Верхний край чешуи слегка вогнут на уровне шипа. Вентральный край слабо выгнут в районе ямки. Задний край чешуи ровный, не несет зубцов. Постеродорсальный угол округлен, вентральный - заострен. Погруженное поле около  $\frac{1}{4}$  длины чешуи. Шип и ямка треугольные, небольшие. Шип имеет заостренную вершину, несет достаточно высокий вертикальный гребень вдоль средней линии. Хребет гребня уплощенный, гладкий. По бокам от него поверхность кости пористая (что указывает на место крепления коллагеновых волокон компактного слоя кожи). Ямка глубокая. Киль плоский, расположен несколько впереди ямки и шипа.

Передний край свободного поля ровный, рассечен короткими тонкими, сначала довольно резко падающими вниз, а затем плавно поворачивающимися назад. Образованные бороздками гребни округлые в сечении, иногда доходят до середины свободного поля. Скульптура в задней

части ганоинового поля в виде концентрических плоскоокруглых валиков (особенно выраженных в нижней части), разделенных неглубокими ложбинками. В ложбинках находятся многочисленные мелкие поры, располагающиеся концентрически вдоль линий нарастания чешуй. За килем находятся многочисленные, беспорядочно разбросанные поры.



**Рис. 22.** Строение чешуй *Toyemia* Minich, 1990. А-В – *Toyemia tverdochlebovi* Minich, 1990: А, Б – боковая чешуя участка В молодой особи, А – с наружной стороны, Б – с внутренней стороны, показано строение внутренней сети каналов; В – чешуя лепидотрихии, с наружной стороны, показано строение внутренней сети каналов; Д – *Toyemia blumentalis* A. Minich, 2009, боковая чешуя участка С. Условные обозначения: sc – синусообразно расширенные каналы, все остальные – как на рис. 11 и 17.

Участок В. Чешуи ромбической формы. Длина их равна высоте или несколько меньше ее. Свободное поле почти гладкое, плоскоокруглые концентрические валики выражены слабо, а рассекающие поле борозды значительно короче, чем на участке А. По остальным признакам аналогичны чешуям участка А.

Участок С. Чешуи ромбической формы. Длина в 1,2 - 1,5 раза превышает высоту. Шип и ямка очень маленькие, либо отсутствуют. Киль узкий, расположен впереди шипа и ямки. Ширина погруженного поля составляет не более  $1/5$  длины чешуи.

Участок D. Длина чешуй в 2 раза превышает высоту. Погруженное поле в виде узких полос расположено вдоль переднего и верхнего края чешуи. Киль, шип и ямка отсутствуют. Антеродорсальный угол развит слабо, на конце округлен. Передний край не вогнутый, Антеровентральный угол округлен и не выдается вперед.

Участок Е. Мелкие чешуи округло-треугольной формы. антеродорсальный угол большой, выступающий, слабо отогнут вперед. Задний край заострен, передний слабо вогнут. Киль, шип и ямка отсутствуют. Свободное поле треугольной формы, его передний край отчетливо рассечен короткими бороздками. Передние окончания языковидных выступов округлены.

Участок F. Вытянутые в длину чешуи с сильно развитым погруженным полем. Антеродорсальный угол очень крупный, широкий у основания, направлен вверх и вперед. Передний край чешуй прямой или слабо вогнутый. Шип и ямка маленькие. Киль слабо развит или отсутствует. По мере приближения к вентральной части тела чешуи данного участка становятся несколько мельче. Их задний край укорачивается, форма свободного поля становится трапециевидной, с более высоким передним краем. Киль, шип и ямка полностью исчезают. Вентральный край чешуи У-образно выгнут вниз, дорсальный край полого вогнут.

Чешуи лепидотрихий. Чешуи прямоугольные, мелкие, толстые. Высота может как значительно превышать длину (более чем в 5 раз), так и значительно уступать ей (до 4 раз).

Постеровентральный угол бывает сильно вытянутым. Края прямые. Сочленовные элементы не выражены, но есть выраженные, сложные суставные поверхности. Своеобразный «киль» плоский, располагается по середине длины. по обеим сторонам от него расположены многочисленные поры. Погруженное поле неширокое – не более, чем  $1/5$  длины – или вообще отсутствует. В передней части погруженного поля расположены крайне характерные округлые и округло-треугольные, вертикальные и субвертикальные гребни. В задней части гребни заменяет единое, гладкое ганоиновое поле, несущее поры. В основании лепидотрихий располагаются сросшиеся чешуйки (места срастания в виде утолщений), имеющие широкое погруженное поле как вдоль переднего, так и вдоль верхнего края.

Ультраскульптура. Свободное поле чешуй покрыто мелкими (менее 10  $\mu\text{m}$  в диаметре) бугорками. Бугорки на плоской поверхности в центральной части свободного поля имеют округлую форму, а расстояние между вершинами соседних бугорков составляет примерно 10  $\mu\text{m}$ . Однако на переднем крае гребней свободного поля бугорки имеют вытянутую форму, и тем длинней, чем на менее ровной поверхности они расположены.

На фотографиях чешуй в иммерсионной жидкости заметны каналы васкулярной системы. В центральной части каналы относительно толстые (могут образовывать небольшие расширения-синусы), не формируют сплошную сеть, а образуют отдельные сложные, трехмерные сплетения на разных уровнях (нет плоской структуры), образуя петли, изгибы и разветвления. Наибольшая концентрация каналов наблюдается на границе дентина и кости, а через нижний слой кости проходят вертикальные и субвертикальные каналы. Каналы центральной части свободного поля открываются на поверхность через хаотично расположенные поровые отверстия.

Вдоль заднего и нижнего края, в периферийной части свободного поля заметны линии роста, отделяющие друг от друга поколения одонтодов и связанные с ними слои кости и ганоина. В этой части чешуи каналы васкулярной системы в основном расположены между дентином и костью. Внутри каждого нового поколения одонтодов располагаются концентрические каналы, открывающиеся на поверхности свободного поля рядами закономерно расположенных поровых отверстий, образующих концентрический узор. Концентрические каналы разных поколений соединены друг с другом радиальными каналами, кончающимися на краях чешуи рядом поровых отверстий. Благодаря этому на периферии свободного поля формируется плоская сеть каналов с закономерно расположенными «ячейками», образованными концентрическими и радиальными каналами.

В передней части чешуи, под погруженным полем, лишенным ганоинового покрова также располагаются каналы васкулярной системы. Каналы очень толстые (значительно толще, чем в центральной части), в основном радиальные. Многие радиальные соединяются короткими «продольными» каналами. Толстые радиальные каналы открываются на поверхности погруженного поля (в основном вдоль переднего края) поровыми отверстиями, значительно более крупными, чем на свободном поле.

**Сравнение.** От *Toyemia blumentalis* вид отличается практически гладким свободным полем, отсутствием выраженных гребней, меньшими средними размерами чешуи.

**Распространение** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус Европейской части России.

**Материал.** 1946 чешуи в колл. ПИН РАН № 5652, 5675, 5788 хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Toyemia blumentalis* A. Minich, 2009

Фототабл. XVIII, фиг. 1-13; фототабл. XIX, фиг. 1-4; фототабл. XX, фиг. 1-2; фототабл. XXI, фиг. 12-18; рис. 22В, Г.

1995 *Toyemia blumentalis*: А. Миних, с. 3, рис. 2, in litt.

2009 *Toyemia blumentalis*: А. Миних, Миних, с. 107-110, рис. 10, 11, табл. 24, фиг. 1-6.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/1681-1, боковая чешуя с передней половины тела; местонахождение Блюменталь-3, Оренбургская область, Беляевский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кутулукская свита.

**Описание.** Участок А. Чешуи прямоугольной формы. Высота их более чем в 2 раза превышает длину. Передний край слабо вогнут. Антеродорсальный угол сильно развит, имеет округленное окончание, сильно отогнут вперед. Нижний передний угол слабо заострен и часто направлен вперед. Верхний край слегка вогнут на уровне сочленовного шипа. Нижний край слабо выгнут в районе ямки. Задний край чешуй ровный, не несет зубцов. Верхний задний угол округлен, нижний – заострен. Погруженное поле около 1/4 длины чешуи. Шип и ямка треугольные, небольшие. Шип направлен вверх, у основания узкий, имеет заостренную вершину, несет достаточно высокий вертикальный гребень. Ямка глубокая. Киль тонкий, расположен несколько впереди ямки и шипа. Скульптура свободного поля из высоких, мощных, округло-треугольных в сечении гребней, особенно хорошо выраженных у переднего края. В задней части обычно присутствуют концентрические валики с многочисленными порами в разделяющих их ложбинках. У некоторых чешуй все свободное поле покрыто мощными гребнями.

Участок В. Чешуи ромбической формы. Длина их равна высоте или несколько больше ее. Скульптура свободного поля в передней части представлена довольно резко ниспадающими бороздами, разделяющими округлые в сечении гребни. Языковидные выступы округлые или округло-заостренные. Эти элементы орнамента занимают не более 1/8 длины свободного поля. Всю остальную площадь занимают плоские концентрические валики, разделенные неглубокими ложбинками с многочисленными порами. По остальным признакам аналогичны чешуям участка А.

Участок С. Чешуи ромбической формы. Длина в 1,2 - 1,5 раза превышает высоту. Шип и ямка очень малы, однако первый несет выраженный гребень, а вторая довольно глубока. Киль

узкий, расположен впереди шип и ямки. Ширина погруженного поля составляет не более  $1/5$  длины чешуи.

Участок D. Длина чешуй в 2 раза превышает высоту. Погруженное поле в виде узких полос расположено вдоль переднего и верхнего края чешуи. Киль, шип и ямка отсутствуют. Антеродорсальный угол развит слабо, на конце округлен. Передний край не вогнутый, антеровентральный угол округлен и не выдается вперед.

Ультраскульптура. Не отличается от таковой у *Toyemia tverdochlebovi* и состоит из мелких бугорков, округлых в центре и вытянутых по краям и на гребнях свободного поля.

Гистология чешуи. В чешуе хорошо развиты ганоиновый, дентиновый и костный слои. Ганоин многослойный. В проходящем свете хорошо заметны стержнеподобные структуры. Слои ганоина вклиниваются между последовательно прирастающими друг к другу одонтодами (формирующими одонтокомплекс). Формирование нового одонтода сопровождается частичной резорбцией старого (замены линии резорбции). Дентиновый слой слабо развит в центре чешуи (там, где каналы формируют трехмерные сплетения), но гораздо более развит в нижней и задней части (где каналы формируют упорядоченную плоскую сеть). В периферийной части каналы расположены в основании одонтодов, что позволяет уверенно идентифицировать их как пульпарные каналы. От сплетений и сети каналов вниз идут вертикальные каналы, пронизывающие костный слой. Вдоль просвета каналов сконцентрированы полости остеоцитов, а сами каналы изнутри выстланы концентрическими слоями клеточной костной ткани (мы полагаем, что именно в этих слоях сконцентрированы описанные выше полости остеоцитов). Подобные структуры напоминают вторичные остеоны кости тетрапод, и указывают на перестроение структуры кости. Вверх от основной системы каналов через дентиновый слой отходят короткие каналы, открывающиеся поровыми отверстиями на поверхности ганоина. Каналы изнутри выстланы дентином.

В дентине хорошо заметны дентиновые каналы, в основном направленные вверх, но так же в стороны или вниз. Иногда одонтоды дентинового слоя глубоко внедряются в костный слой. В таком случае дентиновые каналы расходятся радиально от пульпарных каналов. В некоторых случаях пульпарные каналы изнутри выстланы концентрическими слоями дентина, и заключают в себе клетки (одонтоциты), благодаря чему приобретает вид трубчатого клеточного дентина с чертами вазодентина и остеодентина. Костный слой толстый. Вдоль нижнего и верхнего края чешуи, а также через киль в костный слой проникает множество Шарпеевых волокон, устремленных к центральной части чешуи.

**Сравнение.** От *Toyemia tverdochlebovi* вид отличается гораздо более выраженными гребнями скульптуры на чешуе (особенно в передней части свободного поля), большим средним размером чешуй.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, верхняя часть северодвинского и вятский ярус Европейской части России.

**Материал.** 2900 чешуй в колл. ПИН РАН № 5652, 5674, 5676, 5787 хорошей и удовлетворительной сохранности.

Отряд Platysomiformes Aldinger, 1937

Семейство Platysomidae Young, 1866

Род *Platysomus* Agassiz, 1833

*Platysomus biarmicus* Eichwald, 1857

Фототабл. XXII, фиг. 1-6, фототабл. 23, фиг. 1-7; фототабл. 25, фиг. 9-13; рис. 23В.

1860 *Platysomus biarmicus*: Eichwald, pl. LVI, fig. 7;

1903 *Platysomus biarmicus*: Кротов, табл. 1, фиг. 28-30;

1939 *Platysomus biarmicus*: Хабаков, с. 216, табл. L, фиг. 4;

1986 *Platysomus biarmicus*: Миних, С. 4, рис. 1-5.

2009 *Platysomus biarmicus*: А. Миних, Миних, с. 153-156, табл. 35, фиг. 1-2; табл. 36, фиг. 1-2; табл. 37, фиг. 1-2; табл. 38, фиг. 1; табл. 39, фиг. 1; Табл. 40, фиг. 1-2; табл. 41, фиг. 1; табл. 42, фиг. 1-2; табл. 43, фиг. 1; табл. 45, фиг. 2-3; табл. 46, фиг. 3.

**Голотип.** Колл. Горного музея № 97/107, крупный фрагмент тела рыбы с плохо сохранившейся головой. Происходит из Каргалинских медных рудников; Оренбургская обл., Каргалинские рудники; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский (?) ярус.

**Описание.** Чешуи высокие, тонкие, прямоугольные. Выделить традиционные участки тела довольно сложно: чешуи высоки в средней части тела (высота в средней части тела превышает длину в 2-3 раза), ближе к спине и брюху – значительно ниже (почти квадратные). Скульптура на всех чешуях весьма сходна, но демонстрирует некоторые закономерные изменения. Края прямые. Антеродорсальный угол практически не выражен, антеровентральный угол часто сильно вытянут вниз. Оба задних угла прямые. Сочленовный шип треугольный, очень высокий и широкий, плоский, основание его часто почти равно ширине чешуи; часто несет вертикальные борозды. Ямка так же очень широкая и длинная (обычно достигает примерно до половины высоты чешуи). Киль обычно выражен слабо, в виде плоского вздутия впереди от ямки. Вдоль кия сзади идет вертикальный ряд пор, за которым расположены беспорядочно разбросанные немногочисленные поры.

Погруженное поле занимает  $1/2$  -  $1/3$  длины чешуи, как правило несет поры (особенно вдоль переднего края свободного поля). Передний край свободного поля прямой. Скульптура представлена вертикальными и субвертикальными, округлыми в сечении полыми валиками. Бороздки, разделяющие валики, узкие, несут многочисленные, расположенные на примерно равном расстоянии друг от друга поры. Скульптура несколько различается на разных участках тела. Так, на чешуях, расположенных ближе к брюху рыбы, валики проходят от антеродорсального угла к задненижнему с незначительным изгибом в передненижнем направлении. Кроме того, на самых нижних чешуях валики начинают достаточно часто прерываться, образуя короткие валики и даже линии бугорков. Однако, у данного вида никогда не наблюдается полного «распада» валиков на отдельные бугорки. В средней части тела валики скульптуры вертикальные, практически прямые, не разделяются на отдельные бугорки. На чешуях, расположенных ближе к спине, валики скульптуры проходят от антеровентрального угла к постеродорсальному с небольшим изгибом в антеродорсальном направлении. На наиболее верхних чешуях валики так же, как и на нижних, начинают прерываться, образуя отдельные бугорки (однако, также не занимающие всей поверхности чешуи). Своеобразны чешуи, расположенные на хвостовом стебле: их длина немного превышает высоту, погруженное поле широкое (порядка  $1/2$  длины), сочленовный шип и ямка развиты относительно слабо (но все-таки присутствуют). Валики скульптуры почти вертикальны, но несколько изогнуты в постеродорсальном направлении, так как их верхние концы расположены несколько впереди нижних.

Валиковидные гребни состоят из несколько наложенных друг на друга поколений разделенных полостями костных пластинок (содержащих полости остеоцитов). Полости разных поколений соединяются между собой и с внешней поверхностью порово-канальной системой. Пory открываются в бороздах между гребнями. У расположенных в центре валиков больше поколений костных пластинок, чем у валиков на периферии, что отражает процессы роста чешуи. Общее число валиков зависит возраста и увеличивается в онтогенезе.

Коньковые чешуи V-образные в краниокаудальной проекции. Они имеют направленные вентролатерально (для спинных) и дорсолатерально (для брюшных) костные «крылья», перекрываемые боковыми чешуями. Между «крыльями» располагается несколько отверстий различного размера (вероятно вмещавших сосуды и нервы). Свободное поле этих чешуй небольшое, и несет от двух до десяти ярко выраженных, мощных, крючковатых, загнутых назад шипов. Четкой разницы между тканью шипов и «крыльев» нет. По всей видимости, шипы состоят из костной ткани.

**Сравнение.** *Platysomus biarmicus* по строению тела близок к *Platysomus gibbosus* из верхней перми Западной Европы, отличаясь меньшими размерами, формой и пропорциями покровных костей черепа и иной скульптурой на чешуях [А. Миних, Миних, 2009а]. От *Platysomus bashkirus* Minich *P. biarmicus* отличается скульптурой чешуй в виде длинных валиков, как правило непрерывно тянущихся вдоль всего свободного поля (в вертикальном или диагональном направлении).

**Замечания.** Чешуи *Platysomus* состоят только из кости, что было показано Г. Альдингером [1937]. Он также отмечал рост числа гребней в онтогенезе, а так же превосходно описал внутреннее строение системы костных пластин и разделяющих их полостей [Aldinger, 1937, textfig. 48]. Есин [1995б] указывал на отсутствие столь характерных для ганоина бугорков микроскульптуры на валиках свободного поля *Platysomus*, что также подтверждает отсутствие данного слоя в чешуях.

Сходный с *Platysomus biarmicus* тип скульптуры широко распространен среди *Platysomoidei*. Так, сходную скульптуру показывают: *Platysomus gibbosus* (= *P. striatus*), [Haubold, Schaumberg, 1985; Campbell, Phuoc 1983]; *P. schultzei* [Zidek, 1992]; *P. swaffordae* [Mickle, Bader, 2009]; *P. solikamskensis* [Yankevich, Minikh, 1998]; *Ebenaqua ritchiei* и *Bobasatrania mahavavica* [Campbell, Phuoc 1983]; *Platysomidae* gen. indet. [Schultze, 1985, fig. 7, 10].

Чешуи *Platysomus* из отложений казанского яруса Восточной Европы Д. Н. Есин [1995в, 1998] определял обнаруженные им чешуи как *P. cf. striatus*, однако ни в одной работе он не аргументировал этой точки зрения, а также не поместил изображения и не привел номеров соответствующих экземпляров. При изучении наших сборов из тех же местонахождений (Шихово-Чирки, Усть-Коин, Сентяк, Голюшерма) не удалось выявить сколь-либо существенных отличий в морфологии чешуй. Изучение материалов Д. Н. Есина также не дало результатов.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) и верхнепермский (татарский) отделы, от основания казанского яруса до середины верхнесеверодвинского подъяруса Европейской части России.

**Материал.** Около 1400 чешуй в колл. ПИН РАН № 5799, 5801, 5788 хорошей и удовлетворительной сохранности (включая один неполный скелет).

*Platysomus bashkirus* Minich, 1992

Фототабл. XXII, фиг. 7-10.

1992 *Platysomus bashkirus*: Миних, с. 141, табл. II, фиг. 12.

2009 *Platysomus bashkirus*: А. Миних, Миних, с. 156-157, табл. 45, фиг. 4-8.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/1145, часть черепа и разрозненные чешуи; местонахождение Сарай-Гир, Оренбургская область. Матвеевский район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, белебеевская свита (по [Tverdokhlebov et al., 2005]). В другом источнике [А. Миних, Миних, 2009] Сарай-Гир ошибочно приписывается к Республике Башкортостан.

**Описание.** Чешуи высокие, тонкие, прямоугольные. Выделить традиционные участки тела довольно сложно: чешуи высоки в средней части тела высота в средней части тела превышает длину в 2-3 раза), ближе к спине и брюху – значительно ниже (почти квадратные). Скульптура на всех чешуях весьма сходна, но демонстрирует некоторые закономерные изменения (см. ниже). Края прямые. Антеродорсальный угол практически не выражен, антеровентральный угол часто сильно вытянут вниз. Оба задних угла прямые. Сочленовный шип треугольный, очень высокий и широкий, плоский, основание его часто почти равно ширине чешуи; часто несет вертикальные борозды. Ямка также очень широкая и длинная (обычно доходит примерно до половины высоты чешуи). Киль обычно выражен слабо, в виде плоского вздутия впереди от ямки. Вдоль кия сзади идет вертикальный ряд пор, за которым расположены беспорядочно разбросанные немногочисленные поры.

Погруженное поле занимает  $1/2 - 1/3$  длины чешуи, как правило несет поры (особенно вдоль переднего края свободного поля). Передний край свободного поля прямой. Скульптура представлена отдельными, округлыми как в сечении, так и по контуру бугорками, значительно реже – короткими валиками, никогда не протягивающимися на всю длину чешуи. Бороздки, разделяющие бугорки, узкие, несут многочисленные, расположенные на примерно равном расстоянии друг от друга поры. достаточно часто встречаются чешуи, бугорки скульптуры на которых выстроены в линии, особенно у заднего края чешуи. В таком случае можно проследить топографическую изменчивость чешуй. Так, на чешуях, расположенных ближе к брюху рыбы, ряды бугорков проходят от антеродорсального угла к задненижнему с незначительным изгибом в передненижнем направлении. В средней части тела ряды бугорков практически никогда не выражены. На чешуях, расположенных ближе к спине ряды бугорков проходят от передненижнего угла к постеродорсальному с небольшим изгибом в антеродорсальном направлении.

Очень своеобразные чешуи расположены на верхнем и нижнем краях тела. Они имеют направленные вентролатерально (для спинных) и дорсолатерально (для брюшных) костные «крылья», перекрываемые боковыми чешуями. Свободное поле этих чешуй небольшое, и несет от двух до десяти ярко выраженных, мощных, крючковатых, загнутых назад шипов.

**Сравнение.** От *Platysomus biarmicus* отличается скульптурой чешуй в виде отдельных бугорков или очень коротких валиков.

**Замечания.** Несмотря на значительное количество материала, достаточно сложно уверенно дать видовое определение, потому, что наши сборы происходят из нетипичного для вида интервала. Кроме того, в том же местонахождении в значительных количествах представлен и *P. biarmicus*. При этом признаки обеих форм могут несколько перекрываться.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) и верхнепермский (татарский) отделы, от основания казанского яруса до середины верхнесеверодвинского подъяруса Европейской части России.

**Материал.** 111 чешуй в колл. ПИН РАН № 5788, 5801 удовлетворительной сохранности.

Семейство (?) Platysomidae Young, 1866

Род *Kargalichthys* Minich, 1992

1986 *Kargalichthys* Миних с. 17, in litt.

1992 *Kargalichthys* Миних, с. 143.

1993 *Wardichthys* Есин, с. 129.

**Тип рода** – *Kargalichthys efremovi* Minich, 2009

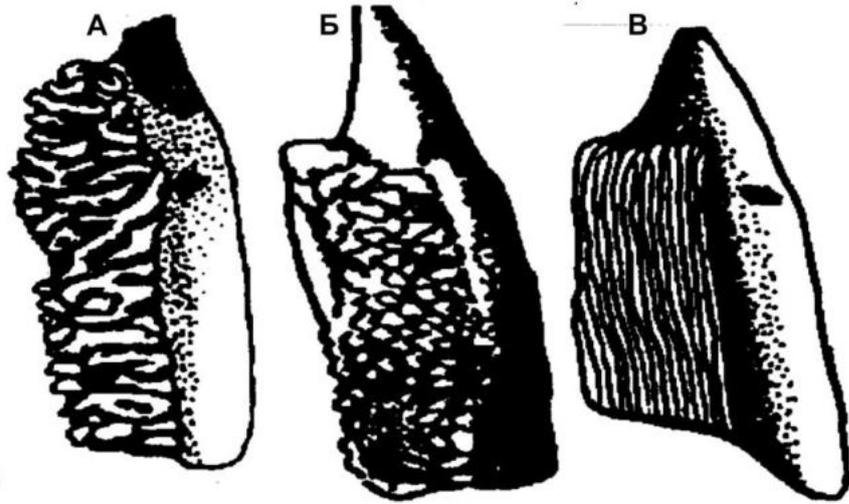
**Диагноз.** Высокотелье рыбы. Подвесок вертикальный. Operculum меньше suboperculum. Имеются две пары postcleithralia. Бранхиостегальные лучи немногочисленны. Грудные плавники вблизи брюшного края; имеют широкое основание. Брюшные небольшие, ближе к грудным. Челюсти с бульбообразно утолщенными, слегка заостренными зубками. Орнамент покровных костей состоит из концентрически расположенных гребней; на cleithrale и supraclithrale из продольно вытянутых по длинной оси валиков.

Боковые чешуи высокие, прямоугольные, с широким сочленовным шипом; их орнамент состоит из грубых продольных длинных и коротких, заостренных кзади, гребней и бугорков вдоль. Гребни состоят из отдельных, хаотично налегающих друг на друга одонтодов и не формируют единого одонтокомплекса. Ганоина тонкий, покрывает отдельные одонтоды в один слой и несет ультраскульптуру из микротуберкул. Брюшные и спинные коньковые чешуи парные, на заднем крае несут узкие, высокие гребни, кончающиеся выраженными шипами.

Чешуя состоит из трех типов ткани: ганоина, дентина и слоистой клеточной кости.

**Видовой состав.** *K. efremovi* Minich, 1986 из уржумского яруса средней перми и низов северодвинского яруса верхней перми Европейской России и *K. pritokensis* Minich, 1992 из казанского яруса средней перми Европейской России.

**Сравнение.** Отличается от всех родов семейства деталями строения и расположения покровных костей черепа, наличием зубов в зубной кости, орнаментом на покровных костях черепа и чешуйного покрова, расположением и строением плавников. Кроме того, гистологическое строение чешуй данного вида резко отличается от большинства известных *Platysomoidei* наличием хорошо развитого дентинового и ганоинового слоев, кроме ранее отнесенного к *Platysomidae* *Paranaichthys longianalis* [Dias, 2012]. От *Paranaichthys longianalis* *Kargalichthys* отличается мощными, рельефными и короткими гребными скульптуры.



**Рис. 23.** Строение боковых чешуй *Platysomidae* Young по Есину, 1995б. А – *Kargalichthys pritokensis* Minich, 1992; Б – *Kargalichthys efremovi* Minich, 2009; В – *Platysomus biarmicus* Eichwald, 1857.

**Замечание.** Чешуи и дермальные кости *Paranaichthys* так же, как и *Kargalichthys* имеет состоят из трех слоев – ганоинового, дентинового и костного *longianalis* [Dias, 2012], в то время, как у *Platysomus* чешуи и кости состоят только из кости. Если учесть, что скульптура чешуй и костей *Ebenaqua* и *Bobasatrania* очень сходна с *Platysomus*, их чешуи и кости так же состоят только из кости. Вариант строения чешуи *Platysomus*, *Ebenaqua* и *Bobasatrania* (сильно отличающийся от чешуй палеонискоидного типа) является апоморфией данной группы родов. Мы полагаем, что *Paranaichthys* и *Kargalichthys*, гистологическое строение чешуи которых гораздо ближе к анцестральному палеонискоидному состоянию, следует исключить из состава семейства, так как они представляют сестринские по отношению ко всем *Platysomidae* клады; но оставить в составе *Platysomiformes* в качестве более плезиоморфных членов отряда, чем *Platysomus*, *Ebenaqua* и *Bobasatrania*. Однако для окончательных систематических выводов требуется более подробное изучение цельносkeletalного материала.

**Распространение.** Средняя пермь и нижняя часть верхней перми Европейской России.

*Kargalichthys efremovi* Minich, 2009

Фототабл. XXIV, фиг. 2-11; рис. 23Б.

1986 *Kargalichthys efremovi*: Миних, с. 17, рис. 6, 7, in litt.2009 *Kargalichthys efremovi*: А. Миних, Миних, с. 160-162, табл. 47, фиг. 1-3; табл. 48, фиг. 1, 2; табл. 49, фиг. 1; табл. 50, фиг. 1, 2.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/Р-20, почти полный скелет рыбы; местонахождение Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, аманакская свита.

**Описание.** Чешуи высокие, тонкие, прямоугольные. Выделить традиционные участки тела довольно сложно: чешуи высоки в средней части тела (высота в средней части тела превышает длину в 2–3 раза), на периферии – значительно ниже (почти квадратные). Скульптура на всех чешуях почти одинакова, а если незначительно изменяется, то не демонстрирует устойчивой закономерности. Края прямые. Антеродорсальный угол практически не выражен, антеровентральный угол часто сильно вытянут вниз. Оба задних угла прямые. Сочленовный шип треугольный, очень высокий и широкий, плоский, основание его часто почти равно ширине чешуи; свободное поле часто несет вертикальные борозды. Ямка также очень широкая и длинная (обычно доходит примерно до половины высоты чешуи). Киль обычно выражен слабо, в виде плоского вздутия впереди от ямки. Вдоль килля сзади идет вертикальный ряд пор, за которым расположены беспорядочно разбросанные немногочисленные поры.

Погруженное поле занимает 1/2 - 1/3 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой, окончания языковидных выступов прямые. Скульптура представлена достаточно высокими, короткими треугольными зубцами и гребешками, заостренными кзади. Борозды, разделяющие гребни, относительно узки, образуют сложную сеть и несут многочисленные поры. Вершины коротких гребешков образуют острые, нависающие зубчики. Если гребешки близки к заднему краю чешуи, то зубчики выходят за него, образуя подобие дентикулятной зазубренности. В сечении гребни почти треугольные, с усеченной вершиной. Относительно длинные гребни малочисленны, извилисты, соединяются друг с другом и кончаются так же нависающим зубчиком. Задний край гребней может быть неровным (не клиновидным), образуя волнистую линию. Брюшные и спинные коньковые чешуи парные, на заднем крае несут узкие, высокие гребни, кончающиеся выраженными шипами. Ультраскульптура гребней орнамента состоит из микроскопических вытянутых бугорков.

Чешуя состоит из трех типов ткани: ганоина, дентина и слоистой клеточной кости. Слой ганоина тонкий (но хорошо заметный в поляризованном свете), покрывает отдельные

одонтоды. Одонтоды крупные, не формирующие единого одонтокомплекса (но полностью покрывающие свободное поле, из-за чего кость не выходит на поверхность), налегают друг на друга с частичной резорбцией. В основании одонтодов находится пульпарные полости, из которой в дентин проникают дентиновые каналы. Костное основание содержит многочисленные мелкие полости остеоцитов. Шарпеевы волокна немногочисленны, коротки и заметны только вдоль нижнего и верхнего края чешуи.

**Сравнение.** От *K. pritokensis* отличается скульптурой свободного поля чешуи: более узкими, мелкими, изолированными гребнями и большим количеством коротких зубцов на свободном поле.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) и верхнепермский (татарский) отделы, от основания казанского яруса до середины верхнесеверодвинского подъяруса Европейской части России.

**Материал.** 355 чешуй в колл. ПИН РАН № 5801, 5788 удовлетворительной сохранности.

*Kargalichthys pritokensis* Minich, 1992

Фототабл. XXIV, фиг. 1; рис. 23А.

1992 *Kargalichthys pritokensis*: Миних, с. 143, табл. II, фиг. 2.

1993 *Wardichthys inobilis*: Есин, с. 131, рис. 1, г-д.

2009 *Kargalichthys pritokensis*: А. Миних, Миних, с. 162, табл. 46, фиг. 4; табл. 50, фиг. 3.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/2052, группа чешуй; в 5 км к северо-востоку от с. Добринка, в 2,7 км выше по течению р. Кормяшка (1-я ?), местонахождение Добрянка, Оренбургской области, Александровский район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, белебеевская свита (по [Tverdokhlebov et al., 2005]). В другом источнике [А. Миних, Миних, 2009] местонахождение названо как «Притокский» (выяснить местоположение этого местонахождения автору не удалось).

**Описание.** Чешуи высокие, тонкие, прямоугольные. Свободное поле скульптурировано мощными, высокими, короткими и длинными гребнями, отдельных зубцов мало. Гребни округло-треугольные (часто – с уплощенной вершиной) в сечении, широкие, толстые, часто соединяющиеся. Борозды между гребнями уже самих гребней, несут многочисленные поры. Скульптура на всех чешуях почти одинакова, а если незначительно изменяется, то не демонстрирует устойчивой закономерности. Края прямые. Антеродорсальный угол практически не выражен, антеровентральный угол часто сильно вытянут вниз. Оба задних угла прямые. Сочленовный шип треугольный, очень высокий и широкий, плоский, основание его часто почти равно ширине чешуи; часто несет вертикальные борозды. Ямка также очень

широкая и длинная (обычно доходит примерно до половины высоты чешуи). Киль обычно выражен слабо, в виде плоского вздутия впереди от ямки. Вдоль килля сзади идет вертикальный ряд пор, за которым расположены беспорядочно разбросанные немногочисленные поры.

Погруженное поле занимает  $1/2 - 1/3$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой, окончания языковидных выступов прямые.

**Сравнение.** От *K. efremovi* отличается скульптурой свободного поля: более широкими, мощными, часто соединяющимися гребнями, гораздо меньшим количеством коротких зубцов.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус.

**Материал.** 29 чешуй в колл. ПИН РАН № 5801 удовлетворительной сохранности.

Отряд Eurynotoidiformes Minich et A. Minich, 1990

Семейство Eurynotoididae Minikh et A. Minikh, 1990

**Типовой род** – *Eurynotoides* Berg, 1940.

**Диагноз.** Maxillare нескульптированное или частично скульптированное с прямым или слабо выпуклым верхним краем и оттянутой книзу постериорной частью; и не прикреплено неподвижно к праеорегулюму. Зубы в premaxillare, maxillare и dentale (у тех родов, для которых они достоверно известны) многовершинные (рис. 25). На всех плавниках присутствуют фулькры. Лучи грудных плавников проксимально нечленистые, у остальных плавников лучи полностью членистые. Спинной плавник расположен в задней половине тела. Он имеет широкое основание и многочисленные лепидотрихии.

Передний край чешуи прямой, нижний выпуклый, верхний симметрично нижнему вогнутый. Антеродорсальный угол высокий, заостренный. Антеровентральный угол сильно скошен, четко отделен от переднего края ступенькой, образующей заостренный выступ. Постеровентральный угол так же скошен, отделен от заднего края ступенькой и несет зазубренность. Постеродорсальный угол округлый. Сочленовный шип и ямка хорошо развиты. Сочленовный шип был почти равен или равен по высоте антеродорсальному углу. Киль всегда смещен вперед относительно шипа и ямки. Языковидные выступы округлые или прямые. Ганоиновые гребни берут начало как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Верхние гребни (и борозды) направлены вентро-каудально; угол наклона постепенно выполаживается к нижнему краю чешуи, где они повторяют контур нижнего края чешуи. Свободное поле всегда несет вертикальные ряды зубцов (хорошо выраженных у самых передних чешуй и постепенно выполаживающихся при смещении назад). По всей видимости, эти ряды зубцов были задним краем чешуи, но по мере роста покрывались тканями следующих генераций, что отражают неравномерность роста.

**Состав семейства.** Шесть родов: *Eurynotoides* Berg, 1940, *Lapkosubia* A.Minich, 1990, *Kichkassia* Minich, 1986, *Isadia* A.Minich, 1990, *Alvinichthys* Esin, 1995, *Adzvalepis* Yankevich, 1998.

**Распространение.** Средняя и верхняя пермь Восточно-Европейской платформы и Приуралья.

Род *Eurynotoides* Berg, 1940

**Типовой вид** – *Eurynotoides nanus* (Eichwald, 1861).

**Диагноз.** Небольшие веретенovidные рыбы, с зоной мелких беспорядочно лежащих чешуй под спинным плавником и над передней частью анального. Спинной плавник с 40-50 лучами и широким основанием, его задний край позади начала анального. Вертикальных рядов чешуй 60. Одна-две крупные анальные пластинки [А. Миних, Миних, 2009а].

Чешуи тонкие, сочленовный шип и ямка сильно развитые, высокие, расположены в середине длины. Передний край свободного поля прямой. Языковидные выступы имеют округлые окончания и, в нижней части свободного поля, несут четко выраженные гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды короткие, узкие, несут поры. Гребни скульптуры нерезкие, плоско-треугольные в сечении, заостренные в направлении нижнего угла.

**Видовой состав.** Два вида: *E. nanus* (Eichwald), 1861 и *E. costatus* (Eichwald), 1861.

**Сравнение.** От наиболее сходного рода *Kichkassia Eurynotoides* отличается более широкими гребнями скульптуры чешуй и более выпуклым и вогнутым нижним и верхним краем соответственно. Однако данные признаки можно различить только при наличии значительной выборки чешуй. От всех остальных родов *Eurynotoides* отличается широкими гребнями скульптуры, округлыми языковидными выступами, узкими бороздами между гребнями.

**Замечание.** Отнесение упомянутых видов к одному роду в определенной степени условно, поскольку имеющиеся признаки достаточно близки. Отсутствие иных информативных признаков из-за плохой сохранности образцов не позволяет провести детальное сравнение их с типовыми экземплярами других таксонов семейства.

*Eurynotoides costatus* (Eichwald, 1861)

Фототабл. XXVI, фиг. 1-6; рис. 24А.

1861 *Palaeoniscum costatus*: Эйхвальд, с. 484, табл. 34, фиг. 10.

1891 *Amblypterus costatus*: Woodward, с. 447.

1927 *Amblypterus (Paramblypterus) costatus* (Eichwald): Хабаков, с. 203.

1939 *Paramblypterus costatus* (Eichwald): Хабаков, с. 213, табл. 51, фиг. 3.

1940 *Amblyptera costata* (Eichwald): Берг, с. 416, фиг. 5.

1990 *Eurynotoides costatus* (Eichwald): Миних, А. Миних, с 88.

2009 *Eurynotoides costatus* (Eichwald): А. Миних, Миних, с 1987, табл. 52, фиг. 1, 2; табл. 53, фиг. 2.

**Голотип.** Колл. Горного музея Санкт-Петербургского горного института, № 93/107, скелет рыбы; Оренбургская область; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский (?) ярус.

**Описание.** Участок А. Чешуи тонкие, высота больше длины в 1,5 – 2 раза. Передний и задний края прямые. Вентральный выпуклый, дорсальный вогнутый. Антеродорсальный угол высокий, оттянут вверх, конец заострен. Антеровентральный угол скошен, немного закруглен, постеровентральный угол не резко срезан, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка сильно развиты, высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип немного выше антеродорсального угла, плоский, имеет широкое основание. Киль плоский, немного смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле широкое, занимает 1/2 - 1/3 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Языковидные выступы имеют округлые окончания и, в нижней части свободного поля, несут четко выраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры нерезкие, плоско-треугольные в сечении, заостренные в направлении нижнего угла. Разделяющие гребни борозды короткие, узкие, несут поры. В верхней части свободного поля гребни и борозды имеют диагональное направление, в средней – горизонтальное, а в нижней части они расположены параллельно нижнему краю и так же изогнуты. Гребни относительно широкие, достаточно многочисленные (до 15), обычно короткие, в нижней части выражены лучше, могут продолжаться до начала задней трети свободного поля. В средней и верхней части они короче, едва доходят до середины. На чешуях непосредственно за головой гребни очень короткие, заканчиваются на середине свободного поля рядом зубцов. За этим рядом может размещаться еще один ряд. Задний край несет многочисленные (до 15) серратные зубцы. Числе гребней и зубцов примерно совпадает и, вероятно, связано с возрастом индивида, которому принадлежала чешуя.

Участок В. Чешуя тонкая, почти прямоугольная. Высота больше длины не более, чем в 1,5 раза. Вентральный край выпуклый, дорсальный вогнутый. Антеродорсальный угол высокий, оттянут вверх, конец заострен. Антеровентральный угол скошен, немного закруглен, постеровентральный угол не резко срезан, постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка

сильно развитые, высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип примерно равен по высоте антеродорсальному углу, плоский, имеет не столь широкое, как у чешуй участка А, основание. Киль плоский, немного смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле занимает не более  $1/3$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Языковидные выступы имеют округлые окончания и несут слабо выраженные гребешки второго порядка (только в нижней части свободного поля). Борозды, разделяющие гребни, относительно короткие, редко доходят до середины свободного поля. Задняя часть свободного поля гладкая, не несет пор. В остальном скульптура сходна со скульптурой чешуй участка А, но гребни менее выражены, а чешуи с рядами отдельных зубчиков отсутствуют вообще. Задний край несет многочисленные (до 12) серратные зубцы.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,3 раза меньше длины, антеродорсальный угол относительно высокий, оттянут вверх, конец заострен. Края чешуи прямые. Сочленовный шип и ямка выражены, но менее, чем на участке В. Шип ниже антеродорсального угла. Киль плоский. Погруженное поле около  $1/4$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые, гребешков второго порядка на них нет. Гребни очень плоские. Борозды узкие, направлены так же, как и на чешуях участка А. Как и на чешуях участка В, гладкая поверхность не несет пор. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Задний край несет 6-7 серратных зубцов.

Участок D. Чешуи ромбической или прямоугольной формы. Длина превышает высоту в два и более раз.

Антеродорсальный угол прямой. Шип и ямка выражены только у самых передних чешуй участка, но и в этом случае очень малы. Киль в виде валика. Погруженное поле составляет менее  $1/5$  длины чешуи, но есть узкая его полоска вдоль верхнего края. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые или прямые, часто неправильной формы. Отдельные гребни скульптуры не выражены. Однако, свободное поле рассечено короткими бороздами. Борозды узкие. У переднего края свободного поля они могут соединяться, образуя небольшие изолированные поля ганоина. В целом же борозды направлены диагонально, но часто бывают изогнуты в передненижнем направлении, особенно в нижней части чешуи. Как и на чешуях участка С, гладкая поверхность покрыта порами. Задний и, частично, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 5). Однако наиболее каудально расположенные чешуи могут вообще не иметь зубцов на заднем крае.

Участок F. Чешуи сильно вытянутые, длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены слабо, представлены не на всех чешуях участка. Погруженное поле занимает около 1/2 длины чешуи, и имеется не только у переднего, но и у верхнего края свободного поля. Скульптура сходна со скульптурой чешуй участка B, но отличается тем, что значительная часть гребней начинается от верхнего края свободного поля; в антеродорсальной части поля развиты 1 или 2 гребня, оканчивающиеся зубцами. Задний край несет серратные зубцы (до 6).

Чешуи участка E. Тонкие чешуи каплевидной формы. Отдельный антеродорсальный угол не выражен, Вместо этого передний край плавно перетекает в верхний, образуя округлый контур. Антеровентральный угол закруглен, постеровентральный угол острый, постеродорсальный закруглен. Сочленовный шип и ямка не развиты. Киль в виде вздутия. В задней части чешуи располагаются многочисленные, хаотично расположенные поры.

Погруженное поле широкое, занимает около 1/2 длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые окончания, несут выраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры относительно резкие, плоско-треугольные в сечении. Они заострены наружу, начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Разделяющие гребни борозды относительно длинные, узки, несут поры. В антеродорсальной части свободного поля может быть несколько отдельных гребней, доходящих до его середины и кончающихся зубцами. Там же гребни имеют диагональное направление, на остальной же части расположены концентрически. Гребни доходят до начала задней трети свободного поля, где сливаются, образуя гладкую, лишенную пор поверхность. Задний край несет 3-4 пектинатных зубца.

**Сравнение.** От *Eurynotoides nanus* (Eichw.) *E. costatus* отличается большим числом лучей в спинном плавнике, более коротким хвостовым стеблем и большим числом гребней в скульптуре чешуй [А. Миних, Миних, 2009а].

**Замечания.** Чешуи данной выборки отличаются от типовой выборки, изученной Д.Н. Есиным [1990], только выпуклым вентральным краем и вогнутым дорсальным (участок A). В остальном же признаки идентичны.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус и, возможно, уржумский ярус.

**Материал.** 583 чешуи в колл. ПИН РАН № 5803 хорошей и удовлетворительной сохранности.

Род *Lapkosubia* A. Minich, 1990

*Lapkodontia*: А. Миних, 1986, с. 4, in litt.

*Lapkosubia*: А. Миних, 1990, с. 89.

**Типовой вид** – *Lapkodontia uranensis* А.Миних, 1990.

**Диагноз.** Заднетеменные кости меньше теменных примерно в два раза. Maxillare несет зубы с 3-5 (редко более) верхушками; внутренний ряд зубов из мелких одновершинных. Suboperculum меньше operculum. Скульптура покровных костей крыши черепа из ганоиновых бугорков. В спинном плавнике 70-80 лучей. Брюшные плавники с узким основанием и мясистой лопастью. Их начало против переднего края спинного. Анальный плавник сразу позади вертикали спинного. Чешуи скульптурированы редкими выпуклыми гребнями, сзади несут зубцы. Вертикальных рядов чешуй 70-80. Есть зона мелких чешуй под спинным и над анальным плавниками.

**Видовой состав.** *Lapkodontia uranensis* А.Миних, *L. barbalepis* А.Миних и *L. tokense* А.Миних.

**Сравнение.** От всех родов семейства отличается большим числом вертикальных рядов чешуй, иной скульптурой на чешуях, расположением плавников и числом лучей в них. От *Kichkassia* Minich и *Isadia* А.Миних отличается еще строением и скульптурой костей головы и иным числом верхушек на зубах [А. Миних, Миних, 2009а].

*Lapkosubia tokense* А.Миних, 1996

Фототабл. XXVI, фиг. 9-11.

1995 *Lapkosubia tokense*: А. Миних, Миних, С. 13, рис. 4, in litt.

1996 *Lapkosubia tokense*: А. Миних, с. 263, табл. 5.4-III, фиг. 4, 5.

2009 *Lapkosubia tokense*: А. Миних, Миних, с. 191-192, табл. 57, фиг. 3, 4.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/ И-54, чешуя; местонахождение Плешаново на правом берегу р. Ток, Оренбургская область, Красногвардейский район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, аманакская свита.

**Описание.** Участок В. Чешуи тонкие, их высота больше длины в 1,5 раза. Края прямые. Антеродорсальный угол невысокий, оттянут немного вперед (на некоторых образцах). Антеровентральный угол слабо скошенный, немного закругленный. Постеровентральный угол острый. Постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка сильно развитые, расположены в середине длины чешуи. Сочленовный шип выше антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле широкое, занимает 1/3 длины чешуи. Языковидные выступы расположены не на одной линии (некоторые значительно позади остальных), имеют окончания

различной формы (закругленные, прямые или острые), несут четко выраженные гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды доходят до середины свободного поля. Они прямые, относительно широкие (но значительно уже самих гребней), направлены горизонтально или с небольшим наклоном вниз. Гребни скульптуры треугольные в сечении, прямые, заостренные дорсально, не меняют совою ширину или немного сужаются кзади, достаточно многочисленные (до 15). Задняя часть свободного поля несет почти сливающиеся с поверхностью вертикальные ряды зубцов. Последний ряд таких зубцов образует многочисленные (до 15) серратные зубцы на заднем крае. Число гребней и зубцов примерно совпадает и, вероятно, связано с возрастом индивида, которому принадлежала чешуя.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол невысокий, конец заострен. Края чешуи прямые. Сочленовный шип и ямка малы. Шип ниже антеродорсального угла. Киль плоский. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Погруженное поле менее  $1/5$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые или заостренные, гребешки второго порядка обычно отчетливые. Разделяющие гребни борозды длинные, доходят до задней трети свободного поля. Они прямые, относительно широкие (но значительно уже самих гребней), направлены горизонтально или с небольшим наклоном вниз, иногда слегка изогнуты. Гребни скульптуры округло-треугольные или треугольные в сечении, прямые, заостренные дорсально, не меняют совою ширину или немного сужаются кзади, немногочисленные (обычно 5-6). Задний край несет до 9 серратных зубцов.

Чешуи участка Е. Чешуи округло-прямоугольные. Отдельный антеродорсальный угол не выражен. Вместо этого передний край плавно перетекает в верхний, образуя округлый контур. Антеровентральный угол почти прямой, постеродорсальный закруглен. Постеровентральный угол острый. Сочленовный шип и ямка не развиты. Киль в виде вздутия. В задней части чешуи располагаются многочисленные, хаотично расположенные поры.

Погруженное поле широкое, занимает около  $1/3$  длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые и заостренные окончания, несут выраженные гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды длинные, доходят до задней трети свободного поля. Они прямые, относительно широкие (но значительно уже самих гребней), направлены горизонтально или с небольшим наклоном вниз, иногда слегка изогнуты. Гребни скульптуры округло-треугольные или треугольные в сечении, прямые, заостренные дорсально, не меняют совою ширину или немного сужаются кзади, немногочисленные (до 9). Задняя часть свободного поля узкая (менее

¼ свободного поля) и, как правило, не несет зубцов. Задний и нижний края несут до 9 серратных зубцов.

Участок F. Чешуи сильно вытянутые, длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены слабо, представлены не на всех чешуях участка. Погруженное поле занимает около 1/2 длины чешуи, и встречается не только у переднего, но и у верхнего края свободного поля. Скульптура сходна со скульптурой чешуй участка B, но отличается тем, что значительная часть гребней начинается от верхнего края свободного поля; в антеродорсальной части поля развиты 1 или 2 гребня, оканчивающиеся зубцами. Задний край несут серратные зубцы (до 6).

**Сравнение.** От остальных видов рода *Lapkosubia tokense* отличается скульптурой чешуй с более высокими и рельефными, треугольными в сечении, узкими прямыми гребнями, сливающимися только в средней части свободного поля (у других видов гребни плоские, широкие и сливаются в передней трети свободного поля).

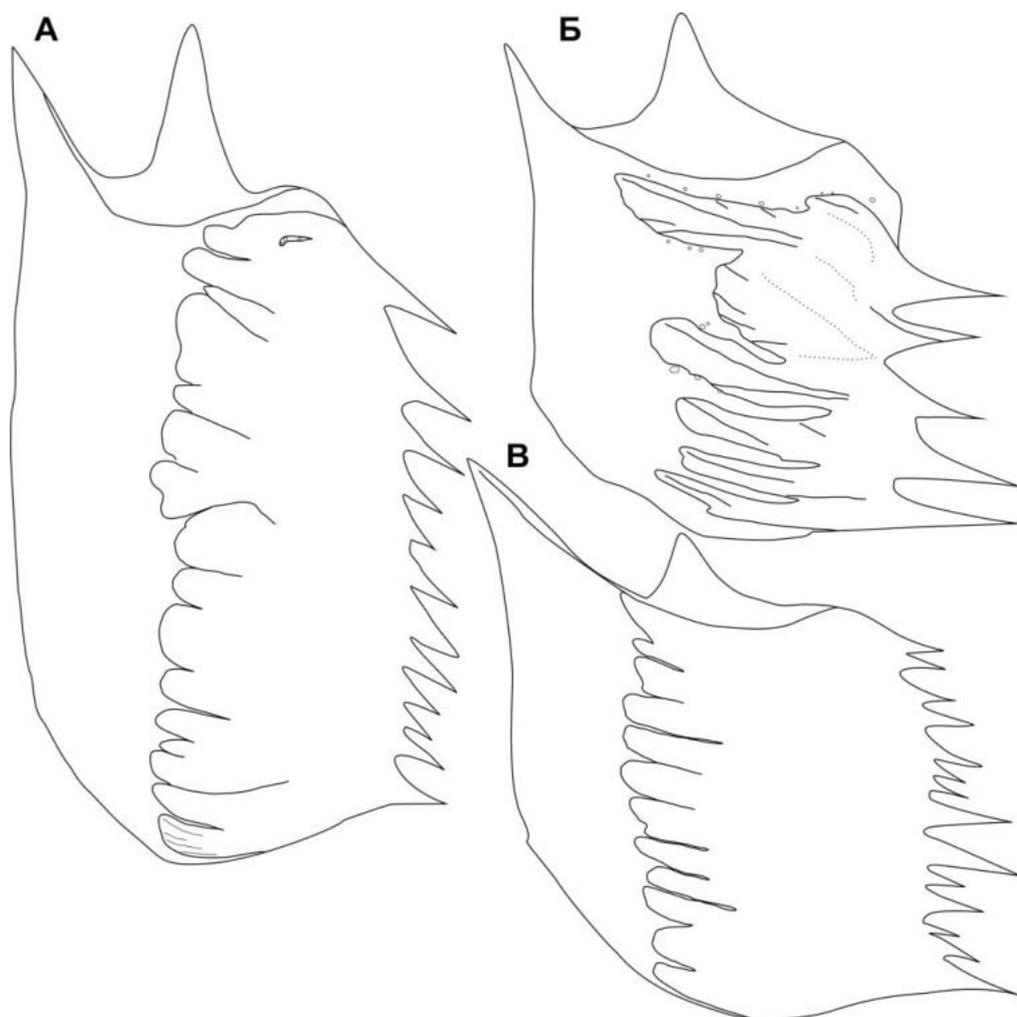
**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус и верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус.

**Материал.** 64 чешуи в колл. ПИН РАН № 5675 хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Lapkosubia* sp.

Фототабл. XXVII, фиг. 1-4; рис. 25Б.

**Описание.** Основание зубов верхней челюсти *Lapkosubia* sp. относительно мощное, контрфорс выражен слабее, чем у других анализируемых морфотипов. Апикальная часть не более чем в 1,5 шире основания. Число зубчиков на зубах верхней челюсти обычно колеблется от 3 до 5 (однако иногда встречается зубы с 6 – 7 зубцами, [Бакаев, 2020, рис. 4а, б]). Зубцы заостренные, несут характерные широкие, уплощенные режущие канты. Разделяющие их щели широкие в верней части, но резко сужающиеся у основания зуба. Акродиновые колпачки округлые, их высота составляет не более трети высоты зубца. Разделяющие их пространства широкие в верней части, но резко сужающиеся у основания зуба в тонкую щель. Зубцы расположены на вершине и передней стороне зуба веерообразно. Рабочая поверхность, образуемая совокупностью зубцов, сильно рассечена и асимметрично выпуклая в латеральной проекции. Самый крупный зубец ряда - последний. Зубы нижней челюсти меньше верхнечелюстных, несут только два зубца на вершине и задней стороне коронки. Заметных следов износа коронок на изученном материале не обнаружено.



**Рис. 24.** Строение чешуй Eurynotoiidae Minikh et A. Minikh. А, Б – *Eurynotoides costatus* (Eichwald, 1861), чешуя участка А; Б – *Lapkosubia barbalepis* A. Minich, 1990, чешуя участка С; В – *Kichkassia furkae* Minich, 1990 чешуя участка В.

**Сравнение.** Описанного морфологического типа могут принадлежать любому виду рода, так как различия между ними доподлинно неизвестны (см. Замечание).

**Замечание.** Среди видов рода *Lapkosubia* строение зубной системы известно для *L. uranensis* A. Minich, 1990 и *L. barbalepis* A. Minich, 1990, в то время как *L. tokense* описана по изолированным чешуям [А. Миних, Миних, 2009]. Изучение цельноскелетного материала из коллекции СГУ (в том числе голотипов *L. uranensis* и *L. barbalepis*) показало, что зубы различных видов *Lapkosubia* мало различимы, вследствие чего мы будем рассматривать весь новый материал, отнесенный к этому роду как единый морфотип *Lapkosubia* sp. *Lapkosubia* sp. (как зубы, так и чешуя) распространены на территории Европейской части России от верхней части уржумского яруса до середины северодвинского яруса верхней перми [А. Миних, Миних, 2009; Бакаев, 2020].

**Распространение.** Пермь, распространены отот верхней части уржумского яруса средней перми до середины северодвинского яруса верхней перми Европейской части России

**Материал.** 10 зубов в колл. ПИН РАН № 5157 хорошей сохранности.

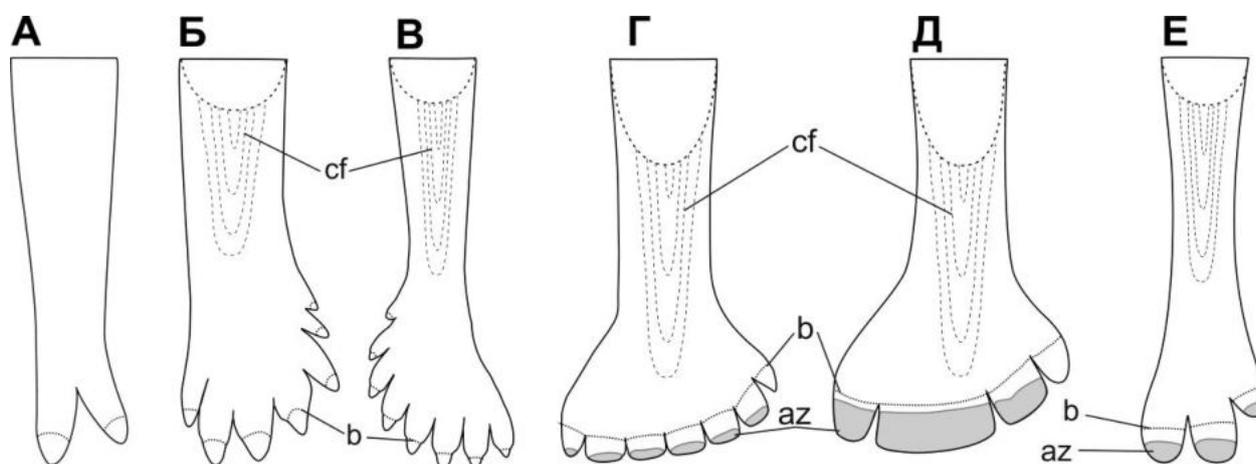
Род *Kichkassia* Minich, 1990

**Типовой вид** – *Kichkassia furkae* Minich, 1990.

**Диагноз.** Postparietale короче parietale в 1,5 раза. Зубы на maxillare тонкие, длинные, двухвершинные. Operculum почти равно suboperculum. Скульптура костей крыши из длинных и коротких гребней. Задний край спинного плавника над началом анального. Брюшной плавник с короткой мясистой лопастью, его передние 4-5 лучей сросшиеся. Чешуи орнаментированы уплощенными гребешками, задний край зазубрен. Вертикальных рядов чешуй 45. Под спинным и над анальным плавниками находятся зоны из 6-7 рядов мелких зазубренных чешуй.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** От наиболее сходного рода *Eurynotoides* *Kichkassia* отличается менее широкими гребнями скульптуры чешуй и менее выпуклым и вогнутым нижним и верхним краем соответственно. Однако данные признаки можно различить только при наличии значительной выборки чешуй. От всех остальных родов *Kichkassia* числом вертикальных рядов чешуй, пропорциями и скульптурой костей черепа и чешуй.



**Рис. 25.** Строение зубов Eurynotoiidae Minikh et A. Minikh, A – *Kichkassia furkae* Minich, 1990; Б – *Lapkosubia* spp.; В – *Isadia suchonensis* A. Minich, 1990; Г – *Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, 2017; Д – *Isadia arefievi* A. Minich, 2015; Е – *Isadia aristoviensis* A. Minich, 1990. Все зубы изображены с лабиальной стороны, контрфорс показан пунктиром в проекции. Условные обозначения: az – площадки стирания; b – наружная граница акродинового колпачка и ганоина (маркирована пунктиром); cf – контрфорс.

*Kichkassia furkae* Minich, 1990

Фототабл. XXVI, фиг. 7, 8; рис. 24Б, 25А.

1986 *Kichkassia furkae*: Миних, А. Миних, с. 12, рис. 3, in litt.

1990 *Kichkassia furkae*: А. Миних, с. 263, табл. 5.4-III, фиг. 4, 5.

2009 *Kichkassia furkae*: А. Миних, Миних, с. 193-194, рис. 27, табл. 55, фиг. 1-3; табл. 56, фиг. 1-6; табл. 57, фиг. 1, 2

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/Р-5, целый скелет рыбы; местонахождения Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; пермь, среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, аманакская свита.

**Описание.** Участок В. Чешуи толстые, их высота равна или чуть больше длины. Нижний край немного выгнут, другие края прямые. Антеродорсальный угол высокий, иногда немного оттянут вперед (на некоторых образцах), кончик острый. Антеровентральный угол слабо скошенный, немного закругленный. Постеровентральный угол острый. Постеродорсальный тупой. Сочленовный шип и ямка относительно развитые, расположены в середине длины чешуи. Сочленовный шип ниже антеродорсального угла. Киль плоский, смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле неширокое, занимает не более 1/4 длины чешуи. Языковидные выступы расположены, за редким исключением, на одной линии, окончания закругленные, или почти прямые, гребешки второго порядка отсутствуют. Разделяющие гребни борозды прямые, очень узкие, направлены горизонтально или с небольшим наклоном вниз, доходят до середины свободного поля. Гребни скульптуры плоские в сечении, прямые, не меняют совою ширину, весьма многочисленные (до 13). Задняя часть свободного поля гладкая, лишь иногда несет едва заметные следы зубцов. Последний ряд таких зубцов образует многочисленные (до 13) серратные зубцы на заднем крае. Число гребней и зубцов примерно совпадает и, вероятно, связано с возрастом индивида, которому принадлежала чешуя.

Участок С. Немного ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол высокий, конец заострен. Сочленовный шип и ямка малы. Шип ниже антеродорсального угла. Киль плоский. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Погруженное поле менее 1/5 длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Скульптура такая же, как и на участке В. Число гребней не более 8. Задний край несет до 8 серратных зубцов.

Участок D. Чешуи ромбической или прямоугольной формы. Длина превышает высоту в два и более раз. Антеродорсальный угол прямой. Шип и ямка не выражены. Киль в виде валика. Погруженное поле составляет менее 1/6 длины чешуи, но есть узкая его полоска вдоль верхнего края. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов прямые. Борозды на переднем крае свободного поля узкие. В целом же борозды направлены диагонально. Гладкая поверхность не несет пор. Зубцов нет.

**Распространение.** Пермь, среднепермский (биармийский) и верхнепермский (татарский) отделы, от основания уржумского яруса до середины верхнесеверодвинского подъяруса Европейской части России.

**Материал.** 780 чешуй в колл. ПИН РАН № 5157 хорошей и удовлетворительной сохранности.

Род *Isadia* A. Minich, 1990

1986 *Isadia*: А.Миних, с. 17, А, in litt.

1990 *Isadia*: Миних, А.Миних, с. 94.

**Типовой вид** – *Isadia suchonensis* A. Minich, 1986

**Диагноз.** Parietale более, чем в два раза, длиннее postparietale. Maxillare имеет выпуклый верхний край и расширенную книзу посторбитальную пластину. Кость не скульптирована. Зубы на челюстной кости длинные, крупные, с 7-8 верхушками. Есть postorbitale и supraorbitale. Скульптура на покровных костях из крупных бугорков. Чешуи в передней половине тела высокие, сильно налегающие, с зазубренным задним краем. Лучи грудного плавника проксимально нечленистые, дистально ветвятся.

**Видовой состав.** *I. suchonensis* A. Minich, *I. aristoviensis* A. Minich, *Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich и *Isadia arefjevi* A. Minich; татарского отдела верхней перми Европейской России.

**Сравнение.** Наиболее близок к роду *Lapkosubia*. Основные отличия заключаются в строении maxillare, есть разница в строении чешуй: у исадий более налегающие чешуи [А. Миних, Миних, 2009а].

*Isadia suchonensis* A. Minich, 1990

Фототабл XXVI, фиг. 12-16; фототабл. 27, фиг. 5-11; фототабл. 28, фиг. 1-12; рис. 25В, 26А.

1986 *Isadia suchonensis*: Миних, А.Миних, с. 18, рис. 4, in litt.

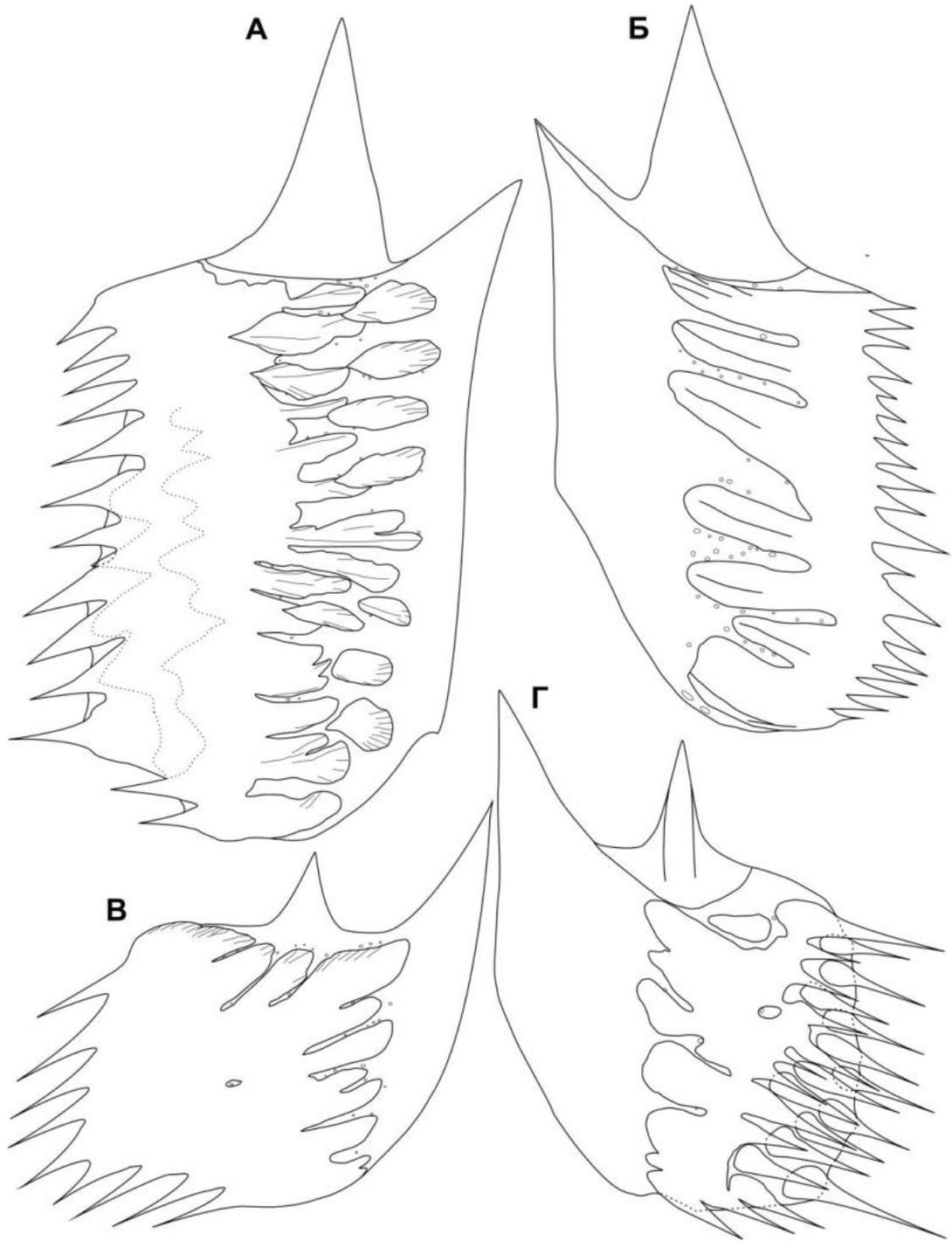
1990 *Isadia suchonensis*: Миних, А.Миних, с. 95, табл. VI, фиг. 1-4.

1995 *Amblypterina pectinata*: Есин, с. 133, табл. 35, фиг. 1–8.

1996 *Amblypterina pectinata*: Есин, Машин, с. 287, табл. 5.5-II, фиг. 1–4.

2009 *Isadia suchonensis*: А. Миних, Миних, с. 195, рис. 28, табл. 59, фиг. 1-6.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/3-2 а, б, передняя часть тела с головой; местонахождение Мутовино, Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка.



**Рис. 26. Строение чешуй *Isadia* А. Minich.** А – *Isadia suchonensis* А. Minich, 1990, чешуя участка А; Б – *Isadia aristoviensis* А. Minich, 1990, чешуя участка А; В – *Isadia opokiensis* А.

Minich et Andrushkevich, 2017, чешуя участка В; Д – *Isadia arefievi* A. Minich, 2015, чешуя участка В.

**Описание.** Участок А. Чешуи тонкие, их высота больше длины в 1,5 – 2 раза. Передний и задний края прямые. Нижний сильновыпуклый, верхний сильновогнутый. Антеродорсальный угол высокий, оттянут немного вперед (на некоторых образцах) или прямой, конец заострен. Антеровентральный угол скошен, прямой или немного закругленный, имеет резкий перелом с передним краем. На наиболее крупных чешуях в данном месте есть нижняя шпора. Постеровентральный угол не резко скошен, закруглен, переход к заднему краю плавный. Постеродорсальный тупой, несколько приподнят. Сочленовный шип и ямка сильно развитые, высокие, расположены в середине длины чешуи. Сочленовный шип немного ниже антеродорсального угла. У чешуй, приближающихся к участку Е, Антеродорсальный угол ниже шипа. Киль плоский, сильно смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле широкое, занимает  $1/2 - 1/3$  длины чешуи (в редких случаях – около  $1/4$ ). На нем располагаются редкие поры. Передний край свободного поля прямой. Языковидные выступы расположены не на одной линии, имеют окончания различной формы (закругленные, прямые и острые), несут четко выраженные гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды короткие (доходят не далее конца первой трети свободного поля), неправильной формы или узкие, в основном направлены горизонтально или с небольшим наклоном вниз. Гребни скульптуры короткие, сужаются кзади или не меняют свою ширину, достаточно многочисленные (до 20). Они могут быть весьма резкими, от треугольных до округлых в сечении. Иногда вдоль переднего края свободного поля присутствуют отдельные короткие, треугольные гребни, не соединяющиеся с остальной частью свободного поля. Задняя часть свободного поля несет 2-3 очень плоских, почти сливающихся с поверхностью вертикальных ряда зубцов. Последний ряд таких зубцов образует многочисленные (до 20) сerratные зубцы на заднем крае. Несколько зубцов также расположены на задней, скошенной и закругленной части нижнего края. Число гребней и зубцов примерно совпадает и, вероятно, связано с возрастом индивида, которому принадлежала чешуя.

Участок В. Чешуи тонкие, их высота примерно равна или чуть больше длины. Передний и задний края прямые. Вентральный край слабовыпуклый, верхний слабовогнутый. Антеродорсальный угол высокий, оттянут немного вперед (на некоторых образцах) или прямой, конец заострен. Антеровентральный угол скошен, немного закруглен, задненижний угол не резко срезан или прямой. Сочленовный шип и ямка сильно развитые, высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип примерно равен по высоте антеродорсальному углу,

плоский. Киль плоский, немного смещен вперед. Между килем и задним краем чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры.

Погруженное поле занимает не более  $1/4$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Языковидные выступы расположены не на одной линии, имеют окончания различной формы (закругленные и острые), несут слабо выраженные гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды короткие (доходят не далее конца первой трети свободного поля), очень узкие, в основном направлены горизонтально или с небольшим наклоном вниз. Гребни скульптуры короткие, не меняют свою ширину, достаточно многочисленные (до 15). Они могут быть от округло-треугольных до плоскоокруглых в сечении. Задняя часть свободного поля гладкая. На заднем крае многочисленные (до 15) серратные зубцы. Несколько зубцов также расположены на задней части нижнего края чешуи. Число гребней и зубцов примерно совпадает и, вероятно, связано с возрастом индивида, которому принадлежала чешуя.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол не высокий, конец заострен. Края чешуи прямые. Сочленовный шип и ямка малы. Шип ниже антеродорсального угла. Киль плоский. Между килем и задним краем на внутренней стороне чешуи располагаются многочисленные, равномерно расположенные поры. Погруженное поле около  $1/5$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов прямые или округлые, гребешков второго порядка на них нет. Гребни плоские. Борозды, разделяющие гребни, узкие, направлены так же, как и на чешуях участка В. Задний край несет 6-7 серратных зубцов.

Участок D. Чешуи ромбической или прямоугольной формы. Длина превышает высоту в два и более раз. Антеродорсальный угол прямой. Шип и ямка выражены только у самых передних чешуй участка, но и в этом случае очень малы. Киль в виде валика. Погруженное поле составляет менее  $1/6$  длины чешуи, но есть узкая его полоска вдоль верхнего края. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые или прямые, часто неправильной формы. Отдельные гребни скульптуры не выражены. Однако, свободное поле рассечено короткими бороздами. Борозды узкие. У переднего края свободного поля они могут соединяться, образуя небольшие изолированные поля ганоина. В целом же борозды направлены диагонально, но часто бывают изогнуты в передненижнем направлении, особенно в нижней части чешуи. Как и на чешуях участка С, гладкая поверхность покрыта порами. Задний и, частично, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 5). Однако наиболее каудально расположенные чешуи могут вообще не иметь зубцов на заднем крае.

Чешуи участка Е. Чешуи каплевидной формы. Отдельный антеродорсальный угол не выражен. Вместо этого передний край плавно перетекает в верхний, образуя округлый контур. Антеровентральный угол закруглен, постеродорсальный закруглен. Постеровентральный угол закруглен, но слабее, чем другие углы. Сочленовный шип и ямка не развиты. Киль в виде вздутия. В задней части чешуи располагаются многочисленные, хаотично расположенные поры.

Погруженное поле широкое, занимает около 1/2 длины чешуи. Языковидные выступы имеют округлые и заостренные окончания, несут выраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры относительно резкие, треугольные и округло-треугольные в сечении. Они начинаются как от переднего, так и от верхнего края свободного поля. Разделяющие гребни борозды короткие, узкие, несут поры. Некоторые гребни кончающихся зубцами, приподнимающимися над поверхностью свободного поля. Подобные зубцы расположены на всей площади свободного поля. Гребни и зубцы имеют диагональное направление. Задний и нижний края несут до 10 серратных зубцов.

Участки G и H. Мелкие округлые и каплевидные чешуи. Погруженное поле хорошо выражено по переднему, верхнему и нижнему краям. Поверхность свободного поля сильно поднята и образована крупными отдельными зубцами, образующими 3-4 зубца на заднем крае чешуи.

Гистология чешуи. Чешуя палеонискоидного типа. Состоит из трех типичных слоев: ганоина, ортодентина и слоистой клеточной кости. Ганоин тонкий, но многослойный. Отдельные слои могут быть разделены дентином. В поляризованном свете заметны стержнеподобные структуры. Дентиновый слой развит хорошо, но одонтоды могут отстоять друг от друга, не образуя плотного ряда. Дентиновые каналы направлены вверх. В основании некоторых одонтодов расположены каналы васкулярной системы. Васкулярная сеть слабо развита, однако каналы ее проникают под поверхность погруженного поля, открываясь на его переднем крае поровыми отверстиями. Костный слой толстый, с крупными полостями остецитов. Вдоль верхнего и нижнего края, а так же через киль в толщу кости проникают Шарпеевы волокна. Вторичный киль хорошо развит, так же содержит Шарпеевы волокна, но в меньшем количестве, чем основной киль.

Зубы *I. suchonensis* грацильные, кунтрфорс мал, едва достигает основания коронарного расширения (угол между лингвальным краем и длинной осью зуба – около 10-15°). Ближе к вершине коронка сильно уплощается и загибается лингвально сильнее, чем у других изученных морфотипов. Апикальная часть широкая, примерно в 2,5 раза шире шейки. Передний край зуба загнут лингвально, угол между остью рабочей поверхности и основанием составляет 70-80°.

Зубцы заостренные, несут характерные широкие, уплощенные режущие канты. Разделяющие их пространства широкие в верхней части, но резко сужающиеся у основания зуба в тонкую щель. Акродиновый колпачок округлый в сечении, составляет не более половины высоты зубца. Рабочая поверхность, образуемая совокупностью зубцов, сильно рассечена и асимметрично выпуклая в латеральной проекции. Самым крупным является предпоследний зубец ряда. Следы прижизненного износа редки и слабо выражены. Площадки истирания выпуклые, а их края расположены как на лабиальной, так и на лингвальной стороне зубцов [Бакаев, 2020, рис. 6h, i]. Также некоторый износ наблюдается на режущих кантах [Бакаев, 2020, рис. 6f].

Ультраскульптура воротничкового ганоина зубов состоит из мелких бугорков. Однако бугорки сильно вытянуты в направлении, параллельном длинной оси зуба. Акродиновый колпачок гладкий, не несет выраженной ультраскульптуры.

**Сравнение.** Данный вид отличается от всех видов *Isadia*: (зубы) удлинненно-конической (не уплощенной) формой зубцов и наличием хорошо развитых режущих кантов, начинающихся от оснований акродиновых колпачков и расширяющихся в базальном направлении; сужеными до узких щелей промежутками между основаниями зубцов; образующими не более трети высоты зубца и имеющими округло-коническое окончание акродиновыми колпачками, сильно рассеченной рабочей поверхностью коронок челюстных зубов, (чешуи) тонкими чешуями, зубовидными гребнями скульптуры вдоль переднего края свободного поля, большей уплощенностью гребней свободного поля, лучшим развитием вертикальных рядов плоских, почти сливающихся с поверхностью вертикальных ряда зубцов. От *I. aristoviensis* вид дополнительно отличается: (зубы) более широкой коронкой, несущей большее количество зубцов. От *I. arefjevi* вид отличается: (зубы) большим числом зубцов, большей грацильностью зубов, не развитым контрфорсом, сильно изогнутой рабочей поверхностью. От *I. opokiensis* вид дополнительно отличаются: (зубы) большей грацильностью зубов, не развитым контрфорсом, сильно изогнутой рабочей поверхностью.

**Замечание.** Зубы *I. suchonensis* морфологически наиболее сходны с *Lapkosubia* spp. Различение этих таксонов (в особенности по изолированным зубам и чешуям) весьма проблематично и в значительной степени условно. Число зубцов нельзя принять в качестве систематически значимого признака в виду его большой variability. Хотя и стоит отметить, что *I. suchonensis* в среднем имеет большее число зубцов, чем *Lapkosubia* spp. Как было показано ранее, *Lapkosubia* spp. и *I. suchonensis* формируют единую филогенетическую последовательность [Бакаев, 2020]. На данный момент, для изолированного материала мы условно принимаем границу нижнесеверодвинского и верхнесеверодвинского подъярусов как границу распространения *Lapkosubia* spp. и *I. suchonensis*. Однако, в местонахождениях

Бабинцево (верхнесеверодвинский подъярус) и Пронькино (верхневятский подъярус) были обнаружены максиллы с 3-5 зубчатыми зубами, определенные как *Lapkosubia* sp. В то же время, из этих местонахождений известны чешуи, определенные, как *I. suchonensis*, но не обнаружено чешуй *Lapkosubia* spp. При обнаружении большого количества целых скелетов можно предполагать более дробное деление этих таксонов.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, с основания северодвинского до кровли вятского яруса.

**Материал.** 1370 чешуй в колл. ПИН РАН № 5652, 5674, 5675, 5676, 5779, 5677 хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, 2017

Фототабл. XXIX, фиг. 1; фототабл. XXX, фиг. 5-7, 8; фототабл. XXV, фиг. 1-7; рис. 25Г, 26В.

2017 *Isadia opokiensis*: А. Миних, Андрушкевич, с. 101-103, фиг. 1-7.

**Голотип.** Колл. СГУ, № 104-Б/3445-1, боковая чешуя передней части тела; местонахождение Мутовино, Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка. **Паратипы.** Колл. СГУ, № № 104-Б/3445-4, 2934-1, чешуи с задней половины тела рыбы; СГУ, № 104-Б/2867-2, чешуя вблизи головы.

**Описание.** Дано для чешуй участка Б. Чешуи толстые. Высота несколько больше или равно длине. Передний и задний края прямые. Нижний край выпуклый, верхний – вогнутый. Антеродорсальный угол высокий, конец заострен. Антеровентральный угол скошен, прямой или немного закруглен. Постеровентральный угол острый или немного скошенный. Киль мощный киль. Сочленовный шип смещен из центрального положения к переднему краю чешуи, обычно ниже антеродорсального угла.

Погруженное поле занимает менее половины длины чешуи. Передний край свободного поля почти прямой. Ганоиновые гребни выпуклые, округлые в сечении, ориентированные диагонально, от антеродорсального края чешуи к ее постеровентральному углу. Языковидные выступы округлые, орнаментированы тонкой струйчатостью (гребнями второго порядка). Наклон борозд и гребней в верхней части чешуи слабый, в средней и нижней частях – субгоризонтальный. Задняя половина свободного поля гладкая, не рассечена гребнями, содержит редкие ямки. Задний и частично нижний край был зазубрен, однако на всех имеющихся экземплярах зубчики обломаны.

Зубы *I. opokiensis* робустные (как у *I. arefievi*). Мощный широкий контрфорс, захватывает перибазальную часть коронки и здесь распадающийся на пологие валики, выходящие к апикально расположенным зубцам. Коронка широкая, примерно вдвое шире основания, полого наклонена внутрь ротовой полости (угол наклона 10°–20°). Рабочий край коронки образован шестью–семью зубцами лопатовидной формы с крупными (во всю высоту зубца), уплощенными, округленными по краям акродиновыми колпачками. Краевые зубцы коронки более узкие, но также с округлыми уплощенными окончаниями. Зубцы расположены очень плотно, боковые края оснований зубцов почти смыкаются. Режущие канты по бокам зубцов не развиты. Профиль образуемого зубцами рабочего края коронки дугообразный, с выраженным скосом рострально. С лабиальной стороны на всех зубцах (кроме одного или двух наиболее дистальных) имеются хорошо выраженные площадки прижизненного стирания.

Как отмечалось ранее, верхнечелюстные зубы эвринотоидов отличаются от нижнечелюстных более крупными размерами и большим числом зубцов. Так, например, в нижние челюсти *Kichkassia furcae* и *Lapkosubia uranensis* несут мелкие, монокуспидные и бикуспидные зубы. Верхнечелюстные зубы *K. furcae* – только бикуспидные, а у *L. uranensis* имеют до 5 зубчиков [Миних, Миних, 2009]. На основании подобной закономерности здесь предполагается, что зубы *Isadia opokiensis* происходят из верхней челюсти. Строение зубов нижней челюсти не известно.

**Сравнение.** Данный вид отличается от *I. aristoviensis*: (зубы) мощным контрфорсом, значительно более широкой коронкой (апикальная часть не более, чем в 1.5 раза шире шейки), несущей большее количество зубцов, робустностью зубов, более плотной посадкой зубцов, расположением площадок истирания на лабиальной стороне зубцов, более крупными акродиновыми колпачками (занимающими всю высоту зуба), большей шириной гребней скульптуры чешуй и более узкими бороздами между ними, стержневидной формой зубцов и расположением не только на заднем, но и на нижнем крае чешуи, большей толщиной чешуй, присутствием анастомоза орнаментирующих гребней.

От *I. arefievi* вид отличается: (зубы) большим числом зубцов, (чешуи) более клиновидной, менее выпуклой и резко очерченной формой передних окончаний ганоиновых гребней, большей длиной гребней, большим количеством изолированных внутри ганоинового поля (не связанных с внешним краем) ямок и борозд, характером зазубренности заднего и нижнего краев чешуй, а именно - меньшим количеством и большей упорядоченностью зубцов. От *I. suchonensis* отличаются: (зубы) уплощенной, лопатовидной формой зубцов, мощным контрфорсом, робустностью зубов, более плотной посадкой зубцов, расположением площадок истирания на лабиальной стороне зубцов, более крупными акродиновыми колпачками

(занимающими всю высоту зуба), прямой рабочей поверхностью, крупными, не несущими гребешков второго порядка, широкими гребнями скульптуры чешуй, стержневидными зубцами на заднем и нижнем крае свободного поля, более «монолитным» ганоиновым покровом и большей толщиной чешуи.

**Замечание.** Вид *Isadia opokiensis* изначально был описан по изолированным чешуям [А. Миних, Андрушкевич, 2017]. Зубы нового морфотипа отнесены к *Isadia opokiensis*, поскольку найдены в местонахождении Марьюшкина Слуда-С совместно с относящимися к нему чешуями. Типовое для *I. opokiensis* местонахождение Мутовино расположено в 5 км от местонахождения Марьюшкина Слуда-С [Голубев, 2000; Arefiev et al., 2015]. Оба разреза хорошо коррелируются в пределах общего комплекса верхнепермских отложений, вскрытого в бассейне р. Сухоны, приурочены к верхней части кичугской пачки, и содержат сходный комплекс рыб и тетрапод.

Для встреченных на том же уровне *I. aristoviensis* и *I. suchonensis* известно как строение зубов, так и строение чешуй, а других зубов эвринотидиформов в местонахождении не обнаружено. Типовое для *I. opokiensis* местонахождение Первоначально зубы, отнесенные к *I. opokiensis* обнаружены только в терминально-северодвинских отложениях [Бакаев, 2020]. Однако фрагмент зуба очень сходной морфологии так же был обнаружен в местонахождении Монастырский Овраг-Д, имеющем уржумский возраст.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, от верхней части северодвинского до севедины вятского яруса.

**Материал.** 9 зубов в колл. ПИН РАН № хорошей и удовлетворительной сохранности и 23 чешуи удовлетворительной сохранности.

*Isadia arefievi* A. Minich, 2015

Фототабл. XXXI, фиг. 1-11; фототабл. 32, фиг. 1-15; фототабл. 29, фиг. 3-10; фототабл. 30, фиг. 1-4, 8; фототабл. 25, фиг. 8; рис. 25Д, 26Г.

2015 *Isadia arefievi*: А. Миних, Арефьев, Голубев, табл. 9, фиг. 1–5.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/3319-1, зуб; местонахождение Элеонора, Вологодская область, Великоустюгский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита, комарицкая пачка.

**Описание.** Участок «А». Чешуи этого участка в типовом местонахождении пока не обнаружены; в описании использованы образцы из других местонахождений. Высота чешуи примерно на 1/3 больше длины; длина погруженного поля почти равна длине свободного. У вентрально расположенных чешуй участка высота равна длине. Передний край прямой.

Вентральный сильновыпуклый, дорсальный сильно вогнутый. Антеродорсальный угол высокий, округлый. Антеровентральный угол сильно скошен (занимает не менее половины высоты чешуи), почти прямой, переход в передний край в виде плавного закругления, граница находится немногим выше середины высоты свободного поля. Материал не позволяет реконструировать форму контура заднего края, а также форму постеровентрального и постеродорсального углов у чешуй данного участка. Сочленовный шип и ямка высокие, расположены в середине длины чешуи. Сочленовный шип был почти равен или равен по высоте антеродорсальному углу. Киль выпуклый, сильно смещен вперед из центрального положения. Между килем и задним краем чешуи располагаются поры.

Передний край свободного поля прямой. Ганоиновые гребни рельефно-выпуклые, имеют равномерно округленные каплевидные передние окончания и сужаются каудально. Ширина гребней переменна: самые широкие располагаются в антеродорсальном углу поля. Борозды, разделяющие гребни, короткие, не более  $1/3$  длины свободного поля; каудально они слегка расширяются вследствие менее плотного смыкания гребней в центральной части чешуи, но не прорезают свободное поле насквозь, оканчиваясь вблизи оснований задних зубцов переднего ряда. Верхние гребни (и борозды) направлены вентро-каудально; угол наклона постепенно выполаживается к нижнему краю чешуи, где их ориентация почти горизонтальная. Каудальные зубцы организованы в несколько (не менее трех) каскадно расположенных рядов, основания зубцов которых находятся на разных уровнях и не сливаются с основаниями зубцов в соседних рядах. Основания зубцов переднего ряда выстроены вдоль вертикальной линии, проходящей по центру свободного поля и параллельной его переднему краю.

Участок «В». У передних чешуй участка высота на 20% больше длины; вблизи участка «С» длина чешуй равна высоте. Передний край прямой, реже – слабовыпуклый; задний – слабовыпуклый. Изгиб верхнего и нижнего краев варьирует: у передних чешуй участка они аналогичны таковым чешуй участка «А»; у чешуй, расположенных каудальнее, изгиб выполаживается. Антеродорсальный угол высокий, конец заострен. Антеровентральный угол скошен, прямой или немного закруглен, контакт с передним краем находится на уровне середины свободного поля или ниже, обычно округлен. Постеровентральный край полого приподнят постеровентрально, часто вогнут. Киль резко очерченный, узкий, высокий. Сочленовный шип смещен из центрального положения к переднему краю чешуи, обычно ниже антеродорсального угла, рельефный у передних чешуй участка и плоский у задних; соответствующим образом меняется форма ямки.

Погруженное поле занимает менее половины длины чешуи (у задних чешуй участка –  $1/3$  их длины). Передний край свободного поля почти прямой. Форма передних ганоиновых

гребней варьирует в зависимости от размера чешуй (особей). У менее крупных экземпляров они менее многочисленны, почти плоские, более широкие, их форма и длина менее униморфны, контур передних окончаний неровный. У чешуй крупных особей гребни более многочисленные (до 10), резко выпуклые, относительно узкие, пальцевидные, четко отделенные бороздами, и имеют правильно-округленный передний край. Гребни длиннее, чем на чешуях участка «А» и занимают около от  $1/3$  до  $2/5$  длины свободного поля. Наклон борозд и гребней в верхней части чешуи слабый, в средней и нижней частях – субгоризонтальный. Средняя треть свободного поля гладкая, не рассечена гребнями, содержит редкие ямки. Задние зубцы слабо наклонены постероventрально, и, как видно на некоторых чешуях, были длинными и имели стержневидную форму. На передних чешуях участка они образуют не менее трех каскадно расположенных ряда, на более задних чешуях – не менее двух.

Участок «С». Пропорции чешуй меняются в зависимости от положения в пределах участка: в его начале длина чешуй равна высоте, ближе к участку «D» она в 1,5 раза больше высоты. Начиная с переднего края, высота чешуи равномерно увеличивается до линии оснований каудальных зубцов. Антеродорсальный угол невысокий, обычно заостренный. Постероventральный угол полого скошен, антеровентральный и постеродорсальный слабо изогнуты. Сочленовный шип и ямка маленькие или не выражены. Шип (при наличии) ниже антеродорсального угла. Киль выпуклый, у чешуй из задней части участка в виде вздутого бугра. Погруженное поле составляет около  $1/3$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Ганоиновые гребни рельефно-выпуклые, ориентированы диагонально (в целом выстроены параллельно линии, идущей от антеродорсального угла к середине скошенного задненижнего фланга). Передние края гребней правильно-округлые. Обычно гребни лежат плотно друг к другу, отделяясь узкими бороздами. На некоторых чешуях наблюдается слияние передних окончаний гребней и замыкание борозд в изолированные от внешнего края лакуны; реже передний край свободного поля рассечен сильнее. Длина борозд обычно составляет  $1/3$  длины свободного поля; задняя четверть поля занимают зубцы, образующие от двух до четырех каскадных рядов.

Участок «D». Чешуи ромбической или прямоугольной формы. Длина превышает высоту в полтора-два раза. Погруженное поле составляет не более  $1/5$  длины чешуи. Передний и верхний края свободного поля очень ровные. Гребни резко выпуклые, сужаются каудально и разделены узкими, но глубокими щелями; по длине они занимают около трети свободного поля. Центральная часть свободного поля гладкая. У самых каудальных чешуй участка гребни почти полностью сливаются, и свободное поле представляет собой ровную поверхность. Каудальные

зубцы организованы в два ряда у всех чешуй участка, включая таковые в основании хвостового плавника; зона развития зубцов узкая. Шип и ямка не выражены, киль в виде валика.

Участок «F». Умеренно и сильно вытянутые чешуи (длина в 2–3 раза превышает высоту). Антеродорсальный угол очень низкий, в зависимости от положения чешуи на теле – короткий или вытянутый, заостренный или округленный. Остальные углы сглажены. Сочленовный шип и ямка выражены слабо или отсутствуют. Погруженное поле хорошо развито у всех чешуй участка, обычно округленное на переднем конце (за исключением самых узких чешуй). Свободное поле занимает около половины длины чешуи. Скульптура из немногочисленных, коротких и мощных гребней, сильно приподнятых над остальными структурами свободного поля. Сглаженный участок в центральной части поля имеется. Каудальные зубцы расположены в два ряда, некоторые несут следы прижизненного стирания о грунт. Киль в виде вздутого бугра. Ямка широкая, но пологая, расположена снизу и сзади от бугра.

Участок «G». Мелкие чешуи субквадратной формы с округленными углами. Передний край чешуи округлый, дорсальный – слегка выпуклый, вентральный – слабо вогнутый. Задний край чешуи заужен. Погруженное поле очень широкое вдоль переднего края чешуи и едва развито вдоль верхнего. Шип и ямка отсутствуют. Свободное поле высоко приподнято над основанием чешуи. Его поверхность гладкая, гребни на переднем краю отсутствуют или едва намечаются. Каудальные зубцы длинные, стержневидные, немногочисленные (пять-шесть), направлены назад и образуют только один ряд.

Чешуи у основания грудного плавника. Небольшие чешуи округло-угловатой формы с хорошо развитым серповидно-изогнутым (симметричным или почти симметричным относительно длинной оси) погруженным полем. Свободное поле высокое, с округлым передним краем, рассеченным протяженными бороздами на немногочисленные рельефные гребни, которые по направлению назад не сливаются и переходят в каудальные зубцы.

Коньковые чешуи. Единственная обнаруженная коньковая чешуя (экз. ПИН, № 5677/2), судя по ширине, наиболее вероятно располагалась впереди от спинного плавника. Она максимально расширена в конце первой трети, имеет хорошо развитое, округло-вогнутое на переднем крае погруженное поле. Передний край свободного поля также вогнут. Передняя треть свободного поля рассечена изогнутыми бороздами на большое количество (13) гребней различной длины, ширина которых меняется по простирацию; гребни сравнительно невысокие. Центральная часть свободного поля гладкая. Заднебоковые края чешуи повреждены, но, вероятно, несли зазубренность того же типа, что и чешуи боковых сторон тела.

Ультраскульптура. Свободное поле чешуй морфотипа *I. arefievi* покрыто мелкими (менее 10  $\mu\text{m}$  в диаметре) бугорками. Бугорки на плоской поверхности в центральной части

свободного поля имеют округлую форму, а расстояние между вершинами соседних бугорков составляет примерно 10  $\mu\text{m}$ . Однако на переднем крае гребней свободного поля бугорки имеют вытянутую форму, и тем длинней, чем на менее ровной поверхности они расположены. Так, наиболее удлиненные бугорки расположены у самого переднего края ганоинового поля, а наиболее округлые – ближе к его центральной части. Это же наблюдается на чешуях других участков тела.

Зубы робустные (как у *I. opokiensis*). Контрфорс очень высокий и мощный (угол между лингвальным краем и длинной осью зуба может быть более 45°); проходит до середины коронарного расширения зуба. Ближе к вершине коронка уплощается почти не изгибаясь. Апикальная часть широкая, примерно в 2,5 раза шире шейки. Передний край зуба загнут лингвально, угол между остью рабочей поверхности и основанием составляет 70-80°. Зуб обычно имеет от 2 до 5 уплощенных зубцов с акродиновыми колпачками. Колпачки очень крупные и почти достигают основания зубцов, однако не сливаются и основание зубцов покрыто ганоином. Кончики центральных зубцов почти прямоугольные, их рабочая поверхность почти прямая, но маргинальные зубцы могут иметь заостренно-треугольный профиль. Предпоследний зубец, как правило, очень сильно расширен.

В некоторых случаях акродиновый колпачок расширенного зубца подразделяется неглубокими вертикальными бороздами, не достигающими его дентинового основания [Бакаев, 2020, fig. 6a, b; Бакаев, Буланов, 2021, fig. 2h]. Зубцы сидят очень плотно, рабочая поверхность почти прямая и наклонена слабо, ее угол по отношению к продольной оси зуба составляет около 70-80°. С лабиальной стороны на зубцах имеются отчетливые площадки истирания [Бакаев, 2020, fig. 6c-j; Бакаев, Буланов, 2021, fig. 2b, e, g]. В некоторых случаях стирание достигает не только дентиновых канальцев [Бакаев, 2020, fig. 6e, f], но даже пульпарной полости. Строение зубов нижней челюсти и внутренней зубной аркады - неизвестно.

В исследованной выборке есть значительная вариабельность по таким признакам, как число зубцов и размеры предпоследнего зубца. Так, в выборке встречены зубы с 6 и даже 7 зубцами [Бакаев, 2020, fig. 6e]. Степень увеличения одного из зубцов так же варьирует от 2/3 длин рабочей поверхности до 1/4 части, с многочисленными промежуточными вариантами. Различается также степень изогнутости рабочей поверхности от почти прямой, горизонтальной (в большинстве случаев почти прямой, до сильно изогнутой, скошенной. Иногда в выборке встречаются зубы, у которых наиболее крупным является не предпоследний, а находящийся перед ним зубец. О том, что это – не предпоследний зубец, можно судить по его смещению на передний край зуба относительно вершины коронки и скошенности рабочей поверхности.

Ультраскульптура воротничкового ганоина принципиально сходна с таковой ганоина чешуй, и состоит из мелких бугорков. Однако бугорки сильно вытянуты в направлении, параллельном длинной оси зуба. Акродиновый колпачок гладкий, не несет выраженной ультраскульптуры.

**Сравнение.** От всех видов рода *Isadia* этот вид отличается: (чешуи) каскадным расположением зубцов на заднем крае чешуи на большинстве участков боковой стороны тела до участка «D» включительно, (зубы) наличием увеличенного, шпательвидного зубца. Также отличается от всех (за исключением *I. opokiensis*): (чешуи) большей массивностью чешуй вследствие утолщения изопединовой и ганоиновой пластин, большей рельефностью кия, ямки и зубца, отсутствием килевидных образований вдоль осевой зоны ганоиновых гребней, и наличием гладкого поля в средней части чешуи на участках тела позади участка «A», (зубы) лопатовидной формой зубцов, мощным контрфорсом, робустностью зубов, более плотной посадкой зубцов, расположением площадок истирания на лабиальной стороне зубцов, более крупными акродиновыми колпачками (занимающими всю высоту зуба), прямой рабочей поверхностью.

Дополнительно от *I. opokiensis* отличается: (чешуи) каплевидной (менее клиновидной), более выпуклой и резко очерченной формой передних окончаний ганоиновых гребней, меньшей длиной гребней, меньшим количеством изолированных внутри ганоинового поля (не связанных с внешним краем) ямок и борозд вследствие менее полного слияния в онтогенезе первичных гребней, характером зазубренности заднего и нижнего краев чешуй, а именно - большим количеством и меньшей упорядоченностью зубцов, (зубы) меньшим числом зубцов. Дополнительно от *I. aristoviensis* отличается: (чешуи) меньшей длиной гребней, стержневидной формой и большим количеством зубцов задне-нижнего обрамления чешуи, а от *I. suchonensis*: более выраженным разделением на гребни переднего края свободного поля, более сужеными у основания каудальными зубцами.

**Замечание.** Вид *I. arefievi* изначально был описан по изолированным зубам [А. Миних и др., 2015]. Чешуи нового морфотипа отнесены к *Isadia arefievi*, поскольку найдены в типовом для вида местонахождении Элеонора, совместно с относящимися к нему зубами. Для встреченных на том же уровне *I. aristoviensis* и *I. suchonensis* известно как строение зубов, так и строение чешуй, а других зубов эвринотоидиформов в местонахождении не обнаружено. Первоначально зубы, отнесенные к *I. opokiensis* обнаружены только в терминально-северодвинских отложениях [Бакаев, 2020]. Однако фрагмент зуба очень сходной морфологии так же был обнаружен в местонахождении Монастырский Овраг-D, имеющем уржумский возраст.

Тип ультраструктуры ганоина *I. arefievi* (характерен для базальных лучеперых рыб [Reissner, 1859; Ermin et al., 1971; Schultze, 1966, 1968, 1977, 2016, 2018; Bakaev, Kogan, 2020], у которых бугорки соответствуют центрам клеток внутреннего слоя эпидермиса, и расстояние между которыми также составляет 10  $\mu\text{m}$  (т.е. соответствует размеру клеток; [Märss, 2006]). Различия в форме бугорков ультраструктуры у *I. arefievi* отражают своеобразный процесс роста ганоина, отличный от роста настоящей эмали лопастеперых рыб [Sire, 1987; Schultze, 2016]. Вероятно, эпидермальные клетки были более растянуты на неровных частях скульптуры (на гребнях, около поровых отверстий и т.д.) и менее растянуты на ровных участках центральной части чешуи. Таким образом, форма бугорков отражает только форму эпидермальных клеток и, в данном случае, не может считаться надежным систематическим признаком.

По строению чешуй вид *I. arefievi* наиболее близок к *I. opokiensis* массивностью, рельефностью структур свободного поля и внутренней поверхности чешуи, формой ганоиновых гребней и зубцов, обрамляющих задний и нижний края чешуй. Также наиболее близко и строение зубов. Полученные данные подтверждают точку зрения о филогенетической преемственности указанных видов, основанную на морфологическом сходстве челюстных зубов [Бакаев, 2020].

**Распространение.** пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус Европейской части России.

**Материал.** 80 зубов в колл. ПИН РАН № 5652, 5676, 5677, 5779 хорошей и удовлетворительной сохранности и около 100 чешуй хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Isadia aristoviensis* A. Minich, 1990

Фототабл. XXXIII, фиг. 1-9; фототабл. 34, фиг. 1-6, 8-16; рис. 25Е, 26Б.

1990 *Isadia aristoviensis*: А. Миних, с. 96, табл. VII, фиг. 3-7.

2009 *Isadia suchonensis*: А. Миних, Миних, с. 196-197, табл. 60, фиг. 1-6.

**Голотип.** Колл. СГУ № 104-Б/Р-87, фрагмент тела рыбы со спинным и анальным плавниками; местонахождение Вязовка, Оренбургская область, Красногвардейский район; пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кутулукская свита.

**Описание.** Участок А. Чешуи, высота которых больше длины в 1,5 – 2 раза. Передний и задний края прямые. Вентральный немного выпуклый, дорсальный немного вогнутый. Антеродорсальный угол на образцах не сохранился. Постероventральный угол не резко скошен, закруглен, переход к заднему краю плавный. Сочленовный шип не сохранился, но, судя по строению ямки, был высоким. Погруженное поле широкое, занимает 1/2 длины чешуи.

Передний край свободного поля прямой. Языковидные выступы имеют окончания различной формы (закругленные острые), несут четко выраженные гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды короткие, относительно широкие (но значительно уже самих гребней), в основном направлены назад и вниз. Гребни скульптуры короткие, высокие, мощные, часто раздвоенные на переднем конце, округло-треугольные в сечении, представляют собой отдельные короткие, треугольные гребни, заостренные кончики которых нависают над поверхностью свободного поля. За первым рядом коротких гребней находится второй (иногда и третий). Последний ряд таких гребней образует до 10 серратных зубцов на заднем крае. Несколько зубцов так же расположены на задней, скошенной и закругленной части нижнего края. Число гребней и зубцов примерно совпадает и, вероятно, связано с возрастом индивида, которому принадлежала чешуя.

Участок В. Чешуи толстые, их высота примерно равна или чуть больше длины. Передний и задний края прямые. Вентральный край слабовыпуклый, дорсальный слабоогнутый. Антеродорсальный угол высокий, прямой, конец заострен. Антеровентральный угол скошен, немного закруглен, задненижний угол не резко срезан или прямой. Сочленовный шип и ямка развитые, относительно высокие, расположены в середине длины. Сочленовный шип обычно достигает высоты переднего верхнего угла. Киль плоскоокруглый, немного смещен вперед. Погруженное поле занимает не более  $1/3$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Языковидные выступы расположены на одной линии, имеют окончания различной формы (закругленные и острые), несут гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды короткие, узкие, глубокие, в основном направлены диагонально. Гребни скульптуры короткие, не меняют совою ширину, относительно малочисленны (до 6), часто раздваиваются на концах. Они могут быть округло-треугольными или округлыми в сечении. Задняя часть свободного поля гладкая.

Участок С. Немного неправильные ромбические чешуи, отличающиеся от чешуй участка В рядом признаков. Высота примерно в 1,5 раза меньше длины, антеродорсальный угол невысокий, конец заострен. Края чешуи прямые. Сочленовный шип и ямка малы. Шип ниже антеродорсального угла. Киль плоскоокруглый. Погруженное поле около  $1/4$  длины чешуи. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов прямые или округлые, гребешков второго порядка на них нет. Гребни мощные, широкие, круглые в сечении. Борозды, разделяющие гребни, узкие, глубокие, направлены так же, как и на чешуях участка В.

Участок D. Чешуи ромбической или прямоугольной формы. Длина превышает высоту в два и более раз. Антеродорсальный угол прямой. Шип и ямка не выражены. Киль в виде

валика. Погруженное поле составляет менее  $1/5$  длины чешуи, но есть узкая его полоска вдоль верхнего края. Передний край свободного поля прямой. Окончания языковидных выступов округлые или прямые. Отдельные гребни скульптуры не выражены. Однако, свободное поле рассечено короткими бороздами. Борозды узкие. В целом борозды направлены диагонально. Задняя часть свободного поля гладкая, не несет пор. Задний и, частично, нижний края около задненижнего угла несут серратные зубцы (до 5). Однако наиболее каудально расположенные чешуи могут вообще не иметь зубцов на заднем крае.

Участок F. Чешуи сильно вытянутые, длина в 3 или 4 раза превышает высоту. Сочленовный шип, ямка и киль выражены слабо, представлены не на всех чешуях этого участка. Погруженное поле занимает около  $1/2$  длины чешуи, и имеется не только у переднего, но и у верхнего края свободного поля. Скульптура сходна со скульптурой чешуй участка C, но отличается тем, что значительная часть гребней начинается от верхнего края свободного поля. На некоторых чешуях скульптура в виде выраженных гребней, сходных с гребнями скульптуры участка A. Задний край несет серратные зубцы (до 6).

Зубы тонкие. Контрфорс *I. aristoviensis* небольшой (угол между лингвальным краем и длинной осью зуба – около  $15-20^\circ$ ), но отчетливо выраженный, достигает основания коронарного расширения. Передний край зуба незначительно загнут лингвально, угол между остью рабочей поверхности и основанием составляет  $80-90^\circ$ . Ближе к вершине коронка сильно уплощается и загибается лингвально. Апикальная примерно в 1,5 раза шире шейки. Зуб имеет обычно 2 или 4 широких лопатовидных зубца прямоугольной (при стирании колпачка) или округло-трапециевидной формы, с крупными акродиновыми колпачками, занимающими около половины высоты зубчиков. Зубцы отчетливо разделены и не смыкаются боковыми сторонами, сохраняя у оснований не большой, но хорошо выраженный режущий кант. Рабочая кромка выпуклая. Крайние зубцы меньше средних. Целый череп *I. aristoviensis* не известен, но, предположительно, верхнечелюстные зубы у данного вида, имеют три–четыре зубца, в то время как у зубов нижней челюсти коронки бикуспидные [Pindakiewicz et al., 2020]. Площадки истирания плоские [Бакаев, 2020, рис. 3а-с] и, как правило, перпендикулярны продольной оси зуба. Почти все зубы несут выраженные следы износа в виде сколов и потертостей. Часто встречаются зубы со стертыми до основания акродиновыми колпачками, в результате чего формируется единая плоская поверхность. При такой степени износа стирание достигает не только дентиновых канальцев, но даже пульпарной полости [Бакаев, 2020, рис. 3б-с].

Зубы на palatinum монокуспидные, тупые, конические, загнутые каудально. Акродиновый колпачок округлый, широкий, в сечении цилиндрический или немного сжатый в кранио-каудальной направлении. Под колпачком основание зуба заметно сужается, формируя

перетяжку, а затем вновь образуя расширение. В некоторых случаях это расширение несет небольшие бугорки по бокам от акродинового колпачка.

Ультраскульптура воротничкового ганоина выражена слабо, но так же, как и на маргинальных зубах, состоит из продольно ориентированных вытянутых микротуберкул. Основание толстое, в некоторых случаях несет слабо выраженный контрфорс. Площадки истирания плоские, ориентированы почти перпендикулярно длинной оси зуба параллельно костному основанию.

Гистология зубов. Зубы этого вида состоят из акродина, дентина и воротничкового ганоина (рис. 10Г). Акродиновый колпачок имеет гладкую поверхность, пронизан канальцами, в которых располагались отростки одонтобластов. Граница с подстилающим его дентином не четкая. Воротничковый ганоин тонкий, покрывает дентиновое основание зуба и нижнюю часть акродинового колпачка и несет ультраскульптуру из продольно ориентированных микротуберкул. Пульпарная полость крупная, достигает основания зубцов [Бакаев, 2020, рис. 3б, в]. Дентин со стороны пульпарной полости несет большое количество отверстий дентиновых трубочек.

**Сравнение.** От всех видов рода *Isadia* этот вид отличается: (зубы) значительно более узкими коронками (апикальная часть не более, чем в 1.5 раза шире шейки), акродиновый колпачок составляет не более половины высоты зубца, площадками износа в виде плоских площадок на концах зубцов, ориентированных под прямым углом к продольной оси зубца, (чешуи) длинными, рельефными (округло-треугольными или треугольными в сечении), параллельными друг другу гребнями скульптуры, разделенными глубокими бороздами. От *I. opokiensis*, *I. arefievi*: (зубы) грацильностью зубов, слабо развитым контрфорсом. От *I. opokiensis* и *I. suchonensis* вид так же отличается меньшим числом зубцов. От *I. arefievi* – отсутствием увеличенного, шпательевидного зубца.

**Замечание.** Зубы палатинальной и короноидной серии среди эвринотоидиформов достоверно известны только у *Lapkosubia*. Однако ранее описаны несущие зубы фрагменты костей небного комплекса, предположительно принадлежащие *I. aristoviensis* [Миних, Андрушкевич, 2017]. Морфологически сходные зубы обнаружены нами в ряде местонахождений. В данной работе мы с некоторой условностью относим их к *I. aristoviensis*. В обоих случаях зубы монокуспидные, конические; четко выделяется гладкий акродиновый колпачок и воротничковый ганоин, несущий ультраскульптуру из продольно вытянутых микротуберкул.

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, верхи северодвинского и вятский ярус Европейской части России.

**Материал.** 1380 чешуй и зубов в колл. ПИН РАН № 5652, 5676, 5779 хорошей и удовлетворительной сохранности.

*Isadia* sp. 1

Фототабл. XXIX, фиг. 2; фототабл. 30, фиг. 8.

**Описание.** Зубы *Isadia* sp. 1 обнаружены нами в верхневятских местонахождениях Лагерный Овраг-3 и Элеонора. Они относительно тонкие и высокие, контрфорс развит хорошо (угол между лингвальным краем и длинной осью зуба может достигать 35°) и доходит до основания коронарного расширения. Акродиновые колпачки уплощенные, крупные (во всю высоту зубцов), их форма варьирует от заостренно-треугольной (при не выраженном износе) до трапециевидной со скругленными краями (при стирании акродиновых колпачков). Края акродиновых колпачков острые (заменяют режущие канты). Число зубцов может достигать 7, самый крупный – предпоследний. Рабочая поверхность коронок сильно рассечена. Пространства между зубами сужаются равномерно, не образуя узкой щели у основания. Площадки истирания крупные, расположены на лабиальной стороне зубцов.

**Сравнение.** Эти зубы сходны с зубами *I. suchonensis*, но принципиально отличаются значительно более крупными акродиновыми колпачками. Ряд признаков (крупные, уплощенные акродиновые колпачки, лабиально расположенные, крупные площадки истирания) сближают *I. sp. 1* с морфологическим рядом *I. opokiensis* - *I. arefievi*. Зубы этого морфологического типа меньше обычных зубов *I. arefievi*. Возможно, морфотип *I. sp. 1* принадлежат молодым особям *I. arefievi* (зубы этого вида обнаружены в тех же местонахождениях), и частично рекапитулируют предковое состояние (наиболее вероятным предком *I. opokiensis* - *I. arefievi* является *I. suchonensis*, см. [Бакаев, 2020]).

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус Европейской части России.

**Материал.** 12 зубов в колл. ПИН РАН № 5779 удовлетворительной сохранности.

*Isadia* sp. 2

Фототабл. XXX, фиг. 9, 10.

**Описание.** Зубы *I. sp. 2* обнаружены в местонахождениях Галибиха (нижневятский подъярус) и Гороховец (верхневятский подъярус). Контрфорс на зубах *I. sp. 2* развит слабо (угол между лингвальным краем и длинной осью зуба составляет около 15°–20°), коронки узкие (апикальная часть не более, чем в 1.5 раза шире шейки), выпуклые лабиально и вогнутые лингвально, совкообразной формы (подковообразные в сечении), несут по 4 зубца. Зубцы

уплощенные, треугольной формы, отчетливо разделены и не смыкаются боковыми сторонами, сохраняя у оснований небольшой режущий кант. Границу акродинового колпачка и воротничкового ганоина трудно обнаружить, она крайне нечеткая, размытая. Однако, на образце хорошей сохранности ПИН № 5787/2 заметно, что гладкая поверхность акродина занимает 2/3 высоты зубца, а затем сменяется ультраскульптурой из продольно вытянутых микротуберкул, характерной для воротничкового ганоина. Рабочая кромка коронки, формируемая совокупностью расположенных на ней зубцов, чуть-чуть наклонена лингвально (примерно 15°–25°) и немного изогнута. Достоверных следов прижизненного стирания не обнаружено.

Зубы *I. sp. 2* ранее описаны из терминального вятского местонахождения Соковка как *I. suchonensis* [Pindakiewicz et al., 2020, fig. K, L]. Из-за этого (а также из-за невысокого качества материала) был сделан неверный вывод об отсутствии у *I. suchonensis* акродиновых колпачков. У справедливо отнесенного к *I. suchonensis* образца ZPAL V.51/13 [Pindakiewicz et al., 2020, fig. M] акродиновые колпачки были, по всей видимости, потеряны в результате посмертной абразии.

**Сравнение.** От зубов всех остальных морфотипов, отнесенных к роду *Isadia sp. 2* отличается отсутствием четкой границы между акродиновым колпачком и воротничковым ганоином, а также выпуклыми лабиально и вогнутыми лингвально коронками совкообразной формы (подковообразные в сечении),

**Распространение.** Пермь, верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус Европейской части России.

**Материал.** 10 зубов в колл. ПИН РАН № 5787 удовлетворительной сохранности.

## Глава 5. НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО СИСТЕМАТИКЕ И МОРФОЛОГИИ КОСТНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ И ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

### 5.1 Данные по систематике

Использование новых, ранее не применявшихся (или почти не применявшихся) для изучения костных рыб средней и поздней перми Европейской части России методов (сканирующая электронная микроскопия, томография, фотографирование в иммерсионной жидкости, изготовление шлифов) позволило использовать новые признаки, такие, как ультраструктура чешуй, их гистологическое строение, строение васкулярной системы в систематике.

Принятая за основу система костных рыб средней-верхней перми Европейской части России [А.В. и М.Г. Миних 2009], была существенно переработана.

Отряд *Discordichthyiformes* A.Minich, 1998 исключен из состава *Actinopterygii*, и отнесены к стволовым *Osteichthyes*. Отряд был установлен А.Миних в 1998 году по изолированным чешуям и плавниковым шипам [А.Миних, 1998]; в настоящее время включает *Discordichthys spinifer*, *Mutovinia stella*, *Mutovinia sennikovi*, *Geryonichthys longus*, *Geryonichthys burchardi*, *Mamulichthys ignotus* [А. Миних, Миних, 2009; Миних и др., 2015]. В работах А.В. и М.Г. [А. Миних, Миних, 2009; Миних и др., 2015] отр. *Discordichthyiformes* рассматривался в составе надотряда *Palaeonisci*. Строение чешуи *Discordichthyiformes* демонстрирует множество крайне архаичных признаков, не характерных для актиноптеригий: отсутствие ганоина и связанной с ним ультраструктуры на одонтодах; звездообразные одонтоды, гребни которых осложнены зубчиками; развитие дентеонов в одонтодах; строение восходящих каналов; развитие сети васкулярных каналов в верхнем слое кости, заключенных в остеоны; общая форма чешуи (прямоугольность, отсутствие кия и развитого антеродорсального угла, широкое основание кия). На этом основании мы исключили *Discordichthyiformes* из *Actinopterygii*.

Все остальные изученные нами таксоны (см. главу 4) отнесены к *Actinopterygii*, и в частности к *Palaeopterygii*. Среди них отряды *Palaeonisciformes* Hay, 1902 и *Elonichthyiformes* Kazantseva, 1977 являются представителями стволовых *Actinopterygii*. Родовой состав некоторых семейств из этих отрядов был пересмотрен.

Так, из состава семейства *Eigiliidae* Kazantseva, 1981 (отр. *Elonichthyiformes*) исключены роды *Strelnia* A. Minich, 2009 и *Sludalepis* A.Minich, 2001. Включение указанных родов в состав сем. *Eigiliidae* противоречит данным по строению их чешуи. Чешуи *Eigilia nielseni* Kazantseva, 1981 (типового вида типового рода сем. *Eigiliidae*; материал колл. ПИН РАН) характеризуются гораздо более гладким свободным полем, и менее выраженными гребнями скульптуры, гладкими верхним и нижним краями чешуи, сочленовными элементами, слабо развитым

антеродорсальным углом, расположенным ниже сочленовного шипа. Все вышеперечисленные признаки резко отличают *Strelnia* (рис. 16; фототабл. X, фиг. 9-10; фототабл. XI, фиг. 1-7, фототабл. XIV, фиг. 11, 12) и *Sludalepis* (фототабл. XI, фиг. 8) от *Eigilia* [Казанцева-Селезнева, 1981, рис. 45].

Одновременно чешуи *Strelnia* и *Sludalepis* обнаруживают сходство с чешуями родов *Reticulolepis* Aldinger, 1937 [Schaumberg, 1977, Abb. 13g, 22, 24] и *Acropholis* [Фототабл. VII, фиг. 7-11] автор из семейства Acrolepididae по признакам: очень высокий и острый антеродорсальный угол, скошенный антеровентральный угол, выпуклый и вогнутый верхний и нижний края чешуи, широкое переднее погруженное поле; сerratные зубцы заднего края; общий рисунок гребней свободного поля (последний признак очень схож с *Reticulolepis*). Поэтому их следует включить в состав семейства Acropholidae.

Род *Samarichthys* исключен из состава сем. Karaunguriidae Kazantseva, 1977 (отр. Cheirolepiformes). В оригинальном диагнозе Karaunguriidae указывается отсутствие или наличие только очень мелких зубов у членов данного семейства [Казанцева-Селезнева, 1981, с. 72]. У *Samarichthys* есть два ряда зубов – мелкие лабиальные и очень крупные лингвальные [А. Миних, Миних, 2009, табл. 6, фиг. 2]. Кроме того, *Samarichthys* очень сильно отличается от всех родов семейства Karaunguriidae высокими и в основном короткими, треугольными в сечении ганоиновыми гребнями дермальных костей и свободного поля чешуи, а также наличием крупных коньковых чешуи в области хвоста [А. Миних, Миних, 2009]. В то время как свободное поле чешуи всех Karaunguriidae почти гладкое, прорезанное лишь немногочисленными диагональными бороздами. Неясен и еще один очень характерный для Karaunguriidae признак – входит ли antorbitale в состав ротового края *Samarichthys*. Таким образом, *Samarichthys* не имеет близких взаимоотношений ни с одним известным родом сем. Karaunguriidae Kazantseva-Selezneva 1981 и не является их дериватом. Систематическое положение рода в настоящее время остается неясным, но для выделения нового семейства необходимо более подробное изучение цельносkeletalного материала.

Роды *Toyemia* Minich, 1990 и *Uranichthys* A. Minich, 2009 при первом описании отнесенные к Gonatodidae [Миних, А. Миних, 1990; А. Миних, 2009] исключены из состава этого семейства и получили новый систематический статус.

Чешуя *Uranichthys* демонстрирует очень высокую степень сходства с чешуей *Palaeoniscum* по форме, характеру скульптуры и ульстраскульптуры, гистологическому строению и особенностям васкулярной системы (см. главу 4). На этом основании мы причисляем *Uranichthys* к сем. Palaeoniscidae (отр. Palaeonisciformes).

Чешуя *Toyemia* демонстрирует очень высокую степень сходства с чешуей *Evenkia* и *Oshia*, по таким-то признакам, на основании чего этот род отнесен нами к сем. *Evenkiidae* из отр. *Scanilepiformes*. Представители этого отряда в последнее время относятся к «палеоптеригиям» [Sallan, 2014; Romano et al., 2016]. Однако, в отличие от большинства палеоптеригий, причисляются не к стволовой, а к кроновой группе лучеперых рыб [Giles et al., 2017].

*Platysomiformes* представляют более продвинутую по сравнению с большинством других палеозойских актиноптеригий кладу кроновых *Actinopterygii* [Giles et al., 2017]. Изучение гистологии и ультраскульптуры *Kargalichthys* продемонстрировало плезиоморфность (наличие ганоинового и дентинового слоя) строения чешуй этого рода в сравнении с *Platysomus*. Однако для выделения *Kargalichthys* в отдельное семейство требуется изучение цельноскелетного материала.

Наиболее эволюционно продвинутым среди изученных групп пермской ихтиофауны является отряд *Eurynotoidiformes* Minich et A.Minich, 1990. Типовой род *Eurynotoides* Berg, 1940 рассматривался в составе сем *Palaeoniscidae* отряда *Palaeonisciformes* [Берг Казанцева, Обручев 1964], А.В. и М.Г. Миних выделили на основе новых материалов новое сем. *Eurynotoididae* Minich et A.Minich, 1990 в составе нового отр. *Eurynotoidiformes*. Мы относим их к эволюционному уровню *Subholostei*, так как они, наряду с рядом прогрессивных признаков в строении щеки и челюстей таких, как отсутствие неподвижного сочленения *maxillare* с *praeoroperculum*, наличие *supramaxillare* и т.д. [А. Миних, Миних, 2009], показывают ряд архаичных признаков в строении плавников [А. Миних, Миних, 2009] и чешуи палеонискоидного типа. *Eurynotoidiformes* особенно интересны строением своей зубной системы (см. ниже).

Семейство *Boreolepididae*, включавшее только род *Boreolepis* при первом описании включено в отряд *Palaeonisciformes* (объединявшему на тот момент почти всех палеозойских актиноптеригий) [Aldinger, 1937]. Позднее А.А. Казанцева-Селезнева [1973] отнесла *Boreolepididae* к отряду *Cheirolepidiformes*. Включение *Boreolepididae* в состав *Cheirolepidiformes* было основано на нескольких спекулятивных предположениях о присутствии в щечной области черепа *dermohiale* и *epipreoperculum* [Казанцева-Селезнева, 1973], хотя костей, подходящих по форме и размерам обнаружено небыло [Aldinger, 1937], а так же о иной, нежели на реконструкции Х. Альдингера, форме гиомандибулы. Однако отнесение пермских *Boreolepididae* наиболее примитивному и древнему среди лучеперых рыб отряду *Cheirolepidiformes* [Nelson et al., 2016] на основании предположительной реконструкции некоторых элементов черепа выглядит необоснованным. При первоописании *Boreolepididae*

были включены в состав Palaeonisciformes, однако многие признаки в строении чешуй (относительные вытянутость и небольшая высота чешуи, относительно слабое развитие сочленовных элементов, почти прямые антеродорсальный и антеровентральный углы) роднят Boreolepididae с Elonichthyidae. Мы полагаем, что правильнее всего отнести Boreolepididae к отряду Elonichthyiformes, до появления более полных скелетных остатков.

Род *Acrolpholis* Aldinger при первом описании был отнесен к семейству Acrolepididae, включенному в отряд Palaeonisciformes [Aldinger, 1937]. А.А. Казанцевой-Селезневой [1973] *Acrolpholis* был выделен в отдельное одноименное семейство, включенное в отряд Cheirolepidiformes, на основании того, что «основание крышечной и пограничной областей отличается от Acrolepididae...» [Казанцева-Селезнева, 1973, стр. 102], без приведения более конкретных отличий. В то же время, Х. Альдингер [Aldinger, 1937] отмечал среди черепных признаков довольно незначительные отличия, в частности 4–5 extrascapularia и 1 antoperculum у *Acrolepis* и 7 и более extrascapularia, 1 большая и многочисленные малые antopercularia у *Acrolpholis*. В то же время, чешуи *Acrolepis* и *Acrolpholis* демонстрируют значительное сходство: в обоих случаях очень сильно развит антеродорсальный угол и сочленовные элементы, антеровентральный угол срезан, а свободное поле покрыто мощными гребнями, расположение, форма и размер которых весьма близки в обоих родах, что отмечается как в наблюдениях автора, так и в литературе [Aldinger, 1937; Есин, 1995б, d; Schaumberg, 1996]. Выделение пермского рода *Acrolpholis* в отдельное семейство и отнесение его к наиболее примитивному и древнему среди лучеперых рыб отряду Cheirolepidiformes [Nelson et al., 2016] без сколь-либо подробных доказательств не оправданно. По этой причине мы относим *Acrolpholis* (а так же *Kazanichthys*, отнесенный А.В. и М.Г. Миних [2009] к Acropholidae) к сем. Acrolepididae.

## 5.2 Зубная система Eurynotoidiformes

Отличительной чертой зубной системы эвринотоидиформов является наличие поликуспидных зубов [Миних, Миних, 1990, 2009; Esin, 1997; Minikh et al., 2015; Pindakiewicz et al., 2020; Вакаев, 2020]. Поликуспидные зубы встречаются у многих групп позвоночных: хрящевых рыб, амфибий, рептилий [Berkovitz, Shellis, 2016] и млекопитающих [Berkovitz, Shellis, 2018]. У лучеперых рыб этот тип зубов чаще всего используется при фитофагии [Gibson, 2015, 2016; Purcell, Bellwood, 1993]. Среди современных актиноптеригий поликуспидные зубы отмечены у представителей семейств Characidae, Cichlidae, Acanthuridae, Siganidae, Scatophagidae, Mugilidae [Bellwood, 2003; Bellwood et al. 2014a, b]. Среди палеогеновых костистых рыб подобные зубы описаны для Siganidae (*Ruffoichthys*), Monodactylidae

(*Pasaichthys*), Scatophagidae (*Eoscatophagus*) из среднего эоцена Италии [Bellwood, 2003; Bellwood et al. 2014a, b], а также для вымершего семейства Dapediidae (*Hemicalypterus*) из верхнего триаса Китая [Gibson, 2015, 2016]. Поликуспидные зубы *Hemicalypterus* находятся в сочленении с челюстями, и частично заключены в породу [Gibson, 2015, fig. 2], что делает их малодоступными для изучения всего комплекса признаков.

Наше исследование позволило уточнить и конкретизировать функциональную интерпретацию различных морфотипов зубов *Eurynotoidiformes* благодаря использованию новых признаков, таких как строение площадок истирания зубов. Тип износа имеет огромное значение для реконструкции функционирования челюстного аппарата самых разных групп позвоночных, таких, как, например, териодонты [Rybczynski, Reisz, 2001] и динозавры [Sereno et al., 2010; Mallon, Anderson, 2014; Bos et al., 2016]. Изучение площадок истирания зубов очень перспективно и для современных, и для палеонтологических объектов: оно не требует большой статистической выборки, демонстрирует способ обработки и состав пищи за длительный срок (в отличие от анализа содержания желудка, не показывающего изменение состава питания индивида на протяжении времени), а также позволяет различать способы обработки одной и той же пищи [Purnell et al., 2012].

Поликуспидные зубы есть у пермских эвринотоидов *Kichkassia* A. Minich, 1986, *Lapkosubia* A. Minich, 1986, *Isadia* A. Minich, 1986 [Миних, Миних, 2009]. Строение зубов у других родов *Eurynotoidiformes* (*Adzvalepis* Yankevich, 1998, *Eurynotoides* Berg, 1940, *Alvinichthys* Esin, 1995) не известно [А. Миних, Миних, 2009].

Зубы эвринотоидов состоят из акродина, дентина и воротничкового ганоина. Акродиновый колпачок имеет гладкую поверхность, пронизан канальцами, в которых располагались отростки одонтобластов (рис. 10Г). Граница с подстилающим его дентином нечеткая. Воротничковый ганоин тонкий, покрывает дентиновое основание зуба и нижнюю часть акродинового колпачка и несет ультраструктуру из продольно ориентированных микротуберкул.

Основание зуба покрыто ультраструктурой из плотно расположенных округлых бугорков, различного размера и высоты, образующих шагреневую поверхность (фототабл. XXXVI, фиг. 1в; фототабл. XXXVII, фиг. 3в). Пульпарная полость крупная, достигает основания зубцов [Вакаев, 2020, fig. 2с, 3с]. Дентин со стороны пульпарной полости несет большое количество отверстий дентиновых трубочек (фототабл. XXXIV, фиг. 7б). Описаний шагреневой ультраструктуры, которой покрыто основание зубов эвринотоидов, в литературе нам обнаружить не удалось. Но шагреневая ультраструктура обнаружена нами на нескольких отснятых фрагментах челюстей из верхней перми (*Toyemia tverdochlebovi* Minich, 1990;

фототабл. XXXVIII, фиг. 3а, б) и нижнего триаса (фототабл. XXXVIII, фиг. 4) Европейской России.

На изолированных зубах шагреневую ультраскульптуру обнаружить не удалось. Наиболее вероятно, что эта, базальная часть зуба, подвергалась резорбции в процессе смены зубов.

Зубы Eurynotoidea гистологически мало отличаются от зубов большинства базальных актиноптеригий, как вымерших, так и современных [Ørvig, 1978; Meinke, 1982; Richter, Smith, 1995; Sasagawa, Ishiyama, 2005; Sasagawa et al., 2009, 2012 и др.]. Как правило, внешняя граница акродинового колпачка и воротничкового ганоина достаточно четкая. Однако у *Isadia* sp. 2 наружная граница акродина и ганоина очень нечеткая, что не типично для базальных актиноптеригий. Мы предполагаем следующее объяснение этой ситуации.

Матрикс воротничкового ганоина начинает формироваться за счет эпидермальных клеток на поверхности акродина и дентина: амелобласты, формирующие его, приобретают столбчатую форму в то время, как амелобласты, участвовавшие в формировании акродинового колпачка, деградируют. Таким образом, ганоин покрывает уже сформированные акродин и дентин, благодаря чему наружная граница между ганоином и акродином, как правило, хорошо заметна [Sasagawa et al., 2012].

В отличие от ганоина, матрикс воротничкового энамелоида телеостей формируется таким же образом, как матрикс акродина и дентина, за счет мезодермальных клеток (и, по всей видимости, небольшом участии эпидермиса), и лишь затем подвергается минерализации за счет эпидермальных клеток [Sasagawa, Ishiyama, 1988; Sasagawa et al., 2009]. Таким образом, воротничковый энамелойд слабо отделен от акродина, внешняя граница этих тканей на зубах современных телеостей почти не заметна (фототабл. XXXVIII, фиг. 1, 2; фототабл. XXXIX).

Мы предполагаем, что в случае *Isadia* sp. 2 имеет место гетерохрония при котором амелобласты, покрывающие как вершину, так и основание зуба, созревают одновременно. Можно предположить, что это промежуточный между телеостомами и менее продвинутыми актиноптеригиями вариант морфогенеза гиперминерализованных тканей зуба. По этой причине граница воротничковой ткани (которая может иметь смешанное, эпидермально-мезодермальное происхождение) и акродинового колпачка *Isadia* sp. 2 нечеткая.

Базальная часть большинства изолированных зубов посмертно сломана. Однако при сохранении основания внутренняя поверхность дентина образует множество углублений с неровными границами (фототабл. XXXIV, фиг. 7б). Вероятно, это следы резорбции основания зуба остеокластами.

Челюстные зубы на большинстве целых черепов Eurinotoidiidae поликуспидные, имеют каплевидное в сечении, ориентированное лабиолингвально основание и сильно уплощенную апикальную часть коронки, расположенной под углом 70-90° к длинной оси основания (рис. 10 А-С). Зубчики на верхнечелюстных зубах расположены на вершине и передней кромке зуба, образуя асимметричный веер, и увеличиваются спереди назад (рис. 10 А-С), однако в некоторых случаях (*Isadia arefievi*) наиболее крупен предпоследний зубец. Лабиальная сторона зубов в различной степени (в зависимости от таксономической принадлежности) выпуклая, а лингвальная - вогнутая. Зубцы нижней челюсти направлены навстречу верхнечелюстным (т.е. расположены на вершине и задней кромке зуба) (фототабл. XXXVI, фиг. 1г, 2а, 2г). Маргинальные зубы в нижней челюсти имеют меньшее число зубцов, чем в верхней. Так, у *Lapkosubia uranensis* A.Minich, 1990 (образцы СГУ 104-Б/Р-7, голотип и СГУ 104-Б/Р-7; фототабл. XXXVI, фиг. 1) верхнечелюстные зубы несут по четыре зубца, а нижнечелюстные – только по два.

Поликуспидные зубы цихлид являются производными конических зубов [Streelman et al., 2003], характерных для рыб различной трофической специализации (от всеядных до хищников) [Wootton, 1990]. Предположительно, зубы Eurynotoidiformes, как и зубы цихлид, являются производной простых конических зубов. Однако, в отличие от цихлид, поликуспидные зубы Eurynotoidiformes асимметричны, зубцы в пределах коронки увеличиваются спереди назад [Буланов, Миних, 2017]. Однако в большинстве случаев наиболее крупен предпоследний зубец ряда, как у *I. suchonensis* и *I. arefievi*. Молекулярно-генетические механизмы формирования поликуспидных зубов актиноптеригий достаточно подробно описаны ранее [Streelman et al. 2003; Fraser et al., 2008], что позволяет нам сделать ряд интерпретаций.

Ювенильные особи всех видов цихлид имеют монокуспидные зубы. У цихлид с монокуспидными зубами (во взрослом состоянии) количество ингибитора с возрастом не меняется. Но у цихлид и харацид с поликуспидными зубами (во взрослом состоянии) число зубцов как на верхнечелюстных, так и на нижнечелюстных зубах увеличивается с возрастом [Streelman et al. 2003; Trapani et al., 2005]. Мы предполагаем, что так же постепенно в процессе онтогенеза увеличивалось число зубцов и у Eurynotoididae.

Передний край коронок направлен лингвально, а задний лабиально, благодаря чему коронки перекрывают друг друга спереди назад. Такая же ситуация наблюдается у современных Acanthuriidae, например у *Acanthurus nigrofuscus* (Forsskål, 1775) [Purcell, Bellwood, 1993]. На изолированном материале угол между рабочей поверхностью и продольной осью основания можно определить, сравнив взаимное расположение продольных осей контрфорса и апикальной части коронки.

Зубы короноидной (включает *praearticulare* и *coronoid*) серии и палатинальной (включает *ectopterygoid*, *dermopalatinum*, *vomer*, *entopterygoid*) серии достоверно известны только у *Lapkosubia* (фототабл. XXXV, фиг. 1; фототабл. XXXVI, фиг. 1д), хотя точно не известно, какие конкретно кости несут зубы у этого рода. Они сходны с зубами короноидной и палатинальной серии большинства базальных лучеперых, в том числе *Polypterus* [Clemen et al., 1998; Wacker et al., 2001] и *Amia* [Allis, 1897; Grande, Bemis, 1998]. Однако ранее описаны несущие зубы фрагменты костей небного комплекса, предположительно принадлежащие *I. aristoviensis* [Миних, Андрушкевич, 2017б]. Морфологически сходные зубы обнаружены нами в ряде местонахождений (фототабл. XXXIV, фиг. 12-16). В данной работе мы с некоторой условностью относим их к *I. aristoviensis*.

К сожалению, на изученных образцах лингвальная сторона челюстей недоступна, и мы можем только предполагать, на каких конкретно костях располагались изображенные зубы. По всей видимости, изученные на скелетном материале зубы внутренней аркады *L. uranensis* А.Миних, 1990 покрывали эктоптеригоиды и дермопалатинум верхней части черепа, короноиды и преартикуляре нижней челюсти. В обоих случаях зубы монокуспидные, конические; четко выделяется гладкий акродиновый колпачок и воротничковый ганоин, несущий ультраскульптуру из продольно вытянутых микротуберкул. Однако в некоторых деталях строения зубы различны, описания см. ниже.

Между функционирующими зубами на хорошо очищенных образцах заметны площадки прикрепления выпавших зубов, отличающиеся от посмертно сломанных зубов отсутствием стенок зуба с прямоугольно сколотыми краями и наличием следов резорбции (рис. 10 Е-Н; фототабл. XXXVII, фиг. 4а, б). Основания маргинальных зубов как верхней, так и нижней челюсти косо крепятся на лабиальной стороне костей, т.е. формирует лабиальный плевродонтный тип крепления (рис. 10 Б; фототабл. XXXV, фиг. 2а, б; фототабл. XXXVI, фиг. 2е).

У актиноптеригий выделяется четыре варианта крепления зубов: протоакродонтный, акродонтный, акро-прототекодонтный и плевродонтный [Gaengler, 2000]. Как отмечалось выше, для эвринотоидов характерно плевродонтное крепление зубов, что обеспечивает максимальную площадь опоры зуба на челюстные кости при узком основании и позволяет сократить вероятность перелома при направленном лабиолингвальном давлении. Плевродонтный тип распространен у различных рептилий, в особенности у игуан-фитофагов [Smith, 1958; Алифанов, 2000; Bertin et al., 2018], что может указывать на определенное сходство в распределении нагрузки при обработке пищи.

Челюстные зубы расположены только в один ряд, что заметно на максилле *Lapkosubia tokense* A.Minich, 1996 (СГУ № 104-Б/2682), максилле *Lapkosubia* sp. (фототабл. XXXVII, фиг. 2) и фрагменте челюсти *Isadia* sp. ПИН № 5652/501 (рис. 10 G). Однако на некоторых образцах (фототабл. XXXVII, фиг. 3а, б, 5а, б) заметны зубы, находящиеся постеролингвально по отношению к зубам наружного ряда. По нашему мнению, это не зубы второго ряда, а сменные зубы, готовые заместить функционирующие зубы.

Закладка зуба эвринотоидов происходила по-видимому вне челюстных костей, в толще десны (экстраоссеально), прирастая к костному основанию тогда, когда большая часть коронки уже сформирована. На это указывает расположение закладки зуба *I. suchonensis* (фототабл. XXXV, фиг. 2а, б), а так же расположение зубов на максилле *Lapkosubia* sp. (фототабл. XXXVII, фиг. 4). Сходным образом происходит смена зубов у *Polypterus*: закладки сменных зубов формируются постеролингвально от функционирующих [Vandenplas et al., 2014]; после резорбции корня и выпадения отработанного зуба, новый перемещается в толще десны на его место и прирастает к кости [Clemen et al., 1998; Wacker et al., 2001].

По всей видимости, смена зубов происходила без образования временной или постоянной зубной пластинки. Косвенно это подтверждает формирование новой коронки рядом с основанием функционирующего зуба (при наличии зубной пластинки новая закладка зуба не связана непосредственно со старым зубом). При отсутствии зубной пластинки закладка нового зуба формируется из зубного эпителия в непосредственной близости от основания функционирующего зуба [Vandenplas et al., 2014]. Отсутствие зубной пластинки является плезиоморфным состоянием для лучеперых рыб, и характерно не только для *Polypterus*, но и для некоторых телеостей [Vandenplas et al., 2014].

Чередование пустых площадок прикрепления и функционирующих зубов указывает на то, что эвринотоиды имели попеременный характер смены зубов. В то время, как функционирующие зубы снашивались, в толще десны возникали новые закладки. К тому моменту, когда функционирующие зубы снашивались, коронки новых зубов прирастали к пустующим площадкам прикрепления (то есть одновременно функционировала только половина площадок прикрепления, а вторая половина оставалась пустыми). После этого основания изношенных зубов резорбировались, оставляя пустые площадки крепления, а функционировать начинали соседние, новые зубы. При этом половина зубов функционировала, в то время, как на площадках между ними развивались новые зубы. Сходные особенности имеют некоторые базальные лопастеперые рыбы [Doeland et al., 2019]. Вероятно, такой тип смены зубов на челюстных костях был характерен для многих архаичных групп костных рыб. У современного *Polypterus* смена происходит сходным образом, но с некоторыми отличиями:

одновременно функционирует весь зубной ряд, но развитые закладки развиваются только рядом с каждым вторым зубом. Это, как и разная степень износа зубов внутри зубного ряда, указывает на поочередную смену каждого второго зуба [Vandenplas et al., 2014]. Такая модель позволяет сменять зубы без значительной потери функциональности зубного ряда.

Для рыб-фитофагов, в отличие от хищников, отсутствие нескольких расположенных поблизости зубов (не обязательно соседних) может значительно снижать функциональность всего зубного ряда [Berkovitz, 2000]. Специализированные фитофаги среди цихлид [Yamaoka, 1983; Streelman et al. 2003; Fraser et al., 2008; Dieleman et al., 2015], кифозид [Kanda, Yamaoka, 1995], ципринодонтов [Lencer et al., 2016] имеют многорядные маргинальные зубы, что позволяет частично решить эту проблему.

У акантурид зубы сменяются волнами спереди назад [Gill, Leis, 2019], что позволяет иметь сплошной рабочий ряд из нескольких зубов. Characidae и Serrasalminae из отряда Characiformes, имеющие 1-2 ряда зубов, решили проблему «пробелов» в зубном ряду путем одновременной смены всего зубного ряда [Trapani et al., 2005; Kolmann et al., 2019]. У большинства харацид происходит одновременная смена всех зубов (кроме наиболее каудально расположенных) в отдельной ветви нижней челюсти [Trapani et al., 2005], в то время как у пираний смена зубов чаще всего происходит унилатерально, когда сменяются зубы в правой или левой половине челюстей [Kolmann et al., 2019].

Судя по одинаковому развитию всех сохранившихся сменных зубов на максилле *Lapkosubia* sp. (фототабл. XXXVII, фиг. 4), для эвринотоидов была характерна одновременная, возможно унилатеральная, замена зубов всей челюсти, сходная с моделью харациформных рыб. Различия заключаются в том, что у харациформных рыб закладки зубов взрослых рыб формируются внутри костной полости, то есть интраоссеально, и новые зубы прирастают к зубному краю челюстных костей только после выпадения старых зубов. Это к уменьшению активности питания или его полной остановке при билатеральной смене зубов [Trapani et al., 2005; Kolmann et al., 2019]. У эвринотоидоидоформных рыб, за счет попеременного паттерна смены зубов, сменные зубы прирастали к вакантным площадкам крепления, и только после этого выпадали старые зубы. Вероятно, такая модель позволяла не прекращать питания даже во время одновременно смены зубов.

### **Функциональная морфология**

Строение зубов Eurynotoidiformes отражает различную трофическую специализацию, так же, как у Cichlidae [Hulsey, Garcia De Leon, 2005; Burrell, 2014; Tada et al., 2013 и др.], Acanthuridae [Purcell, Bellwood, 1993], Girellidae [Kanda, Yamaoka, 1995], Cyprinodontidae [Lencer

et al., 2016], Characidae [Hirschmann et al., 2017; Ohara et al., 2017] и Serrasalminidae [Huie et al., 2019].

Однако, несмотря на сходство формы зубов с функциональной точки зрения аналогия не будет полной. Современные костистые рыбы имеют гораздо более подвижный, чем базальные лучеперые, челюстной аппарат: выдвигающиеся для захвата пищи челюсти Cichlidae [Hulsey, Garcia De Leon, 2005] и Acanthuridae [Purcell, Bellwood, 1993], и внутримандибулярный сустав, увеличивающий амплитуду укуса Acanthuridae [Konow et al., 2008]. Отличия достаточно подробно анализируются в ряде работ [Казанцева-Селезнева, 1976, 1980 и др.]. Однако, у рыб-фитофагов челюсти короче и мощнее, чем у хищных сородичей, так как наиболее важными параметрами укуса оказываются сила и амплитуда, а не скорость захвата пищи [Bellwood, 2003; Hulsey, Garcia De Leon, 2005]. Механизм работы челюстей Eurynotoiiformes не изучен, но строение черепа [Миних, Миних, 2009] указывает на то, что похож на механизм работы *Amia calva* (Linnaeus, 1766), с неподвижной премаксиллой и подвижной максиллой [Lauder, 2009].

В данном исследовании представлены те варианты трофической специализации, которые нам кажутся наиболее вероятными. Это не исключает того, что многие Eurynotoiiformes могли использовать несколько трофических ресурсов, и быть более или менее специализированы так же, так и современные цихлиды [Witte, van Oijen, 1990; Greenwood, 1974]. Так, например, цихлиды озера Виктория из трибы haplochromine, относящиеся к трофическим группам детритофагов, фито и зоопланктофагов, фитофагов, малакофагов, ихтиофагов, «поедателей чешуй» также питаются личинками насекомых [Witte, van Oijen, 1990]. А энтомофаги разнообразят диету зоопланктоном, фитопланктоном, детритом, креветками и мелкой рыбой [Witte, van Oijen, 1990].

Потребление животных кормов – неизбежно для любой рыбы-фитофага, так как мелкие беспозвоночные, во множестве обитающие на растительности, случайно поедаются вместе с основным кормом [Bariche, 2006]. Большинство современных растительноядных рыб начинают свою жизнь в качестве всеядных животных или хищников [Trapani et al., 2005; Bariche, 2006].

Животные корма также потребляются специализированными фитофагами из сем. Siganidae (например *Siganus luridus* Rüppell, 1828 и *S. rivulatus* Forsskål, 1775). Как правило, это случайно попавшие в растительный корм мелкие полихеты, моллюски и личинки беспозвоночных [Shakman et al. 2009]. В Красном море рыбы фитофаги (*S. rivulatus* и еще одиннадцать видов рыб) поедают медуз и гребневиков в период наименьшего количества растительной пищи (в конце весны и начале лета) [Bos et al., 2016].

Поликуспидные зубы могут использоваться не только для фитофагии, хотя они есть у абсолютного большинства цихлид-фитофагов [Witte, van Oijen, 1990]. Почти все трофические

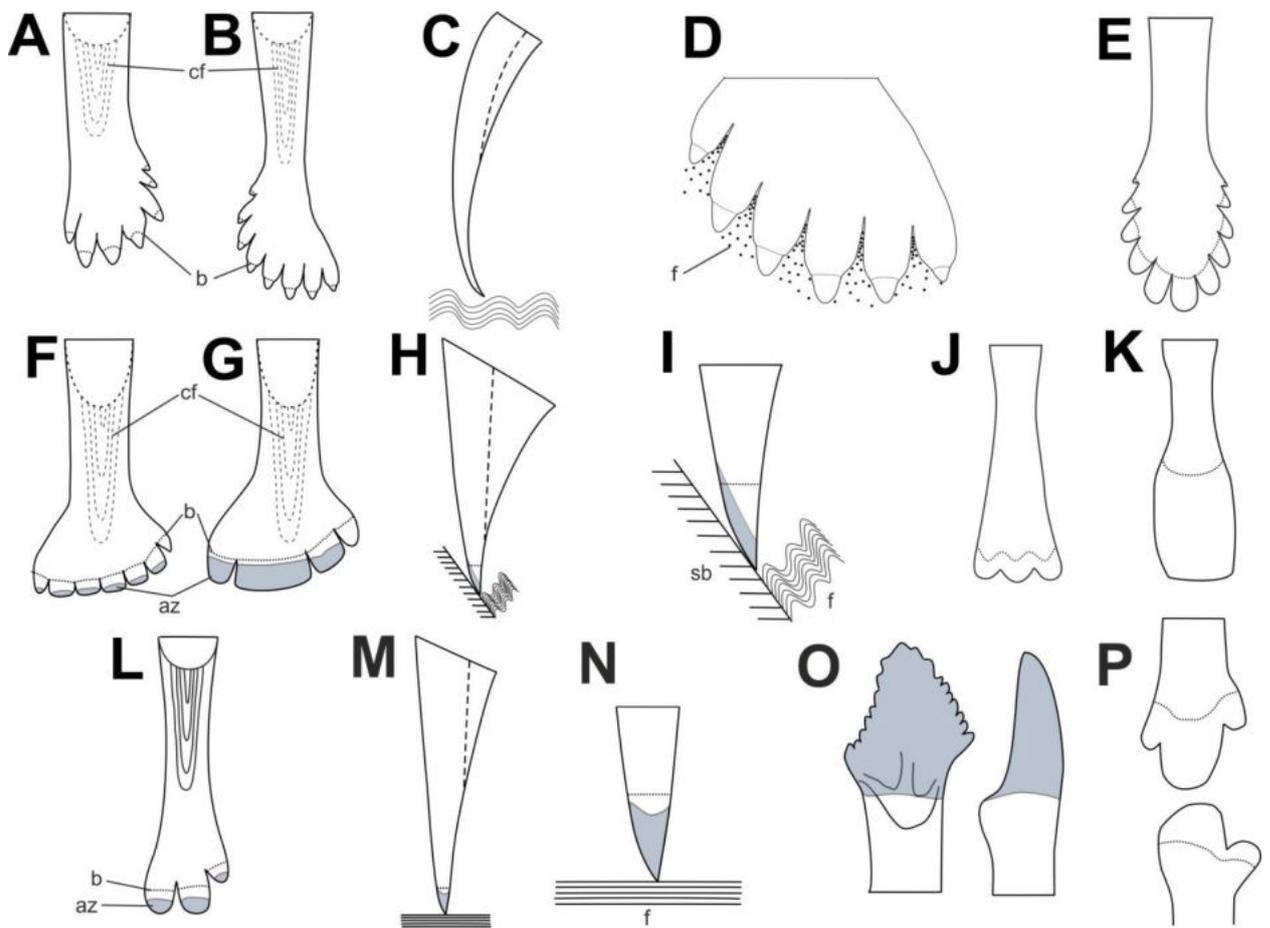
группы цихлид из трибы haplochromine озера Виктория, кроме специализированных ихтиофагов и педофагов, имеют бикуспидные зубы (неспециализированный морфотип) [Greenwood, 1974]. Поликуспидные зубы используются для откусывания и соскабливания водорослей, собирания одноклеточных зеленых водорослей, разрывания хитиновых покровов членистоногих, вытаскивания моллюсков из раковины, сбора паразитов с поверхности тела животных и даже для вырывания чешуй из других рыб [Witte, van Oijen, 1990]. В то же время, для современных цихлид [Tada et al., 2016] и харацид [Trapani et al., 2005; Ohara et al., 2017] было показано, что большее число зубцов соответствует более глубокой специализации на фитофагии. Однако, специализированные фитофаги (соскабливатели перифитона) есть и среди цихлид с монокуспидными, но имеющими расширенную коронку зубами [Rüber et al., 1999]. Из этого можно делать вывод, что более широкая и уплощенная коронка, с большой достоверностью указывает на фитофагию.

Некоторые типы трофической специализации крайне маловероятны для Eurynotooidiformes. По всей видимости, эвринотойды не поедали чешуи и не откусывали плавники других рыб (см. например [Fryer, Ples, 1972]). Чешуйный покров ганоидных рыб представляет собой крайне прочную конструкцию: чешуи отличаются очень высокой механической прочностью [Briet et al., 2008], и соединены сочленовными элементами (шипом и ямкой) и очень мощными коллагеновыми волокнами как на теле рыбы [Gemballa, Bartsch, 2002], так в лепидотрихиях [Zylberberg, Meunier, 2013; Zylberberg et al., 2016]. Вырвать отдельную чешую из подобной конструкции – крайне сложно. Eurynotooidiformes вряд ли использовали поликуспидные зубы для поедания эктопаразитов. К тому же почти ничего не известно о возможных эктопаразитах древних рыб [Luksevics et al., 2009]. Рыбы с вышеперечисленными типами питания очень редки (как по числу видов, так и по численности индивидов) даже среди современных цихлид [Fryer, Ples, 1972; Witte, van Oijen, 1990], и попадание остатков таких рыб в геологическую летопись можно считать очень маловероятным событием. Однако, например, остатки *Isadia* spp. доминируют во многих ориктоценозах вятского возраста. Это противоречит тому, что *Isadia* spp. Могли освоить описанный тип питания как основной ресурс пищи.

Маловероятно то, что Eurynotooidiformes могли извлекать добычу, прячущуюся в естественных укрытиях, моллюсков из раковины или глаза из глазниц, как это делают современные цихлиды [Fryer, Ples, 1972]. Для извлечения пищи в таких случаях просто необходимы выдвигающиеся челюсти, столь характерные для самих цихлид [Hulsey, Garcia De Leon, 2005], но отсутствующие у пермских рыб (см. выше). Однако очень вероятно то, что Eurynotooidiformes периодически ели разнообразных беспозвоночных (особенно мягкотелых и

слабо хитинизированных) точно так же, как и современные рыбы-фитофаги [Fryer, Pes, 1972; Greenwood, 1974; Witte, van Oijen, 1990].

Освоение нового высокопродуктивного ресурса связано с приобретением сложного комплекса морфологических признаков: очень тонкие и длинные, плотно посаженные, гибкие зубы [Bellwood et al., 2014a], широко раскрывающиеся челюсти [Konow et al., 2008], приспособленные для работы по принципу «совка и щетки» мягкие ткани неба [Tebbett et al., 2018]. Eurynotoidiformes имели иной, чем у современных телеостей, тип работы челюстей, что исключает принцип работы «совка и щетки» и очень широко раскрывающиеся челюсти, и имели прочно закрепленные в челюсти плевродонтные зубы.



**Рис. 27.** Принцип действия различных морфологических типов зубов эвринотоидов и сравнительный материал: А-Е - принцип действия зубов настигающего типа: А - зуб *Larposubia* sp., вид с лабиальной стороны; В-Д – зуб *Isadia suchonensis* A. Minich, 1990: В - вид с лабиальной стороны; С – продольный срез, вид спереди; D – вид с лабиальной стороны, увеличено; Е – функциональный аналог *Acanthurus nigrofuscus* (по [Ivakhnenko, 2008]), зуб верхней челюсти, вид с лингвальной стороны; F-К - принцип действия зубов соскребающего типа: F – зуб *Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, вид с лабиальной стороны; G-I - зуб *Isadia arefievi* A. Minich: G – с лабиальной стороны; H – продольный срез, вид спереди; I – то

же, увеличено; J – функциональный аналог *Oreochromis korogwe* [Dieleman et al., 2014], зуб из второго ряда верхней челюсти, вид с лабиальной стороны; K – функциональный аналог *Eretmodus cf. cyanostictus* [Vandervennet et al., 2006], зуб нижней челюсти, вид с лабиальной стороны; L-P – принцип действия зубов откусывающего типа: L-N – зуб *Isadia aristovenssis* A. Minich: L – вид с лабиальной стороны; M – продольный срез, вид спереди; N – то же, увеличено; O – функциональный аналог *Suminia getmanovi* [Ivakhnenko, 2008], зуб нижней челюсти с линовальной стороны и продольный срез, вид спереди; P – функциональный аналог *Ossubtus xinguense* [Andrade et al., 2016], зубы верхней и нижней челюсти, вид с лабиальной стороны. Условные обозначения: az – площадки истирания; b – наружная граница акродинового колпачка и ганоина; cf – контрфорс; f – пища, sb – субстрат. Серым показаны части коронки, стертые в процессе использования. Для J, K, P форма площадок истирания не известна.

### 5.3 Специализация различных морфотипов зубов Eurynotoidiformes и их современные аналоги

#### Тип питания *Kichkassia furcae*

*Kichkassia furcae* – наименее специализированный вид среди рассматриваемых эвринотоидов (фототабл. XXXVII, фиг. 1). Строение зубов не позволяет с уверенностью установить тип питания. Бикуспидные зубы с не уплощенными зубцами, лишенными выраженных кантов, в наибольшей степени подходят для прокалывания покровов беспозвоночных без твердого панциря. Вероятно, *Kichkassia furcae* была всеядной, как многие цихлиды [Fryer, Pes, 1972; Witte, van Oijen, 1990] и харациды [Ohara et al., 2017] с относительно узкой коронкой и небольшим числом зубцов.

#### Тип питания *Lapkosubia* spp. и *Isadia suchonensis*

Зубы *Lapkosubia* spp. и *I. suchonensis*, по нашему мнению, в наибольшей степени подходят для срезания нитчатых водорослей. Развитые и острые режущие канты, щель между которыми постепенно сужается книзу, были приспособлены для нарезания нитчатых водорослей без настоящей окклюзии. Небольшие, относительно хаотично расположенные площадки истирания (лишь иногда прослеживаются на режущих кантах и акродиновых колпачках), а так же слабое развитие наиболее прочных, гиперминерализованных тканей (акродина) указывают на питание относительно мягкой пищей (на рис. 27D, точками показаны нити водорослей) при отсутствии контакта (неизбежного при соскабливании) зуба с твердым субстратом. Веерообразно расположенные зубцы малопригодны для соскабливания пищи, но хорошо подходят для срезания водорослей, увеличивая общую рабочую поверхность.

По нашему мнению, наиболее сходный тип питания с *Isadia suchonensis* имеют хирурги, такие как *Acanthurus nigrofuscus*, тип питания которых подробно изучен [Purcell, Bellwood, 1993]. У этих рыб и коронки перекрывают друг друга спереди назад, несут большое число зубцов (до 11 штук на верхней челюсти) и слабые следы износа (фототабл. XXXIX, фиг. 1). Питаются *A. nigrofuscus* нитчатыми водорослями, которые откусывают, избегая контакта с поверхностью субстрата (чем объясняется довольно слабый износ). Отдельные зубцы имеют округлую форму, а пространства между ними образуют резко сужающуюся щель, в которую попадают нити водорослей, затем срезаемые острыми краями зубцов. Это позволяет настригать водоросли без опоры на субстрат или зубы противоположной челюсти. Определенное сходство наблюдается у цихлиды *Telmatochromis temporalis* Boulenger, 1898: рыба обладает трикуспидными зубами, и водоросли срезаются, застревая между центральным и боковыми зубцами [Yamaoka, 1983]. На примере современных цихлид показано, что неровная, прерывистая рабочая поверхность и сильно рассеченные зубы, характерные для *I. suchonensis*, больше подходят для срезания водорослей [Yamaoka, 1983], чем для соскабливания.

Зубы исследованных нами рецентных хирургов *Acanthurus lineatus* Linnaeus, 1766 и *Zebrasoma veliferum* (Bloch, 1795) несут (кроме пасторальных переломов) слабые следы износа на лабиальной стороне зубцов и режущих кантах (фототабл. XXXIX). Мы предполагаем, что это связано со случайным трением зубов о субстрат в процессе настригания нитчатых водорослей. Возможно, подобным образом произошел переход от настригания к соскабливанию нитчатых водорослей в линии *Lapkosubia* spp. - *Isadia. suchonensis* - *I. opokiensis* - *I. arefievi*, описанный нами ранее [Бакаев, 2020].

#### **Тип питания *Isadia opokiensis*, *I. arefievi* и *I. sp. 1***

В отличие от только что рассмотренных случаев, зубы *I. opokiensis* и *I. arefievi*, по всей видимости, использовались для соскабливания перифитона с твердых поверхностей подводных камней и скал (рис. 27F-I). Крупные лопатовидные акродиновые колпачки с почти прямой рабочей поверхностью создавали упор о твердую поверхность и соскабливали перифитон, на что указывают площадки износа на лабиальной стороне зубцов (рис. 27H-I). При этом мощный контрфорс, компенсировал механическую нагрузку, как от упора на субстрат, так и от трения об него. И если современные рыбы-фитофаги решают проблему сопротивления нагрузкам благодаря гибкому основанию зуба [Fink, 1981; Yamaoka, 1983; Purcell, Bellwood, 1993; Kanda, Yamaoka, 1995; Gaengler, 2000; Bellwood et al., 2014a, b; Tebbett et al., 2018], то эвринотоиды решали ее увеличением прочности конструкции.

Вероятно тип питания *I. opokiensis* и *I. arefievi* наиболее сходен с таковым у рецентного вида кифозид *Girella mekina* Jordan & Starks, 1907 [Kanda, Yamaoka, 1995], на что указывает

выраженное сходство зубов. *G. mezinga* имеет трикуспидные коронки как в верхней, так и в нижней челюсти; с лингвальной стороны зуб укреплен контрфорсом из твердой ткани [Kanda, Yamaoka, 1995 fig. 8c, ht]; центральный зубец сильно расширен; на лабиальной стороне зубов расположены крупные площадки стирания [Kanda, Yamaoka, 1995, fig. 9C], очень похожие на таковые у *I. arefievi*. «*G. mezinga* питается, широко открывая рот и прижимая все функционирующие зубы к поверхности субстрата. В процессе закрытия рта зубы соскребают водоросли, которые прочно прикреплены к скале» [Kanda, Yamaoka, 1995, p. 507].

Тип питания *I. opokiensis* и *I. arefievi* также сходен с современным видом цихлид *Eretmodus cyanostictus* Boulenger, 1898 (рис 27J). Робустные зубы, прямая рабочая поверхность и гораздо более выраженные следы износа отличают зубы соскребающего перифитон *Oreochromis korogwe* Lowe, 1955 (рис. 27K) от его родственника *O. hunter* Günther, 1889, который предпочитает «вычесывать» («Aufwuchs») из нитчатых водорослей обитающие среди них организмы (диатомовых и других водорослей, личинок насекомых и микроскопических ракообразных) [Dieleman et al., 2015]. Также на примере цихлид было показано, что сплошная рабочая поверхность и лопатовидные зубы больше подходят для соскабливания перифитона, чем для срезания нитчатых водорослей [Yamaoka, 1983].

Площадки износа на лабиальной стороне зубов значительно крупнее у соскребающего перифитон с твердого субстрата рецентного *Neochromis gigas* Seehausen & Lippitsch, 1998, чем у соскребающего эпифиты с поверхности водорослей *Haplochromis* sp [Purnell et al., 2012].

#### **Тип питания *Isadia aristoviensis***

Зубы *I. aristoviensis*, по нашему мнению, в наибольшей степени подходили для откусывания частей высших растений и крупных водорослей, например – харовых (рис. 27L, M, N). Широкие и плоские лопатовидные зубцы позволяли отрезать фрагменты растений (рис. 27N). Хорошо развитые гиперминерализованные ткани и следы износа (значительно стирание зубцов до образования плоской поверхности), на наш взгляд указывает на то, что эти рыбы могли питаться довольно жесткой растительностью, например – произраставшими в воде членистостебельными. Подобный тип износа известен также у галеопида *Suminia getmanovi* Ivakhnenko, 1994 (рис. 27O), для которого так же предполагается питание грубоволокнистой растительностью, такой, как членистостебельные [Rybczynski, Reisz, 2001; Ivakhnenko, 2008].

Вероятно тип питания *I. aristoviensis* наиболее сходен с некоторыми видами родов кифозид *Girella* и сиганид *Siganus*, о чем говорит сходное строение зубов. У *S. fuscescens* (Houttuyn, 1782), *S. (S.) doliatus* Guérin-Méneville, 1829-38, *S. vulpinus* (Schlegel & Muller, 1845), *S. uspi* Gawel and Woodlan, 1974 верхняя челюсть несет трикуспидные зубы, а нижняя – бикуспидные. Зубцы плоские, лопатовидные, с острой кромкой, но, в отличие от *I. aristoviensis*

центральный, зубец значительно больше маргинальных [Tyler, Bannikov, 1997; Sayed et al., 2019]. *Girella punctata* Gray, 1835 имеет трикуспидные зубы как в верхней, так и в нижней челюсти. Зубцы плоские, лопатовидные, с острой кромкой; все зубцы почти одинакового размера (фототабл. XXXVIII, фиг. 1, 2; [Kanda, Yamaoka, 1995]). Зубы *G. punctat* и *S. rivulatus* [Sayed et al., 2019, fig. 3] имеют следы износа, сходные с некоторыми, относительно менее стертymi зубами *I. aristoviensis*: режущая кромка зубцов несет небольшие сколы. Большая степень стертости зубов *I. aristoviensis* связана с тем, что в изученной выборке представлены зубы, выпавшие после завершения естественного срока эксплуатации, а у *S. rivulatus* и *G. punctata* – находящиеся в эксплуатации и еще не выработавшие ресурс.

Возможно, некоторое сходство наблюдается в использовании зубов у морфотипа *I. aristoviensis* и у современной растительноядной рыбы из сем. Serrasalmidae, клады *Myleus - Ossubtus xinguense* Jégu 1992. У последних зубы на нижней челюсти в основном бикуспидные, на верхней – трикуспидные (рис. 27Р). Зубцы разного размера: на верхнечелюстных зубах наиболее крупный центральный зубец, на нижнечелюстных зубах - передний. Зубы используются для откусывания частей высших водных растений [Andrade et al., 2016].

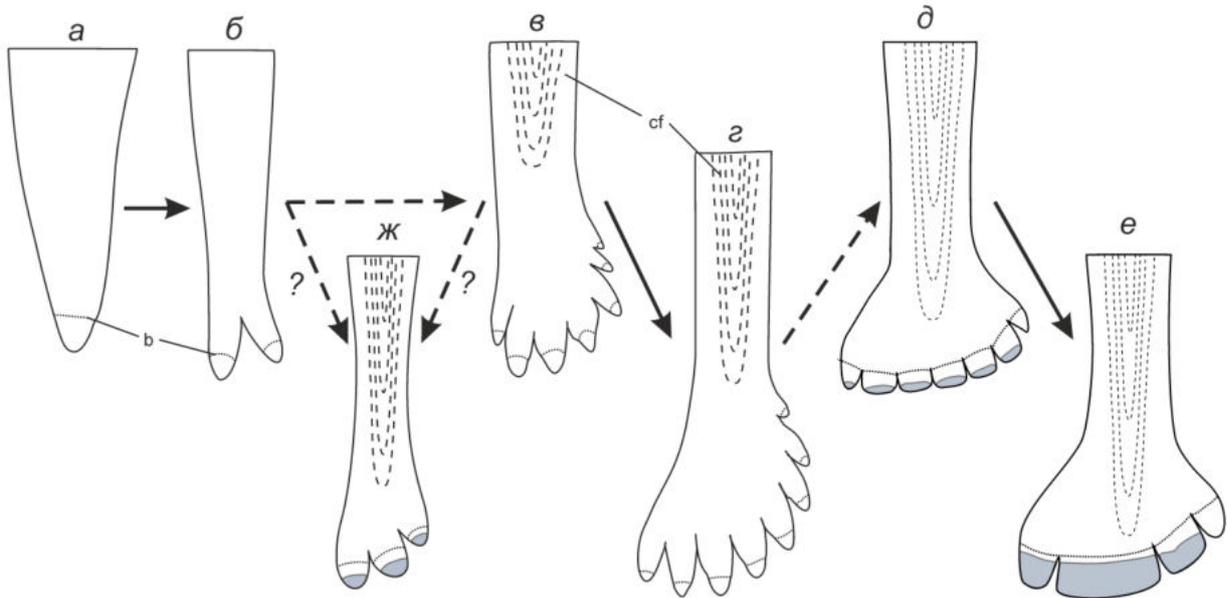
По всей видимости, тип питания *I. sp. 1* был очень схож с *I. opokiensis* и *I. arefievi*. Они также имеют площадки истирания, расположенные на лабиальной стороне зубцов, а. Это указывает на их активное использование для соскабливания пищи с твердого субстрата.

Наиболее проблематичен тип питания у *Isadia. sp. 2*. Мы не смогли точно реконструировать его. По всей видимости, ранее высказанное предположение о типе питания рыб с подобными зубами [Pindakiewicz et al., 2020] наиболее близко к действительности. Вероятно, совкообразная форма коронки позволяла собирать эпибентос (в особенности мелкие водоросли) с поверхности рыхлого субстрата.

### **Процесс формирования фитофагии у Eurynotoidiformes**

Зубы поликуспидного типа формируются в процессе эволюции эвринотойдиформных рыб очень рано (не позднее позднеуржумского времени средней перми) Коническая форма зубцов характерна для наименее специализированных представителей отряда, для которых многовершинность доказана (*Kichkassia furkae*). Несмотря на отличия в строении зубцов и контрфорса, в целом строение зубов морфотипа *Isadia suchonensis* более соответствует предковому состоянию для морфотипа *I. opokiensis*; наблюдаемые различия являются коррелятивно связанными и синхронно изменялись по мере переориентации на иной тип питания, при котором стало преобладать соскребание растительной массы с твердых субстратов. Данное предположение подтверждается субконической формой краевых (наименее

функциональных и слабее модифицированных) зубцов коронок морфотипов *I. opokiensis* и *I. arefievi*, характерных для исходного морфотипа (*I. suchonensis*).



**Рис. 28.** Эволюционный ряд некоторых морфотипов поликуспидных зубов Eurynotoidiformes (от гипотетического неспециализированного предка): *a* – зуб неспециализированной лучеперой рыбы; *б* – *Kichkassia furkae*; *в* – *Lapkosubia* sp.; *г* – *Isadia suchonensis*; *д* – *Isadia opokiensis*; *е* – *Isadia arefievi*; *ж* – *Isadia aristoviensis*. Все зубы изображены с лабиальной стороны, контрфорс показан пунктиром в проекции. Серым отмечены рабочие поверхности. Прерывистыми стрелками показаны менее достоверные переходы (объяснения в тексте). Обозначения: *b* – наружная граница акродинового колпачка и ганоина (маркирована пунктиром); *cf* – контрфорс.

Происхождение морфотипа *I. aristoviensis* остается наименее очевидным. Формирование уплощенных зубцов коронок у этого вида, вероятно, происходило конвергентно и было связано со сходной трофической переориентацией – переходом к соскабливающему типу питания, т.е., проходило независимо от линии *I. suchonensis* – *I. opokiensis* – *I. arefievi* (рис. 28). Эволюционная последовательность «конический зуб» – *Kichkassia* – *Lapkosubia* – *Isadia suchonensis* – *I. opokiensis* – *I. arefievi* представляется наиболее вероятной, так как количество морфологических отличий в строении зубов у соседних видов данного ряда минимально, и составляет два (в первых двух случаях) или даже один (в третьем случае) признак.

Аналогичный процесс модификации зубов у предков *I. aristoviensis* не привел к столь же значительному преобразованию зубной системы. Тем не менее, с момента своего появления в позднесеверодвинское время, морфотип *I. aristoviensis* просуществовал до самого конца перми

и представлял собой одну из самых устойчивых и широко распространенных биоморф восточно-европейских бассейнов конца палеозоя. Наиболее вероятно, что предковый таксон для *I. aristoviensis* по строению зубной системы был близок к видам рода *Lapkosubia* или даже *Kichkassia*, коронки которых несут сходное количество зубцов [А. Миних, Миних, 1990]; среди этих же форм следует искать предковый вид для эволюционной последовательности *Isadia suchonensis* – *I. opokiensis* – *I. arefievi*.

Здесь мы более подробно остановимся лишь на не описанных ранее процессах эволюции фитофагии у *Eurynotoidiformes*. Мы предполагаем, что наименее специализированные (в том числе *Kichkassia*) представители группы питались беспозвоночными с мягкими покровами (ракообразными, личинками насекомых и т.д.), обитавшими среди водной растительности. Вместе с беспозвоночными в рацион этих рыб могли попадать как растения, на которых эти беспозвоночные обитали, так и способные расщеплять целлюлозу эндосимбионты, содержащиеся в кишечнике беспозвоночных. Постепенно произошел переход от хищничества к всеядности и факультативной фитофагии. Со временем поедание беспозвоночных становилось все менее значимым, и произошел переход к облигатной фитофагии. Вероятно, неглубокие, богатые растительностью озера, возникшие на месте соленых лагун в позднеказанско-раннеуржумское время средней перми являлись наиболее подходящей средой для развития и становления фитофагии.

Сходная модель появления фитофагии, где членистоногие должны были служить необходимым источником расщепляющих целлюлозу эндосимбионтов, реконструируется для различных наземных четвероногих [Sues, Reisz, 1998; Berman et al., 2020].

#### 5.4 Замечания по номенклатуре таксонов

В процессе работы оказалось, что часть видов рыб, описанных из перми России, требует номенклатурной ревизии. Они включали значительную часть таксонов, выделенных сотрудниками Саратовского государственного университета (СГУ) А.В. Миних, М.Г. Миних с 1985 по 2000 год. описания которых были депонированы во Всероссийском (ранее – Всесоюзном) институте научной и технической информации (ВИНИТИ):

*Kichkassia furkae* Minich, *Lapkosubia uranensis* (A. Minich), *Isadia suchonensis* A. Minich [А. Миних, Миних, 1986], *Varialepis bergi* A. Minich [А. Миних, 1986], *Kargalichthys efremovi* Minich [Миних, 1986], *Toyemia blumentalis* A. Minich, *Strelnia certa* A. Minich [А. Миних, 1995], *Kasanilepis chupaevensis* A. Minich, *Lapkosubia tokense* A. Minich [А. Миних, Миних, 1995].

Указанный тип публикации не отвечает требованиям 4-го издания МКЗН по статьям 8.1.1, 8.1.3, 8.5.3, 9.7, а также рекомендациям 8А, 8С [Международный..., 2004], поэтому перечисленные таксоны не могут считаться валидными.

Так, в статье 8 МКЗН сказано: «... Статья 8. Что составляет опубликование: .... 8.1.1. она должна быть выпущена в свет с целью обеспечить общественное и постоянное научное пользование» [Международный..., 2004, стр. 43-44]. На сайте ВИНТИ [Всероссийский..., 2019] указано, что копию статьи можно получить только в самом ВИНТИ и только за деньги. По нашему мнению, это не соответствует «общественному» и «постоянному» научному использованию. «8.1.3. Она должна быть воспроизведена в издании, включающем копии и изготовлена методом, обеспечивающим получение многочисленных тождественных и долговечных копий» [Международный..., 2004, стр. 44]. Подтверждения копированию статей на сайте нет. Напротив, указано, что в базе данных ВИНТИ нет копий первоисточников, и даже авторская копия рукописи не предусмотрена [Всероссийский..., 2019]. Кроме того, нет никаких указаний на то, что оттиски статей распространяются по библиотекам.

«8.5. Работы, изданные после 1985 г. и до 2000 г. Работа, изданная впервые после 1985 г. и до 2000 г. не обычным способом печати, может быть признана опубликованной в смысле, принятом в настоящем Кодексе, если она: ... 8.5.3. содержит словесное утверждение о том, что она воспроизведена в издании, содержащем одновременно доступные копии» [Международный..., 2004, стр. 44]. В полученных по заказу копиях статей такой информации нет.

«Рекомендация 8А. Широкое распространение. Авторы обязаны сделать широко известными новые научные названия, номенклатурные акты и информацию, могущую повлиять на номенклатуру. Эту обязанность легче выполнить, публикуя работы в подходящих научных журналах или хорошо известных сериях монографий, обеспечив включение предложенных новых названий в “Zoological Record”. Последнее легче всего достичь, послав экземпляр работы в “Zoological Record”, публикуемый BIOSIS U. K.» [Международный..., 2004, стр. 45].

«Рекомендация 8С. Общественная доступность опубликованных работ. Экземпляры опубликованных работ, содержащих новое научное название или номенклатурный акт, должны постоянно храниться в общественно доступных библиотеках» [Международный..., 2004, стр. 45]. Как показано выше, эти пункты Кодекса не выполняются. Несмотря на то, что это только рекомендация, не обязательная для выполнения, но все это может служить дополнительным аргументом для признания таксонов не валидными.

В результате описания, депонированные в ВИНТИ, не считаются опубликованными с точки зрения кодекса. Статья 9 Кодекса хорошо иллюстрирует сложившееся положение: «Что

не является опубликованной работой. ... 9.7. «полученные по заказу копии неопубликованной [ст. 8] работы, даже если она ранее помещена на хранение в библиотеку или иной архив» [Международный..., 2004, стр. 46].

С 1986 по 1999 действовало 3-е издание МКЗН [Международный..., 1988], но и в этом случае депонирование в ВИНТИ не отвечает требованиям по статьям 8.a.3, 8.d.III, 9.11, а также рекомендации 7A.

Однако все вышеперечисленные таксоны были опубликованы позднее в изданиях, отвечающих требованиям Кодекса, и, таким образом, далее принимается дата их первого пригодного описания: *Kichkassia furcae* Minich, *Lapkosubia uranensis* (A. Minich), *Isadia suchonensis* A. Minich [А. Миних, Миних, 1990], *Varialepis bergi* A. Minich [А. Миних, 1990], *Kasanilepis chupaevensis* A. Minich, *Lapkosubia tokense* A. Minich [А. Миних, Миних, 1996], *Kargalichthys efremovi* Minich, *Toyemia blumentalis* A. Minich, *Strelnia certa* A. Minich [А. Миних, Миних, 2009]. Результаты отражены в статье [Бакаев et al., 2020].

## ГЛАВА 6.

### СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОСТНЫХ РЫБ И ЗОНАЛЬНОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ СРЕДНЕЙ-ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Как отмечалось ранее (см. главу 2), впервые схема зонального расчленения средне и верхнепермских отложений Европейской части России по фауне актиноптеригий была представлена в диссертации Д.Н. Есина [1995в] (см. табл. 1). Однако в следующем году [Есин, Машин, 1996] данная схема была опубликована не как зональная, а как схема распространения ихтиокомплексов костных рыб (далее мы будем принимать ее в качестве варианта зональной шкалы), что связано с длительным процессом ее публикации (статья сдана в печать раньше, чем защита диссертации, В.К. Голубев). Хотя зональная схема Д.Н. Есина не была опубликована в соответствии с требованиями Стратиграфического кодекса [1992]. Так, не указан тип зонального подразделения (VII.11.a); не указано место хранения и номер коллекции остатков организмов, составляющих зональный комплекс и (или) ссылка на публикацию, в которой этот комплекс описан (статья VII.11.g); не указаны стратотипические разрезы (хотя и отмечаются наиболее богатые остатками рыб разрезы) или ссылка на публикацию описания (VII.11.d) [Есин, Машин, 1996].

Годом позже М.Г. Минихом [1997] была предложена альтернативная схема распространения ихтиокомплексов костных рыб. Впервые схема зонального расчленения средней-верхней перми (а также нижнего-среднего триаса) по ихтиофауне была предложена М.Г. Минихом и А.В. Миних [1999д]. Этот вариант зональной схемы получил широкое распространение и вошел во многие монографические работы [Татарские отложения..., 2001; А. Миних, Миних, 2009; Arefiev et al., 2015] (см. табл. 1). Таким образом, схемы Д.Н. Есина и М.Г. и А.В. Минихи представляли альтернативные варианты зонального расчленения (границы различных зон проводились на разных уровнях, в качестве зональных таксонов использованы различные виды костных рыб). Однако эти схемы имеют и принципиальное сходство – в обоих случаях выделялись два очень больших этапа развития фауны: с индекс родами *Platysomus* и *Toyemia*.

**Таблица 2.** Стратиграфическая шкала среднепермского (биармийского) и верхнепермского (татарского) отделов ОСШ и их соотношение с среднепермским (гваделупским) и верхнепермским (лопинским) отделами МСШ, а также зональные схемы по разным группам организмов. По данным: Есауловой, 1998; Tverdokhlebov et al., 2005; Silantiev et al., 2015b; Arefiev et al., 2015; А. Миних, Миних, 2018; А. Миних и др., 2020; Davydov et al., 2020.



Сокращения: МСШ – международная стратиграфическая шкала, ОСШ – общая стратиграфическая шкала России, РСШ – региональная стратиграфическая шкала, К. е. – U. p. – зона *Kargalichthys efremovi* – *Uranichthys pretoriensis*, Т.б. – М.с. – зона *Toyemia blumentalis* – *Mutovinia sennikovi*.

Диапазон распространения данных таксонов, с некоторыми оговорками, охватывает среднюю и верхнюю пермь соответственно. Так, А.В. и М.Г. Миних проводили границу смены суперкомплексов *Platysomus* и *Toyemia* в основании северодвинского яруса, а Д.Н. Есин – примерно в середине верхнесеверодвинского подъяруса (табл. 2).

На основе новых данных (новых сборов остатков рыб из различных регионов), и описания новых таксонов А.В. и М.Г. Минихами и С.О. Андрушкевич разработали сразу два варианта новых зональных схем, одна из которых охватывает бассейн р. Северная Двина [А. Миних, Миних, 2018], а вторая – бассейны р. Волга и Урал [А. Миних и др., 2020] (см. табл. 1). В статьях не уточняется, какой статус имеют данные зональные шкалы – региональный или локальный. Однако, исходя из того, что соотношение новых зон с предложенными ранее зонами [А. Миних, Миних, 2009] никак не обсуждается, мы делаем вывод об их региональном статусе. В таком случае две новых региональных схемы [А. Миних, Миних, 2018; А. Миних и др., 2020] предложены как обновление одной старой региональной схемы [А. Миних, Миних, 2009], которую теперь можно считать неактуальной. Подобное региональное разделение не было аргументировано авторами; в то же время полученные нами данные указывают на высокую степень сходства фаунистических комплексов в указанных районах. Остается также неясным, какой вариант предложенных схем следует использовать для других районов (бассейны рек Мезени, Вычегды, Надтейсаля, полуостров Канин и т.д.). Кроме того остается неясным, на каком основании разрезы на р. Кожим (местонахождение Усть-Коин) и на р. Пинега рассматриваются в составе бассейнов рек Волги и Урала [А. Миних и др., 2020], при том, что обе реки относятся к бассейну р. Северная Двина. Наконец, в этих схемах [А. Миних, Миних, 2018, А. Миних и др., 2020] не учитываются данные по некоторым ключевым местонахождениям костных рыб. В итоге на данный момент имеются три альтернативных варианта расчленения средней-верхней перми Европейской части России по рыбам: один предложен Д.Н. Есиным [Есин, Машин, 1996] и два М.Г. и А.В. Минихами [А. Миних, Миних, 2018; А. Миних и др., 2020].

Приведенные М.Г. и А.В. Минихами описания зон [А. Миних, Миних, 2009; А. Миних, Миних, 2018; А. Миних и др., 2020] так же, как и в зональной шкале Д.Н. Есина не соответствуют требованиям стратиграфического кодекса [Стратиграфический..., 2006]. Так, не

указан тип зонального подразделения (VII.11.a; совет 12A); кроме того не указано место хранения и номер коллекции остатков организмов, составляющих зональный комплекс и (или) ссылка на публикацию, в которой этот комплекс описан (статья VII.11.г); описание стратотипа или ссылка на публикацию описания (VII.11.д). Стратотип может быть представлен либо стратотипом стратиграфического подразделения (включать полный объем, стратона, то есть включать как верхнюю, так и нижнюю границу зон), либо стратотипом стратиграфической границы (разрез, в котором фиксируется положение нижней границы) [Стратиграфический..., 2006]. Между тем для зон в рассматриваемых работах не выделены стратотипы или парастратотипы, а указаны только типовые разрезы. В некоторых случаях один типовой разрез выделен для двух зональных подразделений [А. Миних, Миних, 2018; А. Миних и др., 2020], но описания слоев, отмечающих границы зон в этих разрезах отсутствуют.

Перед нами стояли задачи: а) выбор наиболее удобных и значимых для построения зональной схемы руководящих форм таксонов костных рыб; б) выбор стратотипов, в наилучшей степени охарактеризованных остатками животных и растений, геохимическими и палеомагнитными данными; в) выяснение границ и объема зон; г) оформление описаний зон в соответствии с требованиями Стратиграфического кодекса России [2006]; д) построение новой зональной шкалы по костным рыбам на основании опубликованных и полученных нами данных.

Изучение литературных источников, коллекционного материала и собственных сборов (более 20 тысяч изолированных чешуй и зубов и 15 крупных фрагментов и целых скелетов из 65 местонахождений, имеющих возраст от основания казанского до кровли вятского ярусов) позволило нам провести синтез существующих зональных схем. На основании изученных разрезов нами выделено семь зон (табл. 8). Каждой зоне соответствует комплекс рыб, а все комплексы объединяются в два суперкомплекса *Platysomus* и *Toyemia*.

Для удобства анализа пространственного распределения таксонов костных рыб средней-поздней перми в Европейской части России вся область исследования была разделена на районы. Так, в состав района Юго-Восточный вошли Республика Башкортостан, Оренбургская и Самарская области; р. Волга-Нижняя Кама включает Республики Татарстан, Чувашия, Мари-Эл, Нижегородскую и Владимирскую области; в р. Вятка-Верхняя Кама вошли Кировская область, Пермский край, Удмуртская Республика; р. Северо-Восточный охватывает Республику Коми; р. Северо-Западный включает Архангельскую и Вологодскую области; р. Северный охватывает Ненецкий автономный округ (см. табл. 1-5).

Подготовлены таблицы распределения костных рыб по ярусам средней и верхней перми. Для каждого местонахождения указаны принадлежность к зонам по ихтиофауне, местным

стратиграфическим подразделениям, состав ихтиокомплекса, а также ссылки на источники данных о возрасте и составе ихтиокомплекса (табл. 2-5). Мы попытались расположить местонахождения в стратиграфическою последовательности настолько, насколько ее можно реконструировать. Рядом располагаются местонахождения, со сходными комплексами рыб и тетрапод, и, по возможности, формирующими последовательность в едином разрезе. В таблицы по уржумскому, северодвинскому и вятскому ярусам (табл. 3-5) добавлены так же датировки по региональной тетраподной зональной шкале, а многие местонахождения рыб включают также и остатки тетрапод, что позволяет уточнить датировки.

В таблицах указаны наиболее дробные местные стратиграфические подразделения, их соотношение с более крупными литостратонами представлены в таблицах 1, 6. Исключение составляют местонахождения в верхней части списка каждой таблицы, так как их относительное стратиграфическое положение не удалось установить конкретнее.

## 6.1 Казанский ярус

### Введение

Д.Н. Есин [Есин, Машин, 1996] выделил две казанских зоны: фауна *Kazanichthys golyushermensis* и фауна *Kazanichthys viatkensis*. Комплекс *Kazanichthys golyushermensis* характеризует нижнеказанский подъярус и нижнюю часть верхнеказанского подъяруса (среднепермский (биармийский) отдел). Он включает виды *Alilepis esini*, *Elonichthys contortus*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Acropholis stensioi*, *Acropholis kamensis*, *Palaeostrugia rhombifera*, cf. *Eurysomus* sp., cf. *Grygorichthys* sp., *Palaeoniscum kasanense*, *Palaeoniscum* cf. *friselebeni*, *Palaeoniscum* sp., *Platysomus biarmicus*, *Koinichthys ivachnenkoi*, *Kargalichthys* sp., *Kargalichthys pritokensis*, cf. *Paramblypterus* sp., cf. *Watsonichthys* sp., *Boreolepis jenseni*, cf. *Pygopterus* sp., cf. *Plegmolepis* sp.

Комплекс *Kazanichthys viatkensis* характеризует верхнюю часть верхнеказанских отложений и включает *Platysomus biarmicus*, *Kargalichthys pritokensis*, *Palaeoniscum kasanense*, *Palaeoniscum friselebeni*, *Alilepis esini*, *Elonichthys contortus*, *Kazanichthys viatkensis*, «*Acrolepis*» *macroderma*, *Samarichthys nikolaevae*, cf. *Paramblypterus* sp., *Palaeostrugia rhombifera* , cf. *Plegmolepis* sp., *Platysomus soloduchoi* .

Коллективом из СГУ [А. Миних, Миних, 2009; А. Миних и др., 2020] также выделены две зоны. Нижнеказанскому подъярусу (среднепермский (биармийский) отдел) в полном объеме соответствует зона *Koinichthys ivachnenkoi* ( типовые разрезы - р. Кама у с. Голюшерма в Удмуртской республике и по р. Вымь в Республике Коми). Зональный комплекс включает *Koinichthys ivachnenkoi*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Palaeoniscum kasanense*, *Elonichthys*

*contortus*, *Acropholis kamensis*, *A. stensioei*, *Boreolepis jenseni*, *Alilepis esini*, *Nadteyichthys* sp., *Kargalichthys* sp., *Platysomus* sp. Верхнеказанские отложения (среднепермский (биармийский) отдел) выделены в ихтиозону *Kargalichthys pritokensis* ( типовые разрезы – на р. Кормяжка (приток р. Демы) в Александровском р-не Оренбургской обл.; на р. Пинега у д. Нельнюга Архангельской области; у д. Печищи в Республике Татарстан), которую характеризуют *Kargalichthys pritokensis*, *Kasanilepis chupaevensis*, *Elonichthys* cf. *punctatus*, *Kazanichthys viatkensis*, *K. golyushermensis*, *Palaeoniscum kasanense*, *Platysomus soloduchoi*, *P. bashkirus*, *Acropholis* cf. *stensioei*, *Samarichthys nikolaevae* [А. Миних и др., 2020]. Ранее в составе зонального комплекса также были указаны *Alilepis esini*, *Nadteyichthys innae*, *Koinichthys ivachnenkoi* [А. Миних, Миних, 2009].

Вместе с тем, А.В. и М.Г. Миних упоминали присутствие в казанских отложениях некоторых таксонов, не указанных ими в списке зональных видов [А. Миних, Миних, 2009]. Так, например, они отмечали присутствие *Palaeostrugia rhombifera* в нижнеказанских отложениях местонахождений Голюшерма и Тихие Горы, ссылаясь на данные Д.Н. Есина, и определяли этот вид в верхнеказанских отложениях устья реки Надтеясаля [Миних и др., 2017]. Из последнего местонахождения также определены *Boreolepis jenseni* и *Acropholis stensioei*.

Таким образом, по мнению разных исследователей (Д.Н. Есина, М.Г. и А.В. Минихов), смена комплексов наблюдается или на границе нижнеказанского и верхнеказанского подъярусов [А. Миних, Миних, 2009; А. Миних и др., 2020], или внутри верхнеказанского подъяруса [Есин, Машин, 1996]. При этом в качестве руководящих форм выбираются различные таксоны. К этому следует добавить, что исследователи не акцентировали внимание на фациальной зависимости распределения ихтиофауны, что очень важно для анализа этапности развития казанской ихтиофауны. Верхнеказанский подъярус в значительной степени сложен континентальными отложениями, а нормально-морские слои (с остатками животных, способных выжить лишь при нормальной морской солености - брахиоподами, наутилоидеями, конодонтами) в нем редки [Tverdokhlebov et al., 2005; Silantiev et al., 2015b, c]. Однако стратотипический разрез верхнеказанских отложений у с. Печищи (Республика Татарстан) сложен морскими отложениями и плохо охарактеризован остатками костных рыб [Silantiev et al., 2015b, c]. Этот парадокс связан со значительным вкладом в отечественную стратиграфию казанских исследователей (Н.А. Головкинского, А.А. Штукенберга и др.) и географической близостью разреза к г. Казань [Silantiev et al., 2015b].

**Таблица. 3.** Распространение видов костных рыб в казанских отложениях (по местонахождениям и районам).



### Полученные результаты

С использованием наших и литературных данных была составлена таблица распространения таксонов рыб в казанских отложениях (табл. 2). За основу были взяты местонахождения, четко привязанные к разрезу: Голюшерма + Тихие Горы, Икское Устье, Сентяк, Аксаково, Печищи 1, 2, Шихово-Чирки.

После этого стратиграфический диапазон остальных местонаждений был определен комплексом палеонтологических (прежде всего по фауне лучеперых рыб) и геологических (в основном – по литературным данным) методов. При этом возраст некоторых местонаждений (Березовые Полянки, Пинега) был уточнен при консультации В.К. Голубева. Возраст местонаждений Притокский, Крымский, Добрянка, Яман-Юшатырь, Курлаевский-1, Чупаевский карьер, основываясь на литологических данных и фауне тетрапод, был определен как верхнеказанский [Tverdokhlebov et al., 2005; А. Миних, Миних, 2009]. Однако, эти датировки недостаточно достоверны (В.К. Голубев, устное сообщение).

В Голюшерме и Тихих Горах рыбы обнаружены на нескольких уровнях [Силантьев, Есин, 1993], однако в данной работе мы не рассматриваем их послойно (Голюшерма и Тихие Горы соответственно, табл. 1), так как все слои характеризуются единым фаунистическим комплексом.

### Обсуждение

Для выбора наиболее стратиграфически значимых форм необходимо проанализировать распространение различных видов рыб в казанских отложениях. Несколько видов встречаются в вышележащих отложениях уржумского (*Palaeostrugia rhombifera*) и северодвинского ярусов (*Platysomus bashkirus*, *Platysomus biarmicus*, *Kargalichthys efremovi*).

Еще несколько видов рыб широко распространены как в нижнеказанских, так и в верхнеказанских отложениях (*Kargalichthys pritokensis*, *Alilepis esini*, *Palaeoniscum kasanense*). Слишком широкий интервал распространения делает вышеперечисленные таксоны малопригодными для роли зональных таксонов.

*Koinichthys ivachnenkoi* в изученных местонахождениях встречается редко и только в морских фациях (табл. 1). По данным А.В. Миних (устное сообщение) остатки этого вида обнаружены в местонаждении Крутенький (сборы Салмышской ГСП НИИ геологии СГУ, обн. 151, обр. 14), отнесенном предположительно к верхнеказанскому подъярису. Однако другие данные об этом местонаждении отсутствуют. Редкость и фациальная зависимость делают *Koinichthys ivachnenkoi* малопригодным на роль индекс-таксона.

Ряд таксонов в отложениях казанского яруса встречаются очень редко, что также затрудняет их использование в стратиграфии *Samarichthys nikolaevae* (местонахождение Шихово-Чирки [Гоманьков и др., 1993]); *Kasanilepis chupaevensis* А. (местонахождение Чупаевский Карьер [А. Миних, Миних, 2009]). *Platysomus soloduchoi* встречен только в верхнеказанских отложениях [Tverdokhlebov et al., 2005; А. Миних, Миних, 2009]. Однако, чешуи cf. *Eurysomus* sp., обнаруженные Д.Н. Есиным в нижнеказанских местонахождениях Голюшерма и Тихие Горы [Golubev, 2001] также могут принадлежать этому виду рыб. Редкость вышеперечисленных таксонов препятствует их использованию в качестве руководящих форм.

Ряд таксонов, определяемых в казанских ихтиокомплексах, впервые описаны из цехштейна Западной и Центральной Европы и посидониевых сланцев Гренландии (эти отложения примерно соответствуют по возрасту верхам вятского яруса, см. [Aldinger, 1937; Scholze et al., 2019]): *Elonichthys punctatus*, *Boreolepis jenseni*, *Acropholis stensioei*. Эти виды имеют довольно широкое стратиграфическое распространение. *Elonichthys punctatus* и *Boreolepis jenseni* встречаются только в морских и прибрежноморских отложениях. Их остатки обнаружены в местонахождениях Голюшерма, Тихие Горы [Golubev, 2001], Сентяк [Silantiev et al., 2015c], Усть-Коин, Пинега [А. Миних, Миних, 2009; Миних, 1997] и Канин [Афанасьева и др., 2006]. Все вышеперечисленные местонахождения соответствуют нижнеказанскому подъярису. Сходство разновозрастных фаун костных рыб подробнее обсуждается в главе 7. Отсутствие *Elonichthys punctatus* и *Boreolepis jenseni* в позднеказанских отложениях в центральной части платформы может объясняться редкостью подходящих тафофаций. Вышеперечисленные таксоны можно использовать как дополнительный маркер нижнеказанских отложений в центральной части Восточно-Европейской платформы. Однако из-за длительности существования и фациальной зависимости, отмечаемых для *Elonichthys punctatus* и *Boreolepis jenseni*, данные таксоны не подходят на роль руководящих форм.

Полуостров Канин находится в периферийной части платформы, с чем вероятно связано присутствие не встречающихся в других частях Европейской части России видов рыб (*Acrolepis barbarus*, *Nadteyichthys innae*).

Голотипы *Eurynotoides nanus* и *E. costatus* предположительно происходят из казанских отложений, а изолированные чешуи указанных форм обнаружены в достоверно казанских местонахождениях Сарай-Гир [Tverdokhlebov et al., 2005] и Сидоровы Горы-2. По данным Д.Н. Есина *Eurynotoididae* обнаружены в солоновато-водных отложениях местонаждений Голюшерма и Тихие Горы [Golubev, 2001]. Однако к *Eurynotoididae* он ошибочно относил зубы сеймуриаморфных парарептилий из подсемейства *Leptorophinae* (сем. *Kotlassiidae*). Это подтверждается как изучением сборов Д.Н. Есина из этих местонаждений, так и

изображениями зубов [Esin, 1997, fig 3b,c], идентифицированных как зубы эвринотоидид, но значительно более сходных с зубами лепторофин *Leptoropha* и *Viarmica* (см. [Bulanov, 2003]).

Комплексы лучеперых рыб казанского яруса в наилучшей степени различаются видами рода *Kazanichthys*, которые, по мнению автора, образуют филогенетическую последовательность *K. golyushermensis* -> *K. viatkensis*. Чешуи этих рыб обнаружены почти во всех казанских местонахождениях (в том числе во всех изученных автором местонахождениях), при этом ни разу не встречены совместно. Так, *K. golyushermensis* появляется в основании байтуганских слоев (Голюшерма, слой 7 по, [Golubev, 2001]), а последний раз достоверно фиксируется в печищинских слоях (Аксаково, уровень пачки «подбой» стратотипического разреза Печищи [Бакаев и др., 2018]). А *K. viatkensis* появляется в верхнеуслонских слоях (Шихово-Чирки-1, слой 4 по [Ефремов, Вьюшков, 1955, стр. 78] или слои 13-15 по [Стратотипический разрез..., 2001]). Указание присутствия *K. golyushermensis*, *Acropholis* cf. *stensioei*, *Elonichthys* cf. *punctatus* в местонахождении Шихово-Чирки [А. Миних и др., 2020] ошибочно. Последний раз *K. viatkensis* достоверно фиксируется в верхней части морквашинских слоев (Шихово-Чирки-2, слои 45-47 по [Стратотипический разрез ..., 2001]), хотя некоторые другие местонахождения (например Сидоровы-Горы-2) могут располагаться еще выше по разрезу.

Оба вида обнаружены как в солоноводных, так и в пресноводных фациях, что позволяет использовать их для корреляции морских и не морских отложений: *K. golyushermensis* обнаружен как в аллювиальных песчаных линзах, совместно с остатками наземных позвоночных (например - Аксаково), так и в лагунно-морских известняках, совместно с остатками морских беспозвоночных (например - Сентяк), а *K. viatkensis* – как в пресноводных озерных или старичных известняках Сидоровых Гор, так и в лагунных известняках Шихово-Чирки.

Основным отличием *Kazanichthys golyushermensis* от *K. viatkensis* являются более ярко выраженными гребни скульптуры свободного поля чешуи. Чешуи *K. golyushermensis* из Аксаково отличаются меньшим развитием гребней скульптуры, чем в выборках из Голюшермы или Сентяка, но хорошо отличаются от чешуй *K. viatkensis*. А гребни скульптуры *K. viatkensis* из Ключиков развиты сильнее, чем у типичного *K. viatkensis* из типового для этого вида Шихово-Чирках. Очевидно, местонахождения Аксаково и Ключики располагаются в пределах интервала перехода от вида-предка *K. golyushermensis* к виду-потомку *K. viatkensis*. Стратиграфический уровень Аксаково соответствует нижней части печищинских слоев [Golubev et al., 2017], а Шихово-Чирки располагаются в верхней части верхнеуслонских слоев [Стратотипический разрез..., 2001]. Вероятно, уровень появления *K. viatkensis*, на границе

печищинских слоев и верхнеуслонских слоев, то есть в средней части верхнеказанского подъяруса. Очевидно, в пределах этого же стратиграфического интервала располагается местонахождение Ключики.

Анализируя полученные данные, мы пришли к выводу, что избрание последовательно сменяющих друг друга *Kazanichthys golyushermensis* и *K. viatkensis* в качестве индекс-видов более корректно, чем *Koinichthys ivachenkoi* и *Kargalichthys pritokensis*, потому что первые два вида: а) широко распространены; б) не зависят от фаций; в) никогда не встречаются совместно. Это позволит четко разграничить комплексы актиноптеригий и избежать возможных ошибок в определении стратиграфического возраста местонахождений. *Kazanichthys golyushermensis* и *K. viatkensis* предлагаются в качестве видов индексов для алнашского и шиховочирковского фаунистических субкомплексов соответственно. Шиховочирковский комплекс получил название по типовому местонахождению Шихово-Чирки, а алнашский – по Алнашскому району Удмуртской республики (в котором находится типовое местонахождение Голюшерма), дабы избежать путаницы с голюшерминским субкомплексом, выделенным для тетрапод. Данные, полученные автором, позволяют: а) более точно определить границы распространения видов-индексов; б) описать зональные подразделения в соответствии с требованиями кодекса.

Вместе с тем, фауна лучеперых рыб казанского яруса отличается от фауны уржумского яруса (см. ниже), представляет собой важный этап развития ихтиофауны региона и выделяется в алнашский фаунистический комплекс. По этой причине роль руководящей формы для всего яруса в целом хорошо подходит *Palaeoniscum kasanense*, так как: а) широко распространен в казанских отложениях; б) не зависят от фаций; в) обнаружен как в нижнеказанских, так и в верхнеказанских отложениях; не обнаружен выше по разрезу (см. ниже).

## 6.2 Уржумский ярус

### Введение

Отложения уржумского яруса охарактеризованы зоной *Amblypterina costata* [Есин, Машин, 1996], зоной *Platysomus biarmicus* в бассейне р. Северная Двина [А. Миних, Миних, 2018] и зонами *Platysomus biarmicus* и *Kargalichthys efremovi* — *Uranichthys pretoriensis* в бассейнах р. Волга и Урал [А. Миних и др., 2020].

В состав зоны *Amblypterina costata*, охватывающего весь уржумский ярус (а так же низы северодвинского, см. ниже) входили следующие (помимо вида-индекса) таксоны: *Platysomus bashkirus*, *Varialepis orientalis*, *Varialepis bergi*, *Lapkosubia barbalepis*, *Alvinichthys curtus*, *Elonichthys* sp., *Kargalichthys* sp., *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *L. barbalepis*, “*Acrolepis*” *macroderma*.



Условные обозначения, как в таблице 2, кроме того: E. u. — *Estemmenosuchus uralensis*, U. s. — *Ulemosaurus svijagensis*.

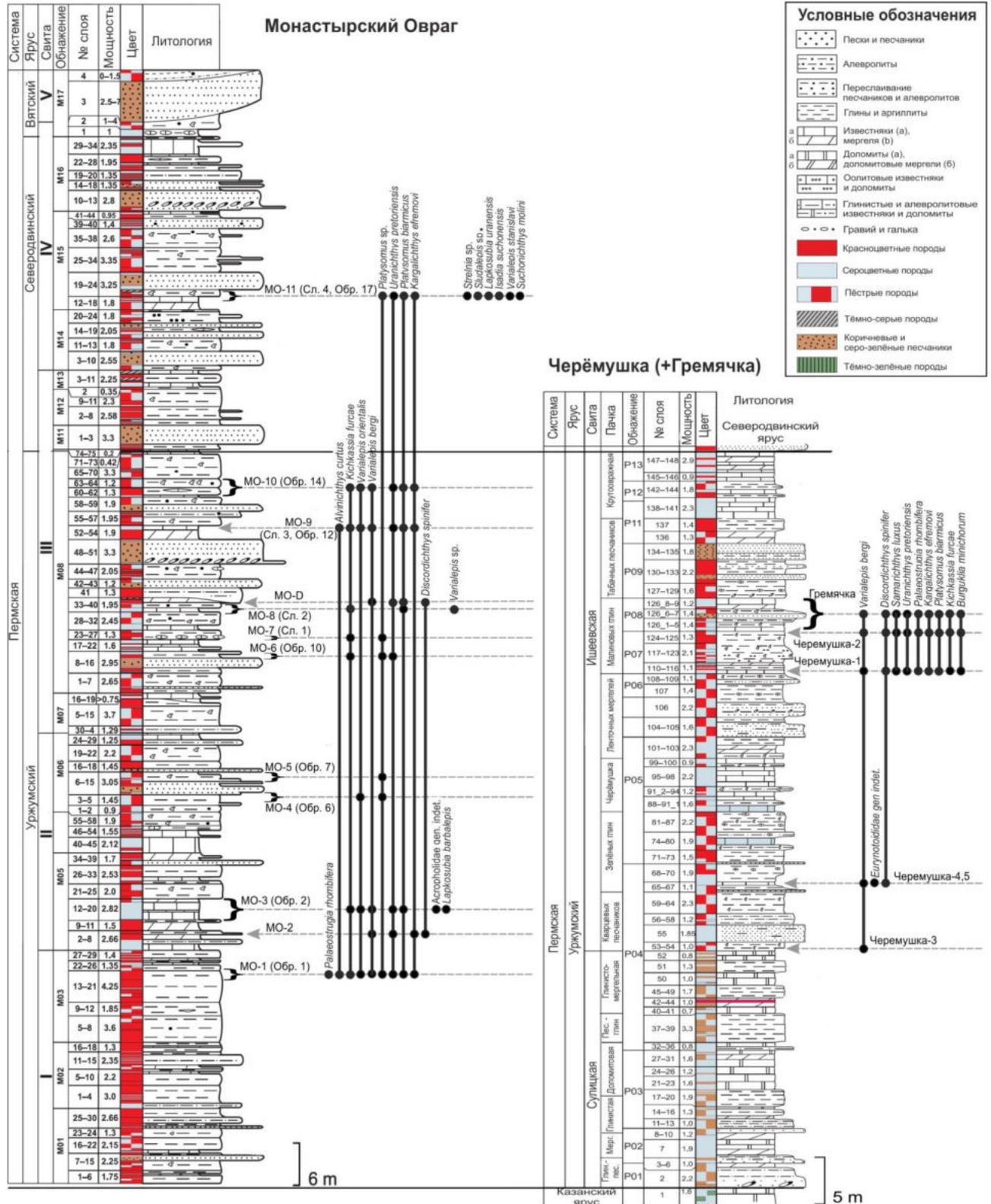


Рис. 29. Распространение рыб в Монастырском овраге (разрез приведён по [Mouraviev et al., 2018]) и Черёмушке (разрез приведён по [Silantiev et al., 2018]). Номера образцов (Обр.) даны по [Силантьев, Есин, 1993]; номера слоёв (Сл.) даны по [Миних, Андрушкевич, 2012] для

сл. 1-3 и по [Mouraviev et al., 2015] для сл. 4. Не отмеченные уровни – данные автора. Фигурной скобкой обозначен примерный интервал пород, из которого происходят остатки рыб. МО – Монастырский Овраг.

Зона *Platysomus biarmicus* в бассейне рек Сухона и Северная Двина охватывает все отложения уржумского яруса в данном районе. Типовой разрез расположен по обоим берегам Сухоны в окрестностях д. Дмитриево. Комплекс актиноптеригий включает (помимо вида-индекса) *Lapkosubia uranensis*, *Kichkassia furcae* и *Uranichthys pretoriensis* [А. Миних, Миних, 2018].

Зона *Platysomus biarmicus* в бассейнах р. Волга и Урал охватывает первую, вторую и нижнюю половину третьей свиты уржумского яруса в Монастырском овраге (Татарстан), то есть почти весь объем уржумского яруса, за исключением наиболее верхней части третьей свиты. Указанный разрез является типовым для данной зоны в бассейне Волги. Она соответствует зоне *Platysomus biarmicus* в бассейне р. Северная Двина [А. Миних и др., 2020]. Зональный комплекс включает *Platysomus biarmicus*, *Eurynotoides costata*, *Lapkosubia* cf. *uranensis*, *Kichkassia furcae*, *K.* sp., *Varialepis orientalis*, *Elonichthys* sp., *Kargalichthys* sp., cf. *Uranichthys* sp.

Следующая зона *Kargalichthys efremovi* – *Uranichthys pretoriensis* в бассейнах р. Волга и Урал охватывает верхнюю часть третьей свиты в Монастырском Овраге (до подошвы северодвинского яруса). Разрез последнего является для этой зоны типовым (как и в случае зоны *Platysomus biarmicus*). Наряду с разрезами Яшкино и Кичкасс в Оренбургской области. Зональный комплекс включает *Kargalichthys efremovi*, *Uranichthys pretoriensis*, *Platysomus biarmicus*, *Varialepis bergi*, *V.* cf. *stanislavi*, *Samarichthys luxus*, *Lapkosubia uranensis*, *L. barbalepis*, *Kichkassia furcae*, *Discordichthys spinifer*, *Geryonichthys* sp., *Mamulichthys ignotus*, *Strelnia* sp. [А. Миних и др., 2020]. Еще один вид - *Kazanichthys uralensis*, происходящий из верхней части уржумского яруса (местонахождение Рычковка-1, аманакская свита) в Оренбургской области [А. Миних, 2009], не был включен в состав ни одного из зональных комплексов.

### Полученные результаты

С использованием наших и литературных данных была составлена таблица 3 распространения таксонов рыб в уржумских отложениях. Большинство местонахождений находятся в изолированных разрезах, разбросанных на большой территории, из-за чего их корреляция затруднительна. По этой причине за основу были взяты местонахождения из стратотипических разрезов Черемушка и Монастырский овраг (рис. 1). Автором был изучен

материал из коллекции Д.Н. Есина (сейчас хранится в ПИН РАН), что позволило уточнить ряд определений костных рыб. Однако послойные привязки остатков рыб, данные в более ранних работах [Силантьев, Есин, 1993; Миних, Андрушкевич, 2012], удается соотнести с современными описаниями [Mouraviev et al., 2018; Silantiev et al., 2018] достаточно условно, сверяя описания вмещающей породы, тафономические особенности слоя и интервал пород, разделяющих местонахождения. По этой причине, для образцов, приведенных по литературным данным, дается примерный интервал слоев, из которых они происходят.

Следует отметить, что нижняя часть уржумского яруса (сулицкая и первая свиты), особенно в стратотипической области, охарактеризована остатками костных рыб значительно хуже (как по сохранности, так и по числу остатков), чем его верхняя часть (см. табл. 1). Особым богатством отличаются верхняя часть ишеевской и третьей свит. В пределах этого, терминального уржумского интервала расположено довольно много местонахождений с массовым и даже цельноскелетным материалом: Кичкасс, Монастырский овраг-7 (M08/54 – «рыбный слой»), Воздвиженка-В, Ишеево, Черемушка-1, 2, Гремячка и т.д. Это несколько искажает истинную картину разнообразия видов рыб в нижней части уржумского яруса.

### Обсуждение

Полученная картина распределения видов костных рыб в разрезах Черемушка и Монастырский овраг представлена на рис. 1. Как можно видеть, состав комплекса таксонов на протяжении всего яруса остается фактически неизменным, что не позволяет разделить ярус на несколько зон.

Местонахождения из этих разрезов в табл. 3 помещены рядом, так как комплекс остатков рыб довольно однороден. Вероятно, многие местонахождения других регионов укладываются в охарактеризованный остатками рыб интервал в Монастырском овраге и Черемушке, но для установления этого не хватает данных.

Многочисленные местонахождения рыб в уржумских отложениях южного Предуралья сложно коррелировать как друг с другом, так и с стратотипами, но можно разделить (табл. 3) на основании принадлежности к большекинельской (нижняя) и аманакской (верхняя) свитам уржума, а так же по принадлежности к тетраподным зонам *Estemmenosuchus uralensis* (характеризует нижнюю часть уржумского яруса) и *Ulemosaurus svijagensis* (характеризует верхнюю часть уржумского яруса) (табл. 1).

Ключевым разрезом, охватывающих границу уржумского и северодвинского ярусов в Юго-Восточном регионе является разрез у села Яшкино (Оренбургская область). Он имеет подробное литологическое и палеомагнитное описание, хорошо охарактеризован остракодами [Молостовская, Гришанов, 2008]. К сожалению, остатки рыб не привязаны к номерам слоев

описанного разреза (по всей видимости, авторы вышеупомянутых работ пользовались различными описаниями) [Миних, А. Миних, 2008], и соотнести их распространение с распространением остракод не представляется возможным. Однако состав ихтиофауны указывает на уржумский возраст нижнего костеносного уровня и северодвинский возраст вышележащих слоев. Подробнее см. в описании северодвинского яруса.

Список зональных форм зоны *Platysomus biarmicus* [А. Миних и др., 2020] во многом основан на данных Д.Н. Есина [Силантьев, Есин, 1993], переработанных и уточненных нами. Ряд таксонов были описаны значительно позже указанной публикации. Другие определения удалось уточнить в результате ревизии синонимии. Таксоны, действительно отличающие комплекс зоны *Kargalichthys efremovi* — *Uranichthys pretoriensis* (*Mamulichthys ignotus*, *Strelnia* sp., *Geryonichthys* sp.) – крайне редки (все они обнаружены только в местонахождении Кичкасс, и известны по единичным находкам). Кроме того, как отмечалось выше, нижняя часть уржумских отложений охарактеризована остатками рыб гораздо хуже верхней. Отсутствующие в нижней части редкие формы могли выпасть из выборки по чисто статистическим причинам. Наш вывод подтверждается тем, что в нижней части уржумских отложений не обнаружено ни одного вида, отсутствующего в его верхней части. По этой причине присутствие перечисленных таксонов нельзя считать достаточным основанием для выделения отдельной зоны.

В уржумских отложениях на р. Сухоне остатки рыб достоверно известны только в местонахождении Дмитриево-1 (см. рис. 2), что и обусловило краткий список зональных таксонов [А. Миних, Миних, 2018]. В стратотипическом для северодвинского и вятского ярусов разрезе Сухона - Северная Двина, отсутствуют крупные перерывы в осадконакоплении. Таким образом, отсутствие видов зонального комплекса *Kargalichthys efremovi* — *Uranichthys pretoriensis* является только следствием малочисленности остатков рыб [Arefiev et al., 2015].

Мы, в след за Д.Н. Есиным [Силантьев, Есин, 1993], считаем, что все уржумские отложения следует объединить в рамках одной зоны в силу невозможности четкого выделения различных ихтиокомплексов и однородности фаунистического комплекса костных рыб.

Абсолютное большинство видов уржумской ихтиофауны встречаются так же и в нижние части северодвинского яруса (см. ниже), по этой причине возможности разграничения уржумского и северодвинского ихтиокомплексов мы обсудим ниже. В данном разделе обратимся к возможности разграничения казанского и уржумского ихтиокомплексов.

В связи с этим встает вопрос о выборе зонального таксона. *Amblypterina costata* – сборный таксон, включающий в себя представителей трех родов эвринотоидов - *Eurynotoides*, *Lapkosubia*, *Kichkassia*, что крайне затрудняет его использование в качестве зонального.



**Рис. 30.** Распространение рыб в разрезе р. Сухоны и Северной Двины к востоку от Сухонского вала. По данным автора, а так же по [Есин, 1995б; Есин, Машин, 1996; Татарские слои..., 2001; Arefiev et al., 2015]. Толстой пунктирной линией обозначена граница смены суперкомплексов *Platysomus* и *Toyemia*.

Уржумские отложения надежно отделяются от казанских по появлению остатков *Larkosubia*, но различение *L. uranensis* и *L. barbalepis* по изолированным чешуям и, тем более, зубам почти невозможно. *Varialepis orientalis* и *V. bergi* так же сложно отличить друг от друга, опираясь только на морфологию чешуи, и во многих случаях чешую удастся определить только как *Varialepis* sp. В то же время *Varialepis* sp. так же фиксируется и в казанских отложениях [Афанасьева и др., 2006], что повышает вероятность ошибочного определения возраста по видам данного рода.

По нашему мнению, наиболее подходящим видом для отсечения уржумской ихтиофауны от казанской следует считать *Uranichthys pretoriensis*: вид широко распространен, легко узнаваем (принадлежит к монотипичному роду).

### 6.3 Северодвинский ярус

#### Введение

Отложения северодвинского яруса охарактеризованы комплексами *Amblypterina costata* и *Amblypterina pectinata* [Есин, Машин, 1996]; зонами *Uranichthys pretoriensis*, *Toyemia tverdochlebovi* — *Isadia suchonensis* и *Toyemia blumentalis* — *Isadia aristoviensis* в бассейне р. Северная Двина [А. Миних, Миних, 2018] и зоной *Toyemia tverdochlebovi* — *Isadia suchonensis*, с подзонами *Toyemia tverdochlebovi* — *Strelnia certa* и *Toyemia tverdochlebovi* — *Mutovinia stella* в бассейнах р. Волга и Урал [А. Миних и др., 2020].

Состав зонального комплекса *Amblypterina costata*, охватывающего, помимо уржумского, нижнюю часть северодвинского яруса, вплоть до основания стреленской пачки сухонского разреза, описан выше. Отдельно обсуждается, но номинально включается в состав зоны комплекс рыб из местонахождения Котельнич (материал происходит из Чижевской линзы), включающий *Platysomus biarmicus*, *Isadia* sp., *Varialepis* sp., *Crossopterygii*. Интервал существования котельничского комплекса, по мнению Д.Н. Есина, примерно соответствует верхней части микулинской — нижней части стреленской пачек полдарсской свиты на р. Сухоне. В состав зонального комплекса *Amblypterina pectinata*, охватывающего часть верхнесеверодвинского подъяруса, входят следующие таксоны: *Toyemia tverdochlebovi*, *Isadia suchonensis*, *Varialepis stanislavi*, *Varialepis* sp., *Acropholis* sp., *Isadia* sp., *Boreolepis* sp.

Зона *Uranichthys pretoriensis* в бассейне рек Сухона и Северная Двина охватывает всю сухонскую свиту и частично охватывает самые низы полдарской свиты, то есть весь нижнесеверодвинский подъярус и малую часть верхнесеверодвинского. Типовые разрезы расположены на правом берегу р. Сухоны в окрестностях деревень Дмитриево, Наволоки и Верхняя Тозьма. Комплекс костных рыб включает *Uranichthys pretoriensis*, *Platysomus biarmicus*, *Lapkosubia uranensis*, *Kichkassia furcae*, *Strelnia* sp., *Varialepis* sp., *Geryonichthys* sp. [А. Миних, Миних, 2018].

Зона *Toyemia tverdochlebovi* — *Isadia suchonensis* в бассейне рек Сухона и Северная Двина характеризует большую часть полдарской свиты [А. Миних, Миних, 2018], то есть большую часть северодвинского яруса. Типовые разрезы не указаны, но отмечено, что нижняя граница зоны проходит в разрезах в окрестностях пос. Полдарса, в устье р. Стрельна, а также по обоим берегам р. Сухоны напротив деревень Микулино и Нижние Исады. Зональный комплекс включает *Toyemia tverdochlebovi*, *Isadia suchonensis*, *Mutovinina stella*, *Strelnia certa*, *Geryonichthys longus*, *Varialepis stanislavi*, *Sludalepis spinosa*, *Isadia opokiensis*, *Plotnikovichthys gorodokensis* [А. Миних, Миних, 2018].

Зона *Toyemia blumentalis* — *Isadia aristoviensis* в бассейне рек Сухона и Северная Двина охватывает терминальную часть северодвинского яруса и вятский ярус перми. Подзона *Toyemia blumentalis* — *Mutovinina sennikovi* выделяется только для верхней части зоны, но для нижней части (в которую входят и верхи северодвинского яруса) характерны таксоны: *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *Mutovinina stella*, *Isadia opokiensis*, *Strelnia* sp., *Geryonichthys* sp. [А. Миних, Миних, 2018]. Для этой подзоны типовые разрезы так же не указаны, но отмечается, что нижняя граница установлена в разрезах в окрестностях деревень Федосово и Саларево на р. Сухоне, в основании черевковской пачки.

Зона *Toyemia tverdochlebovi* — *Isadia suchonensis* в бассейнах р. Волга и Урал охватывает северодвинский ярус в полном объеме, и включает подзоны *Toyemia tverdochlebovi* — *Strelnia certa* и *Toyemia tverdochlebovi* — *Mutovinina stella* [А. Миних и др., 2020].

Подзона *Toyemia tverdochlebovi* — *Strelnia certa* охватывает весь нижнесеверодвинский подъярус. Типовыми разрезами подзоны являются верхняя часть обнажения в Монастырском овраге в Татарстане и разрез Яшкино-2 в Оренбургской области. Зональный комплекс костных рыб включает *Toyemia tverdochlebovi*, *Strelnia certa*, *Isadia suchonensis*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia uranensis*, *Suchonichthys molini*, *Varialepis stanislavi*, *Uranichthys* sp., *Platysomus* sp., *Kargalichthys* ex gr. *efremovi*, *Geryonichthys longus* [А. Миних и др., 2020].

Подзона *Toyemia tverdochlebovi* — *Mutovinina stella* охватывает весь верхнесеверодвинский подъярус. Типовыми разрезами этой подзоны следует считать Бабинцево в Оренбургской

области. Зональный комплекс рыб включает *Toyemia tverdochlebovi*, *Mutovinina stella*, *Isadia opokiensis*, *I. suchonensis*, *I. sp.*, *Geryonichthys burchardi*, *G. longus*, *G. sp.*, *Sludalepis spinosa*, *Varialepis stanislavi* [А. Миних и др., 2020].

### Полученные результаты

С использованием наших и литературных данных была составлена таблица 4 распространения таксонов рыб в северодвинских отложениях. Как и в случае с уржумским ярусом, многие местонахождения, особенно в юго-восточной части района исследований находятся в изолированных и разбросанных на большой территории разрезах, из-за чего их корреляция затруднительна. Особое значение придавалась местонахождениям в хорошо изученных и коррелируемых стратотипических (в масштабах ярусов или горизонтов) разрезах на реках Сухона и Северная Двина (рис. 2), Волга (рис. 1, 3) и Вятка. При этом р. Сухоны и Северной Двины является единственным непрерывным разрезом верхов биармийского и всего татарского отдела в Европейской части России, что определяет его особую значимость для стратиграфии [Татарские отложения...., 2001]. Он разделен на западную и восточную части сухонским валом. Непрерывная последовательность мелких местных стратиграфических подразделений (в данном случае – пачек) выделена для обнажений восточной части разреза, но их невозможно проследить в его западной части [Татарские отложения...., 2001].

Для многих местонаждений, не имеющих четкой привязки к стратотипическим разрезам, относительный возраст был установлен по сопутствующим палеонтологическим остаткам, особенно костям тетрапод (см. табл. 4). В некоторых случаях местонахождения представляют из себя один слой, находящийся на разных бортах реки, как в случае с местонахождениями Микулино-2 и Косиха [Есин, 1995б], Микулино-1 и Полдарса-2 [Татарские отложения...., 2001].

Привязки остатков рыб в разрезе р. Сухона и Северная Двина, данные в более ранних работах [Есин, 1995б; Татарские отложения...., 2001], не удастся напрямую соотнести с современными описаниями разрезов [Arefiev et al., 2015], и соответствие слоев приходится устанавливать по косвенным признакам. Так, остатки рыб в местонахождение Опоки (установлено В.Л. Машиным в 1993 году) обнаружены в слое желтовато-серого мелкозернистого известковистого песчаника, без четкой привязки к местным стратонам [Машин, 1995; Есин, 1995б]. Мы полагаем, что данный слой соответствует слою 4 обнажения Порог (стрельненская пачка, полдарская свита), так как состав слоя наиболее близок к описываемому интервалу [Arefiev et al., 2015, fig. 11], хотя прямых указаний на это нет.

**Таблица. 5.** Распространение видов костных рыб в северодвинских отложениях (по местонахождениям и районам).

Северодвинский										Ярус	
Нижний		???	Верхний							???	Польярус
Platysomus			Toyemia							???	Суперкомплекс рыб
U. - S.	Isadia suchonensis - Uranichthys pretoriensis			Toyemia tverdochlebovi - Varialepis stanislavi				Toyemia blumentalis - Isadia opokiensis		???	Зона по рыбам
	?	?	?	С. d.	С. d.	С. d.	С. d.	С. l.	С. l.	???	Зоны по тетраподам
Наименование таксона											
Район											
Стратиграфический уровень (свита/слои/пачка)											
											<i>Discordichthys spinifer</i>
											<i>Samarichthys luxus</i>
											<i>Varialepis bergi</i>
											<i>Palaeostrugia rhombifera</i>
											<i>Kazanichthys uralensis</i>
											<i>Burguklia minichorum</i>
											<i>Kichkassia furcae</i>
											<i>Lapkosubia sp.</i>
											<i>Kargalichthys efremoni</i>
											<i>Uranichthys pretoriensis</i>
											<i>Lapkosubia tokense</i>
											<i>Studalepis sp.</i>
											<i>Platysomus biarmicus</i>
											<i>Platysomus sp.</i>
											<i>Lapkosubia uranensis</i>
											<i>Varialepis stanislavi</i>
											<i>Suchonichthys molini</i>
											<i>Strelnia sp.</i>
											<i>Isadia suchonensis</i>
											<i>Lapkosubia barbalepis</i>
											<i>Geryonichthys longus</i>
											<i>Varialepis sp.</i>
											<i>Studalepis spinosa</i>
											<i>Isadia sp.</i>
											<i>Strelnia insolita</i>
											<i>Geryonichthys sp</i>
											<i>Platysomus bashkirus</i>
											<i>Mutovinia stella</i>
											<i>Strelnia certa</i>
											<i>Toyemia tverdochlebovi</i>
											<i>Acropholis cf. stenioei</i>
											<i>Toyemia sp.</i>
											<i>Boreolepis tataricus</i>
											<i>Isadia aristoviensis</i>
											<i>Toyemia blumentalis</i>
											<i>Isadia opokiensis</i>
											<i>Geryonichthys burchardi</i>
											<i>Isadia aff. suchonensis</i>
											<i>Varialepis vitalii</i>
											<i>Plomikovichthys gorodokensis</i>
											<i>Ailleps secunda</i>
											<i>Ailleps kolguevensis</i>
											Определения возраста
											Определения рыб

Условные обозначения, как в таблице 2, 3, кроме того: S.v. — *Suchonica vladimiri*, D. v. — *Deltavjatia vjatensis*, P. p. — *Proelginia permiana*, C. d. — *Chroniosaurus dongusensis*, C. l. — *Chroniosaurus levis*.

В некоторых случаях разные источники дают разные списки таксонов для одних и тех же местонахождений. Так, ранее указывалось [Татарские отложения..., 2001], что остатки *Toyemia*, встречаются по всему северодвинскому ярусу. Но после описания в 2009 году *Uranichthys pretoriensis* стало ясно, что практически все чешуи *Toyemia* sp. из нижней части северодвинского яруса принадлежат новому таксону [А. Миних, Миних, 2018]. Так же указывалось [Татарские отложения..., 2001], что Д.Н. Есин определил из местонахождения Полдарса-2 следующие виды рыб: *Platysomus biarmicus*, *Strelnia certa*, *Toyemia tverdochlebovi*. Однако, в диссертации [Есин, 1995б] он привел дугой список таксонов из местонахождения Полдарса-2 (Д.Н. Есин именовал его просто Полдарса): *Strelnia insolita*, *Platysomus* cf. *biarmicus*, *Varialepis* sp. В описанных выше случаях мы используем данные из его диссертации [Есин, 1995б].

В скважинах были обнаружены остатки рыб в Пучеже и Бельшево [А. Миних, Миних, 2009]. Привязку к местным стратиграфическим подразделениям и относительный возраст этих местонахождений установить не удастся.

Ранее уже отмечалось [А. Миних и др., 2020], что нижняя часть северодвинского яруса охарактеризована остатками костных рыб значительно хуже (как по сохранности, так и по числу остатков), чем его верхняя часть (см. табл. 4). Это несколько искажает истинную картину видового разнообразия, как и для уржумского яруса.

### Обсуждение

Из нижележащих отложений в северодвинский ярус проходят многие виды рыб: *Uranichthys pretoriensis*, *Platysomus biarmicus*, *P. bashkirus*, *Kargalichthys efremovi*, *Varialepis bergi*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Samarichthys luxus*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia barbalepis*, *L. uranensis*, *L. tokense*, *Discordichthys spinifer*, *Burguklia minichorum*, *Kazanichthys uralensis* (см. табл. 2, 3). Ранее отмечалось [А. Миних и др., 2020], что ихтиофауна северодвинского яруса отличается от уржумской. Так, в северодвинской части разреза в Монастырском овраге (Монастырский Овраг-11, табл. 4) впервые появляются *Isadia suchonensis*, *Suchonichthys molini*, *Sludalepis* sp., не обнаруженные в уржумских отложениях [А. Миних, Миних, 2009; А. Миних и др., 2020] Однако, в местонахождении Повойска, расположенном в двух метрах выше границы уржумского и северодвинского ярусов на р. Вятке (указание на уржумский [А. Миних и др., 2020] возраст местонахождения ошибочно [Стратотипический разрез..., 2001; Буланов, 2020]) данные таксоны отсутствуют. Но из этого местонахождения определен ряд видов, не встреченных выше по разрезу, но встречающихся в уржумских отложениях: *Burguklia minichorum*, *Varialepis bergi*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Samarichthys luxus*, *Kazanichthys uralensis*.

Таким образом, граница смены уржумского ихтиокомплекса на раннесеверодвинский находится немного выше границы ярусов.

Таким образом, весь уржумский ярус и базальная часть северодвинского яруса охарактеризованы единым фаунистическим субкомплексом, названным нами монастырским (по типовому разрезу Монастырский овраг). В монастырском субкомплексе почти нет характерных только для него видов, но при том широко распространенных, удобных для стратиграфических исследований таксонов. Однако он весьма разнообразен, по составу отличается от более ранних и более поздних комплексов и характеризуется совместно распространенными таксонами, позволяющими «отсечь» его как сверху, так и снизу. Как отмечено выше, *Uranichthys pretoriensis* позволяет надежно отделить уржумскую ихтиофауну от алнашского комплекса. В качестве таксона, отделить уржумско-раннесеверодвинский комплекс от более поздних ихтиокомплексов, наиболее целесообразно избрать *Samarichthys luxus*. Этот таксон легко узнаваем и широко распространен в описываемом интервале, и отсутствует выше местонахождения Повойска.

Остатки рыб в котельническом разрезе обнаружены только в Чижевской линзе. Линза имеет вятский возраст, что было показано на основании комплекса остракод и рыб [Голубев и др., 2018], то есть принадлежит к тойемиевому суперкомплексу. Остатки определенные Д. Н. Есиным [1995б], по всей видимости, ошибочно приписываются этому местонахождению, происходят из иного разреза и более ранних слоев.

Д.Н. Есин и В.Л. Машин [1993] и А.В. Миних и М.Г. Миних [2018] справедливо отмечали, что фауна рыб, характеризующая нижнюю часть северодвинских отложений в разрезе р. Сухона и Северная Двина, в своей основе имеет уржумские виды и роды с небольшой «примесью» не встречающихся в уржумском горизонте таксонов.

Наиболее значимые изменения происходят в небольшом интервале в верхней части микулинской – нижней части стреленской пачек. Так, местонахождения Полдарса-2, Микулино-1, в устьполдарской пачке, и Полдарса-1, расположенные в нижней части микулинской пачки, включают в себя характерные виды суперкомплекса *Platysomus*. Не встречаются выше по разрезу все представители семейств, массово встречающихся в уржумско-раннесеверодвинском интервале: *Platysomidae* (*Platysomus biarmicus*, *P. bashkirus*, *Kargalichthys efremovi*), *Palaeoniscidae* (*Uranichthys pretoriensis*). На родовом уровне исчезает многочисленный в нижележащих отложениях *Kichkassia*. На видовом уровне исчезает *Strelnia insolita*. Устьполдарская пачка охарактеризована тетраподами зоны *Suchonica vladimiri*, так же не встречающимися выше по разрезу (в лежащей выше микулинской пачке остатков тетрапод не обнаружено).

Единственное местонахождение рыб в другом (Северо-Восточном) регионе, относящееся к той же зоне по тетраподам – Усть-Елва, условно считается примерно соответствующим по возрасту Полдарса-1, 2, Микулино-1, чему не противоречит состав ориктокомплекса (*Platysomus* sp., *Varialepis* sp.).

Расположенные выше по разрезу на р. Сухоне, чем Полдарса-1, Устье Стрельны, Микулино-3 вмещают остатки рыб, характерных для суперкомплекса *Toyemia* (рис. 2; табл. 4). Впервые в разрезе р. Сухоны появляются *Toyemia tverdochlebovi*, *Strelnia* cf. *certa* и *Acropholis* cf. *stensioei*. При этом впервые появляется наиболее древний представитель широко распространенного в триасе отряда *Scanilepiformes* – *Toyemia*. Устье Стрельны и Микулино-3 охарактеризованы тетраподами зоны *Chroniosaurus dongusensis*.

Род *Acropholis* исчезает в пределах платформы в конце казанского времени, и его вторичное появление в северодвинское время может говорить о вселении из других регионов. Сходный состав ихтиокомплекса характерен для ряда местонахождений к западу от сухонского вала: Кочевала, Потеряха, Гаврилин Ручей и Квасьенга, Зимник-Игмас (большинство охарактеризованы тетраподами зоны *Chroniosaurus dongusensis*), что указывает на сходный возраст местонахождений.

Наименьший интервал между слоями с остатками индекс-родов суперкомплексов *Platysomus* и *Toyemia* включает верхнюю часть микулинской и нижнюю часть стреленской пачек. Местонахождения Микулино-2 и Косиха попадает в интервал между последним появлением *Platysomus* и первым появлением *Toyemia*, и не содержит остатков ни одного из них. Данному интервалу по возрасту соответствует зона по тетраподам *Deltavjatia vjatkensis*, представители зонального комплекса которой в сухонском разрезе пока не обнаружены.

Как отмечалось выше, ключевое значение для понимания распространения комплексов рыб в Юго-Восточном регионе имеет разрез у с. Яшкино (Оренбургская область). Непрерывный разрез, идущий от уреза воды р. Малый Уран вдоль склона известен в литературе как Яшкино-1. На нижнем костеносном уровне (местонахождение Яшкино-1-А) определены остатки рыб, широко распространенных в уржумском и низах северодвинского яруса (*Platysomus biarmicus*, *Kargalichthys efremovi*, *Varialepis bergi*, *Lapkosubia uranensis*, *Lapkosubia barbalepis*, *Kichkassia furcae* и *Uranichthys pretoriensis*). М. Яшкино-1-А может иметь базально-северодвинский возраст, как и Повойска, но номинально относится к уржумскому ярусу. Выше по разрезу (Яшкино-1-В, -С, -D, -Е; см. табл. 4), вместе с «уржумскими» видами обнаружены рыбы северодвинского комплекса (*Isadia suchonensis*, *Geryonichthys longus*, *Varialepis stanislavi*) впервые появляющиеся несколько выше основания северодвинского яруса (Монастырский Овраг-11). На этом основании верхние уровни считаются северодвинскими [Миних, А. Миних,

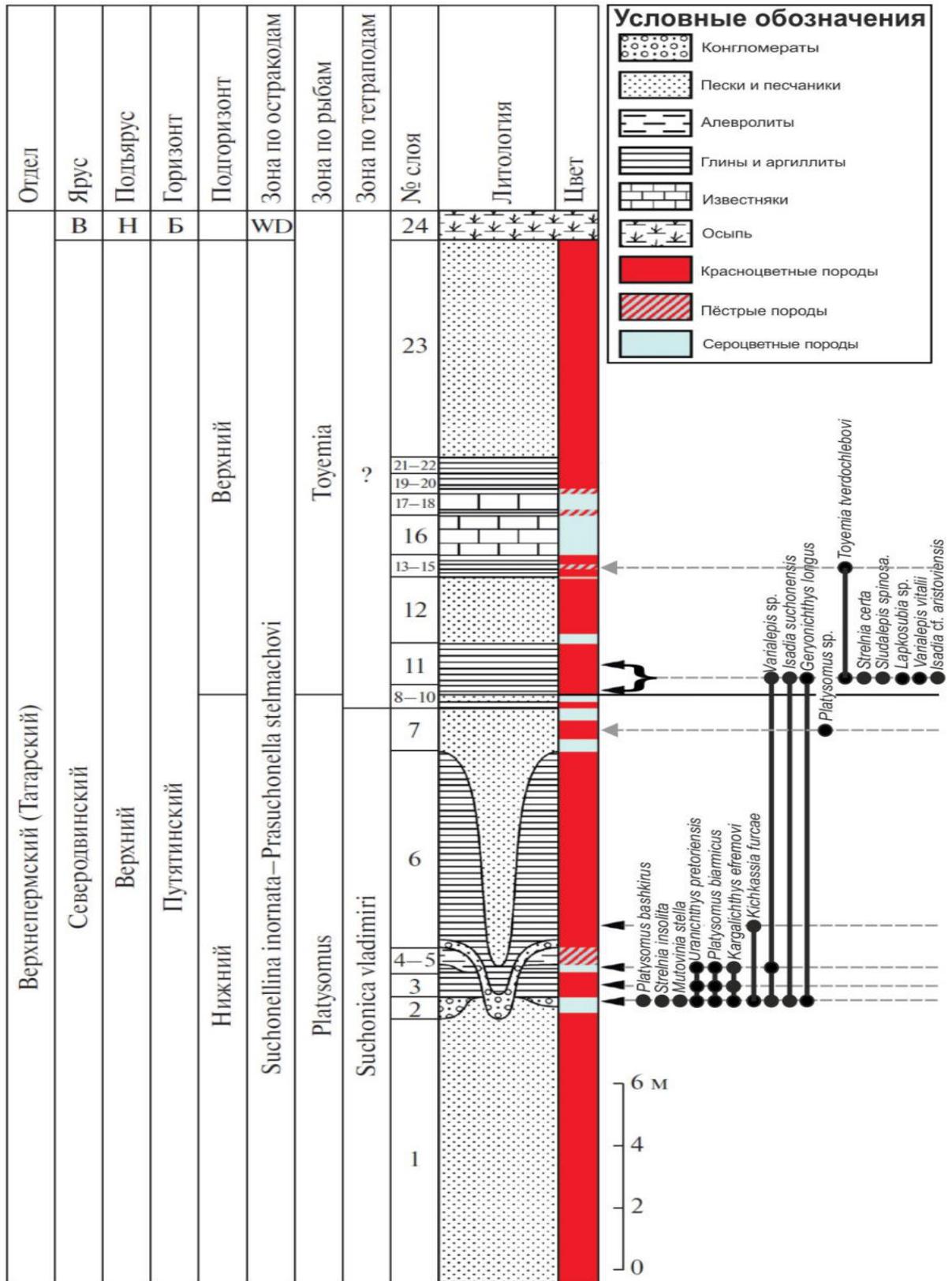
2008]. По всей видимости, Яшкино-1-В, -С, -D, -Е располагаются выше слоя 22, подошва которого (основываясь на определениях остракод и палеомагнитных данных) является подошвой северодвинского яруса [Молостовская, Гришанов, 2008]. Слои 22 – 36 разреза Яшкино-1 относятся к нижнесеверодвинскому подъярису, а самый верхний слой (37) относится уже к верхнесеверодвинскому подъярису, так как в нем обнаружен зональный вид верхнесеверодвинских остракод *Prasuchonella stelmachovi* [Молостовская, Гришанов, 2008]. Неизвестно, обнаружены ли в этом слое остатки рыб.

Ориктоценоз местонахождений Плешаново, Безводовка, Дмитриево-2, Верхняя Тозьма имеет сходный с Яшкино-1-В, -С, -D, -Е состав (см. табл. 4). На этом основании мы предполагаем, что вышеперечисленные местонахождения примерно соответствуют по возрасту Яшкино-1-В, -С, -D, -Е, в отсутствие противоречащих этому данных.

В 1,7 км к западу от разреза Яшкино-1, в карьере по разработке строительного камня расположено местонахождение рыб Яшкино-2. Ранее указывалось [Миних, А. Миних, 2008], что в Яшкино-2 остатки *Platysomus* и *Toyemia* обнаружены совместно. Однако в последних работах сообщается, что остатки *Platysomus* sp., обнаружены в основании обнажения (Яшкино-2-А, а слои с *Toyemia tverdochlebovi* расположены выше по разрезу (Яшкино-2-В) [А. Миних и др, 2020]. Слои разделены шестью метрами разреза (А.В. Миних, устное сообщение).

Местонахождение Яшкино-2 ранее было отнесено к нижнесеверодвинскому подъярису [Миних, А. Миних, 2008; А. Миних и др, 2020]. Но отложения в данном местонахождении пока не были охарактеризованы палеомагнитными датировками и определениями остракод, что делает подобную датировку малодостоверной. Разрез Яшкино-2 находится на значительном расстоянии от разреза Яшкино-1, не коррелируется с ним напрямую. При этом карьер находится гипсометрически значительно выше, чем верхняя часть разреза Яшкино-1. Так, по данным сайта <https://ru-ru.topographic-map.com>, гипсометрическая разница между Яшкино-2 и верхними обнажениями Яшкино-1 составляет примерно 80 м. С учетом того, что верхи разреза Яшкино-1 относятся к верхнесеверодвинскому подъярису, разрез Яшкино-2 так же должен иметь верхнесеверодвинский возраст.

Недавно М.А. Наумчевой были отмыты и определены остракоды, происходящие из слоя 6 разреза Яшкино-2. Среди остракод определены *Suchonellina inornata*, *S. parallela*, *Prasuchonella stelmachovi*, *Sinusuella vjatzensis*. Присутствие в комплексе вида *Prasuchonella stelmachovi* указывает на верхнесеверодвинский возраст вмещающих пород. Все остальные виды не противоречат этому определению, так как они существовали на протяжении всего татарского времени (М.А. Наумчева, устное сообщение).



**Рис. 31.** Распространение остатков актиноптеригий в сводном разрезе Сундырь. Разрез приведен по [Голубев, Буланов, 2018]. Сплошной линией обозначена граница надзон *Platysomus* и *Toyemia*. Обозначения: Б – быковский, В – Вятский, Н – Нижний; WD – *Wjatcellina fragilina*–*Dvinella cyrta*.

Как отмечено выше, в разрезе рек Сухона и Северная Двина исчезновение *Platysomus* и появление *Toyemia* приходится примерно на середину верхнесеверодвинского подъяруса. Мы предполагаем, что разрез Яшкино-2 примерно соответствует интервалу верхов микулинской – низов стрельненской пачек сухонского разреза.

Еще одно местонахождение в Юго-Восточном регионе, по всей видимости, имеет сходный с разрезом Яшкино-2 возраст - Кульчумово-А. Обнаруженный *Uranichthys pretoriensis* указывает на принадлежность к суперзоне *Platysomus*. Но по комплексу тетрапод данное местонахождение условно отнесено к зоне *Deltavjatia vjatkensis* (Голубев В.К., сообщение).

Если отложения в данном местонахождении действительно охарактеризованы тетраподами зоны *Deltavjatia vjatkensis*, то Кульчумово-А расположено примерно на том же уровне, что Микулино-1 или Микулино-2 (то есть ниже Устья Стрельны и выше Полдарсы-2).

В другом местонахождении из того же региона, Коптяжево-1, обнаружена *Lapkosubia tokense*. Этот вид появляется еще в уржумское время и распространен в нижнесеверодвинском подъярусе. Но обнаруженные в том же местонахождении *Toyemia tverdochlebovi* и тетраподы зоны *Chroniosaurus dongusensis* указывают, что Коптяжево-1 моложе Микулино-2 и древнее Мутовино.

По всей видимости, примерно на том же уровне по разрезу находится местонахождение Донгуз-6. По комплексу тетрапод оно отнесено к зоне *Chroniosaurus dongusensis*. Состав ориктоценоза рыб близок к вышеупомянутым местонахождениям Устье Стрельны, Микулино-3, Кочевала сухонского разреза. Из этого можно сделать вывод об относительно высоком положении местонахождения в разрезе.

В пользу того, что в бассейне Волги и Урала *Toyemia* появляется только в верхней части верхнесеверодвинского подъяруса свидетельствуют ранее не учтенные данные по разрезу Сундырь (Мари-Эл). В разрезе Сундырь (рис. 3) остатки рыб обнаружены на нескольких уровнях. Ранее считалось, что между слоями нижней части разреза (слои 1-7) и верхней части разреза (8-23) существует значительный перерыв [Наумчмева и др., 2016]. Однако в более поздних работах это положение было отвергнуто [Голубев, Буланов, 2018].

Местонахождение Сундырь-1 (слои 1-6) содержат остатки рыб: *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomus bashkirus*, *Isadia suchonensis*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia* sp., *Uranichthys pretoriensis*, *Geryonichthys longus*, *Strelnia insolita*, *Varialepis* sp. Все таксоны характерны только для надзоны *Platysomus*. Ориктоценоз в наибольшей степени сходен с ориктоценозами местонахождений Полдарса-1, 2, Микулино-1 сухонского разреза. Подобная датировка подтверждается находками в местонахождениях Сундырь-1 и Полдарса-2

хрониозухида *Suchonica vladimiri*, являющегося зональным видом и имеющего узкий интервал распространения. В местонахождении Сундырь-3 (слой 7), находящийся немного выше по разрезу, обнаружен только *Platysomus* sp.

В слое 11 (Сундырь-4) обнаружены остатки рыб: *Toyemia tverdochlebovi*, *Isadia suchonensis*, *Lapkosubia tokense*, *Sludalepis spinose*, *Geryonichthys longus*, *Strelnia* cf. *certa*, *Acropholis* cf. *stensioei*, *Varialepis stanislavi*. Еще выше, в слое 14, обнаружены чешуи *Toyemia tverdochlebovi*. Из вышеперечисленных таксонов *Toyemia tverdochlebovi*, *Strelnia* cf. *certa* характерны только для надзоны *Toyemia*. Эти два вида появляются на уровне середины стреленской пачки (Устье Стрельны) сухонского разреза, так же, как и *Acropholis* cf. *stensioei*. Описанный ориктоценоз в наибольшей степени сходен с ориктоценозами местонахождений Устье Стрельны, Кочевала, Потеряха, Зимник-Игмас и др. К сожалению, остатков тетрапод из этого местонахождения пока недостаточно для определения зоны. Все обнаруженные в коренных слоях сундырского разреза остракоды относятся к верхнесеверодвинской зоне *Suchonellina inornata* – *Prasuchonella stelmachovi* [Голубев, Буланов, 2018].

Таким образом, смена суперкомплексов с *Platysomus* на *Toyemia* происходит по всей платформенной Европейской части России в середине верхнесеверодвинского подъяруса, на уровне верхов микулинской и нижней части стреленской пачки стратотипического разреза на р. Сухоне.

Интервал с низов северодвинского яруса до средней части верхнесеверодвинского подъяруса охарактеризован единым фаунистическим субкомплексом, названным полдарским (по типовому местонахождению Полдарса-2). Этот комплекс появляется немногим выше основания северодвинского яруса, и отличается от монастырского видами *Isadia suchonensis*, *Varialepis stanislavi*, *Suchonichthys molini*, *Sludalepis spinosa*, *Geryonichthys longus*, *Mutovinia stella*, *Platysomus bashkirus* (последний вид появляется в казанское время, затем исчезает и вновь появляется только в позднесеверодвинское время). Но в полдарском субкомплексе нет уникальных для интервала, и при том широко распространенных, удобных для стратиграфических корреляций таксонов. Однако субкомплекс весьма разнообразен и характеризуется совместно распространенными таксонами, отличить его от предшествующего и последующего ихтиокомплексов. *Uranichthys pretoriensis* позволяет надежно отделить данный комплекс от распространенной выше по разрезу ихтиофауны. В качестве таксона, позволяющего отсечь уржумско-раннесеверодвинский комплекс снизу, наиболее целесообразно избрать *Samarichthys luxus*. Этот таксон легко узнаваем и широко распространен в описываемом интервале, и отсутствует выше местонахождении Повойска. Монастырский и полдарский субкомплекс характеризуются объединяются в монастырский фаунистический комплекс,

стратиграфический интервал распространения которого совпадает со стратиграфическим интервалом распространения *Uranichthys pretoriensis*.

На смену полдарсскому приходит стрельненский (по типовому местонахождению Устье Стрельны) ихтиокомплекс, достаточно резко отличающийся от монастырского, в том числе на уровне отрядов.

Так же к тетраподной зоне *Chroniosaurus dongusensis* принадлежат местонахождение Наволоки-2. И хотя комплекс рыб из этих местонахождений не позволяет определить их возраст с большой точностью, остатки тетрапод указывают на верхне-северодвинский (в интервале между Устьем Стрельны и Мутовино) уровень в разрезе.

Новые виды, не встречающиеся ниже по разрезу (*Isadia aristoviensis*, *Toyemia blumentalis*, *Isadia opokiensis*), обнаружены в местонахождении Мутовино (рис. 2). Почти на том же уровне расположено местонахождение Марьюшкина Слуда-С. По комплексу тетрапод оба местонахождения отнесены к зоне *Chroniosaurus levis*, а ориктоценозы рыб очень сходны. Мы располагаем Мутовино чуть ниже, чем Марьюшкину Слуду-С.

Среди северодвинских местонахождений рыб в Юго-Восточном регионе сходный с Марьюшкиной Слудой-С и Мутовино возраст имеют местонахождения Бабинцево, Кувай, Кульчумово, Преображенка. Ориктоценоз Бабинцево схож с Мутовино и Марьюшкина Слуда-С, и включает, помимо других терминально-северодвинских таксонов, *Geryonichthys burchardi*. Однако принадлежность этого местонахождения к тетраподной зоне *Chroniosaurus dongusensis* указывает на то, что оно расположено стратиграфически ниже Марьюшкиной Слуде-С и Мутовино.

Кувай помещается в терминальносеверодвинский уровень достаточно условно, так как его ориктоценоз беден, но содержат остатки появляющихся только в верхах яруса видов рыб *Isadia aristoviensis* и *Toyemia blumentalis* соответственно. Информацию об остатках тетрапод из Кульчумово и Кувай нам найти не удалось.

Местонахождение Преображенка достаточно богато остатками рыб, в том числе содержит характерные терминально-северодвинские виды. Состав ихтиокомплекса, а так же принадлежность к тетраподной зоне *Chroniosaurus levis* указывает на то, что данное местонахождение не древнее Мутовино.

Большинство терминально-северодвинских видов рыб, объединенных в мутовинский субкомплекс, представлены так же в нижней части вятского яруса. Распространение комплекса обсуждается ниже.

Особняком стоят рыбы из верхней перми полуострова Канин, в татарское время являвшегося прибрежной частью бореального океана, о чем свидетельствуют морские пермские

отложения [Афанасьева и др., 2006]. Отсюда описаны представители исчезнувшего на платформе еще в казанское время рода *Alilepis*: *A. secunda* и *A. kolguevensis*. Так же в данной районе отсутствуют типичные, широко распространенные в платформенной части виды рыб, что свидетельствует об изоляции центральной части платформы от бореального океана.

## 6.4 Вятский ярус

### Введение

Вятский ярус охарактеризован зоной *Amblypterina grandicostata* [Есин, Машин, 1996]; зонами *Toyemia blumentalis* – *Strelnia certa* и *Toyemia blumentalis* - *Isadia aristoviensis* с единственной подзоной *Toyemia blumentalis* – *Mutovinia sennikovi* в бассейне р. Северная Двина [А. Миних, Миних, 2018] и зоной *Toyemia blumentalis* – *Isadia aristoviensis*, с подзонами *Isadia aristoviensis* и *Gnathorhiza otschevi* – *Isadia arefievi* – *Mutovinia sennikovi* в бассейнах р. Волга и Урал [А. Миних и др., 2020].

Зона *Amblypterina costata* охватывает весь вятский ярус вплоть до основания триаса, и включает таксоны: *Toyemia blumentalis*, *Mutovinia stella*, *Isadia* sp., *Varialepis* sp., *Acropholis* sp., *Isadia suchonensis*, *Isadia aristoviensis*, *Isadia* sp., *Boreolepis tataricus*.

Зона *Toyemia blumentalis* - *Isadia aristoviensis* в бассейне рек Сухона и Северная Двина охватывает терминальную часть северодвинского яруса и вятский ярус перми. Ихтиокомплекс, помимо типовых видов, включает *Mutovinia stella*, *Mutovinia sennikovi*, *Isadia arefievi*, *Isadia opokiensis*, *Strelnia* sp., *Geryonichthys* sp. Для нижней части яруса подзона не выделяется, но зато выделяется для верхней части. Однако необходимым требованием для зональных подразделений является смыкаемость (статья VII.3. [Стратиграфический..., 2006]). По это причине верхнюю «подзону» *Toyemia blumentalis* – *Gnathorhiza otschevi* – *Mutovinia sennikovi* далее мы будем именовать «слои с фауной». Типовой разрез не обозначен, но нижняя граница установлена в разрезах в окрестностях деревень Федосово и Саларево на р. Сухоне, в основании черевковской пачки [А. Миних, Миних, 2018].

Слои с фауной *Toyemia blumentalis* – *Gnathorhiza otschevi* – *Mutovinia sennikovi* охватывает верхи комарицкой пачки саларевской свиты. Типовой разрез не выделен, но отмечается, что зональные виды встречены в местонахождениях Элеонора и Раша. Зональный комплекс включает виды: *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *Mutovinia sennikovi*, *Isadia arefievi* [А. Миних, Миних, 2018].

**Таблица. 6.** Распространение видов костных рыб в вятском ярусе (по местонахождениям и районам).



Зона *Toyemia blumentalis* — *Isadia aristoviensis* в бассейнах рек Волга и Урал охватывает вятский ярус в полном объеме. Типовой разрез не выделен. Разделяется на подзоны *Isadia aristoviensis* и *Mutovinia sennikovi* — *Isadia arefievi* — *Gnathorhiza otschevi* [А. Миних и др., 2020].

Подзона *Isadia aristoviensis* охватывает нижневятский подъярус в полном объеме [А. Миних и др., 2020]. Типовой разрез не выделен. Зональный комплекс костных рыб включает *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *Mutovinia stella*, *Varialepis vitalii*, *Strelnia sp.*, *Gnathorhiza tatarica*, *Geryonichthys burchardi* [А. Миних и др., 2020].

Подзона *Mutovinia sennikovi* — *Isadia arefievi* — *Gnathorhiza otschevi* охватывает весь верхневятский подъярус. Типовой разрез не выделен. Зональный комплекс рыб включает: *Mutovinia sennikovi*, *Isadia arefievi*, *Isadia aristoviensis*, *Gnathorhiza otschevi*, *Toyemia blumentalis*, *Boreolepis tataricus*, cf. *Saurichthys sp.*, *Evenkia sp.* [А. Миних и др., 2020].

### Полученные результаты

С использованием наших и литературных данных была составлена таблица 5 распространения таксонов рыб в вятских отложениях. Многие местонахождения, особенно в юго-восточной части района исследований находятся в изолированных местонахождениях, разбросанных на большой территории, из-за чего их корреляция затруднительна. Как и в случае северодвинского яруса, особое значение придавалась местонахождениям остатков рыб в хорошо изученных и коррелируемых стратотипических (в масштабах ярусов или горизонтов) разрезах на р. Сухона и Северная Двина (рис. 2), р. Вятке (табл. 4). Вятские отложения имеют дробную зональную схему по тетраподам (табл. 1) и, как для северодвинских отложений, высока их значимость как дополнительного способа определения относительного возраста местонахождений рыб.

Большое количество имеющих ключевое значение верхневятских местонахождений расположено в районе городов Вязники и Гороховец во Владимирской области (табл. 6А). Местные стратиграфические подразделения отличаются от района Средней Волги (табл. 1), хотя номинально отнесены нами к одному району. Аналогична ситуация для бассейна р. Ветлуга в Нижегородской области (табл. 6Б), где местные стратотипы так же отличны от средневолжских.

Для многих местонахождений, не имеющих четкой привязки к стратотипическим разрезам, относительный возраст был установлен по комплексу остатков рыб или сопутствующим палеонтологическим материалам, особенно костям тетрапод и остаткам остракод (см. табл. 6).

**Таблица 7.** Местные стратиграфические шкалы вятского яруса для: А – района городов Вязники и Гороховец (Владимирская область) [Lebedev et al., 2015; Scholze et al., 2019]; Б – бассейне реки Ветлуга [Davydov et al., 2020].

А		Система	Система
		Ярус	Ярус
		Горизонт	Горизонт
		Свита	Свита
		Пачка	Пачка
Пермская	Триасовая	Триасовая	Триасовая
Вятский	Индский	Индский	Индский
Нефёдовский	Вохминский	Вохминский	Вохминский
Обнорская	Вохминская	Вохминская	Вохминская
Угличская	Жуковская	Жуковская	Жуковская
	Войновская	Войновская	Войновская
	Рябинская	Рябинская	Рябинская

Б		Система	Система
		Ярус	Ярус
		Горизонт	Горизонт
		Свита	Свита
		Пачка	Пачка
Пермская	Триасовая	Триасовая	Триасовая
Вятский	Индский	Индский	Индский
Нефёдовский	Вохминский	Вохминский	Вохминский
Вятская	Вохминская	Вохминская	Вохминская
Угличская	Моломская	Моломская	Моломская
Луптютская	Асташихинская	Асташихинская	Асташихинская
Замошниковская	Рябинская	Рябинская	Рябинская

### Обсуждение

К наиболее древним вятским местонахождениям следует отнести Чижи (Кировская область) и Сухоборка-2 (Оренбургская область). Ориктокомплексы рыб и тетрапод (зона по тетраподам - *Chroniosaurus levis*) в обоих случаях сходны с терминальносеверодвинским местонахождениями (например – Мутовино), но определения остракод указывают на их нижневятский возраст вмещающих отложений (в обоих случаях стратиграфический уровень соответствует середине ерогодской пачки сухонского разреза) [Голубев и др., 2018; Наумчева, Голубев, 2019б].

Наиболее древние вятские рыбы на р. Сухона обнаружены в терминальной части ерогодской пачки, в местонахождении Большое Каликино (определен только *Boreolepis*

*tataricus*) [Татарские отложения..., 2001]. По всей видимости, Большому Каликино синхронно местонахождение Зубочистенка в Оренбургской области. Ориктоценоз рыб здесь достаточно беден и не позволяет отличить его от терминально северодвинских местонахождений. Однако ориктоценоз тетрапод указывает на принадлежность Зубочистенка к зоне *Jarilinus mirabilis*, охватывающей часть нижневятского подъяруса (табл. 1).

Немного выше по разрезу реки Сухона, в ровдинской пачке располагаются местонахождения Климово-1, Саларево и Скорятино (два последних расположены немного выше первого, см. рис. 2). Ориктоценозы рыб не отличаются большим разнообразием и мало отличен от нижележащих местонахождений. Климово-1, Саларево принадлежат к следующему фаунистическому комплексу тетрапод, характеризующему зону *Chroniosuchus paradoxus*, перекрывающую зону *Jarilinus mirabilis*. Выше по разрезу р. Сухоны (восточнее сухонского вала) следует интервал, охватывающий саларевскую, нижнефедосеевскую и нижнюю часть комарицкой пачек, в котором остатки дыб отсутствуют.

К западу от сухонского вала, а так же в Юго-Восточном районе известно несколько местонахождений, которых можно привязать литостратиграфически только до уровня свиты: саларевской (Кадыевская, Обирково, Стрижная Гора) и кутулукской (Вязовка-1, -2, -3, Ключевка, Блюменталь-3) или кульчумовской (Адамовка, Покровка) соответственно, и нельзя определить принадлежность к верхнему или нижнему подъярусу. Все они принадлежат к зоне по тетраподам *Chroniosuchus paradoxus*, а определенные в них виды рыб не позволяют дать более точной датировки. По этой причине в таблице 6 они расположены достаточно произвольно. Вязовка-1, -2, -5 находятся поблизости друг от друга, и расположены в соответствии с последовательностью в разрезе.

К верхневятскому подъярусу принадлежат местонахождения Арефино (Владимирская область) и Куверба (Нижегородская область). Ориктоценозы рыб довольно бедны и не позволяют сделать более конкретный вывод об их возрасте, но ориктоценозы тетрапод (В.К. Голубев, устное сообщение) указывают на принадлежность к нефедовскому горизонту.

Местонахождения Аристово и Савватий расположены на реке Северная Двина, в нижней части комарицкой пачки, относящейся к нефедовскому горизонту. Ориктокомплексы рыб и тетрапод (зона *Chroniosuchus paradoxus*) мало отличаются от находящихся ниже по разрезу вятского яруса местонахождений. Сходный возраст имеет местонахождение Жуков Овраг-4 расположенное в угличской пачке – нижней части нефедовского горизонта.

Местонахождение Токари-2 (Республика Мари-Эл) расположено примерно в 1,5 км от разреза Сундырь. Возраст этого местонахождения определен нами как верхневятский, так как обнаруженные чешуи *Isadia* aff. *arefievi* морфологически сходны с чешуями *Isadia arefievi*. Их

ганоиновый слой в задней части распадается на множество отдельных зубцов. Зубцы организованы в несколько каскадно расположенных рядов, основания зубцов которых находятся на разных уровнях и не сливаются с основаниями зубцов в соседних рядах. Однако, в отличие от чешуй *I. arefievi* из типового местонахождения Элеонора, число рядов зубцов не превышает двух даже на чешуях передней части тела. Это не позволяет (наряду с фрагментарностью материала) отнести чешуи *Isadia* sp. к виду *I. arefievi*. По всей видимости, морфология чешуи *Isadia* sp. отражает некое предковое состояние, дальнейшее развитие которого (увеличение числа каскадных рядов зубцов) привело к формированию морфотипа чешуй *I. arefievi*. В таком случае, Токари-2 должно быть немного древнее Элеоноры.

В верхней части комарицкой пачки (нефедовский горизонт) на реке Северная Двина расположено местонахождение Элеонора, охарактеризованное достаточно богатым ориктоценозом рыб (в данном районе является наиболее молодым уровнем, охарактеризованным фауной пермских позвоночных). Впервые на этом уровне в данном разрезе появляются *Isadia arefievi* и *Mutovinia sennikovi* широко распространенные в более поздних местонахождениях. Отсутствие видов, характерных для вязниковского комплекса, позволило отнести тетраподную ассоциацию из Элеоноры к соколковской фауне (зона *Chroniosuchus paradoxus*), отметив, таким образом, верхний репер стратиграфического распространения последней в данном разрезе.

На более древний возраст Элеоноры по сравнению с известными местонахождениями жуковского горизонта указывают и новые данные по остракодам. Верхневятские отложения Московской синеклизы по остракодам подразделены на три толщи, последовательно сменяющие друг друга снизу вверх по разрезу: слои с *Suchonella typica* (слои с комплексом остракод I), слои с *Suchonella clivosa* (слои с комплексом остракод II) и слои с *Suchonella rykovi* (слои с комплексом остракод III) [Наумчева, Голубев, 2019а; Голубев и др., 2020]. Местонахождение Элеонора приурочено к слоям с *Suchonella clivosa*, в то время как жуковскому горизонту соответствуют слои с *S. rykovi*.

Согласно указанным работам, к слоям с *Suchonella clivosa*, охватывающим верхнюю часть нефедовского горизонта [Голубев и др., 2020], относится и местонахождение Лагерный Овраг-3 (обнажение 1135, слои 23-29 [Наумчева и др., 2017; Наумчева, Голубев, 2019а]). Однако это местонахождение приурочено к магнитозоне прямой полярности  $n_1R_3P$  [Балабанов и др., 2016] и является более древним, чем местонахождение Элеонора, которое расположено в магнитозоне обратной полярности  $r_2R_3P$  [Arefiev et al., 2015]. Таким образом, Лагерный Овраг-3 следует считать наиболее древним местонахождением, в котором обнаружена *Isadia arefievi*.

Местонахождение Раша (Архангельская область) не имеет точного позиционирования в разрезе саларевской свиты, однако содержит очень близкий к Элеоноре комплекс тетрапод (В.К. Голубев, устное сообщение) и рыб. Определение в местонахождении на основе фрагментарного материала одной из форм вязниковского комплекса – *Uralerpeton tverdochlebovae* [Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000] – является ошибочным (устное сообщение). Имеющиеся фаунистические данные с учетом территориальной близости местонахождений, сходного типа вмещающих отложений и одинакового характера сохранности материала позволяют условно считать их одновозрастными пока не будет доказано обратное.

Так же к верхней части нефедовского горизонта относятся местонахождение Жуков Овраг-А. Ихтиокомплекс достаточно беден и может свидетельствовать только о вятском возрасте местонахождений. Однако Жуков Овраг-А расположено в гороховецкой пачке, которую характеризует магнитозона обратной полярности  $r_2R_3P$  [Балабанов и др., 2016]. Таким образом, Жуков Овраг-А по уровню близок к Элеонора.

Знаменитое местонахождение Гороховец расположено поблизости от разреза Жуков Овраг и хорошо с ним коррелируется [Сенников, Голубев, 2012; Миних и др., 2015]. Так, костеносная линза находится немногим выше местонахождения Жуков Овраг-А (сл. 19-25, обн. № 1023), и примерно соответствует слою 27 того же обнажения [Голубев и др., 2012а]. Ихтиокомплекс местонахождения достаточно разнообразен и близок по составу к Элеоноре и Раше (в том числе присутствует *Isadia arefievi*).

Местонахождение Боевой (Оренбургская область) сильно удалено от разрезов Северо-Восточного и Волжско-Нижнекамского регионов, но состав ориктоценоза рыб и тетрапод позволяет определить его возраст относительно точно. Тетраподы относятся к зоне *Chroniosuchus paradoxus*, а среди рыб определены *Isadia arefievi* и *Gnathorhiza cf. otschevi* [А. Миних и др., 2020]. Такое сочетание рыб и тетрапод характерно только для верхней части нефедовского горизонта.

Местонахождения Старое Слукино-А и Старое Слукино-Б (Владимирская область) расположены неподалеку от разрезов Жуков Овраг и Гороховец. Ориктоценоз рыб не разнообразен и указывает только на вятский возраст местонахождения. Обнаруженные на тех же уровнях остракоды были первоначально определены как соответствующие жуковскому горизонту [Naumcheva, Golubev, 2019]. Однако в немного более поздних работах уровень этих слоев определен как верхне-нефедовский [Наумчева, Голубев, 2019а; Голубев и др., 2020], так как в нем отсутствует *Suchonella rykovi*, характеризующий жуковский горизонт.

В Оренбургской области из терминальной части перми известно местонахождение Пронькино. Ориктоценоз рыб состоит из таксонов, распространенных по всему вятскому ярусу,

но так же включает *Gnathorhiza* cf. *otschevi*, встречающуюся только в верхневятских отложениях (местонахождение Жуков Овраг-1-А и Боевой). Однако определенные из костеносного слоя тетраподы относятся к зоне *Chroniosuchus paradoxus*, а среди остракод отсутствует вид *Suchonella rykovi*. Эти данные указывают на до-жуковский, верхненефедовский уровень данного местонахождения.

Местонахождение Сартаково (Нижегородская область), расположенное на правом берегу р. Ока [Манаева, Шумов, 2005], где собраны многочисленные остатки рыб и тетрапод, остракод, двустворчатых моллюсков. Ориктоценоз рыб включает типичные для всего вятского яруса виды, а так же *I. arefievi*. Присутствие *I. arefievi* позволяет конкретизировать возраст местонахождения, и отнести его к верхненефедовско – жуковскому интервалу. Эта датировка подтверждается находками остракод вохминского горизонта нижнего триаса, сделанных в 2010 г. М.П. Арефьевым примерно в 21–22 м выше костеносных отложений [Сенников, Голубев, 2011].

Местонахождение Лагерный Овраг-2 расположен в едином разрезе с Лагерный Овраг-3, но стратиграфически выше, в самой терминальной части нефедовского горизонта [Голубев и др., 2012б; Балабанов и др., 2016; Наумчева, Голубев, 2019а]. Ориктоценоз рыб, помимо типичных для вятского яруса видов, включает *Mutovinia sennikovi*, встречающуюся только в верхах нефедовского и жуковском горизонтах. Примерно на том же уровне, в самой верхней части нефедовского горизонта расположено местонахождение Соковка-А. Ориктоценоз рыб несколько беднее, чем в Лагерный Овраг-2, включает *Mutovinia sennikovi* и нигде более не обнаруженного представителя цератодов – *Permoceratodus gentilis* [Lebedev et al., 2015].

Несколько местонахождений относятся к жуковскому горизонту, охватывающему очень небольшой интервал пермских пород у границы с триасом. Местонахождения Соковка-Б, Быковка, Вязники, Жуков Овраг-1-А (Владимирская обл.) и Лагерный овраг-1 (Нижний Новгород) приурочены к жуковскому горизонту, выделяемому в объеме остракодовых слоев с *Suchonella rykovi* и тетраподной комплексной зоны *Archosaurus rossicus*. Помимо этого, их терминально-пермское положение убедительно продемонстрировано на основе других стратиграфически значимых групп, литостратиграфических и палеомагнитных данных [Голубев, 2004; Сенников, Голубев, 2010; Голубев и др., 2012; Scholze et al., 2015, 2019; Балабанов и др., 2016; Наумчева, Голубев, 2019]. Ориктокомплексы всех вышеперечисленных местонахождений сходны, и включают *Isadia arefievi*, *Mutovinia sennikovi*, cf. *Saurichthys* sp., *Gnathorhiza* cf. *otschevi*, встречающиеся только в верхах вятского яруса. Для местонахождений Жуков Овраг-1-А [Голубев и др., 2012а], Соковка, Быковка [А. Миних и др., 2014] в списке таксонов ранее указывалась *Evenkia* sp., но описание чешуи данного морфотипа приведено не

было. В исследованной нами выборке остатков *Scanilepiformes* из Жуков Овраг-1-А (1703 экземпляра) и Быковки (517 экземпляров) чешуй, морфологически сходных с *Evenkia eunoptera* и выходящих за рамки внутривидовой изменчивости *Toyemia blumentalis* обнаружено не было. По этой причине мы считаем данное определение не верным и не включаем *Evenkia* sp. в список таксонов табл. 6.

Интервал с верхов северодвинского яруса (основание кичутской пачки на р. Сухоне) до средней части верхневятского подъяруса (середина комарицкой пачки на р. Сухоне) охарактеризован единым фаунистическим субкомплексом рыб. Комплекс, названный мутовинским (по характерному местонахождению Мутовино), отличается от стрельненского присутствием видов *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *Geryonichthys burchardi*, *Varialepis vitalii*, *Plotnikovichthys gorodokensis*, *Isadia opokiensis*. Единственный сломанный зуб, морфологически сходный с зубами *Isadia opokiensis* из Марьюшкиной Слуды-С и Мутовино был обнаружен в Монастырский Овраг-Д, в верхней части уржумского яруса (табл. 3; фототабл. XXX, фиг. 7). Даже с учетом этой находки, в нижележащих отложениях вид крайне редок (и отсутствует в составе стрельненского субкомплекса), нельзя считать его уникальным для описываемого интервала.

Уникальным для мутовинского субкомплекса видами являются *Plotnikovichthys gorodokensis* и *Geryonichthys burchard*, но встречаются они редко. Комплекс достаточно разнообразен и характеризуется совместно распространенными таксонами, позволяющими отличить его от предшествующего и последующего ихтиокомплексов. В качестве таксона, позволяющего отсечь уржумско-раннесеверодвинский комплекс снизу, наиболее целесообразно избрать *Toyemia blumentalis*. Этот вид сменяет *Toyemia tverdochlebovi* (в нескольких местонахождениях найдены совместно), узнаваем и широко распространен в описываемом интервале, отсутствует ниже местонахождения Марьюшкина Слуда-С. По всей видимости, между этими видами существует филогенетическая преемственность

*Isadia opokiensis* позволяет надежно отделить данный комплекс от распространенной выше по разрезу ихтиофауны. *Isadia opokiensis* сменяется *I. arefievi* – филогенетически близким, но более специализированным, продвинутым видом.

**Таблица 8.** Новая зональная шкала и распределение таксонов косных рыб в средне и верхнепермских отложениях Европейской части России.



Условные обозначения: A? – (?) Acrolepididae, Bor – Boreolepididae, C – Ceratodontiformes, Ct – Ctenodontiformes, Evenk – Evenkiidae, El – Elonichthyidae, Gnat – Gnathorhizidae, I – Incertae, Pal – Palaeoniscidae, Palf – Palaeonisciformes, P? – (?) Palaeoniscidae, Sar – Sarcopterygii, Sf – Saurichthyiformes, Sd – Saurichthyidae.

На смену мутовинскому приходит элеонорский (по типовому местонахождению Элеонора) ихтиокомплекс, достаточно резко отличающийся присутствием *Isadia arefievi*, *Mutovinia sennikovi*, cf. *Saurichthys* sp., *Gnathorhiza* cf. *otschevi*, *Permoceratodus gentilis*. Среди них наиболее распространенный и многочисленный, легко отличимый вид – *Isadia arefievi*, наилучшим образом подходящая на роль зонального таксона.

Мувинский и элеонорский субкомплексы объединяются в мутовинский фаунистический комплекс, интервал распространения которого совпадает с интервалом распространения *Toyemia blumentalis*.

Разнообразная как в систематическом, так и в экологическом отношении пермская фауна исчезает на границе перми и триаса. В подошве рябинской пачки вохминского горизонта индского яруса в местонахождении Федурники нами определены только чешуи *Blomolepis vetlugensis* Selezneva (сем. Perleididae, отр. Perleidiformes). Первоначально вид описан из местонахождений Воскресенское (Кировская область) и Знаменское (Нижегородская область) [Селезнева, Лозовский, 1986]. Костеносные слои в этих местонахождениях принадлежат к рябинской пачке вохминской свиты [Новиков, 2018]. Представители Perleididae появляются в триасе и встречаются во многих регионах мира [Nilsen et al., 2016], но не известны в пермских отложениях, в том числе и Европейской части России. Чешуи *Blomolepis vetlugensis* относятся к лепизостеоидному типу [Бакаев, 2019б], в отличие от всех пермских лучеперых рыб Европейской части России, что позволяет легко отличать их и делает удобными для стратиграфических исследований.

### **6.5 Новая биостратиграфическая шкала среднепермского (биармийского) и верхнепермского (татарского) отделов по рыбам**

При создании зональной шкалы был использован принцип, предложенный ранее для пермских тетрапод Европейской части России: формировались комплексы, отражающие разные уровни эволюции сообществ, а затем по ним выделялись зональные подразделения.

Зоны характеризуются определенными зональными комплексами, что отражает этапы развития сообществ. Однако, в отличие от тетрапод [Голубев, 2000], костные рыбы в основном представлены не настолько коротко живущими таксонами. Мы выделяем комплексные зоны, но

с опорой на определенные события (появление новых видов в разрезе) так как в противном случае их границы могли бы быть довольно расплывчатыми.

Созданная шкала надежно сопоставляется со шкалой по тетраподам, что обусловлено большим числом совместных местонахождений. Выделенные зоны следует считать провинциальными, так как местонахождения с характерным комплексом рыб известны из большей части районов Европейской части России. Исключение составляют уржумские и северодвинские местонахождения рыб на полуострове Канин, так как в них не обнаружены широко распространенные в центральной части платформы виды и, напротив, обнаружены таксоны, не встречающиеся в других районах. В приведенных списках зональных комплексов жирным выделены таксоны, встречающиеся так же за пределами данной зоны.

**1. Зона (комплексная) *Kazanichthys golyushermensis* - *Palaeoniscum kasanense*** характеризуется алнашским субкомплексом.

Зональный комплекс: *Koinichthys ivachnenkoi*, *Palaeoniscum kasanense*, *Palaeoniscum freieslebeni*, *Alilepis esini*, *Kasanilepis chupaevensis*, *Elonichthys contortus*, *E. cf. punctatus*, *Acropholis kamensis*, *A. stensioei*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Kargalichthys pritokensis*, *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomus bashkirus*, *Boreolepis jenseni*, *Nadteyichthys sp.*, *Alilepis sp.*, *Elonichthys sp.*, *Palaeoniscum sp.*, *cf. Watsonichthys sp.*, *cf. Plegmolepis sp.*, *cf. Pygopterus sp.*, *cf. Grygorichthys sp.*, *Eurynotoididae. gen. indet.*

Остатки рыб, составляющих зональный комплекс, хранятся в ПИН РАН № 5799, 5800, 5600, 5601.

Стратотип зоны предлагается в местонахождении Голюшерма (Удмуртская Республика, Алнашский район) [Голубев, 2001]. Основным маркером нижней границы является появление *K. golyushermensis*, в сл 7 (байтуганские слои, пачка А) [Голубев, 2001]. Основным маркером верхней границы является появление *K. viatkensis*. Таким образом, зона характеризует нижнеказанский подъярус, а также приказанские и печищинские слои верхнеказанского подъяруса.

Другие местонахождения: Тихие Горы, Сентяк, Усть-Коин, Надтей, Березовые Полянки, Большой Китяк, Рожки, Воробьи, Мамадыш, Аксаково, Чарли, Икское Устье, Печищи-1, Аксаково (см. табл. 2). Также к зоне предположительно отнесено местонахождение Акбатырово [Есин, Машин, 1996] однако точный список видов для него не известен.

**2. Зона (комплексная) *Kazanichthys viatkensis*** характеризуется шиховочирковским субкомплексом.

Зональный комплекс: *Kasanilepis chupaevensis*, *Platysomus soloduchi*, *Samarichthys nikolaevae*, *Nadteyichthys innae*, *Eurynotooides nanus*, *Eurynotooides costatus*, *Acropholis kamensis*, *Alilepis esini*, *Acropholis stensioei*, *Palaeoniscum kasanense*, *Palaeoniscum freieslebeni*, *Elonichthys contortus*, *Elonichthys* cf. *punctatus*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Kargalichthys pritokensis*, *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomus bashkirus*, *Boreolepis jenseni*, *Acrolepis barbarus*, *Nadteyichthys* sp., *Alilepis* sp., *Elonichthys* sp., *Palaeoniscum* sp., cf. *Watsonichthys* sp., cf. *Plegmolepis* sp., cf. *Pygopterus* sp.

Остатки рыб, составляющих зональный комплекс, хранятся в ПИН РАН № 5602, 5603.

Стратотип зоны предлагается в местонахождении Шихово-Чирки-1, описание см.: Ефремов, Вьюшков, 1955; Стратотипический разрез..., 2001. Основным маркером нижней границы является появление *Kazanichthys viatkensis*. Первое появление зафиксировано в слое 4 [Ефремов, Вьюшков, 1955, стр. 78] или слоях 13-15 [Стратотипический разрез..., 2001]. Основным маркером верхней границы является появление *Uranichthys pretoriensis*. Зона характеризует верхнюю часть верхнеказанского подъяруса (верхнеуслонские и морквашинские слои).

Другие местонахождения: Ключики, Шихово-Чирки-2, Печищи-2, Канин, Белебей, Сарай-Гир, Сидоровы Горы-2.

**3. Зона (комплексная) *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*** характеризуется монастырским субкомплексом.

Зональный комплекс: *Varialepis bergi*, *V. orientalis*, *V. sp.*, *Platysomus biarmicus*, *P. sp.*, *Kargalichthys efremovi*, *K. sp.*, *Uranichthys pretoriensis*, *U. sp.*, *Discordichthys spinifer*, *Mamulichthys ignotus*, *Geryonichthys* sp., *Samarichthys luxus*, *S. sp.*, *Burguklia minichorum*, *Atherstonia razumovskyi*, «*Acrolepis*» *macroderma*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Kazanichthys uralensis*, *Kazanichthys* sp., *Strelnia insolita*, *S. sp.*, *Alvinichthys curtus*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia barbalepis*, *L. uranensis*, *L. tokense*, *L. sp.*, *Isadia* cf. *opokiensis*.

Остатки рыб, составляющих зональный комплекс, хранятся в ПИН РАН № 5652.

Стратотип зоны предлагается в Монастырском овраге, слое M05/7-21, описание см. [Mouraviev et al., 2015, 2018], а парастратотип – в овраге Черемушка описание см. [Silantiev et al., 2015a, 2018]. Основным маркером нижней границы является появление *Uranichthys pretoriensis*, граница зоны проводится в основании первой свиты (совпадает с границей зоны *Uranichthys pretoriensis*). Основным маркером верхней границы является появление *Isadia suchonensis*. Зона характеризует большую часть уржумского яруса (всю Сулицкую и

значительную часть Ишеевской свиты) и нижнюю часть северодвинского яруса (до местонахождения Монастырский Овраг-10).

Другие местонахождения: Старобогдановка, Александровка, Петраковка, Старый Казлаир, Ключевской Рудник-1, Кузьминский, Ибряево, Ивановка, Нежинка, Вострое, Ишеево, Воздвиженка-С, Воздвиженка-В, Юговский Рудник, Кичкасс, Яшкино-1-А, Малая Кинель, Алатай, Рычковка-1, -3, Уран-Баш, Милованский, Утеево, Канцеровка, Дмитриево-1, Повойска.

**4. Зона (комплексная) *Isadia suchonensis* - *Uranichthys pretoriensis*** характеризуется полдарским субкомплексом.

Остатки рыб, составляющих зональный комплекс, хранятся в ПИН РАН № 5785, 5788.

Зональный комплекс: *Varialepis stanislavi*, *V. sp.*, *Platysomus biarmicus*, *P. bashkirus*, *P. sp.*, *Kargalichthys efremovi*, *K. sp.*, *Uranichthys pretoriensis*, *U. sp.*, *Suchonichthys molini*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *G. sp.*, *Strelnia insolita*, *S. sp.*, *Sludalepis spinosa*, *S. sp.*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia uranensis*, *L. tokense*, *L. sp.*, *Isadia suchonensis*, *I. sp.*

Стратотип зоны предлагается в Монастырском овраге, слое М15/17-21, описание см. [Mouraviev et al., 2015, 2018]. Основным маркером нижней границы является появление *Isadia suchonensis*. Основным маркером верхней границы является появление *Toyemia tverdochlebovi*. Зона характеризует большую часть нижнесеверодвинского подъяруса (кроме базальной части) и нижнюю половину верхне-северодвинского подъяруса вплоть до середины стрельненской пачки.

Другие местонахождения: Монастырский Овраг-11, Верхняя Тозьма, Дмитриево-2, Безводовка, Плешаново, Усть-Елва, Полдарса-2, Микулино-1, Сундырь-1, Полдарса-1, Кульчумово-А, Микулино-2, Косиха, Яшкино-2-А.

**5. Зона (комплексная) *Toyemia tverdochlebovi* - *Varialepis stanislavi*** характеризуется стрельненским комплексом.

Зональный комплекс: *Toyemia sp.*, *Isadia suchonensis*, *I. sp.*, *Suchonichthys molini*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *G. sp.*, *Sludalepis spinosa*, *Acrolpholis cf. stensioei*, *Strelnia certa*, *S. sp.*, *Lapkosubia tokense*, *L. sp.*, *Boreolepis tataricus*, *Varialepis stanislavi*, *V. sp.*

Остатки рыб, составляющих зональный комплекс, хранятся в ПИН РАН № 5652, 5788.

Стратотип зоны предлагается в разрезе Устье Стрельны, в слое 6 (местонахождение Устье Стрельны), описание см. [Arefiev et al., 2015]. Основным маркером нижней границы является появление *Toyemia tverdochlebovi*. Основным маркером верхней границы является

появление *Toyemia blumentalis*. Зона характеризует среднюю часть верхне-северодвинского подъяруса от середины стрельненской пачки до середины кичугской пачки.

Другие местонахождения: Яшкино-2-В, Устье Стрельны, Нижние Исады, Сундырь-4, Опоки, Зимник-Игмас, Кочевала-2, -1, Потеряха-2, -1, Коптяжево-1, Донгуз-6, Микулино-3, Пуртовино, Нижние Исады.

**6. Зона (комплексная) *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensis*** характеризуется мутовинским субкомплексом.

Зональный комплекс: *Geryonichthys burchardi*, *Toyemia tverdochlebovi*, *T. sp.*, *Isadia aristoviensis*, *I. suchonensis*, *I. opokiensis*, *I. sp.*, *Suchonichthys molini*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *G. sp.*, *Sludalepis spinosa*, *Plotnikovichthys gorodokensis*, *Acropholis cf. stensioei*, *Strelnia certa*, *S. sp.*, *Boreolepis tataricus*, *Varialepis vitalii*, *V. sp.*

Остатки рыб, составляющих зональный комплекс, хранятся в ПИН РАН № 5652, 5788.

Стратотип зоны предлагается в разрезе Мутовино, в слое 65а (обнажение 1350) (местонахождение Мутовино), описание см. [Arefiev et al., 2015]. Основным маркером нижней границы является появление *Toyemia blumentalis*. Основным маркером верхней границы является появление *Isadia arefievi*. Зона характеризует верхнюю часть верхне-северодвинского подъяруса от середины кичугской пачки и большую часть вятского яруса.

Другие местонахождения: Бабинцево, Марьюшкина Слуда-С, Мутовино, Наволоки-2, Кульчумово, Кувай, Преображенка, Чижи, Солоповка-2, Большое Каликино, Зуботыченка, Климово-1, Саларево, Скарятино, Сухоборка, Галибиха, Новогородецкое, Стрижна Гора, Обирково, Кадыевская, Вязовка-1, Вязовка-2, Вязовка-3 (=5), Ключевка, Покровка, Адамовка, Блюменталь-3, Арефино, Куверба, Аристово, Савватий, Токари-2, Жуков Овраг-4.

**7. Зона (комплексная) *Isadia arefievi* - *Toyemia blumentalis*** характеризуется элеонорским субкомплексом.

Зональный комплекс: *Toyemia sp.*, *Isadia aristoviensis*, *I. suchonensis*, *I. arefievi*, *I. sp.*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *G. sp.*, *Sludalepis spinosa*, *Strelnia certa*, *S. sp.*, *Boreolepis tataricus*, *Varialepis vitalii*, *V. sp.*, *Gnathorhiza tatarica*, *Gnathorhiza cf. otschevi*, *Mutovinia sennikovi*, *cf. Saurichthys sp.*, *Permoceratodus gentilis*.

Стратотип зоны предлагается в Савватий-Горка, описание см. [Arefiev et al., 2015]. Парастратотип предлагается в разрезе Окский Съезд, слой 29 (местонахождение Лагерный Овраг-3). Литологическая колонка разреза приведена в [Наумчева, Голубев, 2019а], тогда как текстовое описание приводится в [Сенников, Голубев, 2011]. Основным маркером верхней

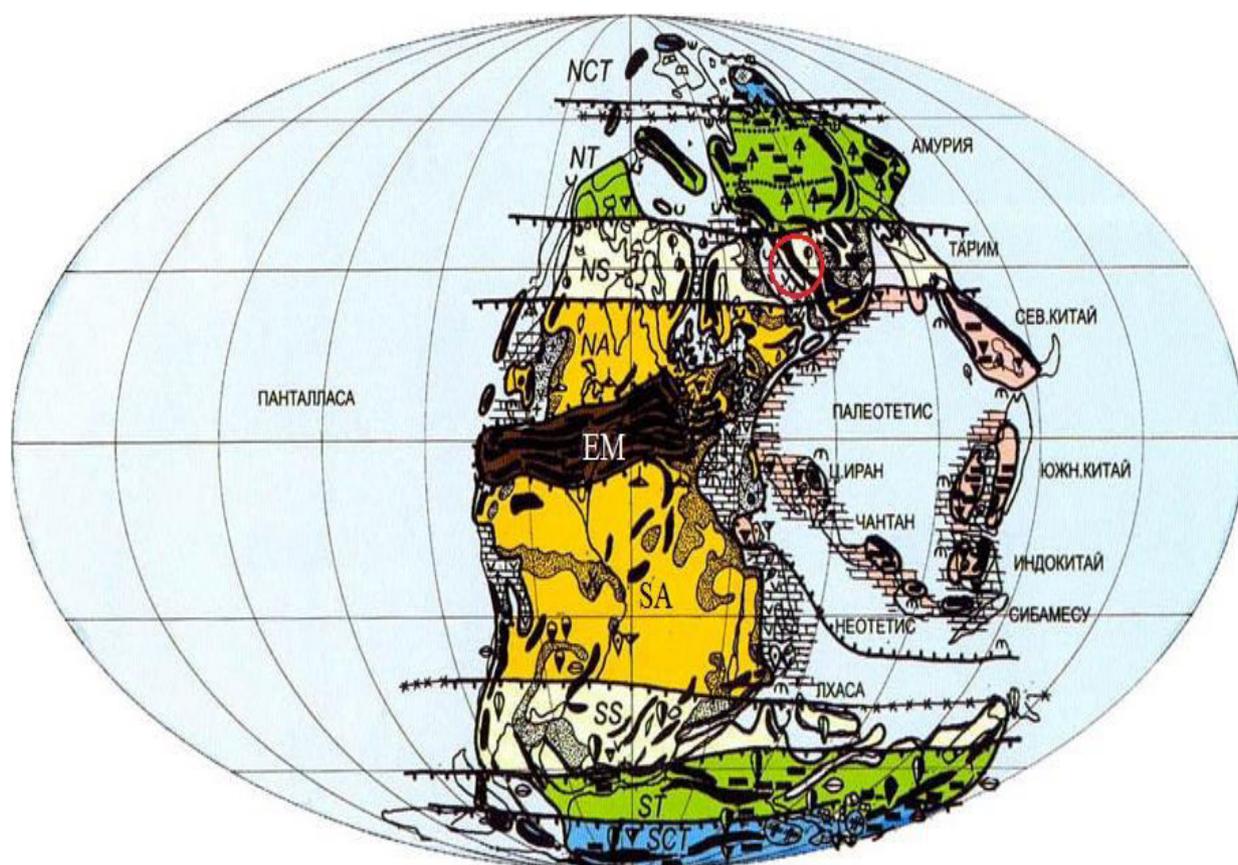
границы является появление *Isadia arefievi*. Первое появление *Isadia arefievi* в разрезе Савватий-Горка зафиксировано в слое 14 (местонахождение Элеонора). Однако вид появляется ниже по разрезу. Например, его находки зафиксированы в местонахождении Лагерный Овраг-3, находящемся на более низком стратиграфическом уровне. Однако описание разреза Окский съезд до настоящего момента не опубликовано (есть только графическое изображение литологической колонки и текстовое описание костеносного слоя в разных разрезах), что не позволяет избрать его в качестве стратотипа. Основным маркером верхней границы является появление *Blomolepis vetlugensis*. Зона характеризует верхнюю часть верхневятского подъяруса от нижней трети Комарицкой пачки.

Характеризует верхи вятского яруса среднепермского (биармийского) отдела. Нижняя граница условно проводится в нижней трети комарицкой пачки на реке Сухоне.

Другие местонахождения: Лагерный Овраг-3, Элеонора, Раша, Жуков Овраг-А, Гороховец, Боевой, Старое Слукино-А, Старое Слукино-В, Пронькино, Лагерный Овраг-2, Сартаково, Соковка-А, Лагерный Овраг-1, Соковка-В, Жуков Овраг-1-А, Вязники, Быковка.

## Глава 7. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИХ ФАУН КОСТНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ - ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ

В познании истории пермской биоты Восточной Европы большую роль играет выявление систематического разнообразия рыб, существовавших на этой территории на отдельных стратиграфических рубежах. Это дает основу для оценки экологии и биогеографических связей ихтиофауны региональных бассейнов, сменявших друг друга во времени. Полученные данные по ихтиофауне средней и поздней перми позволяют говорить о нескольких кардинальных изменениях режима местных бассейнов и состава их ихтиофауны на протяжении указанного времени. Сравнение динамики этих событий с картиной одновозрастных изменений в других регионах Пангеи позволяет реконструировать характер биогеографических связей и путей расселения ведущих групп рыб, составлявших изученные нами сообщества.



**Рис. 32.** Климатические пояса в средней и поздней перми, по Юриной и др., 2010.

Условные обозначения: буквами обозначены климатические пояса: NCT и SCT – северный и южный холодно-умеренные, NT и ST – северный и южный умеренные, NS и SS – северный и южный семиаридные, NA и SA – северный и южный аридные, EM – экваториальный горный, TE – тропико-экваториальный, по [Климат в эпохи..., 2005]. Красный круг - приблизительное расположение района исследований.

### 7.1 Климат пермского периода

Климат пермского периода характеризовался резко выраженной зональностью и возрастающей засушливостью [Климат в эпохи..., 2005]. В раннепермское время на южных материках продолжалось оледенение, начавшееся в карбоне. Южный умеренный пояс фиксируется угленосными отложениями Гондваны. В середине перми обособляется пояс влажного тропического климата, в пределах которого располагался обширный океан Палеотетис. К северу от него находился пояс жаркого и сухого климата. Еще севернее располагался северный умеренный пояс значительной влажности с интенсивным угленакоплением.

Для перми характерны красноцветные континентальные отложения и отложения соленосных лагун, что отражает повышенную засушливость климата [Климат в эпохи..., 2005]. Засушливость увеличивалась постепенно на протяжении всего периода, что прослеживается по данным палеоботаники [Наугольных, 2006; Наугольных, 2007].

### 7.2 Палеобиогеографические области

Суша пермского периода была представлена единым суперконтинентом Пангеей и несколькими архипелагами и, подразделяется на четыре палеобиогеографические области: Катазийскую, Еврамерийскую, Ангарскую и Гондванскую.

Катазийская область располагалась на обширном архипелаге к востоку от моря Тетис, и охватывала современную Восточную Азию (Китай, Япония и т.д). Климат был выражено тропико-экваторильным, и только на севере области семиаридным. Еврамерийская область располагалась к западу от моря Тетис и охватывала территорию современной Европы, Передней Азии, Северной Африки, Северной Америки и часть Южной Америки. Еврамерия находилась сразу в трех климатических поясах: семиаридном, аридном и тропическом (вдоль побережья Тетиса). В целом же климат был в основном континентальным и очень сухим. Ангарская область охватывала территорию современной Сибири; ее климат был умеренным и холодно-умеренным.

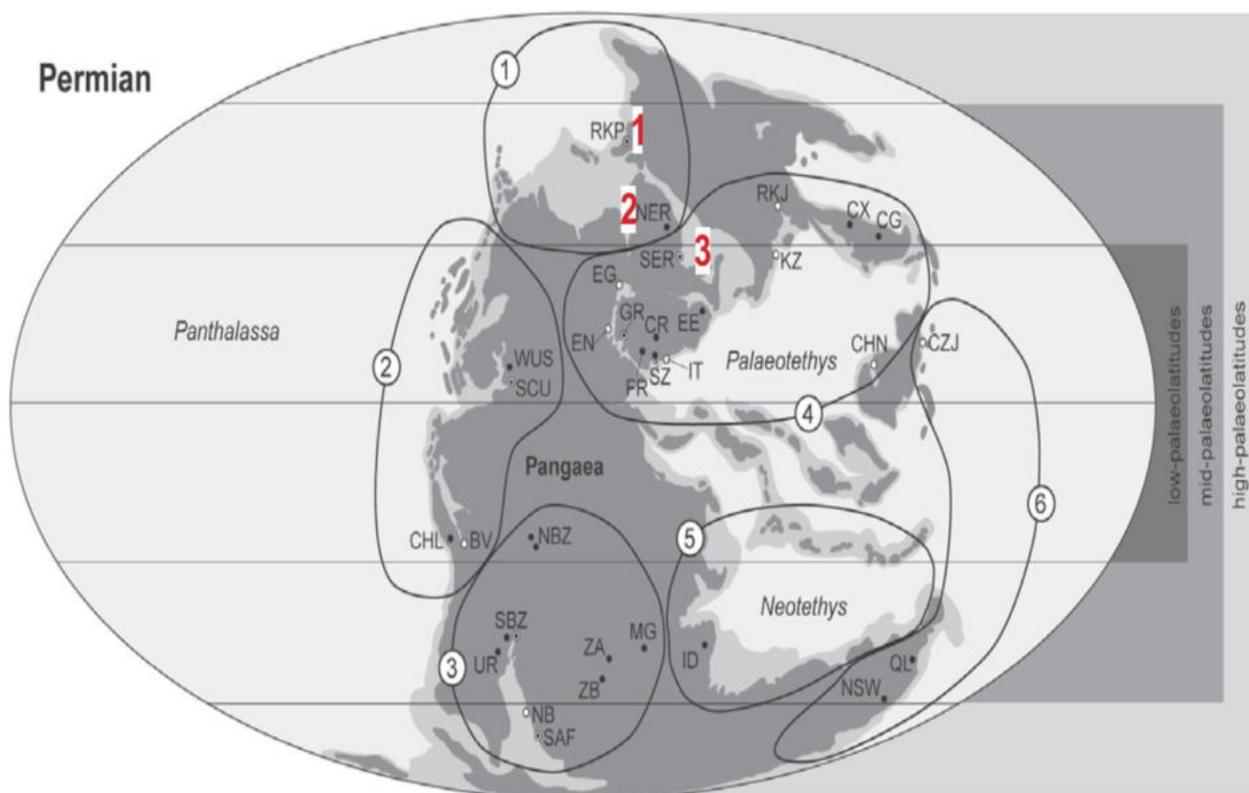
Гондванская область располагалась к югу от моря Тетис и охватывала практически все современное Южное Полушарие, в так же Индостан. Это была самая большая область, растянувшаяся на четыре климатических пояса, от аридного на севере до холодно-умеренного на юге. [Юрина и др., 2010; Климат в эпохи..., 2005]. Биогеографические провинции были разделены широкими экотонными поясами, сочетающими в себе элементы нескольких провинций.

**Таблица 9.** Распределение таксонов рыб по этапам смены фаунистических комплексов.

				Таблица 9				
Этапы развития фауны костных				Позднесеверодвинско-вятский этап	Уржумско-раннесеверодвинский этап	Казанский этап		
Sar	C	I	<i>Permoceratodus genilis</i>					
	Ct	Gnat	<i>Gnathorhiza tatarica</i>					
Sf	Sd		<i>Gnathorhiza</i> cf. <i>otschevi</i>					
	Sd		cf. <i>Saurichthys</i> sp.					
Eurynotoiiformes	Eurynotoiidae		<i>Isadia arefievi</i>					
			<i>Isadia opokiensis</i>					
			<i>Isadia aristoviensis</i>					
			<i>Isadia suchonensis</i>					
			<i>Isadia</i> cf. <i>opokiensis</i>					
			<i>Lapkosubia tokense</i>					
			<i>Lapkosubia uranensis</i>					
			<i>Lapkosubia barbalepis</i>					
			<i>Kichkassia furcae</i>					
			<i>Alvinichthys curtus</i>					
			<i>Eurynotoides nanus</i>					
			<i>Eurynotoides costatus</i>					
			<i>Platysomus soloduchi</i>					
		Platysomiiformes	Platysomidae		<i>Platysomus bashkirus</i>			
	<i>Platysomus biarmicus</i>							
	<i>Kargalichthys efremovi</i>							
	<i>Kargalichthys pritokensis</i>							
	<i>Kargalichthys</i> sp. 1							
	<i>Koinichthys ivachenkoi</i>							
	<i>Toyemia blumentalis</i>							
Sean	Evenk		<i>Toyemia tverdochlebov</i>					
			<i>Varialepis vitalii</i>					
Actinopterygii	Varialepididae		<i>Varialepis stanislavi</i>					
			<i>Varialepis bergi</i>					
			<i>Varialepis orientalis</i>					
			<i>Varialepis</i> sp. 1					
			<i>Alilepis esini</i>					
	Elonichthyiformes	El		<i>Elonichthys</i> cf. <i>punctatus</i>				
				<i>Elonichthys contortus</i>				
				<i>Samarichthys luxu</i>				
		I		<i>Samarichthys nikolaevae</i>				
			Bor		<i>Boreolepis tataricus</i>			
				<i>Boreolepis jenseni</i>				
A?				<i>Sludalepis spinosa</i>				
				<i>Strelnia certa</i>				
				<i>Strelnia insolita</i>				
				<i>Strelnia</i> sp.				
				<i>Nadteyichthys innae</i>				
Acrolepididae				<i>Nadteyichthys</i> sp.				
				<i>Kazanichthys uralensis</i>				
				<i>Kazanichthys viatkensi</i>				
				<i>Kasanichthys golyushermensis</i>				
		<i>Acropholis</i> cf. <i>stensioei</i>						
		<i>Acropholisstensioei</i>						
		<i>Acropholis kamensis</i>						
		<i>Kasanilepis chupaevensis</i>						
		<i>Palaeostrugia rhombifera</i>						
		" <i>Acrolepis</i> " <i>macroderma</i>						
	<i>Acrolepis</i> sp.							
Palaeonisciformes	Pal		<i>Uranichthys pretoriensi</i>					
			<i>Palaeoniscum</i> cf. <i>friselebeni</i>					
			<i>Palaeoniscum kasanense</i>					
	I	P?	<i>Plotnikovichthys gorodokensis</i>					
Discordichthyiformes	I		<i>Suchonichthys molini</i>					
			<i>Burguklia minichorum</i>					
	Discordichthyidae		<i>Mutovinia sennikovi</i>					
			<i>Geryonichthys burchardi</i>					
			<i>Geryonichthys longus</i>					
			<i>Mutovinia stella</i>					
			<i>Mamulichthys ignotus</i>					
			<i>Geryonichthys</i> sp.					
			<i>Discordichthys spinifer</i>					

Сокращения как в табл. 8.

В своей обобщающей работе, посвященной эволюции сообществ костных рыб перми и триаса, К. Романо и др. [Romano et al., 2016] сгруппировали известные местонахождения с пермскими комплексами рыб в шесть биогеографических провинций (рис. 33), в которых местонахождения рыб из Европейской части России были разделены между двумя провинциями – Бореальной и Палеотетической. Справедливость данного деления обсуждается ниже.



**Рис. 33.** Палеобиогеографическая карта распространения остатков пермских костных рыб по Romano et al., 2016.

Местонахождения объединены в группы (группы, расположенные в пределах Европейской части России, выделены жирным и отнесены цифрами), обозначенные буквами: BV, Боливия; CG, Китай, Ганьсу; CHL, Чили; CHN, Китай, Хунань; CR, Чехия; CX, Китай, Синьцзян-Уйгурский автономный район; CZJ, Китай Чжэцзян; EE, Восточная Европа; EG, Восточная Гренландия; EN, Англия/Ирландия; FR, Франция; GR, Германия; ID, Индия; IT, Италия; KZ, Казахстан (восточный и западный, Мынгышлак); MG, Мадагаскар; NB, Намибия; NBZ, Северная Бразилия (Мараньян, Парана); **NER (2)**, Северная Европейская Россия (Ярославль, Кострома, Московская синеклиза, Вологда, Вятско-Камское междуречье, Владимир); NSW, Австралия, Новый Южный Уэльс; QL, Австралия, Квинсленд; RKJ, Россия, Красноярск; **RKP (1)**, Россия, Коми Республика; SAF, Южная Африка; SBZ, Южная Бразилия, Риу-Гранди-ду-Сул, Санта-Катарина, Сан-Паулу; SCU, южная и центральная части США

(Оклахома, Техас); **SER (3)**, Юг Европейской части России (Астрахань, Казань, Уфа, Оренбург, Пермь, Самара, Саратов); SZ, Швейцария; UR, Уругвай; WUS, запад США (Аризона, Калифорния, Колумбия, Айдахо, Нью-Мексико, Невада, Юта, States: AZ, CA, CO, ID, NM, NV, UT); ZA, Замбия; ZB, Зимбабве. Согласно указанной схеме, захоронения рыб перми и триаса относятся к следующим провинциям: 1- бореальный океан; 2 – восточно-экваториальная Панталасса; 3 – юго-западная Пангея и юго-восточная Панталасса; 4 - Палеотетис; 5 - Неотетис; 6 –восточная и юго-восточная Панталасса.

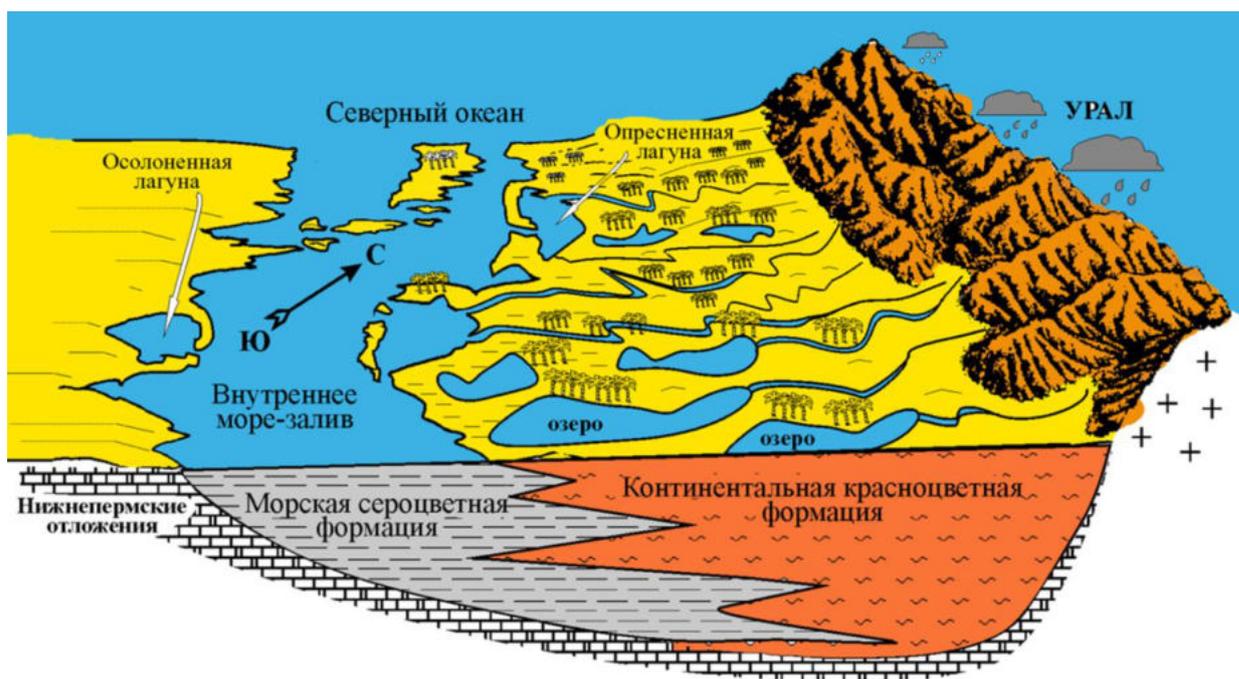
### **7.3. Палеогеография средней-верхней перми Европейской части России и среда обитания рыб**

В настоящее время фауна костных рыб средней-верхней перми региона содержит 58 описанных видов, принадлежащих 34 родам, 12 семействам (если считать *Permoceratodus*, принадлежащего к неизвестному семейству, но явно не тождественному другим известным в исследуемом регионе семействам) и 9 отрядам (по [Есин, 1995б, А. Миних, Миних, 2009], с дополнениями автора). Она подразделяется на два суперкомплекса – *Platysomus* и *Toyemia*, которые следует разделить на три этапа (каждому соответствует фаунистический комплекс, см. главу 6). Первому суперкомплексу соответствуют казанский (охарактеризован алнашским фаунистическим комплексом) и уржумско-раннесеверодвинский этапы (охарактеризован монастырским фаунистическим комплексом). Второму суперкомплексу соответствует позднесеверодвинско-вятский этап (охарактеризован слудским и мутовинским фаунистическими комплексами) (табл. 9). На протяжении указанного времени менялась гидрография, экология и характер восточноевропейских бассейнов. Соответственно менялся и состав населявших их рыбных сообществ.

В конце ранней перми начался очередной этап горообразования, Палеоурал, стал еще более высоким, благодаря чему образовался единый бассейн седиментации, распространившийся сначала на предуральский прогиб, а потом и на запад, захватив значительную часть Московской синеклизы. В рамках этого бассейна сформировались отложения средней и верхней перми Европейской России.

В казанское время вся восточная часть Европейской России, вплоть до предгорий Палеоурала была затоплена теплым и неглубоким Казанским морем. На севере море сообщалось с Бореальным океаном широкими проливами. Между морем и уральскими горами

располагалась равнина с многочисленными опресненными водоемами (рис. 33,34).



**Рис. 34.** Седиментационная модель Восточно-Европейской платформы в казанское время, по данным Силантьева, 2001.

Начало казанского времени средней перми ознаменовалось обширной морской трансгрессией на Восточно-Европейской платформе [Голубев, 2001] и образованием эпиконтинентального бассейна (Казанское море), являвшегося заливом северного (бореального) океана, омывавшего северные берега современных Северной Америки, Европы, Сибири (рис. 33). Между Палеоуральскими горами и Казанским морем существовала полоса суши, занятая аллювиально-озерной равниной (рис. 33), густо изрезанной сетью рек, стекавших с Палеоурала (с востока) и Фенноскандии (с северо-запада) [Игнатьев, 1996]. На протяжении казанского времени, в процессе серии трансгрессивно-регрессивных циклов Казанское море постепенно отступало, оставляя неглубокие, но обширные солоноватые водоемы, опресняемые впадающими в них реками [Нургалиева и др., 2008].

К середине средней перми (началу уржумского времени) гидрорежим на Восточно-Европейской платформе меняется - морской бассейн отступает из центральной части платформы, а его остатки опресняются речным стоком с Палеоурала. В результате Европейская часть России превращается в озерно-речную равнину. В уржумско-раннесеверодвинское время Восточно-Европейская платформа превращается в бессточную котловину, где кратковременные морские трансгрессии происходили только в северных районах [Голубев, 2018]. Климат был семиаридный. Гидрорежим территории был неустойчив, реки часто меняли русла (о чем

свидетельствует редкость признаков меандрирования русла), из-за чего обширные участки суши затапливались нерегулярно. В некоторых случаях формировались настоящие эоловые отложения, что, вероятно, указывает на кратковременные периоды аридизации повышенной [Benton et al., 2012; Муравьев и др., 2016]. Помимо пойменных и речных отложений в отдельных частях платформы также были распространены отложения постоянных озер, в основном карбонатного состава [Arefiev et al., 2015].

Остатки рыб обнаружены как в морских отложениях (например в местонахождениях Голюшерма и Тихие Горы), так и в отложениях пресных водоемов – рек (в местонахождениях Сундырь-1 и Мутовино) и озер (например в местонахождениях Полдарса-1 и Ключики).

#### 7.4 Эволюция фауны костных рыб Европейской части России в средней-верхней перми

В казанское время (зоны *Kazanichthys viatkensis* и *Kazanichthys golyushermensis*) в фауне костных рыб доминировали Acrolepididae, представленные наибольшим числом родов и видов. Вторым по числу таксонов семейством являются Platysomidae Группы Palaeoniscidae и Elonichthyidae были менее разнообразны, хотя и широко распространены в местонахождениях казанского времени, как в морских (казанское море), так и пресноводных бассейнах (предуральская равнина). Остатки *Boreolepis* были распространены в основном в морских нижнеказанских отложениях. В конце казанского времени море отступило, что привело к изменениям в составе комплексов костных рыб: так, в верхней части казанского яруса появляются элонихтиформ *Samarichthys* и первые Eurynotoidiformes.

В уржумское и раннесеверодвинское время, а также в первой половине поздне-северодвинского времени (вторая половина средней – первая половина поздней перми), (данный интервал охватывают зоны *Uranichthys pretoriensis* - *Isadia suchonensis* и *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*) на озерно-речной равнине появился и широко распространился новые таксоны. По всей видимости, их распространение связано с опреснением оставшихся после отступления казанского моря водоемов, так как остатки этих рыб обнаружены только в речных и озерных отложениях. Появляется эндемичный отряд Discordichthyiformes. Также значительно более широкое распространение получил отряд Eurynotoidiformes. Постепенно появляются и распространяются новые таксоны: семейство Varialepididae, роды *Strelnia* и *Sludalepis*, *Burguklia*, *Suchonichthys*, *Plotnikovichthys*.

Роль Acrolepididae и Elonichthyidae в уржумское и раннесеверодвинское время снижается. И если представители почти всех родов Acrolepididae сохраняются в центральной части платформы в уржумское время (полностью исчезнув из летописи в северодвинское время), то Elonichthyidae остаются только на севере платформы, в прибрежных водах

бореального океана (в частности *Alilepis secunda* и *A. kolguevensis*). Меняется родовой состав семейства Palaeoniscidae, но его представители по-прежнему широко распространены в местонахождениях указанного интервала.

Переломный момент наступает во второй половине северодвинского времени, когда наиболее часто встречавшиеся Platysomidae и Palaeoniscidae полностью исчезают. Немного позднее появляется и широко распространяется сем. Evenkiidae. Данный этап отличается от перехода от фауны костных рыб казанского времени к фауне рыб уржумского значительно большей резкостью.

Однако другие таксоны пережили этот переломный момент благополучно. В позднесеверодвинское и вятское время (поздняя пермь, зоны, *Toyemia tverdochlebovi*, *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensis*, *Isadia arefievi* - *Toyemia blumentalis*) численность и разнообразие Eurynotoidiformes и Discordichthyiformes только возрастает. Также в вятских отложениях Европейской части России появляются Saurichthyiformes, Ceratodontiformes и Ctenodontiformes. В конце северодвинского времени озерно-речную равнину центральной части Восточно-Европейской платформы заселяют ранее исчезнувшие в центральной части платформы Acrolepididae и Boreolepididae. Однако они остаются малочисленны и не играют значимой роли в сообществах.

Таким образом, эволюцию сообществ средне-позднепермских костных рыб Европейской России можно разделить на два больших этапа: среднепермский – платисомусовый и позднепермский - тойемиевый (которым соответствуют одноименные суперихтиокомплексы). Первый этап следует также разделить на еще два подэтапа – казанский (связанный с развитием морского бассейна и его морской ихтиофауны на Восточно-Европейской Равнине) и уржумско-северодвинский (связанный с постепенным сокращением связи с бореальным океаном и формированием озерно-речной сети на месте бывшего казанского моря).

## **7.5 Биogeографические связи фауны костных рыб средней и верхней перми Европейской части России**

### **Суперкомплекс *Platysomus***

Биogeографические связи фауны костных рыб средней-поздней перми Европейской части России и других провинций почти никогда не обсуждались ранее. Исключением является работа Д.Н. Есина [1995в]. В отмечается, что наибольшее сходство фауны костных рыб из казанских прибрежно-морских отложений Восточно-Европейской платформы наблюдается с центрально- и западноевропейским цехштейном [Aldinger, 1937]. Скелеты цехштейновых рыб наилучшей сохранности происходят из отложений Купфершифера (нижняя часть цехштейна) и

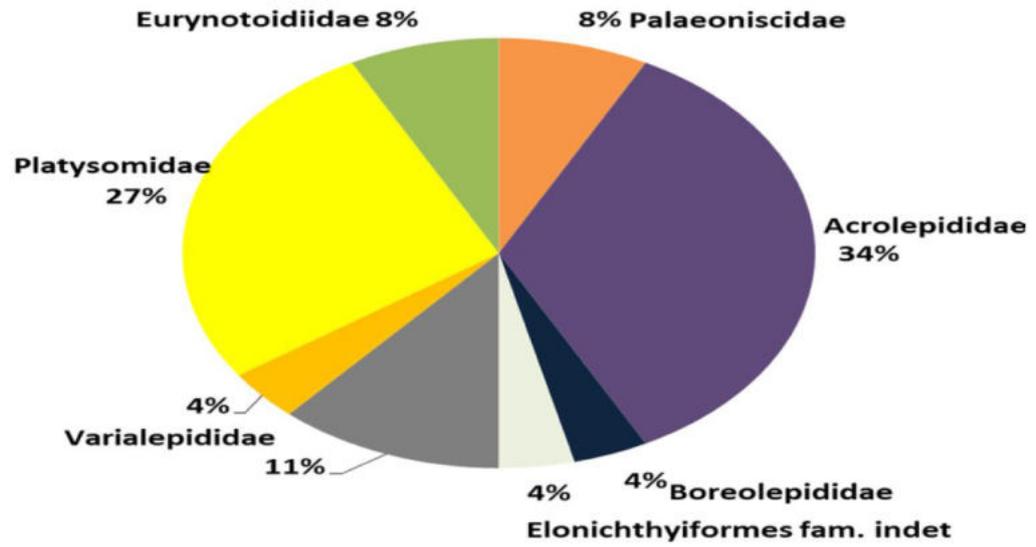
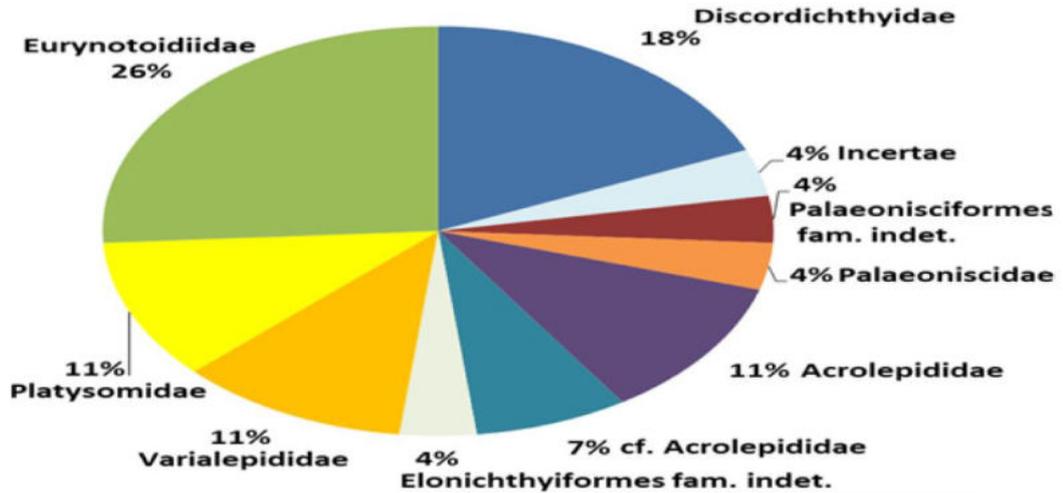
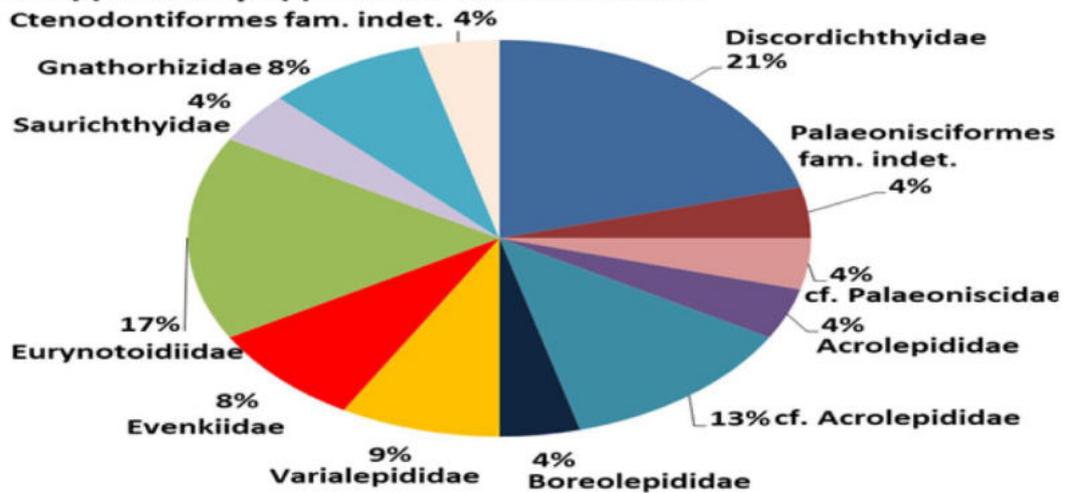
посидониевых сланцев Гренландии. Отмечается несколько общих видов - *Acrolpholis stensioei*, *Palaeoniscum freieslebeni*, *Acrolepis sedgwicki*, *Boreolepis jenseni*, *Muensterichthis buergeri* (?) – и общих родов – *Elonichthys*, *Pygopterus*, *Platysomus* [Есин, 1995].

Однако цехштейн полностью входит в вучапинский ярус [Gradstein et al., 2012]. А по современным данным [Davudov et al., 2020] вучапинский ярус соответствует только самой верхней части северодвинского яруса и нижней части вятского яруса. Сходство ихтиофаун разного возраста (казанского и вятского) объясняется сходством фациальных обстановок в нижнеказанском подъярусе и цехштейне, а именно связью с открытым морем, располагавшимся на севере от современной Европы [Бакаев, 2018].

В казанское время эпиконтинентальное море, занимавшее значительную часть Восточно-Европейской платформы [Silantiev et al., 2015b] имело прямую связь с располагавшимся к северу от центральной части платформы бореальным океаном, и представляло собой его залив (рис. 34). По всей видимости, пролив между морем и океаном находился в пределах современных Архангельской области или Республики Коми. После полного изменения гидрорежима (море сменяется озерами и реками) из центральной части Восточно-Европейской платформы морские виды рыб не могли выжить в новой среде и вымерли. Однако фауна рыб казанского типа продолжала существовать в водах бореального океана, на севере и могла распространиться позже в цехштейновое море, являвшимся заливом бореального океана.

Из средне-верхнепермских отложений Гондваны известна довольно архаичная фауна лучеперых рыб: *Angatubichthys mendesi* [Figueriredo, Carvalho, 2004], *Kompasia delaharpei* [Bender, 2002], *Blourugia seeleyi* [Bender, 2005], *Bethesdaichthys kitchingi* [Bender, 2001], *Paranaichthys longianalis* [Dias, 2012], *Arratiaichthys chilensis* [Richter, Breitkreuz, 1997], *Ebenaqua ritchiei* [Campbell, Phuoc, 1983], *Monesedeiphus depressus* [Beltan, 1989], *Irajapintoseidon uruguayense* [Beltan, 1989], *Acrolepis addamsi* [Broom, 1913], *Namaichthys sculptus* [Gardiner, 1962], *Namaichthys molyneuxi* [Woodward, 1903], *Caruichthys ornatus* [Broom, 1913], *Elonichthys whaitsi* [Broom, 1913].

Представители средне-позднепермской фауны костных рыб Южной Африки сохраняют морфологическую близость к раннепермским и карбоновым предкам и, вероятно, довольно рано разошлись с большинством пермских актиноптеригий северного полушария. Здесь отмечено присутствие лишь двух родов, *Elonichthys* и *Palaeoniscum*, широко распространенных в средней и поздней перми Северного полушария.

**Казанский этап****Уржумско-раннесеверодвинский этап****Позднесеверодвинско-вятский этап**

**Рис. 35.** Видовой состав (по семействам) сообществ различных этапов эволюции сообществ костных рыб в средней-поздней перми Европейской части России.

Есть только два рода, обнаруженных в средне- и верхнепермских отложениях как Гондваны, так и в Лавразии – *Atherstonia* и *Elonichthys*. *Elonichthys whaitsi* [Broom, 1913] происходит из средней перми формации Бофорт (зона *Cistecephalus*, Вучапинский ярус, см. [Rubidge, 2005], [Benton, 2012]). В род *Atherstonia* входят семь видов из поздней перми и раннего триаса различных регионов мира: Южная Африка, Бофорт, поздняя пермь – *Atherstonia scutata* [Woodward, 1889], *A. minor* [Woodward, 1893], *A. seeleyi* [Woodward, 1893]; там же, ранний триас – *A. cairnckossi* [Broom, 1913]; Австралия, Новый Южный Уэльс, ранний триас – *A. australis* [Woodward, 1902]; Мадагаскар, ранний триас – *A. colcanapi* Priem, *A. madagascariensis* [Takai, 1976]. Восточноевропейская *A. razumovsky* [Хабаков, 1928] (уржумский ярус) является наиболее ранним, возможно, анцестральным видом, от которого произошли другие представители рода. Представители рода проникли из северного полушария (где род и возник) через морские пространства (*A. madagascariensis* известна из раннетриасовых морских отложений Мадагаскара, что косвенно свидетельствует в пользу этого предположения).

Существенные различия в составе фаун костных рыб средней-поздней перми Европы и Южной Америки и Африки привели нас к выводу о том, что в позднем карбоне или ранней перми связи пресноводных ихтиофаун Северного и Южного полушарий нарушились, и с этого момента эволюция ихтиофауны в умеренных зонах Северного и Южного полушария протекала относительно независимо (по всей видимости из-за экваториального температурного барьера).

Таким образом, фауны костных рыб средней-поздней перми Европейской части России и Гондваны практически не имеют каких-либо связей, что указывает на возможную климатическую изоляцию этих регионов.

В средне- и позднепермских фаунах Китая лучеперые рыбы весьма разнообразны: *Yaomoshania minutosquama*, *Baoqinichthys microdontus*, *Dorypterus* sp., *Sinoplatysomus meishanensis*, *Sinoplatysomus baoqingensis*, *Zhejiangichthys zhaoi*, *Turfania taoshuyuanensis*, *Turfania varus*, *Tienshaniscus longipterus*, *Sinoniscus macrolepis*, *Chichia gracilis*, *Eosaurichthys chaoi*, *Euchondrosteus sinensis* [Poplin et al., 1991; Lu, Chen, 2010]. Однако среди них нет общих с пермью Восточной Европы таксонов на видовом и родовом уровне. Вероятно, это связано как с географической изоляцией, так и с иным климатом данного региона (Катазийкой палеобиогеографической области по Юрина и др., 2010; Палеотетическая, Неотетическая и восточно-юговосточная Панталасская области по Romano et al., 2016).

Среднепермские фауны костных рыб Европейской части России и Казахстана не имеют близкого родства, что указывает на значительную географическую изоляцию ихтиофаун этих

регионов. Так, ни одна из форм, установленных для Восточно-Казахстанской ихтиофауны [Казанцева-Селезнева, 1981] не встречена на Восточноевропейской платформе.

Среднепермские фауны костных рыб из Сибири достоверно не известны. Однако вид *Burguklia minichorum* [Вакаев, Коган, 2020]. из уржумских и северодвинских отложений Европейской части России оказался близок к *B. gdali* описанному из отложений бургуклинской свиты Восточной Сибири [Казанцева-Селезнева, 1980]. В обоих случаях остатки рыб найдены в континентальных отложениях [Porokhovnichenko, 2017; Silantiev et al., 2018]. Бургуклинская свита переименована в одноименный горизонт, который условно датируется приуральским отделом перми [Porokhovnichenko, 2017] и может иметь среднепермский возраст. Таким образом, вид *Burguklia gdali* мог существовать на территории Сибири в среднепермское (биармийское) время. Можно предположить что представители рода *Burguklia* мигрировали из Сибири на территорию Восточно-Европейской платформы в начале средней перми. Мы предполагаем, что путь миграции рыб через пресные воды мог находиться в районе Печерского угольного бассейна, имевшего тесную палеобиогеографическую связь с Ангарской областью [Климат в эпохи..., 2004]. Аналогичным путем происходили миграции двустворчатых моллюсков, переселявшихся из Сибири в Европейскую часть России [Силантьев, 2015, 2016].

Еще шесть видов актиноптеригий были описаны из среднепермских пресноводных отложений Кузбасса (Казанково-Маркинская свита, предполагаемый аналог казанского яруса): *Mitinolepis costulata*, *Heterolepis multa*, *Heterolepis tomiensis*, *Tenuislepis unica*, *Marmoratolepis obruchevi*, *Nitidalepis trisecta* [Сергиенко, 1974].

Морфология чешуй *Heterolepis multa* позволяет отнести их к ранее считавшемуся эндемичным для средней-верхней перми Европейской части России отряду Euryptoidiformes. Вероятно, появившись в средней перми Сибири, эвриптоидиды мигрировали через район Печерского угольного бассейна (как и *Burguklia*) в начале средней перми. На пресноводные пути миграции указывает и то, что ни один вид эвриптоидидов не был обнаружен в морских отложениях.

Фауна лучеперых рыб из среднепермской (роадской) формации Катофф (США, Техас) [Ivanov et al., in press], включает Platysomidae gen. indet., Acrolepididae gen. indet. а также новый вид рода *Alilepis*. Эта фауна имеет, с одной стороны, преемственность с более ранними пермскими фаунами США (например, Platysomidae gen. indet. и Acrolepididae gen. indet. очень сходны с чешуями изображенными в [Schultze, 1985]), и, с другой стороны, указывают на отчетливые связи с одновозрастными фаунами других биогеографических провинций: например, четыре вида *Alilepis* были ранее описаны по изолированным чешуям из уфимских прибрежно-морских отложений Печерского угольного бассейна, казанских прибрежно-морских

отложений Поволжья и Прикамья и уржумско-северодвинских морских отложений острова Колгуев [Есин, 1995б; Янкевич, Миних, 1998; Верхняя пермь полуострова Канин, 2006; А. Миних, Миних, 2009].

Так как в нижней перми США остатков *Alilepis* не обнаружено, мы можем предположить, что представители этого рода мигрировали из в конце ранней – начале средней перми. В пресноводных отложениях остатки *Alilepis* не известны; что может указывать на то, что это был исключительно солоноводный род. Пермские фауны лучеперых рыб Китая и Восточного Казахстана не имеют общих видов актиноптеригий с фауной ВЕП, что делает маловероятной миграцию *Alilepis* через Палеотетис. Миграционный путь мог пролегать вдоль берега Бореального океана, через современную Северную Европу, Шпитсберген, Гренландию и Арктическую Канаду.

В уржумское время море в основной части ВЕП исчезает, и также исчезает *Alilepis*, по-прежнему остающийся в северной части региона (там, где сохранились прямая связь с бореальным океаном и морские обстановки осадконакопления). Остатки *Alilepis* обнаружены в среднепермских отложениях севера Европейской части России и Техаса, но не обнаружены в верхнепермских отложениях Германии и Британии. Мы считаем, что этот род полностью вымер в ходе Среднепермского массового вымирания.

Таким образом, несмотря на значительный и нарастающий со временем эндемизм, фауна костных рыб средней перми Европейской части России демонстрирует биогеографические связи с соседними регионами.

### Суперкомплекс *Toyemia*

Данный этап характеризуется возросшим эндемизмом: старые биогеографические связи были утрачены, а достоверных новых связей не сформировалось. В это время в Европейской части России доминируют представители отрядов, не встречающиеся в верхней перми других биогеографических провинций - Scanilepiformes, Eurynotoidiformes и Discordichthyiformes. Так, например, описанные из Сибири *Inichthys gorelovae* [Казанцева-Селезнева, 1979], *Korutichthys korutensis* [Казанцева-Селезнева, 1980], *Avamia malovetskajae* [Казанцева-Селезнева, 1980] не имеют близкого родства ни с одним представителем восточно-европейской пермской ихтиофауны. Возможно, появляющиеся в позднесеверодвинское время в Европейской части России *Acropholis* cf. *stensioei* и *Boreolepis tataricus* мигрировали с территории Центральной и Западной Европы, то-есть из цехштейнового морского бассейна. Но эти виды могут являться прямыми потомками *Acropholis stensioei* и *Boreolepis jenseni*, обитавшими на данной территории ранее и пережившими не подходящие для себя условия в

рефугиумах. *Scanilepiformes*, возникающие в поздней перми Европейской части России, распространяются в других регионах мира только в раннем триасе (индское время).

Таким образом фауна костных рыб казанского этапа не была изолирована от соседних регионов, и имела достаточно обширные биогеографические связи, в особенности с морскими фаунами бореального океана и, через него, с фаунами Центральной и Западной Европы и западного побережья Северной Америки, а также, возможно, Гондваны. Таким образом, в казанское время основным путем миграции костных рыб Европейской части России было Казанское море, сообщавшееся через бореальный океан с соседними регионами.

С заменой морского бассейна на озерно-речной основным путем миграции становятся пресные водоемы. Пресноводные виды рыб Европейской России в это время пополнялись мигрантами из Сибири, путь их расселения мог пролегать через Печерский бассейн, территорию современной Республики Коми. Ко времени перехода от платисомусового этапа развития ихтиофауны к тойемиевому произошла коренная перестройка ихтиофауны: эндемизм ее значительно возрос, ранее функционировавшие пути миграции были утрачены, и в Европейской части России сложилась уникальная эндемичная фауна рыб.

## ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. На основе изучения обширного материала (более 20 тысяч изолированных чешуй и зубов и 15 крупных фрагментов и целых скелетов из 65 местонахождений, имеющих возраст от основания казанского до кровли вятского ярусов) из средней-верхней перми Европейской части России получены новые данные по морфологии, гистологии и ультраструктуре чешуи и зубов костных рыб, на базе которых уточнены и расширены диагнозы 35 видов. Описан один новый вид (*Burguklia minichorum*), и морфотипы зубов (для *Isadia opokiensis*) и чешуй (для *Isadia arefievi*), изменена семейственная и отрядная принадлежность 6 родов и 12 видов костных рыб. Согласно кодексу зоологической номенклатуры уточнено время публикации 15 видов рыб. В итоге ревизии совокупный состав средне-верхнепермской ихтиофауны костных рыб включает 58 описанных видов, принадлежащих 34 родам, 12 семействам и 9 отрядам.

2. *Discordichthyiformes* - наиболее базальная группа среди пермских *Osteichthyes*, что доказывается отсутствием у ее представителей гиперминерализованных тканей в одонтодах чешуй и дермальных костей, наличием плавниковых шипов и строением васкулярной системы.

3. *Toyemia* - ранний представитель *Scanilepiformes*, что доказывается изучением ранее не описанного скелетного материала по этому роду, а также общей морфологией чешуй и лепидотрихий, их специфической гистологией и уникальным строением васкулярной системы.

4. *Eurynotoidiformes* – наиболее древние специализированные фитофаги среди лучеперых рыб, освоившие к концу перми большинство трофических специализаций, характерных для современных рыб-фитофагов. На основании большого количества изолированных зубов и фрагментов челюстей, а так же немногочисленных целых скелетах реконструировано строение зубной системы *Eurynotoidiformes*, выявлены ключевые адаптации, позволившие им освоить фитофагию, а так же построена предполагаемая схема морфогенеза зубов различных морфологических типов.

6. На основе анализа комплексов костных рыб детализирована зональная схема для средней-верхней перми Европейской части России. Выделены новые зоны *Kazanichthys golyushermensis* - *Palaeoniscum kasanense*, *Kazanichthys viatkensis*- *Palaeoniscum kasanense*, *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*, *Uranichthys pretoriensis* - *Isadia suchonensis*, *Toyemia tverdochlebov* - *Varialepis stanislavi*, *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensis*, *Isadia arefievi* - *Toyemia blumentalis*, отличающееся от ранее предложенных зон как объемом, так и индекс-таксонами. Зоны характеризуются определенными зональными комплексами, что отражает этапы развития сообществ костных рыб.

7. Изучены изменения состава фауны рыб в казанско-вятском стратиграфическом интервале. Выявлено три этапа развития: казанский – существование богатого сообщества

морских рыб, уржумско-раннесеверодвинский – постепенное изменение состава семейств и родового и видового разнообразия внутри семейств, переход от солоноводной к пресноводной фауне рыб; позднесеверодвинско-вятский – резкое изменение состава фаунистических комплексов костных рыб на границе с предыдущим этапом, переход от суперкомплексов от *Platysomus* к *Toyemia*.

8. Фауна костных рыб Европейской части России в казанское время была преимущественно морской и имела тесные биогеографические связи с морскими фаунами бореального океана и, через него, с фаунами Центральной и Западной Европы и западного побережья Северной Америки. С заменой морского бассейна на озерно-речной в уржумское время основным путем миграции становятся пресные водоемы, а фауна Европейской части России пополнялись пресноводными рыбами из Сибири, путь их расселения мог пролегать через Печерский бассейн. В позднесеверодвинское время платисомусового этапа развития ихтиофауны к тойемиевому произошла коренная перестройка ихтиофауны (переход суперкомплексов от *Platysomus* к *Toyemia*): эндемизм ее значительно возрос, ранее функционировавшие пути миграции были утрачены, и в Европейской части России сложилась уникальная эндемичная фауна рыб.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алифанов В.Р.* Труды палеонтологического института. Макроцефалозавры и ранние этапы эволюции ящеров Центральной Азии. М.: ГЕОС, 2000. 128 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 272).
2. *Амалицкий В.П.* Каменноугольная и пермская системы Нижегородской губернии // В кн.: Материалы к оценке земель Нижегородской губернии: Естеств. -ист. часть. Вып. 13. Геологическое описание Нижегородской губернии с очерком полезных ископаемых и геологической картой. СПб., 1886. С. 1–216.
3. *Арефьев М. П., Голубев В. К., Кулешов В. Н., Кухтинов Д. А., Миних А. В., Покровский Б. Г., Силантьев В. В., Уразаева М. Н., Шкурский Б. Б., Ярошенко О. П., Григорьева А. В., Наумчева М. А.* Комплексная палеонтологическая, седиментологическая и геохимическая характеристика терминальных (вязниковских) отложений пермской системы северо-восточного борта Московской синеклизы. Статья 1. Бассейн реки Малая Северная Двина // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд-ние геол. 2016. Т. 91. Вып. 1. С. 24–59.
4. *Бакаев А.С., Буланов В.В.* Морфология чешуйчатого покрова и стратиграфическое распространение *Isadia arefievi* A. Minich (Actinopterygii, Eurynotoidiformes) // Палеонтол. журн. 2021. № 2. С. 88–98.
5. *Бакаев А.С.* Гистология чешуй пермских лучеперых рыб Европейской России // Палеострат-2018. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: издательство ПИН РАН, 2018а. С. 12 – 13.
6. *Бакаев А.С.* Изменения в средне- и позднепермских фаунах лучеперых рыб Восточной Европы // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Четырнадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов: тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2017. С. 8.
7. *Бакаев А.С.* Местонахождение пермских рыб и тетрапод Сидоровы Горы // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Двенадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов: тезисы докладов. М.: издательство ПИН РАН, 2015. С. 8.
8. *Бакаев А.С.* Новые данные о пермских лучеперых рыбах из разреза Черемушка (уржумский ярус средней перми, приказанское Поволжье) // Палеострат-2016. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: МГУ, 2016. С. 12.

9. *Бакаев А.С.* Новый морфотип зубов пермских рыб отряда *Eurynotoidiformes* // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: 2019а. С. 11-12.
10. *Бакаев А.С.* Новый морфотип зубов рыб отряда *Eurynotoidiformes* (*Actinopterygii*) из верхнепермских отложений Европейской России // Палеонтол. журн. 2020. Т. 54. № 2. С. 78–86.
11. *Бакаев А.С.* Особенности гистологического строения чешуй некоторых пермских и триасовых лучеперых рыб Европейской России // Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: 2019б. С. 205-206.
12. *Бакаев А.С.* Позвоночные средней и верхней перми Удмуртии // 100-летие Палеонтологического общества России. Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы LXII сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2016. С. 215-217.
13. *Бакаев А.С.* Систематика и эволюция отряда *Eurynotoidiformes* M. Minich et A. Minich, 1990 (*Pisces, Actinopterygii*) // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Конференция памяти профессора Виталия Георгиевича Очева. Тезисы докладов. Под ред. И.В. Новикова и А.В. Иванова. М.: «Кузница рекламы», 2018б. С. 8 – 10.
14. *Бакаев А.С., Голубев В.К., Буланов В.В., Мороз В.П., Морозова А.А.* Фауна позвоночных местонахождения Аксаково (средняя пермь, Самарская область) // Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2018. С. 173-175.
15. *Балабанов Ю.П., Миних М.Г., Миних А.В.* Граница Киама-Иллаварра в опорном разрезе пограничных отложений биармийского и татарского отделов перми в овраге Монастырском // В кн. Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ: материалы Второй всероссийской конференции, посвященной 175-летию со дня рождения Н.А. Головкинского / Отв. ред. В.В. Силантьев. Казань: КазГУ, 2009а. С. 168-169.
16. *Балабанов Ю.П., Миних М.Г., Миних А.В., Солдатенкова Ю.А.* Палеомагнитная интерпретация разреза терминальной перми у г. Вязники (при палеоихтиологическом контроле) // В кн. Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ: материалы Второй всероссийской конференции, посвященной 175-летию со дня рождения Н.А. Головкинского (27-30 сентября 2009 г.) / Отв. ред. В.В. Силантьев. Казань: КазГУ, 2009б. С. 169-171.

17. Балабанов Ю.П., Фетисова А.М., Голубев В.К., Сенников А.Г. Палеомагнитная и палеонтологическая характеристика пограничных отложений перми и триаса юга Московской синеклизы // Общая стратиграфическая шкала и методические проблемы разработки региональных стратиграфических шкал России. Мат-лы Межведомственного раб. совещ. СПб: Изд-во ВСЕГЕИ, 2016. С. 18–20.
18. Берг А.С., Казанцева А.А., Обручев Д.В. Надотряд Palaeonisci. Палеониски // Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Том “Бесчелюстные, рыбы”. М. Наука, 1964. С. 336-395.
19. Берг Л.С. Два новых рода из Palaoniscidae, Eurynotoides и Amblipteria из верхнепермских отложений Каргалы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940. № 3. С. 414-419.
20. Буланов В.В. К вопросу ревизии Kotlassioidea (Amphibia, Seymouriamorpha) поздней перми Восточной Европы // Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб: 2018. С. 185-187.
21. Буланов В.В. Новые находки тетрапод в разрезе лимитотипа северодвинского регионаруса верхней перми Восточной Европы у села Монастырское (Татарстан) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Матер. V междунар. конф., посвященной 150-летию со дня рождения В. П. Амалицкого (1860–1917). М.: ПИН, 2010. С. 53–56.
22. Буланов В.В. Новый вид Leptoropha (Kotlassiidae, Seymouriamorpha) из верхнеуржумских отложений Европейской России // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 80-86.
23. Буланов В.В. Первые данные по карпинскиозавридам (Seymouriamorpha, Parareptilia) ишеевского фаунистического комплекса // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 77-80.
24. Буланов В.В. Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // В сб.: Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 394–415.
25. Буланов В.В., Голубев В.К. Водный блок сундырского сообщества позднепермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: сб. материалов Междунар. науч. конф., посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы. Пермь: Перм. гос. ун-т., 2011. С. 48-55.
26. Буланов В.В., Миних А.В. Конвергентный морфогенез зубной системы тетрапод и лучеперых рыб средней-поздней перми Восточной Европы // Тез. конф. «Морфогенез в

- индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия». Москва, ПИН РАН, 2017. С. 9–11.
27. Буланов В.В., Яшина О.В. Элгиниидные парейазавры Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 85–90.
  28. Верхняя пермь полуострова Канин. М.: Наука, 2006. 213 с.
  29. Всероссийский институт научной и технической информации РАН [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.viniti.ru/>, свободный – (20.12.2019)
  30. Геологические памятники природы Республики Татарстан /под ред. И.А. Ларочкиной, В.В. Силантьев. Казань: Акварель-Арт, 2007. 296 с.
  31. Голдина Р. Д. Древняя и средневековая история удмуртского народа. Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-т, 1999. — 463 с.
  32. Голубев В.К., Арефьев М.П., Наумчева М.А., Бакаев А.С., Ульяхин А.В., Давыдов В.И., Силантьев В.В. О возрасте пермских отложений нижнего течения р. Ветлуга, Нижегородская область // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019. С. 21–22.
  33. Голубев В.К. Важнейшие события геологической истории Восточно-Европейской платформы в пермском периоде // Палеострат-2018. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М., 2018. С. 18–20.
  34. Голубев В.К. Водный блок позднепермского сообщества тетрапод Самарооренбургского Заволжья // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019. С. 11.
  35. Голубев В.К. Граница перми и триаса на Восточно-Европейской платформе // Докл. Всеросс. совещ. "Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы". Казань: КГУ, 2004. С. 19–21.
  36. Голубев В.К. Местонахождение нижнеказанских тетрапод Голюшерма (Удмуртия) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. 1992а. Т. 67. Вып. 3. С. 131.
  37. Голубев В.К. Новые виды *Melosaurus* (Amphibia, Labirinthodontia) из казанских отложений Прикамья // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 86–97.
  38. Голубев В.К. Пермские и триасовые хронизухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука. 2000. С. 1–174. (Труды ПИН РАН. Т. 276.)

39. *Голубев В.К.* Род *Melosaurus* и его стратиграфическое значение // Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Авторефераты докладов совещания. М.: ПИН РАН, 1992. С. 2-3.
40. *Голубев В.К.* Событийная корреляция морских отложений казанского яруса стратотипической области // Стратиграфия. Геол. Корреляция. 2001. Т. 9. № 5. С. 40-58.
41. *Голубев В.К., Бакаев А.С., Наумчева М.А.* Новые данные о возрасте пермских отложений разреза Котельнич (Кировская область) // Палеострат-2018. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2018. С. 23 – 24.
42. *Голубев В.К., Буланов В.В.* Амфибии сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50-62.
43. *Голубев В.К., Буланов В.В., Морев В.П., Морова А.А.* Первая находка тетрапод в пермских отложениях Самарской области (Россия) // In: Proc. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2017. Kazan, 2017. P. 63–64.
44. *Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г.* О возрасте сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы / В сб.: Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы сб. материалов Междунар. науч. конф., посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы. Перм. гос. ун-т. Пермь, 2011. С. 299 – 302.
45. *Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г.* О возрасте сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточно-Европейской платформы // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 49–58.
46. *Голубев В.К., Миних А.В., Балабанов Ю.П., Кухтинов Д.А., Сенников А.Г., Миних М.Г.* Опорный разрез перми и триаса в Жуковом овраге у г. Гороховец, Владимирская область // Бюллетень региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 2012а. Вып. 5. С. 49–82.
47. *Голубев В.К., Молостовская И.И., Миних А.В., Миних М.Г.* Новая региональная стратиграфическая шкала татарского отдела пермской системы Восточно-Европейской платформы // В кн. Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ: материалы Второй всероссийской конференции, посвященной 175-летию со дня рождения Н.А. Головкинского / Отв. ред. В.В. Силантьев. Казань: КазГУ, 2009. С. 175-176.
48. *Голубев В.К., Наумчева М.А.* Новые данные о возрасте местонахождения пермских тетрапод Пронькино (Оренбургская область) // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч.

- конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019. С. 23.
49. *Голубев В.К., Наумчева М.А., Фетисова А.М.* Нижняя граница жуковского горизонта (верхняя пермь, Восточно-Европейская платформа) // Палеострат-2020. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2020. С. 14-15.
50. *Голубев В.К., Сенников А.Г., Миних А.В., Карасев Е.В.* Палеонтологическая характеристика пермо-триасовых отложений в Нижнем Новгороде // Палеострат-2012. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М., 2012б. С. 22–25.
51. *Голубев В.К., Сенников А.Г., Миних А.В., Миних М.Г., Кухтинов Д.А., Балабанов Ю.П., Силантьев В.В.* Граница перми и триаса на юго-востоке Московской Синеклизы // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии (Памяти профессора В.Г. Очева): Сб. науч. статей / Под ред. А.В. Иванова. Саратов: Изд-во Саратовского государственного технического университета, 2012б. С. 144-150.
52. *Голубев В.К., Яшунский Ю.В.* Позднепермские трансгрессии цехштейнового моря в Московскую синеклизу // Палеострат-2020. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М., 2020. С. 15–16.
53. *Гоманьков А.В.* Пермская (татарская) флора из местонахождения Котельнич (Кировская область) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1997. Т. 5. № 4. С. 3–12.
54. *Гоманьков А.В., Голубев В.К., Есин Д.Н., Силантьев В.В., Шелехова М.Н.* Палеонтологическая характеристика верхнепермских отложений местонахождения Шихово-Чирки (бассейн р. Вятка) // Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 1993. Вып. 2. С. 93-96.
55. *Гришанов А.Н, Молостовская И.И., Миних А.В., Миних М.Г., Болдырев В.Б.* Стратиграфическое положение границы гипермагнитозон Киаман-Иллаварра по результатам палеонтологических и палеомагнитных исследований опорных пермских разрезов // Материалы межведомственной конференции: «Геологические науки-2007». Саратов, Изд-во СарГУ, 2007. С. 30-31.
56. *Грунт Т.А., Канев Г.П., Богословская М.Ф., Калашиников Н.В., Колода Н.А., Лисицын Д.В., Малышева Е.О., Миних А.В., Миних М.Г., Морозова И.П., Школин А.А.* Граница нижней и верхней перми в разрезе р. Кожим (Печорское Приуралье) // Материалы Всероссийской научной конференции «Геология, Геохимия, Геофизика на рубеже XX и

- XXI веков». Том 1. «Тектоника, стратиграфия, литология». М.: ООО «СВЯЗЬ-ПРИНТ», 2002а. С. 135-137.
57. *Грунт Т.А., Малышева Е.О., Канев Г.П., Лисицын Д.В., Миних А.В., Морозова И.П.* Прибрежно-морской разрез переходных уфимско-казанских отложений юго-восточного побережья п-ова Канин // Материалы Всероссийской научной конференции «Геология, Геохимия, Геофизика на рубеже XX и XXI веков». Том 1. «Тектоника, стратиграфия, литология». М.: ООО «СВЯЗЬ-ПРИНТ», 2002б. С. 137-139.
58. *Губин Ю.М.* Новые данные о низших тетраподах из верхней перми Северного Приуралья и Общего Сырта // Палеонтол. журн. 1993. № 4. С. 97-105.
59. *Губин Ю.М.* Пермские архегозавроидные амфибии СССР. М.: Наука, 1991. 140 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, Т. 249)
60. *Есаулова Н. К.* Флора казанского яруса Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та.ё 1986. 176 с.
61. *Есаулова Н.К.* Флора и фитоцональная шкала верхней перми Волго-Уральской стратотипической области // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора геолого-минералогических наук. Казань: Экоцентр, 1998. 65 с.
62. *Есин Д.Н.* История изучения актиноптеригий из перми и триаса Восточно-Европейской платформы и Приуралья // Бюлл. МОИП отд. геол. Т. 66. Вып. 5, 1991а. С. 73-83.
63. *Есин Д.Н.* Методы изучения и таксономическая ценность чешуйчатого покрова палеонисков (на примере рыб из верхней перми Оренбуржья // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1989а. Т. 63. № 4. С. 121.
64. *Есин Д.Н.* Некоторые верхнепермские палеонисциды из коллекции геолого-минералогического музея Казанского университета // Бюлл. МОИП, отдел. геол. Т. 70. Вып. 1, 1995а. С. 69-90.
65. *Есин Д.Н.* Новые виды высокотелых актиноптеригий (Platysomidae) из верхней перми Восточно-Европейской платформы // Палеонтологический журнал. 1993. № 3. С. 128-132.
66. *Есин Д.Н.* Новые данные о голотипе *Acrolepis murchisoni* (Fischer) // Тр. Гос. геол. Музея им. Вернадского. 1991б. Вып. 1. С. 138-142.
67. *Есин Д.Н.* Поднепермские палеонисциды Европейской части России // Диссертация на соискание ученой степени к. г.-м. н. Москва: 1995б. 350 с.
68. *Есин Д.Н.* Развитие чешуйного покрова палеонисцид в онтогенезе // Бюлл. МОИП. 1993. Вып. 2. С. 139.

69. *Есин Д.Н.* Раннеказанские палеонисциды Севера европейской части России и Прикамья // Палеонтологический журнал. 1995в. № 2. С. 119-132.
70. *Есин Д.Н.* Чешуи многоперев (лучеперые) в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы и проблема геологической истории этой группы // Бюлл. МОИП. Отдел, геолог. 1989б. Т. 64. № 5. С. 128-129.
71. *Есин Д.Н.* Чешуйный покров *Amblypteria costata* (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изолированным чешуям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.
72. *Есин Д.Н., Машин В.Л.* Ихтиолиты // В кн. Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во «Экоцентр», 1996. С. 270-291.
73. *Ефремов И. А.* Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья. 1954. 416 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 54)
74. *Ефремов И.А.* О лабиринтодонтах СССР. III. *Melosaurus uralensis* Н. v. Meyer // В Заметки о пермских Tetrapoda и местонахождениях их остатков. 1937. Вып. 1. С. 7-17. (Тр. Палеонт. ин-та АН СССР. Т. 8)
75. *Ефремов И.А., Вьюшков Б.П.* Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. Москва: Изд. АН СССР. 1955. 185 с.
76. *Иванов А.О., Ляпин В.Р., Большианов И.П.* Раннекаменноугольные неоселяхиевые акулы Московской синеклизы // В сб. Палеонтология в музейной практике. Москва: Медиа-Гранд, 2014. С. 44-49.
77. *Ивахненко М.Ф.* Новые примитивные терапсиды из перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1995б. № 4. С. 110-119.
78. *Ивахненко М.Ф.* Пермские Synodontia (Theromorpha) Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 89-97.
79. *Ивахненко М.Ф.* Примитивные диноцефалы-титанозухи поздней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1995а. № 3. С. 98-105.
80. *Ивахненко М.Ф.* Раннепермские элементы фаунистических комплексов тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. №2. С.102 – 111.
81. *Ивахненко М.Ф.* Фаунистические комплексы тетрапод поздней перми Восточной Европы // Бюлл. МОИП. 1990. Отд. геол. Т. 65. Вып. 6. С. 55–60.
82. *Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
83. *Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И.* Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1987. №2. С. 98 – 106.

84. *Игнатъев В.И.* Закономерности фациальных изменений верхнепермских отложений Урало-Поволжья // В кн. Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 191–207
85. *Казанцева-Селезнева А. А.* Позднепалеозойские палеониски Восточного Казахстана. 1981. 139 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 180)
86. *Казанцева-Селезнева А.А.* О легочном клапане жаберной крышки актиноптеригий // Вопросы ихтиологии. 1980. Т. 20. № 2. С. 360-370.
87. *Казанцева-Селезнева А.А.* О различиях в раскрытии рта у высших и низших лучеперых // Вопросы ихтиологии. 1976. Т. 17. №1. С. 87-94.
88. Климат в эпохи крупных биосферных перестроек М: Наука, 2004. 299 с.
89. *Красилов В.А., Наугольных С.В.* Пермские биомы, экотоны и климатические зоны // Экосистемные в истории Земли. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2001. Вып. 4. С. 53-63.
90. *Кротов Б.П.* Рыбы пермских отложений России // Тр. О-ва естествоиспытателей имп. Казанского ун-та. 1904. Т. 38. № 3. 40 с
91. *Лисенко И.* Краткое известие об открытии отпечатков рыбы *Lepidotus striatus* в песчаниках пермской системы в 1852 году // Горный журнал, кн. 2, ч. 1, 1854. С. 247-256.
92. *Манаева Н.П., Шумов И.С.* Новое Сартаковское местонахождение ископаемой позднепермской фауны // Тез. докл. IV Междунар. конф. “Геология в школе и ВУЗе. Геология и цивилизация”. Нестеров Е.М. (ред.). СПб: “Эпиграф”, 2005. С. 239–241.
93. *Машин В.Л.* Позднетатарские палеонисциды бассейна р. Сухоны // Дипломная работа. Москва: 1995.
94. Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: КМК, 2004. 223 с.
95. *Миних А. В., Голубев В. К., Кухтинов Д. А., Балабанов Ю. П., Миних М. Г., Сенников А. Г., Муравьев Ф. А., Воронкова Е. А.* К характеристике опорного разреза пограничных отложений перми и триаса в овраге Жуков (Владимирская обл., бассейн р. Клязьма) // Пермская система: Стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: материалы конф., посвящ. 170-летию со дня открытия пермской системы. Пермь, 2011. С. 133–138.
96. *Миних А. В., Миних М. Г., Андрушкевич С. О.* Ихтиофауна в опорных разрезах средней и верхней перми Восточной Европы. Комплексы и зональная шкала. Статья 2. Бассейн Волги и Урала // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2020. Т. 20. Вып. 1. С. 56–63.
97. *Миних А.В.* *Mamulichthys ignotus* – новая лучеперая рыба из перми юго-востока Восточно-Европейской платформы // Палеонтолог. журн. 2014. № 2. С. 99–104.

98. *Миних А.В.* Ихтиодорулиты и их значение для стратиграфии татарских и триасовых отложений востока Европейской части СССР // В кн. Вопросы стратиграфии и палеонтологии. Вып. 1. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 1975. С. 29-32.
99. *Миних А.В.* К методике изучения ихтиолитов. Система дескрипторов при исследовании чешуйных ихтиолитов лучеперых рыб // Труды НИИ Геологии СГУ. Новая серия. Том VI. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2000. С. 58-70.
100. *Миних А.В.* Новые лучеперые рыбы (Actinopterygii) из верхнепермских отложений Восточной Европы // Исследования по палеонтологии и биостратиграфии древних континентальных отложений (Памяти профессора В.Г. Очева): Сб. науч. статей / Под ред. М.А. Шишкина и В.П. Твердохлебова. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2009. С. 130-140.
101. *Миних А.В.* Новые лучеперые рыбы из татарского яруса бассейна р. Сухоны и Южного Приуралья. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 1995. 18 с. (Депонировано в ВИНТИ 10.05.1995. № 1306 - В95).
102. *Миних А.В.* Новые представители лучеперых рыб (отряд Discordichthyida, ord. nov.) из верхней перми Восточно-Европейской платформы // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Новая серия. 1998. Вып. 1. С. 47-58.
103. *Миних А.В.* Новый палеониск из поздней перми Восточно-Европейской платформы // Палеонтологический журнал. 1990. № 3. С. 71-76.
104. *Миних А.В.* Новый род палеонисков из поздней перми Южного Приуралья. Саратов: Изд-во СарГУ, 1986. 13 с. (Деп. в ВИНТИ 18.04.1986, № 2837- В).
105. *Миних А.В.* О положении в системе ископаемых рыб новой формы, совмещающей признаки двух классов (хрящевых и костных) // Тез. Всеросс. симпоз. "Загадочные организмы в эволюции и филогении". М.: ПИН РАН, 1996. – С. 60-61.
106. *Миних А.В.* Описание новых таксонов. Ихтиофауна / В кн. Татарские отложения реки Сухоны // Под общ. ред. Э.А. Молостовского и А.В. Миних. Саратов: изд-во «Научная книга», 2001. С. 160-163.
107. *Миних А.В.* Позднепермские дискордихтииформные рыбы (Osteichthyes) европейской части России // Палеонтол. ж., № 5. 2006. С. 90-98.
108. *Миних А.В., Андрушкевич С.О.* К вопросу о морфологии зубов некоторых эуринотоидид (Actinopterygii) из верхней перми Восточной Европы. Использование в стратиграфии // Недра Поволжья и Прикаспия 2017а. Т. 92. С. 1-7.

109. *Миних А.В., Андрушкевич С.О.* Новый вид лучеперой рыбы из верхней перми Московской синеклизы // Изв. Саратовск. ун-та. Нов. сер. 2017б. Т. 17. Сер. Науки о Земле. Вып. 2. С. 100–105.
110. *Миних А.В., Арефьев М.П., Голубев В.К.* Новый вид рыбы рода *Isadia* (*Actinopterygii*, *Eurynotoidiformes*) из нового местонахождения на р. Малая Северная Двина (терминальная пермь, Вологодская область) // Палеонтологический журнал. 2015. № 6. С. 54–63.
111. *Миних А.В., Миних М.Г.* Значение остатков рыб для стратиграфии перми и триаса // В кн. Стратиграфическое и палеогеографическое значение верхнепермских и триасовых позвоночных Восточно-Европейской платформы и Приуралья. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1979. С. 39-48.
112. *Миних А.В., Миних М.Г.* Истоки познания пермской ихтиофауны в бассейне Северной Двины и успехи в изучении рыб на современном этапе в области биостратиграфии // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Материалы V Международной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860-1917). М.: ПИН РАН. 2010. С.90-92.
113. *Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна / В кн. Татарские отложения реки Сухоны // Под общ. ред. Э.А.Молостовского и А.В.Миних. – Саратов: изд-во «Научная книга», 2001а. С. 82-95.
114. *Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна в опорных разрезах средней и верхней перми Восточной Европы. Комплексы и зональная шкала. Статья 1. Бассейн Северной Двины // Известия Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2018. Т. 18. Вып. 3. С. 184–193.
115. *Миних А.В., Миних М.Г.* Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Изд-во «Издательский центр «Наука», 2009а. 244 с.
116. *Миних А.В., Миних М.Г.* К вопросу о корреляции разрезов верхней перми Восточной и Западной Европы по ихтиофауне // Мат. Всеросс. науч. конф. «Геология Русской плиты и сопредельных территорий на рубеже веков / Редкол.: Ю.П.Конценебин и др. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 2000. С. 32–33.
117. *Миних А.В., Миних М.Г.* Календарь событий в развитии средне- и позднепермской ихтиофауны Восточной Европы // Материалы межведомственной конференции: «Геологические науки-2007». Саратов, Изд-во СГУ, 2007. С. 33-34.
118. *Миних А.В., Миних М.Г.* Новый отряд лучеперых из верхней перми Русской платформы. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. 23 с. (Депонировано в ВИНТИ 18.04.1986, № 2839 - В86).

119. *Миних А.В., Миних М.Г.* Норы двоякодышащих рыб как индикатор физико-географиче-ских условий осадконакопления в средней и верхней перми на юго-востоке Европейской России // Известия вузов. Геология и разведка. 2011. № 2. С. 6–11.
120. *Миних А.В., Миних М.Г.* Описание опорного разреза татарского яруса р. Сухоны / В кн. Опорный разрез татарского яруса реки Сухоны // Под ред. В.Г. Очева. – Саратов: Изд-во СарГУ, 1981а. С. 6-49.
121. *Миних А.В., Миних М.Г.* Основные события в развитии средне- и позднепермской ихтиофауны Восточной Европы // Исследования по палеонтологии и биостратиграфии древних континентальных отложений (Памяти профессора В.Г. Очева): Сб. науч. статей / Под ред. М.А.Шишкина и В.П.Твердохлебова. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2009б. С. 141-157.
122. *Миних А.В., Миних М.Г.* Позднепермские рыбы Приказанского Поволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1995. 16 с. (Депонировано в ВИНТИ 10.05.95 г., № 1303 - В95).
123. *Миних А.В., Миних М.Г.* Рыбы / В кн. Опорный разрез татарского яруса р. Сухоны // Под ред. Очева В.Г. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1981б. С. 56-64.
124. *Миних А.В., Миних М.Г.* Рыбы / В кн. Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке // Отв. ред. А.В.Гоманьков. М.: ГЕОС, 2001б. С. 110-116. (Тр. ГИН РАН; вып. 532).
125. *Миних А.В., Миних М.Г.* Рыбы / В кн. Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья // Под ред. Есауловой Н.К. и Лозовского В.Р. Казань: Изд-во "Экоцентр", 1996. С. 258-269.
126. *Миних А.В., Миних М.Г.* Рыбы Восточной Европы на рубеже палеозоя и мезозоя. Трофические связи и палеогеографические аспекты // В кн. Эволюция жизни на Земле: Мат. 3-го Междунар. симпозиума / Отв. Ред. В.М.Подобина. Томск: Томский ГУ, 2005. С. 35-37.
127. *Миних А.В., Миних М.Г.* Современная ихтиофаунистическая характеристика пограничных интервалов кунгурского и уфимского ярусов приуральского отдела и новых ярусов биармийского и татарского отделов перми Восточно-Европейской платформы // В кн. Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ: материалы Второй всероссийской конференции, посвященной 175-летию со дня рождения Н.А. Головкинского / Отв. ред. В.В. Силантьев. Казань: КазГУ, 2009в. С. 195-196.

128. *Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С.О.* Ихтиофауна терминальной перми в окрестностях г. Вязники Владимирской области // Изв. Саратов. ун-та. Сер. «Науки о Земле». 2014. Т. 14. Вып. 2. С. 92-96.
129. *Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С.О.* Рыбы из семейства Eurynotoiidae (Actinopterygii) в стратиграфии перми Восточно-Европейской платформы // Палеострат-2018. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2018б. С. 38-39.
130. *Миних А.В., Миних М.Г., Погуца Т.И., Гоманьков А.В.* Тафономические исследования местонахождения Кичкасс в позднепермских медистых песчаниках / В кн. Материалы по методам тафономических исследований // Под ред. Г.В. Кулевой и В.Г. Очева. Саратов: Изд-во СарГУ, 1992. С. 108-120.
131. *Миних А.В., Миних М.Г., Янкевич Д.И.* Палеогеографическая интерпретация тафономии основных местонахождений ихтиофауны средней и верхней перми Европейской России // Известия Саратовского университета. Серия «Науки о Земле». 2008. Т. 8. С. 22-30.
132. *Миних А.В., Миних М.Г., Янкевич Д.И.* Рыбы на рубеже нижней и верхней перми в опорном разрезе на реке Кожим в Печорском Приуралье // Известия ВУЗ. Геология и разведка, № 6, 2003. С. 46–49.
133. *Миних А.В., Миних М.Г., Янкевич Д.И.* Типовые экземпляры пермских и триасовых рыб, хранящиеся в музее землеведения Саратовского национального исследовательского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского. Статья 2. Лучеперые рыбы // Изв. Саратов. ун-та. Сер. Науки о Земле. 2016. Т. 16. Вып. 3. С. 178-187.
134. *Миних А.В., Молостовская И.И., Молостовский Э.А., Миних М.Г.* Описание разреза // В кн. Татарские отложения реки Сухоны / Под общ. ред. Э.А. Молостовского и А.В. Миних. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2001. – С. 25-69.
135. *Миних А.В., Янкевич Д.И.* Позднепермские чешуйные ихтиолиты // В кн. Вопросы стратиграфии палеозоя и кайнозоя. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, вып. 7, 1993. С. 40-49.
136. *Миних М.Г.* Высокотельные рыбы из медистых песчаников Приуралья. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1986. 27 с. (Депонировано в ВИНТИ 18.04.1986, № 2838 - В86).
137. *Миних М.Г.* Значение тафономических исследований местонахождений рыб при интерпретации генезиса позднепермских и триасовых отложений / В кн. Материалы по методам тафономических исследований // Под ред. Кулевой Г.В. и Очева В.Г. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1992а. – С. 96-108.

138. *Миних М.Г.* Итоги и перспективы изучения пермской ихтиофауны Восточной Европы на рубеже тысячелетий // Мат. Всеросс. науч. конф. «Геология Русской плиты и сопредельных территорий на рубеже веков / Редкол.: Ю.П.Конценебин и др. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 2000. С. 31–32.
139. *Миних М.Г.* Новые высокотельные рыбы из верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы // В кн. Вопросы палеонтологии (Межвузовский научный сборник). СПб: изд-во Санкт-Петербургского ун-та. 1992б. С. 137-146.
140. *Миних М.Г.* Позднепермская и триасовая ихтиофауна Европейской России (систематика, этапы развития, стратиграфическое значение) // Дисс. в виде науч. докл. доктора геол.-мин. наук. Саратов: Изд-во "Ареал", 1998. 68 с.
141. *Миних М.Г.* Ревизия таксономического состава позднепермской и триасовой ихтиофауны Восточной Европы. Саратов: изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1999. С. 119-132. (Тр. НИИГеосГУ им. Н.Г. Чернышевского. Нов. сер. Т. I).
142. *Миних М.Г.* Этапность развития позднепермской и триасовой ихтиофауны Европейской России и стратиграфические ихтиокомплексы // Ученые записки геологического факультета Саратовского госуниверситета. Новая серия. Выпуск 1. Саратов, 1997. С. 67-77.
143. *Миних М.Г., Андрушкевич С.О.* Палеоэкологическая характеристика и генетическая природа среднепермских местонахождений рыб Правобережья Волги в Татарстане // Мат. Всеросс. науч. конф. «Проблемы геоэкологии, экологической геологии и рационального природопользования». Саратов: ИЦ «Наука», 2012. С. 35-41.
144. *Миних М.Г., Миних А.В.* Зональная шкала верхней перми Восточно-Европейской платформы по ихтиофауне // В кн. Геология и минеральные ресурсы Европейского северо-востока России: новые результаты и новые перспективы. Материалы XIII Геологического съезда Республики Коми. Т. 2. Сыктывкар, 1999а. С. 219-221.
145. *Миних М.Г., Миних А.В.* Ихтиофауна в верхней перми Европейской России (этапы развития, стратиграфические комплексы, зоны) / В сб. Геологические науки-99: Избранные труды межведомственной научной конференции (5-16 апреля 1999 г., Саратов). // Редкол.: Ю.П. Конценебин и др. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 1999б. С. 34-38.
146. *Миних М.Г., Миних А.В.* Ихтиофауна в стратиграфии перми и триаса Европейской России // Общая стратиграфическая шкала России: состояние и перспективы обустройства: Всерос. конф. / отв. ред. М. А. Федонкин. М., 2013. С. 228–231.

147. *Миних М.Г., Миних А.В.* Ихтиофауна поздней перми Европейской России: история развития и стратиграфическое значение // Авторефераты докладов Всероссийской конференции «Татарский ярус Европейской России: проблемы стратиграфии и корреляции с морской тетической шкалой». М., 2002. С.30.
148. *Миних М.Г., Миних А.В.* К биостратиграфии верхней перми востока Европейской России по ихтиофауне // В сб. Геологические науки-99. Тезисы докладов межведомственной научной конференции, орг. Геол. фак-том СГУ, НИИ Геологии СГУ, Саратовским отд-ем ЕАГО (5-16 апреля 1999 г.). Саратов: Изд-во Гос УНЦ «Колледж», 1999в. С. 64.
149. *Миних М.Г., Миних А.В.* К вопросу о корреляции позднепермских разнофациальных разрезов востока Европейской России по ихтиофауне // В сб. Тез. докл. Междунар. симпоз. "Верхнепермские стратотипы Поволжья. Казань: изд-во Казан. ун-та, 1998а. С. 110-112.
150. *Миних М.Г., Миних А.В.* К вопросу о расчленении и корреляции верхнепермских разрезов Средней Волги, Самарского Заволжья и Южного Приуралья по фауне рыб // В сб. Проблемные вопросы региональной и местной стратиграфии фанерозоя Поволжья и Прикаспия. Материалы Первой региональной научно-практической конференции. Саратов, НВ НИИГГ, 2001. С. 39-40.
151. *Миних М.Г., Миних А.В.* Корреляция казанских и татарских отложений в бассейнах Северной Двины, Средней Волги и Урала по ихтиофауне // Ученые записки геологического факультета Саратовского госуниверситета. Новая серия. Выпуск 1. Саратов, 1997. С. 60-66.
152. *Миних М.Г., Миних А.В.* Новые палеоихтиологические данные в характеристике рубеже биармийского и татарского отделов перми в Бузулукской впадине Оренбургского Приуралья // Недра Поволжья и Прикаспия. 2008. № 54. – С. 10-14
153. *Миних М.Г., Миних А.В.* О некоторых следах жизнедеятельности ископаемых позвоночных животных в пермских отложениях Европейской России // Недра Поволжья и Прикаспия. 2010. Вып. 64. С. 54-62.
154. *Миних М.Г., Миних А.В.* Обзор позднепермской и триасовой ихтиофауны Европейской России и сопредельных территорий / В кн. Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего палеозоя и мезозоя (памяти Г.Г.Пославской). Саратов: Изд-во «Научная книга», 2004а. С. 155-167. (Тр. НИИГеоСГУ им. Н.Г. Чернышевского. Нов. сер. Т. XVI).

155. *Миних М.Г., Миних А.В.* Обоснование границы северодвинского и вятского ярусов в опорном разрезе р. Сухоны по ихтиофауне // Проблемы палеоэкологии и исторической геозологии: сб. тр. Второй Всерос. науч. конф., посвященной памяти Виталия Георгиевича Очева / под ред. А. В. Иванова. Саратов: Саратов. гос. техн. университет, 2014. С. 58–64.
156. *Миних М.Г., Миних А.В.* Основные стратиграфические рубежи верхней перми Европейской России по ихтиофауне и оценка их ранга / В кн. Тезисы Докладов всероссийского совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы Общей стратиграфической шкалы». Казань: Изд-во КазГУ, 2004б. С. 44-45.
157. *Миних М.Г., Миних А.В.* Особенности захоронения позднепермских и триасовых рыб // В кн. Теория и опыт тафономии. Межвузовский научный сборник / Под ред. Кулевой Г.В. и Очева В.Г. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. С. 82-91.
158. *Миних М.Г., Миних А.В.* Пермская ихтиофауна Восточной Европы // В сб. "Пермская система земного шара". Международный конгресс 5-10 августа 1991 г., г. Пермь. Тезисы докладов. Свердловск: изд. УрО АН СССР, 1991. С. 103.
159. *Миних М.Г., Миних А.В.* Развитие ихтиофауны поздней перми и триаса на востоке Европейской части России // В сб. Динамика разнообразия органического мира во времени и пространстве. Тезисы докладов XL сессии ВПО РАН. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ, 1994. С. 36-37.
160. *Миних М.Г., Миних А.В.* Расчленение позднепермских и триасовых отложений Европейской России по ихтиофауне // В сб. Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. М.: ПИН РАН, 1995. С. 23.
161. *Миних М.Г., Миних А.В.* Ревизия некоторых палеонисков и новые рыбы из верхней перми Восточно–Европейской платформы и возможности использования их в стратиграфии // Вопросы геологии Южного Урала и Нижнего Поволжья. Сборн. науч. трудов / Ред. Алешечкин О.И. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1990. С. 84–104.
162. *Миних М.Г., Миних А.В.* Рыбы / В кн. "Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы (Материалы к Международному симпозиуму "Верхнепермские стратотипы Поволжья)" // Под ред. Лозовского В.Р. и Есауловой Н.К. М.: ГЕОС, 1998г. С. 74-88.

163. *Миних М.Г., Миних А.В.* Стратиграфическое значение позднепермской ихтиофауны Восточно-Европейской стратотипической области. Ихтиокомплексы и зональная шкала // В кн. Докл. Междунар. симпоз. “Верхнепермские стратотипы Поволжья”. М.: ГЕОС, 1999д. С. 265-268.
164. *Миних М.Г., Миних А.В., Андрушкевич С.О.* Современное состояние изученности средне - и позднепермской ихтиофауны Восточной Европы в стратиграфическом аспекте // Недра Поволжья и Прикаспия. 2019. Вып. 98. С. 51-64.
165. *Миних М.Г., Миних А.В., Молостовская И.И., Андрушкевич С.О.* К вопросу о точке стратиграфической границы северодвинского яруса // Недра Поволжья и Прикаспия. 2009. Вып. 58. С. 31-38.
166. *Миних М.Г., Миних А.В., Новиков И.В.* Пермская и триасовая ихтиофауна в стратиграфии Крайнего Севера Европейской России // Сборник трудов Всеросс. научн. конф. «Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии», посвященной памяти В. Г. Очева /под ред. А. В. Иванова, И. В. Новикова, И. А. Яшкова. Москва: ПИН РАН, 2017. С. 47–52.
167. *Миних М.Г., Миних А.В., Сенников А.Г., Голубев В.К., Коган И.* Новые данные о представителях фауны позвоночных в вятском ярусе верхней перми бассейна верхней Волги // Недра Поволжья и Прикаспия. 2015. Вып. 47. С. 63-74.
168. *Миних М.Г., Миних А.В., Янкевич Д.И.* Основные черты развития пермской ихтиофауны Европейской России // В кн. Геология и минеральные ресурсы Европейского северо-востока России: новые результаты и новые перспективы. Материалы XIII Геологического съезда Республики Коми. Т. 2. Сыктывкар, 1999. С. 278-280.
169. *Миних М.Г., Молостовская И.И., Молостовский Э.А., Миних А.В.* Детальная корреляция татарских отложений Восточно-Европейского седиментологического бассейна по совокупности палеонтологических и палеомагнитных данных // Авторефераты докладов Всероссийской конференции «Татарский ярус Европейской России: проблемы стратиграфии и корреляции с морской тетической шкалой». М., 2002. С. 31.
170. *Миних М.Г., Савельев А.А.* Об экологических адаптациях некоторых позднепермских рыб Европейской России и возможности реконструкции условий их обитания // IV Всероссийская конференция «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Севера Евразии, посвященная 50-летию начала раскопок. Очерского местонахождения пермских тетрапод.» М.: ПИН РАН, 2002. С. 65–66.

171. *Миних М.Г., Янкевич Д.И.* Рыбы из пограничных отложений нижней и верхней перми Восточно-Европейской платформы // Тез. докл. Междун. симпоз. "Верхнепермские стратотипы Поволжья". Казань: изд-во "Мастер Лайн", 1998а. С. 72-73.
172. *Миних М.Г., Янкевич Д.И.* Характерные комплексы основных групп ископаемых организмов и история их развития на рубеже ранней и поздней перми. Ихтиофауна / В кн. Биота Востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми (Материалы к Международному симпозиуму «Верхнепермские стратотипы Поволжья») // Под ред. Т.А. Грунт, Н.К. Есауловой и Г.П. Канева. М.: ГЕОС, 1998б. С. 220-230.
173. *Молостовская И. И., Гришанов А. Н.* К вопросу о границе среднего и верхнего отделов перми по результатам микрофаунистических и палеомагнитных исследований опорного разреза у с. Яшкино (Оренбургское Приуралье) // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. 2008. С. 3–9.
174. *Молостовская И.И., Миних М.Г., Молостовский Э.А., Миних А.В.* О выборе эталонного разреза татарских отложений стратотипической области // В сб. Проблемные вопросы региональной и местной стратиграфии фанерозоя Поволжья и Прикаспия. Материалы конференции. Саратов, НВ НИИГГ, 2001. С. 38-39.
175. *Молостовская И.И., Молостовский Э.А., Миних А.В., Миних М.Г.* Корреляция татарских отложений Русской плиты по комплексу палеонтологических и палеомагнитных данных // IV Всероссийская конференция «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Севера Евразии, посвященная 50-летию начала раскопок Очерского местонахождения пермских тетрапод. М.: ПИН РАН, 2002а. С. 69–70.
176. *Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В.* Стратиграфия татарского яруса р. Сухоны // Изв. ВУЗов, "Геология и разведка". 1979. № 6. С. 31-38.
177. *Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В., Кулева Г.В., Твердохлебова Г.И.* Результаты биостратиграфических и палеомагнитных исследований разреза татарского яруса р. Сухоны // Тезисы доклада расширенного пленума постоянной комиссии МСК по пермской системе. Казань: Изд-во КазГУ, 1973. С. 68-70.
178. *Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В., Миних М.Г.* К реконструкции общей стратиграфической шкалы верхнего отдела пермской системы // Геология и разведка. 2002. № 1. С. 8–21.
179. *Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В., Миних М.Г.* Новые ярусы Общей (Восточно-Европейской) шкалы пермской системы. Их обоснование и краткая характеристика // Недра Поволжья и Прикаспия. 2006. Вып. 48. С. 28-37.

180. *Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних А.В., Миних М.Г.* Татарский ярус, его структура и стратиграфический ранг в контексте реконструкции общей стратиграфической шкалы пермской системы // Авторефераты докладов Всероссийской конференции «Татарский ярус Европейской России: проблемы стратиграфии и корреляции с морской тетической шкалой». М., 2002б. С.34.
181. *Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних М.Г., Миних А.В.* Основные тенденции и проблемы модернизации общей стратиграфической шкалы пермской системы // В кн. Тезисы Докладов всероссийского совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы Общей стратиграфической шкалы». Казань: Изд-во КазГУ, 2004. С. 52.
182. *Муравьев Ф.А., Арефьев М.П., Силантьев В.В., Гареев Б.И., Баталин Г.А., Уразаева М.Н., Кропотова Т.В., Выборнова И.Б.* Палеогеографические условия накопления красноцветных алевропелитов средней-верхней перми на территории Казанского Поволжья // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2016. Т. 158. № 4. С. 548-568.
183. *Мурчисон, Р.И., Вернейль Э., Кайзерлинг А.* Геологическое описание Европейской России и хр. Уральского (в переводе и с дополнениями А. Озерского). Ч. 1. Спб.: 1849. 1141 с.
184. *Наугольных С.В.* Вязниковская флора и природа пермо-триасового вымирания // Причинно-следственные связи и факторы глобальных биосферных перестроек в фанерозое. Вып. 580. М.: ГЕОС, 2006. С. 83 - 89. (Тр. Геол. ин та РАН)
185. *Наугольных С. В.* Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2002. № 8. 48 с.
186. *Наугольных С.В.* Пермские флоры Урала. М.: ГЕОС, 2007. Вып. 524, 322 с. (Труды ГИН РАН)
187. *Наумчева М.А., Голубев В.К.* Комплексы остракод пограничных отложений перми и триаса Московской синеклизы // Региональная геолог. и металлогения. 2019а. № 80. С. 21–29.
188. *Наумчева М.А., Голубев В.К.* Остракоды и тетраподы из местонахождения Солоповка-2 (верхняя Пермь, Оренбургская область) // Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2019б. С. 51-52.

189. *Наумчева М.А., Голубев В.К., Балабанов Ю.П.* Остракоды и палеомагнитная характеристика верхнепермских отложений разреза Сундырь, Республика Марий Эл // Палеострат-2016. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2016. 89 с.
190. *Наумчева М.А., Голубев В.К., Балабанов Ю.П., Сенников А.Г.* Остракоды из пограничных отложений перми и триаса разреза Окский Съезд, Нижний Новгород // Палеострат-2017. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2017. С. 78.
191. *Нечаев А.В.* Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской России. // Тр. О-ва естествоиспытателей имп. Казанского ун-та. 1894. Т. 27, № 4. 503 с.
192. *Новиков И.В.* Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: Издательство РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).
193. *Нургалиева Н.Г., Чернова И.Ю., Нургалиев Д.К.* "Лингуловые глины": литологические особенности регионального репера // Нефтегазовое дело. 2008. №1. С. 1-23.
194. *Очев В.Г., Миних А.В., Миних М.Г., Молостовская И.И., Молостовский Э.А., Твердохлебова Г.И., Твердохлебов В.П.* О нижне-верхнетатарском рубеже современной стратиграфической схемы перми Восточной Европы / Тезисы докладов Всероссийской научно-практической конференции «Проблемы геологии Европейской России», посв. 120-летию со дня рождения профессора Б.А. Можаровского. Саратов: Изд-во «Научная книга», 2002. С. 38.
195. *Очев В.Г., Твердохлебова Г.И., Миних М.Г., Миних А.В.* Индикаторное значение различных групп позвоночных / В кн. Стратиграфическое и палеогеографическое значение верхнепермских и триасовых позвоночных Восточно-Европейской платформы и Приуралья. Саратов: Изд-во СарГУ, 1979. С. 50-60.
196. *Пинахина Д.В.* Среднедевонские акантодовые рыбы (Acanthodii) северо-западного субрегиона Восточно-Европейской платформы // Диссертация на соискание ученой степени к. г.-м. н. СПб: 2018. 381 с.
197. *Планер Д.* Об ископаемой рыбе, найденной в песчанике Пермского округа // Горный журнал. Кн. 7. Ч. 3. 1854. С. 98-103.
198. *Савельев А.А.* Об экологических адаптациях некоторых палеонискоидных рыб из верхней перми Европейской России и обстановках их жизнеобитания // Геологи XXI

- века: Мат. Всеросс. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых специалистов. Саратов, изд-во СО ЕАГО, 2002. С. 153-156.
199. *Сенников А.Г.* Некоторые проблемы типологии сообществ наземных позвоночных // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова [Текст] : к 70-летию А. Ю. Розанова / РАН, Палеонтолог. ин-т 2006. С. 359-372.
200. *Сенников А.Г.* Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 141 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
201. *Сенников А.Г.* Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 138 с.
202. *Сенников А.Г., Буланов В.В., Шольце Ф.* Копролит с конхостраками из терминальной перми центральной России – палеобиологическое и стратиграфическое значение // Палеонтологический журнал. 2020. № 1. С. 6–13.
203. *Сенников А.Г., Голубев В.К.* Открытие триаса в Нижнем Новгороде // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сборник мат-лов Междунар. науч. конф. посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы (5–9 сент. 2011 г.). Пермь: ПГУ, 2011 г. С. 307–312.
204. *Сенников А.Г., Голубев В.К.* Пограничные отложения перми и триаса района гг. Вязники и Гороховец (Владимирская область) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии: мат-лы V междунар. конф., посв. 150-летию со дня рожд. В.П. Амалицкого (1860–1917). М.: ПИН РАН, 2010. С. 102–107.
205. *Сенников А.Г., Голубев В.К. Сенников А.Г., Голубев В.К.* К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в континентальных отложения Восточной Европы. 1. Гороховец – Жуков Овраг // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 88–98
206. *Сенников А.Г., Голубев В.К., Буланов В.В., Губин Ю.М., Ивахненко М.Ф., Куркин А.А., Миних А.В., Миних М.Г.* Богатейшее местонахождение пермских позвоночных на территории Восточной Европы // В сб. Геологические, геофизические и геохимические исследования юго-востока Русской плиты. Материалы конференции. Саратов: Изд-во СО ЕАГО, 2001. С. 58.
207. *Сергиенко А.А.* Остатки чешуй позднепермских лучеперых рыб в отложениях Казанково - маркинской свиты Кузбасса // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. 1974. с. 63-70. (Тр. СНИГГИМС. Вып. 192)
208. *Силантьев В.В.* Органический мир казанского века на Восточно-Европейской платформе // Сб. научн. тр. Межд. Симп. “Эволюция органического мира. Эволюция биот”. Томск, 2001. С.732-737ю

209. *Силантьев В.В.* Этапы развития пермской фауны неморских двустворчатых моллюсков Восточно-Европейской платформы // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. 2015. Т. 90. Вып. 6. С. 48-57.
210. *Силантьев В.В., Есин Д.Н.* Опорный разрез татарского яруса в Монастырском овраге (Приказанское Поволжье) // Вестн. Москов. ун-та. Сер. 4, геология. 1993. № 4. С. 38-48.
211. *Синиченкова Н.Д., Пономарева Г.Ю., Аристова Д.С.* Новый вид мисхоптеридовых рода *Aspidothorax Brongniart, 1893* (Insecta: Mischopterida = Megasecoptera: *Aspidothoracidae*) из средней перми Пермского края, Россия // Палеонтологический журнал. 2020. № 3. С. 61–66.
212. *Солодухо М.Г.* Находки представителей сем. *Platysomidae* в верхнеказанских отложениях окрестностях д. Печищи (Тат. АССР) // Учен. зап. Казанского ун-та. 1951. Т. 3, кн. 1. С. 157-159.
213. Стратиграфический кодекс России. 3-е изд / Под ред. А.И. Жамойды. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2006. 96 с.
214. Стратиграфический кодекс. Издание второе, дополненное / Под ред. А.И. Жамойды. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 1992. 120 с.
215. Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке. М.: ГЕОС, 2001. 140 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 532).
216. *Сучкова Ю.А., Голубев В.К.* Новый пермский тероцефал (*Theroserphalia, Theromorpha*) из сундырского комплекса Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 2019а. № 4. С. 87–92.
217. *Сучкова Ю.А., Голубев В.К.* Новый примитивный тероцефал (*Theroserphalia, Theromorpha*) из средней перми Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 2019б. № 3. С. 88-96.
218. *Талимаа В. Н., Воробьева Э. И., Пегета В. П., Михайлов К. Е.* Палеогистология скелета позвоночных животных. В кн. Современная палеонтология. Справочное пособие. Том 1. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. М.: "Недра", 1988. С. 271-320.
219. Татарские слои реки Сухоны / Под ред. Э.А. Молоствовский, А.В. Миних. Саратов: «Научная книга», 2001. 204 с.
220. *Твердохлебова Г.И.* Каталог местонахождений тетрапод верхней перми Южного Приуралья и юго-востока Русской Платформы. Саратов: Изд-во СГУ, 1976. 88 с.

221. Хабаков А.В. К диагностике видов *Acrolepis murchisoni* Fisch. и *Acrolepis rhombifera* Fisch. // Изв. геол. ком. 1924. Т. 43, № 9. С. 1057-1064.
222. Хабаков А.В. Класс Pisces, рыбы // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 6. Пермская система. М.: 1939. С. 211 - 216.
223. Хабаков А.В. О присутствии рода *Atherstonia* A. Smith Woodward. в верхнепермских отложениях Европейской России // Изв. геол. ком. Т. 46, № 10. 1927а. С. 1281-1292.
224. Хабаков А.В. О фациальном распределении фауны рыб в верхнепермских отложениях Европейской России // Геол. вестн. 1927б. Т. 5. № 4-5. С. 36-39.
225. Шаповалов М.Е. Внутривидовая структура верхогляда *Chanodichthys erythropterus* озера Ханка // Известия ТИНРО. 2010. Т. 162. С. 36–60.
226. Шомысов Н.М. Остатки ископаемых ганоидных рыб в верхнепермских отложениях бассейна Верхней Печоры // Учен. зап. Горьковского гос. ун-та. 1954. Вып. 25. С. 275-280.
227. Эйхвальд Э. Палеонтология России. Древний период. Ч. II. Фауна граувакковой, горноизвестковой и медистосланцевой формации России. СПб.: 1861. 521 с.
228. Эйхвальд Э. Полный курс геологических наук преимущественно в отношении к России. Ч. 2. Геогнозия. СПб.: 1846. 572 с.
229. Юрина А. Л., Орлова О. А., Ростовцева Ю. И. Палеоботаника. Высшие растения: Учебное пособие. М.: Издательство Московского университета, 2010. 224 с .
230. Янкевич Д.И. Новые рыбы из уфимских отложений Пермского Прикамья. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1996. 13 с. (Депонировано в ВИНТИ 10.07.96. № 2279-В96).
231. Янкевич Д.И. Новый род палеонисков из уфимских отложений Верхнего Прикамья. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1995. 10 с. (Депонировано в ВИНТИ 10.05.95. № 1305-В).
232. Янкевич Д.И., Миних М.Г. Ихтиофауна // В кн. Биота Востока Европейской России на рубеже ранней и поздней перми (Материалы к Международному симпозиуму «Верхнепермские стратотипы Поволжья») / Под ред. Т.А.Грунт, Н.К.Есауловой и Г.П.Канева. М.: ГЕОС, 1998. С. 256-266.
233. Agassiz L., Recherches sur les Poissons fossiles. Petitpierre, Neuchâtel et Soleure. 1833–1843. V. 5. P. XCVII + 1798.
234. Aldinger H. Permisch Ganoidfische Ostronland // Medd. Grönland. 1937. V. 102. № 3. 392 p.

235. *Allis E.P.* The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva* // *Journal of Morphology*. 1897. V. 12. P. 487-809.
236. *Andrade M.C., Sousa L.M., Ota R.P., Jegu M, Giarrizzo T.* Redescription and Geographical Distribution of the Endangered Fish *Ossubtus xinguense* Jegu 1992 (Characiformes, Serrasalminidae) with Comments on Conservation of the Rheophilic Fauna of the Xingu River // *PLoS ONE*. 2016. V. 11. № 9. e0161398. doi:10.1371/journal.
237. *Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P., Karasev E.V., Minikh A.V., Minich M.G., Molostovskaya I.I., Yaroshenko O.P., Zhokina-Naumcheva M.A.* Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. Sukhona and Severnaya Dvina Rivers field trip (XVIII Intern. Congr. on the Carbonif. and Permian). Moscow: PIN RAS, 2015. 104 p.
238. *Aristov, D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K., Gorochov A.V.* et al. Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. P. 641–832.
239. *Bajdek P., Qvarnström M., Owocki K., Sulej T., Sennikov A.G., Golubev V. K., Niedźwiedzki G.* Microbiota and food residues including possible evidence of pre-mammalian hair in upper Permian coprolites from Russia // *Lethaia*. 2016. V. 49. P. 455–477.
240. *Bakaev A., Kogan I.* A new species of *Burguklia* (Pisces, Actinopterygii) from the Middle Permian of the Volga Region (European Russia) // *PalZ*. 2020. V. 94. P. 93–106. doi.org/10.1007/s12542-019-00487-6
241. *Bakaev A.S.* Changes in Middle and Late Permian ray-finned fish faunas of European Russia – causes, significance, global correlation // In: Abstract volume of Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting. Kazan, 2017. P. 17-18.
242. *Bakaev A.S.* New data on teeth of fish of the order Eurynotoideiformes (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Permian of European Russia // Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2019: Late Paleozoic sedimentary Earth systems: stratigraphy, geochronology, petroleum resources. Abs. Vol. Kazan (KFU), 24 - 28 Sept. 2019. P. 51–52.
243. *Bakaev A.S., Kogan I., Silantiev V.V., Golubev V.K., Schneider J.W.* Changes in Middle and Late Permian ichthyofaunas of European Russia – causes, significance, global correlation // 88. Jahrestagung der Paläontologischen Gesellschaft: Kurzfassungen. Münster, 2017. P. 27.
244. *Bakaev A.S., Kogan I., Yankevich D.I.* On the validity of names of some Permian actinopterygians from European Russia // *N. Jb. Geol. Paläont.* 2020. V. 296/3. P. 305-316.
245. *Bariche M.* Diet of the Lessepsian fishes, *Siganus rivulatus* and *S. lurides* (Siganidae) in the eastern Mediterranean: a bibliographic analysis // *Cybium*. 2006. V. 30. P. 41–49.

246. *Bellwood D.R.* Origins and escalation of herbivory in fishes: a functional perspective // *Paleobiology*. 2003. V. 29. P. 71–83.
247. *Bellwood D.R., Goatley C.H.R., Brandl S.J., Bellwood O.* Fifty million years of herbivory on coral reefs: fossils, fish and functional innovations // *Proc. R. Soc.* 2014a. B. 281: 20133046. doi: 10.1098/rspb.2013.3046
248. *Bellwood D.R., Hoey A.S., Bellwood O., Goatley C.H.R.* Evolution of long-toothed fishes and the changing nature of fish–benthos interactions on coral reefs // *Nature Commun.* 2014b. № 5. P. 31–44.
249. *Beltan L.* New Permian actinopterygian families from Uruguay // *Acta Musei Reginaehradecensis, Series A, Scientiae Naturales*. 1989. V. 22. P. 79–86.
250. *Bender P.* A Late Permian fish shoal: first recorded diverse actinopterygian fish fauna from the Lower Beaufort Group of South Africa // *South African Journal of Science*. 1998. V. 94. P. 445–447.
251. *Bender P.* A new actinopterygian fish species from the Late Permian Beaufort Group, South Africa // *Palaeontologia Africana*. 2001. V. 37. P. 25–40.
252. *Bender P.* A new deep-bodied Late Permian actinopterygian fish from the Beaufort Group, South Africa // *Palaeontologia Africana*. 2005. V. 41 P. 7–22.
253. *Bender P.* A new late Permian ray-finned (actinopterygian) fish from the Beaufort Group, South Africa // *Palaeontologia Africana*. 2002. V. 37. P. 25–40.
254. *Benton, M.J.* No gap in the Middle Permian record of terrestrial vertebrates // *Geology*, 2012. P. 40.
255. *Berkovitz B.K.* Tooth replacement patterns in nonmammalian vertebrates // *Development, function, and evolution of teeth*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. P. 186–200.
256. *Berman D.S., Maddin H.C., Henrici A.C., Sumida S.S., Scott D., Reisz R.R.* New Primitive Caseid (Synapsida, Caseasauria) from the Early Permian of Germany // *Annals of Carnegie Museum*. 2020. V. 86. № 1. P. 43–75.
257. *Bertin T.J.C.* Thivichon-Prince B, LeBlanc ARH, Caldwell MW, Viriot L. Current Perspectives on Tooth Implantation, Attachment, and Replacement in Amniota // *Frontiers in Physiology*. 2018. P. 9: doi:10.3389/fphys.2018.01630
258. *Bos A.R., Cruz-Rivera E., Sanad A.M.* Herbivorous fishes *Siganus rivulatus* (Siganidae) and *ZebraSoma desjardini* (Acanthuridae) feed on Ctenophora and Scyphozoa in the Red Sea // *Marine Biodiversity*. 2016. V. 47. P. 243–246.

259. *Botella H, Blom H, Dorka M, Ahlberg PE, Janvier P.* Jaws and teeth of the earliest bony fishes // *Nature*. 2007. V. 448. P. 583-586. [VIII 10.1038/nature05989](https://doi.org/10.1038/nature05989)
260. *Brainerd E.L.* Mechanical design of polypterid fish integument for energy storage during recoil aspiration // *Journal of Zoology*. 1994. V. 232, P. 7–19.
261. *Broom R.M.D.* On some fossil fishes from the diamond-bearing pipes of Kimberley // *Transactions of the Royal Society of South Africa*. 1913. V. 3. № 1. P. 399-402
262. *Bulanov V.V.* Evolution and systematics of seymouriamorph parareptiles // *Paleontological Journal*, 2003. V. 37. Suppl. 1. 105 p.
263. *Bulanov V.V.* The character of changes in aquatic tetrapod communities of the East Europe in the Late Urzhumian – Early Severodvinian time // In: *Proc. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, Kazan*. 2014. P. 25–26
264. *Bulanov V.V., Golubev V.K.* New data on Enosuchid Anthracosauromorphs (Amphibia) of the Middle–Late Permian of European Russia: Part 2. New Taxa of Enosuchidae // *Paleontological Journal*. 2018. V. 52, № 13. P. 1623–1632.
265. *Bulanov V.V., Ivanov A.O., Kuznetzova J.V., Silantiev V.V.* The new locality of the Late Urzhumian vertebrate fauna in Kazan Region (East European Platform, Russia) // In: *Proc. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, Kazan*. (2014) pp 27-28.
266. *Bulanov V.V., Sennikov A.G.* New data on the morphology of Permian gliding weigeltisaurid reptiles of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2010. V. 44. № 6. P. 682–694.
267. *Burress E.D.* Cichlid fishes as models of ecological diversification: patterns, mechanisms, and consequences // *Hydrobiologia*, 2014. V. 748. № 1. P. 7–27.
268. *Burrow C.J.* Form and function in scales of *Ligulalepis toombsi* Schultze, a palaeoniscoid from the Early Devonian of Australia // *Rec. South Aust. Mus.* 1994. V. 27. P. 175–185.
269. *Campbell, K. S. W., Phuoc, L. D.* A late permian actinopterygian fish from Australia // *Journal of Palaeontology*. 1983. V. 26. P. 33–70.
270. *Chabakov A.V.* Synopsis of the ichthiofauna of the Permian deposits of Russia // *Bull. Soc. miner. Russia*. 1927. V. 56. № 1. P. 199-213.
271. *Chen D., Blom H., Sanchez S., Tafforeau P., Ahlberg P.E.* The stem osteichthyan *Andreolepis* and the origin of tooth replacement // *Nature*. 2016. V. 539. P. 237–241. ([doi:10.1038/nature19812](https://doi.org/10.1038/nature19812))
272. *Chen D., Blom H., Sanchez S., Tafforeau P., Märss T., Ahlberg P.E.* Development of cyclic shedding teeth from semi-shedding teeth: the inner dental arcade of the stem

- osteichthyan *Lophosteus* // Royal Society Open Science. 2017. 4: 161084. (doi:10.1098/rsos.161084)
273. *Chen D., Janvier P., Ahlberg P.E., Blom H.* Scale morphology and squamation of the Late Silurian osteichthyan *Andreolepis* from Gotland, Sweden // *Hist. Biol.: An International J. of Paleobiol.* 2012. V. 24. № 4. P. 411–423.
274. *Choo B.* Revision of the actinopterygian genus *Mimipiscis* (=Mimia) from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia and the interrelationships of the early Actinopterygii // *Earth and Environmental Sci. Trans. R. Soc. Edinburgh.* 2011. V. 11. P. 1–28.
275. *Choo B., Long J.A., Trinajstić K.* A new genus and species of basal actinopterygian fish from the Upper Devonian Gogo Formation of Western Australia // *Acta Zoologica (Stockholm).* 2009. V. 90. P. 194–210.
276. *Choo B., Zhu M., Qu Q., Yu X., Jia L., Zhao W.* A new osteichthyan from the Late Silurian of Yunnan, China // *PloS One.* 2017 V. 12. № 3. e0170929, doi.org/10.1371/journal.pone.0170929
277. *Clemen G., Bartsch P., Wacker K.* Dentition and dentigerous bones in juveniles and adults of *Polypterus senegalus* (Cladistia, actinopterygii) // *Annals of Anatomy.* 1998. V. 180. P. 211–221.
278. *Cui, X., Qiao, T., Zhu, M.* Scale morphology and squamation pattern of *Guiyu oneiros* provide new insights into early osteichthyan body plan // *Sci. Reports.* 2019. V. 9. № 1. doi:10.1038/s41598-019-40845-7
279. *Davydov V.I., Arefiev M.P., Golubev V.K., Karasev E.V., Naumcheva M.A., Schmitz M.D., Silantiev V.V., Zharinova V.V.* 2020 Radioisotopic and biostratigraphic constraints on the classical Middle–Upper Permian succession and tetrapod fauna of the Moscow syncline, Russia // *Geology.* V. 48. doi.org/10.1130/G47172.1
280. *Dias E. V.* A new deep-bodied fossil fish (Actinopterygii) from the Rio do Rasto Formation, Parana Basin, Brazil // *Zootaxa.* 2012. V. 3192. P. 1-23.
281. *Dieleman J., Van Bocxlaer B., Manntschke C. ., Wanja Nyingi D., Adriaens D., Verschuren D.* Tracing functional adaptation in African cichlid fishes through morphometric analysis of fossil teeth: exploring the methods // *Hydrobiologia.* 2015. V. 755. № 1. P. 73–88.
282. *Dietze K.* A Revision Of Paramblypterid And Amblypterid Actinopterygians From Upper Carboniferous-Lower Permian Lacustrine Deposits Of Central Europe // *Palaeontology.* 2000. V. 43. P. 927–966.
283. *Doeland M., Couzens A.M.C., Donoghue P.C.J., Rücklin M.* Tooth replacement in early sarcopterygians // *R. Soc. Open sci.* 2019. V. 6. 191173. doi: 10.1098/rsos.191173

284. *Douarin Le N. M.* Piecing together the vertebrate skull // *Development*. 2012. V. 139. P. 4293-4296.
285. *Duro-Royo J., Zolotovskiy K., Mogas-Soldevila L., Varshney S., Oxman N., Boyce M., Ortiz C.* MetaMesh: A Hierarchical Computational Model for Design and Fabrication of Biomimetic Armor Surfaces // *Computer-Aided Design*. 2015. V. 60. P. 14–27.
286. *Eichwald E.* Beitrag zur geographischen Verbreitung der fossilen Thiere Russlands. Alte Periode. // *Bull. Soc. Natur. Moscou*. 1857. V. 30. № 4. P. 305 - 354.
287. *Eichwald E.* Lethaea Rossica ou paleontologie de la Russie. Ancienne periode. Deux sections. Stuttgart, 1860. V. 1. 1656 p.
288. *Ermin R., Rau R., Reibedanz H.* Der submikroskopische Aufbau der Ganoidschuppen von Polypterus im Vergleich zu den Zahngeweben der Säugetiere // *Biomimetalisation*. 1971. V. 3. P. 12–21.
289. *Esin D.N.* Ontogenetic development of the squamation in some Palaeoniscoid fishes // *Bull. Mus. Nat. Hist. Ser. 4*. 1995. V. 17. Sec. C. P. 227–234.
290. *Esin D.N.* Peculiarities of the trophic orientation changes in Palaeoniscoid assemblages from the Upper Permian of the European part of Russia // *Modern Geol.* 1997. V. 21. № 1. P. 185–195.
291. *Figueriredo De F. J., Carvalho B. C. M.* A new actinopterygian fish from the Late Permian of the Paraná Basin, Southern Brazil // *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*. 2004. V. 62. № 4. P. 531-542.
292. *Fink W.L.* Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in actinopterygian fishes // *Journal of Morphology*. 1981. V. 167. № 2. P. 167-184.
293. *Fischer von Waldheim J.G.* Kurze Beschreibung eines fossilen Fisches, Trachelacanthus. Moskwa, 1850. P. 11.
294. *Fischer von Waldheim J.G.* Nachtrag zur Hm. Major von Qualen's geognostischen Beiträgen zur Kenntniss des westlichen Urals. // *Bull. Soc. Imp. Natur.* 1840. № IV. P. 488-494.
295. *Fischer von Waldheim J.G.* Notice sur quelques animaux fossiles de la Russie // *Nouveaux Mem. Soc. Natur. Moscou*. 1829. T. 1. P. 297-299.
296. *Fischer von Waldheim J.G.* Ommatolampes et Trachelacanthus, genera piscium fossilium nova in literis celeberrimo viro, excel. dimino D-ri Ed. ab Eichwald datis. Mosquae, 1851. 8 p.
297. *Fischer von Waldheim J.G.* Recherches sur les ossemens fossiles de la Russie. Lettre a M. Louis Agassiz. Sur deux poissons fossiles. Moscou, 1838. 14 p.

298. *Fischer von Waldheim J.G.* Zweiter Nachtrag zu den von Hrn. Major von Qualen am westlichen Abhange des Urals gesammelten Versteinerungen // *Bull. Soc. Natur.* 1842. V. 15. № 2. P. 462-469.
299. *Fletcher T, Altringham J, Peakall J, Wignall P, Dorrell R.* Hydrodynamics of fossil fishes // *Proceedings of the Royal Society B* 2014. V. 281: 20140703. doi: 10.1098/rspb.2014.0703
300. *Fraser G.J., Bloomquist R.F., Streebman J.T.* A periodic pattern generator for dental diversity // *BMC Biol.* 2008. V. 32. № 6. P. 1-15. doi:10.1186/1741-7007-6-32
301. *Fryer G., lies, T.D.* The cichlid fishes of the great lakes of Africa: their biology and evolution. Oliver & Boyd, London. 1972. 641 p.
302. *Gaengler P.* Evolution of tooth attachment in lower vertebrates to tetrapods unilateral replacement // *Development, function, and evolution of teeth.* Cambridge: Cambridge University Press, 2000. P. 173–185.
303. *Gardiner B.G.* Namaichthys schroederi Gürich and other Palaeozoic Fishes from South Africa // *Palaeontology.* 1962. V. 5. № 1. P. 9-21
304. *Gayet M., Meunier F.J.* Polyptérimorphes (Pisces, Cladistia) du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie // *Geobios, Mém. Spéc.* 1992. V. 14. P. 159–168.
305. *Geinitz H.B.* Nachtrage zur Dyas. I // *Mitth. aus dem Koenigl. Min.-Geol. und Praechistor. Mus. in Dresden.* 1880. Hf. 3. 43 S.
306. *Gemballa S., Bartsch P.* Architecture of the Integument in Lower Teleostomes: Functional Morphology and Evolutionary Implications // *Journal of Morphology.* 2002. V. 253. P. 290–309.
307. *Germain D., Meunier F.J.* Teeth of extant Polypteridae and Amiidae have plicidentine organization // *Acta Zoologica.* 2017. doi:10.1111/azo.12237
308. *Germain D., Mondéjar-Fernández J., Meunier F.J.* The detection of plicidentine tooth organisation in teleostean fishes through non-destructive tomography // *Cybium.* 2016. V. 40. P. 75–82.
309. *Gibson S.Z.* Evidence of a specialized feeding niche in a Late Triassic ray-finned fish: evolution of multidenticulate teeth and benthic craping in Hemicalypterus // *The Science of Nature.* 2015. V. 102. P. 9–16.
310. *Gibson S.Z.* Redescription and phylogenetic placement of Hemicalypterus weiri Schaeffer, 1967 (Actinopterygii, Neopterygii) from the Triassic Chinle Formation, Southwestern United States: New insights into morphology, ecological niche, and phylogeny // *PLoS ONE.* 2016. V. 11: e0163657.

311. *Giles S., Xu G.-H., Near T.J., Friedman M.* Early members of ‘living fossil’ lineage imply later origin of modern ray-finned fishes // *Nature*. 2017. V. 549. P. 265–68.
312. *Gill A., Leis J.M.* Phylogenetic position of the fish genera *Lobotes*, *Datnioides* and *Hapalogenys*, with a reappraisal of acanthuriform composition and relationships based on adult and larval morphology // *Zootaxa*. 2019. V. 4680. N 1. P. 1-81.
313. *Golubev V.K.* Permian-Triassic boundary stratigraphy of the East European platform. The state of the art: no evidence for a major temporal hiatus // *Permophiles*. 2019. № 67. P. 33–36.
314. *Goodrich E.S.* On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification // *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1907. № 2. P. 751-774.
315. *Goodrich E.S.* Sub-Grade 3. Osteichthyes. In: *A Treatise on Zoology. Part. IX. Vertebrata Craniata (First Fascicle: Cyclostomes and Fishes)* (Lankester R., ed.). London: Adam and Charles Black, 1909. P. 210-229.
316. *Gradstein F., Ogg J.G., Schmitz M., Ogg G.* *The Geologic Time Scale 2012*. Amsterdam: Elsevier, 2012. 1176 p. doi .org/10.1016/ C2011-1-08249-8.
317. *Grande L., Bemis W.E.* A comprehensive phylogenetic study of Amiid fishes (Amiidae) based on comparative skeletal anatomy. An empirical search for interconnected patterns of natural history // *Society of Vertebrate Paleontology, Memoir* 1998. V. 18 Ser. 1. P. 1–690.
318. *Greenwood P.H.* Cichlid Fishes of Lake Victoria, East Africa: The biology and evolution of a species flock // *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*. 1974. Suppl. 6. 134 p.
319. *Gross W.* *Lophosteus superbus* Pander, ein Teleostome aus dem Silur Oesels // *Lethaia*. 1969. V. 2, 15–47.
320. *Gross W.* *Lophosteus superbus* Pander: Zähne, Zahnknochen und besondere Schuppenformen // *Lethaia*. 1971. V. 4. P. 131-152. doi: 10.1111/j.1502-3931.1971.tb01285.x.
321. *Gross W.* Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische // *Kgl. Sv. VetAkad. Handl.* 1956.4. Ser. 5. № 6. P. 1-140.
322. *Gross, W.* Fragliche Actinopterygier-Schuppen aus dem Silur Gotlands // *Lethaia*. 1968. V. 1. P. 184–218.
323. *Grunt T., Lisitzyn D., Morozova I., Malysheva O., Kanev G., Minikh A., Shilovsky O.* Transitional Ufimian-Kazanian marine deposits in the southeastern seaboard of the Kanin Peninsula, Russia // *Newsletter of the Subcommission on Permian Stratigraphy*. №. 41, 2002. P. 26-30.

324. *Haubold, H. & Schaumberg, G.* Die Fossilien des Kupferschiefers. Pflanzen- und Tierwelt zu Beginn des Zechsteins – eine Erzlagerstätte und ihre Paläontologie. In: Die neue Brehm-Bücherei, Bd. 1985. 333 p.
325. *Hirschmann A., Fagundes N.J., Malabarba L.R.* Ontogenetic changes in mouth morphology triggers conflicting hypotheses of relationships in characid fishes (Ostariophysi: Characiformes) // *Neotropical Ichthyology* 2017. V. 15: e160073.
326. *Huie J.M., Summers A.P., Kolmann M.A.* Body shape separates guilds of rheophilic herbivores (Myleinae: Serrasalminae) better than feeding morphology // *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 2019. V. 166. P. 1-15.
327. *Hulsey C. D., Garcia De León F.J.* Cichlid jaw mechanics: linking morphology to feeding specialization // *Functional Ecology*. 2005. V. 19. PP. 487–494.
328. *Ivakhnenko M.F.* Cranial Morphology and Evolution of Permian Dinomorphs (Eotherapsida) of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2008. V. 42. № 9. P. 859–995.
329. *Ivakhnenko M.F.* Permian and Triassic therapsids (Eutherapsida) of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2011. V. 45. № 9. P. 981–1144.
330. *Ivanov A.O., Nestell M.K., Nestell G.P.* Middle Permian fish microremains from the Early Capitanian of the Guadalupe Mountains, West Texas // *Micropaleontology*. 2015. V. 61. P. 301–312.
331. *Jerve A., Qu Q., Sanchez S., Blom H., Ahlberg P. E.* Three-dimensional paleohistology of the scale and median fin spine of *Lophosteus superbus* (Pander 1856) // *Peer J*. 2016. 4:e2521; doi: 10.7717/peerj.2521
332. *Kammerer C.F., Masyutin V.* A new therapsid (Gorynychus masyutinae gen. et sp. nov.) from the Permian Kotelnich locality, Kirov Region, Russia // *Peer J*. 2018. 6:e4933; doi: 10.7717/peerj.4933
333. *Kanda M., Yamaoka K.* Tooth and gut morphology in relation to feeding in three girellid species (Perciformes, Girellidae) from Southern Japan // *Netherlands Journal of Zoology*. 1995. 45. P. 495–512.
334. *Kerr T.* The scales of primitive living actinopterygians // *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1952. V. 122. P. 55–78.
335. *Kogan I., Bakaev A.S.* Permian and Triassic scanilepiforms of Eastern Europe and Northern Asia and their polypterid affinity // *Abstracts of the 90th Annual Meeting of the Paläontologische Gesellschaft*. Munich: 2019. P. 84.

336. *Kolmann M.A., Cohen K., Bemis K., Summers A.P., Irish F., Hernandez L.P.* Tooth and consequences: heterodonty and dental replacement in piranhas and pacu (Serrasalminae) // *Evolution & Development*. 2019. e12306. doi: 10.1111/ede.12306
337. *Komagata K., Suzuki A., Kuwabara R.* Sexual dimorphism in the Polypterid fishes, *Polypterus senegalus* and *Calamoichthys calabaricus* // *Japanese Journal of Ichthyology*. 1993. V. 39. P. 387–390.
338. *Konow N., Bellwood D.R., Wainwright P.C., Kerr, A.M.* Evolution of novel jaw joints promote trophic diversity in coral reef fishes // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2008. V. 93. № 3. P. 545–555.
339. *Lauder G.V.* Feeding mechanics in primitive teleosts and in the halecomorph fish *Amia calva* // *Journal of Zoology*. 2009. V. 187. № 4. P. 543 – 578.
340. *Lebedev O.A., Sennikov A.G., Golubev V.K. Krupina N. I., Niedzwiedzki G., Sulej T.* The first find of Permian ceratodontids (Dipnoi, Osteichthyes) in Russia // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 10. P. 1112–1124.
341. *Lehman J.P.* Le genre *Scanilepis* Aldinger du Rhétien de la Scanie (Suède) // *Bulletin of the Geological Institution of the University of Uppsala*. 1979. V. 8. P. 113–125.
342. *Lencer E.S., Riccio M.L., McCune A.R.* Changes in Growth Rates of Oral Jaw Elements Produce Evolutionary Novelty in Bahamian Pupfish // *Journal of morphology*. 2016. V. 277. P. 935–947.
343. *Long J.A., Choo B., Young G.C.* A new basal actinopterygian from the Middle Devonian Aztec Siltstone of Antarctica // *Antarctic Sci.* 2008. V. 20. № 4. P. 393–412.
344. *Lu L., Chen X.* A review on the study of Carboniferous-Permian vertebrates in China // *Proceedings of the Twelfth Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology* DONG Wei (ed). Beijing: China Jacean Press, 2010. P. 1-12.
345. *Luksevics E., Lebedev O.A., Mark-Kurik E., Karatajute-Talimaa V.* The earliest evidence of host–parasite interactions in vertebrates // *Acta Zoologica (Stockholm)*. 2009. V. 90. Suppl. 1. P. 335–343.
346. *Lundberg B., Ogorok R., Galil B.S., Goren M.* Dietary choices of siganid fish at Shiqmona reef // *Israel Journal of Zoology*. 2004. V. 50. P. 39-53.
347. *Mallon J.C., Anderson J.S.* The functional and palaeoecological implications of tooth morphology and wear for the megaherbivorous dinosaurs from the Dinosaur Park Formation (Upper Campanian) of Alberta, Canada // *PLoS ONE*. 2014. 9:e98605\_e98605. doi: 10.1371/journal.pone.0098605.

348. *Märss, T.* Exoskeletal ultrastructure of early vertebrates // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. № 2. P. 235–252.
349. *Meinke D.K.* A histological and histochemical study of developing teeth in *Polypterus* (Pisces, Actinopterygii) // *Archives of Oral Biology.* 1982. V. 27. P. 197–206.
350. *Menezes N.A., Weitzman S.H., Quagio-Grassiotto I.* Two new species and a review of the inseminating freshwater fish genus *Monotocheirodon* (Characiformes: Characidae) from Peru and Bolivia // *Papéis Avulsos de Zoologia.* 2013. V. 53. P. 129–144.
351. *Meunier F.J.* Spatial organization and mineralization of the basal plate of elasmoid scales in osteichthyans // *Am. Zool.* 1984. V. 25. P. 953–964.
352. *Meunier F.J., Gayet M.* Remaniement de la ganoïne chez un Semionotidae nouveau du Crétacé supérieur de Bolivie : intérêt paléobiologique // *Geobios.* 1992. V. 25. N. 6. P. 767–774.
353. *Meunier F.J., Gayet M., Géraudie J., Sire J.-Y., Zylberberg L.* Données ultrastructurales sur la ganoïne du dermosquelette des Actinoptérygiens primitif // *Proc. VIIth Int. Symp. Dental Morphology. Mém. Mus. natl. Hist. nat. Paris, Sér. / In: Russell, D.E., Santoro, J.-P., Sigogneau-Russel, D. (Eds.).* 1988. V. 53. P. 77–83.
354. *Meunier F.J., Mondéjar-Fernández J., Goussard F., Clément G., Herbin M.* Presence of plicidentine in the oral teeth of the coelacanth *Latimeria chalumnae* Smith 1939 (Sarcopterygii; Actinistia) // *J. Struct. Biol.* 2015. V. 190. P. 31–37. (doi:10.1016/j.jsb.2015.02.005)
355. *Meunier F.J., Otero O., Laurin M.* Histological study of the jaw teeth in the Devonian actinopterygian *Cheirolepis canadensis* (Whiteaves) // *International journal of ichthyology.* 2018. V. 42. № 1. P. 67–74.
356. *Mickle K.E., Bader K.* A new platysomid from the Upper Carboniferous of Kansas (USA) and remarks on the systematic of deep-bodied lower actinopterygians // *Acta Zoologica.* 2009. V. 90. P. 211–219.
357. *Minich M.G., Minich A.V.* Main stratigraphical borders of the Upper Permian of European Russia based on ichthyofauna and their rank estimation // *Abstract title. 32nd IGC. Florence, 2004.* P. 159.
358. *Minikh A.V.* New Orders Palaeoniscoids from Upper Permian in European Russia // *Obruchev symposium Evolutionary Palaeoichthyology. Abstracts volume. M.: PIN RAS, 2001.* P. 34.
359. *Minikh A.V., Minikh M.G., Mutter R.J., Benton M.J.* Unique Middle-Late Permian Actinopterygian fauna from the South Urals and Pre-Urals // *J. Vertebrate Paleontology.* 2009. V. 29. № 3. P. 149.

360. *Minikh M.G.* The Late Permian ichthyofauna from the east of the Russian Platform and Pre-Urals from systematic and ecological-palaeogeographical aspects / In Fossil Fishes as Living Animals. Academia, №. 1 // Edited by E. Mark-Kurik. Tallinn: Academy of Sciences of Estonia, 1992. P. 289-299.
361. *Minikh M.G., Minikh A.V.* Late Permian actinopterygian ichthyolites from Russia, methods of study and usage in geology // The Gross Symposium. Scientific sessions: Abstracts. Gottingen, Germany, 1993. P. 60.
362. *Minikh M.G., Minikh A.V.* On the role of ichthyofauna in the reconstruction's of the Permian and Triassic paleogeographic settings in the east of Europe // Obruchev symposium Evolutionary Palaeoichthyology. Abstracts volume. M.: PIN RAS, 2001. P. 35-36.
363. *Minikh M.G., Minikh A.V., Yankevich D.I.* Taxonomic composition and development of the Late Permian Ichthyofauna from East Europe // Obruchev symposium Evolutionary Palaeoichthyology. Abstracts volume. M.: PIN RAS, 2001. P. 36-37.
364. *Minikh M.G., Molostovskiy E., Molostovskaya I.I., Minikh A.V., Grishanov A.* New data on the Middle-Upper magnetic - biostratigraphic boundary in the East European Platform // Abstract in 33 RD International Geological Congress: Oslo, August, 2008. 1 p.
365. *Mouraviev F., Arefiev M., Silantiev V., Balabanov Y., Bulanov V., Bakaev A., Zharinova V.* Stratotype of the Urzhumian Regional Stage in the Monastery Ravine, Kazan Volga // In book: Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources. Bologna: Filodiritto Publisher, 2018. C. 188 – 196.
366. *Mouraviev F.A., Arefiev M.P., Silantiev V.V., Balabanov Yu.P., Bulanov V.V., Golubev V.K., Minikh A.V., Minikh M.G., Khaziev R.R., Fakhrutdinov E.I., Mozzherin V.V.* Monastery ravine section. Stratotype of Urzhumian and limitotype of the Severodvinian Stage // In Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama River Regions. A Field Guidebook of XVIII International Congress on Carboniferous and Permian / D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev, S.V. Nikolaeva (Eds.). Kazan: Kazan University Press, 2015. P. 120–141.
367. *Nakayama S., Rapp T., Arlinghaus R.* Fast-slow life history is correlated with individual differences in movements and prey selection in an aquatic predator in the wild // Journal of Animal Ecology. 2016. V. 86. № 2. P. 192–201.
368. *Naumcheva M.A., Golubev V.K.* Nonmarine ostracodes at the Permian–Triassic boundary of the central part of the East European Platform // Palaeoworld. 2019. doi.org/10.1016/j.palwor.2019.02.001

369. Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M. V. H. *Fishes of the World*. Fifth Edition. Hoboken: John Wiley & Sons, 2016. 752 p.
370. Newell A.J., Sennikov A.G., Benton M.J., Molostovskaya I.I., Golubev V.K., Minikh A.V., Minikh M.G. Disruption of playa-lacustrine depositional systems at the Permo-Triassic boundary: evidence from Vyazniki and Gorokhovets on the Russian Platform. // *J. Geological Society*. 2010. V. 167. P. 695-716.
371. Ohara W.M., Abrahão V.P., Espíndola V.C. *Hyphessobrycon platyodus* (Teleostei: Characiformes), a new species from the Rio Madeira basin, Brazil, with comments on how multicuspid teeth relate to feeding habits in Characidae // *Journal of Fish Biology*. 2017. V. 91 № 3. P. 835–850.
372. Ørvig, T. A survey of odontodes ('dermal teeth') from developmental, structural, functional, and phyletic points of view // *Problems in Vertebrate Evolution, Linnean Society Symposium. Series 4*. 1977 pp 53–75. Academic Press: London.
373. Ørvig, T. Microstructure and growth of the dermal skeleton in fossil actinopterygian fishes: *Birgeria* and *Scanilepis* // *Zool. Scr.* 1978. V. 7. P. 33–56.
374. Ørvig, T. Phylogeny of tooth tissues: evolution of some calcified tissues in early vertebrates // *In Structural and Chemical Organisation of Teeth*. 1967. P. 45–110.
375. Pindakiewicz M., Talanda M., Sulej T., Niedzwiedzky G., Sennikov A.G., Bakaev A.S., Bulanov V.V., Golubev V.K., Minikh A.A.. New finds of teeth of the herbivorous actinopterygians from the latest Permian of East European Platform and feeding convergence among extinct and extant ray-finned fish // *Acta Palaeontol. Pol.* 2020. V. 65. № 1. P. 71–79.
376. Poplin C., Wang N.C., Richter M., Smith M. An enigmatic actinopterygian pisces osteichthyes from the upper permian of China // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1991. V. 103. N 1. P. 1-20
377. Porokhovnichenko, L. Subdivision of the Bourguklin horizon of the Tunguska basin into three parts according to plant assemblages // *Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2017 and Fourth All-Russian Conference "Upper Palaeozoic of Russia"*. Kazan: Kazan University Press. 2017, eds. D.K. Nurgaliev and V.V. Silantiev. P. 163–164.
378. Pouilly M., Barrera S., Rosales C. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni watershed (Bolivia) // *Journal of Fish Biology*. 2006. V. 68. P. 137–156.
379. Purcell S.W., Bellwood D.R. A functional analysis of food procurement in two surgeonfish species, *Acanthurus nigrofuscus* and *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) // *Environmental Biology of Fishes*. 1993. № 37. P. 139–159.

380. *Purnell M., Seehausen O., Galis F.* Quantitative three-dimensional microtextural analyses of tooth wear as a tool for dietary discrimination in fishes // *J. Roy. Soc. Interface.* 2012. V. 9. P. 2225–2233.
381. *Qu Q., Haitina T., Zhu M., Ahlberg P.E.* New genomic and fossil data illuminate the origin of enamel // *Nature.* 2015. V. 526. P. 108–111.
382. *Qu Q., Sanchez S., Blom H., Tafforeau P., Ahlberg P.E.* Scales and tooth whorls of ancient fishes challenge distinction between external and oral ‘teeth’ // *PLoS ONE.* 2013b. V. 8. e71890.
383. *Qu Q., Sanchez S., Zhu M., Blom H., Ahlberg P.E.* The origin of novel features by changes in developmental mechanisms: ontogeny and three-dimensional microanatomy of polyodontode scales of two early osteichthyans // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2017. V. 92. № 2. P. 1189-1212.
384. *Qu Q., Zhu M., Wang W.* Scales and dermal skeletal histology of an early bony fish *Psarolepis romeri* and their bearing on the evolution of rhombic scales and hard tissues // *PLoS One.* 2013a. V. 8. № 4. e61485.
385. *Reissner, E.,* Über die Schuppen von *Polypterus* und *Lepidosteus* // *Arch. Anat. Physiol. wiss. Med.* Jg. 1859. P. 254–268.
386. *Richter M., Breitkreuz C.* Permian fish remains from the Peine Formation of northern Chile // *Modern Geology.* 1997. V. 21. P. 171-184.
387. *Richter M., Smith M.M.* A microstructural study of the ganoine tissue of selected lower vertebrates // *Zool. J. Linn. Soc.* 1995. V. 114. P. 173–212.
388. *Romano C., Koot M. B., Kogan I., Brayard A., Minikh A.V., Brinkmann W., Bucher H., Kriwet J.* Permian-Triassic Osteichthyes (bony fishes): Diversity dynamics and body size evolution // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 2016. V. 91. № 1. P. 106–147.
389. *Rüber L., Verheyen E., Meyer A.* Replicated evolution of trophic specializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika // *Proceeding National Academy of Science USA.* 1999. V. 96. P. 10230–10235.
390. *Rubidge B.S.* Re-uniting lost continents—Fossil reptiles from the ancient Karoo and their wanderlust // *S Afr J Geol.* 2005. V. 108. № 1. P. 135–172.
391. *Rücklin M, Donoghue P. C. J.* Evolutionary Origin of Teeth. in *Encyclopedia of Life Sciences.* Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2019. doi: 10.1002/9780470015902.a0026408
392. *Rücklin M, Donoghue P. C. J., Johanson Z., Trinajstić K., Marone F., Stampanoni M.* Development of teeth and jaws in the earliest jawed vertebrates // *Nature.* 2012. V. 491. P. 748–751.

393. *Rybczynski N., Reisz R.R.* Earliest Evidence for Efficient Oral Processing in a Terrestrial Herbivore // *Nature*. 2001. V. 411. P. 684–687.
394. *Sallan, L. C.* Major issues in the origins of ray-finned fish (Actinopterygii) biodiversity // *Biological Reviews*. 2014. V. 89. P. 950–971. (doi: 10.1111/brv.12086).
395. *Sasagawa I, Ishiyama M, Yokosuka H, Mikami M, Uchida T.* Tooth enamel and enameloid in actinopterygian fish // *Frontiers of Materials Science in China*. 2009. V. 3. P. 174–82.
396. *Sasagawa I, Ishiyama M.* Fine structural and cytochemical observations on the dental epithelial cells during cap enameloid formation stages in *Polypterus senegalus*, a bony fish (Actinopterygii) // *Connective Tissue Research*. 2005. V. 46. P. 33–52.
397. *Sasagawa I, Ishiyama M.* The structure and development of the collar enameloid in two teleost fishes, *Halichoeres poecilopterus* and *Pagrus major* // *Anatomy and Embryology*. 1988. V. 178. P. 499–511.
398. *Sasagawa I., Yokosuka H., Ishiyama M., Mikami M., Shimokawa H., Uchida T.* Fine structural and immunohistochemical detection of collar enamel in the teeth of *Polypterus senegalus*, an actinopterygian fish // *Cell and Tissue Research*. 2012. V. 347. N 2. P. 369–381. doi:10.1007/s00441-011-1305-4
399. *Sayed A. El-D. H, Mahmoud U.M., Essa F.* The microstructure of buccal cavity and alimentary canal of *Siganus rivulatus*: Scanning electron microscope study // *Microscopy Research and Technique*. 2019. V. 82. № 4. P. 443-45.
400. *Schaumberg G.* Der Richelsdorfer Kupferschiefer und seine Fossilien. III. Die tierischen Fossilien des Kupferschiefers. 2. Vertebraten. // *Aufschluss*. 1977. V. 28. № 8/9. P. 297-352.
401. *Schaumberg, G.* Über wenig bekannte Acrolepiden aus dem oberpermischen Kupferschiefer und Marl-Slate von Deutschland und NE-England // *Philippia*. 1996. V. 7. N. (5). P. 325-354.
402. *Scholze F., Golubev V.K., Niedźwiedzki G., Schneider J.W., Sennikov A.G.* Late Permian conchostracans (Crustacea, Branchiopoda) from continental deposits in the Moscow Syncline, Russia // *J. of Paleontol.* 2019. V. 93. Is. 1. P. 72–97.
403. *Scholze, F., Golubev, V.K., Niedzwiedzki, G., Sennikov, A.G., Schneider, J.W., Silantiev, V.V.* Early Triassic Conchostracans (Crustacea: Branchiopoda) from the terrestrial Permian-Triassic boundary sections in the Moscow syncline // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2015. V. 429. P. 22–40.
404. *Schultze H.-P.* Ausgangsform und Entwicklung der rhombischen Schuppen der Osteichthyes (Pisces) // *Paläontol. Zeitschrift*. 1977. V. 51. P. 152–168.

405. *Schultze H.-P.* Hard tissues in fish evolution: history and current issues // *Cybium: Intern. J. Ichthyol.* 2018. V. 42. № 1. P. 29–39.
406. *Schultze H.-P.* Marine to onshore vertebrates in the Lower Permian of Kansas and their paleoenvironmental implications // *The University of Kansas, Paleontological Contributions.* 1985. V. 113. P. 1–18.
407. *Schultze H.-P.* Morphologische und histologische Untersuchungen an Schuppen mesozoischer Actinopterygier (Uebergang von Ganoid zu Rundschuppen) // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1966. V. 126. № 3. P. 232–314.
408. *Schultze H.-P.* Palaeoniscoidea-Schuppen aus dem Unterdevon Australiens und Kanadas und aus dem Mitteldevon Spitzbergens // *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Ser. Geol.* 1968. V. 16. P. 342–368.
409. *Schultze H.-P.* Scales, Enamel, Cosmine, Ganoine, and Early Osteichthyans // *Comptes Rendus Palevol.* 2016. V. 15. № 1–2. P. 83–102.
410. *Selezneva A.A.* Evenkia — Ancestor of Polypterus (Actinopterygii) // *Paleontol. J.* 1985. V. 19. P. 1–6.
411. *Senay C., Boisclair D., Peres-Neto P.R.* Habitat-based polymorphism is common in stream fishes // *Journal of Animal Ecology.* 2015. V. 84. P. 219–227.
412. *Sennikov A.G., Golubev V. K.* Sequence of Permian Tetrapod Faunas of Eastern Europe and the Permian–Triassic Ecological Crisis // *Paleontol. J.* 2017. V. 51. № 6. P. 600–611.
413. *Sereno P.C., Xijin Z., Lin T.* A new psittacosaur from Inner Mongolia and the parrot-like structure and function of the psittacosaur skull // *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences.* 2010. V. 277. PP. 199–209. doi: 10.1098/rspb.2009.0691.
414. *Shakman E., Boedeker C., Bariche M., Kinzelbach R.* Food and feeding habits of the Lessepsian migrants *Siganus luridus* Ruppell, 1828 and *Siganus rivulatus* Forsskal, 1775 (Teleostei: Siganidae) in the southern Mediterranean (Libyan coast) // *J. Biol. Res. Thessalon.* 2009. V. 12. P. 115–124.
415. *Silantiev V., Arefiev M., Mouraviev F., Bulanov V., Ivanov A., Urazaeva M., Bakaev A., Zharinova V.* The Parastratotype of the Urzhumian Stage in the Vyatka-Kazan Region, East-European Platform // In book: *Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources.* Bologna: Filodiritto Publisher, 2018. C. 206 – 215.
416. *Silantiev V.V., Arefiev M.P., Nurgalieva N.G., Mouraviev F.A., Bulanov V.V., Ivanov A.O., Urazaeva M.N., Khaziev R.R., Fakhrutdinov E.I., Kuzina D.M.* Cheremushka section. Parastratotype of Urzhumian Stage // In *Type and reference sections of the Middle and Upper*

- Permian of the Volga and Kama River Regions. A Field Guidebook of XVIII International Congress on Carboniferous and Permian / D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev, S.V. Nikolaeva (Eds.). Kazan: Kazan University Press, 2015a. P. 70–119.
417. *Silantiev V.V., Kotlyar G.V., Zorina S.O., Golubev V.K., Liberman V.B.* The geological setting and Permian stratigraphy of the Volga and Kama river regions // In Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama River Regions. A Field Guidebook of XVIII International Congress on Carboniferous and Permian / D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev, S.V. Nikolaeva (Eds.). Kazan: Kazan University Press, 2015b. P. 10–23.
418. *Silantiev V.V., Nurgalieva N.G., Mouraviev F.A., Kabanov P.B., Urazaeva M.N., Khaziev R.R., Fakhrutdinov E.I., Mozzherin V.V.* Egorova K. A. Sentyak section. Upper Kazanian in continental facies. In Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama River Regions. A Field Guidebook of XVIII International Congress on Carboniferous and Permian / D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev, S.V. Nikolaeva (Eds.). Kazan: Kazan University Press, 2015c. P. 154–173.
419. *Sire J.-Y., Géraudie J., Meunier F.J., Zylberberg L.* On the origin of ganoine: histological and ultrastructural data on the experimental regeneration of the scales of *Calamoichthys calabaricus* (Osteichthyes, Brachiopterygii, Polypteridae) // *Am. J. Anat.* 1987. V. 180. № 4. P. 391–402.
420. *Sire J.-Y., Meunier F.J.* The canaliculi of Williamson in holostean bone (Osteichthyes, Actinopterygii): A structural and ultrastructural study // *Acta Zool. (Stockh.)* 1994. V. 75. P. 235–247.
421. *Sire, J.-Y.* From ganoid to elasmoid scales in the actinopterygian fishes // *Neth. J. Zool.* 1990. V. 40. № 1–2. P. 75–92.
422. *Sire, J.-Y., Donoghue P.C.J., Vickaryous M.K.* Origin and evolution of the integumentary skeleton in non-tetrapod vertebrates // *Journal of Anatomy.* 2009. V. 214. P. 409–440.
423. *Smith H.M.* Evolutionary lines in tooth attachment and replacement in reptiles: their possible significance in mammalian dentition // *Transactions of the Kansas Academy of Science.* 1958. V. 61. P. 216–225.
424. *Smith M. M., Sansom I. J.* Evolutionary origins of dentine in the fossil record of early vertebrates: diversity, development and function // *Development, function, and evolution of teeth.* Cambridge: Cambridge University Press, 2000. P. 65-81.

425. *Smith M.M., Johanson Z.* The dipnoan dentition: A unique adaptation with a longstanding evolutionary record // *The Biology of Lungfishes*. Enfield: CRC Press, 2011. P. 219–241.
426. *Štamberg S.* Actinopterygians of the Stephanian sediments of the Krkonoše Piedmont Basin (Bohemian Massif) and their palaeobiogeographic relationship // *Bulletin of Geosciences*. 2016. V. 91. № 1. P. 169–186
427. *Steelman J.T., Webb J.F., Albertson R.C., Kocher T.D.* The cusp of evolution and development: a model of cichlid tooth shape diversity // *Evolution & Development*. 2003. V. 6. P. 600–608.
428. *Sues H.-D., Reisz R.R.* Origins and early evolution of herbivory in tetrapods // *Trends in Ecology & Evolution*. 1998. V. 13. P. 141–145.
429. *Sytchevskaya E.K.* Freshwater fish fauna from the Triassic of northern Asia // In *Mesozoic Fishes 2. Systematics and Fossil Record* (eds G. Arratia and H.-P. Schultze). 1999. P. 445–468.
430. *Tada S., Hori M., Yamaoka K., Hata H.* Diversification of functional morphology in herbivorous cichlids (Perciformes: Cichlidae) of the tribe Tropheini in Lake Tanganyika // *Hydrobiologia*. V. 791. № 1. P. 83–101.
431. *Takai F.* On *Atherstonia madagascariensis*, a new species of palaeoniscoid fish from Madagascar // *Proceedings of the Japan Academy*. 1976. V. 52. P. 25–28.
432. *Tebbett S.B., Goatley C.H.R., Bellwood D.R.* The Effects of Algal Turf Sediments and Organic Loads on Feeding by Coral Reef Surgeonfishes // *PLoS ONE*. 2017. V. 12. № 1. e0169479. doi:10.1371/journal.pone.0169479
433. *Tebbett S.B., Goatley C.H.R., Huertas V., Mihalitsis M., Bellwood D.R.* A functional evaluation of feeding in the surgeonfish *Ctenochaetus striatus*: the role of soft tissues // *R. Soc. open sci.* 2018. 5: 171111. doi: 10.1098/rsos.171111
434. *Trapani J., Yamamoto Y., Stock D.W.* Ontogenetic transition from unicuspid to multicuspid oral dentition in a teleost fish: *Astyanax mexicanus*, the Mexican tetra (Ostariophysi: Characidae) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2005. V. 145. P. 523–538.
435. *Trinajstić K.* Scale morphology of the Late Devonian palaeoniscoid *Moythomasia durgaringa* Gardiner & Bartram, 1977 // *Alcheringa*. 1999a. V. 23. P. 9–19.
436. *Trinajstić K.* Scales of palaeoniscoid fishes (Osteichthyes: Actinopterygii) from the Late Devonian of Western Australia // *Records of the Western Australian Museum*. 1999b. V. 57. P. 93–106

437. *Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Minikh A.V., Surkov M.V., Benton M.I.* Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia // *Earth Science Reviews*. 2005. V. 69. P. 27-77.
438. *Tyler, J.C., Bannikov, A.F.* Relationships of the fossil and recent genera of rabbitfishes (Acanthuroidei: Siganidae) // *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. 1997. P. 1–35. doi.org/10.5479/si.00810266.84.1
439. *Vandenplas S., DeClercq A., Huysseune A.* Tooth replacement without a dental lamina: The search for epithelial stem cells in *Polypterus senegalus* // *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution*. 2014. V. 322. P. 281–293.
440. *Vandervennet E., Wautier K., Verheyen E., Huysseune A.* From conical to spatulate: intra- and interspecific changes in tooth shape in closely related cichlids (Teleostei; Cichlidae: Eretmodini) // *Journal of Morphology*. 2006. V. 267. № 4. P. 516–525.
441. *Varriale F.J.* Dental microwear reveals mammal-like chewing in the neoceratopsian dinosaur *Leptoceratops gracilis* // *PeerJ*. 2016. 4:e2132 doi.org/10.7717/peerj.2132
442. *Wacker K., Bartsch P., Clemen G.* The development of the toothpattern and dentigerous bones in *Polypterus senegalus* (Cladistia, Actinopterygii) // *Annals of Anatomy*. 2001. V. 183. P. 37–52.
443. *Williamson W.C.* On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish // *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, 1849. V. 139. P. 435-475.
444. *Witte F., van Oijen M.J.P.* Taxonomy, ecology and fishery of Lake Victoria haplochromine trophic groups // *Zool. Verh. Leiden*. 1990. V. 262. P. 1-47.
445. *Woodward A.S.* Further notes on fossil fishes from the Karoo Formation of South Africa // *Annals and Magazine of Natural History*. 1893. V. 12. P. 393–398.
446. *Woodward A.S.* On *Atherstonia australis* and *Ctenolates avus*. two new species of fossil fishes from New South Wales // *Rec. Geol. Survey N. S. W.* 1902. V. 7. P. 1-5.
447. *Woodward A.S.* On *Atherstonia*, a new genus of palaeoniscid fishes from the Karoo Formation of South Africa // *Annals and Magazine of Natural History*. 1889. V. 4. P. 239-242.
448. *Wootton R.J.* Ecology of teleost fishes // New York: Chapman and Hall. 1990. P. 404.
449. *Yamaoka K.* Feeding behavior and dental morphology of algae scraping cichlids (Pisces: Teleostei) in Lake Tanganyika // *African Study Monographs*. 1983. V. 4. P. 77–89.
450. *Zhu Y.-A., Ahlberg P. A., Zhu M.* The Evolution of Vertebrate Dermal Jaw Bones in the Light of Maxillate Placoderms // *Evolution and development of fishes*. Cambridge : Cambridge University Press, 2019. P. 71-86.

451. *Zidek J.* Late Pennsylvanian Chondrichthyes, Acanthodii, and deep-bodied Actinopterygii from the Kinney Quarry, Manzanita Mountains // *New Mexico Geology and paleontology of the Kinney Brick Quarry, Late Pennsylvanian, Central New Mexico* / Zidek J. (ed.). Socorro, NM: New Mexico Bureau of Mines & Mineral Resources Bulletin. 1992. V. 138. P. 145–82.
452. *Zylberberg L., Meunier F.J.* A revisited histological study of the fin-rays of *Polypterus senegalus* (Cladistia, Polypteridae) // *Comptes Rendus Palevol.* 2013. V. 12. P. 203–210.
453. *Zylberberg L., Meunier F.J., Laurin M.* A microanatomical and histological study of the postcranial dermal skeleton of the Devonian actinopterygian *Cheirolepis canadensis* // *Acta Palaeontologica Polonica.* 2016. V. 61. N. 2. P. 363–376.

## ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

**Фототаблица I.** Чешуи *Discordichthyiformes* A.Minich, 1998. Вид сверху. Фиг. 1-3. *Discordichthys spinifer* A. Minich, 1998. 1 – фрагмент чеши, экз. ПИН РАН № 5157/590, 1а – общий вид, 1б – тот же экземпляр, увеличено, 2 – фрагмент чеши, экз. ПИН РАН № 5157/591, 3 – фрагмент чеши, экз. ПИН РАН № 5157/592. Фиг. 4-8. *Geryonichthys longus* A.Minich, 1998. 4 – коньковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5674/3, 5 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/1, 5а – общий вид, 5б – тот же экземпляр, изнутри, 5в – тот же экземпляр, увеличено, 6 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/2, 7 – боковая (?) чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/3, 8 – коньковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/4. Фиг. 9-12. *Mutovinia stella* Minich, 1992. 9 – фрагмент чеши, экз. ПИН РАН № 5676/22, 9а – общий вид, 9б – тот же экземпляр, увеличенно, 10 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5674/10, 10а – общий вид, 10б – тот же экземпляр, увеличено, 11 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5676/23, 11а – общий вид в нормальном свете, 11б – боковая чешуя, из которой изготовлен шлиф, 11в – тот же экземпляр, в нормальном свете, увеличено, 11г – тот же экземпляр, в поляризованном свете, увеличено, 12 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5676/24. Фиг. 1-3. – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин»; фиг. 4 – местонахождение Жуков овраг-1-А, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, вохминская свита, жуковская пачка; фиг. 5-8 – местонахождение Сундырь-1, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт; фиг. 9, 11, 12 – местонахождение Климово-1, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, саларевская свита, ровдинская пачка; фиг. 10 – местонахождение Гороховец, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка. Длина масштабной линейки для 1б, 5в, 10а – 0,1 мм, для всех остальных – 0,5 мм.

**Фототаблица II.** Чешуи *Burguklia* Kazantseva-Selezneva, 1980. Вид сверху, кроме фиг. 5, 7 (вид снизу). Фиг. 1–8. *Burguklia minichorum* Вакаев, Kogan, 2020. 1 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5157/582, 2 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5157/583, 3 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5157/584, 4 – чешуя участка F, экз. ПИН РАН № 5157/585, 5 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5157/586, 6 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5157/587, 7 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5157/588, 8 – чешуя участка D, экз. ПИН РАН № 5157/589. Фиг. 9. Голотип *Burguklia gdali* Kazantseva-Selezneva, 1980, экз. ПИН РАН № 3735/15, фрагмент

чешуйного покрова. 9а – общий вид, 9б – тот же экземпляр, увеличено, 9в – тот же экземпляр, увеличено, 9г – тот же экземпляр, увеличено, 9д – тот же экземпляр, увеличено. Фиг. 1–2. – местонахождение Повойска, Кировская область, Арбажский район; татарский отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, сухонский горизонт, котельническая свита, слободские слои; фиг. 3–8 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин»; фиг. 9 – местонахождение Имангда, Красноярский край, Норильский район; нижняя (?) пермь, бургуклинская свита. Длина масштабной линейки для 1-8 – 1 мм, для 9 – указана на фото.

**Фототаблица III.** Микроструктура чешуй *Burguklia minichorum* Вакаев, Коган, 2020. Фиг. 1 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5157/590, общий вид в нормально свете, 2 – тот же экземпляр, общий вид в поляризованном свете, 3 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5157/591, общий вид в нормально свете, 4 – тот же экземпляр, общий вид в поляризованном свете. Фиг. 1-4 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин». Отмеченные прямоугольником регионы показаны в фототаблице 3, цифрами отмечены номера фигур. Красные стрелки указывают полости остеоцитов. Условные обозначения: а - артефакт?, b – клеточная кость, d - дентин, g - ганоин, ga – передняя канавка, gr – задняя канавка, k - киль, la – передний валик, lp – задний передний валик, od - одонтоды, sh – Шарпеевы волокна, vc – каналы васкулярной системы. Длина масштабной линейки указана на фото.

**Фототаблица IV.** Микроструктура (продолжение) и ультраскульптура чешуй *Burguklia minichorum* Вакаев, Коган, 2020. Фиг. 1 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5157/590, увеличенный фрагмент в нормально свете, 2 – тот же экземпляр, увеличенный фрагмент в нормально свете, 3 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5157/591, увеличенный фрагмент в нормально свете, 4 – тот же экземпляр, общий вид в поляризованном свете, 5 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5157/589, 5а – общий вид, 5б – тот же экземпляр, увеличено, 5в – тот же экземпляр, увеличено. Фиг. 1-5 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин». Условные обозначения ка на фототаблице 2. Длина масштабной линейки для фиг. 1-4 – 0,1 мм, для остальных указана на фото.

**Фототаблица V.** Чешуи *Palaeoniscum kasanense* Geinitz et Vetter, 1880. Вид сверху. Фиг. 1 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5800/12, 2 – чешуя участка В-Ф, экз. ПИН РАН № 5800/13, 3 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5800/14, 4 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5800/15, 5 – коньковая чешуя из передней части тела, экз. ПИН РАН № 5800/16, 6 – экз. ПИН РАН № 5799/17, 6а – чешуя участка В, 6б – горизонтальный шлиф, изготовленный из этой чешуи, в нормальном свете, 7 – экз. ПИН РАН № 5799/18, 7а – чешуя участка В-С, 7б – вертикальный шлиф, изготовленный из этой чешуи, в нормальном свете, экз.. Фиг. 1–5 – местонахождение Усть-Коин, Республика Коми, Князьпогостский район; биармийский отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус; фиг 6, 7 – местонахождение Сентяк, Республика Татарстан, Елабужский район; биармийский отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус, камышлинские слои. Длина масштабной линейки для 6б, 7б – 0,5 мм, для остальных – 1 мм.

**Фототаблица VI.** Чешуи *Uranichthys pretoriensis* A. Minich, 2009. Вид сверху. Фиг. 1 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5788/12, 2 – чешуя участка В-Ф, экз. ПИН РАН № 5788/13, 3 – чешуя участка С-Д, экз. ПИН РАН № 5788/14, 4 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5785/2, 5 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5785/3, 6 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5788/15, 7 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5788/16, 8 – чешуя участка С в анисовом масле, экз. ПИН РАН № 5788/17, 9а – чешуя участка С, 9б – вертикальный шлиф, изготовленный из этой чешуи, в нормальном свете, экз. ПИН РАН № 5788/18, 10а – чешуя участка В-С, 10б – горизонтальный шлиф, изготовленный из этой чешуи, в нормальном свете, экз. ПИН РАН № 5788/19, 10в – тот же экземпляр, увеличено, в поляризованном свете. Фиг. 1–3, 6–10 – местонахождение Сундырь-1, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт; фиг. 4–5 – местонахождение Воздвиженка В, Оренбургская область, Асекеевский район; биармийский отдел, уржумский ярус. Длина масштабной линейки для 8 – 0,2 мм, для 9б, 10б, в – 0,1 мм, для остальных – 1 мм.

**Фототаблица VII.** Чешуи Acropholidae Kazantseva, 1977. Вид сверху. Фиг. 1-6. *Kazanichthys golyushermensis* Esin, 1995, 1 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5800/1, 2 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5800/2, 3 – чешуя участка Д, экз. ПИН РАН № 5800/3, 4 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5800/4, 5 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5800/5, 6 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5800/6. Фиг. 7-11. *Acropholis stensioei* Aldinger, 1937, 7 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5800/7, 8 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5800/8, 9 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5800/9, 10 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5800/10, 11 – чешуя участка Д, экз. ПИН РАН № 5800/11. Фиг. 12-13. *Palaeostrugia rhombifera* (Eichwald,

1857), 12 – чешуя, экз. ПИН РАН № 5157/593, 13 – чешуя, экз. ПИН РАН № 5157/594. Фиг. 1-11 – местонахождение Усть-Коин, Республика Коми, Князьпогостский район; биармийский отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус; фиг. 12, 13 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин». Длина масштабной линейки 1 мм.

**Фототаблица VIII.** Чешуи *Acropholidae* Kazantseva, 1977, вид сверху (кроме 4б – вид снизу). Фиг. 1. *Acropholis* sp., чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5801/1. Фиг. 2, 3, 5-10. *Acropholis* cf. *stensioei*, 2 – чешуя участка В-С (подростковая стадия), экз. ПИН РАН № 5652/207, 3 – чешуя участка С (подростковая стадия), экз. ПИН РАН № 5652/208. 4 *Acropholis* sp., чешуя участка С (?), экз. ПИН РАН № 5157/607, 4а – с наружной стороны, 4б – с внутренней стороны. Фиг. 5-11. *Acropholis* cf. *stensioei*, 5 – чешуя участка А (взрослая стадия), экз. ПИН РАН № 5652/209, 6 – чешуя участка В (взрослая стадия), экз. ПИН РАН № 5652/210, 7 – чешуя участка С (подростковая стадия), экз. ПИН РАН № 5788/50, 8 – чешуя участка В (взрослая стадия), экз. ПИН РАН № 5652/211, 9 – чешуя участка А (подростковая стадия), экз. ПИН РАН № 5652/212, 10 – чешуя участка С (подростковая стадия), экз. ПИН РАН № 5652/213. Фиг. 11. *Acropholis* sp., чешуя участка С (?), экз. ПИН РАН № 5157/608. Фиг. 1 – местонахождение Аксаково, Самарская область, Шенталинский район; биармийский отдел, казанский ярус, печищинские слои; фиг. 2, 3, 5, 6, 8-10 – местонахождение Марьюшкина Слуда-С, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита, кичугская пачка; фиг. 4, 11 – местонахождение Гремячка, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка малиновых глин; фиг. 7 – местонахождение Сундырь-4, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита. Длина масштабной линейки 1 мм.

**Фототаблица IX.** Фрагменты скелета *Kazanichthys golyushermensis* Esin, 1995. Фиг. 2б, 3б, 5б, 8б – вид снизу, остальные – вид сверху. Фиг. 1 – фрагмент челюсти с зубами, экз. ПИН РАН № 5799/9. Фиг. 2-8. 2 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5799/10, 3 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5799/11, 4 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5799/12, 5 – чешуя участка F, экз. ПИН РАН № 5799/13, 6 – чешуя участка В-F, экз. ПИН РАН № 5799/14, 7 – чешуя участка С-D, экз. ПИН РАН № 5799/15, 8 – чешуя участка E, экз. ПИН РАН № 5799/16. Фиг. 9. *Kazanichthys uralensis* A.Minich, 2009, чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5157/595. Фиг. 1-8 – Местонахождение Сентяк, Республика Татарстан, Елабужский район; биармийский отдел,

казанский ярус, нижеказанский подъярус, камышлинские слои; фиг. 9 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин». Длина масштабной линейки 1 мм.

**Фототаблица X.** Чешуи актиноптеригий. Вид сверху. Фиг. 1–7. *Kazanichthys viatkensis* Esin, 1995, 1 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5802/1, 2 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5802/2, 3 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5802/3, 4 – чешуя участка F, экз. ПИН РАН № 5802/4, 5 – коньковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5802/5, 6 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5802/6, 7 – чешуя участка D, экз. ПИН РАН № 5802/7. Фиг. 8, 9. *Strelnia certa* A. Minich, 1995, 8 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5652/224, 9 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5652/225. Фиг. 1–7 – местонахождение Шихово-Чирки, Кировская область, Проницкий район; биармийский отдел, казанский ярус, вышеказанский подъярус, вышеуслонские слои; фиг. 8, 9 – местонахождение Устье Стрельны Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, полдарская свита, стрельненская пачка. Длина масштабной линейки для 1 мм.

**Фототаблица XI.** Чешуи Acropholidae (?) Kazantseva, 1977. Вид сверху. Фиг. 1-7 – *Strelnia insolita* Esin, 1996. 1а – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5788/5, 1б – тот же экземпляр, увеличено, 2а – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5788/6, 2б – тот же экземпляр, увеличено, 3а – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5788/7, 3б – тот же экземпляр, увеличено, 4 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5788/8, 5 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5788/9, 6 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5788/10, 7 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5788/11. Фиг. 8 – чешуя участка С, *Sludalepis spinosa* A. Minich, 2001, экз. ПИН РАН № 5788/46. Фиг. 1–7 – местонахождение Сундырь-1, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт; фиг. 8 – местонахождение Сундырь-4, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита. Длина масштабной линейки для 1б, 2б, 3б – 0,1 мм, для остальных - 1 мм.

**Фототаблица XII.** Чешуи *Boreolepis tataricus* Esin, 1996. Вид сверху. Фиг. 1 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5652/214, 2 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5652/215, 3 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5652/216, 4 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5652/217, 5 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5652/218, 6 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5652/219, 7 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5652/220, 8 – чешуя участка С, экз.

ПИН РАН № 5652/221, 9 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5652/222, 10 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5652/223. Фиг. 1–10 – местонахождение Марьюшкина Слуда-С, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита, кичугская пачка. Длина масштабной линейки для 1 мм.

**Фототаблица XIII.** Чешуи *Samarichthys* A. Minich, 1990. Вид сверху (коме 8б – вид снизу). Фиг. 1–6. *Samarichthys nikolaevae* (Esin, 1996). 1 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5802/8, 2 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5802/9, 3 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5802/10, 4 – чешуя участка С-Ф, экз. ПИН РАН № 5802/11, 5 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5802/12, 6 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5802/13. Фиг. 6, 8. *Samarichthys luxus* A. Minich, 1990. 7а – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5157/608, 7б – тот же экземпляр, увеличено, 8а – чешуя участка С в анисовом масле, вид сверху, экз. ПИН РАН № 5157/609, 7б – тот же экземпляр в анисовом масле, вид снизу. Фиг. 1–6 – местонахождение Шихово-Чирки, Кировская область, Проницкий район; биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои; фиг. 7. 8 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район. Длина масштабной линейки для 7б – 0,1 мм, для остальных – 1 мм.

**Фототаблица XIV.** Чешуи актиноптеригий. Вид сверху. Фиг. 1-3. *Alilepis esini* A. Minich, 2006. 1 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5799/1, 2 – чешуя участка В (?), экз. ПИН РАН № 5799/2, 3 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5799/3, 5а – общий вид, 5б – тот же экземпляр, увеличено. Фиг. 4, 5. *Elonichthys contortus* Esin. 4 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5799/4, 5 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5799/5. Фиг. 6-10. *Varialepis stanislavi* A. Minich, 2009. 6 – чешуя участка С-D, экз. ПИН РАН № 5785/4, 7 – чешуя участка D-С, экз. ПИН РАН № 5785/5, 8 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5785/6, 9 – чешуя участка С-Ф, экз. ПИН РАН № 5785/7, 10 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5785/8. Фиг. 11, 12. *Strelnia insolita* Esin, 1996. 11 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5788/51, 11а – общий вид в нормально свете, 11б – чешуя участка С, из которой изготовлен шлиф, 12 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5788/52. Фиг. 1-5. – местонахождение Сентяк, Республика Татарстан, Елабужский район; биармийский отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, камышлинские слои; фиг. 6-10 – местонахождение Донгуз-6, Оренбургская область, Оренбургский район; татарский отдел, северодвинский ярус, малокинельская свита; фиг. 11, 12 – местонахождение Полдарса, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус,

верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, нижнепутятинский подгоризонт, полдарсская свита, устьполдарсская пачка. Длина масштабной линейки для 3б – 0,1 мм, для 1, 2, 3а – 0,5 мм, для всех остальных – 1 мм.

**Фототаблица XV.** Чешуи *Varialepis bergi* A. Minich, 1990. Вид сверху, кроме 7г (вид снизу). Фиг. 1 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5157/596, 1а – общий вид, 1б – тот же экземпляр, увеличено, 2 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5157/597, 2а – общий вид, 2б – тот же экземпляр, увеличено, 3 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5157/598, 3а – общий вид, 3б – тот же экземпляр, увеличено, 4 – чешуя участка F, экз. ПИН РАН № 5157/599, 4а – общий вид, 4б – тот же экземпляр, увеличено, 5 – чешуя участка D, экз. ПИН РАН № 5157/600, 5а – общий вид, 5б – тот же экземпляр, увеличено, 6 – чешуя участка D, экз. ПИН РАН № 5157/601, 6а – общий вид, 6б – тот же экземпляр, увеличено, 7 – чешуя участка А-Е, экз. ПИН РАН № 5157/602 томографическая реконструкция, 7а – общий вид в прозрачном варианте, 7б – общий вид в прозрачном варианте со «срезанными» гребными скульптуры, 7в – общий вид в не прозрачном варианте, 7г – общий вид в не прозрачном варианте с внутренней стороны. 8 – чешуя участка В в анисовом масле, экз. ПИН РАН № 5157/603, 9 – чешуя участка Е-В в анисовом масле, экз. ПИН РАН № 5157/604. Фиг. 1–9 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин». Длина масштабной линейки для 1а, 2а, 3а, 4а, 5а, 6а, – 0,1 мм, для остальных – 1 мм.

**Фототаблица XVI.** Чешуи *Varialepis vitalii* A. Minich, 2009. Вид сверху. Фиг. 1 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5674/4, 2 – чешуя участка С-D, экз. ПИН РАН № 5787/5, 3 – чешуя участка Е-В, экз. ПИН РАН № 5787/6, 4 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5674/5, 5 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5674/6, 6 – чешуя участка С-D, экз. ПИН РАН № 5787/7, 7 – чешуя участка D-C, экз. ПИН РАН № 5787/8, 8 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5674/7, 9 – чешуя участка С-F, экз. ПИН РАН № 5674/8, 10 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5674/9, 11 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5786/3. Фиг. 1, 4, 5, 8-10 – местонахождение Жуков овраг-1-А, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, вохминская свита, жуковская пачка; фиг. 2, 3, 6, 7 – точное местонахождение не известно; фиг. 6 – местонахождение Галибиха, Нижегородская область, Воскресенский район; татарский отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, вятская свита, замощниковская пачка; фиг. 11 – местонахождение Сартаково, Нижегородская область, Богородский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский

подъярус, верхи нефедовского или низы жуковского горизонта. Длина масштабной линейки 1 мм.

**Фототаблица XVII.** Чешуи *Toyemia tverdochlebovi* Minich, 1990. Вид сверху, кроме фиг. 10 (вид снизу). Фиг. 1 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5652/226, 1а – общий вид, 1б – тот же экземпляр, увеличено, 1в – тот же экземпляр, увеличено, 2 – чешуя из основания лепидотрихии, экз. ПИН РАН № 5652/227, 3 – чешуя лепидотрихии, экз. ПИН РАН № 5652/228, 4 – чешуя лепидотрихии, экз. ПИН РАН № 5652/229, 4а – общий вид, 4б – тот же экземпляр, увеличено; 5 – чешуя участка D, экз. ПИН РАН № 5788/53, 6 – чешуя участка F, экз. ПИН РАН № 5788/54, 7 – чешуя участка A, экз. ПИН РАН № 5788/55, 8 – чешуя участка B, экз. ПИН РАН № 5788/56, 9 – чешуя участка E, экз. ПИН РАН № 5788/57, 10 – чешуя участка B (подростковая стадия) в анисовом масле, экз. ПИН РАН № 5788/58, 10а – общий вид, 10б – тот же экземпляр, увеличено, 10в – тот же экземпляр, увеличено, 11 – чешуя участка С в анисовом масле, ПИН РАН № 5788/59, 12 – чешуя лепидотрихии в анисовом масле, ПИН РАН № 5788/60. Фиг. 1–4 – Микулино-3, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита, пуртовинская пачка; фиг. 5–12 – местонахождение Донгуз-6, Оренбургская область, Оренбургский район; татарский отдел, северодвинский ярус, малокинельская свита. Длина масштабной линейки для 1а, 2, 3, 4а, 5-9, 10а, 11, 12 – 0,5 мм, для 1б-г, 4б, 10б, в – 0,1 мм.

**Фототаблица XVIII.** Чешуи *Toyemia blumentalis* A. Minich, 2009. Вид сверху. Фиг. 1 – чешуя участка А-В, экз. ПИН РАН № 5674/11, 2 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5674/12, 3 – чешуя участка А, экз. ПИН РАН № 5674/13, 4 – чешуя участка В, экз. ПИН РАН № 5674/14, 5 – чешуя участка F (передняя часть), экз. ПИН РАН № 5674/15, 6 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5674/16, 7 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5674/17, 8 – чешуя участка А-Е, экз. ПИН РАН № 5674/18, 9 – коньковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5674/19, 10 – чешуя участка E, экз. ПИН РАН № 5787/9, 11 – чешуя участка В-С, экз. ПИН РАН № 5787/10, 11а – общий вид, 11б – тот же экземпляр, увеличено, 11в – тот же экземпляр, увеличено, 12 – чешуя лепидотрихии, экз. ПИН РАН № 5787/11, 13 – чешуя лепидотрихии, экз. ПИН РАН № 5787/12. Фиг. 1–9 – местонахождение Гороховец, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка; фиг. 10-13 – местонахождение Галибиха, Нижегородская область, Воскресенский район; татарский отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский

горизонт, вятская свита, замошниковская пачка. Длина масштабной линейки для 1-9 – 1 мм, для 10, 11а, 12, 13 – 0,5 мм, для 11б, в – 0,1 мм.

**Фототаблица XIX.** Микроструктура чешуй *Toyemia blumentalis* A. Minich, 2009. Фиг. 1. – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5674/20, 1а – общий вид в нормально свете, 1б – чешуя участка В-С, из которой изготовлен шлиф, 2 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5674/21, 2а – общий вид в нормально свете, 2б – чешуя участка С, из которой изготовлен шлиф, 2в – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 2г – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 3 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5674/22, 3а – общий вид в нормально свете, 3б – чешуя участка В, из которой изготовлен шлиф, 3в – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 3г – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 4 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5674/23, 4а – общий вид в нормально свете, 4б – чешуя участка В, из которой изготовлен шлиф, 4в – общий вид в поляризованном свете, 4г – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете. Фиг. 1–4 – местонахождение Гороховец, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка. Длина масштабной линейки для 1б, 2б, 3б, 4б – 1 мм, для всех остальных – 0,1 мм.

**Фототаблица XX.** Микроструктура чешуй *Evenkiidae* Selezneva, 1985. Фиг. 1, 2. *Toyemia blumentalis* A. Minich, 2009. 1 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5676/25, 1а – общий вид в нормально свете, 1б – чешуя участка В, из которой изготовлен шлиф, 1в – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 1г – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 2 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5676/26, 2а – общий вид в нормально свете, 2б – чешуя участка С, из которой изготовлен шлиф, 2в – увеличенный фрагмент шлифа в поляризованном свете, 2г – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, Фиг. 3, 4. *Evenkia* sp. 3 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН, 3а – общий вид в нормально свете, 3б – чешуя участка С, из которой изготовлен шлиф, 3в – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 4 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН, 4а – общий вид в нормально свете, 4б – чешуя участка В, из которой изготовлен шлиф, 4в – общий вид в поляризованном свете, 4г – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете. Фиг. 5, 6. *Oshia ferganica* Sytchevskaya, 1999. 5 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН, 5а – общий вид в нормально свете, 5б – чешуя участка С-Г, из которой изготовлен шлиф, 4 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН, 6а – общий вид в нормально свете, 6б – чешуя участка С-Г, из которой изготовлен шлиф, 6в – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 6г – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете.

Фиг. 1, 2 – местонахождение Климово-1, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, нижневятский подъярус, быковский горизонт, саларевская свита, ровдинская пачка; фиг. 3, 4 – местонахождение Анакит, Красноярский край, Эвенкийский район; основание нижнего триаса (инд-оленок), двурогинский горизонт, бугариктская свита; фиг. 5, 6 – местонахождение Мадыген, Ферганская долина, провинция Ош, Киргизстан; средний-верхний триас (ладиний-карний), мадыгенская свита, верхняя сероцветная пачка. Длина масштабной линейки для 1б, 2б, 3б, 4б, 5б, 6б – 1 мм, для всех остальных – 0,1 мм.

**Фототаблица XXI.** Чешуи *Evenkiidae* Selezneva, 1985. Вид сверху. Фиг. 1–6. *Oshia ferganica* Sytchevskaya, 1999. 1 – чешуя участка А, экз. FG (без номера), 2 – чешуя участка В-С, экз. FG (без номера), 3 – чешуя участка С, экз. FG (без номера), 4 – чешуя лепидотрихии, экз. FG (без номера), 5 – чешуя лепидотрихии, экз. FG (без номера), 6 – чешуя участка Е, экз. FG (без номера). Фиг. 7–11. *Evenkia eunoptera* Berg.: фиг. 7–9.: экз. ПИН РАН № 1876/119, 7 – чешуя лепидотрихии, , 8 – чешуя участка В, экз., 9 – чешуя участка В-С; 10 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 1876/121, 11 – сочлененные чешуи лепидотрихий, хвостовой плавник, ПИН РАН № 1876/37. Фиг. 12–18. Фото поврежденных чешуй *Toyemia blumentalis* A. Minich, 2009 со вскрытой васкулярной системой и каналом боковой линии. 12 – экз. ПИН РАН № 5652/102, 13 – экз. ПИН РАН № 5652/103, 14 – экз. ПИН РАН № 5652/104, 15 – экз. ПИН РАН № 5652/105, 16 – экз. ПИН РАН № 5652/106, 17 – экз. ПИН РАН № 5652/107, 18 – экз. ПИН РАН № 5652/108. Фиг. 1–6 – местонахождение Мадыген, Ферганская долина, провинция Ош, Киргизстан; средний-верхний триас (ладиний-карний), мадыгенская свита, верхняя сероцветная пачка; фиг. 7–11 – местонахождение Анакит, Красноярский край, Эвенкийский район; основание нижнего триаса (инд-оленок), двурогинский горизонт, бугариктская свита; фиг. 12–18 – местонахождение Быковка. Владимирская область, Вязниковский район; верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, вохминская свита, жуковская пачка. Длина масштабной линейки для 1–11 – 0,5 мм, для 12–18 – 1 мм.

**Фототаблица XXII.** Чешуи *Platysomus* Agassiz, 1833. Вид сверху, кроме 2б (вид снизу). Фиг. 1–6. *Platysomus biarmicus* Eichwald, 1857. 1 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/20, 2 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/21, 2а – общий вид, 2б – тот же экземпляр, вид снизу, 3 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/22, 4 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/23, 5 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/24, 6 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5801/2. Фиг. 7–10. *Platysomus bashkirus* Minich, 1992. 7 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/25, 8 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/26, 9 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/27, 10 – боковая

чешуя, экз. ПИН РАН № 5801/3, 10а – общий вид, 10б – тот же экземпляр, увеличено. Фиг. 1–5, 7–9 – местонахождение Сундырь-1, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт; фиг. 6, 10 – местонахождение Аксаково, Самарская область, Шенталинский район; биармийский отдел, казанский ярус, печищинские слои. Длина масштабной линейки для 10б – 0,1 мм, для 1-10а – 1 мм.

**Фототаблица XXIII.** Чешуи *Platysomus biarmicus* Eichwald, 1857. Фиг. 1–7. Коньковые чешуи. 1 – экз. ПИН РАН № 5788/28, 1а – вид справа, 1б – вид слева, 2 – экз. ПИН РАН № 5788/29, 2а – вид сзади, 2б – вид спереди, 3 – экз. ПИН РАН № 5788/30, 3а – вид слева, 3б – вид сзади, 3в – то же, увеличено, 4 – экз. ПИН РАН № 5788/31, вид сзади, 5 – экз. ПИН РАН № 5788/32, вид справа, 6 – экз. ПИН РАН № 5788/33, 6а – вид слева, 6б – вид сверху, 6в – то же, увеличено, 7 – экз. ПИН РАН № 5788/34, вид слева. Фиг. 1–7 – местонахождение Сундырь-1, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт. Длина масштабной линейки для 3в, 6в – 0,1 мм, для 1-10а – 1 мм.

**Фототаблица XXIV.** Чешуи *Kargalichthys* Minich, 1992. Вид сверху, кроме 9б (вид снизу). Фиг. 1. *Kargalichthys pritokensis* Minich, 1992 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5801/4. Фиг. 2-11. *Kargalichthys efremovi* Minich, 2009. 2 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5801/5, 3 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/35, 4 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/36, 5 – коньковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/37, 6 – коньковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/38, 6а – общий вид, 6б – тот же экземпляр, вид снизу, 7 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/39, 8 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/40, 9 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/41, 9а – общий вид, 9б – тот же экземпляр, вид снизу, 10 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/42, 10а – общий вид, 10б – тот же экземпляр, увеличено, 11 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5788/43. Фиг. 12. *Kargalichthys* sp. – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5801/3. Фиг. 1, 2, 12 – местонахождение Аксаково, Самарская область, Шенталинский район; биармийский отдел, казанский ярус, печищинские слои, фиг. 3–11 – местонахождение Сундырь-1, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт; Длина масштабной линейки для 10б – 0,1 мм, для 1-10а, 11, 12 – 1 мм.

**Фототаблица XXV.** Чешуи актиноптеригий. Вид сверху, кроме 4 (вид снизу). Фиг. 1-7. *Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, 2017. 1 – чешуя участка Е, экз. ПИН, № 5652/200, 2 – чешуя участка А, экз. ПИН, № 5652/201, 3 – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5652/202, вид с внутренней стороны, 4 – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5652/203, 5 – чешуя участка С, экз.

ПИН, № 5652/204, 6 – чешуя участка F, экз. ПИН, № 5652/205, 7 – чешуя участка D, экз. ПИН, № 5652/206. Фиг. 8. – чешуя участка D, *Isadia arefievi* A. Minich, 2015, экз. ПИН РАН № 5652/404, 8а – общий вид, 8б, в – тот же экземпляр, увеличено. Фиг. 9–12. *Platysomus biarmicus* Eichwald, 1857. 9 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5799/6, 10 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5799/7, 11 – боковая чешуя, экз. ПИН РАН № 5799/8, 11а – общий вид, 11б – тот же экземпляр, увеличено, 12 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5788/44, 12а – боковая чешуя, из которой изготовлен шлиф, 12б – общий вид в нормально свете, 12в – то же, увеличено. Фиг. 13. *Kargalichthys efremovi* Minich, 2009, вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5788/45, 13а – боковая чешуя, из которой изготовлен шлиф, 13б – общий вид в нормально свете, 13в – увеличенный фрагмент шлифа в нормально свете, 13г – то же в поляризованном свете. Фиг. 1–7 – местонахождение Марьюшкина Слуда-С, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита, кичугская пачка; фиг. 8 – местонахождение Элеонора, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита, комарицкая пачка; фиг. 9-11 – местонахождение Сентяк, Республика Татарстан, Елабужский район; биармийский отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус, камышлинские слои; фиг. 12, 13 – местонахождение Сундырь-1, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт. Длина масштабной линейки для 11б – 0,1 мм, для 12а, 13а – 1 мм, для всех остальных – 0,5 мм.

**Фототаблица XXVI.** Чешуи *Eurynotooididae* Minikh et A. Minikh, 1990. Вид сверху. Фиг. 1-6. *Eurynotooides costatus* (Eichwald, 1861). 1 – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5803/1, 2 – чешуя участка F, экз. ПИН, № 5803/2, 3 – чешуя участка E, экз. ПИН, № 5803/3, 4 – чешуя участка B, экз. ПИН, № 5803/4, 5 – фрагмент чешуи участка A, экз. ПИН, № 5803/5, 6 – чешуя участка A, экз. ПИН, № 5803/6. Фиг. 7-8. *Kichkassia furkae* Minich, 1990. 7 – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5157/605, 8 – чешуя участка B, экз. ПИН РАН № 5157/606. Фиг. 9-11. *Lapkosubia tokense* A. Minich, 1996. 9 – чешуя участка B, экз. ПИН РАН № 5675/1, 10 – чешуя участка E, экз. ПИН РАН № 5675/2, 11 – чешуя участка A, экз. ПИН РАН № 5675/3. Фиг. 12-16. *Isadia suchonensis* A. Minich, 1990. 12 – чешуя участка B, экз. ПИН РАН № 5674/24, 13 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5674/25, 14 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5674/26, 15 – вертикальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5674/27, 15а – чешуя участка B, из которой изготовлен шлиф, 15б – общий вид в нормально свете, 15в – то же в поляризованном свете, 16 – горизонтальный шлиф, экз. ПИН РАН № 5674/28, 16а – боковая чешуя, из которой изготовлен шлиф, 16б – общий вид в нормально свете. Фиг. 1–6 – местонахождение Сидоровы Горы-2, Удмуртская республика,

Воткинский район; биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус; фиг. 7–8 – местонахождение Черемушка-1, Республика Татарстан, Верхнеуслонский район; биармийский отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка «малиновых глин»; фиг. 9–11 – местонахождение Повойска, Кировская область, Арбажский район; татарский отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, сухонский горизонт, котельническая свита, слободские слои; фиг. 12–16 – местонахождение Гороховец, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка. Длина масштабной линейки для 15б, 16б – 0,1 мм, для 12-14 – 1 мм, для всех остальных – 0,5 мм.

**Фототаблица XXVII.** Зубы *Eurynotoididae* Minikh et A. Minikh, 1990. Фиг. 1-4. Зубы верхней челюсти *Lapkosubia* sp., с лингвальной стороны: 1 – экз. ПИН, № 5157/597, 2 – экз. ПИН, № 5157/598, 3 – экз. ПИН, № 5157/599, 4 – экз. ПИН, № 5157/600. Фиг. 5-11. зубы *Isadia suchonensis* A. Minikh, 1990. 5 – экз. ПИН № 5674/2, зуб верхней челюсти с лингвальной стороны, 6 – экз. ПИН № 5675/1, зуб верхней челюсти с лингвальной стороны; 7 – экз. ПИН № 5676/12, зуб верхней челюсти, 7а – с лингвальной стороны, 7б – детали строения зубцов того же зуба, 8 – экз. ПИН № 5676/13, зуб верхней челюсти: 8а – спереди, 8б – детали строения зубцов того же зуба; 9 – экз. ПИН № 5675/2, зуб верхней челюсти с лабиальной стороны; 10 – экз. ПИН № 5779/4, зуб нижней челюсти: 10а – с лингвальной стороны, 10б – детали строения зубцов того же зуба; 11 – экз. ПИН, № 5677/9, зуб верхней челюсти: 11а – с лингвальной стороны, 11б – детали строения зубцов того же зуба. Фиг. 1–4. – местонахождение Монастырский овраг-Д Республика Татарстан, Камско-Устьинский район; биармийский отдел, уржумский ярус, третья свита; фиг. 5 – местонахождение Старое Слукино, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита; фиг. 6, 9 – местонахождение Чижи, Кировская область, Котельнический район; татарский отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт; фиг. 7–8 – местонахождения Элеонора, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, саларевская свита; фиг. 10. – местонахождение Лагерный Овраг-3, Нижегородская область, Нижний Новгород; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита; фиг. 11. – местонахождение Раша, Архангельская область, Карпогорский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита. Длина масштабной линейки 100  $\mu$ m.

**Фототаблица XXVIII.** Чешуи *Isadia suchonensis* A. Minich, 1990. Вид сверху. Фиг. 1 – чешуя участка А, экз. ПИН, № 5652/230, 2 – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5652/231, 3 – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5652/232, 4 – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5652/233, 5 – фрагмент чешуи участка В-С, экз. ПИН, № 5652/234, 6 – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5652/235, 7 – чешуя участка D, экз. ПИН, № 5652/236, 8 – чешуя участка D, экз. ПИН РАН № 5652/237, 9 – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5652/238, 10 – чешуя участка F, экз. ПИН, № 5652/239, 11 – коньковая чешуя, экз. ПИН, № 5652/240, 12 – чешуя участка D, экз. ПИН, № 5652/241. Фиг. 1–12. – местонахождение Кочевала, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, полдарская свита.

**Фототаблица XXIX.** Зубы *Isadia* A. Minikh, 1990. Фиг. 1. *Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, 2017, экз. ПИН № 5652/208, зуб верхней челюсти, 1а – с лингвальной стороны, 1б – детали строения зубцов того же зуба. Фиг. 2. *Isadia* sp. 1, экз. ПИН № 5676/14, зуб верхней челюсти, 2а – спереди, 2б – детали строения зубцов того же зуба; Фиг. 3-10. *Isadia arefievi* Minich, 2015. 3 – зуб верхней челюсти, экз. ПИН, № 5676/15, 3а – спереди, 3б – детали строения зубцов того же зуба; 4 – экз. ПИН, № 5676/16, 4а - спереди, 4б – детали строения зубцов того же зуба, 5 – экз. ПИН, № 5779/5, зуб верхней челюсти, 5а - с лабиальной стороны, 5б – детали строения зубцов того же зуба; 6 - экз. ПИН, 5677/10 с лингвальной стороны, 7 – экз. ПИН, 5676/17 с лингвальной стороны, 8 – экз. ПИН, 5677/11 с лабиальной стороны, 9 – экз. ПИН, 5676/18 с лингвальной стороны, 10– экз. ПИН, 5676/19 с лингвальной стороны. Фиг. 1 – местонахождение Марьюшкина Слуда-С, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита, кичугская пачка; фиг. 2–4, 7, 9, 10 – местонахождения Элеонора, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, саларевская свита; фиг. 5. – местонахождение Лагерный Овраг-3, Нижегородская область, Нижний Новгород; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита; фиг. 6, 8. – местонахождение Раша, Архангельская область, Карпогорский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита. Длина масштабной линейки 100 μm.

**Фототаблица XXX.** Зубы *Isadia* A. Minikh, 1990. Фиг. 1–4. Зубы верхней челюсти *I. arefievi* Minich, 2015. 1 – экз. ПИН, № 5676/20 с лабиальной стороны; 2 – экз. ПИН, № 5676/21 с лингвальной стороны, 3 – экз. ПИН, № 5676/22 с лингвальной стороны; 4 – экз. ПИН, № 5677/11 с лингвальной стороны. Фиг. 5–7. *Isadia opokiensis* A. Minich et Andrushkevich, 2017,

зубы верхней челюсти, 5 – экз. ПИН № 5652/207, 5а – с лабиальной стороны, 5б – детали строения зубцов того же зуба, 6 – экз. ПИН № 5652/209 с лингвальной стороны, 7 – экз. ПИН № 5157/601. Фиг. 8. Зуб верхней челюсти *I. arefievi* Minich, 2015, с лингвальной стороны, экз. ПИН № 5677/12. Фиг. 9. *Isadia* sp. 1, экз. ПИН № № 5779/6, зуб верхней челюсти, 9а – детали строения зубцов, 9б – тот же зуб с лабиальной стороны; Фиг. 10, 11 – *Isadia* sp. 2, зубы верхней челюсти. 10 – экз. ПИН № 5787/2, 10а – детали строения зубцов, 10б – тот же зуб с лингвальной стороны, 11 – экз. ПИН № 5674/29 с лингвальной стороны. Фиг. 1–3, 7 – местонахождения Элеонора, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, саларевская свита; фиг. 4, 8 – местонахождение Раша, Архангельская область, Карпогорский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита, фиг. 5–7 – местонахождение Марьюшкина Слуда-С, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка; фиг. 8. – местонахождение Монастырский овраг-Д, Республика Татарстан, Камско-Устьинский район; биармийский отдел, уржумский ярус, третья свита; фиг. 9. – местонахождение Лагерный Овраг-З, Нижегородская область, Нижний Новгород; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита; фиг. 10. – местонахождение Галибиха, Нижегородская область, Воскресенский район; татарский отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, вятская свита, замошниковская пачка; фиг. 11. – местонахождение Гороховец, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка. Длина масштабной линейки 100  $\mu\text{m}$ .

**Фототаблица XXXI.** Чешуи *Isadia arefievi* A. Minich, 2015. Вид сверху кроме 3 (вид снизу). Фиг. 1–3 – чешуи участка В, вблизи с участкуом С (экз. ПИН, №№ 5676/1–3, соответственно); фиг. 4–7 – чешуи участка С (экз. ПИН, №№ 5676/4, 5676/5, 5652/405 и 5676/6, соответственно); фиг. 8 и 9 – чешуи участка D (экз. ПИН, №№ 5676/7 и 8, соответственно); фиг. 10 – чешуя участка G (экз. ПИН, № 5652/406); фиг. 11 – чешуя участка F (экз. ПИН, № 5676/9). Фиг. 1–11 – местонахождения Элеонора, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, саларевская свита Длина масштабной линейки 0,5 мм.

**Фототаблица XXXII.** Чешуи *Isadia arefievi* A. Minich, 2015. Вид сверху кроме 14 (вид снизу). Фиг. 1, 2, 4. Чешуи участка А, 1 – экз. ПИН, № 5677/1; 2 – экз. ПИН, № 5652/815; 4 –

экз. ПИН, № 5652/304; фиг. 3 – чешуя участка В, вблизи кс участком С: экз. ПИН, № 5677/2, фиг. 5. Чешуи участка В, вблизи с участком С: экз. ПИН, № 5652/305; фиг. 6–8 – чешуи участка С, вблизи кс участком В: 6 – экз. ПИН, № 5652/611; 7 – экз. ПИН, № 5652/614; 8 – экз. ПИН, № 5652/812, фиг. 9–11 – чешуи участка D: 9 и 10 – экз. ПИН, №№ 5652/817 и 816, соответственно; 11 – экз. ПИН, № 5652/616, фиг. 12 – чешуя из основания грудного плавника; экз. ПИН, № 5652/610, фиг. 13, 14. – чешуи участка F: 13 – экз. ПИН, № 5652/818; 14 – экз. ПИН, № 5652/302, фиг. 15 – коньковая чешуя; экз. ПИН, № 5677/3. Фиг. 1-3, 8-10, 13, 15 – местонахождение Раша, Архангельская область, Карпогорский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита; фиг. 4, 5, 14 – местонахождение Жуков овраг-1-А, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, вохминская свита, жуковская пачка; фиг. 6, 12. – местонахождение Сартаково, Нижегородская область, Богородский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, верхи нефедовского или низы жуковского горизонта; фиг. 7, 11. – местонахождение Лагерный Овраг-1, Нижегородская область, Нижний Новгород; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита. Длина масштабной линейки 0,5 мм.

**Фототаблица XXXIII.** Чешуи *Isadia* A. Minikh, 1990. Вид сверху. Фиг. 1–9. Чешуи *Isadia aristoviensis* A. Minich, 1990. 1 – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5784/2, 2 – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5784/3, 3 – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5784/4, 4 – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5784/5, 5 – фрагмент чешуи участка С, экз. ПИН, № 5784/6, 6 – чешуя участка С-F экз. ПИН, № 5784/7, 7 – чешуя участка Е, экз. ПИН, № 5784/8, 8 – чешуя участка С, экз. ПИН РАН № 5784/9, 9 – чешуя участка F, экз. ПИН, № 5784/10. Фиг. 10-14 – *Isadia* sp., чешуи ювенильных особей. 10 – боковая чешуя, экз. ПИН, № 5787/3, 11 – боковая чешуя, экз. ПИН, № 5787/4, 12 – боковая чешуя, экз. ПИН, № 5788/47, 13 – боковая чешуя, экз. ПИН, № 5788/48, 14 – боковая чешуя, экз. ПИН, № 5788/49. Фиг. 1–9. – местонахождение Пронькино. Оренбургская область, Сорочинский район; татарский отдел, вятский ярус, кутулукская свита; фиг. 10, 11. – местонахождение Галибиха, Нижегородская область, Воскресенский район; татарский отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, вятская свита, замошниковская пачка; фиг. 12–14 – местонахождение Сундырь-4, Республика Мари Эл, Горномарийский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт.

**Фототаблица XXXIV.** Зубы *Isadia* A. Minikh, 1990. Фиг. 1–6. Зубы верхней челюсти *I. aristoviensis* A. Minich, 1990. 1 – экз. ПИН № 5674/1 с лингвальной стороны, 2 – экз. ПИН №

5779/1, с лингвальной стороны, 3 – экз. ПИН № 5786/1, с лингвальной стороны; 4 - экз. ПИН № 5786/2, с лабиальной стороны, 5 – экз. ПИН № 5677/4, с лингвальной стороны, 6 – экз. ПИН № 5676/10, спереди. Фиг. 7 – зуб верхней (?) челюсти *Isadia* sp., экз. ПИН № 5787/1: 7а – с лингвальной стороны, 7б – то же, увеличено. Фиг. 8-11. Челюстные зубы *I. aristoviensis*. 8 – зуб нижней челюсти, экз. ПИН № 5779/2, с лингвальной стороны; 9 – зуб нижней челюсти, экз. ПИН № 5779/3, с лингвальной стороны. 10 – зуб верхней челюсти, экз. ПИН № 5677/5, с лингвальной стороны; 11 – зуб верхней челюсти, экз. ПИН № 5677/6, с лингвальной стороны. Фиг. 12-16 – палатинальные зубы *Isadia aristovensis*: 12 – экз. ПИН № 5676/11: 12а – сзади, 12б – детали строения дополнительных зубцов того же зуба, 13 - экз. ПИН № 5677/5, сзади, 14 - экз. ПИН № 5677/6, сзади, 15 - экз. ПИН № 5677/7, сзади, 16 - экз. ПИН № 5677/8, сзади. Длина масштабной линейки - 100  $\mu$ m. Фиг. 1 – местонахождение Старое Служино, Владимирская область, Гороховецкий район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита; фиг. 2, 8, 9 – местонахождение Лагерный Овраг-3, Нижегородская область, Нижний Новгород; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита; фиг. 3, 4 – местонахождение Сартаково, Нижегородская область, Богородский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, верхи нефедовского или низы жуковского горизонт; фиг. 5, 10, 11, 13-16 – местонахождение Раша, Архангельская область, Карпогорский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, саларевская свита; фиг. 6, 12 – местонахождения Элеонора, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, саларевская свита; фиг. 7 – местонахождение Галибиха, Нижегородская область, Воскресенский район; татарский отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, вятская свита, замощниковская пачка. Длина масштабной линейки 100  $\mu$ m.

**Фототаблица XXXV.** Зубная система Eurynotoididae Minikh et A. Minikh, 1990. Фиг. 1. Верхняя челюсть *Larkosubia uranensis* A. Minikh, 1990, экз. СГУ 104-Б/Р-88, 1а – общий вид, 1б – тот же экземпляр, зубы внутренней зубной аркады при большем увеличении. Фиг. 2. Верхняя челюсть *Isadia suchonensis* A. Minich, 1986, голотип СГУ, № 104-Б/Р-2, 2а – общий вид, 2б-з – детали строения зубов той же челюсти при большем увеличении. Фиг. 1. – местонахождение Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; биармийский отдел, уржумский ярус, аманакская свита; фиг. 2 – местонахождение Мутовино, Вологодская область, Великоустюгский район; татарский отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт,

полдарсская свита, кичугская пачка. Длина масштабной линейки для 1а, 2а, б -500  $\mu\text{m}$ , для остальных - 100  $\mu\text{m}$ .

**Фототаблица XXXVI.** Зубная система *Lapkosubia uranensis* A. Minich, 1990. Фиг. 1. Верхняя челюсть, голотип СГУ, № 104-Б/Р-4: 1а – общий вид, 1б-г – детали строения зубов той же челюсти при большем увеличении, 1д – тот же экземпляр, зуб внутренней зубной аркады при большем увеличении. Фиг. 2. Верхняя и нижняя челюсти в сочленении, экз. СГУ № 104-Б/Р-7: 2а – общий вид, 2б-е – детали строения зубов той же челюсти при большем увеличении. Фиг. 1. – местонахождение Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; биармийский отдел, уржумский ярус, аманакская свита. Длина масштабной линейки для 1а, 1б -500  $\mu\text{m}$ , для остальных - 100  $\mu\text{m}$ .

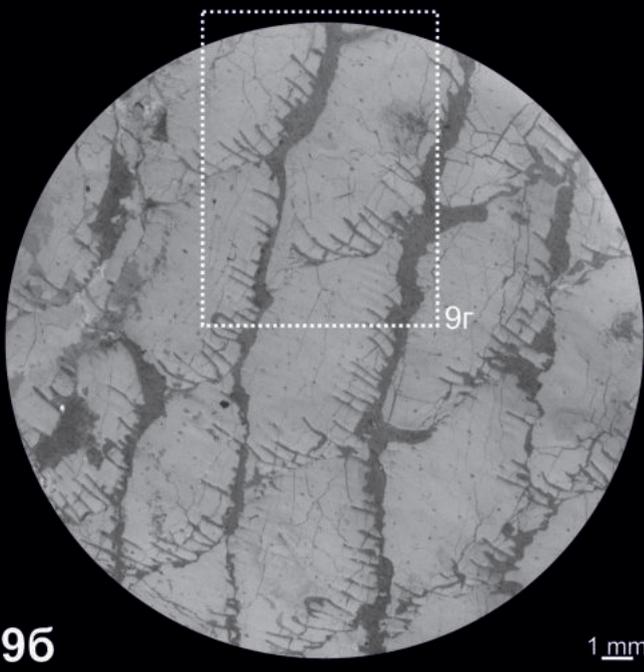
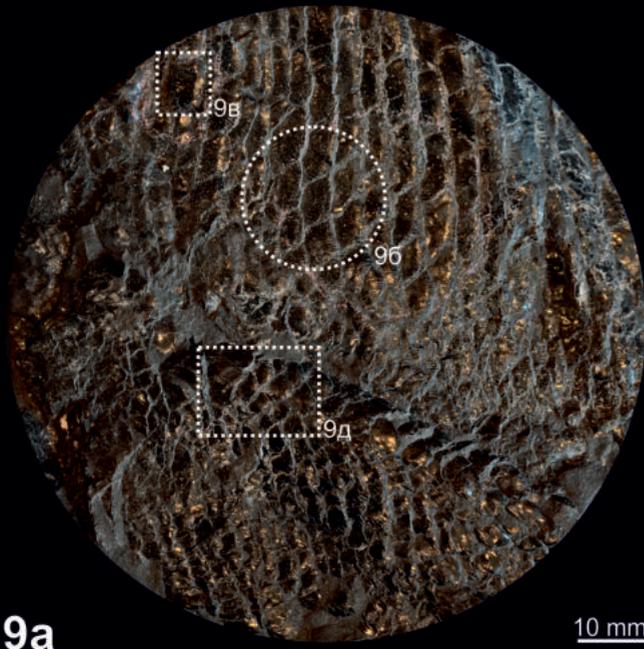
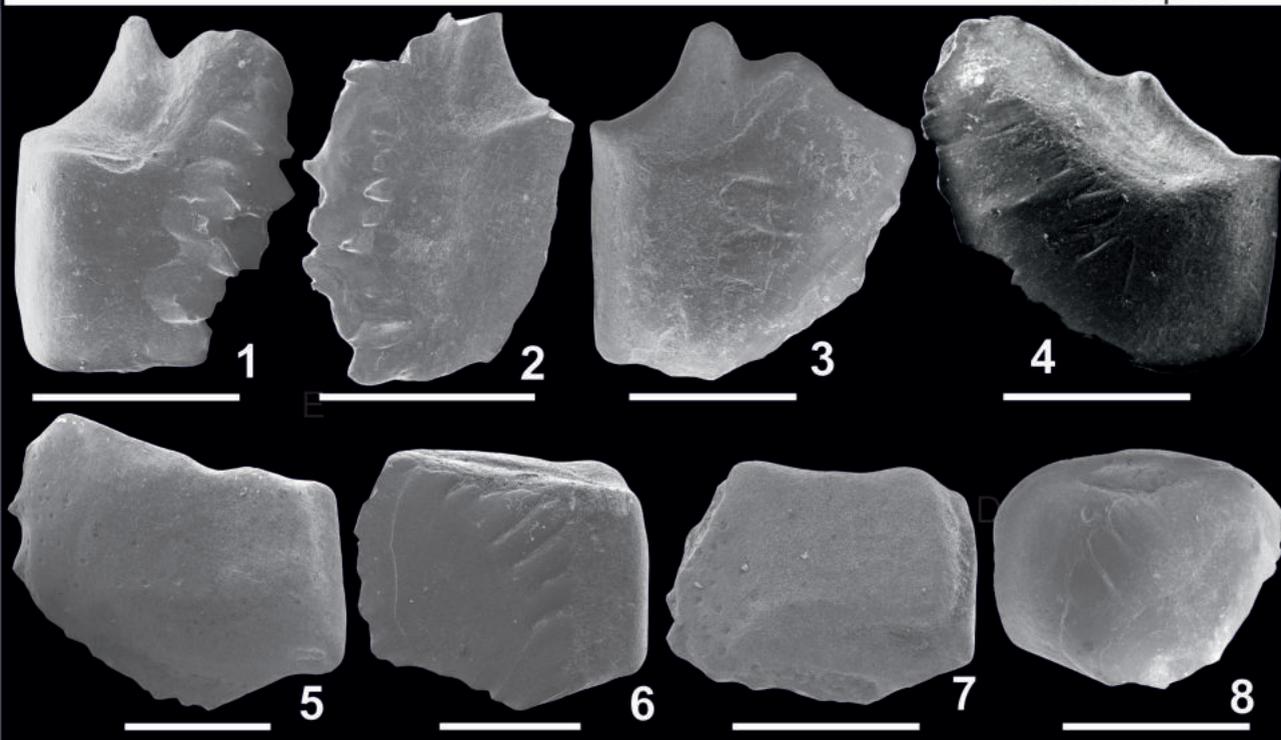
**Фототаблица XXXVII.** Зубы Eurynotoididae Minikh et A. Minikh, 1990. Фиг. 1. Верхняя челюсть *Kichkassia furkae* Minich, 1990, голотип СГУ, № 104-Б/Р-5. Фиг. 2. Верхняя челюсть с лингвальной стороны *Isadia* aff. *suchonensis* A. Minich, 1990, экз. ПИН № 5785/1: 2а – общий вид, 2б, в - детали строения зубов той же челюсти при большем увеличении. Фиг. 3. Верхние челюсти *Lapkosubia* sp., экз. СГУ № 104-Б/Р-8: 3а – правая ветвь, общий вид, 3б, в - детали строения зубов той же ветви челюсти при большем увеличении, 3г – левая ветвь верхней челюсти того же экземпляра. Фиг. 4. Верхняя челюсть *Isadia* aff. *suchonensis* A. Minich, 1990, экз. ПИН № 5784/1: 4а – общий вид, 4б - детали строения зубов той же челюсти при большем увеличении. Фиг. 1, 3. – местонахождение Кичкасс, Оренбургская область, Переволоцкий район; биармийский отдел, уржумский ярус, аманакская свита; фиг. 2 – местонахождение Бабинцево, Оренбургская область, Грачевский район; татарский отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, малокинельская свита; фиг. 4 - местонахождение Пронькино, Оренбургская область, Сорочинский район; татарский отдел, вятский ярус, кутулукская свита. Длина масштабной линейки для 1, 2а, 3а, 3г, 4а -500  $\mu\text{m}$ , для остальных - 100  $\mu\text{m}$ .

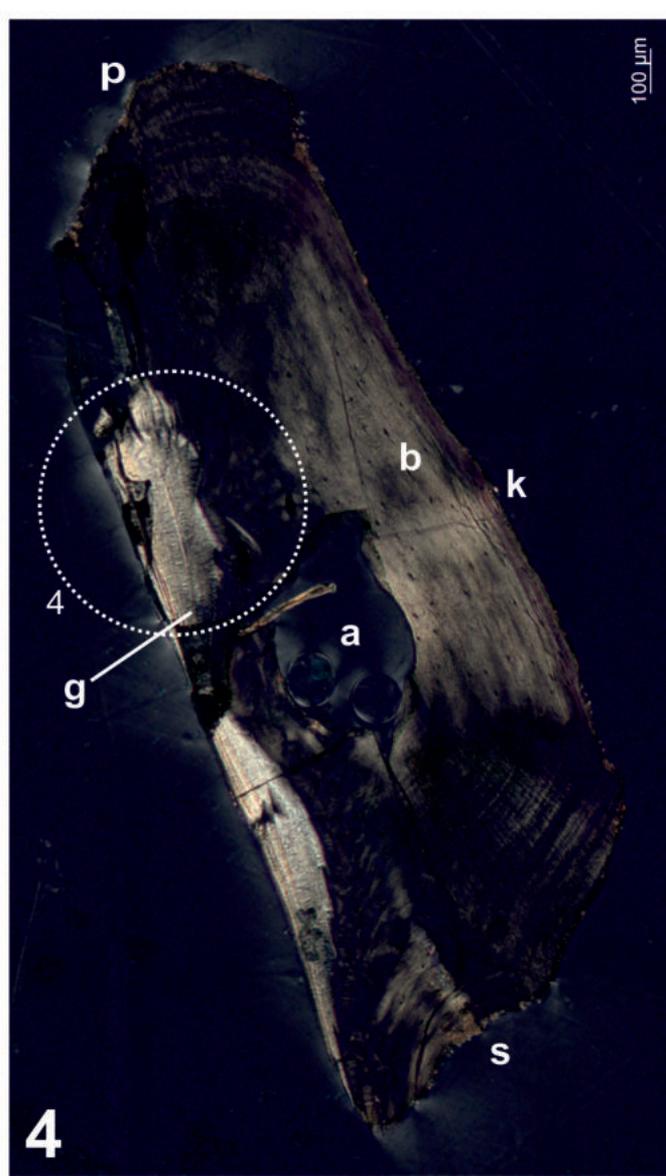
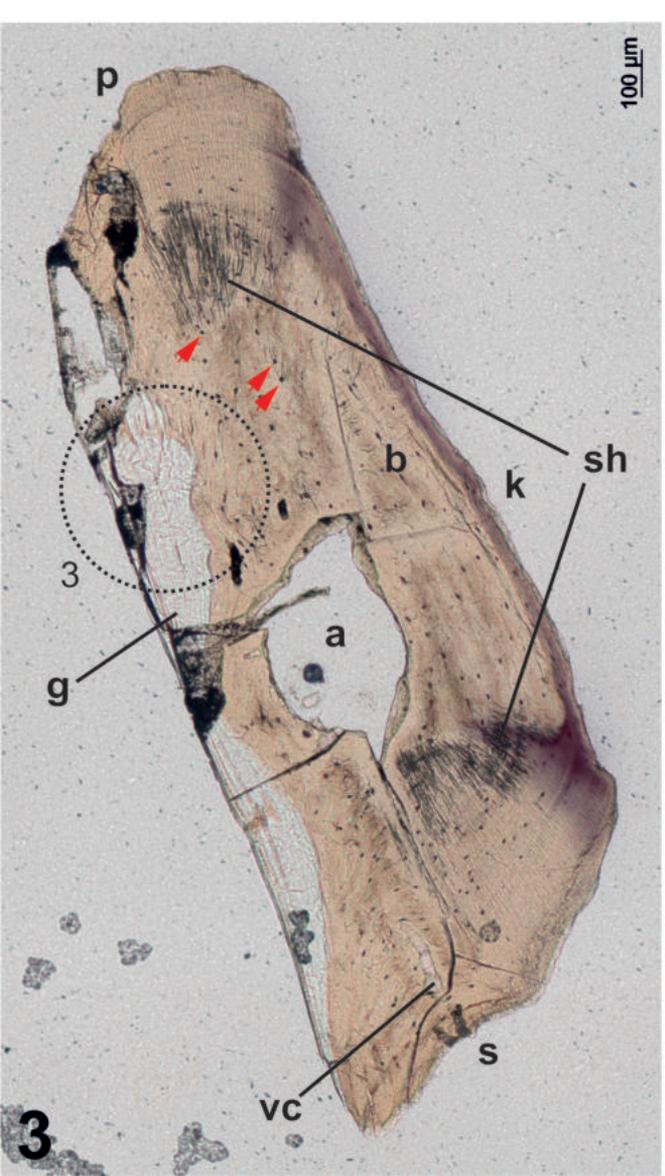
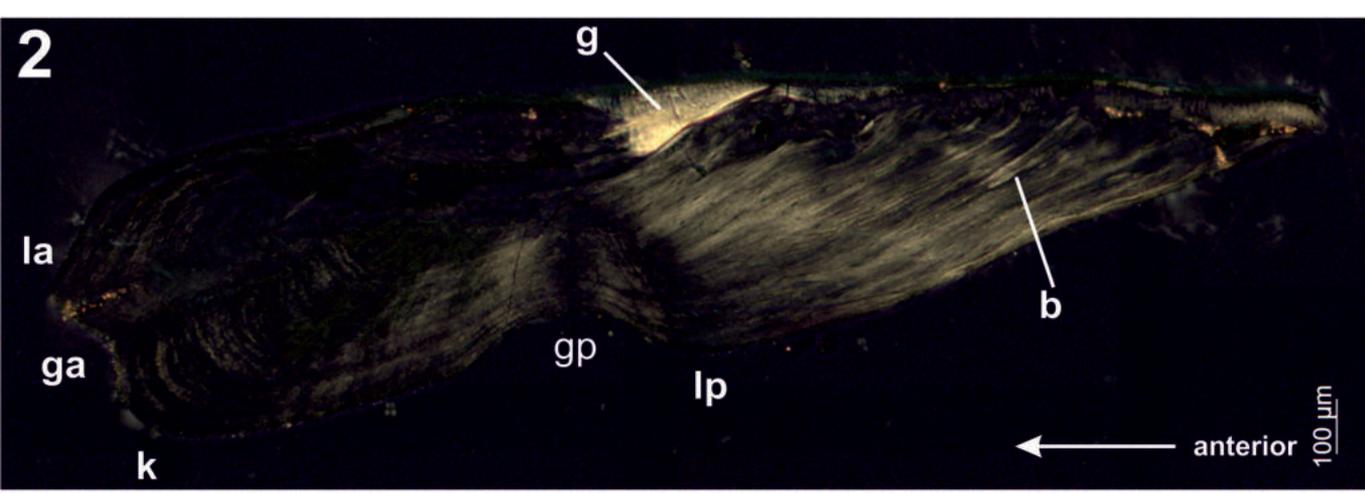
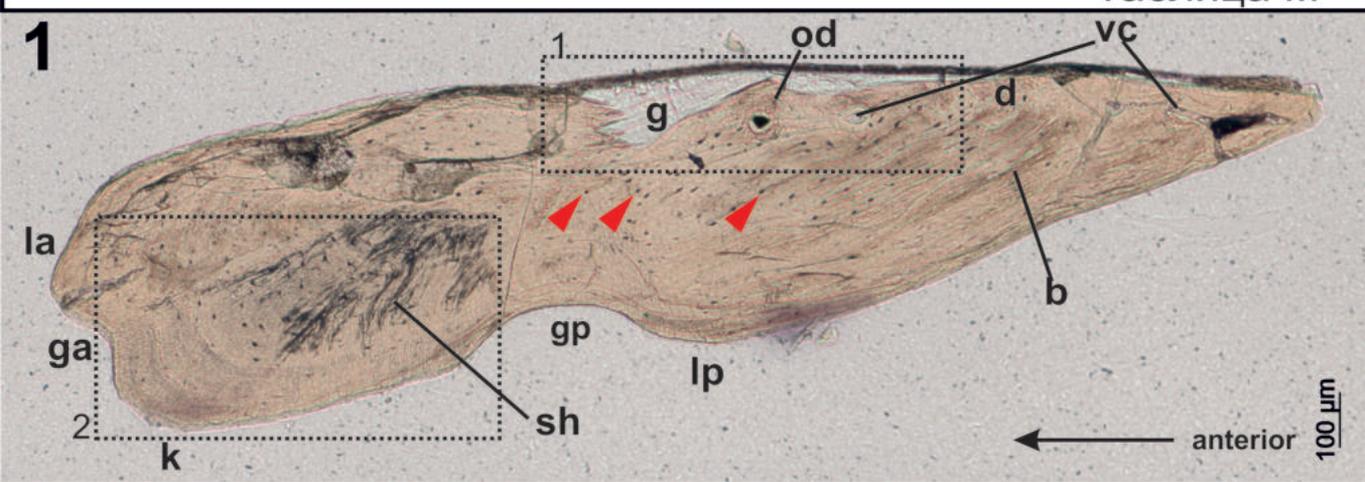
**Фототаблица XXXVIII.** Зубы актиноптеригий. Фиг. 1-2. Зубы *Girella punctata* Gray, 1835, 1 – экз. ПИН, 1а – общий вид зубов верхней и нижней челюсти, 1б–д – детали строения зубов того же экземпляра при большем увеличении, 2 – экз. ПИН, зуб верхней челюсти. Фиг. 2. Зубы *Toyemia tverdochlebovi* A. Minikh, 1990, экз. ПИН. Фиг. 3. Зуб *Actinopterigii* indet., экз. ПИН. Фиг. 2. – Вологодская область, Нюксеницкий район, местонахождение Кочевала-2; татарский отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, полдарсская свита; фиг. 3. – местонахождение Тихвинское, Ярославская область, Рыбинский

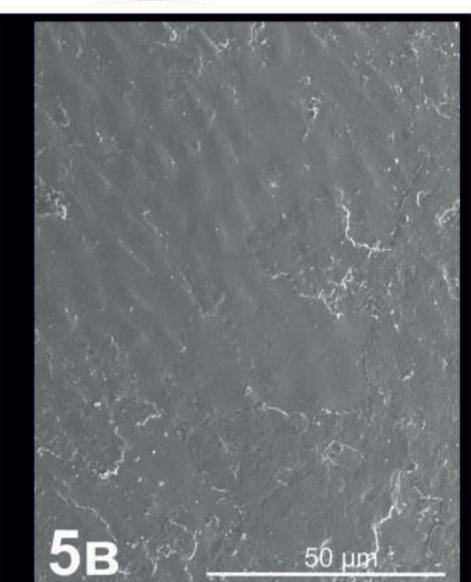
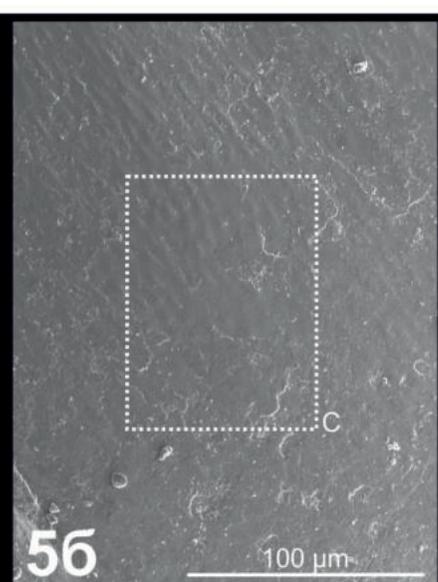
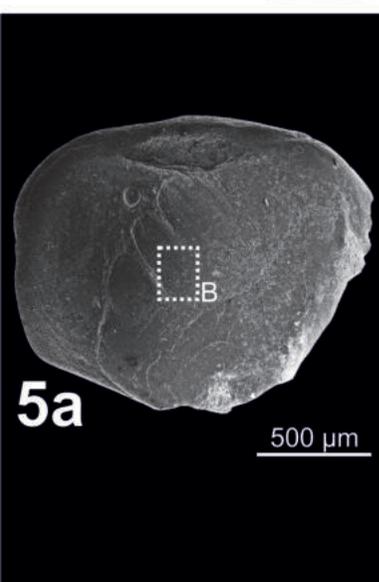
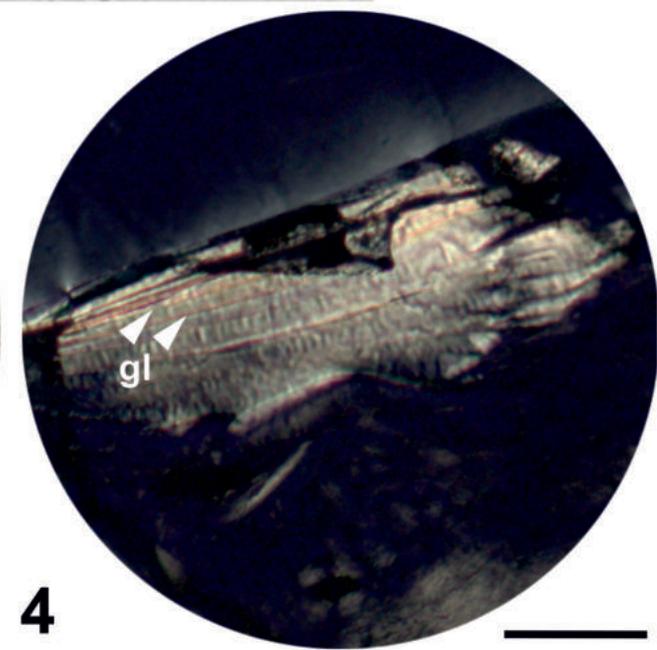
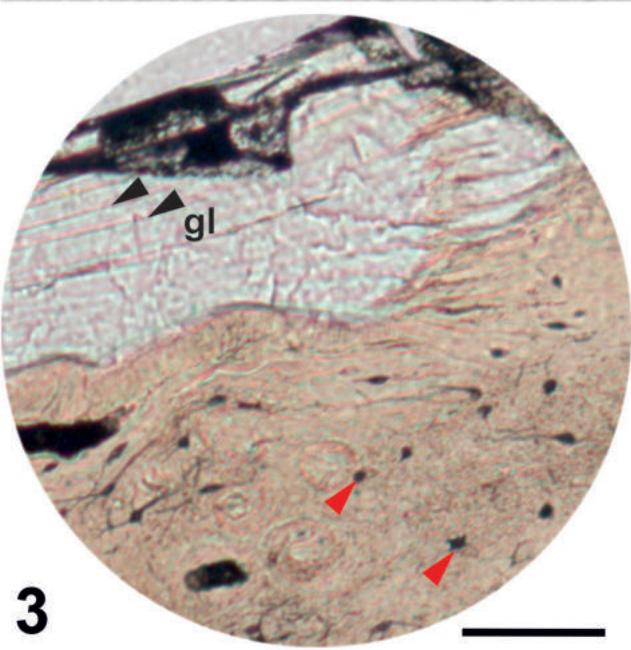
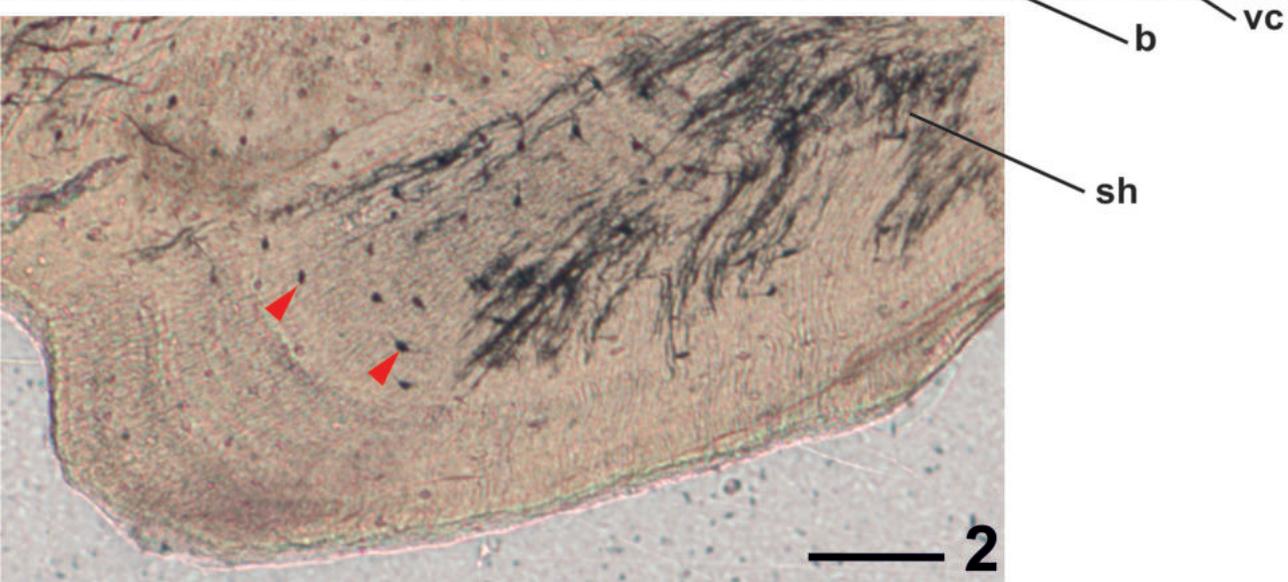
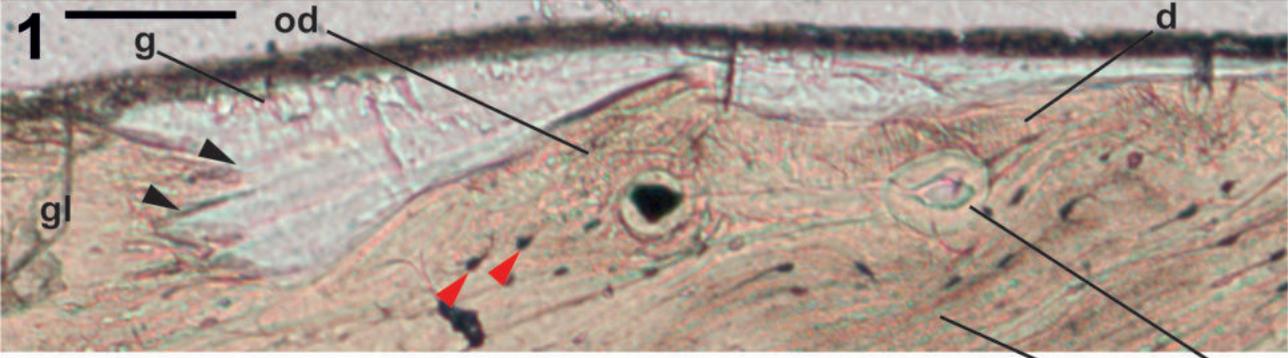
район; нижний триас, нижеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита. Длина масштабной линейки для 1а - 500  $\mu\text{m}$ , для остальных - 100  $\mu\text{m}$ .

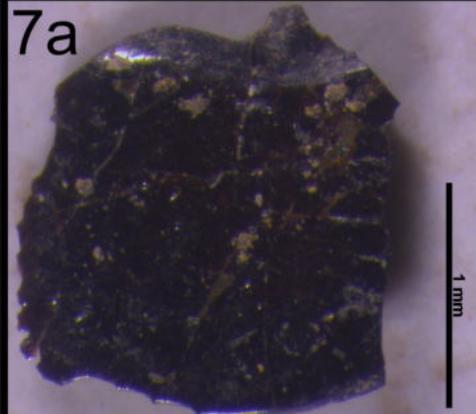
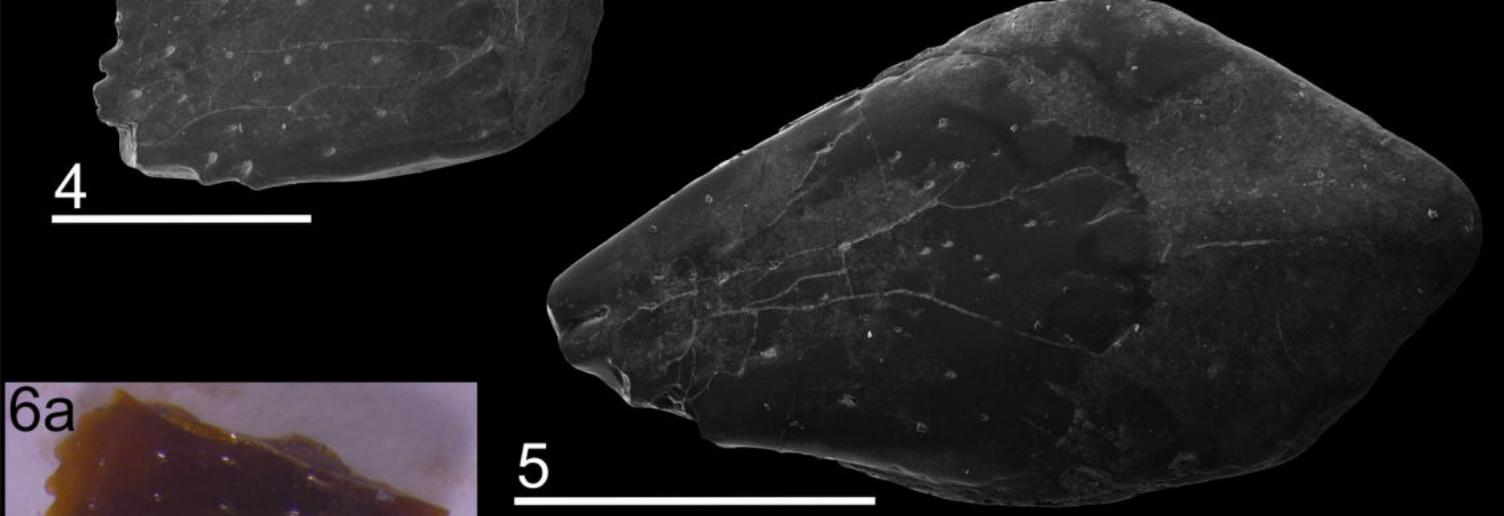
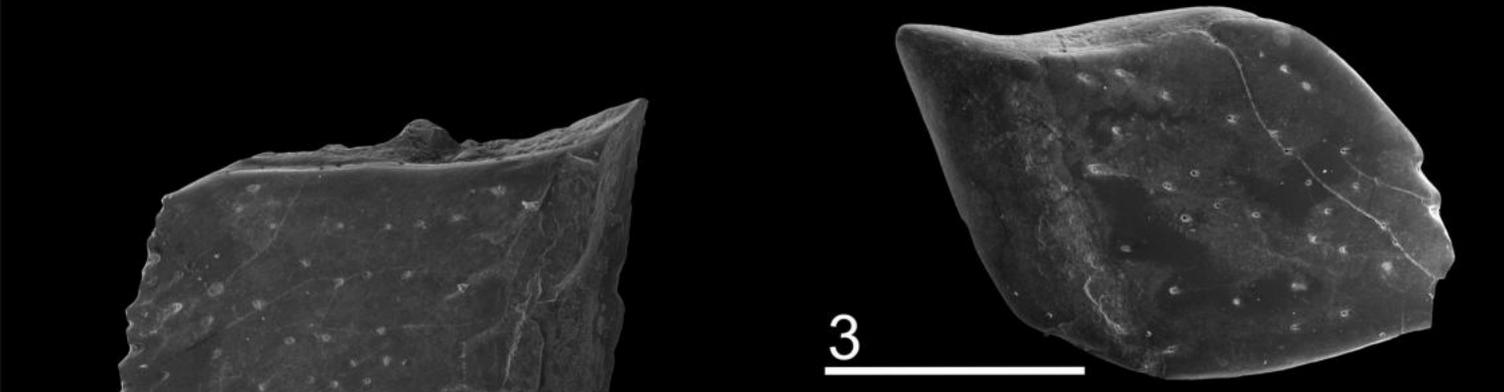
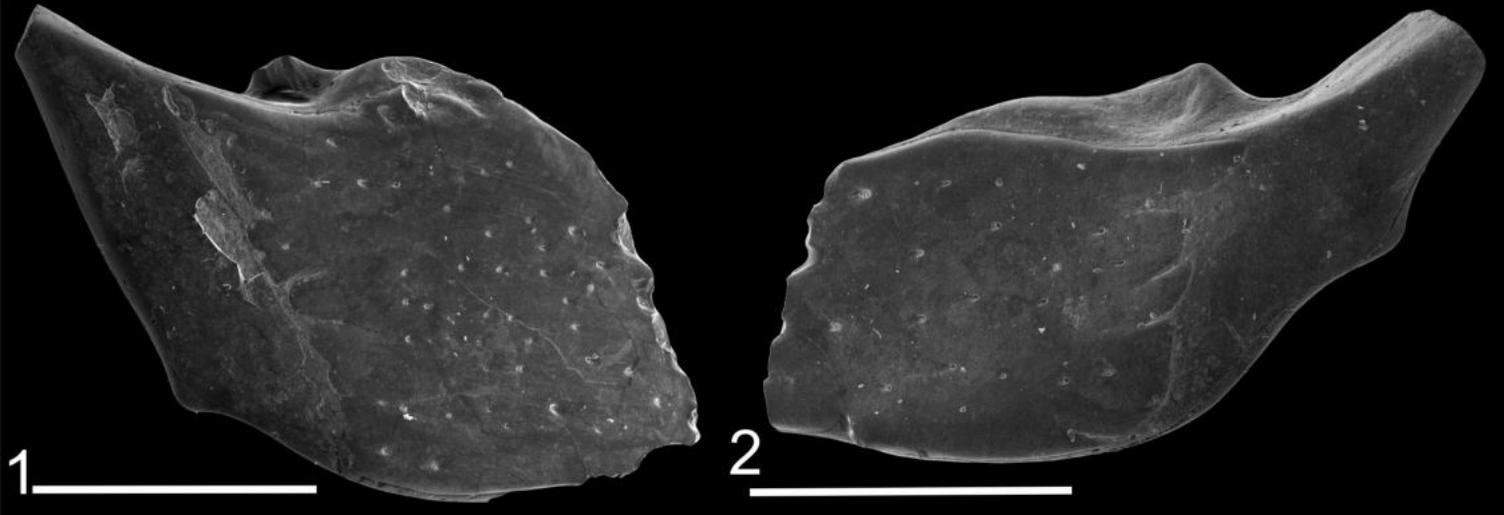
**Фототаблица XXXIX.** Строение зубов рецентных рыб-фитофагов. Фиг. 1, 2. Зубы *Acanthurus lineatus* Linnaeus, 1766, экз. ПИН: 1а – общий вид зубов верхней и нижней челюсти, 1б–д – детали строения зубов того же экземпляра при большем увеличении. Фиг. 2. *Zebrasoma veliferum* (Bloch, 1795), экз. ПИН: 2 – верхняя челюсть, 2а – общий вид зубов верхней челюсти, 2а–г – детали строения зубов той же челюсти при большем увеличении, фиг. 3 – общий вид зубов нижней челюсти. Длина масштабной линейки для 1а, 2а, 3 -500  $\mu\text{m}$ , для остальных - 100  $\mu\text{m}$ .

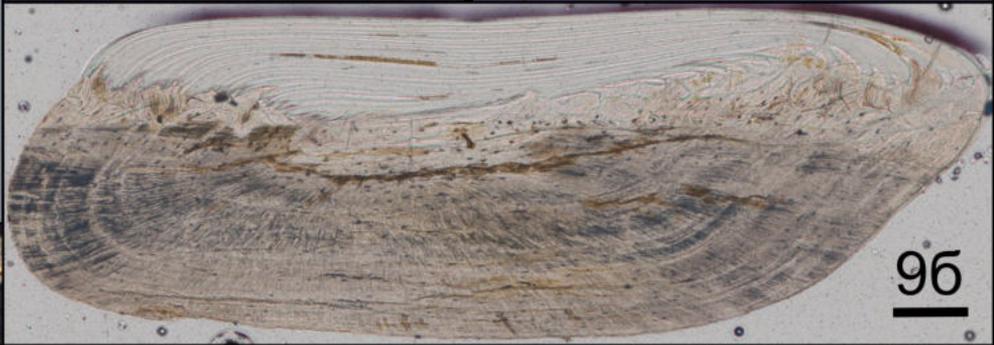
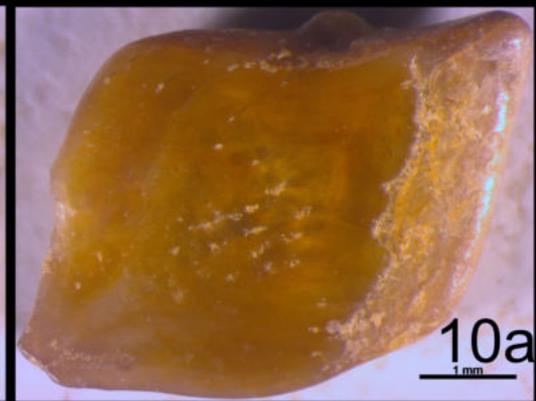
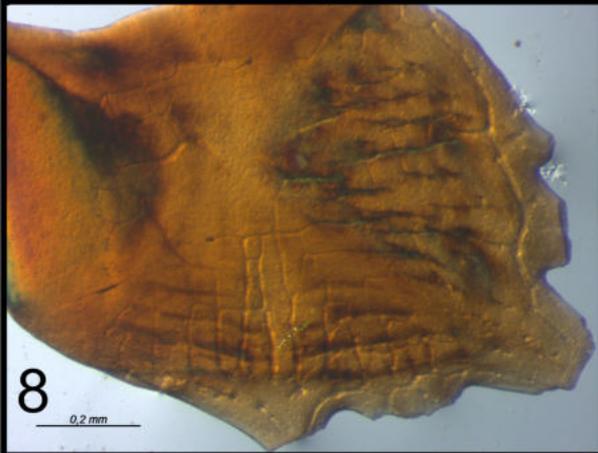
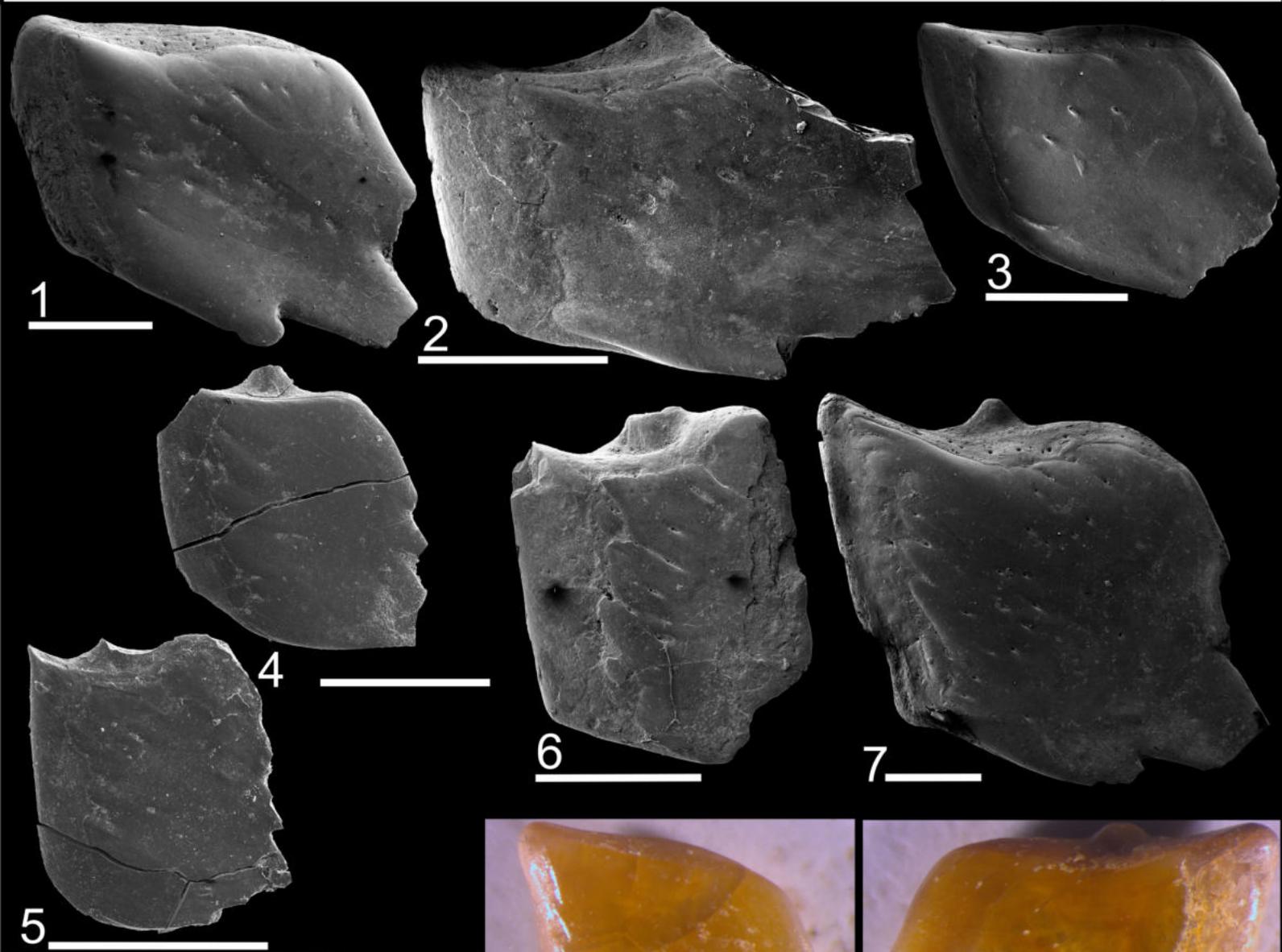


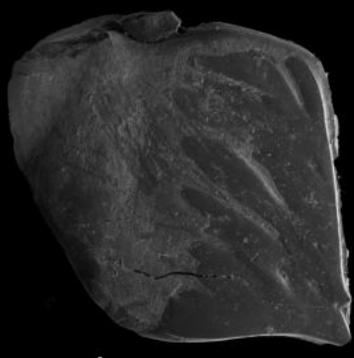








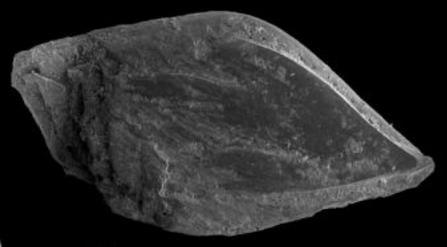




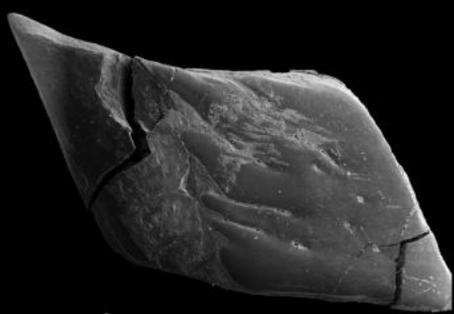
1 —



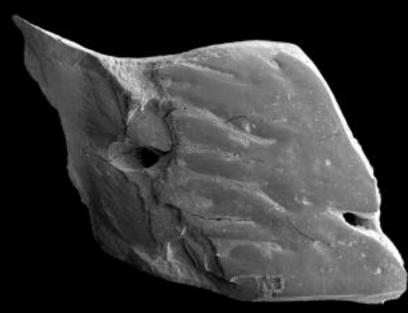
2 —



3 —



4 —



5 —



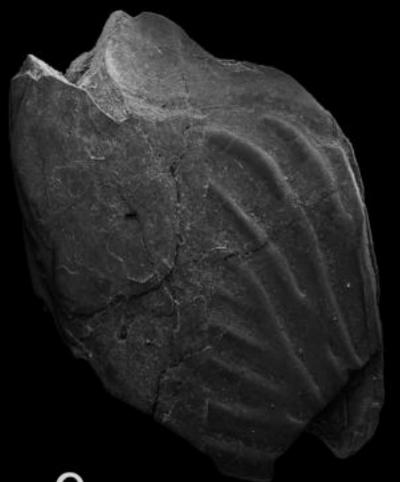
6 —



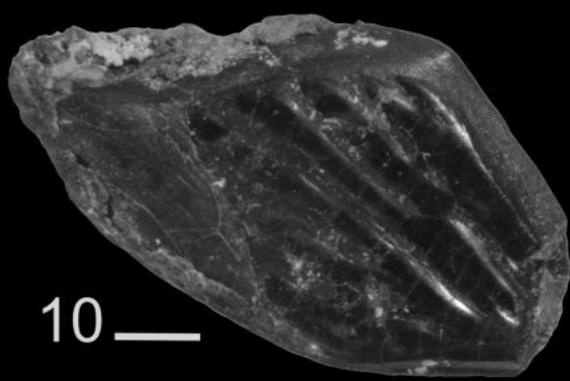
7 —



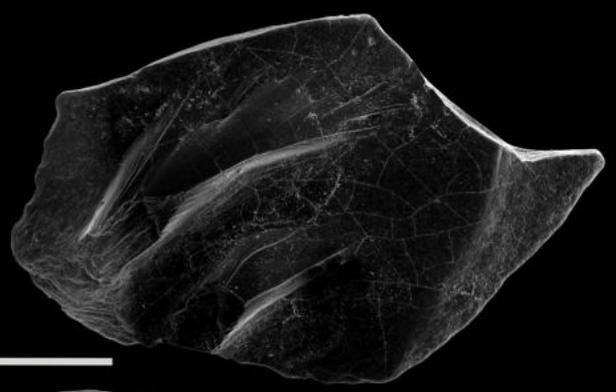
8 —



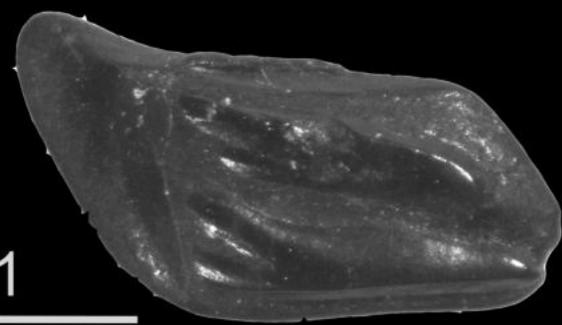
9 —



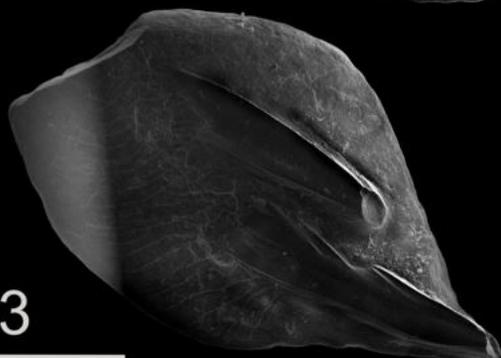
10 —



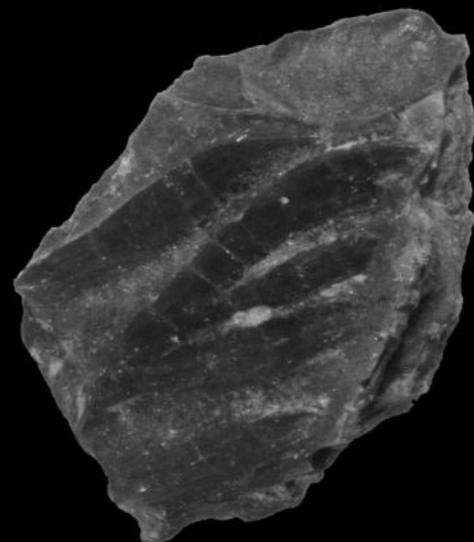
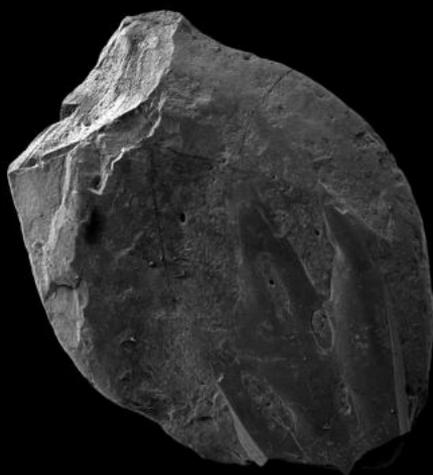
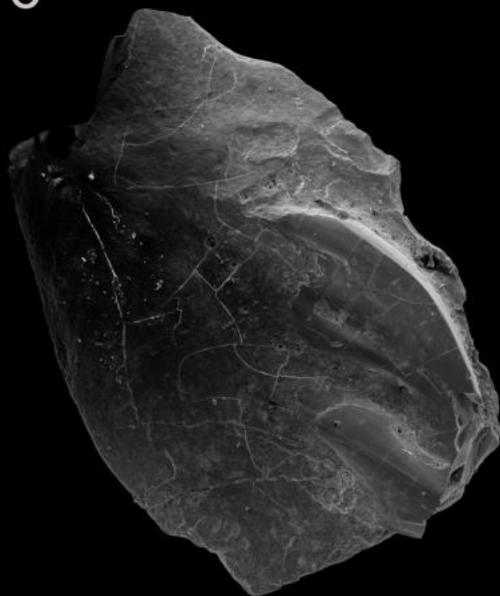
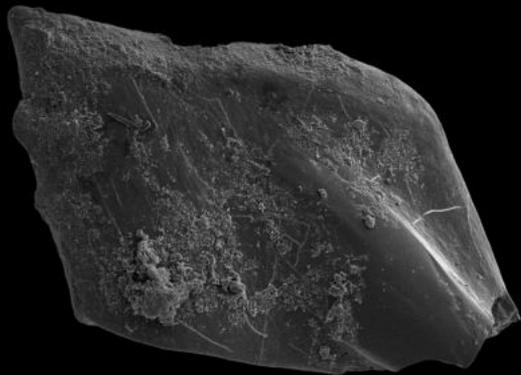
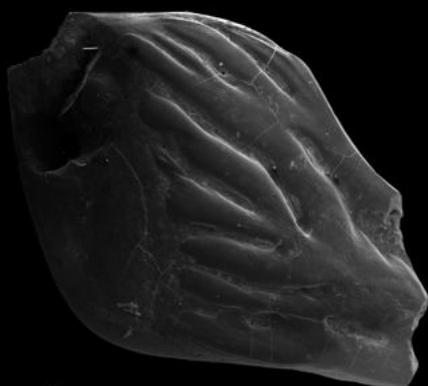
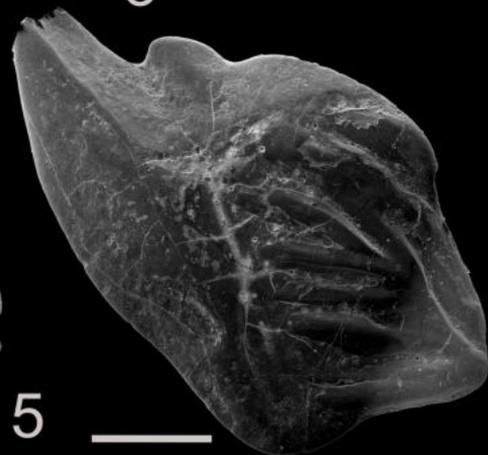
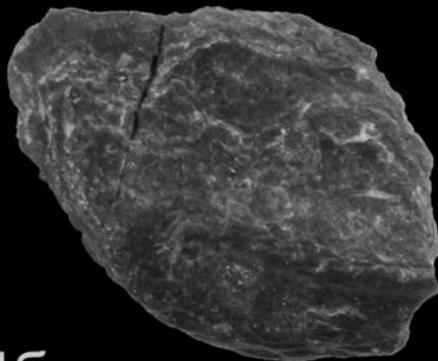
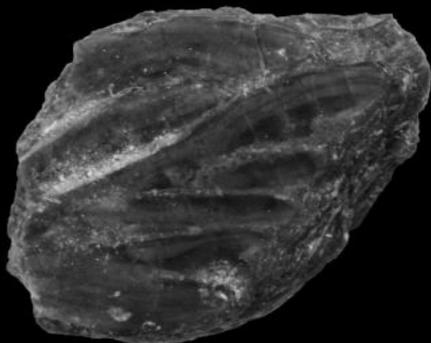
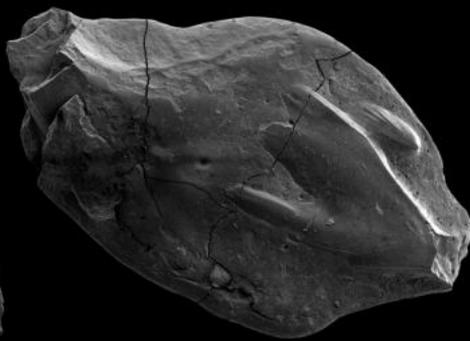
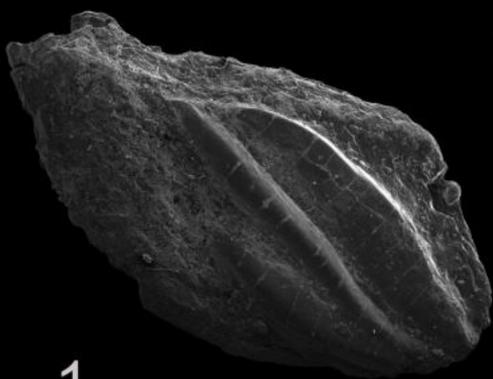
12 —

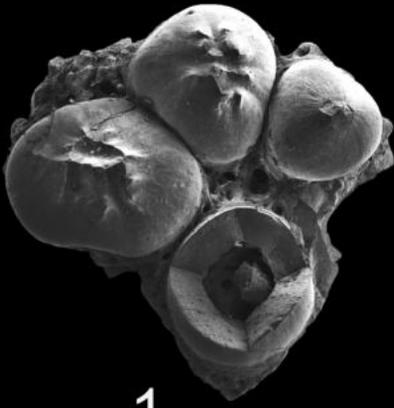


11 —

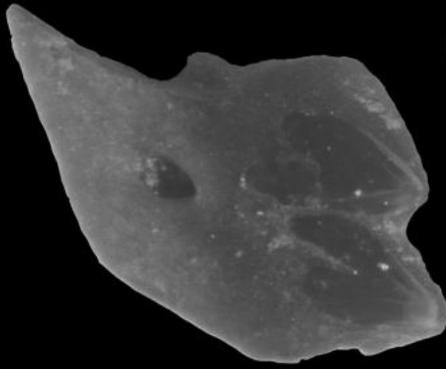


13 —

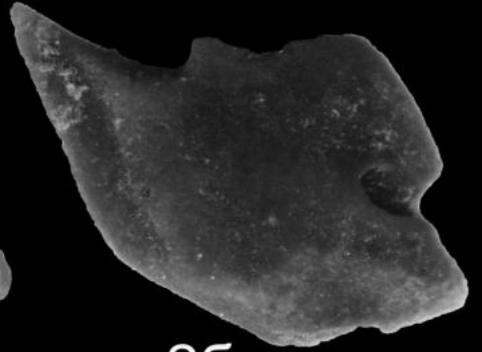




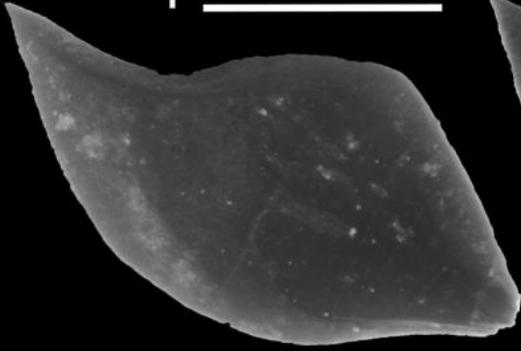
\_\_\_\_\_



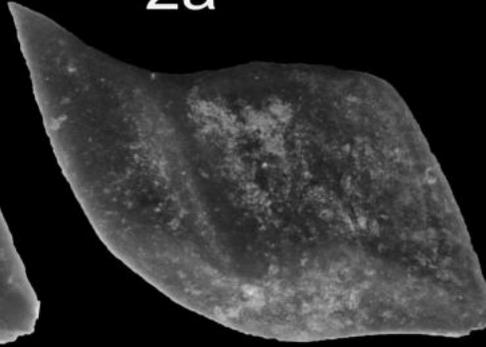
\_\_\_\_\_



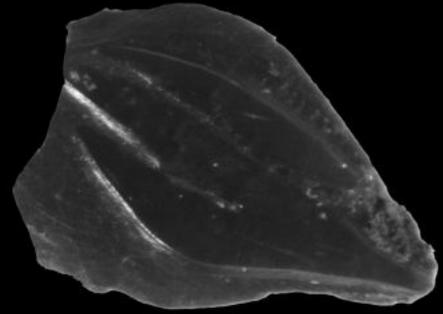
\_\_\_\_\_



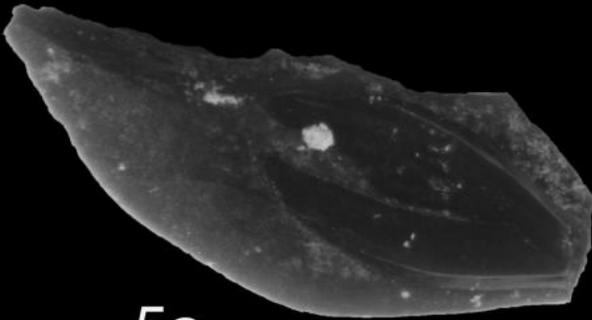
\_\_\_\_\_



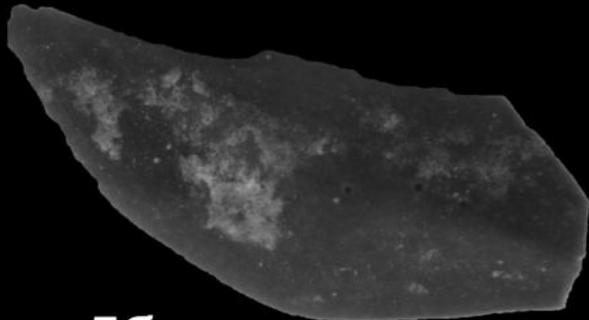
\_\_\_\_\_



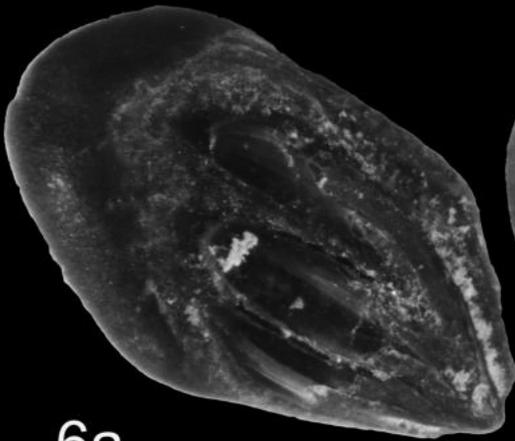
\_\_\_\_\_



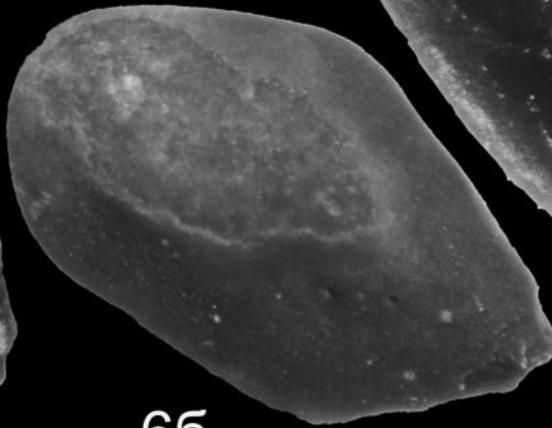
\_\_\_\_\_



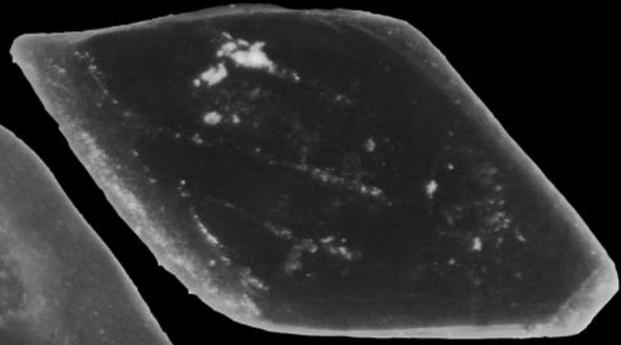
\_\_\_\_\_



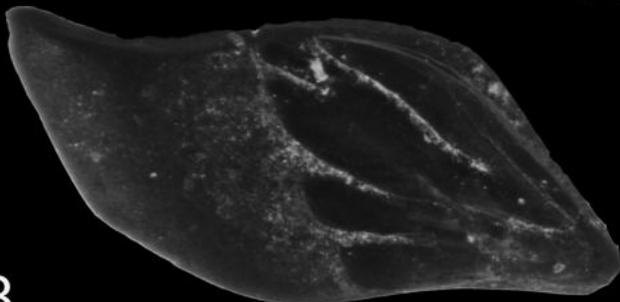
\_\_\_\_\_



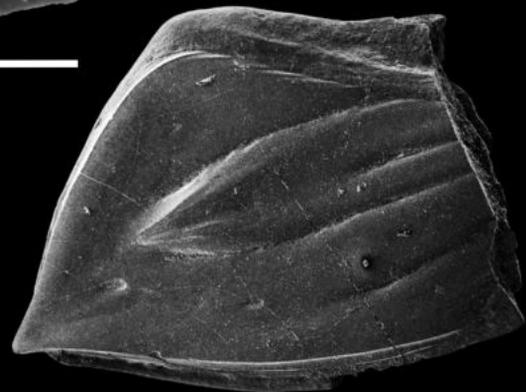
\_\_\_\_\_



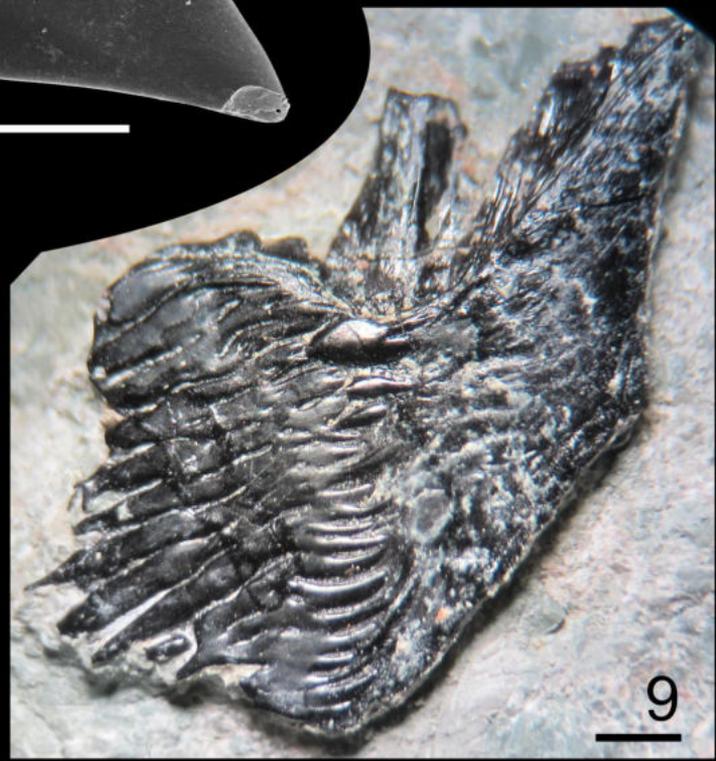
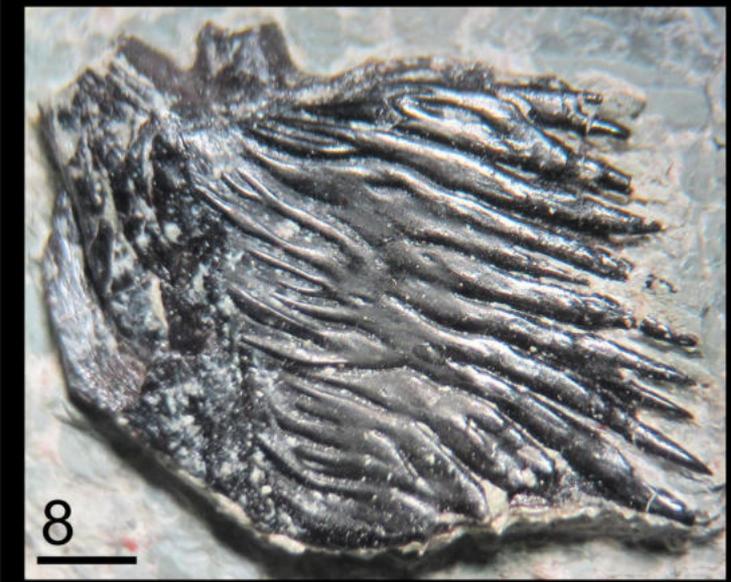
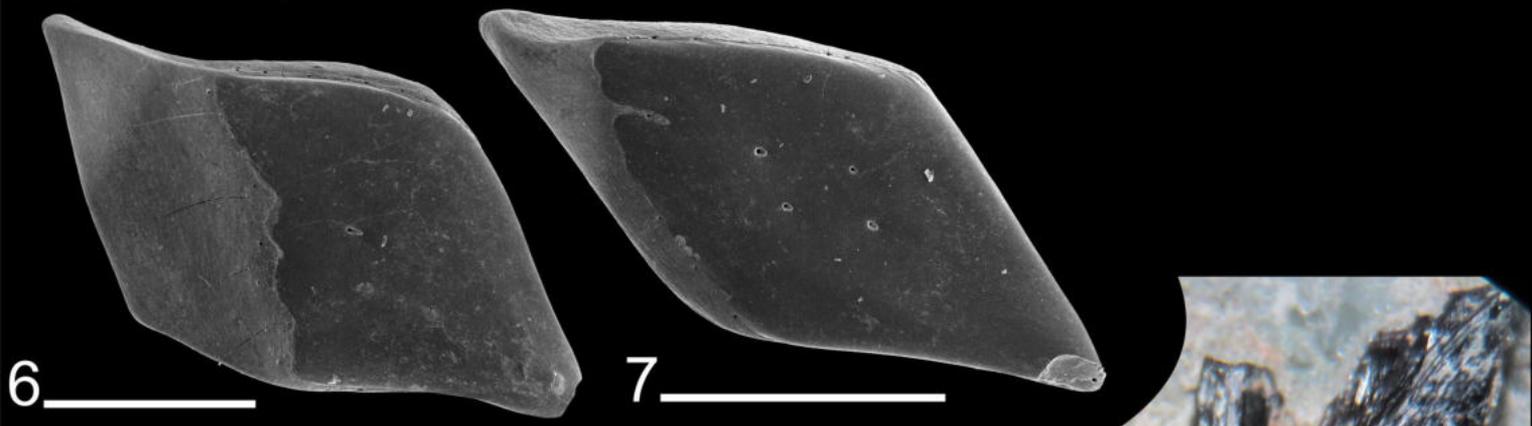
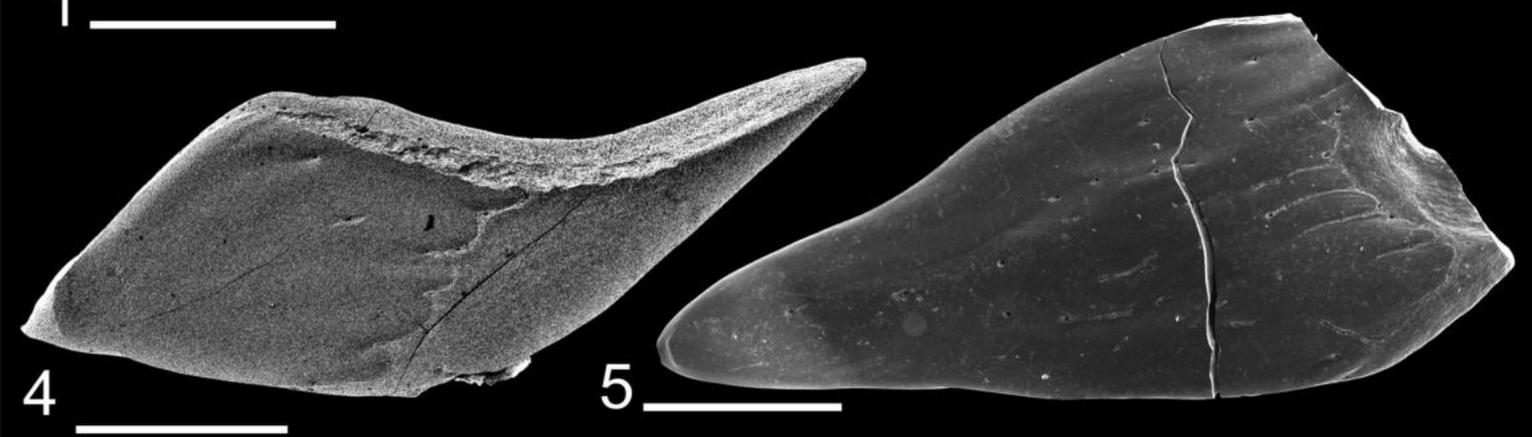
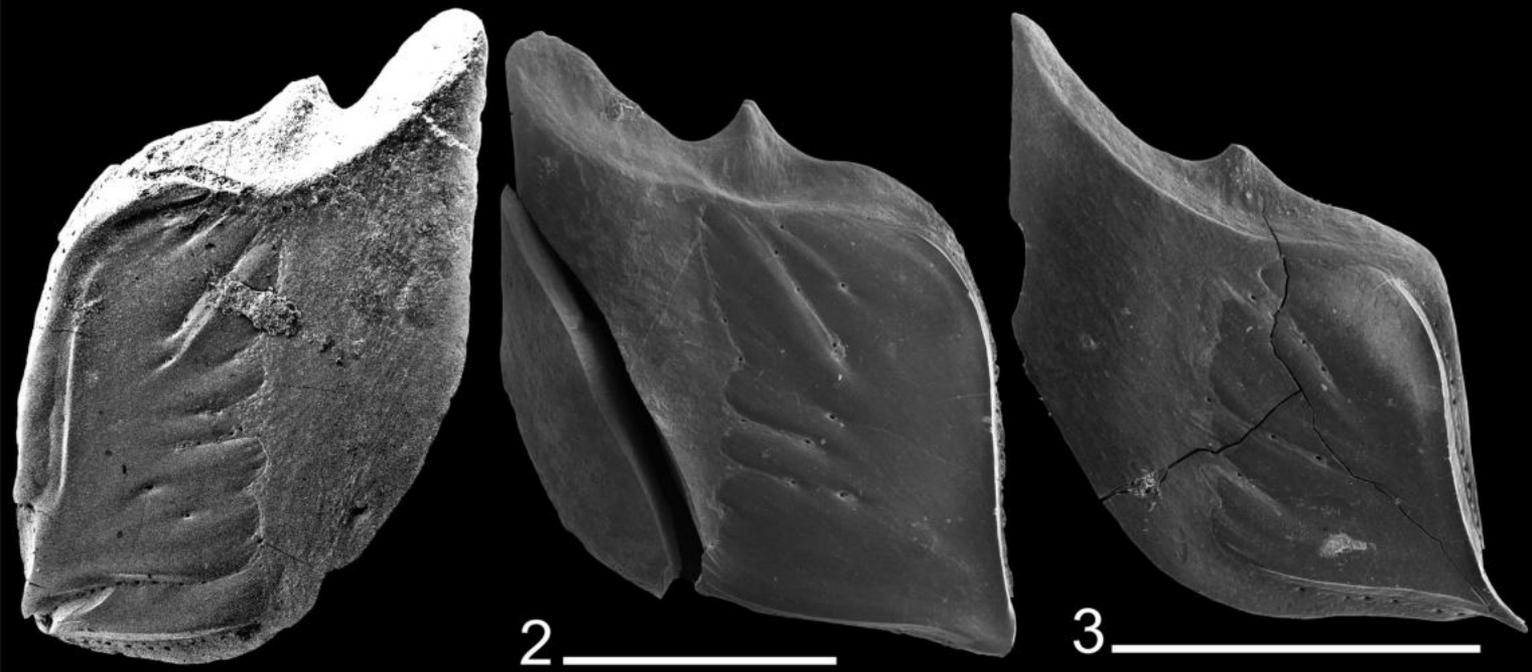
\_\_\_\_\_

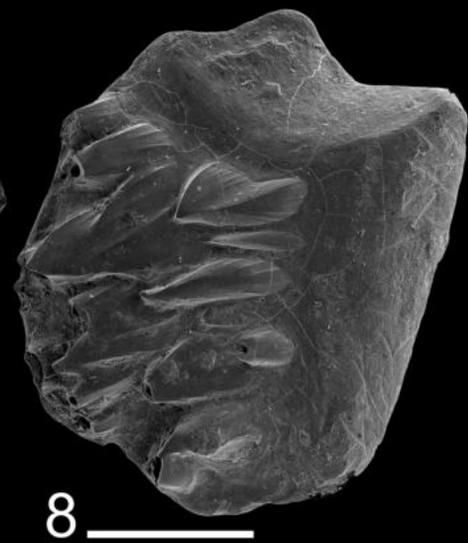
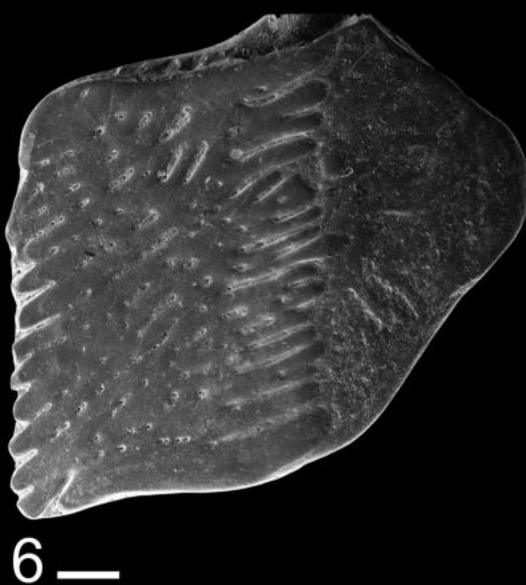
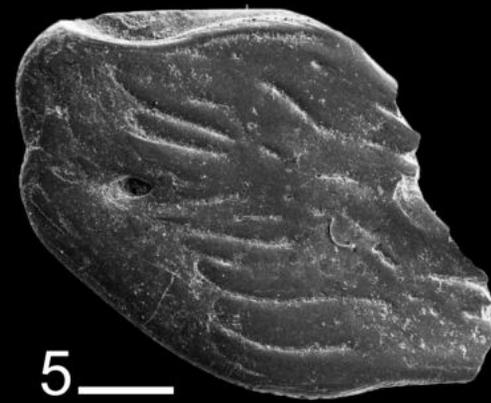
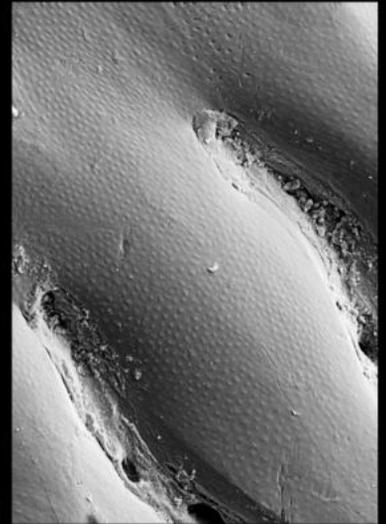
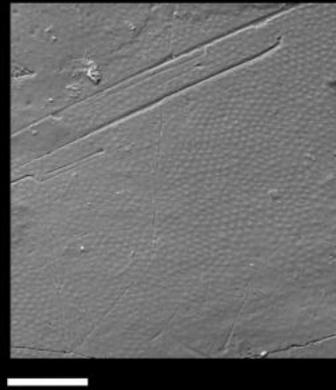
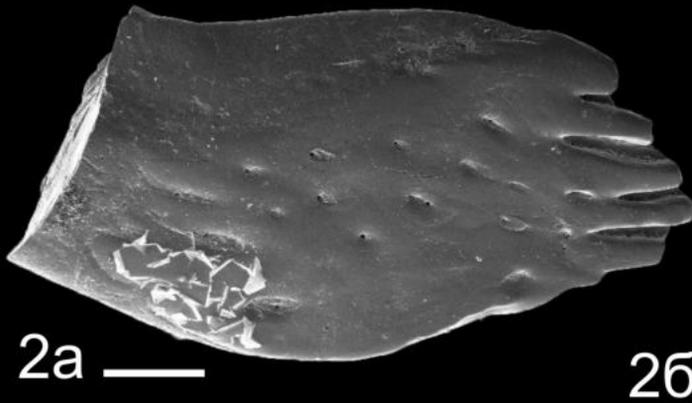
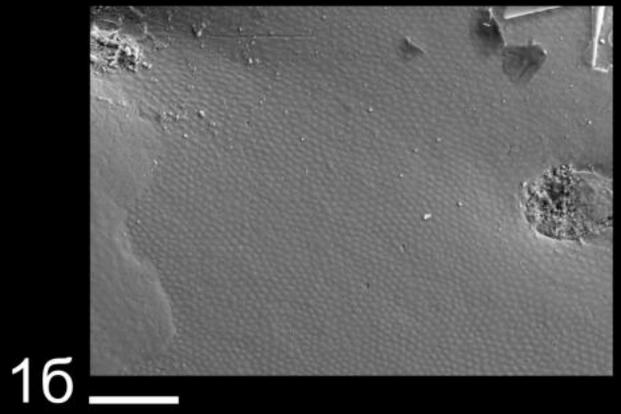
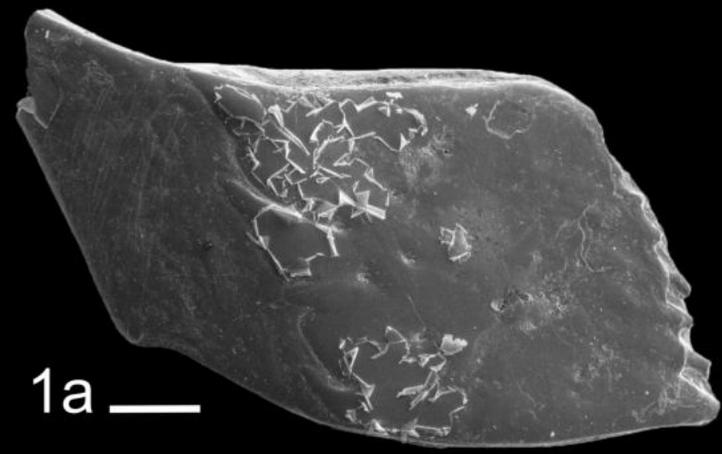


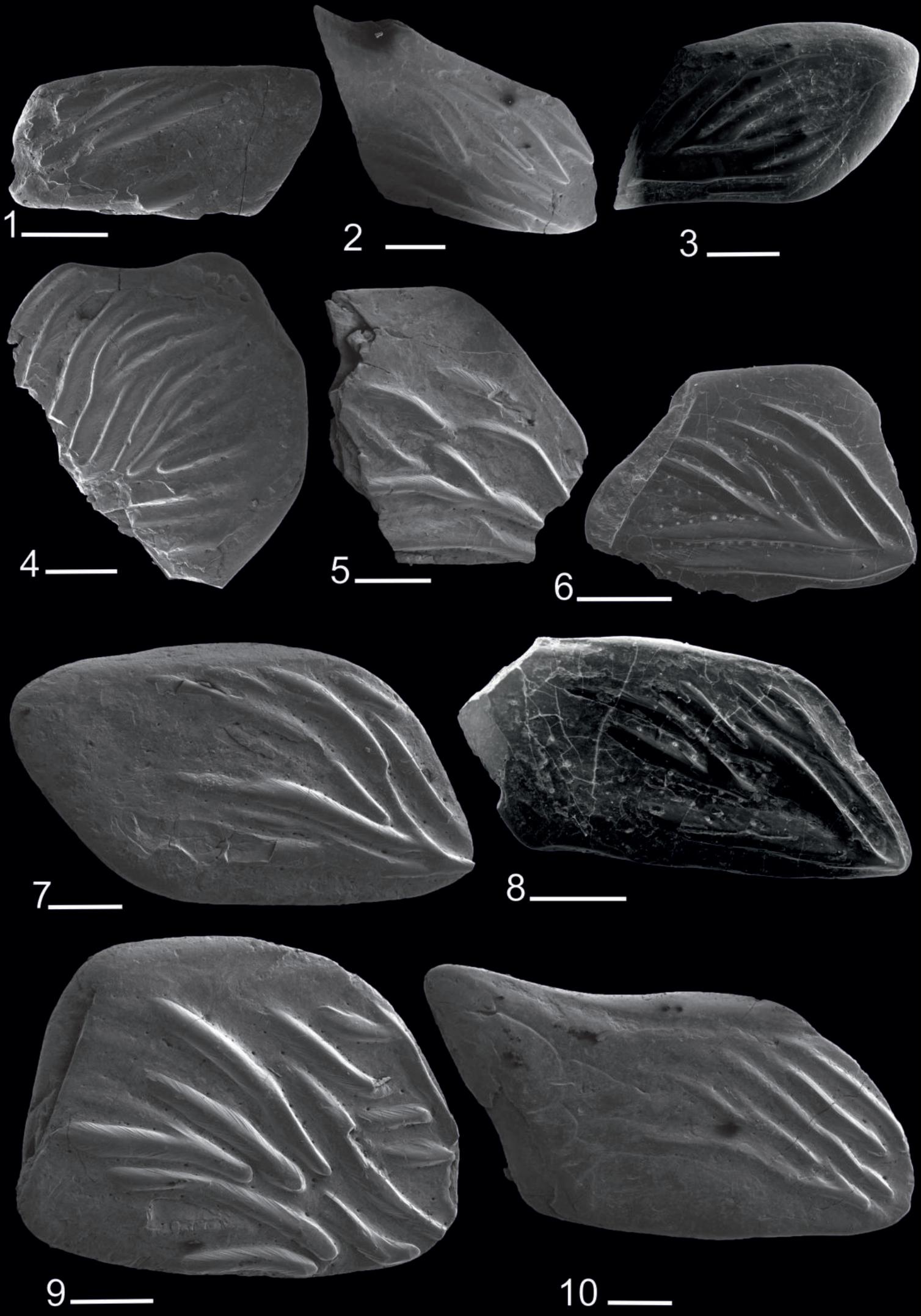
\_\_\_\_\_

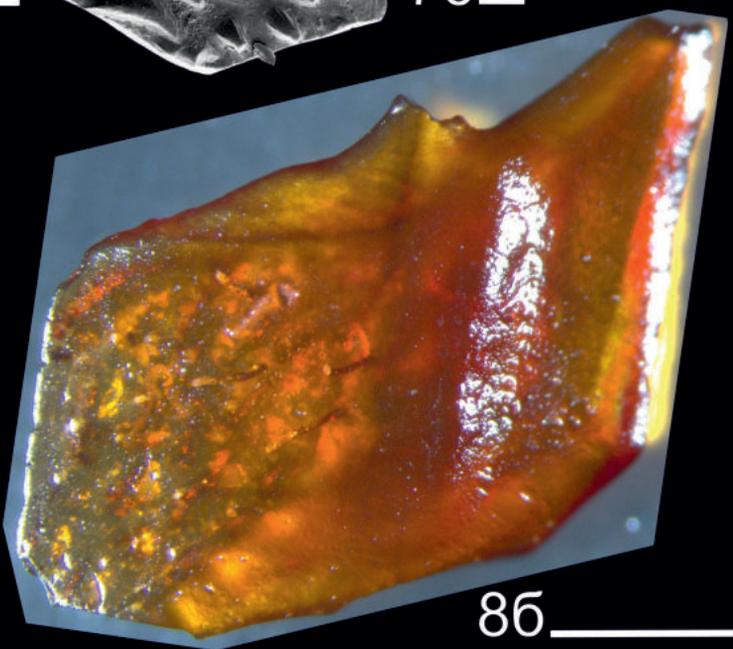
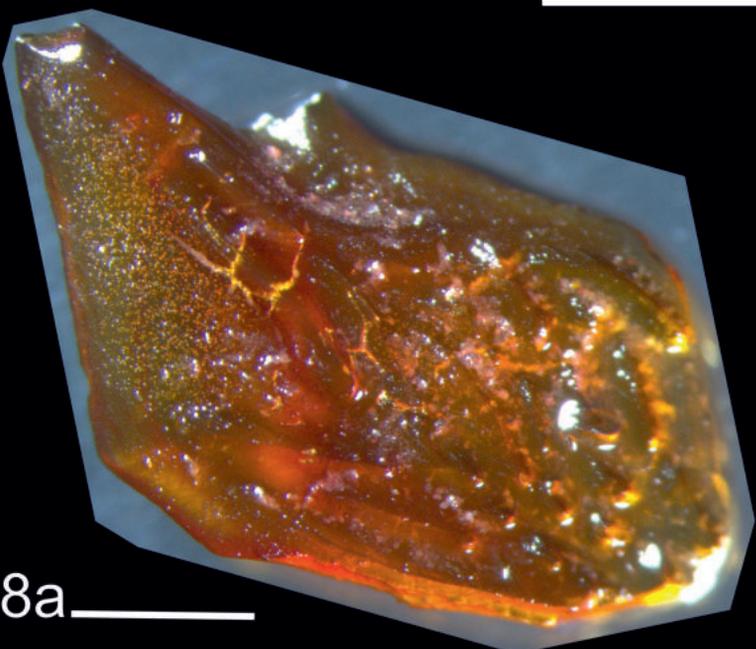
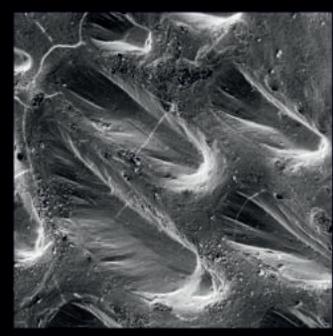
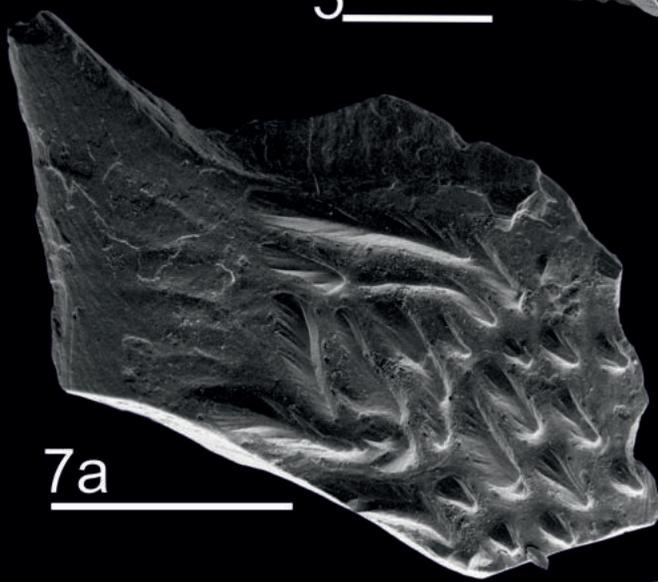
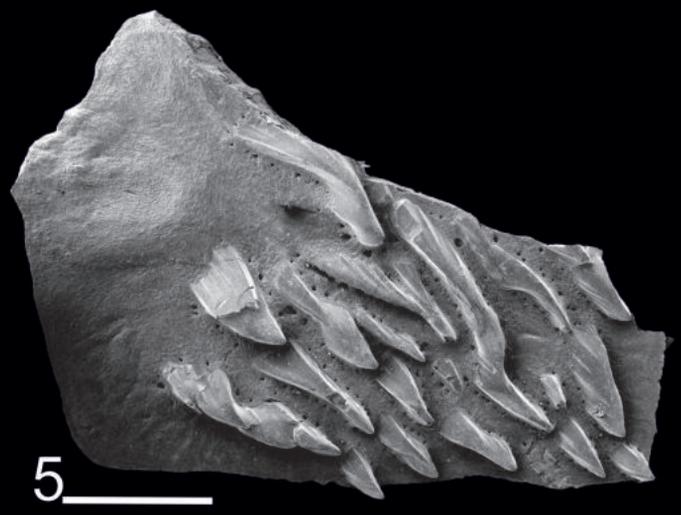
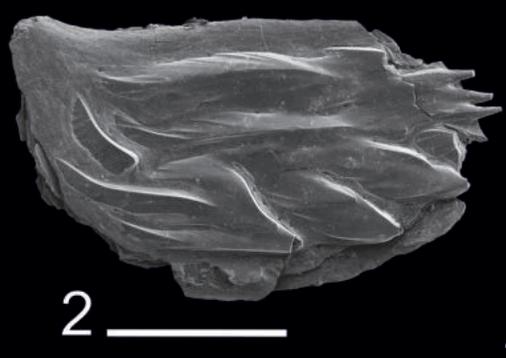


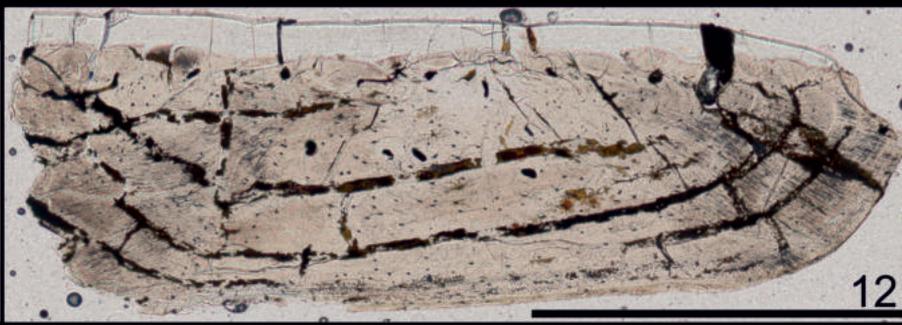
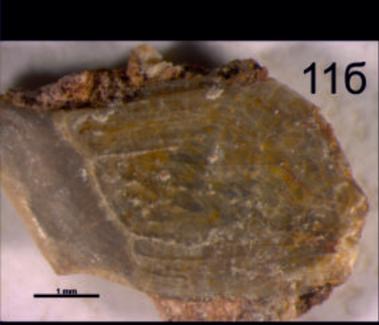
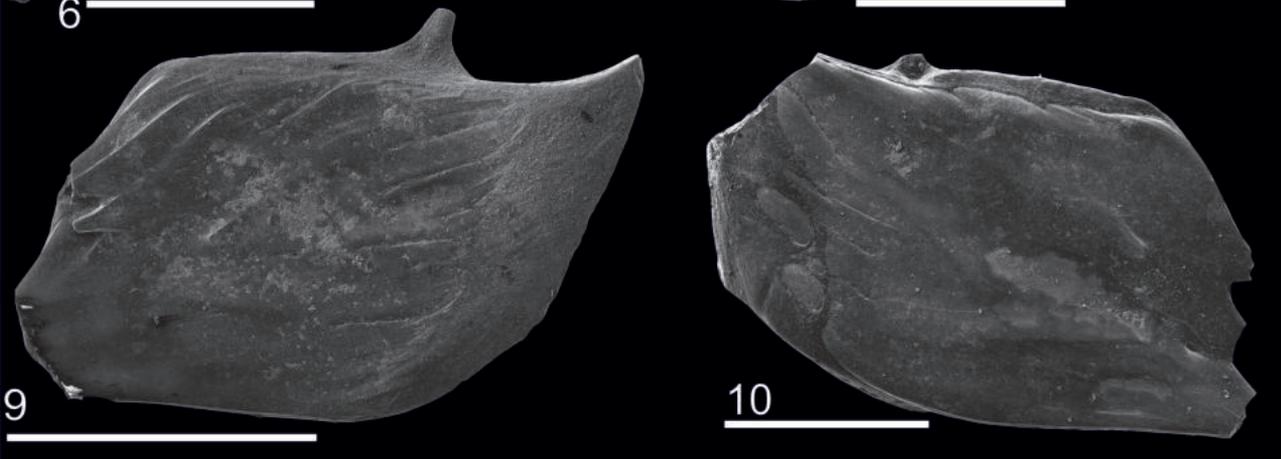
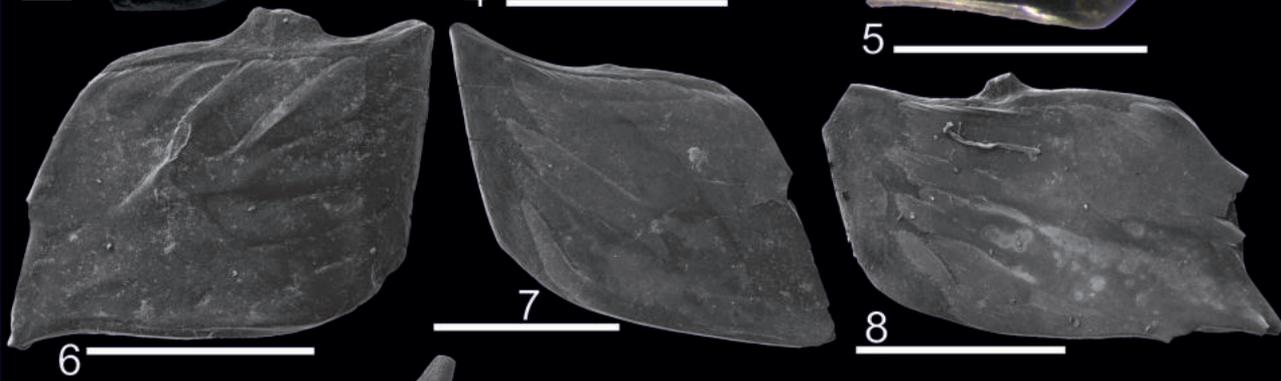
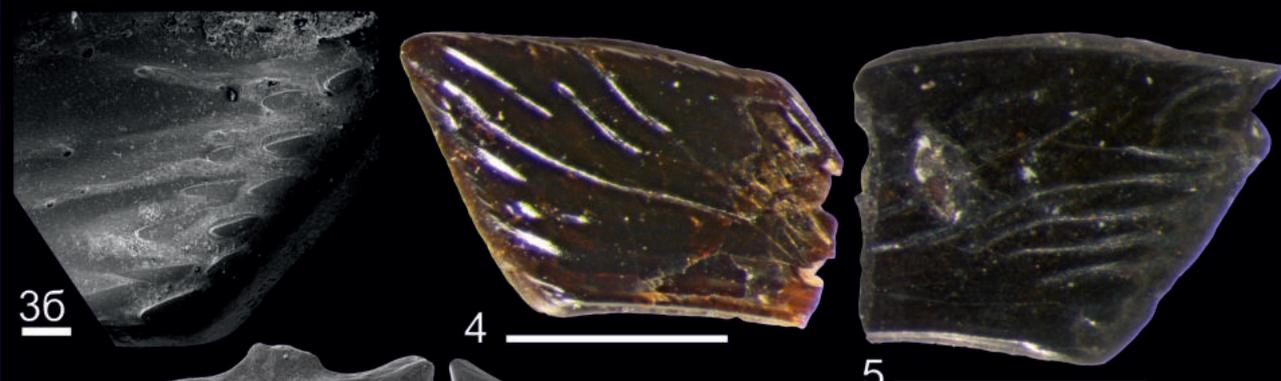
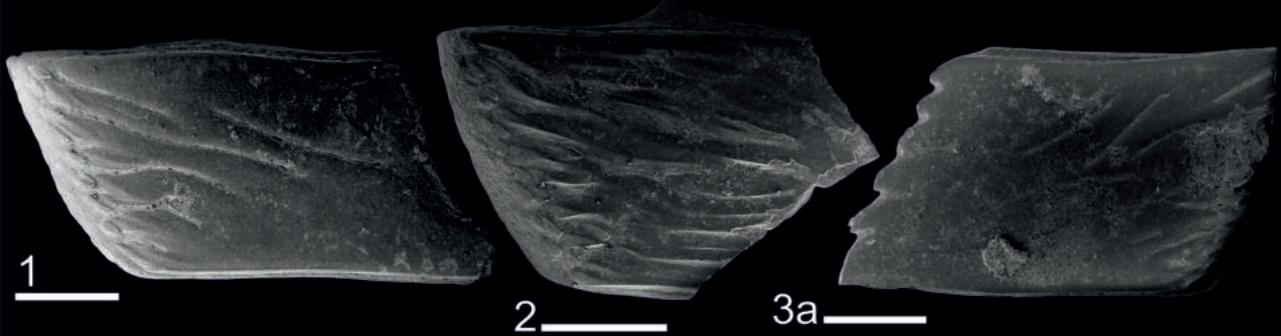
\_\_\_\_\_

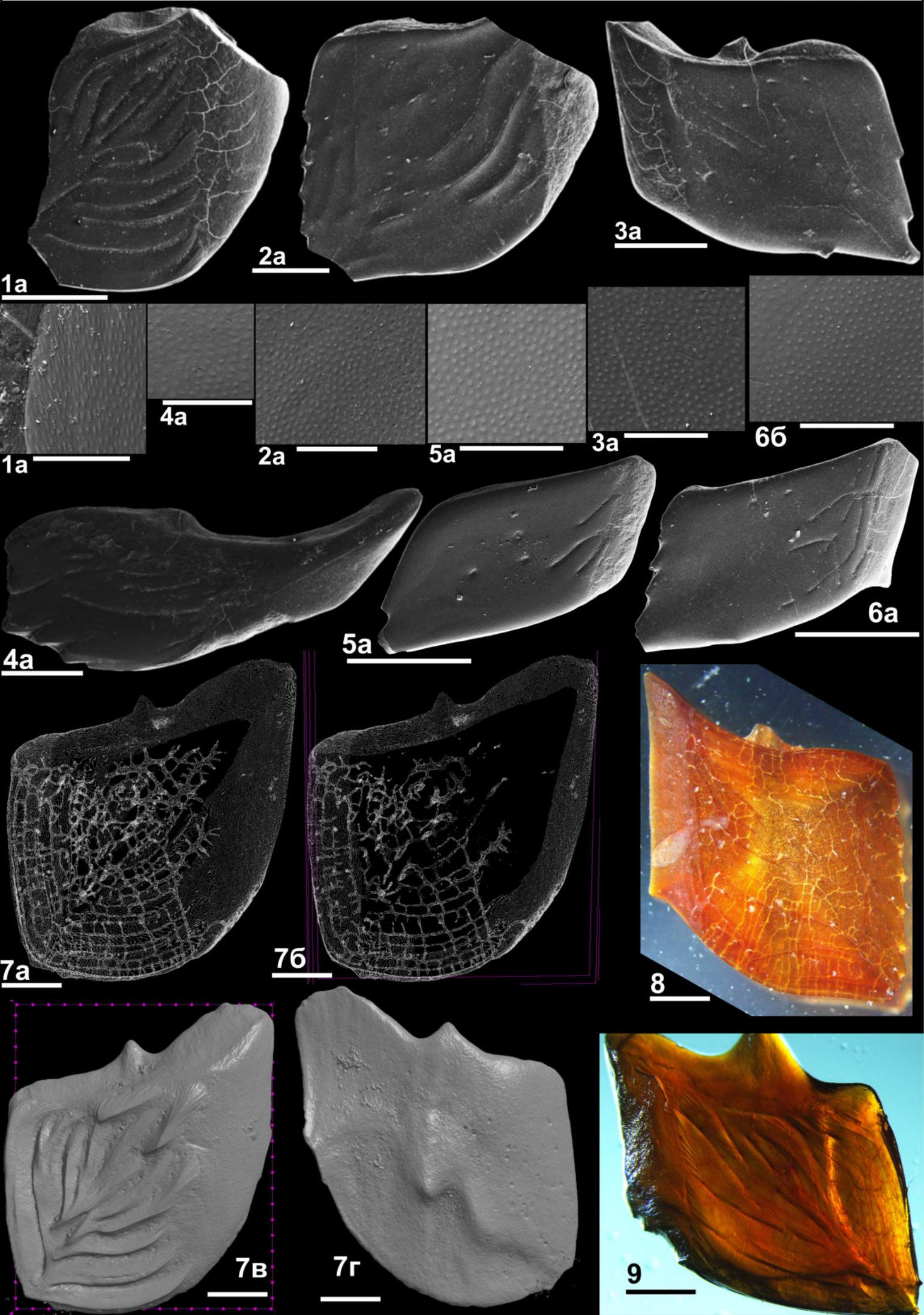


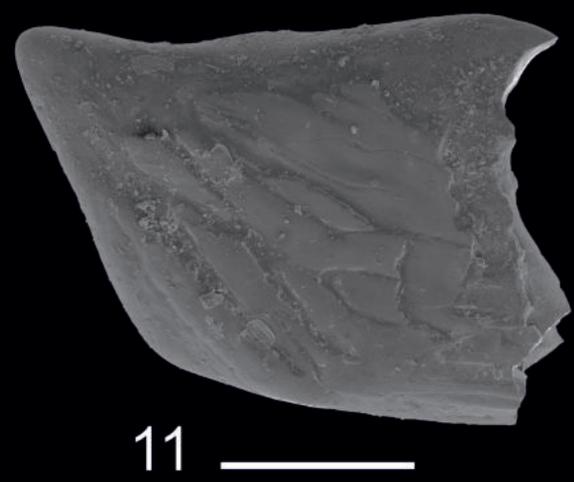
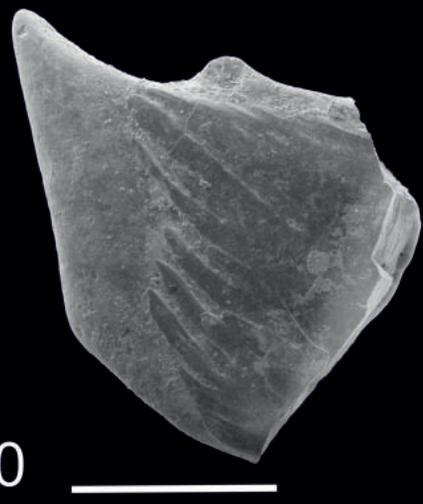
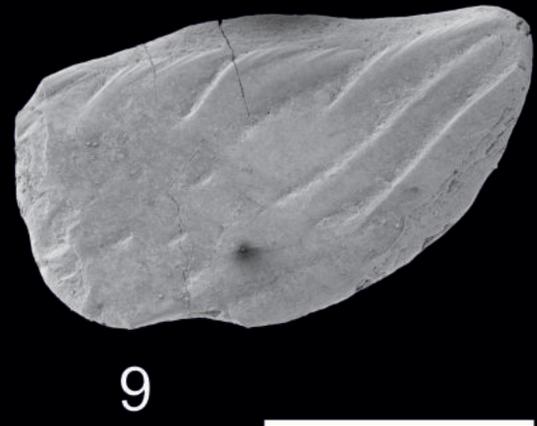
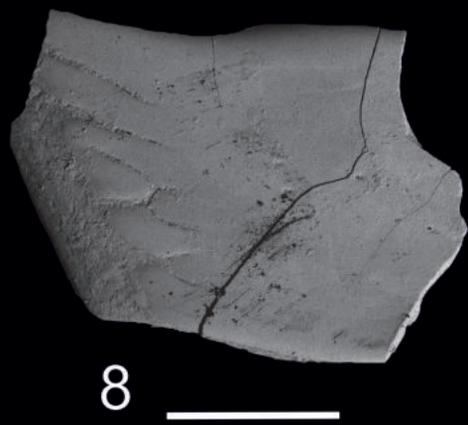
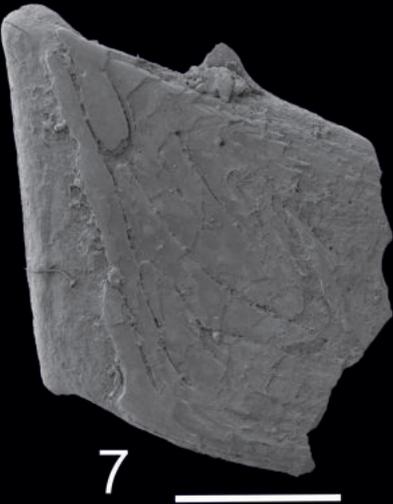
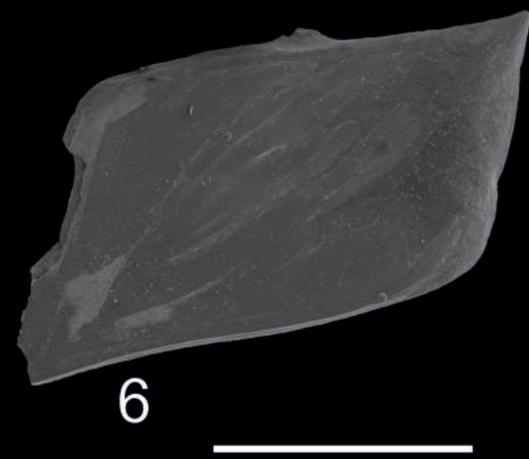
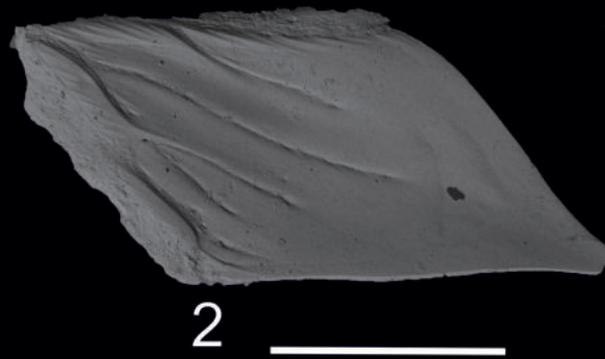
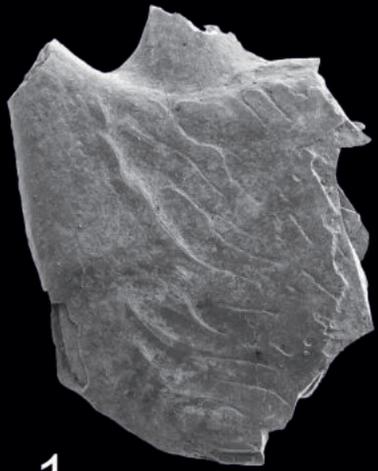


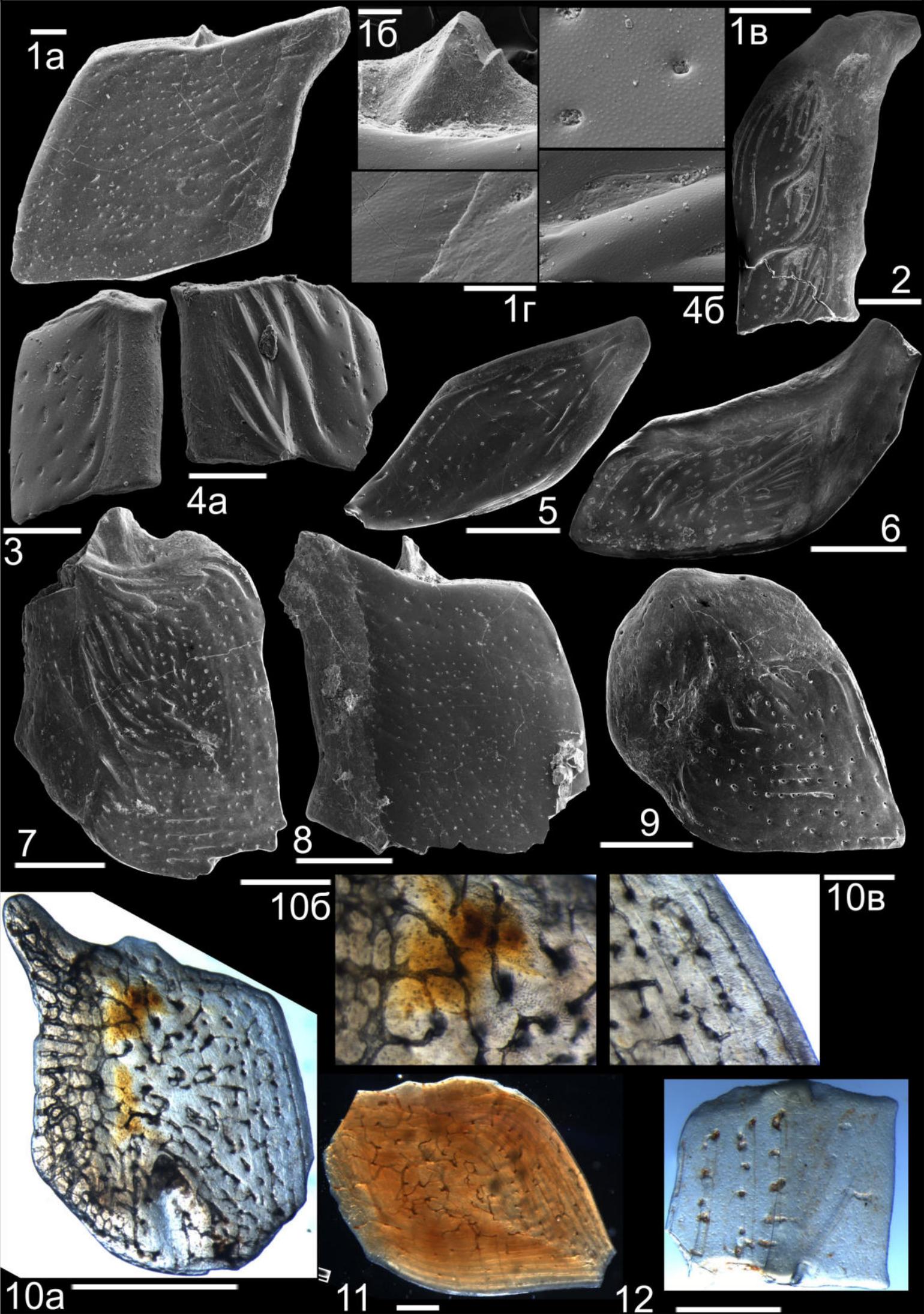


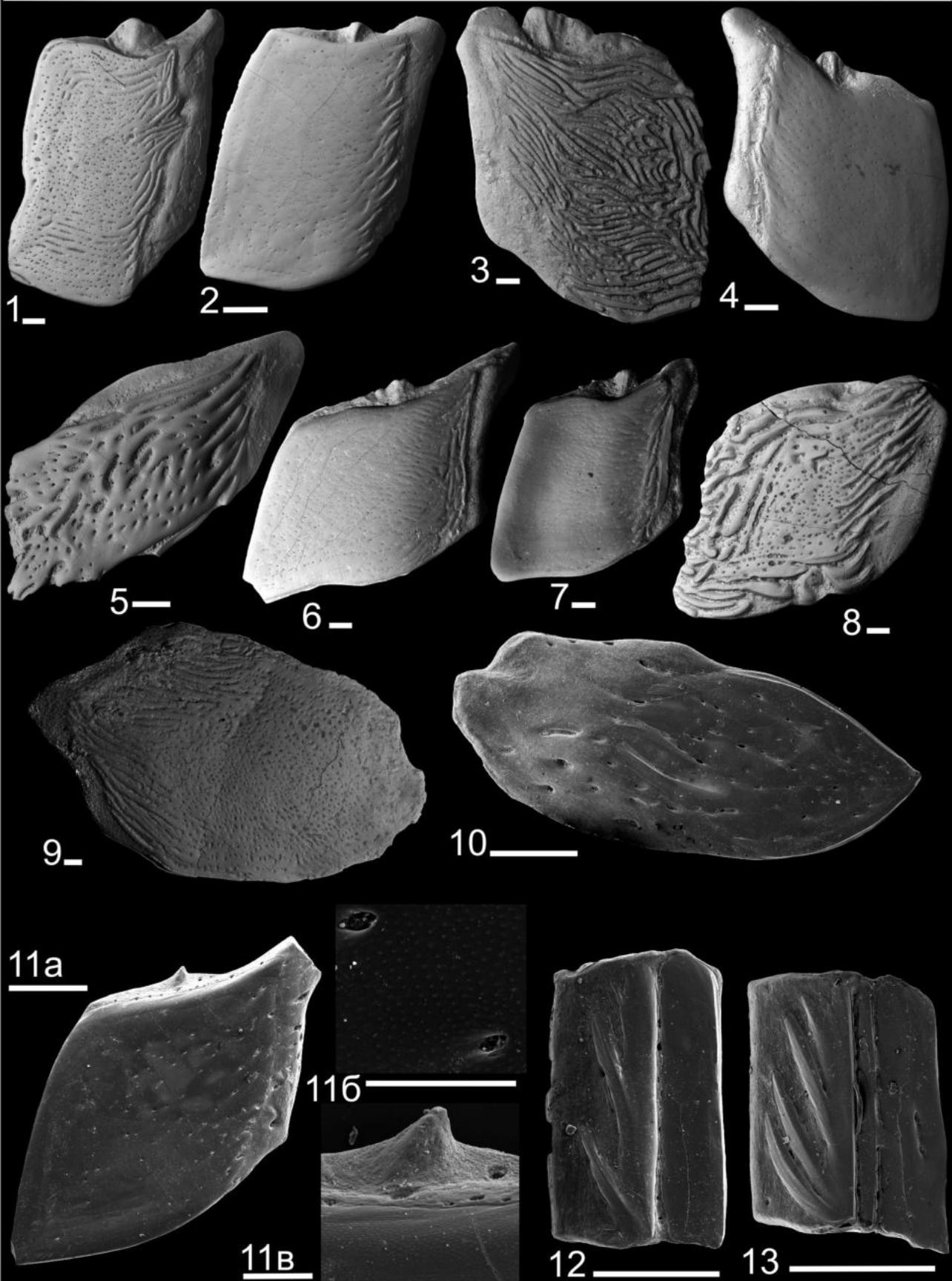


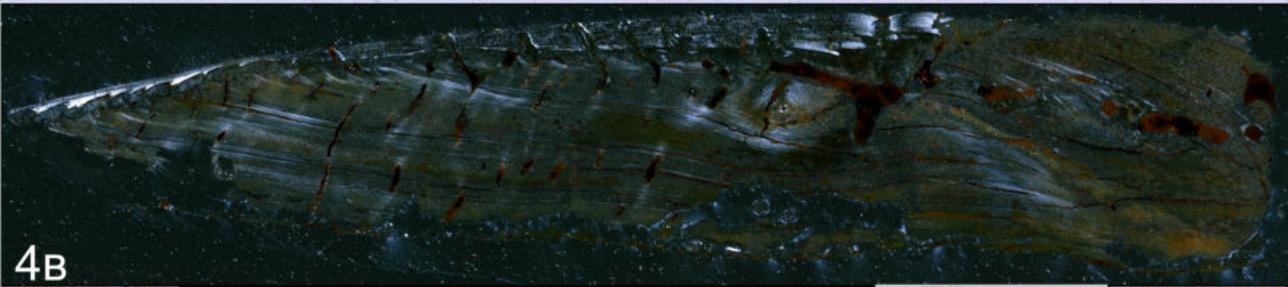
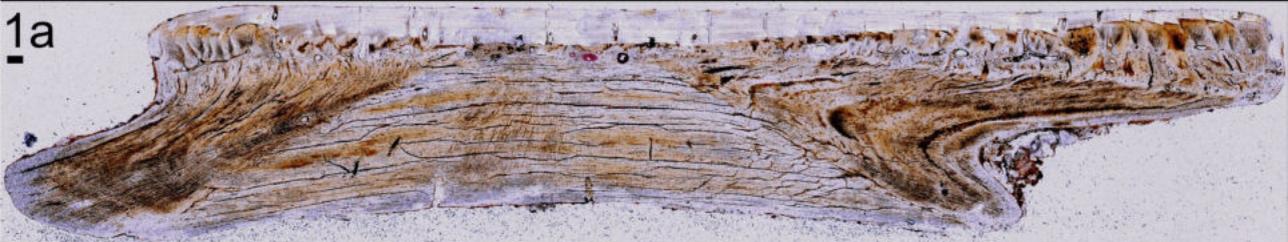


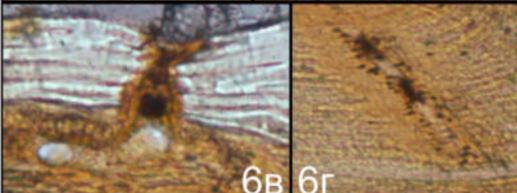
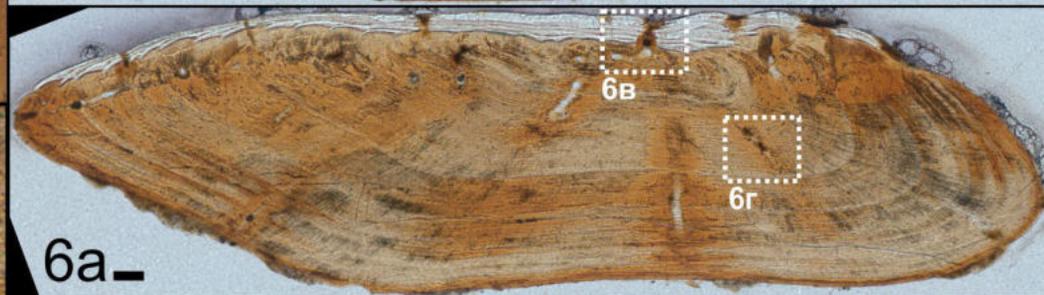
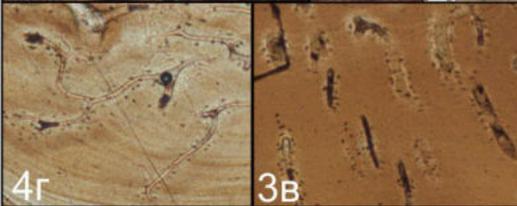
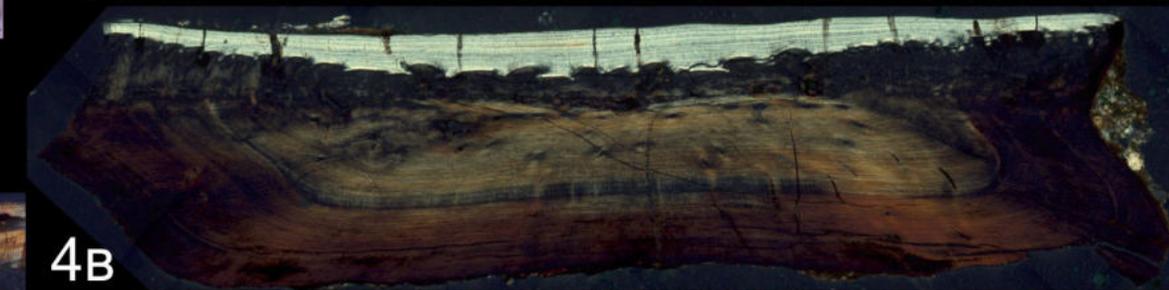
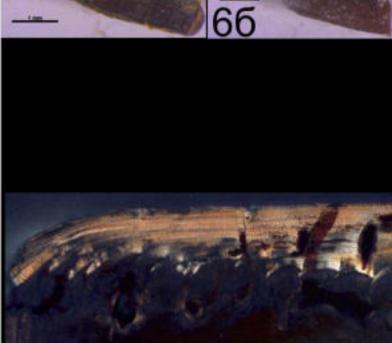
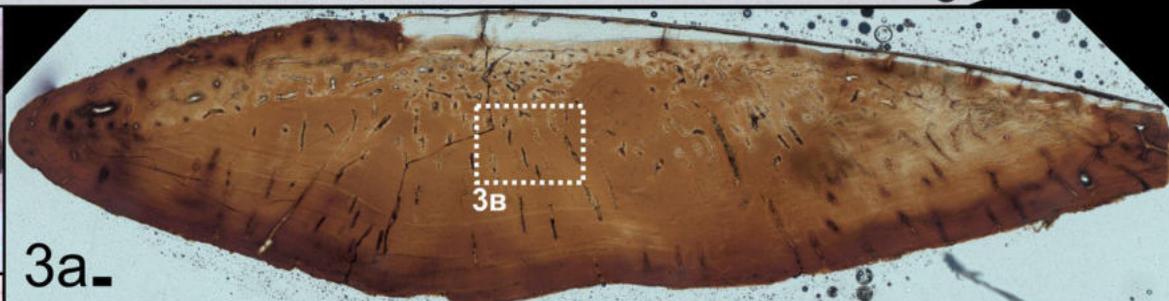
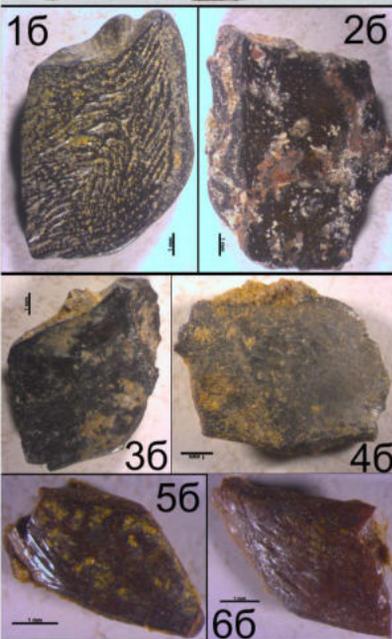
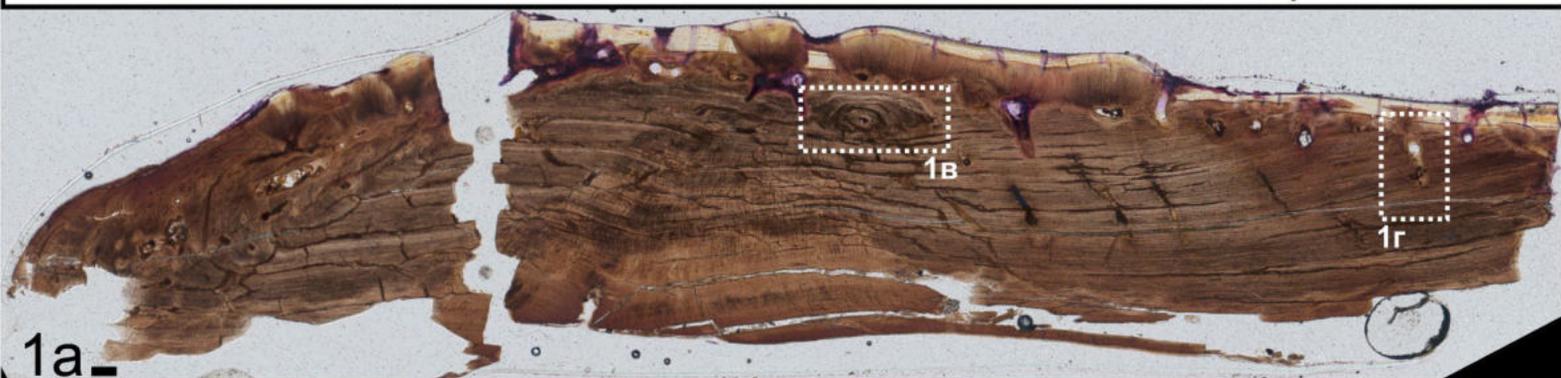


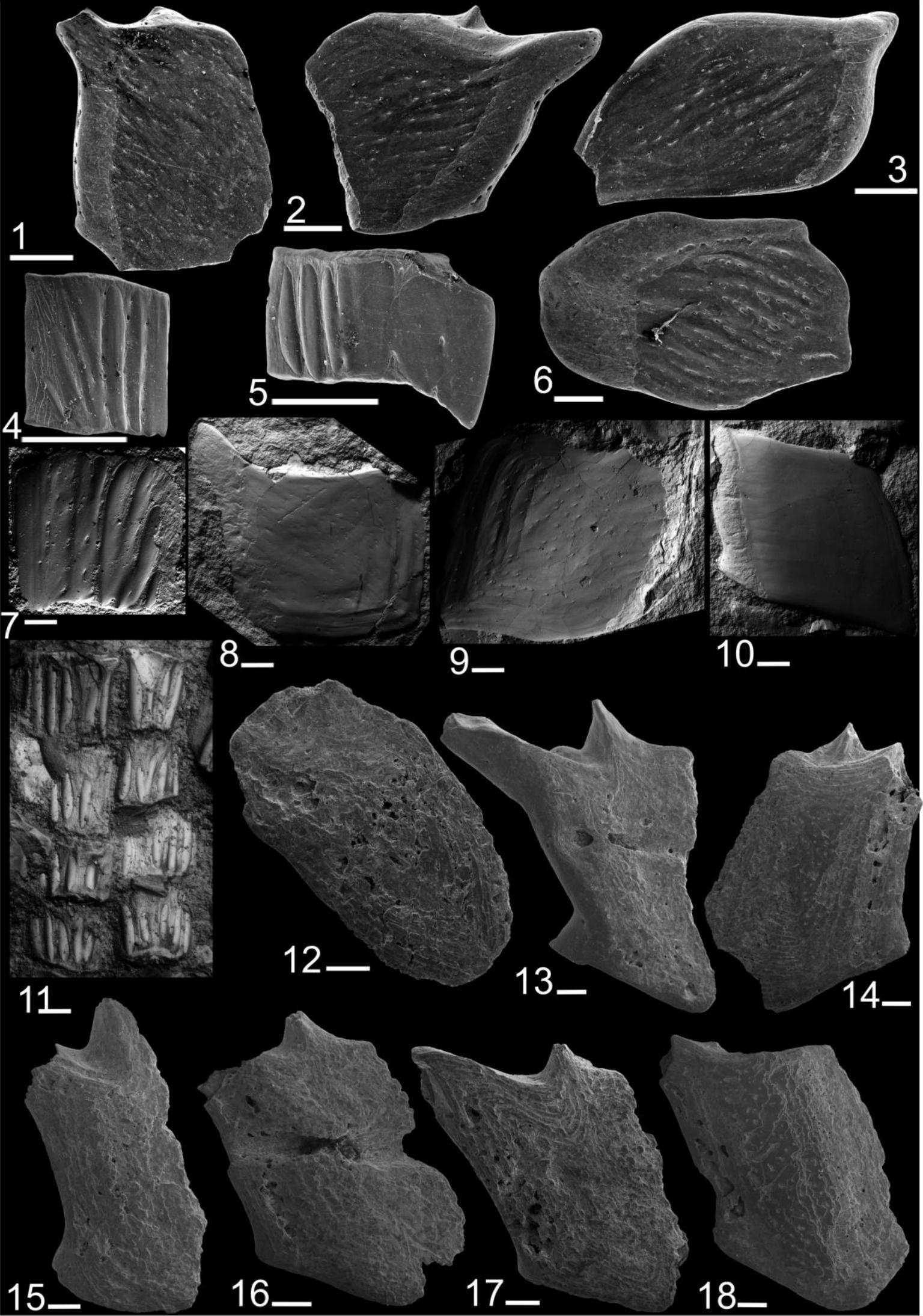


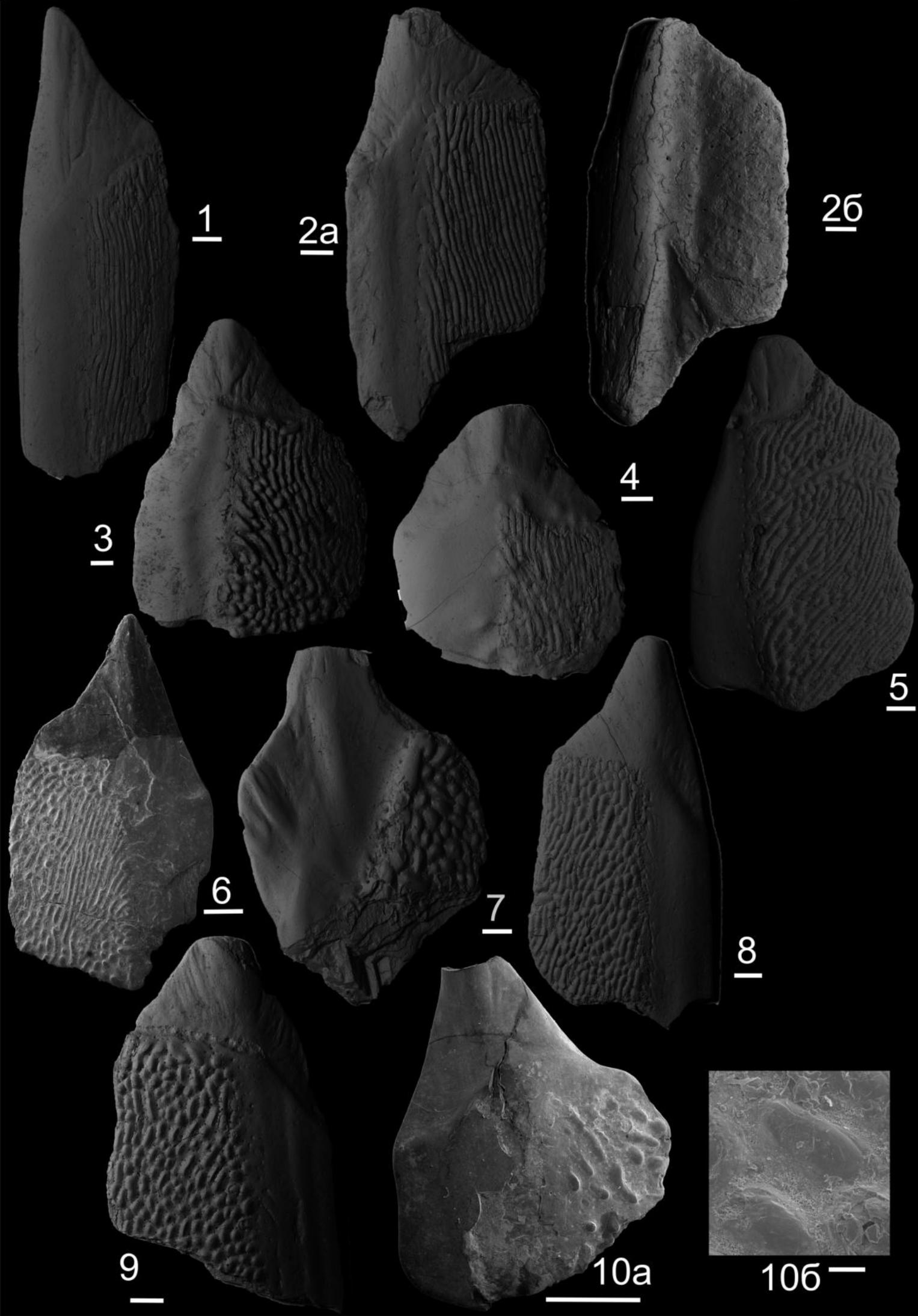


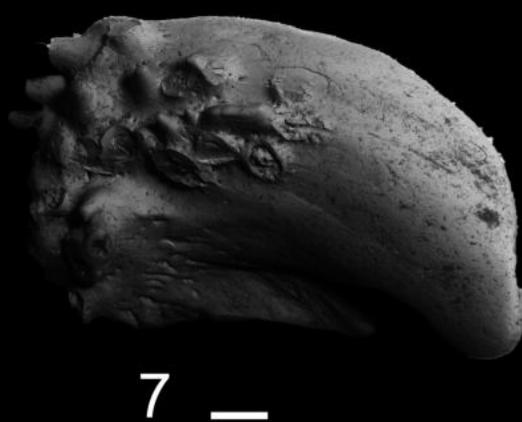
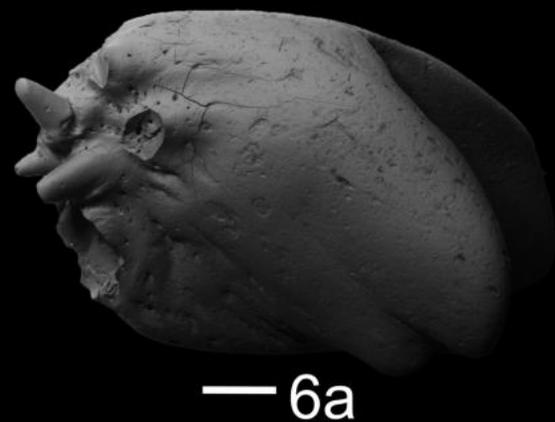
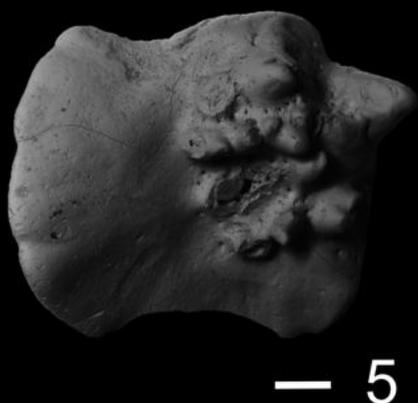
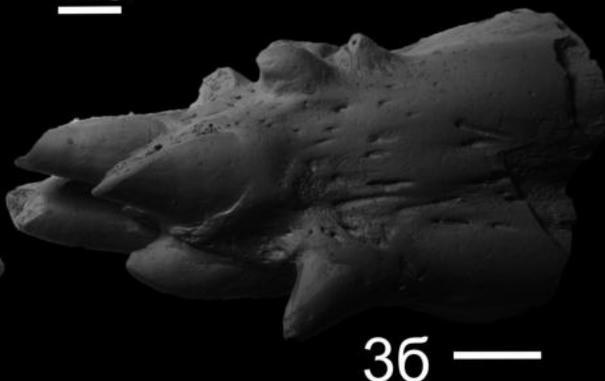
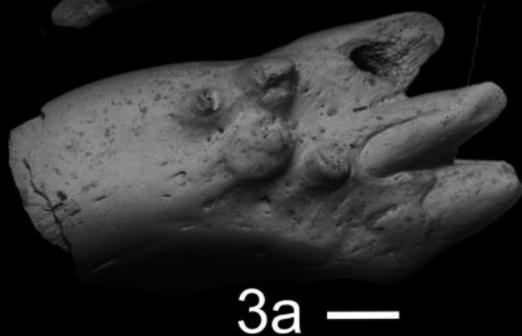
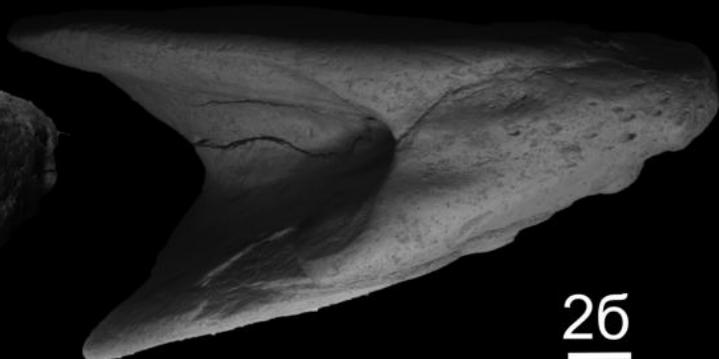
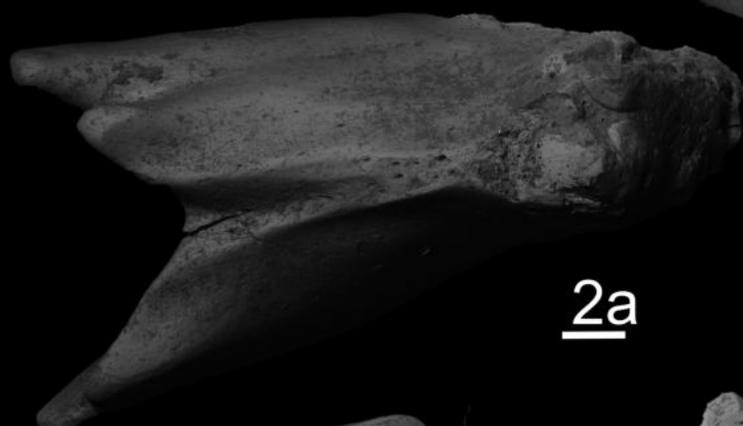
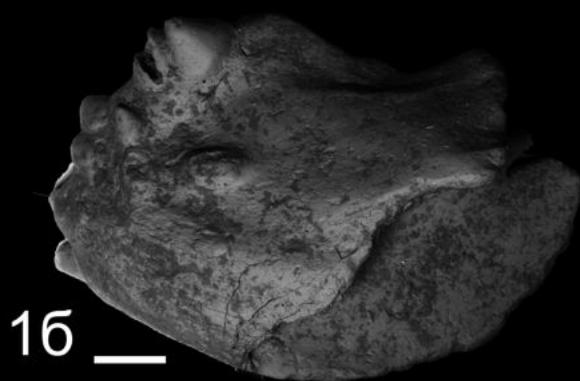
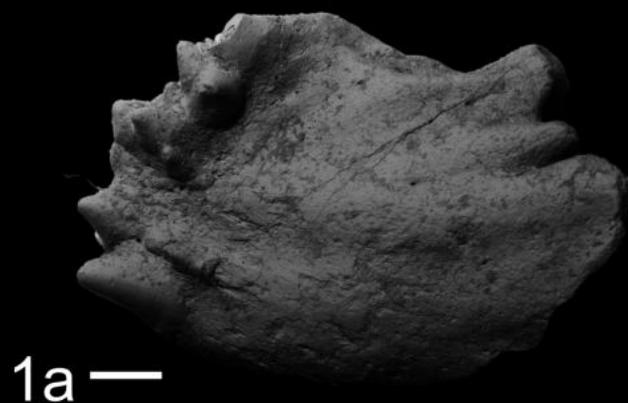


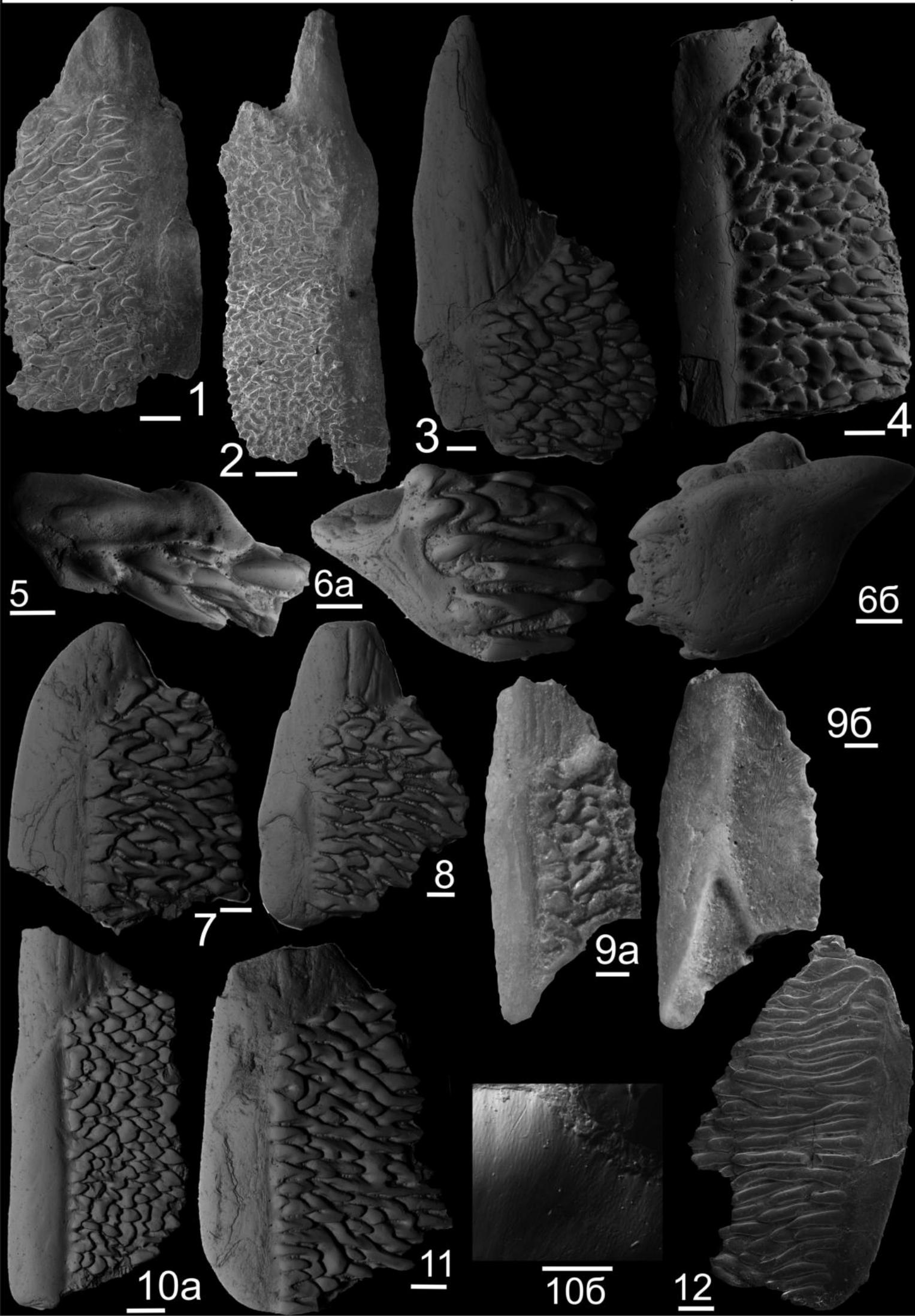


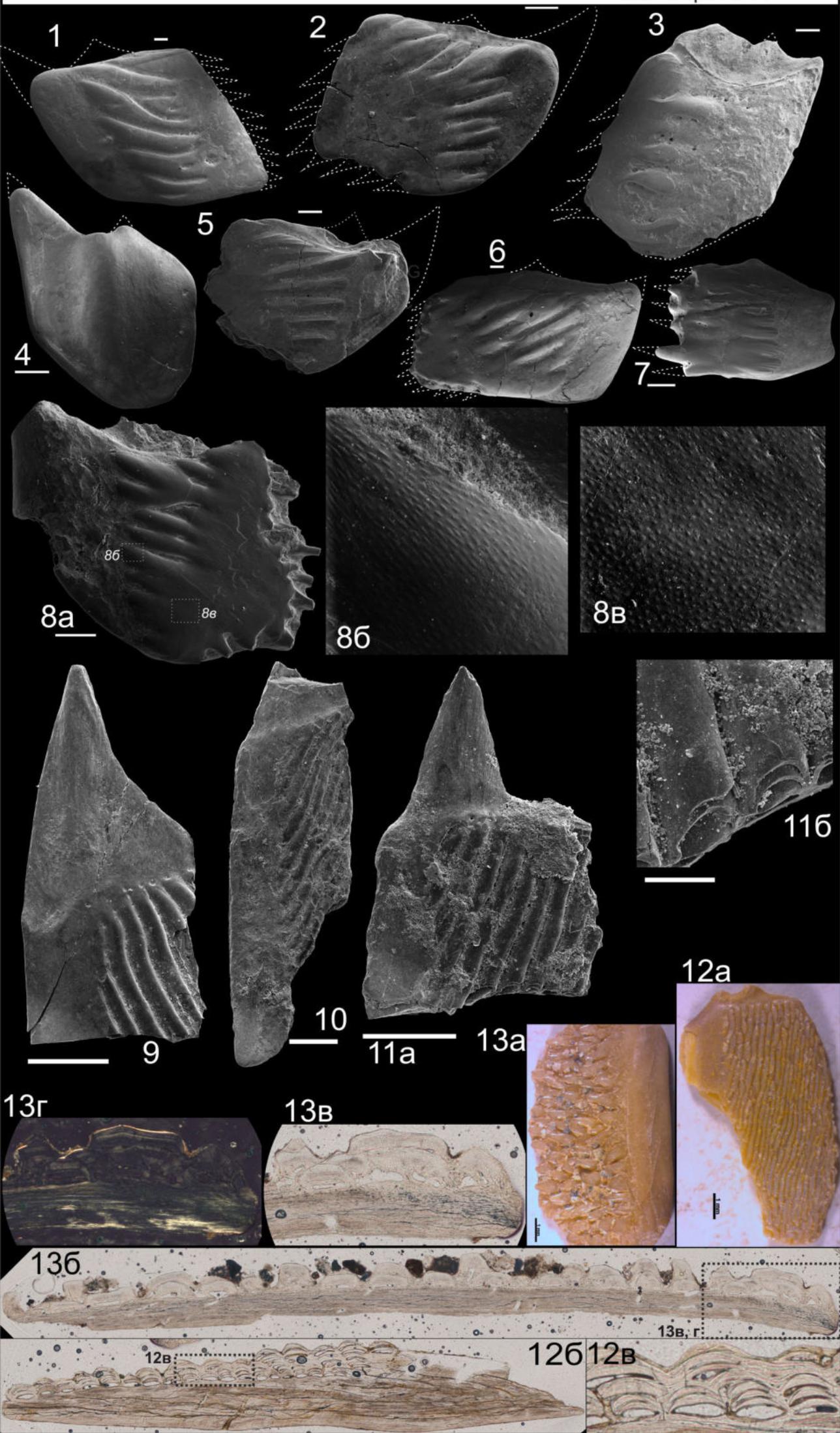


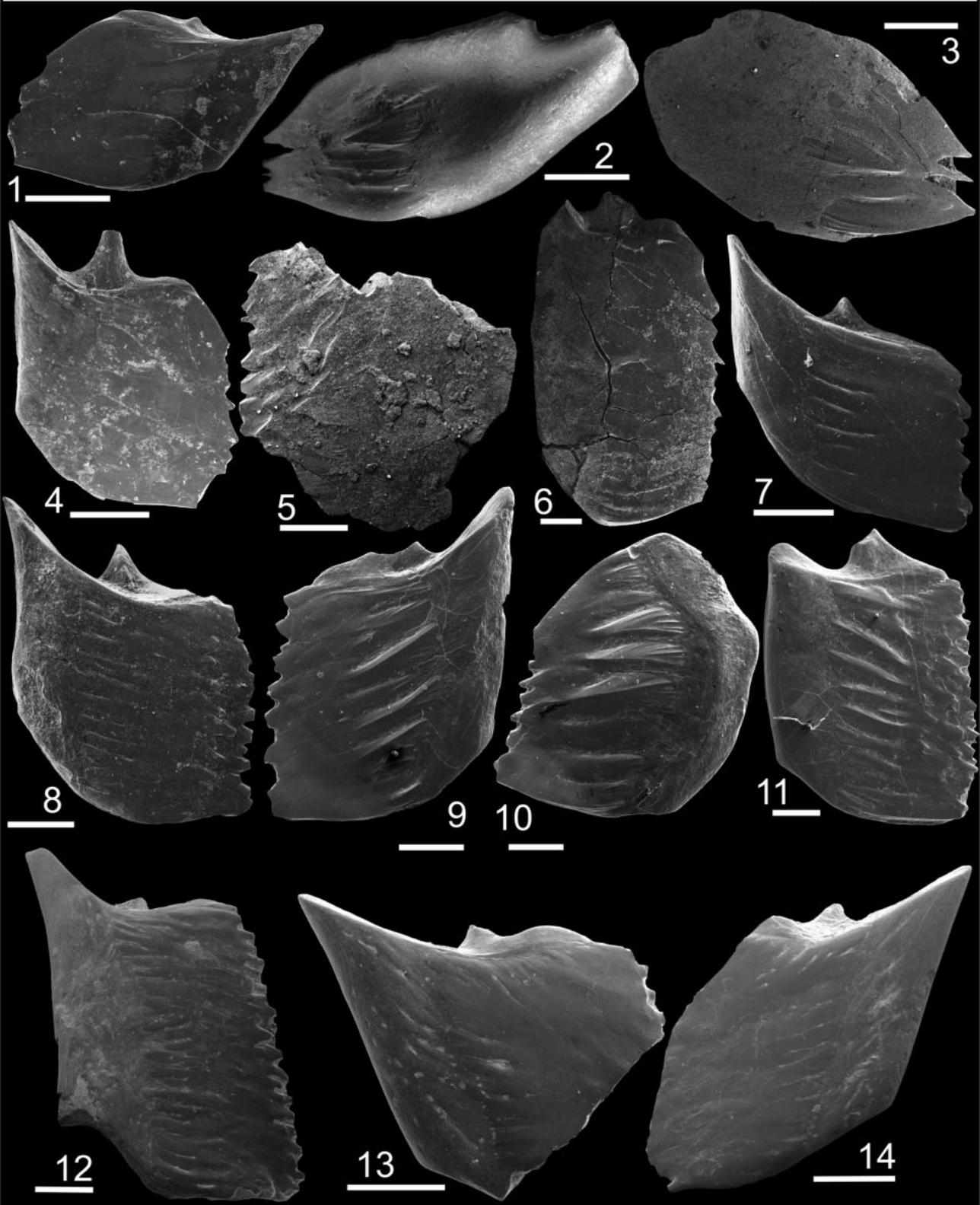


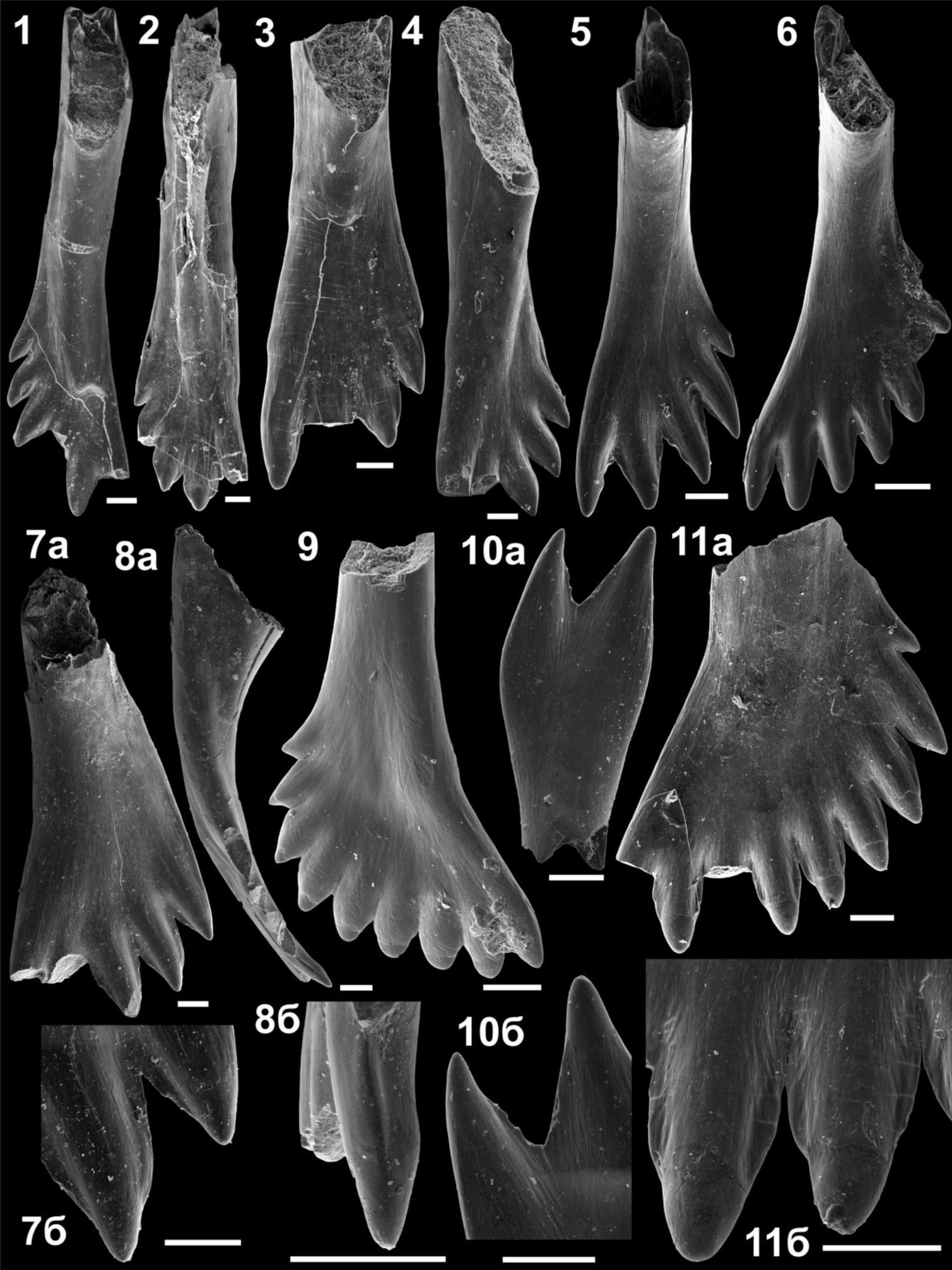


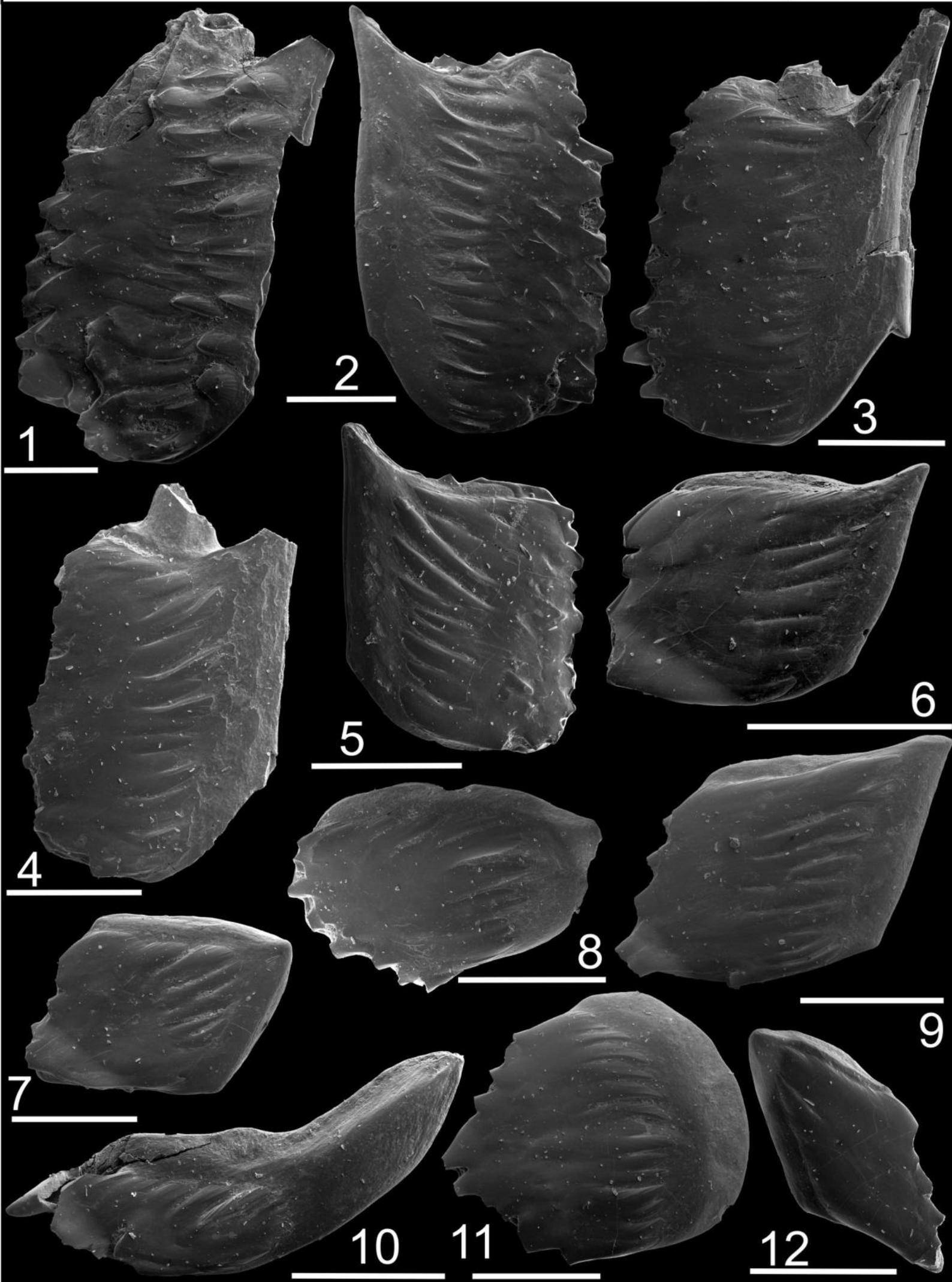


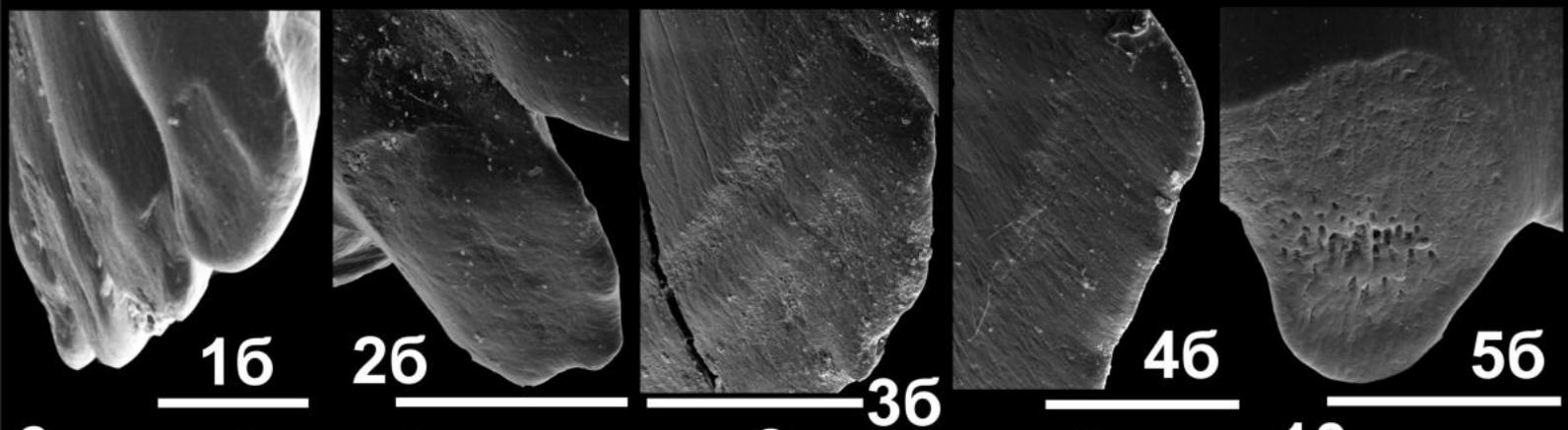


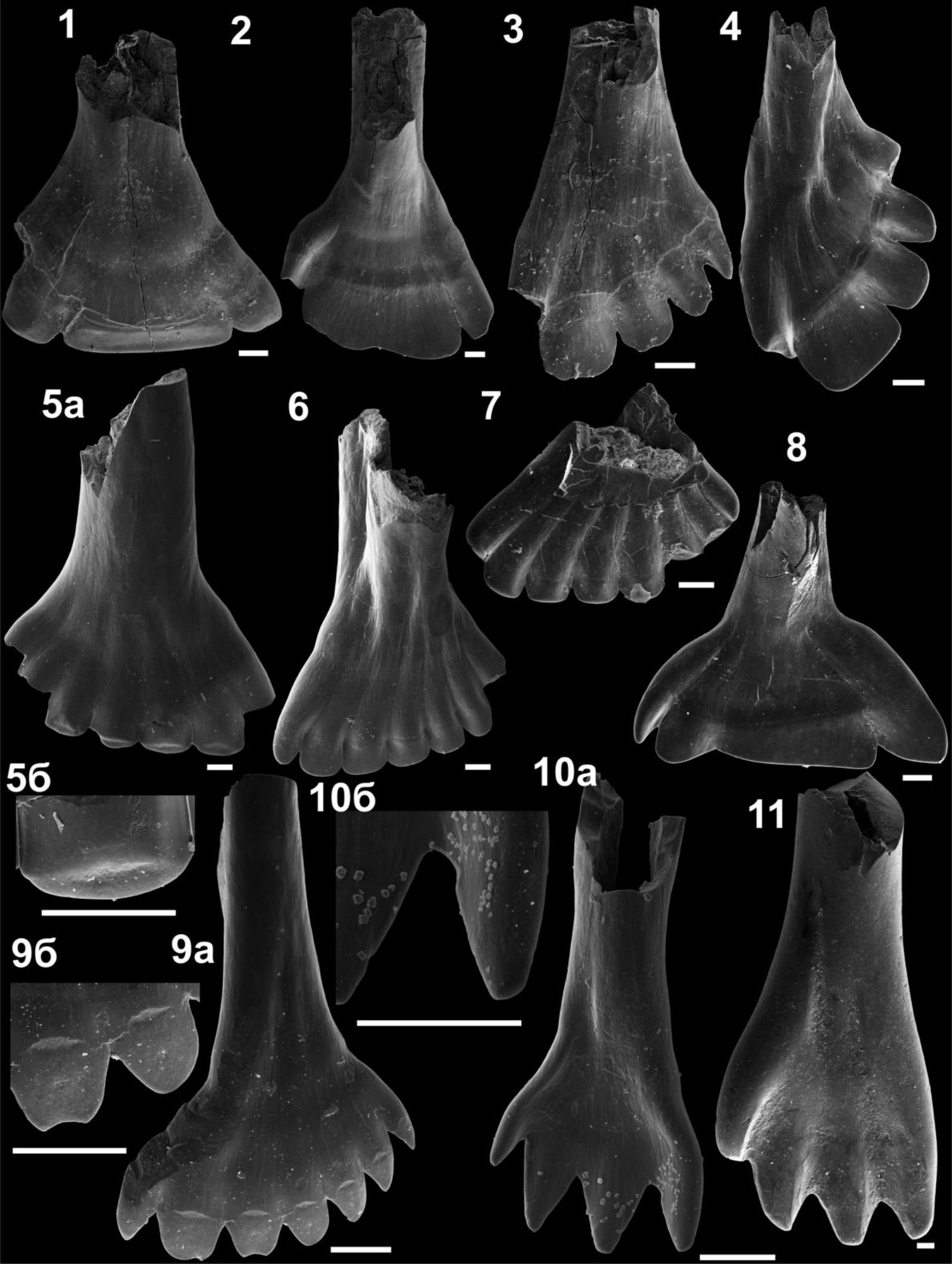


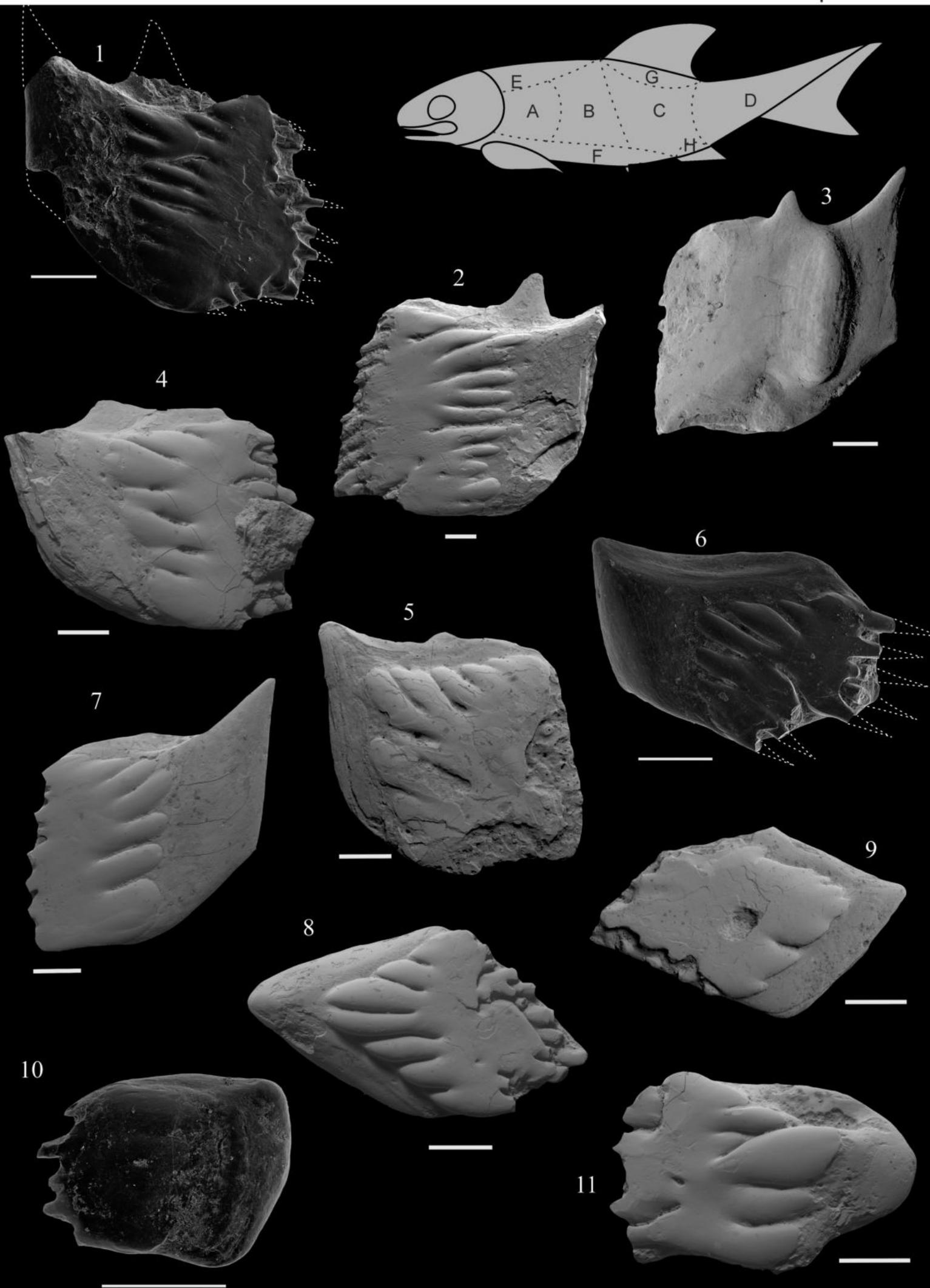


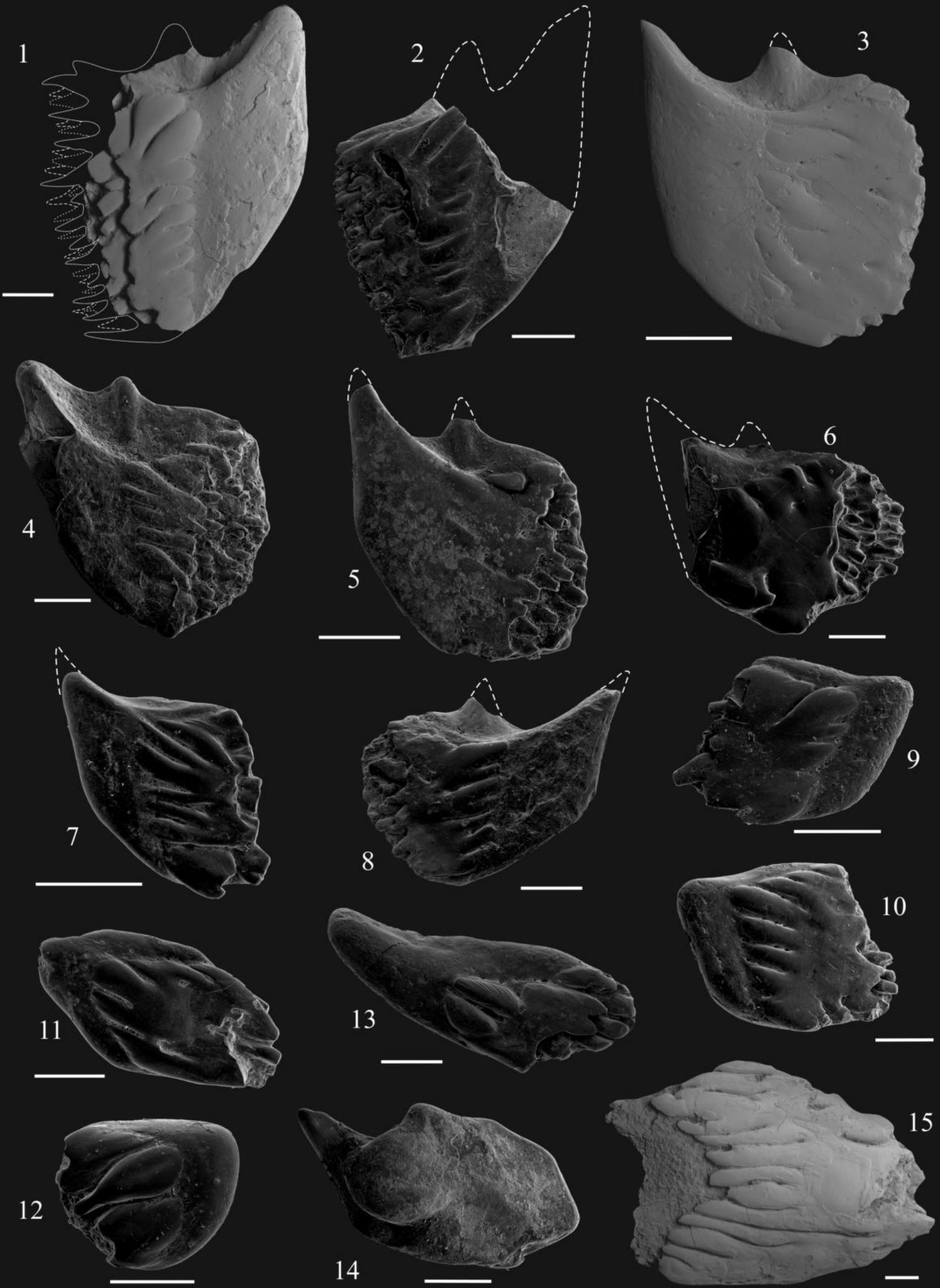


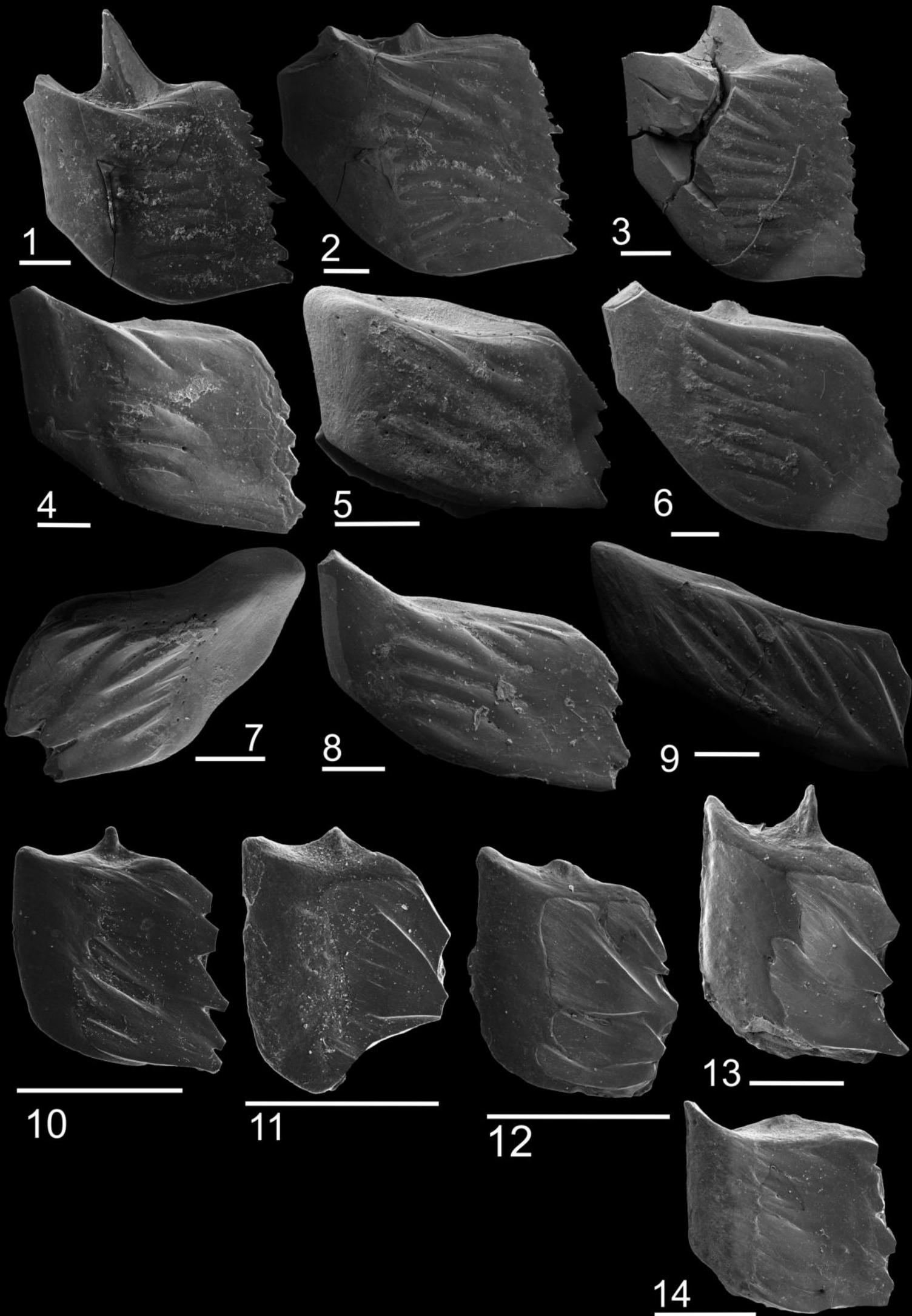


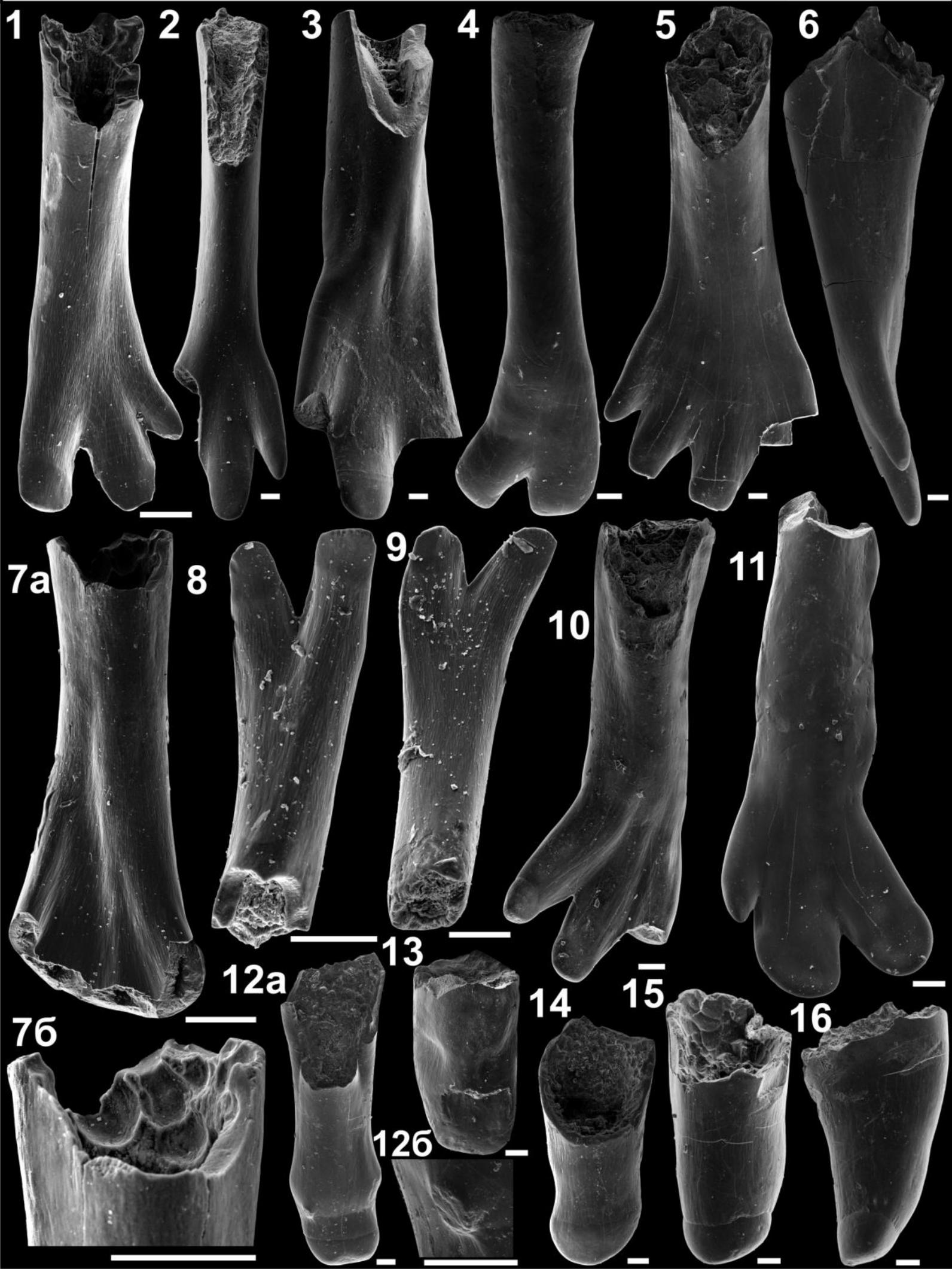


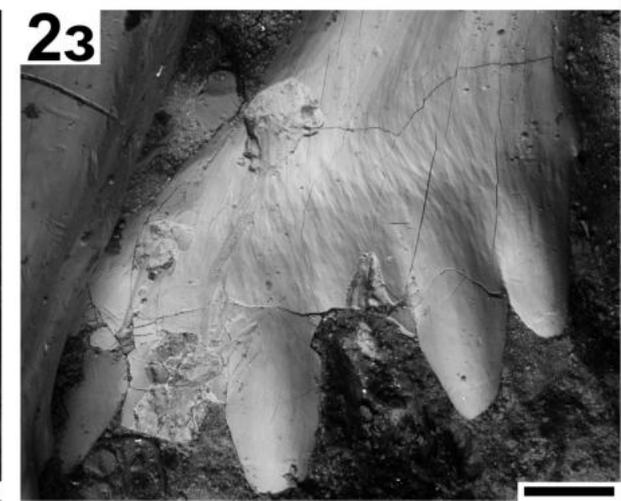
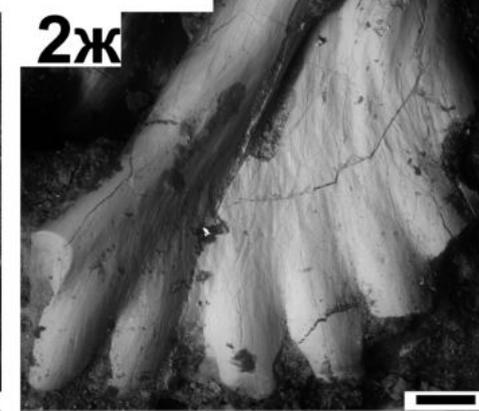
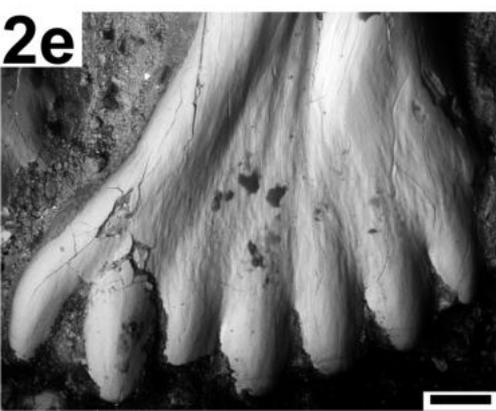
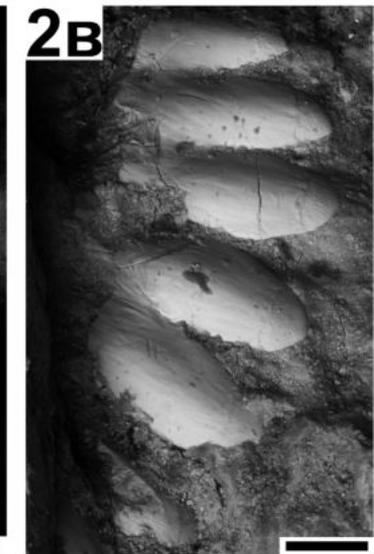
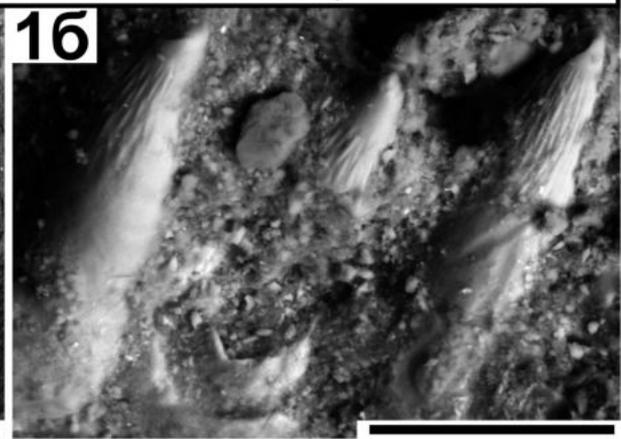
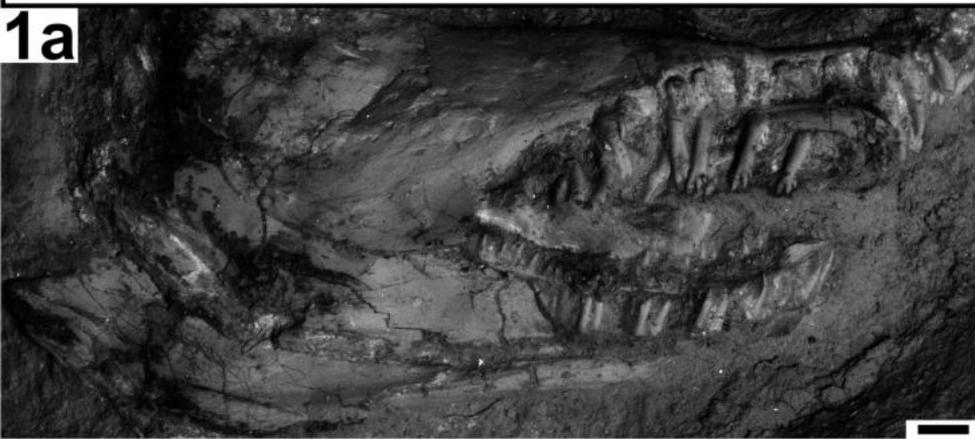


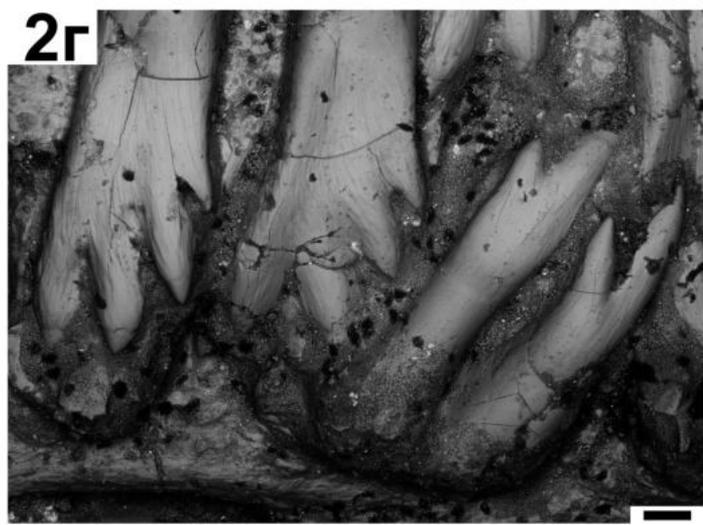
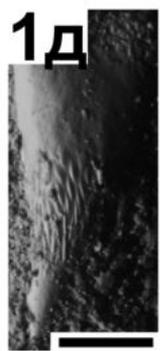
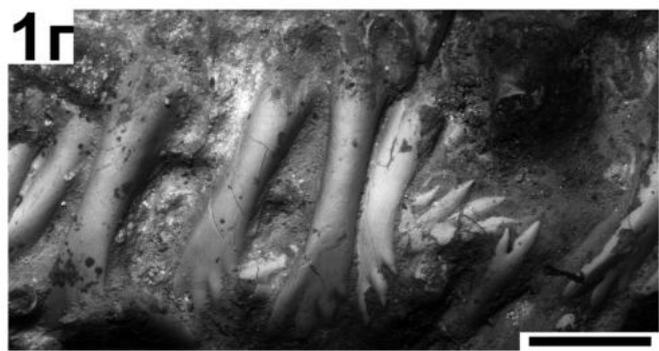
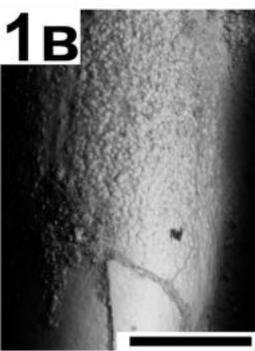
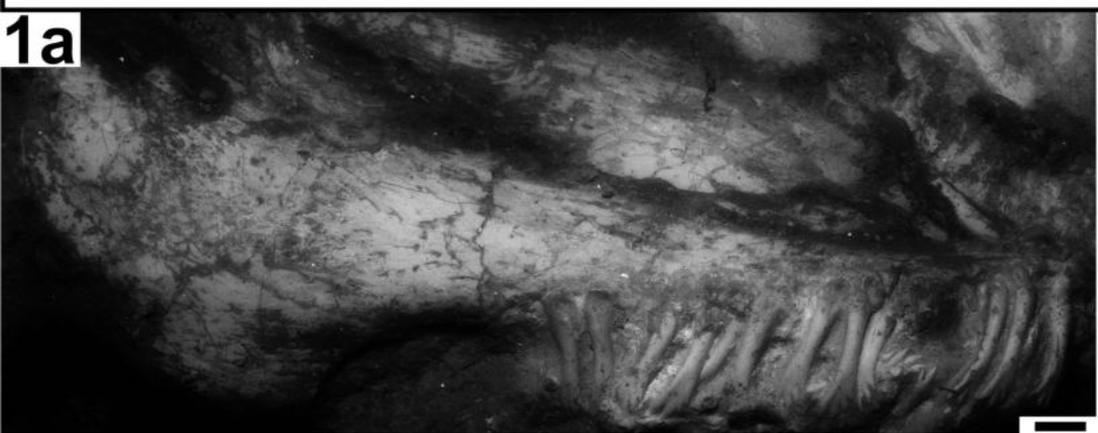


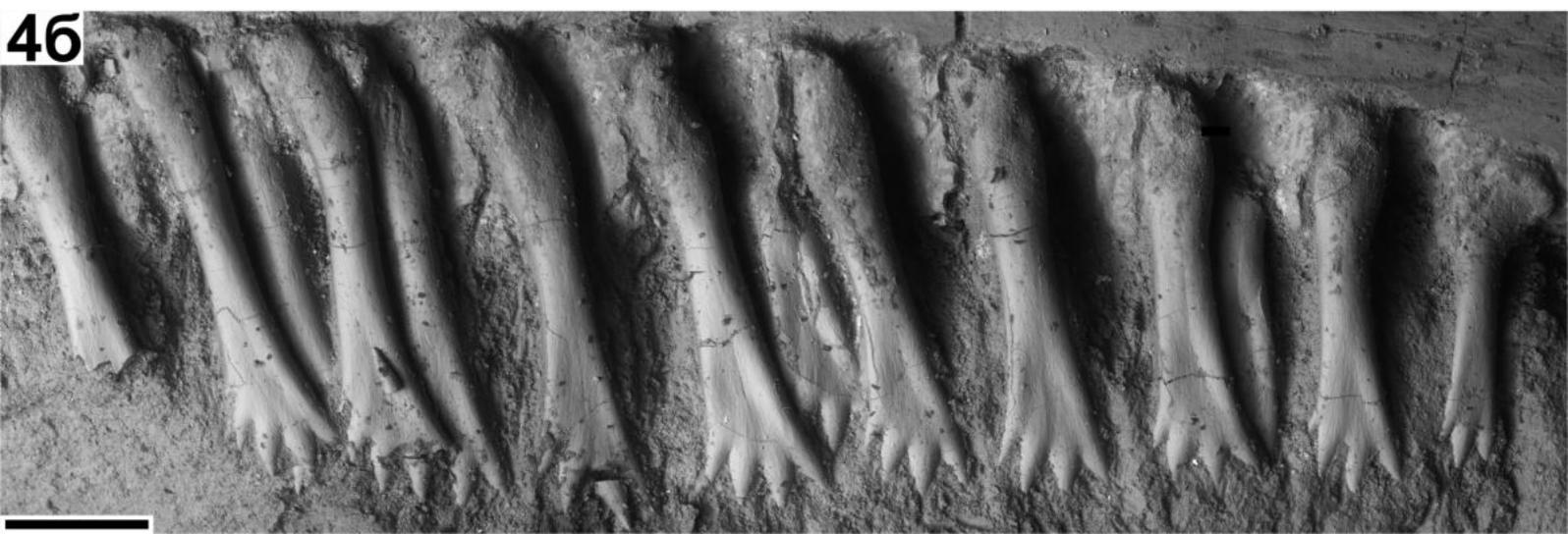
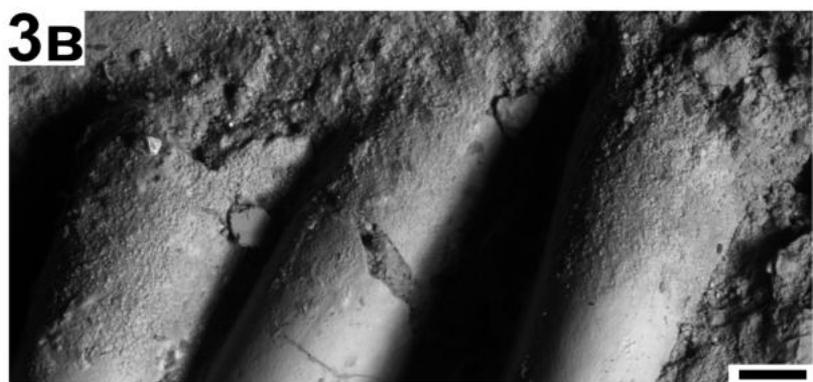
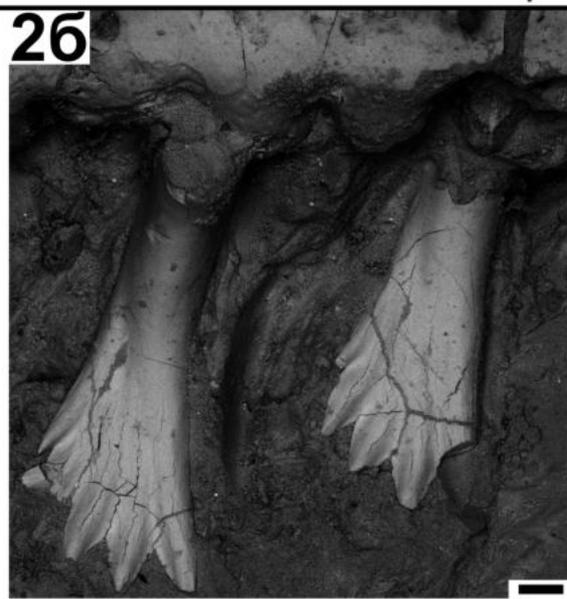
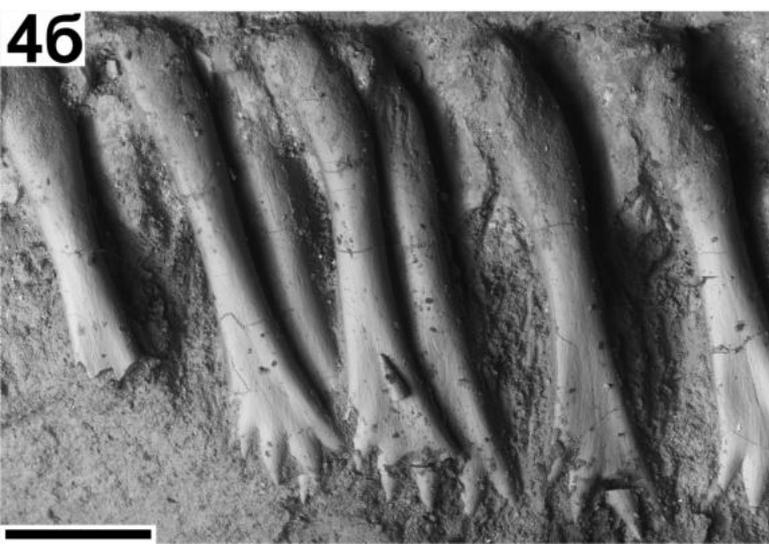
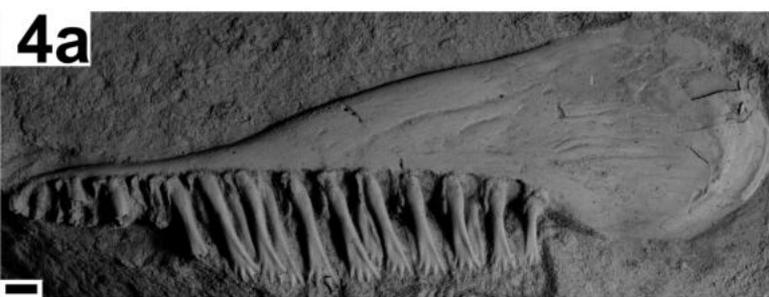
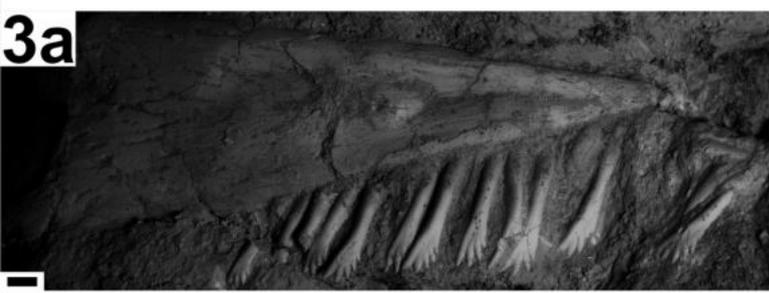
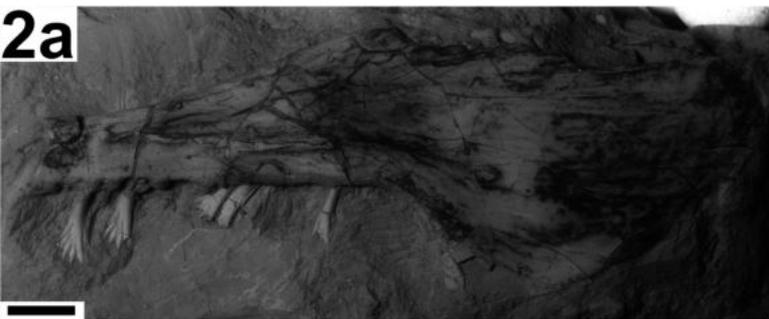


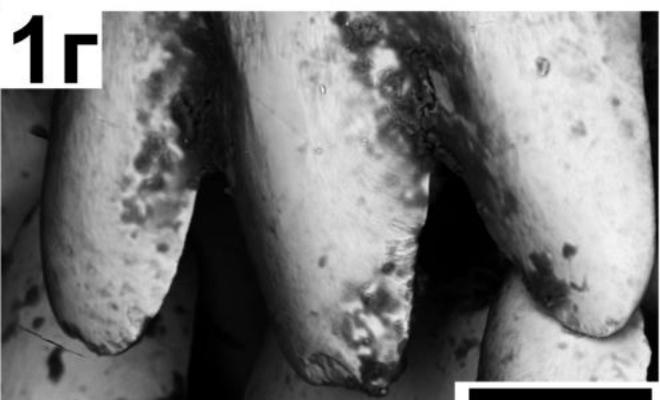
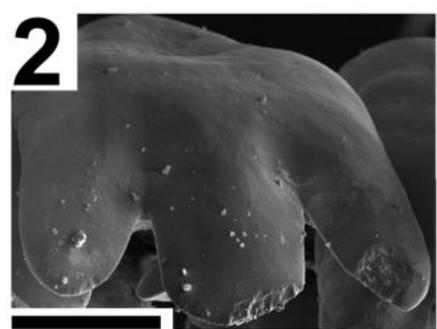
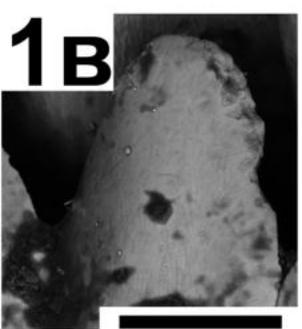


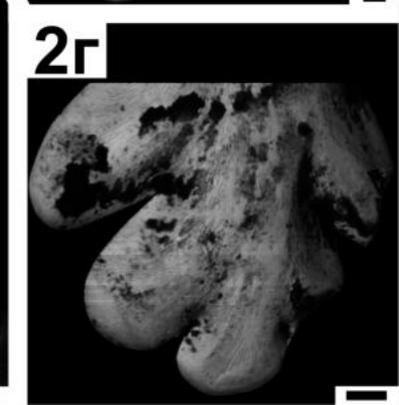
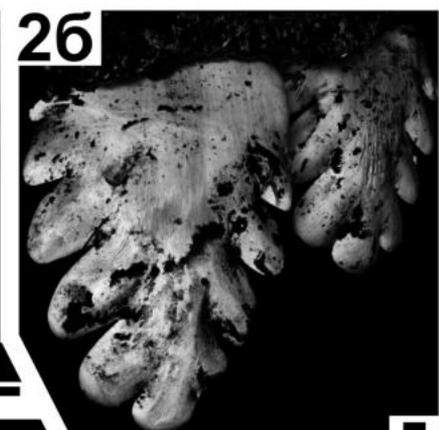
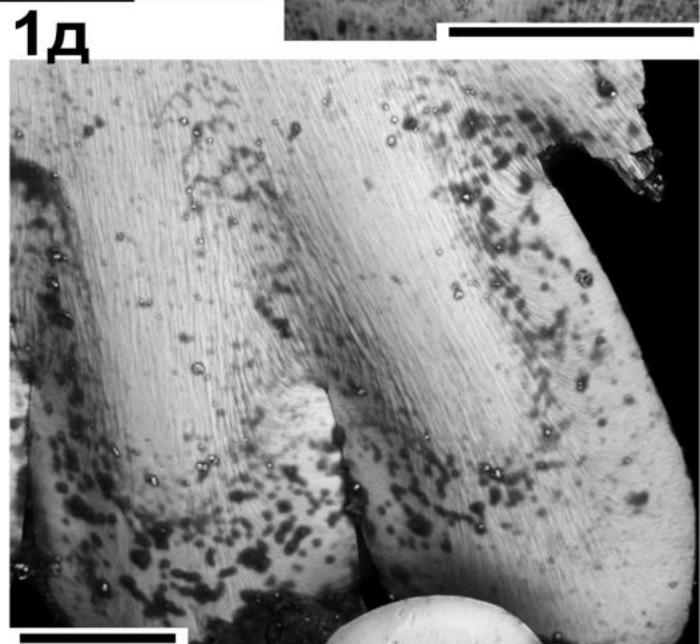
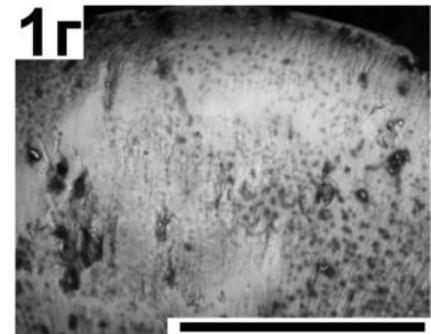
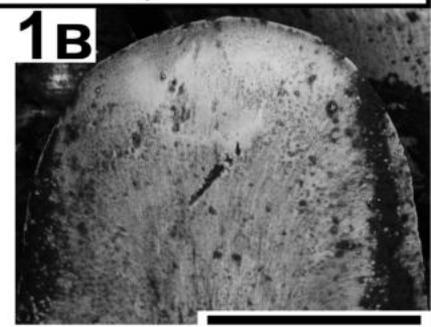




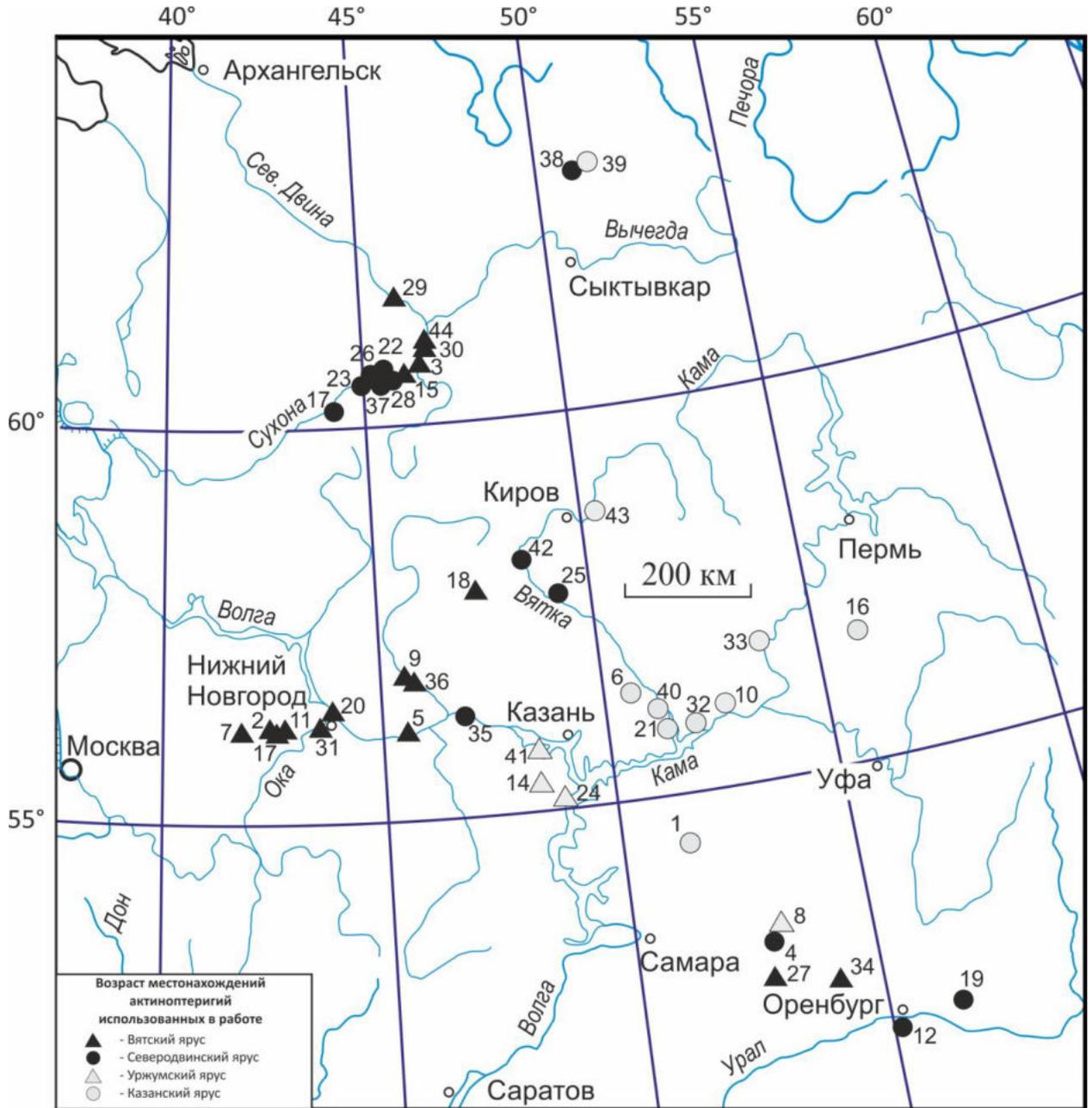








## КАТАЛОГ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ



**Рис. 36.** Карта расположения разрезов с остатками пермских рыб на Европейской территории России. 1. Аксаково, 2. Арефино, 3. Аристово, 4. Бабинцево, 5. Бармино, 6. Большой Китяк, 7. Быковка, 8. Воздвиженка, 9. Галибиха, 10. Голюшерма, 11. Гороховец+Старое Слукино, 12. Донгуз-6, 13. Жуков Овраг, 14. Ишеево, 15. Климово, 16. Ключики, 17. Кочевала+Потеряха, 18. Куверба, 19. Кульчумово, 20. Лагерный Овраг, 21. Мамадыш, 22. Марьюшкина Слуда (=Стрельна), 23. Микулино, 24. Монастырский овраг, 25. Повойска, 26. Полдарса, 27. Пронькино, 28. Пуртовино, 29. Раша, 30. Савватий, 31. Сартаково, 32. Сентяк, 33. Сидоровы Горы, 34. Солоповка, 35. Сундырь+Токари, 36. Сухоборка, 37. Устье Стрельны, 38. Усть-Елва, 39. Усть-Коин, 40. Чарли, 41. Черемушка+Гремячка, 42. Чижи, 43. Шихово-Чирки, 44. Элеонора.

**Аксаково.** Самарская область, Шенталинский район. Песчаный карьер на правом берегу р. Большой Черемшан, напротив с. Аксаково, рядом с пос. Нижняя Туарма [Бакаев и др., 2018].

Костеносный уровень: «...в линзе интраформационного конгломерата, располагающейся в основании мощной (14–15 м) песчаной толщи аллювиально-дельтового генезиса. Песчаники коричневые, косослоистые (азимут падения слоев 165–370°, средний азимут по 17 измерениям для всей толщи – 276°), полимиктовые, с окремнелыми фрагментами стволов растений. Подошва песчаной толщи располагается на абсолютной отметке 126 м. Подстилаются песчаники толщиной карбонатных пород с остатками морских беспозвоночных» [Голубев и др., 2017].

Рыбы: *Acropholis* sp., *Acropholis stensioei*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Kargalichthys efremovi*, *Kargalichthys pritokensis*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomus bashkirus*, Platysomidae gen. indet.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы Bolosauridae gen. indet., *Gecatogomphius kavejevi*, *Platyoposaurus* sp., cf. *Koinia* sp., *Phthinosaurus borissiaki* [Бакаев и др., 2018].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, печищинские слои, уровень пачки «подбой» стратотипического разреза Печищи [Бакаев и др., 2018]. Зона по рыбам: *Kazanichthys golyushermensis*.

**Арефино.** Владимирская область, Гороховецкий район. Расположено на юго-востоке от г. Гороховец, у с. Арефино.

Рыбы: *Isadia* cf. *suchonensis*.

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт (В.К. Голубев, устное сообщение). Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Аристово.** Правый берег р. Малая Северная Двина у с. Аристово, напротив города Великий Устюг. Подробное описание см. [Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 154/11. Алевролит темно-коричневый, сильно глинистый. М. 0,7 м [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Mutovinina stella*, *Geryonichthys* sp., *Isadia* sp., *Varialepis vitalii* (в коллекции автора); а так же *Toyemia* sp., *Isadia aristoviensis*, Discordichthyidae gen. indet. [Есин, 1995б; Arefiev et al., 2015]

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Dvinosaurus primus*, Karpinskiosauridae gen. indet., *Scutosaurus* cf. *tuberculatus*, *Chroniosuchus licharevi*,

*Inostrancevia* cf. *latifrons*, *Annatherapsidus* cf. *petri*, Dicyodontidae gen. indet.; остракоды: *Gerdalia noinskiyi*, *G. palenovi*, *Placidea lutkevichi*, *Suchonella mishinae*, *S. typica*, *Suchonellina* ex gr. *parallela*, *S. parvaeformis*, *S. perelubica*, *S. trapezoida*, *S. sp.*, *Wjatkellina* (?) *fragilodes*, *W. ignatjevi*, *W. sp.*; двустворчатые моллюски [Arefiev et al., 2015; Наумчева, Голубев, 2019a].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, нефёдовский горизонт, саларевская свита, комарицкая пачка [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensi*.

**Бабинцево.** Оренбургская область, Грачевский район. Правый борт безымянной промоины, впадающей справа в р. Кондузла, в 3,8 км к северо-востоку от с. Бабинцево [Tverdokhlebov et al., 2005].

Рыбы: *Isadia suchonensis*, *Isadia* aff. *suchonensis* (в коллекции автора); а так же *Toyemia blumentalis*, *Toyemia tverdochlebovi*, *Isadia* cf. *aristoviensis*, *Geryonichthys burchardi*, *Geryonichthys* sp. [Tverdokhlebov et al., 2005].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Microphon gracilis*, *Karpinskiosaurus ultimus*, *Dvinosaurus primus*, *Proelginia* cf. *permiana*, *Chroniosaurus dongusensis*, *Suminia* cf. *getmanovi* [Ивахненко и др., 1997; Tverdokhlebov et al., 2005].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, малокинельская свита [Bulanov, 2003; Tverdokhlebov et al., 2005]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdochlebovi*.

**Бармино.** Нижегородская область, Лысковский район. «Обнажение находящееся на ½ версты ниже (деревни) Венца». Описание см. [Амалицкий, 1886].

Костеносный уровень:

Слой 8. Красный серо-бурый песок с прослоями песчанистого мергеля и с тонкими прослойками песчаника заключающий в себе известковые и песчаниковые конкреции, гальки, кусочки мергеля и плохо сохранившиеся остатки костей и раковин [Амалицкий, 1886].

Рыбы: *Toyemia blumentalis*.

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*.

**Большой Китяк.** Кировская область, Малмыжский район. Левый берег р. Китяк (левый приток р. Бурец, правого притока р. Вятка), напротив д. Акбатырово [Губин, 1991].

Костеносный уровень: «б) рудная пачка — перемежаемость быстро выклинивающихся линз красных известковистых глин, желтых и серых слабрудных

песчаников и рудных плотных зеленовато-серых мергелей; в рудных желтых и серых песчаниках и мергелях многочисленны остатки растений, раковины антракозидов и эстериид, кости рыб и наземных позвоночных; мощность 12—15 м...» [Ефремов, Вьюшков, 1955, стр. 39].

Рыбы: *Palaeoniscum kasanense*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Alilepis esini*.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Platyoposaurus stuckenbergi*, Melosauridae gen. indet., Dissorophidae gen. indet., Enosuchidae gen. indet., Rhopalodontidae gen. indet., *Molybdopygus arcanus* [Губин, 1991; Ивахненко и др., 1997], *Kitiakia firma* [Bulanov, Golubev, 2018].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, белебеевская свита. Зона по рыбам: *Kazanichthys golyushermensis*.

**Быковка.** Владимирская область, Вязниковский район. Песчаный карьер на северо-восточной окраине г. Вязники.

Костеносные слои: песчаники и конгломераты жёлтые, косослоистые, полимиктовые, слабо сцементированные [Bajdek et al., 2016].

Рыбы: В коллекции автора: *Toyemia blumentalis*, *Strelnia* sp., *Geryonichthys longus*, *Isadia arefievi*, *Isadia aristoviensis*, *Mutovinia stella*, *Varialepis* cf. *vitalii*, *Elonichthyidae* gen. indet. (в коллекции автора); а так же *Toyemia* sp., *Isadia* sp., *Saurichthys* (?) sp. [Миних и др., 2014].

Зона по рыбам: *Isadia arefievi*.

Сопутствующий палеонтологический материал: *Dvinosaurus egregius* Shishkin, *Kotlassiidae* (?) gen. indet., *Bystrowiana permira*, *Uralerpeton tverdochlebovae*, *Elginiidae* gen. indet., *Archosaurus rossicus*, *Moschowhaisia* (?) sp.?, *Dicynodontidae* gen. indet., [Bajdek et al., 2016].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, вохминская свита, жуковская пачка [Lebedev et al., 2015].

**Воздвиженка-В.** Оренбургская область, Асекеевский район Правый берег р. Малая Кинель, в 1 км ниже с. Воздвиженка [Твердохлебова, 1976].

Костеносный уровень: Линза коричневого, песчаного алевролита, мощностью 0,2 м и 4 м по длине [Буланов, 2005].

Рыбы: *Uranichthys pretoriensis*, *Platysomus biarmicus*, *Kargalichthys efremovi*.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Nycteroleteriina* gen. indet. Буланов, 2005].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус [Буланов, 2005]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis - Samarichthys luxus*.

**Воздвиженка-С.** Оренбургская область, Асекеевский район. Правый берег р. Малая Кинель, в 1 км ниже с. Воздвиженка [Твердохлебова, 1976].

Рыбы: *Platysomus biarmicus*, *Varialepis* sp.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: aff. *Uralosuchus*, *Nycteroleteriina* gen. indet., *Emeroleter levis*, *Microurania mikia*, *Syodon* sp. [Ivachnenko, 2003].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус [Буланов, 2005]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis - Samarichthys luxus*.

**Галибиха.** Нижегородская область, Воскресенский район. Расположено на правом берегу р. Ветлуга у одноименной деревни, в 7,5 км запад-северо-западнее с. Сухоборка.

Костеносные слои: пестроцветные глины, мергели и известняки [Голубев и др., 2019].

Определены рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Varialepis* cf. *vitalii*, *Isadia* sp., *I. aristoviensis*, *I. suchonensis*.

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды *Dvinella cyrta*, *Suchonella auriculata*, *Suchonella* sp., *Placidea lutkevichi*, *Darwinuloides svijazhicus*, *Suchonellina inornata*, *S. parallela*, *S. undulata*, *Suchonellina* sp., *Wjatkellina fragilina*, *Sinusuella vjatzensis*, *Gerdalia* sp.

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, вятская свита, замошниковская пачка [Голубев и др., 2019; Davydov et al., 2020]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis - Isadia opokiensi*.

**Голюшерма.** Удмуртская Республика, Алнашский район. Овраг Первые Прудки, недалеко от деревни Благодать, левая ветвь оврага Тахташур (Шахтерский), правый берег р. Голюшерминки, правого притока р. Иж. Подробное описание см. [Голубев, 1992а, б; Голубев, 2001].

Костеносный уровень: Слой №7. Песчаник серый, среднезернистый, включающий конкреции и гальки карбонатных глин. Мощность (здесь и далее – М.) 0,1 м. [Голубев, 2001].

Рыбы: *Alilepis esini*, *Palaeoniscum kasanense*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Kargalichthys pritokensis*, *Acropholis stensioei*, *Elonichthys contortus*, *Platysomus biarmicus*,

*Koinichthys ivachnenkoi*, *Palaeostrugia rhombifera* (в коллекции автора); а так же *Boreolepis jenseni*, *Acrolepis* cf. *sedgwicki*, *Acropholis kamensis* [Есин, 1995б].

Сопутствующий палеонтологический материал: Двустворчатые моллюски: *Palaeomutela* sp.; тетраподы: *Leptorophidae* gen. indet.; *Platyoposaurus* sp., *Melosaurus compilatus* [Голубев, 1995а], *Microsyodon orlovi* [Ивахненко, 1995а]. Зона по рыбам: *Kasanichthys golyushermensis*.

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, байтуганские слои [Голубев, 2001]. Зона по рыбам: *Kasanichthys golyushermensis*.

**Гороховец.** Владимирская область, Гороховецкий р-н. Овраг, прорезающий правый берег р. Клязьма на северо-западной окраине города Гороховец, на краю села Городищи. Подробное описание см. [Сенников, Голубев, 2014; Миних и др., 2015].

Костеносные слои:

«Слой 4. Песок буровато-желтый, волнисто- или неясно косослоистый (преимущественно), мелко- и среднезернистый, полимиктовый, плотный, с тонкими (около 1 см) прослоями красной глины, перемежающимися с голубым алевритом и с прослойками гравия красной глины. Здесь, преимущественно в нижней части слоя, встречены изолированные чешуи рыб и кости тетрапод.» [Миних и др., 2015, стр. 32].

Рыбы в коллекции автора: *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *I. suchonensis*, *I. arefievi*, *I. sp.*, *Strelnia* sp., *Geryonichthys longus*, *Varialepis* cf. *vitalii*, *Elonichthyidae* gen. indet., *Mutovinia stella* (в коллекции автора); а так же *Mutovinia* (?) *sennikovi*, *Mutovinia stella*, *Boreolepis tataricus* [Миних и др., 2015].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Dvinosaurus campbelli*, *Kotlassia prima*, *Microphon* cf. *arcanus*, *Karpinskiosaurus secundus*, *Pareiasauridae* gen. indet., *Elginiidae* gen. ind., *Chroniosuchus licharevi*, *Dicynodontinae* gen. indet., *Inostranzevia* sp., *Gorgonopidae* gen. indet., *Gorochovetzia sennikovi*, *Procynosuchus vladimirensis* [Миних и др., 2015].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт [Сенников, Голубев, 2012] обнорская свита, гороховецкая пачка [Миних и др., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Гремячка.** Республика Татарстан, Верхнеуслонский район, рядом с городом Казань. 1 км южнее верхов оврага Черемушка.

Костеносный уровень:

Тонкий слой (0,3 м) темносерой углеподобной глины и тонкий слой (0,15 м) подстилающего его зеленовато-серого песчаника, формирующего «главный костеносный уровень» [Silantiev et al., 2015a].

Рыбы: *Discordichthys spinifer*, *Platysomus biarmicus*, *Kargalichthys efremovi*, «*Acrolepis*» *macroderma*, *Burguklia minichorum*, *Uranichthys pretoriensis*, *Kichkassia furcae*, *Samarichthys cf. luxus* (в коллекции автора); а так же *Varialepis cf. bergi*, *Kazanichthys sp.*, *Acropholis sp.* «*Lissodus*» *cf. zideki*, «*Polyacrodus*» *sp.* [Silantiev et al., 2015a].

Сопутствующий палеонтологический материал: Archegosauroidea fam. ind., *Leptoropha sp.*, Anomodontia fam. ind. (Venjukoviidae ?), Dinocephalia fam. ind., Bolosauria gen. ind. [Silantiev et al., 2015a]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis - Samarichthys luxus*.

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка "малиновых глин" [Silantiev, 2015a].

**Донгуз-6.** Оренбургская область, Оренбургский район. Правый берег р. Донгуз, в 3 км выше станции Донгуз.

Костеносный уровень:

Слой 5. Глина красновато-коричневая, с серыми подтеками и пятнами, песчаная. М 0.5 м [Есин, 1995б]. Так же описание дано в [Tverdokhlebov et al., 2005].

Рыбы: *Toyemia tverdochlebovi*, *Varialepis stanislavi*, *Isadia suchonensis*, *Geryonichthys longus*, *Isadia sp.* (в коллекции автора); а так же *Acropholis cf. stensioei* [Есин, 1995б; А. Миних, Миних, 2009]

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Microphon exiguus*, *Chroniosaurus dongusensis*, Gorgonopia fam. indet., Pareiasauridae gen. indet., Theriodontia fam. indet. [Ивахненко и др., 1997; Tverdokhlebov et al., 2005].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, малокинельская свита [Vulapov, 2003]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdochlebovi*.

**Жуков овраг-1-А.** Владимирская область, Гороховецкий район. Овраг на правом берегу р. Клязьмы, 0,5 км от юго-западной окраины г. Гороховец.

Костеносные слои:

«Слой 8. Песок красновато и желтовато-бурый, косослоистый, с прослоями конгломерата с глиняной галькой и гравием. Нижняя граница неровная, эрозионная. Залегает в виде линзы (заполнение палеорусл), глубоко (до 10 м) врезанной в нижележащие отложения. Мощность – до 11 м.» [Сенников, Голубев, 2012, стр. 89].

Рыбы: *Isadia aristoviensis*, *Isadia arefievi*, *Isadia sp. nov.*, *Isadia suchonensis*, *Toyemia blumentalis*, *Geryonichthys longus*, *Mutovinia stella*, *Varialepis cf. vitalii*, *Strelnia sp.*,

Elonichthyidae gen. indet. (в коллекции автора); а так же *Saurichthys* sp., *Gnathorhiza* sp., *Mutovinia sennikovi* [Сенников, Голубев, 2010; 2012].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Dvinosaurus* sp., *Karpinskiosaurus secundus*, *Uralerpeton tverdochlebovae*, Dicynodontinae, *Moschowhaisia* sp. [Сенников, Голубев, 2012].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, вохминская свита, жуковская пачка [Scholze et al., 2015, 2019]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Ишеево.** Республика Татарстан, Апастовский район. Овраг Барсучий на восточном конце Тебьяк-Черковского леса, в 3,1 км к запад-северо-западу от села Старые Юмарлы, в 6,3 км к запад-юго-западу от села Новопоселенное Ишеево. Описание см. [Геологические памятники..., 2007].

Костеносный уровень:

Слой 1. Песчаник коричневатого-желтого, в верхней части (0.3 - 0.7 м), зеленовато-серый, массивный, перекрестно-слоистый, среднезернистый, полимиктовый, не крепкий М. 8,6 м. [Геологические памятники..., 2007]. Альтернативное описание дано Ефремовым и Вьюшковым [1955].

Рыбы: хрящевые: *Discordichthys spinifer*, *Platysomus* sp., *Uranichthys pretoriensis*, *Kichkassia furcae* (в коллекции автора); а так же *Xenosynechodus egloni*, *Lissodus bigibbus*, *Menaspis diversispinus*, *Kargalichthys efremovi*, *Lapkosubia barbalepis*, *L. tokense*, *L. sp.*, *Varialepis* sp., *Samarichthys* (?) sp. [Есин, Машин, 1998; А. Миних, Миних, 2009].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Tryphosuchus paucidens*, *Lanthanosuchus watsoni*, *Enosuchus breviceps*, *Permotriturus herrei*, *Ulemica invisа*, *Ulemosaurus svijagensis*, *Titanophoneus potens*, *Syodon efremovi*, *Porosteognathus efremovi* [Ивахненко и др., 1997].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, уржумский горизонт, ишеевская свита [Геологические памятники..., 2007]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis - Samarichthys luxus*.

**Климово-1.** Вологодская область, Великоустюгский район. Левый берег р. Сухоны напротив села Климово.

«Линза длиной около 75 м представляет сложное образование — как бы состоит из ряда других меньших линз. Каждая из последних состоит из песков, песчаников и обломков мергелей и отграничивается от других песчано-глинистыми прослоями. В этих линзах встречены углистые растительные остатки и обломки костей рептилий.» [Ефремов,

Вьюшков, 1955, стр. 84]. Линза синхронна слою 33 разреза у села Климово [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Strelnia* sp., *Mutovinia stella* (в коллекции автора); а так же: *Isadia* sp., *Varialepis* sp. [Есин, 1995].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Dvinosaurus* sp., *Chroniosuchidae* gen. indet., *Pareiasauridae* gen. indet., *Leogorgon klimovenssis*, *Dicynodontidae* gen.indet [Arefiev et al., 2015].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, саларевская свита, ровдинская пачка [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensi*.

**Ключики.** Пермский край, Куединский район. Карьер в 1,4 км к северо-востоку от посёлка Куеда.

Костеносный уровень: «Слой 2. Песчаники желтовато-серые, мелко- и тонкозернистые, слабосцементированные, линзовидно слоистые, с линзами серой глины, прослоями серых мергелей. В основании слоя пакет переслаивающихся серых и желтовато-серых тонкоплитчатых мергелей, глинистых известняков, глин с остатками наземных растений, насекомых, рыб, амфибий, рептилий. Мощность сильно меняется, на втором уступе карьера составляет 2.2 м.

Слой 3. Переслаивание серых и желтовато-серых глин, мергелей, глинистых известняков с остатками наземных растений, насекомых, рыб, амфибий, рептилий. Породы горизонтально тонко- и среднеслоистые. В западном направлении мергели и глинистые известняки замещаются глинами, аргиллитами и тонкозернистыми песчаниками. В верхней части слоя – глины, плавно переходящие в тонкозернистые песчаники с тонкими линзовидными прослоями мергелей. Мощность слоя 2.9 м.» [Синиченкова и др., 2020].

Рыбы: *Kazanichthys viatkensis*, *Palaeoniscum kasanense*, *Acropholis kamensis*, *Acropholis stensioei*, *Kargalichthys* cf. *efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomidae* gen. indet., *Palaeonisci* fam. indet.,

Стратиграфический уровень: биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус. Зона по рыбам: *Kazanichthys viatkensis*.

**Кочевала-2.** Вологодская область, Нюксеницкий район. Правый берег р. Сухоны, 500 м ниже по течению от устья р. Кочевала, 200 м ниже по течению от линии электропередач [Есин, 1995б].

Костеносный уровень:

Слой 7. Песчаник розовато-серый, светло-коричневый плотный.

Рыбы: в коллекции автора: *Toyemia tverdochlebovi*, *Geryonichthys longus*, *Varialepis cf. stanislavi*.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы *Microphon exiguus* [Ивахненко и др., 1997].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, полдарсская свита [Ивахненко и др., 1997]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdochlebovi*.

**Куверба.** Нижегородская область, Тоншаевский район. Небольшой песчаный карьер в 2 км от ст. Пижма, западнее дороги Пижма – Тоншаево, у поворота на д. Б. Куверба.

Костеносный уровень:

Слой 4. Глина серая, вязкая, неясно слоистая, с тонкими прослоями розовой глины. В слое находятся раковины конхострак хорошей сохранности, редкие чешуйки рыб и отпечатки растений. В нижней части имеются тонкие прослои желтого полиминерального песчаника. [Шумов и др., 2020].

Определены чешуи некоторых видов: *Toyemia blumentalis*, *Elonichthyidae* gen. indet., *Isadia* sp., *Strelnia* sp.

Сопутствующий палеонтологический материал: конхостраки *Megasitum lundongaense*, *Megasitum volgaense*, *?Pseudestheria nordvikensis*, *Megasitum* sp. [Шумов и др., 2020].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт [Шумов и др., 2020]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Кульчумово-А.** Оренбургская область, Саракташский район. В левом борту безымянного оврага, впадающего справа в р. Сакмара, в 2 км к западу от с. Кульчумово [Tverdokhlebov et al., 2005].

Костеносный уровень: Слой 2. Переслаивание сероцветных мергелей, глинистых известняков, известковистых глин и песчаников. М. 5 м. [Tverdokhlebov et al., 2005].

Рыбы: *Uranichthys pretoriensis*.

Сопутствующий материал: тетраподы *Rautiania alexandri*, *R. minichi* [Bulanov, Sennikov, 2010].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт (В.К. Голубев, личное

сообщение). Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Isadia suchonensis* - *Uranichthys pretoriensis*.

**Лагерный Овраг-1.** Нижегородская область, Нижний Новгород, правый берег р. Ока, правая сторона Окского Съезда. В данный момент уничтожено в процессе строительства дороги [Сенников, Голубев, 2011].

Костеносный уровень:

Остатки рыб обнаружены в слое конгломератов в основании пачки косослоистых песков с прослоями песчаника, примерно на абсолютной отметке 142 м [Сенников, Голубев, 2011].

Определены рыбы: в коллекции автора: *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *Isadia suchonensis*, *Isadia arefievi*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *Varialepis vitalii*, *Elonichthyidae* gen. indet., *Discordichthyidae* gen. (в коллекции автора).

Зона по рыбам: *Isadia arefievi*.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы *Uralerpeton tverdochlebovae*, *Karpinskiosaurus secundus*, *Dvinosaurus* sp., *Dicynodontinae* [Сенников, Голубев, 2011].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт [Сенников, Голубев, 2011].

**Лагерный Овраг-3.** Нижегородская область, Нижний Новгород. Расположено в черте г. Нижнего Новгорода, на правой стороне Окского Съезда, на правом берегу р. Ока. Уничтожено в процессе строительства дороги [Сенников, Голубев, 2011; Наумчева, Голубев, 2019а].

Костеносный уровень:

Слой 29. Сероцветная линза глинами и алевролитами [Сенников, Голубев, 2011].

Определены рыбы: *Isadia aristoviensis*, *Isadia suchonensis*, *Isadia arefievi*, *Mutovinia stella*, *Discordichthyidae* gen.

Сопутствующий палеонтологический материал: растения *Quadrocladus* sp., *Salpingocarpus* sp., *Pursongia* sp., *Odontopteridium* sp., *Paracalamites* sp., *Peltaspermum* sp., *Rhipidopsis* cf. *ginkgoides*, фрагментарные кости тетрапод [Сенников, Голубев, 2011], остракоды *Suchonella* cf. *stabilis* Neustr., *Suchonella* sp., *Suchonellina perelubica* (Star.), *S. dubia* (Star.), *Volganella magna* Spizh. In Mand., *Volganella recta* Mish., *Volganella* sp. [Наумчева и др., 2017].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт [Сенников, Голубев, 2011]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Мамадыш.** Республика Татарстан, Мамадышский район. Правый берег р. Вятки, ниже г. Мамадыш... Кости обнаружены в 1—1,5 км ниже города за большим оползнем в обнажении у начала короткого крутого оврага (левый борт). [Ефремов, Вьюшков, 1955].

Костеносный уровень:

«3) мощная толща (линза) красных резко косослоистых песчаников, песчаники равно- и среднезернистые полимиктовые; в верхней части толщи, где был найден скелет лабиринтодонта, в песчаниках отмечаются тонкие прослойки марганцевого вещества и красных глин; в нижней половине проходит горизонт громадных линзовидных плит более темного и очень плотного песчаника; в основании линзы залегает метровый прослой плотного конгломератовидного песчаника с мергельной и известняковой галькой; общая мощность 15—20 м.» [Ефремов, Вьюшков, 1955, стр. 46].

Рыбы: *Alilepis esini*, *Palaeoniscum kasanense*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Platysomus biarmicus*, *Palaeonisci* gen. indet.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы *Melosaurus kamensis*, *Rhiraesauridae* gen. indet. [Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, белебеевская свита [Ивахненко и др., 1997]. Зона по рыбам: *Kazanichthys golyushermensis*.

**Марьюшкина Слуда-С.** Вологодская область, Великоустюгский район. Правый берег р. Стрельна в 0,5 км выше по течению от ур. Городок. Подробное описание см. [Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 9. Песчаник зеленовато-голубоватый, глинистый. М. 1,2 м.

Рыбы: *Toyemia tverdochlebovi*, *T.* cf. *blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *Isadia opokiensis*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *Strelnia certa*, *Acropholis* cf. *stensioei*, *Boreolepis tataricus*, *Varialepis vitalii* (в коллекции автора); а так же *Sludalepis spinose*, *Plotnikovichthys gorodokensis* [Arefiev et al., 2015].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Chroniosaurus levis*, *Sludica bulanovi*, *Dvinosaurus* sp., *Pareiasauridae* gen. indet., *Gorgonopia* fam. indet.; двустворчатые моллюски [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensi*.

Стратиграфический комплекс: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарская свита, кичугская пачка [Arefiev et al., 2015].

**Микулино-2.** Вологодская область, Великоустюгский район. Правый берег реки Сухоны около восточного края поселка Полдарса, напротив села Никулино. Подробное описание см. [Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 20. Глины серые, зеленовато-серые, горизонтальнослоистые, пластичные, с прослоями известняка розовато-серого, массивного, глинистого и песчаника розовато-серого, тонкозернистого. М. 0.7 м [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Isadia suchonensis*, *Varialepis stanislavi* (в коллекции автора); а так же *Geryonichthys longus*, *Mutovinia stella* [Есин, 1995б; Татарские слои..., 2001].

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды: *Prasuchonella sulacensis*, *P. ex gr. sulacensis*, *Suchonellina cf. spizharsri*, *S. parallela*, *S. ex gr. parallela*, *S. inornata* [Arefiev et al., 2015].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, стрельненская пачка. [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Isadia suchonensis* - *Uranichthys pretoriensis*.

**Микулино-3.** Вологодская область, Великоустюгский район. Правый берег р. Сухоны около восточной окраины поселка Полдарса, напротив села Никулино. Подробное описание см. [Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 52. Глина коричнево-желтая, желтовато-зелено-малиновая, пестрая, рыхлая, с прослоями зеленовато-желтовато-серого горизонтальнослоистого мергеля. М. 0,45 м [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Toyemia tverdochlebovi*, *Isadia suchonensis*, *Geryonichthys sp.*, *Varialepis sp.* (в коллекции автора); а так же *Isadia sp.*, *Sludalepis spinosa* [Есин, Машин, 1998; Татарские слои..., 2001]

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Chroniosaurus dongusensis*, *Microphon exiguus*, *Proelginia sp.*, *Dvinosaurus sp.*; двустворчатые моллюски; растения [Arefiev et al., 2015].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, пуртовинская пачка [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdochlebovi*.

**Монастырский Овраг-D (M08/38).** Республика Татарстан, Камско-Устьинский район. Правый берег реки Волги, на уровне села Монастырское, в 12 км выше по течению с. Тетюши. Подробное описание см. в [Mouraviev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 08/38. Алевролит серый, глинистый. М. 5–8 см [Mouraviev et al., 2015; Буланов, 2020].

Алевролит зеленовато-синий. М. 5-20 см. Расположен в 6,5 м над основанием свиты II.

Рыбы: *Varialepis bergi*, *Platysomus biarmicus*, *Uranichthys pretoriensis*.

Возможно их этого слоя происходят остатки: *Platysomus biarmicus*, *Eurynotoides costatus*, *Eurynotoides* sp., *Palaeoniscum* cf. *kasanense*, *Palaeoniscum* sp., *Varialepis bergi*, *Elonichthys* sp., *Eurysomus* sp. [Силантьев, Есин, 1993].

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды *Palaeodarwinula elongata*, *P. chramovi*, *P. teodorovichi*, *P. fainae*, *Prasuchonella nasalis*, *P.* cf. *stelmachovi*; двустворчатые моллюски: *Palaeomutela ulemensis*, *P. wöhrmani*, *P. numerosa*, *P. marposadica*, *P. subparallela* [Mouraviev et al., 2015]; тетраподы: *Leptoropha minima*, *Kinelia broomi* [Буланов, 2020]

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, III свита [Mouraviev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Монастырский овраг-2 (M05/7).** Республика Татарстан, Камско-Устьинский район. Расположена на уровне села Монастырское, в 12 км выше по течению с. Тетюши, в правом борте одноимённого оврага, в 150 м выше устья. Подробное описание см. в [Mouraviev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 7. Алевролит зеленовато-синий. М. 5-20 см. Расположен в 6,5 м над основанием II свиты [Mouraviev et al., 2015].

Рыбы: *Varialepis bergi*, *Platysomus biarmicus*, *Uranichthys pretoriensis*.

Возможно, их этого слоя происходят остатки: *Platysomus biarmicus*, *Eurynotoides costatus*, *Eurynotoides* sp., *Palaeoniscum* cf. *kasanense*, *Palaeoniscum* sp., *Varialepis bergi*, *Elonichthys* sp., *Eurysomus* sp. [Силантьев, Есин, 1993].

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды *Palaeodarwinula elongata*, *P. chramovi*, *P. teodorovichi*, *P. fainae*, *Prasuchonella nasalis*, *P.* cf. *stelmachovi*; двустворчатые моллюски: *Palaeomutela ulemensis*, *P. wöhrmani*, *P. numerosa*, *P. marposadica*, *P. subparallela*; тетраподы: редкие кости амфибий [Mouraviev et al., 2015].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, свита II [Mouraviev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Монастырский Овраг-11** (=F; ≈M15/20). Республика Татарстан, Камско-Устьинский район. Правый берег реки Волги, на уровне села Монастырское, в 12 км выше по течению с. Тетюши. Подробное описание см. в [Mouraviev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 15/20. Глина кирпично-красная, глинистый. М. 20 см [Силантьев, Есин, 1993; Mouraviev et al., 2015].

Рыбы: *Varialepis bergi*, *Platysomus biarmicus*, *Uranichthys pretoriensis*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia* sp.

Возможно, из этого слоя происходят остатки: *Kargalichthys efremovi*, *Uranichthys pretoriensis*, *Sludalepis* sp., *Platysomus biarmicus*, *Platysomus* sp., *Lapkosubia uranensis*, *Varialepis stanislavi*, *Suchonichthys molini*, *Strelnia* sp., *Isadia suchonensis* [Силантьев, Есин, 1993; А. Миних, Миних, 2009; Mouraviev et al., 2015].

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды *Palaeodarwinula elongata*, *P. chramovi*, *P. teodorovichi*, *P. fainae*, *Prasuchonella nasalis*, *P. cf. stelmachovi*; двустворчатые моллюски: *Palaeomutela ulemensis*, *P. wöhrmani*, *P. numerosa*, *P. marposadica*, *P. subparallela* [Mouraviev et al., 2015]; тетраподы: *Microphon exiguus* [Буланов, 2010].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, IV свита [Mouraviev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Isadia suchonensis* - *Uranichthys pretoriensis*.

**Повойска.** Кировская область, Арбажский район. Правый берег р. Вятки чуть выше бывшей д. Повойска, в 6 км выше северной оконечности о-ва Васильковского и в 2 км выше устья р. Кишкиль. Подробное описание см. [Стратотипический разрез..., 2001; обнажение 196].

Костеносный уровень:

Слой 28. Алевролит от коричневатого-серого до коричневатого-красного цвета, пятнистый, слоистый. М. 0,2 м [Стратотипический разрез..., 2001].

Рыбы: *Varialepis bergi*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia tokense*, *Lapkosubia* sp., *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Samarichthys luxus*, *Discordichthys spinifer*, *Uranichthys pretoriensis*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Kazanichthys uralensis*, *Burguklia minichorum* (в коллекции автора); а так же *Lapkosubia uranensis*, *L. barbalepis* [Стратотипический разрез..., 2001].

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды: *Paleodarwinula elongata*, *P. ex gr. fragiliformis*, *P. (?) ex gr. teodorovichi*, *Vymella nazarovae*, *Prasuchonella nasalis*; тетраподы: *Leptoropha minima* [Буланов, 2020].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, сухонский горизонт, котельническая свита, слободские слои [Стратотипический разрез..., 2001]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Полдарса.** Вологодская область, Великоустюгский район. Левый берег реки Сухоны у с. Полдарса. Подробное описание см. [Есин, 1995б; Татарские слои..., 2001].

Костеносные слои: Мергели зеленовато-серые, светло-серые, отдельными прослоями сиреневые, микрозернистые, слабogliнистые, тонкослоистые, с ходами илоедов и с остатками остракод [Татарские слои..., 2001].

Рыбы: *Strelnia insolita*, *Uranichthys pritokensis* (в коллекции автора); а так же: *Xenosynechodus* sp., *Platysomus biarmicus*, *Pl.* sp., *Geryonichthys* sp., *Varialepis* sp. [Татарские слои..., 2001; Есин, 1995б].

*Toyemia tverdochlebovi*, неверно определенная в [Татарские слои..., 2001], затем была переопределена как *Uranichthys pritokensis*.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Suchonica vladimiri*; двустворчатые моллюски [Татарские слои..., 2001].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, нижнепутятинский подгоризонт, полдарсская свита, устьеполдарсская пачка [Татарские слои..., 2001]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Isadia suchonensis* - *Uranichthys pretoriensis*.

**Потеряха-2.** Вологодская область, Нюксеницкий район. Левый берег р. Сухоны, в 300-400 м ниже по течению от устья р. Кочевала, 100 м ниже по течению от линии электропередач [Есин, 1995б].

Костеносный уровень:

Слой 4. Песчаник серый, мелко-среднезернистый, известковый.

Рыбы: *Toyemia tverdochlebovi* (в коллекции автора); а так же: *Isadia suchonensis*, *Varialepis* cf. *stanislavi*, *Acropholis* cf. *stensioei*, *Elonichthidae* gen. indet. [Есин, 1995б].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы *Suchogorgon golubevi*, *Chroniosaurus dongusensis*, *Dvinosaurus* sp., *Suminia* cf. *getmanovi*, *Microphon exiguus* [Ивахненко и др., 1997].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, полдарсская свита [Ивахненко и др., 1997]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdochlebovi*.

**Пронькино.** Оренбургская область, Сорочинский район. Левый коренной склон долины р. Боровка, в 1 км по магнитному азимуту СВ 200° от центральной площади с.

Пронькино, примерно на половине высоты склона (абс. отм. — 160 м), в водорытвине. [Ефремов, Вьюшков, 1955].

Костеносный уровень:

« 31) костеносные слои: светлосерый или зеленоватый, реже красноватый, пестрый, неравномерно уплотненный, сильно глинистый, мелкозернистый песчаник — алевролит; к северо-западному концу раскопки становится темнозеленоватым, грубоплитчатым, тонкополосчатым и костей не содержит; к центру и Северному борту раскопки этот песчаник переходит в очень плотный красноватый глинистый известняк или мергель; наконец, на ЮЗ костеносной породой оказывается светлозеленый мягкий глинистый алевролит, заполняющий небольшую ложбинку в красных глинах; .... наибольшая мощность 0.5 м» [Ефремов, Вьюшков, 1955, стр. 107].

Определены рыбы: *Isadia* aff. *suchonensis* (в коллекции автора); а так же: *Gnathorhiza* cf. *otschevi*, *Boreolepis tataricus*, *Toyemia blumentalis* Minich, *Isadia aristoviensis*, *Varialepis vitalii*, *Acropholis* cf. *stensioei*, *Isadia* sp., [Есин, 1995б; Tverdokhlebov et al., 2005]

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Dvinosaurus primus*, *Karpinskiosaurus ultimus*, *Chroniosuchus paradoxus*, *Kotlassia* cf. *prima*, *Leogorgon klimovensis*, *Pareiasaurida* fam. indet., *Peramodon* sp. [Ивахненко и др., 1997]; конхостраки *Esteria lineata* Lutk., *E. angulata* Lutk., *E. rotunda* Lutk. и *E. elongata* Netsch. [Ефремов, Вьюшков, 1955].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кутулукская свита [Голубев, Наумчева, 2019]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Пуртовино.** Вологодская область, Великоустюгский район. Правый берег р. Сухоны около д. Пуртовино [Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень: Глина красно-коричневая с зелёными пятнами (до 10 мм в диаметре), массивная, непластичная, алевролитовая. М. 1,45-1,85 м. [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Isadia suchonensis*.

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды: *Suchonellina* sp., *Prasuchonella* sp., тетраподы: *Microphon exiguus*, *Chroniosuchidae* gen.indet., *Pareiasauridae* gen. indet. [Arefiev et al., 2015; Буланов, 2018].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, пуртовинская пачка. Эквивалент Микулино-3 [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdokhlebovi*.

**Раща.** Архангельская область, Красноборский район. Правый берег р. Раща в 100 м выше её устья.

Рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Geryonichthys longus*, *Varialepis* cf. *vitalii*, *Mutovinia stella*, *Strelnia* sp., *Isadia aristoviensis*, *Isadia arefievi*, *Isadia* cf. *suchonensis*, *Elonichthyidae* gen. indet.

Сопутствующий палеонтологический материал: *Lepospondyli* ord. ind., *Microphon* cf. *terminalis*, *Kotlassia prima*, *Karpinskiosaurus secundus*, *Pareiasauria* gen. ind., *Chroniosuchus* sp.; раннее определение *Uralerpeton tverdochlebovae* [Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000] – является ошибочным (В.К. Голубев, перс. сообщ.).

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, саларёвская свита. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Савватий.** Вологодская область, Великоустюгский район. Правый берег р. Малая Северная Двина напротив южного края города Красавино и в 1 км выше по течению от села Горка. [Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997]. Подробное описание см. [Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 9. Песок коричневый, монотонный, мелкозернистый, глинистый. М. 3 м. : [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Toyemia blumentalis*.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Dvinosaurus primus*, *Chroniosuchus licharevi*, *Annatherapsidus* cf. *petri*, *Scutosaurus* cf. *tuberculatus*, *Elginiidae* gen. indet [Arefiev et al., 2015].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, саларёвская свита, комарицкая пачка [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensi*.

**Сартаково.** Нижегородская область, Богородский район. Правый берег р. Ока, напротив д. Сартаково, в стенке оползня в средней части склона [Манаева, Шумов, 2005].

Костеносный уровень:

Красноцветные, глинисто-алевролитовые слои пойменного генезиса. Кости и чешуи во множестве обнаружены в оползневых террасах [Карасёва и др., 2019].

Рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *I. arefievi*, *I. suchonensis*, *Mutovinia stella*, *Geryonichthys longus*, *Varialepis vitalii*, *Strelnia* sp., *Elonichthyidae* gen. indet.

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды; фрагментарные остатки тетрапод.

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, верхи нефёдовского или низы жуковского горизонта [Карасёва и др., 2019]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Сентяк.** Республика Татарстан, Елабужский район. Правый берег р. Кама, в 0,5-2 км выше по течению от села Сентяк, 5 км ниже по течению от окраины г. Нижнекамск. Подробное описание разреза см. [Silantiev et al., 2015c].

Костеносный уровень: Слой S5\6-8. Известняк серый, мощный. М. 0,6 м [Silantiev et al., 2015c].

Рыбы: *Alilepis esini*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Palaeoniscum kasanense*, *Platysomus biarmicus* (в коллекции автора); а так же: *Koinichthys ivachnenkoi*, *Acropholis stensioei*, *Palaeoniscum freiselebeni* [Silantiev et al., 2015c].

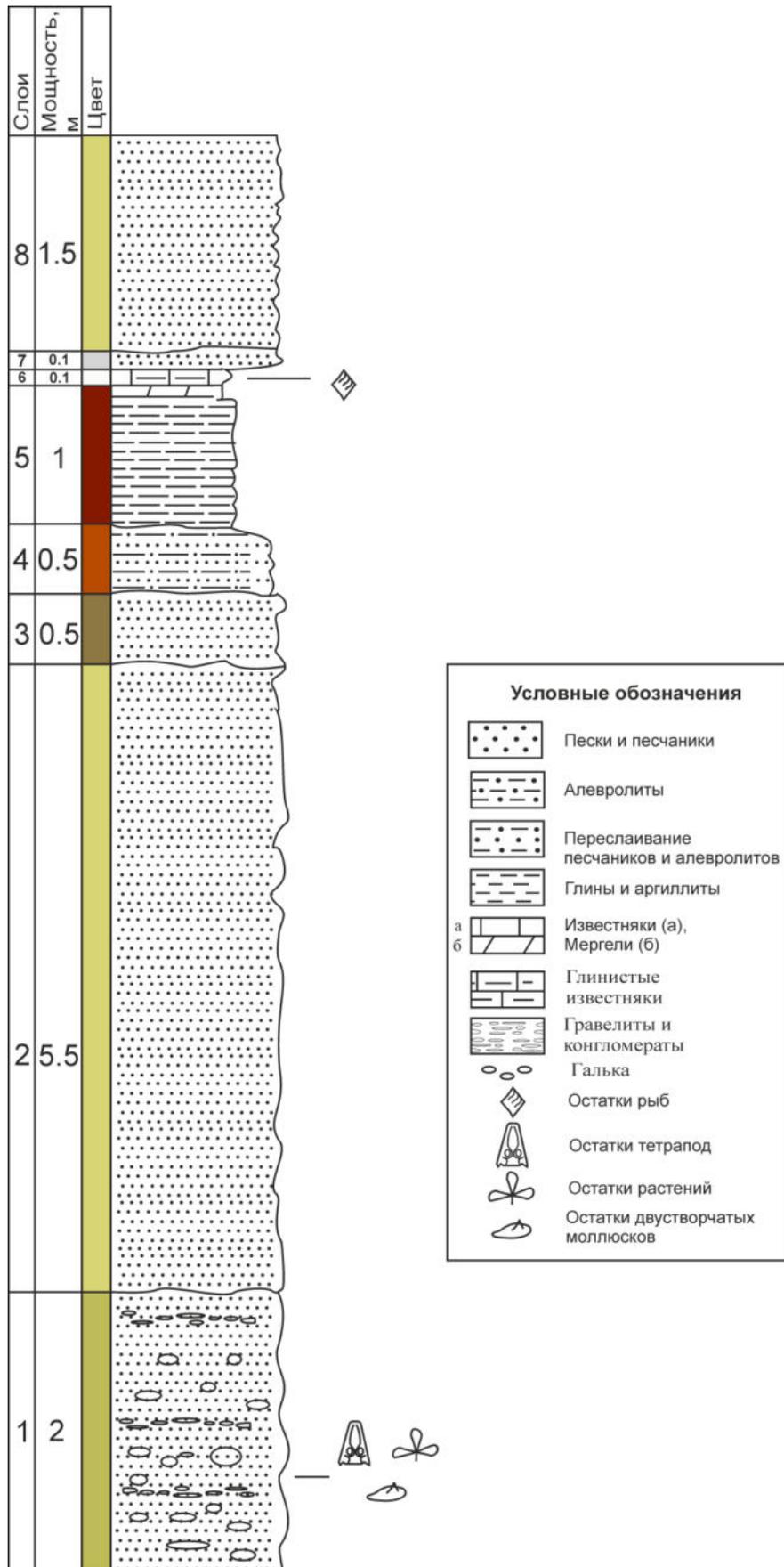
Сопутствующий палеонтологический материал: двустворчатые моллюски *Schizodus rossicus*, *Permophorus simplex*, *Liebea* (?) sp. фрагменты костей амфибий [Silantiev et al., 2015c].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, камышлинские слои [Silantiev et al., 2015c]. Зона по рыбам: *Kazanichthys golyushermensis*.

**Сидоровы Горы-2.** Удмуртская Республика, Воткинский район. Правый берег Камы, в 1,5 км выше по течению от села Сидоровы Горы и в 500 м ниже по течению от спуска к урочищу Паздеры. Описание ранее не публиковалось и приводится впервые.

Геологическое описание (снизу-вверх):

1. Конгломерат тёмно-серый, массивный, прочный, матрикс – песчаник серый, массивный, грубо и крупнозернистый, полимиктовый, сцементированный карбонатом кальция. Галька очень многочисленна, местных пород - в основном из красных и бурых мергелей и глин, окатанная, неправильной формы. В слое обнаружены достаточно частые кости позвоночных (*Kamagorgon ulanovi*, *Melosaurus* sp., *Belebey* sp. nov.) и немногочисленные фрагменты каменного дерева и ядра раковин двустворчатых моллюсков. Слой хорошо выражен по простиранию, тянется вверх по течению на 150 м, вниз по течению – на 300 м. Видимая М. - 2 м. (нижняя граница скрыта урезом воды).
2. Песчаник желтовато-серый, от горизонтально до косослоистого (слойки наклонены под углом до 25°), среднезернистый, полиминеральный, слюдистый, с крупными конкрециями прочно сцементированных карбонатом кальция песчаника. М. 5,5 м.



**Рис. 36.** Разрез местонахождения Паздыры-1 (сл. 6) и условные обозначения (цветная версия доступна в PDF-формате рукописи).

3. Песчаник серо-бурый, массивный, среднезернистый, непрочный. Присутствуют прослойки песчаника светло-серого, мелко- и тонкозернистого. Граница с нижележащим слоем нечёткая. Граница с вышележащим слоем нечёткая, с пятнами и подтёками. М. 0,5 м.
4. Алевролит буровато-коричневый, массивный, непрочный, с раковистым изломом. Присутствуют прослойки серо-жёлтого мелкозернистого песчаника и светло-серые пятна оглеения. М. 0,5 м.
5. Аргиллит красно-бурый, массивный, непрочный, с раковистым изломом. Присутствуют светло-серые пятна оглеения и прослойки серо-жёлтого мелкозернистого песчаника. В верхней части слоя разбросаны конкреции мергеля буровато-серого, мощного, прочного, неправильной формы, с редкими прожилками кальцита. М. 1 м.
6. Известняк серовато-белый, массивный, глинистый, не прочный, с неровным изломом. По простиранию не выражен, часто выклинивается. Вмещает большое количество чешуй и костей лучепёрых рыб (см. ниже). М. 0,1 м.
7. Песчаник серый, массивный, крупнозернистый, полимиктовый. На границе с нижележащим слоем присутствуют конкреции из песчаника желтовато-серого. По всему слою встречаются включения аргиллитов и мергелей. М. 0,1 м.
8. Песчаник желтовато-серый, от горизонтально до косослоистого (слойки наклонены под углом до 25°), полиминеральный, слюдистый, с крупными конкрециями прочно сцементированных карбонатом кальция песчаников. М. 0,5 м.

Рыбы: *Eurynotoides costatus*, *Kazanichthys viatkensis*, *Kargalichthys* cf. *efremovi*, *Platysomus* cf. *biarmicus*.

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус. Зона по рыбам: *Kazanichthys viatkensis*.

**Солоповка-2.** Оренбургская область, Новосергеевский район. Расположено возле с. Нестеровка, в левом отвержке оврага Солоповка.

Костеносные слои: пестроцветные песчаноглинистые старичные образования [Наумчева, Голубев, 20196].

Определены рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Varialepis* cf. *vitalii*, *Isadia suchonensis*, *Isadia opokiensis*.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы *Chroniosaurus levis*, *Microphon* sp., *Pareiasauridae* gen. indet. и *Theriodontia* fam. indet., остракоды *Dvinella cyrta*, *Suchonella blomi*, *Darwinuloides svijazhicus*, *Suchonellina parallela*, *S. inornata*, *S. digitalis*, *S. undulata*, *S. sp.* [Наумчева, Голубев, 20196].

Стратиграфический уровень: нижневятский подъярус, быковский горизонт [Наумчева, Голубев, 2019б]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensi*.

**Старое Слукино-А.** Владимирская область, Гороховецкий район. Местонахождение расположено в овраге в 600 метрах от с. Слукино, на юго-западной окраине г. Гороховец.

Костеносные слои: Слои 1. Глина тёмно-серая, серая, с коричневым оттенком. [Naumcheva, Golubev, 2019].

Определены рыбы: *Isadia aristoviensis*, *I. suchonensis*, *Mutovinina stella*.

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды *Wjatkellina fragilina*, *Darwinuloides svijazhicus*.

Стратиграфический уровень: вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка [Naumcheva, Golubev, 2019]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Старое Слукино-В** Владимирская область, Гороховецкий район. Местонахождение расположено в овраге в 600 метрах от с. Слукино, на юго-западной окраине г. Гороховец.

Костеносные слои: Слои 17. Глина серая, массивная, карбонатная [Naumcheva, Golubev, 2019].

Определены рыбы: *Isadia aristoviensis*.

Сопутствующий палеонтологический материал: остракоды *Suchonella* aff. *stelmachovi*, *Unzhiella golubevi*, *Darwinula rotundata*, *D. modesta*, *Suchonellina* aff. *inornatamacra*, *S. regia*, *Wjatkellina verbitskajae*, *Gerdalia clara* Mishina, *Darwinuloides* aff. *svijazhicus*.

Стратиграфический уровень: вятский ярус, верхневятский подъярус, жуковский горизонт, обнорская свита, гороховецкая пачка [Naumcheva, Golubev, 2019]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.

**Сундырь-1.** Республика Марий Эл, Горномарийский район, правый берег Волги. Южный берег Чебоксарского водохранилища около устья реки Сундырь, между селом Токари и селом Юлялы [Голубев и др., 2011, 2015].

Костеносные слои: Пачка 1. Слой 2. Конгломераты жёлтые, мощные, местами прочные, с галькой глинистых и карбонатных пород красного и светло-голубого цвета.

Слои 3-6. Переслаивание глин и алевролитов красного (в основном) и серого цвета, с тонкими прослойками мелкозернистых песчаников [Голубев, Буланов, 2018].

Рыбы: *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomus bashkirus*, *Isadia suchonensis*, *Kichkassia furcae*, *Lapkosubia* sp., *Uranichthys pretoriensis*, *Geryonichthys longus*, *Mutovinia stella*, *Strelnia insolita*, *Varialepis* sp.

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы (во всех типах пород): *Suchonica vladimiri*, *Dvinosaurus* aff. *primus*, *Microphon exiguus*, *Leptoropha* sp., *Enosuchus alveolatus*, *Parasuminia ivakhnenkoi*, *Julognathus crudelis*, *Gorynychus sundyrensis*, *Ulemosauridae* gen. indet. [Буланов, Голубев, 2011; Голубев, Буланов, 2018; Bulanov, Golubev, 2018; Сучкова, Голубев, 2019а, б]; остракоды (в глинах и алевролитах): *Prasuchonella sulacensis* (Starozhilova), *Permiana oblonga*, *Sinusuella ignota*, *Suchonellina undulata*, *S. futschiki*, *S. inornata* Spizharskyi, *S. cf. inornata* Spizharskyi, *S. aff. inornata* Spizharskyi, *S. parallela* Spizharskyi, *S. parallela typica* Spizharskyi, *S. (?)* sp [Наумчева и др., 2016].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт [Голубев, Буланов, 2018]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Isadia suchonensis* - *Uranichthys pretoriensis*.

**Сундырь-4.** Республика Марий Эл, Горномарийский район, правый берег р. Волги. Южный берег Чебоксарского водохранилища около устья реки Сундырь, между селом Токари и селом Юльялы [Голубев и др. 2011].

Костеносный уровень:

Слой 11. Глины и алевролиты красные, слоистые, с прослоями мелкозернистого песчаника [Голубев, Буланов, 2018].

Рыбы: *Toyemia tverdochlebovi*, *Isadia suchonensis*, *Lapkosubia tokense*, *Sludalepis spinose*, *Geryonichthys longus*, *Strelnia* cf. *certa*, *Varialepis stanislavi*, *Acropholis* cf. *stensioei*.

Сопутствующий палеонтологический материал: конхостраки, фрагменты остракод, фрагментарные кости тетрапод.

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт [Наумчева и др., 2016]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdochlebovi*.

**Сухоборка.** Нижегородская обл., Воскресенский район. Расположено на правом берегу р. Ветлуга у одноименной деревни.

Костеносные слои: песчаники.

Определены рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Strelnia* sp., *Isadia* cf. *aristoviensis*, *Elonichthyidae* gen. indet.

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт, вятская свита, замошниковская пачка

[Голубев и др., 2019; Davydov et al., 2020]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensi*.

**Токари-2.** Республика Марий Эл, Горномарийский район, правый берег Волги. Южный берег Чебоксарского водохранилища в 1 км ниже устья р. Сундырь [Голубев и др., 2011].

Костеносный уровень: Конгломераты жёлтые, мощные, непрочные, с галькой глинистых и карбонатных пород, а также небольшим количеством кристаллической гальки.

Рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Isadia suchonensis*, *I. aristoviensis*, *I. sp.*, *Sludalepis spinose*, *Geryonichthys longus*, *Strelnia cf. certa*, *Varialepis vitalii*, *Varialepis sp.*

Сопутствующий палеонтологический материал: фрагментарные кости тетрапод.

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis* - *Isadia opokiensi*.

**Устье Стрельны.** Вологодская область, Великоустюгский район. Правый берег р. Сухона, около 900 м вниз по течению от впадения реки Стрельна. Подробное описание см. [Есин, 1995б; Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 6. Известняк светло-серый с беспорядочно расположенными красными прожилками, с тонкими прослойками зеленоватых глин, расположенных волнистыми горизонтальными полосами [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Strelnia certa*, *Acropholis cf. stensioei*, *Varialepis stanislavi* (в коллекции автора); а так же: *Toyemia tverdochlebovi*, *Geryonichthys longus*, *Isadia suchonensis*, *Isadia sp.* [Есин, 1995б; Татарские слои..., 2001].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Suchogorgon golubevi*, *Chroniosaurus dongusensis*, *Dvinosaurus sp.*, *Suminia cf. getmanovi*, *Microphon exiguus* [Ивахненко и др., 1997].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, полдарская свита, стреленская пачка [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia tverdochlebovi*.

**Усть-Ёлва.** Республика Коми, Удорский район. Левый берег р. Мезень непосредственно ниже усть р. Елва-Мезенская.

Рыбы: *Platysomus sp.*, *Varialepis sp.*

Сопутствующий палеонтологический материал: *Microphon af. exiguus* [Bulanov, 2003].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт [Bulanov, 2003]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Isadia suchonensis* - *Uranichthys pretoriensis*.

**Усть-Коин.** Республика Коми, Князьпогостский район. Правый берег р. Вымь (правый приток р. Вычегды) в 1,1 км ниже устья ее левого притока р. Коин, местонахождение. [Губин, 1993].

Рыбы: *Elonichthys contortus*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Watsonichthys* sp., *Grygorichthys* sp., *Palaeoniscum kasanense*, *A. stensioei*, *Eurinotoidiidae* gen. indet., *Paramblypterus* sp., *Plegmolepis* sp., ?*Pygopterus* sp., *Platysomus biarmicus*, *Eurysomus* sp., ?*Kargalichthys* sp.,

*Palaeoniscum kasanense*, *Acropholis stensioei*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Elonichthys contortus*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomus* cf. *bashkirus*, *Koinichthys* cf. *ivachnenkoi*, *Acropholidae* gen. indet. (в коллекции автора); а так же: *Kazanichthys golyushermensis*, *Alilepis esini*, *Acrolepis* cf. *sedgwicki*, *Boreolepis jenseni*, *Kargalichthys pritokensis* [Есин, 1995в].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Koinia silantjevi*, *Alegeinosaurus* sp., *Karpinskiosauridae* gen. indet., *Riabininus* cf. *uralensis*, *Timanosaurus ivachnenkoi*, *Parabradysaurus silantjevi*, *Phthinosuchidae* gen. indet., *Kamagorgon* sp., *Alrausuchidae* gen. indet. [Ivakhnenko, 2008].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус [Ивахненко, 1995а]. Зона по рыбам: *Kazanichthys golyushermensis*.

**Чарли.** Республика Татарстан, Кукморский район. Скважина (глубина 139,0-139,6 м) у д. Чарли, в 55 км выше устья р. Вятки, ив 9 км западнее её русла [Губин, 1991].

Рыбы: *Kazanichthys golyushermensis*, *Palaeoniscum kasanense*, *Alilepis esini*, *Platysomus* sp., *Acropholidae* gen. ind.

Сопутствующий палеонтологический материал: *Platyoposaurus* sp. [Ивахненко др., 1997].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, камышлинские слои [Ивахненко др., 1997]. Зона по рыбам: *Kazanichthys golyushermensis*.

**Черемушка-1 (P07/112).** Республика Татарстан, Верхнеуслонский район. Овраг рядом с городом Казань, на правом берегу Волги, в двух километрах выше села Печищи. Подробное описание см. в [Silantiev et al., 2015а].

Костеносный уровень:

Слой 07/112. Известняк белый, рыхлый. М. 0,1 м [Silantiev et al., 2015a].

РЫБЫ: *Varialepis bergi*, *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Samarichthys luxus*, *Discordichthys spinifer*, *Uranichthys pretoriensis*, *Burguklia minichorum*, *Kichkassia furcae*, *Palaeostrugia rhombifera*, *Strelnia insolita* (в коллекции автора); а так же: *Sphenacanthidae* gen. et sp. nov., "*Lissodus*" cf. *zideki*, "*Polyacrodus*" sp., *Neoselachii* gen. et sp. nov. [Silantiev et al., 2015a].

Сопутствующий палеонтологический материал: конхостраки; остракоды: *Palaeodarwinula fragiliformis*, *P.* cf. *elongata*, *P.* cf. *tuba*, *Prasuchonella nasalis*, etc.; двустворчатые моллюски: *Palaeomutela extensiva*, *P. wohrmani*, *P. vjatkensis*, *Prilukiella mirabilis*, *Pr. nitida*, etc. [Silantiev et al., 2015a]; тетраподы: *Leptoropha* sp. [Буланов, 2020].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка "малиновых глин" [Silantiev et al., 2015a]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Черемушка-2 (P07/125).** Республика Татарстан, Верхнеуслонский район, рядом с городом Казань. Правый берег р. Волги, в двух километрах выше села Печищи. Подробное описание см. в [Silantiev et al., 2015a].

Костеносный уровень:

Слой 07/125. Глина кирпично-красная, алевроитовая, слюдистая. М. 0,1 м [Silantiev et al., 2015a].

РЫБЫ: *Varialepis bergi*, *Kargalichthys efremovi*, *Platysomus biarmicus*, *Samarichthys luxus*, *Discordichthys spinifer*, *Mutovinia stella*, *Uranichthys pretoriensis*, *Burguklia minichorum*, *Kichkassia furcae*, *Palaeostrugia rhombifera*, «*Acrolepis*» *macroderma*.

Сопутствующий палеонтологический материал: конхостраки; остракоды: *Palaeodarwinula fragiliformis*, *P.* cf. *elongata*, *P.* cf. *tuba*, *Prasuchonella nasalis*, etc.; двустворчатые моллюски: *Palaeomutela extensiva*, *P. wohrmani*, *P. vjatkensis*, *Prilukiella mirabilis*, *Pr. nitida*, etc. [Silantiev et al., 2015a]; тетраподы: *Leptoropha* sp. [Буланов, 2020].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка "малиновых глин" [Silantiev et al., 2015a]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Черемушка-3 (P04/53).** Республика Татарстан, Верхнеуслонский район, рядом с городом Казань. Расположено в правом борте одноимённого оврага (в 350 м выше устья) на правом берегу р. Волги, в двух километрах выше села Печищи. Подробное описание см. в [Silantiev et al., 2015a].

Костеносный уровень:

Слой 53. Глина красно-коричневая, алевроитовая [Silantiev et al., 2015a].

Рыбы: *Varialepis bergi*, *Discordichthys* sp.

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка "кварцевых песчаников" [Silantiev et al., 2015a]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Черемушка-4 (P04/67-2).** Республика Татарстан, Верхнеуслонский район, рядом с городом Казань. Расположено в правом борте одноимённого оврага (в 350 м выше устья) на правом берегу р. Волги, в двух километрах выше села Печищи. Подробное описание см. в [Silantiev et al., 2015a].

Костеносный уровень:

Слой 67-2. Глина красно-коричневая, алевритовая [Silantiev et al., 2015a].

Рыбы: *Discordichthys spinifer*, *Varialepis bergi*.

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка "зеленых глин" [Silantiev et al., 2015a]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Черемушка-5 (P04/68).** Республика Татарстан, Верхнеуслонский район, рядом с городом Казань. Расположено в правом борте одноимённого оврага (в 350 м выше устья) на правом берегу р. Волги, в двух километрах выше села Печищи. Подробное описание см. в [Silantiev et al., 2015a].

Костеносный уровень:

Слой 68. Глина красно-коричневая, алевритовая.

Рыбы: *Varialepis bergi*, *Eurynotoides* sp.

Сопутствующий палеонтологический материал: конхостраки; двустворчатые моллюски: *Palaeomutela wohrmani*, *P. krotowi*, *P. doratioformis*, *P. vjatkensis*, *Prilukiella subovata*, *Anadontella volgensis*; остракоды: *Paleodarwinula elongata*, *P. teodorovichi*, *P. tichonovichi*, *Prasuchonella nasalis*; растения: *Paracalamites frigidus*, *Annularia* cf. *parvula*, *Phyllothea* sp., *Tschernovia striata*, *Sphenophyllum* sp. [Silantiev et al., 2015a].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка "зеленых глин" [Silantiev et al., 2015a]. Зона по рыбам: *Uranichthys pretoriensis*, подзона *Uranichthys pretoriensis* - *Samarichthys luxus*.

**Чижи.** Кировская область, Котельнический район. Правый берег р. Вятки, около сел Рвачи, Ванюшонки и Боровики, 14-16 км ниже по течению от города Котельнич. Подробное описание см. [Benton et al., 2012].

Костеносный уровень:

Чижевская линза: Линза черных алевролитовых глин, расположенная внутри ванюшонковской пачки и частично срезана Агафоновской линзой [Benton et al., 2012].

Агафоновская линза. Крупная аллювиальная линза из полимиктовых песчаников и конгломератов. М. не менее 8 м.

Рыбы: *Toyemia tverdochlebovi*, *Toyemia cf. blumentalis*, *Strelnia cf. certa*, *Geryonichthys longus*, *Geryonichthys sp.*, *Mutovinia stella*, *Varialepis vitalii*, *Isadia suchonensis*, *Isadia aristoviensis*

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Chroniosaurus levis*, *Proelginia cf. permiana* [Arefiev et al., 2015]; остракоды: *Suchonella blomi*, *Dvinella cyrta*, *Suchonellina inornata*, *S. cf. inornata*, *S. undulata*, *S. cf. undulata*, *S. praelonga*, *S. sp.*, *Permiana oblonga*, *Sinusuella vjatkensis*, *S. sp.*, Suchonellidae gen. indet., Suchonellinidae gen. indet., Darwinulocorina superfam. indet. [Голубев и др, 2018]; растения: *Algites sp.*, *Phyllotheca aff. turnaensis* Gorelova, *Paracalamites sp.*, *Pecopteris sp.*, *Peltaspermopsis (?) sp.*, *Alicospermum sp.*, *Tatarina conspicua*, *Phylladoderma (Aequistomia) sp. indet.*, *Permotheca sardyense*, *Pursongia belousovae*, *Geinitzia sp.* [Гоманьков, 1997].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, нижневятский подъярус, быковский горизонт [Голубев и др., 2018]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Toyemia blumentalis - Isadia opokiensi*.

**Шихово-Чирки.** Кировская область, Слободской район. Правый берег р. Вятки, выше устья р. Чепцы, ниже д. Чирки, 22 км от г. Кирова. Костеносная зона расположена в северо-восточном углу карьера, около границы полей Шихово-Чирков и земель известкового завода. Подробное описание см. [Гоманьков и др., 1993].

Костеносный уровень:

«4) толща светлых или серых, плотных и мягких известняков, переслаивающихся с серыми, иногда слоистыми мергелями; в средней части толщи довольно выдержанный прослой темных и серых кремнистых конкреций; в глинистых известняках много остатков ганоидных рыб, стегоцефалов и рептилий, а также отмечаются редкие отпечатки растений (*Phyllotheca*, *Catamites*); общая мощность свиты до 9 м» [Ефремов, Вьюшков, 1955, стр. 78].

Так же описание дано Ефремовым [1937] и Гоманьковым и др., [1993]. Подробная литологическая колонка см. [Стратотипический разрез..., 2001].

Рыбы: *Kazanichthys viatkensis*, *Samarichthys nikolaeva*, *Palaeoniscum kasanense*, *Platysomus biarmicus*, *Elonichthys cf. contortus* (в коллекции автора); а так же: *Palaeoniscum freiselebeni*, *Kargalichthys pritokensis* [Есин, 19956].

Сопутствующий палеонтологический материал: двустворчатые моллюски *Palaeomutela vjatkensis*, *Prilukiella sp.*, *Prilukiella lata*; тетраподы: *Leptoropha talonophora*, *Melosaurus platyrhinus*, *Nyctiboetus kassini*, *Platyoposaurus watsoni* [Голубев, 1995].

Стратиграфический уровень: среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои [Стратотипический разрез..., 2001]. Зона по рыбам: *Kazanichthys viatkensis*.

**Элеонора.** Вологодская область, Великоустюгский район. Правый берег р. Малая Северная Двина напротив северной окраины города Красавино и в 0,3 км выше по течению от села Горка, в 0,8 км ниже по течению от местонахождения Савватий [Arefiev et al., 2015].

Костеносный уровень:

Слой 14. Глина темно-серая, местами черная, влажная, пластичная, жирная, с тонкими горизонтальными прослойками детрита. М. 0,8 м [Arefiev et al., 2015].

Рыбы: *Toyemia blumentalis*, *Isadia aristoviensis*, *Isadia suchonensis*, *Isadia arefievi*, *Geryonichthys* sp. *Elonichthidae*, gen. indet., (в коллекции автора); а так же: *Strelnia* sp., *Mutovinia sennikovi* [Миних и др., 2015].

Сопутствующий палеонтологический материал: тетраподы: *Scutosaurus* (?) sp., *Microphon* sp., *Chroniosuchidae* gen. indet., *Dicynodontidae* gen. indet., *Microsauria* fam. indet.; харофиты; гастроподы; двустворчатые моллюски: *Palaeomutela golubevi*; остракоды: *Volganella concava*, *V. ex gr. truncata*, *Volganella* sp., *Suchonellina inornata*, *S. trapezoidea*, *S. fragilis*, *S. spizharskyi*, *S. parallela*, *S. futschiki*, *S. dubia*, *S. posttypica*, *S. ex gr. rykovi*, *Wjatkellina fragilina*, *W.(?) fragiloides*, *Whipplella?* sp. [Arefiev et al., 2015].

Стратиграфический уровень: верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, саларевская свита, комарицкая пачка [Arefiev et al., 2015]. Зона по рыбам: *Toyemia blumentalis*, подзона *Isadia arefievi*.