

явлений педоморфоза), у рода *Thoosuchus* принимают массовый характер и являются нормой на всем протяжении онтогенеза, что свойственно типичным Trematosauroidea. Высокое положение sulcus jugalis над швом quadratojugale–squamosum, по-видимому, является таксономически значимым отличием.

ПРОЯВЛЕНИЕ «ПРИНЦИПА ДЕСТАБИЛИЗАЦИИ» В ЭВОЛЮЦИИ ПЕРМСКИХ ОСТРАКОД НАДСЕМЕЙСТВА SUCHONELLOIDEA

М.А. Наумчева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123
paleomasha@mail.ru

В составном разрезе верхнепермских (татарских) отложений бассейна р. Сухона (Вологодская обл.) за все время его изучения в пределах верхнесеверодвинско-нижневятского интервала (~100 м) обнаружено более 50 уровней с остатками остракод. В собранной нами коллекции наиболее многочисленны представители Suchonelloidea. Предполагается, что некоторые виды этого надсемейства составляют единую филогенетическую линию *Prasuchonella nasalis* – *P. sulacensis* – *P. stelmachovi* – *Suchonella blomi* – *Dvinella cyrta*, представители которой образуют морфологический ряд и последовательно сменяют друг друга в разрезе. В пользу этого предположения также свидетельствует наличие полных рядов переходных форм. Было установлено, что существуют протяженные интервалы разреза, где виды из указанной линии диагностируются однозначно. Вместе с тем существуют короткие интервалы, где диагностика видов сильно затруднена из-за появления форм, несущих смешанные признаки. Объяснением наблюдаемой тенденции может служить проявление «принципа дестабилизации» (Жерихин, 1966), согласно которому в периоды дестабилизации адаптивная норма вида расширяется, растет разнообразие фенотипов, из которого впоследствии за счет усиления элиминации формируется новая адаптивная норма. В изученном интервале разреза такая ситуация наблюдалась для *P. stelmachovi*, *S. blomi* и *D. cyrta*. В северодвинской части разреза во многих образцах доминирует *P. stelmachovi*, который легко диагностируется по форме раковины с боковой и со спинной стороны. В непосредственной близости от границы северодвинского и вятского ярусов совместно с типичными представителями появляются экземпляры, которые по форме раковины не могут быть однозначно отнесены к *P. stelmachovi*. Как правило, они определяются в открытой номенклатуре: *P. cf. stelmachovi*, *P. ex gr. stelmachovi*. С этого уровня начинает проявляться результат процессов дестабилизации адаптивной нормы. При этом вверх по разрезу относительное количество нетипичных форм увеличивается. Непосредственно выше подошвы вятского яруса в одних и тех же образцах встречаются различные вариации морфотипа как *P. stelmachovi*, так и *S. blomi*, в том числе, и промежуточные между ними формы. Далее по разрезу в ассоциациях присутствуют остракоды только с нетипичным

морфотипом *P. stelmachovi*, типичные и нетипичные *S. blomi* и даже формы, схожие с *D. cyrta*. Видимо, на этом уровне зафиксирован максимум дестабилизации адаптивной нормы. Затем мы наблюдаем проявление кратковременной стабилизации: на небольшом интервале разреза встречаются только морфотипы вида *S. blomi*. Однако система, видимо, не успевает достичь равновесия, и происходит новый этап эманации адаптивной нормы, но теперь уже вида *S. blomi*. В результате этого мы обнаруживаем ассоциации с переходными формами от *S. blomi* к *D. cyrta*. Постепенно, но достаточно быстро адаптивная норма морфотипа *D. cyrta* стабилизируется, он обособляется как отдельный вид, и наступает достаточно продолжительный период его относительной морфологической устойчивости.

Работа поддержана грантами РФФИ №№ 13-05-00592 и 14-04-00185.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ФАУНЕ И ФЛОРЕ ВЕРХНЕПЕРМСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ КЛИМОВО (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

М.А. Наумчева, Е.В. Карасев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123
paleomasha@mail.ru

Разрез верхнепермских (татарских) отложений бассейна р. Сухона демонстрирует подробную последовательность смены обстановок осадконакопления и комплексов растений и остракод. Типичные представители татаринской флоры приурочены к линзам старичных отложений (Гоманьков, Мейен, 1986 и др.). В отложениях, не связанных со старичными линзами, преобладают остатки споровых растений: побеги и листья хвощовых, плауновидных и папоротников. Это подтверждает существование в поздней перми устойчивых растительных сообществ, приуроченных к определенным биотопам. Пресноводные остракоды также демонстрируют зависимость от условий среды. Для верхнесеверодвинско-нижневятского интервала разреза типичны ассоциации остракод, приуроченные к карбонатным и глинисто-карбонатным озерным отложениям. В них преобладают виды надсем. Suchonelloidea, постоянно присутствуют виды надсем. Suchonellinoidea, а представители надсем. Darwinuloidoidea и Cytheroidea редки. В иных обстановках количественное соотношение видов указанных надсемейств меняется.

В нижней части разреза Климово (ровдинская пачка саларевской свиты нижневятского подъяруса) нами обнаружены два слоя с остатками остракод и макрофлоры. В первом слое встречены остракоды *Darwinuloides svijazhicus*, *Gerdalia* sp., *Dvinella cyrta*, *Wjatkellina fragilina*; преобладают *D. svijazhicus* и *Gerdalia* sp. Растительные остатки представлены фрагментами побегов хвощевидных. Во втором слое, который непосредственно перекрывает первый, остракоды представлены *Sinusuella vjatkensis*, *Volganelloidea* fam. indet. и *Tscherdynzeviana* sp. Большую часть ассоциации составляют первые два вида. Гоманьков (2001) приводит из местонахождения Климово остатки стеблей *Paracalamites* sp. и облиственных побегов *Phyllopytis* sp. Нами во втором слое кроме остатков побегов черновиевых членистостебельных обнаружены отпечатки фрагментов листьев папо-

ротников *Pecopteris* sp. cf. *Dvinopteridium edemskii* (Zallesky) Naugolnykh. В отличие от ассоциаций озерных обстановок в Климово представители надсем. *Suchonellinoidea* отсутствуют, *Suchonelloidea* (*D. cyrta*) редки, а *Darwinuloidea* (*D. svjazhicus*) и *Cytheroidea* (*S. vjatkensis*) преобладают в ассоциациях. Растительное сообщество в Климово, представленное исключительно споровыми растениями, по таксономическому составу полностью отличается от комплекса, типичного для татариновой флоры, основными компонентами которой являются голосеменные растения.

Нижний слой формировался в условиях постоянного неглубокого водоема. На это указывает большое количество остракод *D. svjazhicus*, которые по данным И.И. Молоствовской (2012) обитали на мелководных участках водоемов, в местах обильного поступления пищи и хорошей аэрации. Кроме того, аллохтонные фрагментарные остатки хвощевидных свидетельствуют о близком положении берега, источника сноса. Верхний слой формировался в условиях пологого периодически затапливаемого берега, где черновиевые и папоротники образовывали пионерные сообщества, занимая биотопы, непригодные для существования обычной для этого времени растительности, а в периоды затоплений там успевало сформироваться особое таксономически бедное сообщество остракод.

Работа поддержана грантами РФФИ №№ 13-05-00592 и 14-04-00185, и грантом Президента РФ для государственной поддержки молодых российских ученых МК-2369.2014.4.

ОБ ЭВОЛЮЦИОННОЙ СУДЬБЕ КЛЮЧИЦ И МЕЖКЛЮЧИЦЫ В РАЗЛИЧНЫХ ГРУППАХ АРХОЗАВРОВ

Д.И. Пашенко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123
d-catulus@yandex.ru

Самым главным визуальным отличием плечевого пояса крокодилов и птиц является отсутствие ключиц и наличие надгрудинника (межключицы) у первых и наличие ключиц в виде вилочки и отсутствие надгрудинника у вторых. Это отличие считается столь важным, что обычно (Benton, 2005; Татаринов, 2009) включается в диагнозы *Sturotarsi* и *Ornithodira*, кровными группами которых являются крокодилы и птицы, соответственно.

Недавно было обнаружено крупное захоронение зауропод, некоторые из остатков которых были интерпретированы как ключицы и межключицы (Tschopp, Mateus, 2012). Авторы выдвигают гипотезу, что вилочка – это межключица, а утрата ключиц – общая тенденция в эволюции архозавров. Однако это не так – у казуаров и эму имеются рудиментарные парные ключицы (Паркер, Гасвелл, 1899; Kumar, Singh, 2014).

Рассмотрим гомологии плечевого пояса крокодилов и птиц. Несомненным является факт гомологии грудины крокодилов и птиц, однако следует помнить, что грудина крокодилов оснащена надгрудинником, а грудина птиц – нет. Также у крокодилов имеется надгрудинно-коракоидная перепонка – соединительнотканый пласт, натянутый между коракоидом, грудной и надгрудинником. Однако у птиц внутри плечевого

пояса также есть обширная мембрана – грудинно-коракоидно-ключичная перепонка. Так как она натянута, в частности, между коракоидом и грудной, то по критерию положения она, скорее всего, гомологична надгрудинно-коракоидной перепонке крокодилов.

Известно, что у многих птиц на середине вилочки снизу располагается небольшая косточка (*os hyposcleidum*); но у некоторых, в частности, у сов она весьма слабо прослеживается. Но на одном экземпляре болотной совы (*Asio flammeus*) нами замечена непарная структура, далеко вклинивающаяся между правой и левой половинами вилочки. Так как проксимальные части ключиц, вероятно, имеют парное происхождение, а вилочка при этом должна включать непарный элемент, гомологичный надгрудиннику, по критерию положения перепонки, то следует именно гипоклейдиум и подобные ему непарные структуры в центре вилочки считать прямым гомологом надгрудинника крокодилов.

Итак, можно заключить, что отличием крокодилей и птичьей линий архозавров было полное исчезновение ключиц и интеграция надгрудинника с грудной у первых и срастание надгрудинника с ключицами и отсоединение от грудины у вторых.

НАХОДКА СКЕЛЕТА АКАНТОВОЙ РЫБЫ (ACANTHODII) В АРУКЮЛАСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ СРЕДНЕГО ДЕВОНА КЛИФА ТАММЕ, ЮГО-ВОСТОЧНАЯ ЭСТОНИЯ

Д.В. Пинахина

Санкт-Петербургский государственный университет
Россия, 199178 Санкт-Петербург, 16 линия, 29
darya.pinakhina@gmail.com

Находки полных скелетов акантод на территории Главного девонского поля исключительно редки. Данное сообщение посвящено неопisanному экземпляру акантода, найденному Э. Уусталу в 1993 г. в мергелях арукюлаского горизонта местонахождения Тамме на берегу озера Выртсъярв, Юго-Восточная Эстония. В настоящее время экземпляр хранится в Геологическом музее Тартуского университета (колл. № TUG 741-121).

Описываемая находка представляет собой чешуйный покров и ассоциированные с ним плавниковые шипы средней и хвостовой частей тела рыбы, сохранившиеся на двух частях породы. Единственное упоминание о данной находке можно встретить в статье Э. Марк-Курик о клифе Тамме (Mark-Kurik, 2009), где образец определен как *Cheiracanthus* sp. Действительно, шипы грудного, брюшного и анального плавников по своей морфологии сходны с таковыми *Acanthodiformes*. Шипы длинные и тонкие, с узким основанием и продольной бороздой у переднего края, за которым следует плоская продольно исчерченная поверхность (Новицкая, Обручев, 1964). У рассматриваемого экземпляра эта борозда единственная, а дистальный конец не орнаментирован. Шипы глубоко погружены в чешуйный покров. Соотношение длин шипов (без учета их погруженного основания) грудного, брюшного и анального плавников – 1:1:1.8. В отличие от представителей семейства *Mesacanthidae*, не прослеживаются промежуточные шипы, а шипы брюшных плавников по длине сопоставимы