

ГЕОЛОГИЯ

УДК 567.48:551.761.1(47)

РАННЕТРИАСОВЫЕ ДВОЯКОДЫШАЩИЕ РЫБЫ ИВАНОВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

М.Г. МИНИХ¹, И.В. НОВИКОВ²

¹Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
410012, Россия, г. Саратов, ул. Астраханская, 83; e-mail: minihmg@info.sgu.ru

²Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
117997, Россия, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123; e-mail: inovik@paleo.ru

Впервые из нижнего триаса Ивановского Поволжья описана характерная для лоны *Gnathorhiza triassica beresnikiensis* (устымыльский горизонт) ассоциация двоякодышащих рыб, включающая *Gnathorhiza triassica beresnikiensis*, *G. triassica baskunchakensis*, *G. lozovskii*, *G. otschevi*, *G. cf. bogdensis*, *G. novikovi* sp. nov. и *Ceratodus gracilis*. Присутствие в этом ихтиокомплексе редких цератодонтид датирует их первое появление в Восточной Европе концом раннего оленека.

Ключевые слова: ранний триас; двоякодышащие рыбы; ихтиофауна; Восточная Европа.

EARLY TRIASSIC DIPNOANS OF THE UPPER VOLGA RIVER BASIN
IN THE VICINITY OF IVANOV CITY

M.G. MINIKH¹, I.V. NOVIKOV²

¹Saratov Chernyshevsky State University
410012, Russia, Saratov, Astrakhanskaya street, 83; e-mail: minihmg@info.sgu.ru

²Borissiak Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences
117997, Russia, Moscow, Profsoyuznaya str, 123; e-mail: inovik@paleo.ru

The dipnoan assemblage typical of the local zone *Gnathorhiza triassica beresnikiensis* (Ustmylian Regional Stage) is described for the first time from the Lower Triassic of Upper Volga River Basin in the vicinity of Ivanovo city. It includes *Gnathorhiza triassica beresnikiensis*, *G. triassica baskunchakensis*, *G. lozovskii*, *G. otschevi*, *G. cf. bogdensis*, *G. novikovi* sp. nov. and *Ceratodus gracilis*. The presence of rare ceratodontids in this complex dates their first appearance in the Eastern Europe as the end of Early Olenekian.

Key words: Early Triassic; dipnoans; ichthyofaunal; Eastern Europe.

Территория Ивановского Поволжья расположена в пределах центральной части Московской синеклизы. Развитые здесь триасовые отложения представлены преимущественно пресноводными континентальными фациями и отнесены к нижнему отделу, в составе которого по остаткам тетрапод выделяются четыре горизонта [5], объединяемые в ветлужский надгоризонт (снизу вверх): вохмин-

ский (вохминская свита), рыбинский (рыбинская свита), слудкинский (нижняя часть юрьевецкой свиты) и устымыльский (верхняя часть юрьевецкой свиты). Ветлужский надгоризонт рассматриваемого региона охарактеризован тремя последовательными фаунами наземных позвоночных, названными по доминирующим родам амфибий: *Tupilakosaurus* (вохминский горизонт), *Benthosuchus* (ры-

бинский) и *Wetlugasaurus*, причем последняя фауна разделяется на две группировки — *Wetlugasaurus angustifrons* (слудкинский горизонт) и *Wetlugasaurus malachovi* (устымыльский).

Несмотря на хорошую геологическую изученность триасовых обнажений в Ивановском Поволжье и неоднократные поиски в них органических остатков, находки ихтиолитов отсюда до недавнего времени были крайне редки, а опубликованные данные — единичны [12]. Такое положение дел сильно диссонировало с соседними территориями Восточно-Европейской платформы, обильный палеоихтиологический материал из триаса которых позволил разработать первую зональную схему по рыбам [5, 8]. Предпринятые нами целенаправленные поиски рыбных остатков, а также препарирование собранного ранее костного материала из триаса Ивановского Поволжья позволили частично восполнить пробел в изучении систематического состава и эволюции раннетриасовых рыбных сообществ на этой территории. Описание изученного материала по двоякодышащим рыбам приводится ниже.

Этот материал происходит из пяти местонахождений (Семигорье, Клиновец, Коростелево, Наволоки и Шохонка), расположенных на правом берегу р. Волги и приуроченных к одному стратиграфическому уровню (устымыльский горизонт), отвечающему лоне *Gnathorhiza triassica beresnikiensis* [5]. Специфическая для этой лоны ассоциация *Dipnoi* впервые была выделена и описана М.Г. Минихом [6] как «березниковский комплекс», характеризующийся прежде всего присутствием *Gnathorhiza triassica beresnikiensis* и *G. triassica baskunchakensis*. Первая из этих форм известна только на этом стратиграфическом уровне, а вторая — также из более молодых, яренских отложений [5]. Следует отметить, что в четырех из указанных выше местонахождений (кроме Наволоки) совместно с двоякодышащими был встречен типичный элемент тетраподной группировки *Wetlugasaurus malachovi* — род *Vladlenosaurus*.

Из широко известного местонахождения Семигорье [1, 3] происходят находки зубов костного ганоида *Saurichthys* sp. и многочисленные зубные пластинки *Gnathorhiza triassica beresnikiensis*. Ранее в этом местонахождении были найдены две формы капитозавридных амфибий, первоначально описанные А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым как *Volgasaurus kalajevi* и *Capitosaurus volgensis* [13, 14]. Переизучение оригинального материала по этим формам показало, что первая из них принадлежит *Wetlugasaurus angustifrons*, а вторая, с наибольшей долей вероятности, — роду *Vladlenosaurus*. Совместное нахождение здесь руководящих элементов сменяющих один другой во времени тетраподных комплексов может свидетельствовать о принадлежности костеносных вмещающих отло-

жений к двум различным стратиграфическим интервалам — слудкинскому и устымыльскому горизонтам, причём данные по двоякодышащим рыбам подтверждают присутствие последнего.

Местонахождения Клиновец и Коростелево были открыты сравнительно недавно [12]. Костеносные отложения в них представлены зеленовато-серыми горизонтально-слоистыми песками и песчаниками мощностью 0,7—1,5 м, залегающими на красно-коричневых, местами голубоватых глинах с прослоями светло-серого песка видимой мощности от 0,4 м (Клиновец) до 2,5 м (Коростелево). По сборам Н.И. Строка (1969 г.) из местонахождения Клиновец определены *Gnathorhiza lozovskii*, *G. otschevi* и *G. novikovi* sp. nov., а из местонахождения Коростелево — *Gnathorhiza triassica beresnikiensis*, *G. cf. lozovskii* и *G. sp.*

Местонахождение Шохонка было открыто в 1997 г. студентом МГУ им. М.В. Ломоносова А.Ю. Садековым [11]. Оно расположено в правом борту второго (от устья) оврага, впадающего слева в р. Шохонку (правый приток р. Волги) у г. Плёс. Разрез местонахождения сложен (снизу вверх):

1) пачка пестроцветных (переслаивание красно-коричневых, зеленовато- и голубовато-серых) глин видимой мощностью до 1,5 м,

2) пачка пестроцветных глин с линзами горизонтально слоистых зеленовато- и желтовато-серых песков, содержащих скопления костных остатков тетрапод и рыб, мощностью до 1,0 м,

3) пачка голубовато- и желтовато-серых глинистых песков видимой мощностью до 0,4 м. В 2004—2006 гг. комплексное изучение этого местонахождения проводилось сотрудниками Палеонтологического института РАН с проведением раскопочных работ, в результате которого был собран богатый материал как по тетраподам (*Vladlenosaurus* sp., *Angusaurus* sp., *Microcnemus* sp.), так и по двоякодышащим (*Gnathorhiza triassica beresnikiensis*, *G. lozovskii*, *G. otschevi*, *G. bogdensis*, *G. triassica baskunchakensis* и *G. novikovi* sp. nov., а также *Ceratodus gracilis*).

Местонахождение Наволоки находится на правом берегу р. Волги в 3 км выше г. Наволоки, на территории санатория им. Станко. Здесь в 200 м ниже водозабора санатория обнажены (снизу вверх):

1) пачка красных, местами серовато-голубоватых глин видимой мощностью 1,2 м,

2) пачка зеленовато- и голубовато-серых песков с маломощными (до 0,05 м) прослоями красных глин мощностью 0,5 м,

3) пачка красновато- и зеленовато-серых горизонтально- и косослоистых песков и песчаников мощностью 1,2—1,3 м, содержащих (в основании пачки) остатки позвоночных,

4) пачка красных глин с прослоями голубовато-серых песчаников и алевролитов видимой мощностью до 1,7 м. Местонахождение было открыто в

начале 2000-х гг. Д.Н. Киселевым (Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского) и детально изучалось И.В. Новиковым в 2005 и 2011 гг., по сборам которого отсюда известны зубные пластины двоякодышащих (*Gnathorhiza triassica beresnikiensis*, G. cf. *lozovskii*, G. *otschevi*, G. *novikovi* sp. nov., *Ceratodus gracilis*) и чешуи лучеперых рыб (*Evenkia* sp.), а также неопределимые до рода зубы мелких рептилий [10].

Особый интерес представляет присутствие в ихтиокомплексе местонахождений Шохонка и Наволоки представителей цератодонтид, которые в массовом количестве в триасе Восточно-Европейской платформы появляются начиная с федоровского (позднеолеченского) уровня. Эти находки вместе с образцом сошниковой зуба *Ceratodus* (?) sp., обнаруженным М.Г. Миних в 1970 г. в местонахождении Нижняя Сямуныга IV, приуроченном к пижмомезенской свите Мезенской синеклизы [9]¹, датируют первое появление цератодонтид в Восточной Европе устьмыльским (конец раннего оленека) временем.

При описании зубных пластин двоякодышащих рыб использована методика Э.И. Воробьевой и М.Г. Миних [2, 6].

Подотряд Stenodontoidei

Семейство Gnathorhizidae Miles, 1977

Род Gnathorhiza Cope, 1883

Gnathorhiza triassica Minich, 1977

Gnathorhiza triassica beresnikiensis Minich, 1977

Рис. 1., фиг. 1—9

Gnathorhiza triassica beresnikiensis: Миних, 1977, с. 29, табл. V, фиг. 3—4; Миних, 1995, рис. 20 п; Крупина, 2004, с. 401.

Г о л о т и п — СГУ, № 104-Б/696, преартикулярная зубная пластина; Костромская обл., Мантуровский р-н, местонахождение Березники; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

Д и а г н о з. Маленькие зубные пластины треугольной формы с длиной внутреннего края от 2 до 8 мм. Преартикулярные пластины несут 3—3,5, а птеригонидные 4 тонких, прямых, острых, с мелкими зубчиками, веерообразно расходящихся гребня. У преартикулярных пластин гребни расходятся из вершины внутреннего угла, у птеригонидных — от лингвального гребня. Первый гребень на нижнечелюстных и небных пластинах крупнее остальных. Выемки между гребнями сквозные. Передний внутренний угол тупой (115—120°). Пластины не контактировали.

С р а в н е н и е. От других подвидов отличается величиной внутренних углов пластин и строением их гребней.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, устьмыльский горизонт; Европейская Россия.

М а т е р и а л. Около 130 зубных пластин из местонахождений Березники (Костромская обл.), Шохонка, Наволоки, Коростелево, Семигорье (все — Ивановская обл.), Пижма Мезенская-1 (Архангельская обл.), Цильма V (Республика Коми), Логачевка (Оренбургская обл.).

Gnathorhiza triassica baskunchakensis Minich, 1977

Рис. 1., фиг. 10—12

Gnathorhiza triassica baskunchakensis: Миних, 1977, с. 30, табл. V, фиг. 5—6; Крупина, 2004, с. 401.

Г о л о т и п — СГУ, № 104-Б/191, преартикулярная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Большое Богдо, костеносная точка «А»; нижний триас, федоровский горизонт, верхи ахтубинской свиты.

Д и а г н о з. Мелкие зубные пластины длиной 2—6 мм. Преартикулярные пластины несут 3,5—4 прямых радиальных режущих гребня, передний из которых выше остальных. Птеригонидные пластины четырехгребневые. Их высота меньше, чем у преартикулярных; первый гребень слегка изогнут к заднему краю. Все гребни относительно узкие; их вершины осложнены мелкими заостренными зубчиками. Передний внутренний угол у преартикулярных пластин немного не достигает 115°, у птеригонидных — почти прямой. Выемки между гребнями сквозные. Пластины не контактировали.

С р а в н е н и е. От других подвидов отличается мелкими размерами зубных пластин и меньшей величиной их внутренних углов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, устьмыльский, федоровский и гамский горизонты; Европейская Россия.

М а т е р и а л. Свыше 200 зубных пластин из местонахождений Большое Богдо (федоровский горизонт, Астраханская обл.); Шохонка (устьмыльский горизонт, Ивановская обл.); Лопатино-1, 2 (федоровский горизонт) и Гам (гамский горизонт) в Архангельской обл.; Федоровка (федоровский горизонт, Кировская обл.), Кзыл-Сай-2 (федоровский горизонт, Оренбургская обл.).

Gnathorhiza otschevi Minich, 1977

Рис. 1., фиг. 13—15

Gnathorhiza otschevi: Миних, 1977, с. 32, табл. V, фиг. 9—10; Крупина, 2004, с. 402.

Г о л о т и п — СГУ, № 104-Б/154, преартикулярная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Большое Богдо, костеносная точка «А»; нижний триас, федоровский горизонт, верхи ахтубинской свиты.

Д и а г н о з. Зубные пластины средней величины (длиной 10—13 мм), веерообразные, с тупым внутренним углом (от 125° до 145°). Преартикулярные пластины несут 3 прямых режущих гребня. Птеригонидные — четыре, средние из которых изогнуты кзади. Все гребни тонкие и осложнены 4—5

¹ В этой монографии название местонахождения ошибочно указано как Нижняя Сямжыга — IV.

крупными заостренными зубчиками. Первый гребень очень длинный, в 1,5—2 раза длиннее остальных. Участок схождения всех гребней погружен, но окклюзально заострен. Разделительные выемки сквозные. Пластины не контактировали.

С р а в н е н и е. От других видов отличается размерами и строением гребней пластин, большой величиной их внутренних углов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт и федоровский горизонт; Европейская Россия.

М а т е р и а л. Около 30 зубных пластин из местонахождений Большое Богдо (федоровский горизонт, Астраханская обл.), Клиновец, Наволоки и Шохонка (все — устьмыльский горизонт, Ивановская обл.), Тихвинское (рыбинский горизонт, Ярославская обл.), Березники (устьмыльский горизонт, Костромская обл.); Елшанка (вохминский горизонт), Черная-1 (слудкинский горизонт), Грачевка (слудкинский горизонт), Логачевка (устьмыльский) в Оренбургской обл.; Великая Охта (слудкинский горизонт) в Архангельской обл.

Gnathorhiza lozovskii Minich, 1977

Рис. 2., фиг. 10—13

Gnathorhiza lozovskii: Миних, 1977, с. 31, табл. V, фиг. 7—8; Миних, 1995, рис. 20, о; Крупина, 2004, с. 402.

Г о л о т и п — СГУ, № 104-Б/658, преартикулярная зубная пластина; Костромская обл., Мантуровский р-н, местонахождение Березники; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

Д и а г н о з. Крупные зубные пластины длиной до 17 мм. Преартикулярные пластины имеют 3 заостренных к вершине гребня, первый из которых намного выше остальных. Окклюзальная поверхность двух крайних гребней сильно погружена в зоне их слияния. Птеригонидные пластины с 4 веерообразно расходящимися гребнями. Гребни преартикулярных и небных пластин осложнены 2—5 относительно крупными зубчиками. Выемки между гребнями обеих пластин сквозные. Передний внутренний угол 120°. Пластины не контактировали.

С р а в н е н и е. Отличаются от других видов большими размерами пластин, строением гребней и их погруженностью в зоне слияния в окклюзии, величиной внутреннего угла.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, вохминский и устьмыльский горизонты; Европейская Россия.

М а т е р и а л. Более 60 зубных пластин из местонахождений: Березники (устьмыльский горизонт, Костромская обл.), Шохонка, Клиновец и, возможно, Коростелево и Наволоки (все — устьмыльский горизонт, Ивановская обл.); Куданга (устьмыльский горизонт, Вологодская обл.); Елшанка-1 (вохминский горизонт) и Сухоречка

(вохминский горизонт) в Оренбургской обл. и Тихвинское (рыбинский горизонт, Ярославская обл.).

Gnathorhiza bogdensis Minich, 1977

Рис. 1., фиг. 16—18

Gnathorhiza bogdensis: Миних, 1977, с. 33, табл. V, фиг. 5-611-12; Крупина, 2004, с. 402.

Г о л о т и п — СГУ, № 104-Б/153, преартикулярная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Большое Богдо, костеносная точка «А»; нижний триас, федоровский горизонт, верхи ахтубинской свиты.

Д и а г н о з. Крупные (до 20 мм в длину) массивные зубные пластины округлой формы. Преартикулярные пластины несут три, а птеригонидные — 4 относительно толстых широких гребня. Полный внутренний угол пластин 120—125°. Первый гребень крупнее остальных. Жевательные поверхности составляют до 50% окклюзальной поверхности пластин. Пластины не контактировали.

С р а в н е н и е. От других видов резко отличается массивностью и округлостью гребней пластин, значительными размерами жевательной поверхности.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, устьмыльский и федоровский горизонты; Ивановская и Астраханская области.

М а т е р и а л. Около 20 зубных пластин из местонахождений Большое Богдо (федоровский горизонт, Астраханская обл.) и Шохонка (устьмыльский горизонт, Ивановская обл.).

Gnathorhiza novikovi Minich, sp. nov.

Рис. 2., фиг. 4—9

Н а з в а н и е вида в честь палеонтолога Игоря Витальевича Новикова.

Г о л о т и п — СГУ, 104-Б/3372, птеригонидная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхи юрьевецкой свиты.

О п и с а н и е. Крупные (12—18 мм в длину) удлинённые зубные пластины. Величина полного внутреннего угла значительная: у 3-гребневых преартикулярных пластин — около 150°, у 4-гребневых птеригонидных — колеблется от 157° до 170°. Первый гребень в 2—2,5 раза длиннее остальных. Средние гребни выше крайних и отходят от лингвального гребня на небольшом расстоянии от его контакта с передним гребнем. У небных пластин они расходятся в разных направлениях: второй гребень загибается в сторону переднего, третий — лингвального гребня. В зоне контакта гребней внутренний край прямой либо вогнут. Окклюзальная поверхность гребней заострена и осложнена крупными острыми эмалеподобными зубчиками. Их число колеблется от 3—4 на средних гребнях, до 7 — на крайних. Дистальные зубчики самые крупные. Выемки между гребнями широкие и не доходят до внутреннего края пластин. Пластины не контактировали. На дорсальной поверхности пте-

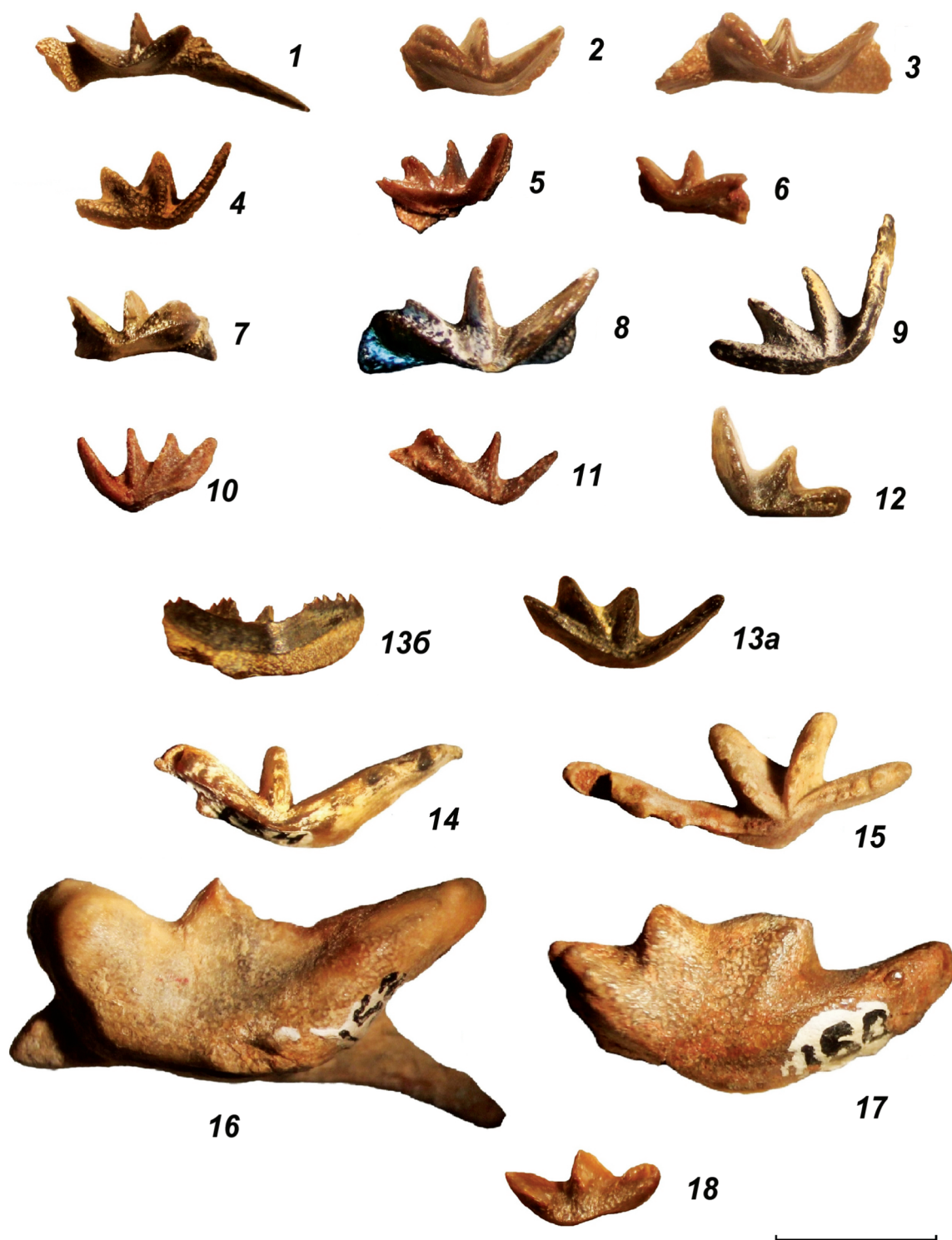


Рис. 1., фиг. 1—9 — *Gnathorhiza beresnikiensis* Minich: 1 — экз. СГУ № 104-Б/3398, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 2 — экз. СГУ № 104-Б/3408, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Кинешемский р-н, местонахождение Коростелево; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 3 — экз. СГУ, № 104-Б/3403, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Кинешемский р-н, местонахождение Наволоки; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 4 — экз. СГУ, № 104-Б/3407, птеригоидная зубная пластина; Ивановская обл., Вичутский р-н, местонахождение Семигорье; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 5 — экз. СГУ, № 104-Б/3405, птеригоидная зубная пластина; Ивановская обл., Кинешемский р-н, местонахождение Наволоки; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 6 — экз. СГУ, № 104-Б/3404, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Кинешемский р-н, местонахождение Наволоки; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 7 — экз. СГУ, № 104-Б/3397, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 8 — голотип СГУ, № 104-Б/696, преартикулярная зубная пластина; Костромская обл., Мантуровский р-н, местонахождение Березники; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита; 9 — паратип СГУ, № 104-Б/622, птеригоидная зубная пластина; Костромская обл., Мантуровский р-н, местонахождение Березники; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита;

фиг. 10—12 — *Gnathorhiza triassica baskunchakensis* Minich: 10 — паратип СГУ, № 104-Б/159, птеригоидная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Бол. Богдо; нижний триас, федоровский горизонт, верхняя часть ахтубинской свиты; 11 — голотип СГУ, № 104-Б/191, преартикулярная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Бол. Богдо; нижний триас, федоровский горизонт, верхняя часть ахтубинской свиты; 12 — экз. СГУ, № 104-Б/3387, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты;

фиг. 13—15 — *Gnathorhiza otschevi* Minich: 13 — экз. СГУ, № 104-Б/3384, птеригоидная зубная пластина; 13a — окклюзально, 13b — лингвально; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 14 — голотип СГУ, № 104-Б/154, преартикулярная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Бол. Богдо; нижний триас, федоровский горизонт, верхняя часть ахтубинской свиты; 15 — паратип СГУ, № 104-Б/215, птеригоидная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Бол. Богдо; нижний триас, федоровский горизонт, верхняя часть ахтубинской свиты;

фиг. 16—18 — *Gnathorhiza bogdensis* Minich: 16 — голотип СГУ, № 104-Б/153, преартикулярная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Бол. Богдо; нижний триас, федоровский горизонт, верхняя часть ахтубинской свиты; 17 — паратип СГУ, № 104-Б/150, птеригоидная зубная пластина; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Бол. Богдо; нижний триас, федоровский горизонт, верхняя часть ахтубинской свиты; 18 — экз. СГУ, № 104-Б/3406, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; длина масштабной линейки 5 мм

ригоидных пластин, в основании второго гребня, присутствует отросток, вертикально направленный к черепным костям. Такие отростки есть у многих видов гнаториз, но при описании не упоминались многими авторами видов. Подобный отросток был описан Е. Олсоном и Е. Дали [15] у *Gnathorhiza noblensis* из нижней перми штата Оклахома США. Эти авторы установили, что посредством этого отростка небные зубные пластины соединялись с отростком исходящим от элемента «С», что обеспечивало им некоторую поддержку и подвижность.

С р а в н е н и е. Зубные пластины нового вида существенно отличаются от зубных пластин известных видов гнаториз по основным биометрическим показателям [2, 6, 16]. К основным из них следует отнести: достаточно крупные размеры зубных пластин, необычно большой передний внутренний угол (достигающий 170°), высокие средние гребни у птеригоидных пластин, очень крупные зубчики на окклюзальной поверхности гребней.

Наиболее близким видом является *Gnathorhiza otschevi*, который также характеризуется значительной величиной тупого внутреннего угла. Однако у нового вида этот угол значительно больше — в среднем на 25°. Еще одна черта, сближающая эти виды, — сильно развитая зазубренность вершин гребней на зубных пластинах. Но зубные пластины у *Gnathorhiza otschevi* более изящные, тонкие, а разделительные выемки между гребнями сквозные,

в отличие от таковых у *Gnathorhiza novikovi*. Другим наиболее близким видом является *Gnathorhiza lozovskii*, обладающий крупными зубными пластинами с гребнями, осложненными очень крупными эмалевидными зубчиками. Основным отличием между ними является размер переднего внутреннего угла, который на 40% больше у нового вида.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, слудкинский и устьмыльский горизонты; Ивановская и Архангельская области.

М а т е р и а л. 10 целых зубных пластин и их фрагменты, а также отдельные гребни из местонахождений Шохонка и Наволоки (все — устьмыльский горизонт, Ивановская обл.) и по одной зубной пластине из местонахождений Великая Охта (слудкинский горизонт, Архангельская обл.).

Подотряд Ceratodontoidei

Семейство Ceratodontidae Gill, 1872

Под Ceratodus Agassiz, 1838

Ceratodus gracilis Vorobyeva, 1968

Рис. 2., фиг. 1—3

Ceratodus donensis: Воробьева, Миних, 1968, с. 84, табл. XIV, фиг. 14—15, 20—23.

Ceratodus donensis gracilis: Воробьева, Миних, 1968, с. 84, табл. XIV, фиг. 14—15, 20—23.

Ceratodus gracilis: Миних, 1977, с. 23—24, табл. III, фиг. 1—2; Крупина, 2004, с. 406, табл. VIII, фиг. 1—4.

Г о л о т и п — ПИН, № 2430/509, преартикулярная зубная пластина; Оренбургская обл.,



Рис. 2., фиг. 1–3 — *Ceratodus gracilis* Vorobyeva: 1 — экз. СГУ, № 104-Б/2464, преартикулярная зубная пластина; Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н, местонахождение Донгуз-1; средний триас, донгузский горизонт, донгузская свита; 2 — экз. СГУ № 104-Б/3390, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 3 — экз. СГУ № 104-Б/3402, фрагмент зубной пластины; Ивановская обл., Кинешемский р-н, местонахождение Наволоки; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты;

фиг. 4–9 — *Gnathorhiza novikovi* sp. nov.: 4 — голотип СГУ, № 104-Б/3372, птеригонидная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 5 — паратип СГУ, № 104-Б/3394, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 6 — экз. СГУ, № 104-Б/3393, птеригонидная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 7 — экз. СГУ № 104-Б/3391, птеригонидная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 8 — экз. СГУ № 104-Б/3401, птеригонидная зубная пластина; Ивановская обл., Кинешемский р-н, местонахождение Наволоки; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 9 — экз. СГУ № 104-Б/2281, преартикулярная зубная пластина: 9a — окклюзально, 9b — лингвально; Архангельская обл., Вилегодский р-н, местонахождение Великая Охта; нижний триас, слудкинский горизонт, вашкинская свита;

фиг. 10–13 — *Gnathorhiza lozovskii* Minich: 10 — паратип СГУ, № 104-Б/661, птеригонидная зубная пластина; Костромская обл., Мантуровский р-н, местонахождение Березники; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита; 11 — голотип СГУ, № 104-Б/658, преартикулярная зубная пластина; Костромская обл., Мантуровский р-н, местонахождение Березники; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита; 12 — экз. СГУ, № 104-Б/3395, преартикулярная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; 13 — экз. СГУ, № 104-Б/3373, птеригонидная зубная пластина; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Шохонка; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты; длина масштабной линейки 5 мм

Соль-Илецкий р-н; средний триас, донгузская свита.

Д и а г н о з. Небольшие (до 10 мм) удлинённо-треугольные зубные пластинки с 4–5 веерообразно расходящимися гребнями. Гребни прямые, острые, на концах слабо зазубренные. Птеригонидные пластины контактировали по средней линии. Передний внутренний угол преартикулярных пластин около 100°, птеригонидных — 70°. Выемки между гребнями широкие, несквозные, доходят до внутреннего края.

С р а в н е н и е. От известных видов отличается величиной зубных пластин, числом и формой гребней, шириной выемок, маленьким передним внутренним углом, наличием контактной площадки у нёбных пластин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас (устьмыльский, федоровский и гамский горизонты) Европейской России, средний триас (донгузский, букобайский и эльтонский горизонты) Евро-

пейской России, Южного Приуралья и Прикаспия.

М а т е р и а л. Более 30 зубных пластин из местонахождений Донгуз-1, Карагачка, Бердянка-2 (все — донгузский горизонт), Кзыл-Сай-2 (федоровский горизонт) и Рассыпная (гамский горизонт) в Оренбургской обл., Шохонка и Наволоки (устьмыльский горизонт, Ивановская обл.), скважина 1 (Южно-Ершовская площадь, интервал 931–934 м, яренский надгоризонт, Саратовская обл.), Эльтонская опорная скважина (интервал 1888–1986 м, эльтонский горизонт, Астраханская обл.).

Статья подготовлена при поддержке РФФИ (грант № 16-05-00711) и Программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН № 30 «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (направление 5 «Экологическая структура биосферы и закономерности протекания кризисов»).

ЛИТЕРАТУРА

1. Блом Г.И. Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Нижнего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. 375 с.
2. Воробьева Э.И., Миних М.Г. Опыт применения биометрии к изучению зубных пластинок цератодонтид // Палеонтол. журнал, 1968. № 2. С. 76–87.
3. Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 46).
4. Крупина Н.И. Подкласс *Dipnoi*. Двоякодышащие // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Бесчелюстные и древние рыбы. Справочник для палеонтологов, биологов и геологов. М.: ГЕОС, 2004. С. 373–409.
5. Лозовский В.Р., Олферьев А.Г., Новиков И.В. и др. Уточненная субрегиональная стратиграфическая схема триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы (Польско-Литовская, Московская и Мезенская синеклизы, Вятско-Камская впадина). М.: ПИН РАН, 2011. 32 с.
6. Миних М.Г. Триасовые двоякодышащие рыбы востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977. 96 с.
7. Миних М.Г. Рыбы // Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья. М.: Наука, 1995. С. 38–56.
8. Миних М.Г., Миних А.В. Зональная схема триаса Европейской России по ихтиофауне // Известия Саратов ун-та. Нов серия. Серия Науки о Земле. 2006. Вып. 1. С. 63–71.
9. Новиков И.В. Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне тетрапод. М.: Наука, 1994. 139 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 261).
10. Новиков И.В., Сенников А.Г. Триасовая герпетофауна Ивановского Поволжья // Мат. научно-практ. конф. «ХII Плесские чтения». Иваново: ИД «Референт», 2010. С. 80–86.
11. Садеков А.Ю., Новиков И.В. 2001. Новые находки раннетриасовых позвоночных в окрестностях г. Плес (Ивановская область). // Бюлл. РМСК по центру и югу Рус. платформы. 2001. Вып. 3. С. 144–146.
12. Строк Н.И., Горбаткина Т.Е. Стратиграфия нижнетриасовых отложений западной и центральной частей Московской синеклизы // Изв. вузов. Геология и разведка. 1974. № 7. С. 26–36.
13. Hartmann-Weinberg A.P., Kusmin T.M. Untertriadische Stegocephalen der Oka-Zna Antiklinale. *Capitosaurus volgensis* nov. sp. // Проблемы палеонтологии. 1936. Т. 1. М.: Изд-во МГУ. С. 35–61.
14. Kusmin T.M. Untertriadische Stegocephalen der Oka-Zna Antiklinale. III. *Volgasaurus kalajevi* gen. et sp. nov // Проблемы палеонтологии. Т. 2–3. М.: Изд-во МГУ. 1937. С. 621–648.
15. Olson E.C., Daly E. Notes on *Gnathorhiza* (Osteichthyes, *Dipnoi*) // J. Paleontology. 1972. V. 46. № 3. P. 371–376.
16. Stromer E., Peyer B. Über rezente und triassische Gebisse von *Ceratodontidae*. Z. Dtsch. Geol. Gesellsch. 1917. Bd. 69. № 1. S. 1–80.