

*На правах рукописи*

**Бакаев Александр Сергеевич**

**РАЗВИТИЕ ФАУНЫ ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ  
СРЕДНЕЙ-ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ  
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

1.6.2 - Палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата геолого-минералогических наук

Москва - 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

**Научный руководитель:**

**Сычевская Евгения Константиновна**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории палеоихтиологии ПИН РАН

**Официальные оппоненты:**

**Наугольных Сергей Владимирович**, доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики отдела стратиграфии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Геологический институт Российской академии наук

**Малышкина Татьяна Петровна**, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник лаборатории стратиграфии и палеонтологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт геологии и геохимии им. академика А.Н. Заварицкого Уральского отделения Российской академии наук

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита состоится 10 ноября 2021 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

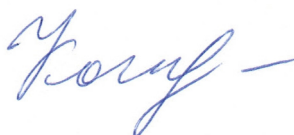
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/5de/6xqjo5fm1lzplj1cjlcksx9iyuygl5xi.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан «            »

2021 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Пермские отложения Европейской части России содержат многочисленные и разнообразные остатки рыб. Их изучение составляет одну из важнейших задач в деле познания эволюции позднепалеозойской биоты в пределах данной части суши. Хотя указанные ихтиофауны ранее уже исследовались достаточно широко, все же основное внимание традиционно уделялось их использованию для нужд стратиграфии. На их основе двумя коллективами авторов были созданы альтернативные и во многом противоречащие друг другу зональные схемы [Есин, Машин, 1996; Миних, Миних, 1999, 2009]. Прояснение причин этих расхождений и разработка более аргументированной схемы, с привлечением новых материалов, – одна из актуальных задач диссертации.

Круг дальнейших важных аспектов исследования включает уточнение систематического состава ископаемых комплексов рыб, а также изучение морфологии и эволюции их доминантных групп. Среди объектов этого анализа надо особо выделить местные эндемичные отряды *Eugynotoidiformes* и *Discordichthyiformes*, родственные связи которых остаются слабо изученными. Для выяснения таксономической принадлежности остатков весьма важным, и ранее не вполне оцененным источником документации, оказалось гистологическое и морфологическое изучение чешуйного покрова рыб.

Анализ преобладающих морфологических адаптаций позволяет впервые 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 с современными им сообществами, существовавшими вне региона исследований. Кроме того, выводы об этапности развития региональной ихтиофауны могут быть сопоставлены с данными о характере смены сопутствующих наземных позвоночных. Все это позволит расширить возможности использования костных пермских рыб Европейской России для межрегиональных стратиграфических корреляций.

**Степень разработанности темы исследования.** Костные рыбы средней-поздней перми Восточно-Европейской платформы (ВЕП) изучаются более 190 лет. Описано значительное число таксонов и внесен большой вклад в оценку систематического положения пермских костных рыб [Кротова, 1904; Хабаков, 1939; Берг, 1940; Есин, Машин, 1996; А. Миних, Миних, 2009], выделены комплексы и на их основе разработаны детальные биостратиграфические шкалы для пермских континентальных отложений ВЕП [Есин, Машин, 1996; Миних, А. Миних, 1999; А. Миних,

Миних, 2018; А. Миних и др., 2020]. Кроме того, предложены методы работы с изолированными чешуями рыб [Есин, 1990], исследованы некоторые аспекты возрастной изменчивости чешуй [Есин, 1995], предложены реконструкции трофики различных компонентов сообществ [Есин, 1997] и тафономии местонахождений [А. Миних и др., 2008] костных рыб.

Однако большинство опубликованных описаний таксонов нуждаются в ревизии, поскольку они обычно слабо иллюстрированы, и в них отсутствуют данные по гистологии и ультраструктуре диагностически важных морфологических элементов.

С другой стороны, остался ряд нерешенных проблем, связанных с составом сообществ, их биостратиграфическим распределением, экологическими особенностями и зоогеографическими связями. Эти вопросы затронуты в предлагаемом исследовании. В нем обобщены как данные предшественников, так и проанализирован новый материал, позволяющий значительно дополнить и уточнить представления о развитии фауны костных рыб в средней-поздней перми Европейской части России. Главные цели исследования суммированы ниже.

#### **Цели и задачи.**

1. Изучение материала по пермским рыбам, особенно по эндемичным отрядам *Discordichthiiformes* и *Eugynotoioidiformes* из коллекций ПИН РАН, СГУ, СПбГУ, ПГНИУ 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 ультраскульптуры 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 поздней 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 ультраскульптуре чешуи и зубов костных рыб. Применение новых методик, ранее почти не использовавшихся для изучения пермских рыб (анализ ультраскульптуры, гистологии чешуй, 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 arefevi*), 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-позднепермской 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 Scenolepiformes;

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 viatkinsis* – *Palaeoniscum kasanense*, *Uranichthys pretoriensis* – *Samarichthys luxus*, *Uranichthys pretoriensis* – *Isadia suchonensis*, *Toyemia tverdochlebovi* – *Varialepis stanislavi*, *Toyemia blumentalis* – *Isadia opokiensis*, *Isadia arefevi* – *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; поздне-северодвинско-вятский – резкое изменение состава фаунистических комплексов костных рыб на границе с предыдущим этапом, переход от супер-комплекса *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 специализаций Euryotoidiformes позволит понять механизм перехода к фитофагии как 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 точному расчленению и может использоваться для геолого-съёмочных работ.

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

1. На основе анализа комплексов костных рыб предложена новая зональная схема для средней-поздней 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 opokienensis*, *Isadia arefevi* – *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 поздне-северодвинско-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 *Toyotia* выведена из состава семейства *Gonatodidae* и определена как наиболее ранний представитель *Scanilepiformes*.

4. *Eugynotoidiformes* – наиболее древние специализированные фи-тофаги среди лучеперых рыб, освоившие к концу перми большинство тро-фических 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.н. М.С. Наумчевой (ПИН РАН), к.г.-м.н. А.В. Миних (СГУ), PhD Й.В. Шнай-дери (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 им. 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. Раки-тову (ПИН РАН) за помощь при съемке материала на СЭМ, к.б.н. Е.В. Ка-

расеву (ПИН РАН) и С. Эбершпрехер (ФГА) за помощь при съемке тонких шлифов на оптическом поляризационном микроскопе, С.П. Нилову (РЦ «Геомодель») за микрофотографирование 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**

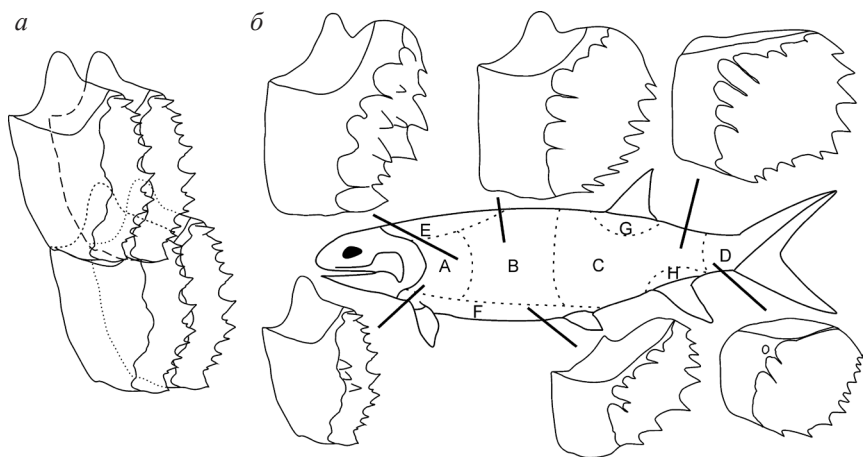
В процессе работы было изучено более 20 тысяч изолированных чешуй и зубов из 65 местонахождений, имеющих возраст от основания казанского до кровли вятского ярусов из средней-верхней перми Европейской части России. Образцы были собраны лично автором или переданы для изучения В.К. Голубевым, М.С. Наумчевой, В.В. Булановым, А.Г. Сениковым, 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. Помимо оригинальных материалов изучались типовые коллекции рыб из 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 А.В. Хабакова), Санкт-Петербургском горном университете (сборы Э. Эйхвальда), а также музеев в городах Гаале, Фрайберг (ФРГ).

### **1.2. Методика работы**

Электронные микрофотографии чешуй и зубов 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), а также во Фрайбергской Горной Академии (Германия) на микроскопе Jeol JSM-6400 (напыление углеродом). Снимки скелетов рыб были сделаны на фотоаппарате Canon EOS 650D с макрообъективом Canon EF 100mm f/2.8 Macro USM. Использовался брекетинг фокусировки, проводившийся с помощью программ Helicon Remote 3.2.7, после чего произведен стекнинг 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). Материал был отснят в кабинете приборной аналитики ПИН РАН с помощью бинокюляра Leica MZ16 с фотонасадкой. В данном





**Рис. 1.** Строение чешуйного покрова базальных актиноптеригий на примере *Burguklia minichorum* Bakaev et Kogan: *a* – схема сочленения и расположения чешуй из передней части тела; *б* – распространение морфологических типов чешуй на теле рыбы, по [Есин, 1990].

случае также были произведены брекетинг снимков в Helicon Remote 3.2.7 и стекнинг в Helicon Focus 7.6.1 Pro+Portable. Для изучения трехмерного строения васкулярной системы применялась микротомография. 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]. В качестве сред использовались термопластики “Crystalbond 509” и Glass Fil (Print Product). Преимуществами последнего является очень низкая токсичность, быстрота получения микрошлифов и большая их детализация.

При изучении топологической изменчивости чешуи (описание чешуйного покрова см. ниже) была использована методика (рис. 1), впервые предложенная Д.И. Есиным [1990].

Морфология чешуй 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 Мэрса [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**

Весь период изучения пермских лучеперых рыб, насчитывающий более 190 лет, разделен на три больших этапа.

### **2.1. Первый этап (первичное накопление данных)**

Начался с работ Г.И. Фишера фон Вальдгейма [Fischer von Waldheim, 1829] и продолжился работами Э. Эйхвальда, Р.И. Мурчисона, А.В. Нечаева, И.Р. Лисенко. Происходит накопление первых знаний, собираются первые коллекции, в основном связанные с находками в медистых песчаниках Приуралья.

### **2.2. Второй этап (обобщение данных)**

Начинается с работы Б.П. Кротова [1904] и продолжается работами А.В. Хабакова и Л.С. Берга. Происходит первое обобщение ранее накопленных знаний.

### **2.3. Современный этап**

Начался с работ М.Г. и А.В. Миних в 70-х годах XX века в связи с расширением геолого-съёмочных работ. Продолжается работами Д.Н. Есина, Д.И. Янкевича, А.А. Савельева, С.О. Андрушкевича, В.Л. Машина.

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

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

Кратко описываются все типы чешуй палеозойских костных рыб с упором на ганоидные чешуи, представленные тремя типами: палеонискоидными, лепизостеоидными и полиптероидными. Также характеризуются ткани, из которых состоят чешуи, обосновывается принимаемая терминология, описывается строение васкулярной системы.

### **3.2. Морфология и гистология зубов палеозойских костных рыб**

Кратко описываются различные типы зубов палеозойских костных рыб.

## **Глава 4. МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА**

### **4.1. Принимаемая система костных рыб**

Систематику уровня отрядов и семейств мы принимаем по работам Казанцевой-Селезневой, 1981 и А. Миних, Миних, 2009, с существенными изменениями, учитывающими новые данные, полученные автором.

## 4.2. Систематическая часть

В разделе приводятся систематические описания 35 видов базальных костных и лучеперых рыб, характерных для средней-поздней перми исследуемого региона. Описан один новый вид (*Burguklia minichorum*) и морфотипы зубов (для *Isadia opokiensis*) и чешуи (для *Isadia arefjevi*).

# Глава 5. НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО СИСТЕМАТИКЕ И МОРФОЛОГИИ КОСТНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ И ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

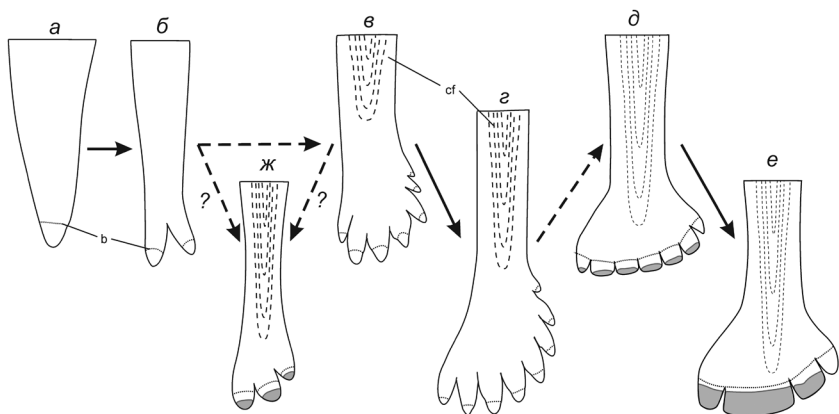
## 5.1. Данные по систематике

Обосновываются внесенные в систематику костных рыб изменения.

*Discordichthyiformes* исключены из состава *Actinopterygii* и отнесены к базальным *Osteichthyes*. *Toyemia* и *Uranichthys* исключены из состава *Gonatotidae*. *Toyemia* определена как наиболее ранний представитель *Scanilepiformes*. *Uranichthys* мы причисляем к сем. *Palaeoniscidae*. *Strelnia* и *Sludalepis* исключены из состава семейства *Eigiliidae*. Оба рода предположительно относятся к *Acrolepididae*. *Samarichthys* исключен из состава сем. *Karaunguridae*. Систематическое положение рода в настоящее время остается неясным. Сем. *Voreolepididae* исключено из отр. *Cheirolepiformes* и включено в отр. *Elonichthyiformes*. Выделение сем. *Acropholidae* в составе отр. *Cheirolepiformes* признано нецелесообразным, а составляющие его роды *Acropholis* и *Kazanichthys* возвращены в состав сем. *Acrolepididae* (именно к этому семейству два рода были отнесены при первом описании [Aldinger, 1937; Есин, 1995]). Само сем. *Acrolepididae* отнесено к отр. *Elonichthyiformes*. *Eugynotoidiformes* отнесены к эволюционному уровню *Subholostei*.

## 5.2. Зубная система *Eugynotoidiformes*

На основании изучения большого количества изолированных зубов и фрагментов челюстей, а также немногочисленных целых скелетов реконструировано строение зубной системы *Eugynotoidiformes*, выявлены ключевые адаптации, позволившие им освоить фитофагию. Маргинальные зубы этих рыб поликуспидные, расположены в один ряд и имеют латеральное плевродонтное крепление. Они сменялись, по всей видимости, одновременно, что позволяло избежать «пробелов» в зубном ряду. Возможно, это унилатеральная замена зубов всей челюсти, сходная с моделью современных харациформных рыб (в том числе пираний и паку [Trapani et al., 2005]).



**Рис. 2.** 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 (объяснены в тексте). Обозначения: *b* – наружная граница акродинового колпачка и ганоина (маркирована пунктиром); *cf* – контрфорс.

### 5.3. Специализация различных морфотипов зубов *Eurynotoidiformes* и их современные аналоги

Показано, что *Eurynotoidiformes* – наиболее древние фитофаги среди лучеперых рыб, уже в средней перми освоившие почти все типы питания, характерные для современных рыб-фитофагов (общипывание фрагментов водных растений, срезание нитчатых водорослей, соскабливание эпибентоса). Также построена предполагаемая схема морфогенеза зубов различных морфологических типов эвринотоидиформов (рис. 2).

### 5.4. Замечания по номенклатуре таксонов

Согласно кодексу зоологической номенклатуры уточнено время публикации описаний 15 видов рыб.

## **ГЛАВА 6. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОСТНЫХ РЫБ И ЗОНАЛЬНОЕ РАСЧЛЕНЕНИЕ СРЕДНЕЙ-ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

Описаны предлагавшиеся ранее схемы зонального расчленения средней-верхней перми по костным рыбам, а также противоречия, имеющиеся в трех альтернативных вариантах зонального расчленения, существующих на данный момент [Есин, Машин, 1996; А. Миних, Миних, 2018; А. Миних и др., 2020]. Показано, что описания зональных подразделений в этих работах соответствуют не всем требованиям стратиграфического кодекса [Стратиграфический..., 2006]. Подготовлены таблицы распределения костных рыб по ярусам средней и верхней перми.

### **6.1. Казанский ярус**

Проанализировано распространение таксонов рыб в разрезах казанского яруса Европейской части России. 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. На основании анализируемого материала выделены фаунистические комплексы.

### **6.2. Уржумский ярус**

Сделано то же, что и для казанского яруса.

### **6.3. Северодвинский ярус**

Сделано то же, что и для казанского яруса. Проанализировано распространение остатков рыб в наиболее важных (в том числе – стратотипических) разрезах (рис. 3).

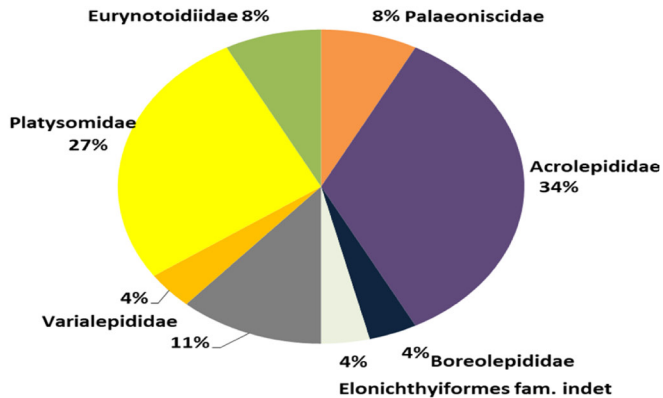
### **6.4. Вятский ярус**

Сделано то же, что и для казанского яруса.

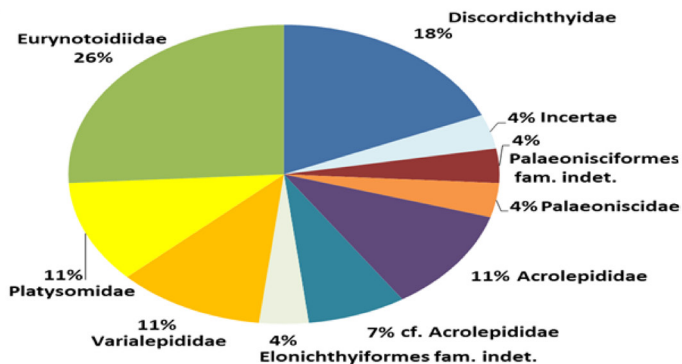
### **6.5. Новая биостратиграфическая шкала среднепермского (биармийского) и верхнепермского (татарского) отделов по рыбам**

На основании всех доступных данных создана новая зональная шкала. Формировались комплексы, отражающие разные уровни эволюции сообществ, а затем по ним выделялись зональные подразделения. Зоны характеризуются определенными зональными комплексами, что отражает этапы развития сообществ. 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.

### Казанский этап



### Уржумско-раннесеверодвинский этап



### Позднесеверодвинско-вятский этап

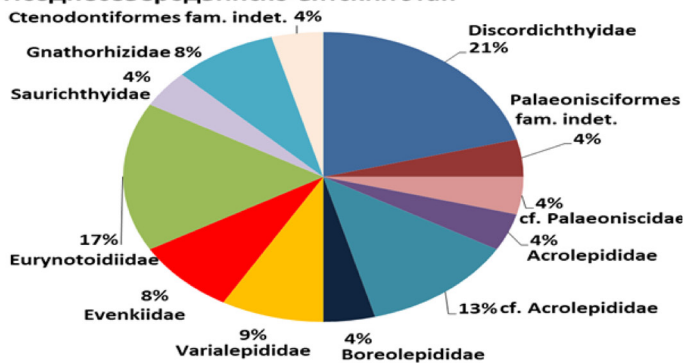


Рис. 3. Количественные соотношения семейств (в %) в ихтиофаунах средней-поздней перми Европейской части России.

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 arefevi* – *Toyemia blumentalis*, отличающиеся от ранее предложенных зон как объемом, так и индекс-таксонами (табл. 1).

## **Глава 7. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКИХ ФАУН КОСТНЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ-ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ**

### **7.1. Климат пермского периода**

Климат перми характеризовался нарастающей со временем засушливостью и хорошо развитой стратификацией климатических поясов.

### **7.2. Палеобиогеографические области**

Существуют альтернативные варианты выделения палеобиогеографических провинций – по растительности и по фаунам костных рыб. В последнем случае большая часть Европейской части России включена в Бореальную область [Romano et al., 2016].

### **7.3. Палеогеография средней-верхней перми Европейской части России и среда обитания рыб**

В казанское время значительная часть ВЕП была затоплена Казанским морем, сообщавшимся с северным Бореальным океаном. Между морем и Палеоуральскими горами располагалась озерно-речная равнина с неустойчивым гидрорежимом и периодическим затоплением значительных территорий. В начале уржумского времени гидрорежим ВЕП меняется, и озерно-речная равнина охватывает всю территорию бассейна седиментации (Предуральского прогиба и Московской синеклизы).

### **7.4. Эволюция фауны костных рыб Европейской части России в средней-верхней перми**

В настоящее время фауна костных рыб средней-поздней перми региона содержит 58 описанных видов, принадлежащих 34 родам, 12 семействам и 9 отрядам (по [Есин, 1995, А. Миних, Миних, 2009], с дополнениями автора).

Она подразделяется на два суперкомплекса – *Platysomus* и *Toyemia* (табл. 1), которые следует разделить на три этапа. Первому суперкомплексу соответствуют казанский (охарактеризован алнашским фаунистическим комплексом) и уржумско-раннесевеодвинский этапы (охарактеризован монастырским фаунистическим комплексом). Второму суперкомплексу соответствует позднесевеодвинско-вятский этап (охарактеризован

**Таблица 1.** Новая зональная шкала и распределение таксонов костных рыб в средне- и верхнепермских отложениях Европейской части России.

Ярус	Кавказский		Уральский		Северодвинский		Вятский	
	Нижний	Верхний	Уральский	Верхний	Нижний	Верхний	Нижний	Верхний
Ярус	Нижний	Верхний	Уральский	Верхний	Нижний	Верхний	Нижний	Верхний
Горизонт	Казанский		Платомиус		Суронский		Былковский/Нефедовский/Ахуловский	
Семейство	Алматский		Монастырский		Стрельский		Мутовинский	
Подсемейство	Шиловошироковский		Монастырский		Стрельский		Мутовинский	
Род	Kazanchichthys goyubermensis - Palaeoniscum kasense		Uranichthys pretoriensis - Samarichthys laxus		Uranichthys pretoriensis - Isadlia sutchowensis		Toxemia blumentalis - Isadlia orobkensis - Toxemia blumentalis	
<i>Discordichthys spinifer</i> (Geryonichthys sp.)								
<i>Mammlichthys ignotus</i>								
<i>Miovinia stella</i>								
<i>Geryonichthys longus</i>								
<i>Geryonichthys burehardi</i>								
<i>Miovinia samikovi</i>								
<i>Burgaklia minichorum</i>								
<i>Suchonichthys molini</i>								
<i>Platichonichthys garodakensis</i>								
<i>Palaeoniscum Erzenense</i>								
<i>Palaeoniscum cf. frischeni</i>								
<i>Uranichthys pretoriensis</i>								
<i>Acrolepis</i> sp.								
" <i>Acrolepis</i> " <i>macroderma</i>								
<i>Palaeostegia rhombifera</i>								
<i>Kasaniella chipkavensis</i>								
<i>Acropholis kamensis</i>								
<i>Acropholis stansaei</i>								
<i>Acropholis cf. stansaei</i>								
<i>Kasanchichthys golyshermensis</i>								
<i>Kazanchichthys viatkensis</i>								
<i>Kazanchichthys uradensis</i>								
<i>Nadeyichthys</i> sp.								
<i>Nadeyichthys inae</i>								
<i>Strebhia</i> sp.								
<i>Strebhia insolita</i>								
<i>Strebhia certa</i>								
<i>Shvidlepis spinosa</i>								

Условные обозначения: A? – (?) Acrolepididae, Bor – Boreolepididae, C – Ceratodontiformes, Ct – Stenodontiformes, Evenk – Evenkiidae, El – Elonichthyidae, Gnat – Gnathorhizidae,





стрельненским и мутовинским фаунистическими комплексами) (табл. 1). На протяжении указанного времени менялись гидрография, экология и характер восточноевропейских бассейнов. Соответственно менялся и состав населявших их рыбных сообществ (рис. 3).

### **7.5. Биогеографические связи фауны костных рыб средней и верхней перми Европейской части России**

Фауна костных рыб Европейской части России в казанское время имела тесные биогеографические связи с морскими фаунами бореального океана и, через него, с фаунами Центральной и Западной Европы и западного побережья Северной Америки. В уржумское время основным путем миграции становятся пресные водоемы, а фауна Европейской части России пополнялась 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.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В итоге проведенных исследований были получены следующие 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 ультраскульптуре 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 arefevi*), 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-позднепермской ихтиофауны костных рыб включает 58 описанных видов, принадлежащих 34 родам, 12 семействам и 9 отрядам.

2. *Discordichthiiformes* – 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 чешуи 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 изучения большого количества изолированных зубов и фрагментов челюстей, а также немногочисленных целых скелетов реконструировано строение зубной системы Eurynotoidiformes, выявлены ключевые адаптации, позволившие им освоить фитофагию, а также построена предполагаемая схема морфогенеза зубов различных морфологических типов.

5. 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 arefjevi* – *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.

6. 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 морской к пресноводной фауне рыб; позднесеверодвинско-вятский – резкое изменение состава фаунистических комплексов костных рыб на границе с предыдущим этапом, переход от суперкомплексов *Platysomus* к *Toyemia*.

7. 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 пополнялась пресноводными рыбами из Сибири. Путь их расселения мог пролегать через Печерский бассейн. В позднесеверодвинское время при переходе от платисомусового этапа развития

ихтиофауны к тойемиевому произошла коренная перестройка ихтиофауны (переход суперкомплекса *Platysomus* к суперкомплексу *Toxemia*): эндемизм ее значительно возрос, ранее функционировавшие пути миграции были утрачены, и в Европейской части России сложилась уникальная эндемичная фауна рыб.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 25.00.02

1. **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. <https://doi.org/10.1007/s12542-019-00487-6> (Импакт-фактор Scopus – 1.69)

2. **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. <https://doi.org/10.4202/app.00620.2019> (Импакт-фактор Scopus – 1.63)

3. **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. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2020/0907> (Импакт-фактор Scopus – 0.99)

4. **Бакаев А.С.** Новый морфотип зубов рыб отряда **Eurynotoiiformes** (Actinopterygii) из **верхнепермских отложений Европейской России** // Палеонтол. журн. 2020. Т. 54. № 2. С. 78–86. <https://doi.org/10.31857/S0031031X20020038> (Импакт-фактор Scopus – 0.61)

5. **Бакаев А.С., Буланов В.В.** Морфология чешуйчатого покрова и стратиграфическое распространение *Isadia arefievi* A. Minich (Actinopterygii, Eurynotoiiformes) // Палеонтол. журн. 2021. № 2, с. 88–98. <https://doi.org/10.31857/S0031031X21020021> (Импакт-фактор Scopus – 0.61)

### Иные публикации

Статьи в сборнике статей, индексируемом WoS

6. **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: Nurgaliev D. (ed.) // Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate

and Resources. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017. Kazan, Russian Federation, 19–23 September 2017. Bologna: Filodiritto Publisher, 2018. P. 188–196.

7. *Silantiev V., Arefiev M., Mouraviev F., Bulanov V., Ivanov A., Urazova M., Bakaev A., Zharinova V.* The Parastratotype of the Urzhumian Stage in the Vyatka-Kazan Region, East-European Platform Volga / In: Nurgaliev D. (ed.) // *Advances in Devonian, Carboniferous and Permian Research: Stratigraphy, Environments, Climate and Resources*. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting, 2017. Kazan, Russian Federation, 19–23 September 2017. Bologna: Filodiritto Publisher, 2018. P. 206–215.

#### Тезисы докладов

8. *Бакаев А.С.* Гистология чешуй пермских лучеперых рыб Европейской России // Палеострат-2018. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонт. МОИП и Моск. отд. Палеонт. общ. при РАН. Москва, 29–31 января 2018 г. Тез. докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: Изд-во ПИН РАН, 2018а. С. 12–13.

9. *Голубев В.К., Бакаев А.С., Наумчева М.А.* Новые данные о возрасте пермских отложений разреза Котельнич (Кировская область) // Палеострат-2018. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонт. МОИП и Моск. отд. Палеонт. общ. при РАН. Москва, 29–31 января 2018 г. Тез. докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: Изд-во ПИН РАН, 2018. С. 23–24.

10. *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.

11. *Бакаев А.С.* Новый морфотип зубов пермских рыб отряда *Eurynotoidiformes* // Палеострат-2019. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонт. МОИП и Моск. отд. Палеонт. общ. при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. Тез. докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: Изд-во ПИН РАН, 2019а. С. 11–12.

12. *Бакаев А.С.* Особенности гистологического строения чешуй некоторых пермских и триасовых лучеперых рыб Европейской России // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Мат-лы LXV сессии Палеон. общ. при РАН. Санкт-Петербург, 1–5 апреля 2019 г. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2019б. С. 205–206.

13. *Бакаев А.С.* Систематика и эволюция отряда *Eurynotoidiformes* M. Minich et A. Minich, 1990 (*Pisces, Actinopterygii*) // Проблемы палеоэкологии и исторической геологии. Всерос. науч. конф., посвященная памяти проф. В.Г. Очева. Москва–Саратов, 29–30 мая, 11–13 июня 2018 г. Тез. докл. / Ред. И.В. Новиков, А.В. Иванов. Москва – Саратов: ООО «Кузница рекламы», 2018б. С. 8–10.

14. **Бакаев А.С., Голубев В.К., Буланов В.В., Морев В.П., Морова А.А.** Фауна позвоночных местонахождения Аксаково (средняя пермь, Самарская область) // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Мат-лы LXIII сессии Палеон. общ. при РАН. Санкт-Петербург, 2–6 апреля 2018 г. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2018. С. 173–175.

15. **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. Годичное собр. (науч. конф.) секции палеонт. МОИП и Моск. отд. Палеонт. общ. при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. Тез. докл. / Ред. А.С. Алексеев. М.: Изд-во ПИН РАН, 2019. С. 21–22.

16. **Bakaev A.S.** Changes in Middle and Late Permian ray-finned fish faunas of European Russia – causes, significance, global correlation / In: D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev (eds) // Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting – 2017 and Fourth All-Russian Conference “Upper Palaeozoic of Russia”. Upper Palaeozoic Earth systems: high-precision biostratigraphy, geochronology and petroleum resources. Abstract volume. Kazan, September, 19–23, 2017. Kazan: Kazan University Press, 2017. P. 17–18.

17. **Bakaev A.S.** New data on teeth of fish of the order Eurynotoidiformes (Pisces, Actinopterygii) from the Upper Permian of European Russia // In: D.K. Nurgaliev, V.V. Silantiev (eds) // Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting – 2019 and Fourth All-Russian Conference “Upper Palaeozoic of Russia”. Upper Palaeozoic Earth systems: high-precision biostratigraphy, geochronology and petroleum resources. Abstract volume. Kazan, September, 24–28, 2019. Kazan: Kazan University Press, 2019. P. 51–52.

18. **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.

19. **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.

Подписано в печать 20 августа 2021 г. Формат 60x84/16  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная, 123