

УДК 564.53:551.762

К РЕВИЗИИ ПЕРМСКИХ ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ ИЗ КАЗАНКОВО-МАРКИНСКОЙ СВИТЫ КУЗБАССА

© 2023 г. А. С. Бакаев^{a, b, c, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, 420008 Россия

^cУдмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия

*e-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru

Поступила в редакцию 29.10.2022 г.

После доработки 29.11.2022 г.

Принята к публикации 29.11.2022 г.

Ревизован систематический состав пермских лучеперых рыб из пресноводных отложений казанково-маркинской свиты (средняя пермь, казанский ярус) Кузбасса. Первоначально все таксоны были установлены по изолированным чешуям. *Eurynotoides* (“*Heterolepis*”) *multa* Sergienko является первым представителем отряда *Eurynotoidiformes*, обнаруженным за пределами европейской части России. Чешуи *Mitinolepis costulata* Sergienko (ныне *Usolia* sp.), *Marmoratolepis obruchevi* Sergienko (ныне cf. *Sludalepis* sp.), *Heterolepis tomiensis* Sergienko (ныне *Elonichthidae* gen. indet.), *Tenuislepis unica* Sergienko (ныне *Eurynotoididae* gen. indet.) и *Nitidalepis trisecta* Sergienko (ныне *Acrolepididae* gen. indet.) слишком плохо сохранились; имеющиеся на них признаки недостаточны для выделения новых таксонов, и они могут быть определены только до уровня семейства или рода. Полученные данные подтверждают существование неморских путей миграции между Сибирью и европейской частью России в средней перми.

Ключевые слова: Actinopterygii, чешуя, пермь, Сибирь, стратиграфия

DOI: 10.31857/S0031031X23030042, **EDN:** QBCNJR

ВВЕДЕНИЕ

Из пермских отложений Сибири описаны лишь немногочисленные остатки лучеперых рыб (Берг и др., 1964). В 1974 г. на основе сборов, хранившихся в Сибирском научно-исследовательском ин-те геологии, геофизики и минерального сырья (СНИИГГиМС), А.А. Сергиенко (1974) описала шесть видов актиноптеригий: *Mitinolepis costulata* Sergienko, *Heterolepis multa* Sergienko, *Heterolepis tomiensis* Sergienko, *Tenuislepis unica* Sergienko, *Marmoratolepis obruchevi* Sergienko и *Nitidalepis trisecta* Sergienko из среднепермских пресноводных отложений Кузбасса (казанково-маркинская свита). Ранее среднепермские фауны костных рыб Сибири не были достоверно известны.

Этот материал был передан Д.Н. Есину в МГУ, а позднее — в Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). До недавнего времени коллекция не подвергалась ревизии, и хранилась под номерами СНИИГГиМС.

По сравнению с европейской частью России, остатки рыб в перми Кузбасса встречаются очень редко. Хотя описанный Сергиенко (1974) материал разрознен и немногочислен, его ревизия важна для сравнения фаунистических комплексов этих

двух регионов и установления палеобиогеографических связей между ними.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал, представленный изолированными чешуями хорошей и удовлетворительной сохранности, происходит из двух скважин (Чусовитино и Кыргай) и из опорного разреза ильинской подсерии у дер. Митино (рис. 1). Казанково-маркинская свита принадлежит к ильинской подсерии кольчугинской серии и традиционно относится к казанскому ярусу Общей стратиграфической шкалы (Яркова, Шестакова, 2015). Свита сложена чередующимися песчаниками, алевролитами, аргиллитами и маломощными пластами угля, накопившимися в пресноводных условиях.

Остатки “*Marmoratolepis obruchevi*”, “*Tenuislepis unica*”, “*Heterolepis tomiensis*”, “*Nitidalepis trisecta*” были обнаружены на левом берегу р. Томь (Сергиенко, 1974) в стратотипе казанково-маркинской свиты у дер. Митино (Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н) на трех уровнях (слои 131, 136, 157), которые именуются в дальнейшем местонахождениями Митино 1, 2 и 3, соответственно. Голотип “*Heterolepis multa*” найден в скв. 11320, расположенной у дер. Чусовитино

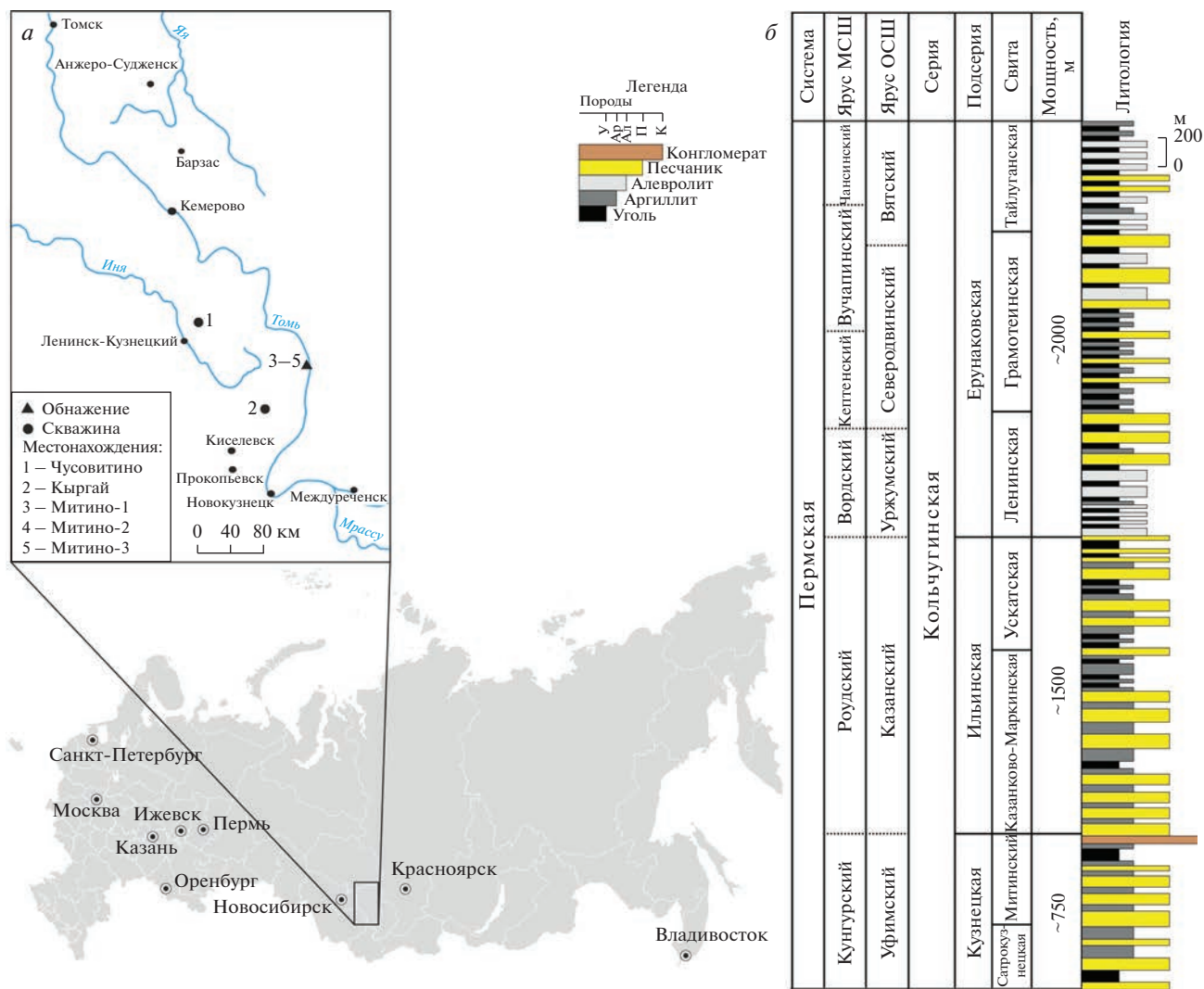


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое распространения описываемых рыб: а – карта России с районом исследования; б – сводный разрез кольчугинской серии Кузбасса. Сокращения: МСШ – международная стратиграфическая шкала; ОСШ – общая стратиграфическая шкала.

(Кемеровская обл., Ленинск-Кузнецкий р-н), на глубине 1000 м, в 13 м выше угольного пласта 14. “*Mitinolepis costulata*” происходит из скважины, находившейся у дер. Кыргай (Кемеровская обл., Прокопьевский р-н), с глубины 469.5 м, в 22 м ниже угольного пласта Кыргайский 1. Во всех случаях вмещающая порода представлена темно-серым, мощным алевролитом. При осмотре этой коллекции не удалось обнаружить некоторые оригинальные экземпляры “*Mitinolepis costulata*” (СНИИГГиМС, № 605/6), “*Marmoratolepis obruchevi*” (СНИИГГиМС, № 619/8) и “*Tenuisolepis unica*” (СНИИГГиМС, №№ 619/2, 619/4, 622/18; в т.ч. оба фрагмента скелета).

Для описания топологической изменчивости чешуй использована методика Есина (1990): все тело рыбы делится на несколько зон (Есин, 1990, рис. 2), каждой из которых соответствует определенный морфологический тип чешуи, отличаю-

щийся от остальных по характерным признакам. Для диагностики видов пригодны только чешуи участков А и В. Несмотря на отсутствие выборки, изученные чешуи отнесены к различным участкам чешуйного покрова на основании сравнения с близкими таксонами. Образцы сняты в кабинете приборной аналитики ПИН РАН на микроскопах TESCAN VEGA-II XMU и TESCAN VEGA-III XMU.

НАД К Л А С С OSTEICHTHYES

К Л А С С ACTINOPTERYGII

О Т Р Я Д EURYNOTOIDIFORMES

СЕМЕЙСТВО EURYNOTOIDIDAE MINIKH ET MINIKH, 1990

Род *Eurynotoides* Berg, 1940

З а м е ч а н и я. Сергиенко (1974) описала новый род рыб *Heterolepis* Sergienko, 1974 с типовым

видом *H. multa* Sergienko, 1974. Однако это родовое название преокупировано, будучи впервые предложенным для современной змеи *Heterolepis capensis* Smith, 1847, по современным данным именуемой *Gonionotophis capensis* (Smith, 1847) (Chippaux, Jackson, 2019). Таким образом, *Heterolepis* Sergienko, 1974 является младшим омонимом *Heterolepis* Smith, 1847. Согласно ст. 60 МКЗН, для рода требуется замена названия (Международный..., 2004). Первоначально “*Heterolepis*” *multa* был отнесен к семейству *Palaeoniscidae* (Сергиенко, 1974), однако комплекс признаков чешуй, несомненно, указывает на его принадлежность к семейству *Eurynotoiidae* отряда *Eurynotoiiformes* (рис. 2). Морфологически чешуи “*Heterolepis*” укладываются в рамки изменчивости видов рода *Eurynotoides* Berg, 1940, описанного из разновозрастных казанских отложений (Есин, 1990). Поэтому *Heterolepis* Sergienko, 1974 признается здесь в качестве младшего синонима *Eurynotoides* Berg, 1940.

***Eurynotoides multa* (Sergienko, 1974)**

Табл. XVIII, фиг. 1–4 (см. вклейку)

Heterolepis multa: Сергиенко, 1974, с. 64, табл. 1, фиг. 11.

Голотип – ПИН, № 5797/1 [ранее – СНИИГГиМС, обр. 627/11 (Сергиенко, 1974)], чешуя участка В (здесь и далее обозначения участков даны по: Есин, 1990); Кемеровская обл., Ленинск-Кузнецкий р-н, местонахождение Чусовитино; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, кольчугинская серия, ильинская подсерия, казанково-маркинская свита.

Описание (рис. 2, а). Передний и задний края чешуи участка В прямые. Нижний край выпуклый, верхний вогнутый. Антеродорсальный угол прямой, с заостренным концом, значительно ниже сочленовного шипа. Антеровентральный угол скошен, переход к переднему краю резкий. Постеровентральный угол не резко скошен, закруглен, переход к заднему краю плавный. Постеродорсальный угол тупой, несколько приподнят. Сочленовный шип и ямка сильно развитые, высокие, расположены в середине длины чешуи. Погруженное поле широкое, занимает 1/3 длины чешуи. Передний край свободного поля неровный. Свободное поле слабо скульптировано. Языковидные выступы расположены не на одной линии, имеют окончания округлой формы, некоторые несут слабовыраженные гребешки второго порядка. Гребни скульптуры плоские. Борозды, разделяющие гребни, очень узкие и короткие (доходят не далее конца первой трети свободного поля), направлены с различным наклоном относительно поперечной оси чешуи. Вдоль переднего края гребни иногда образуют “полуострова”, соединенные перемычками с остальной частью свободного поля. Борозды рассекают не только передний край, но и основной массив ганоина; не-

которые имеют сложную форму (серповидные, трехлучевые). Задняя часть свободного поля несет несколько вертикальных рядов зубчатых узоров. Эти узоры почти повторяют собой контур зазубренных заднего и нижнего краев. Задний край несет многочисленные (около 15 у голотипа) короткие зубцы неравного размера (серратные). Несколько зубцов также расположены на задней, скошенной и закругленной части нижнего края.

Ультраскульптура. Свободное поле голотипа *E. multa* покрыто микротуберкулами (менее 10 мкм в диаметре) (табл. XVIII, фиг. 2–4). В уплощенной центральной части свободного поля микротуберкулы имеют округлую форму (табл. XVIII, фиг. 4), но вдоль переднего края языковидных выступов они более вытянутые (табл. XVIII, фиг. 2, 3). Таким образом, бугорки более вытянуты на менее ровной поверхности.

Сравнение. *E. multa* отличается от других известных видов *Eurynotoides*, *E. nanus* (Eichwald, 1861) и *E. costatus* (Eichwald, 1861), наличием “полуостровов” ганоина вдоль переднего края свободного поля, а также наличием зубцов не только на заднем, но и на нижнем крае (на скошенной задней части) чешуи.

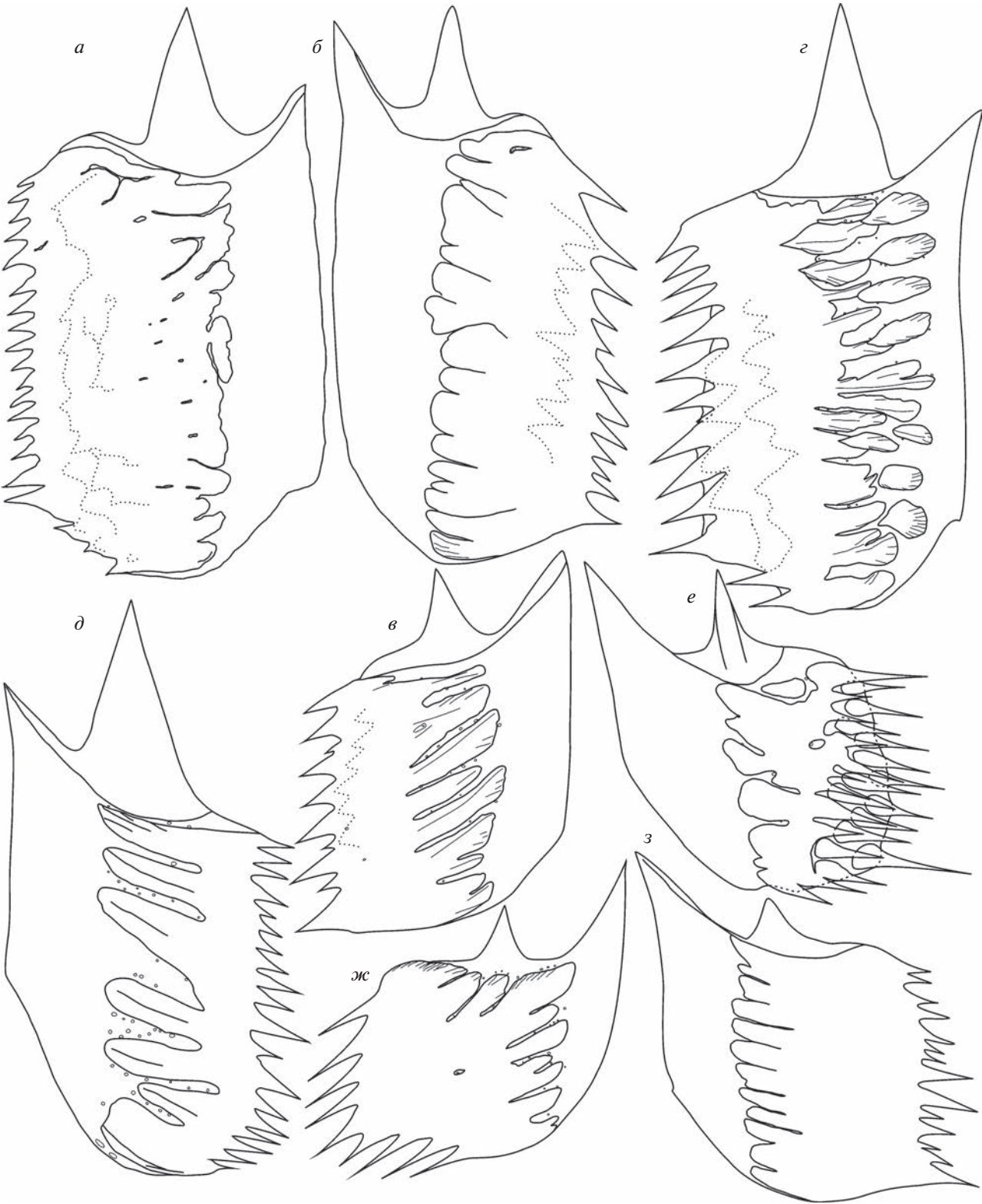
З а м е ч а н и я. Тип ультраскульптуры ганоина *E. multa* характерен для базальных лучеперых рыб (Märss, 2006; Schultze, 2016; Bakaev, Kogan, 2020). Микротуберкулы соответствуют центрам клеток внутреннего слоя эпидермиса (амелобластам), расстояние между которыми составляет 10 мкм (пропорционально размеру клеток; Märss, 2006).

М а т е р и а л. Голотип.

Систематическое положение чешуй, описанных Сергиенко (1974) из казанково-маркинской свиты Кемеровской обл. как *Tenuislepis unica*, *Mitinolepis costulata*, *Marmoratolepis obrucheви*, *Heterolepis tomiensis* и *Nitidalepis trisecta*, пересмотрено.

Отпечаток чешуи ювенильной особи, экз. ПИН, № 5797/4 (ранее – СНИИГГиМС, обр. 622/6) (табл. XVIII, фиг. 7), описан из местонахождения Митино 1 в качестве голотипа *Tenuislepis unica* (Сергиенко, 1974, с. 67, табл. 1, фиг. 6), однако доступных признаков недостаточно для выделения особого рода и вида.

Чешуя маленькая (около 0.5 мм), почти квадратной формы, но с закругленными углами (рис. 3, д). Антеродорсальный угол чешуи почти прямой, немного заострен. Сочленовный шип низкий, с широким основанием, выше антеродорсального угла. Погруженное поле широкое, занимает примерно 1/2 длины чешуи. Языковидные выступы очень широкие, округлые, расположены не на одной линии, берут начало не только от переднего, но и от верхнего края свободного



поля и несут выраженные гребешки второго порядка. Разделяющие гребни борозды короткие и тонкие, в основном направлены горизонтально или с небольшим наклоном вниз. Гребни скульптуры плоские, малочисленные, каплевидной формы (широкие в передней части и сужающиеся кзади), частично перекрывают друг друга, не сливаются в единую плоскую поверхность, остаются ограничены заостренными ребрами и оканчиваются заостренными зубчиками. Некоторые гребни доходят до заднего края, где образуют немногочисленные короткие зубчики различного размера (сerrated).

Доступные морфологические признаки не отличаются от таковых ювенильных чешуй других эвринотоидов (рис. 3, *е*), в том числе и *Eurynotooides costatus* (Eichwald, 1861), онтогенез которого подробно описан Есиным (Esin, 1995). Вероятно, чешуя принадлежит *E. multa*, но для окончательного заключения о синонимии необходима репрезентативная выборка чешуй.

Отпечаток чешуи участка В, экз. ПИН, № 5797/2 (ранее — СНИИГГиМС, обр. 627/54) (табл. XVIII, фиг. 5), описан из местонахождения Кыргай в качестве голотипа *Mitinolepis costulata* (Сергиенко, 1974, с. 66, табл. 1, фиг. 1–3), однако сохранность не позволяет выделить особый род и вид.

Нижний край чешуи сильновыпуклый, верхний сильновогнутый (рис. 3, *а*). Антеровентральный угол очень сильно скошен, переход к переднему краю резкий. Постероventральный угол очень сильно скошен (симметрично антеровентральному углу), переход к заднему краю резкий. Постеродорсальный угол выпуклый, приподнятый. Сочленовный шип и ямка сильно развитые, высокие, расположены в середине длины чешуи. Погруженное поле занимает около 1/3 длины чешуи. Передний край свободного поля неровный.

Свободное поле почти гладкое, слабо скульптировано. Языковидные выступы расположены не на одной линии, заостренные или округлые. Гребни скульптуры плоские, тонкие, очень многочисленные (их 25), в основном продольно направленные, почти не изменяют свою ширину и параллельны друг другу. Борозды очень тонкие, короткие, параллельные друг другу, в задней части ганоина они продолжают немногочисленными короткими бороздками. Задний край несет умеренное число (12) довольно крупных зубцов умеренной длины равного размера (дентикулятные). Нижний край в скошенной задней части гладкий, лишен зубцов.

Описанный образец укладывается в рамки изменчивости видов рода *Usolia* (рис. 3, *б*), описанного из нижнепермских (приуральских) отложений севера европейской части России (Янкевич, Миних, 1998; Bakaev et al., 2020).

Поврежденная чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/3 (ранее — СНИИГГиМС, обр. 619/10) (табл. XVIII, фиг. 6), описана из местонахождения Митино 2, была выделена в качестве голотипа *Marmoratolepis obruchevi* (Сергиенко, 1974, с. 68, табл. 1, фиг. 4, 5), однако сохранность не позволяет выделить особый род и вид.

Сочленовный шип высокий, с широким основанием (рис. 3, *ж*). Передний край прямой. Антеродорсальный угол сильно вытянут вверх, немного ниже сочленовного шипа. Антеровентральный угол срезан. Постероventральный угол также срезан, но под незначительным углом. Вентральный край чешуи выпуклый, дорсальный вогнутый. Погруженное поле занимает примерно четверть длины чешуи. Передний край свободного поля сильно рассеченный. Окончания языковидных выступов заостренные. Гребни крупные, рельефные, треугольные в сечении, немного расширенные в средней части и сужающиеся к концу, несут

Рис. 2. Строение чешуй различных *Eurynotooididae* Minikh et A. Minikh: *а* — *Eurynotooides multa* (Sergienko, 1974), реконструкция чешуи участка А, на основании голотипа ПИН, № 5797/1; Кемеровская обл., Ленинск-Кузнецкий р-н, местонахождение Чусовитино; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, кольчугинская серия, ильинская подсерия, казанково-маркинская свита; *б* — *E. costatus* (Eichwald, 1861), реконструкция чешуи участка А, на основании экз. ПИН, № 5803/6; Удмуртская Республика, Воткинский р-н, местонахождение Сидоровы Горы-2; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус; *в* — *Larkosubia tokense* A. Minich, 1996, реконструкция чешуи участка В, на основании экз. ПИН, № 5675/1; Кировская обл., Арбажский р-н, местонахождение Повойска; верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, нижнесеверодвинский подъярус, сухонский горизонт, котельничская свита, слободские слои; *г* — *Isadia suchonensis* A. Minikh, 1990, реконструкция чешуи участка А, на основании экз. ПИН, № 5652/230; Вологодская обл., Нюксеницкий р-н, местонахождения Кочевала-2; верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт, полдарсская свита; *д* — *I. aristoviensis* A. Minikh, 1990, реконструкция чешуи участка А, на основании экз. ПИН, № 5784/11; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождения Пронькино; верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, кутулукская свита; *е* — *I. arefievi* A. Minikh, 2015, реконструкция чешуи участка В, на основании экз. ПИН, № 5652/305; Владимирская обл., Гороховецкий р-н, местонахождение Жуков Овраг 1-А; верхнепермский (татарский) отдел, вятский ярус, верхневятский подъярус, нефедовский горизонт, вохминская свита, жуковская пачка; *ж* — *I. orokiensis* A. Minikh et Andrushkevich, 2017, реконструкция чешуи участка В, на основании экз. ПИН, № 5652/204; Вологодская обл., Великоустюгский р-н, местонахождение Марьюшкина Слуда-С; верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт, полдарсская свита, кичугская пачка; *з* — *Kichkassia furcae* Minikh, 1990, реконструкция чешуи участка В, на основании экз. ПИН, № 5157/606; Республика Татарстан, Верхнеуслонский р-н, местонахождение Черемушка-1; среднепермский (биармийский) отдел, уржумский ярус, ишеевская свита, пачка “малиновых глин”.



Рис. 3. Строение чешуй лучеперых рыб из казанково-маркинской свиты (средняя пермь, казанский ярус, кольчугинская серия, ильинская подсерия) Кузбасса (Кемеровская обл.) в сравнении с близкими формами из перми европейской части России: *a* — *Usolia* sp., реконструкция чешуи участка А, на основании экз. ПИН, № 5797/2 (голотип *Mitino-lepis costulata*); Прокопьевский р-н, местонахождение Кыргай; казанково-маркинская свита; *б* — *Usolia orsa* (Yankevich, 1995), реконструкция чешуи участка А, с каналом боковой линии, на основании голотипа СГУ, № 104-Б/И-261; Пермский край, Усольский р-н, местонахождение Усолье; нижнепермский (приуральский) отдел, уфимский ярус, шешминский горизонт; *в* — *Elonichthidae* gen. indet., реконструкция чешуи участка С, на основании экз. ПИН, № 5784/5 (голотип *Heterolepis tomiensis*); Новокузнецкий р-н, местонахождение Митино 3; казанково-маркинская свита; *г* — *Elonichthys contortus* Esin, 1995, реконструкция чешуи участка С, на основании утерянного голотипа МГУ №263-301/3-6; Республика Коми, Князьпогостский р-н, местонахождение Усть-Коин; среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус; *д* — *Eurynotoididae* gen. indet., реконструкция чешуи ювенильной особи, на основании экз. ПИН, № 5797/4 (голотип *Tenuislepis unica*); Новокузнецкий р-н, местонахождение Митино 1; казанково-маркинская свита; *е* — cf. *Isadia* sp., реконструкция чешуи ювенильной особи, на основании экз. ПИН, № 5788/47; Республика Мари Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-4; верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, путятинский горизонт; *ж* — cf. *Sludalepis* sp., реконструкция чешуи участка А, на основании экз. ПИН, № 5797/3 (голотип *Marmoratolepis obruchevi*); Новокузнецкий р-н, местонахождение Митино 2; казанково-маркинская свита; *з* — *Sludalepis spinosa* A.Minich, 2001, реконструкция чешуи участка А, на основании голотипа СГУ, № 104-Б/1322-1; Вологодская обл., Великоустюгский р-н, местонахождение Устье Стрельны; верхнепермский (татарский) отдел, северодвинский ярус, поддарская свита, стрельненская пачка.

большое количество выраженных гребней второго порядка. Разделяющие гребни борозды широкие (но уже гребней), вытянуты по диагонали чешуи. В бороздах находятся многочисленны поры. В центральной части свободного поля гребни сливаются в единую ганоиновую поверхность. Вдоль заднего и, частично, нижнего края расположены длинные (пектинатные) зубцы.

Описываемый экземпляр морфологически сходен со *Sludalepis spinosa* A.Minich, 2001 (рис. 3, з) из верхней перми европейской части России, но несколько отличается от него, поэтому он определен здесь как cf. *Sludalepis* sp. Гребни скульптуры *S. spinosa* округло-треугольные в сечении, расширены в передней части и резко сужаются кзади, где почти не сливаются в единое поле, хаотично

“наплывая” друг на друга и оканчиваясь заостренными шипами; антеродорсальный угол немного выше шипа.

Отпечаток чешуй участка С, экз. ПИН, № 5784/5 (ранее — СНИИГГиМС, обр. 605/7) (табл. XVIII, фиг. 8), описан из местонахождения Митино 3 в качестве голотипа *Heterolepis tomien-sis* (Сергиенко, 1974, с. 67, табл. 1, фиг. 6). Однако доступных для изучения признаков недостаточно для выделения отдельного рода и вида.

Чешуи вытянуто-ромбические (рис. 3, в), их высота меньше длины. Края прямые. Антеродорсальный и постероventральный углы заостренные, антероventральный и постеродорсальный — тупые. Погруженное поле очень узкое. Гребни скульптуры округлые в сечении, не рельефные, тонкие, наклонены к нижнему краю (т.е., отклоняются от диагонали чешуи вниз). Разделяющие гребни борозды тонкие, длинные (могут доходить до середины свободного поля), в некоторых случаях продолжаются изолированными бороздками. Задняя половина свободного поля гладкая. Задний край несет немногочисленные, короткие зубцы. Хотя сохранился только отпечаток чешуи, доступные морфологические признаки очень сходны с таковыми *Elonichthys contortus* Esin, 1995 (рис. 3, г) (Esin, 1995).

Чешуя участка С, экз. ПИН, № 5784/6 (ранее — СНИИГГиМС, обр. 619/1) (табл. XVIII, фиг. 9), описана из местонахождения Митино 2 в качестве голотипа *Nitidalepis trisecta* (Сергиенко, 1974, с. 67, табл. 1, фиг. 10), однако чешуя слишком повреждена для выделения особого таксона.

Погруженное поле узкое (по всей видимости, чешуя происходила из задней части тела). Свободное поле скульптурировано крупными гребнями, округлыми или округло-треугольными в сечении. Языковидные выступы закругленные. Гребни направлены параллельно большей диагонали чешуи, и сливаются в единую поверхность в задней части свободного поля. Наблюдаются перемычки, соединяющие два или три параллельно располагающихся гребня. Бороздки, разделяющие гребни, не широкие, но глубокие.

При первом описании (Сергиенко, 1974) отмечалось сходство образца с чешуями *Acrolepis*. Рельефные, толстые, диагонально направленные гребни позволяют отнести его (с долей условности) к семейству *Acrolepididae*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее палеобиогеографические связи пермских фаун лучеперых рыб Сибири не были известны, однако в последние годы стали появляться свидетельства фаунистических обменов с другими регионами (Bakaev, Kogan, 2020). *Eurynotoides multa* является первым обнаружен-

ным в Сибири представителем *Eurynotoididae*. Ранее это семейство было известно только из перми европейской части России и считалось эндемичным для данного региона (Миних, Миних, 2009; Бакаев, 2020, 2022). Следует отметить, что *Adzvalepis*, древнейший представитель *Eurynotoididae*, был описан из нижней перми (уфимский ярус) Печорского бассейна (Янкевич, Миних, 1998).

Также из нижней перми (уфимский ярус) европейской части России описаны все известные виды рода *Usolia*, представители которого ранее не были известны за пределами данного региона. Вероятно, древнейшие *Eurynotoides* и *Usolia* появились в Сибири в ранней перми, а затем мигрировали через Печорский бассейн, как и *Burguklia* (Bakaev, Kogan, 2020), в конце ранней — начале средней перми. В это же время происходили миграции неморских двустворчатых моллюсков, переселявшихся из Сибири в европейскую часть России (Силантьев, 2015). Таким образом, полученные данные подтверждают связи между фаунами лучеперых рыб европейской и азиатской частей России.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-77-10045. Работа проведена за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному ун-ту (КФУ) для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакаев А.С. Новый морфотип зубов рыб отряда *Eurynotoidiformes* (Actinopterygii) из верхнепермских отложений Европейской России // Палеонтол. журн. 2020. № 2. С. 78–86.
- Бакаев А.С. К ревизии пермских лучеперых рыб Европейской России. Часть 2 // Палеонтол. журн. 2022. № 6. С. 80–91.
- Берг А.С., Казанцева А.А., Обручев Д.В. Надотряд *Palaeoniscii*. Палеониски // Основы палеонтологии. Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964. С. 336–395.
- Есин Д.Н. Чешуйный покров *Amblypteria costata* (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изолированным чешуям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4-е. М.: КМК, 2004. 223 с.
- Миних А.В., Миних М.Г. Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Изд. центр “Наука”, 2009. 244 с.
- Сергиенко А.А. Остатки чешуй позднепермских лучеперых рыб в отложениях казанково-маркинской свиты Кузбасса // Материалы по стратиграфии и палеонтологии Сибири. Новосибирск, 1974. С. 63–70 (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 192).
- Силантьев В.В. Этапы развития пермской фауны неморских двустворчатых моллюсков Восточно-Евро-

пейской платформы // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 2015. Т. 90. Вып. 6. С. 48–57.

Яркова Н.М., Шестакова О.Е. Стратиграфия каменно-угольно–пермского интервала отложений Кузбасса // Сб. матер. всеросс. науч.-тех. конф. “Современные проблемы в горном деле и методы моделирования горно-геологических условий при разработке месторождений полезных ископаемых”. Кемерово: Из-во КузГТУ, 2015. С. 1–5.

Bakaev A., Kogan I. A new species of Burguklia (Pisces, Actinopterygii) from the Middle Permian of the Volga Region (European Russia) // Paläontol. Z. 2020. V. 94. P. 93–106.

Bakaev A.S., Kogan I., Yankevich D.I. On the validity of names of some Permian actinopterygians from European

Russia // N. Jb. Geol. Paläontol. 2020. V. 296/3. P. 305–316.

Chippaux J.-P., Jackson K. Snakes of Central and Western Africa. Johns Hopkins Univ. Press, 2019. 448 p.

Esin D.N. Ontogenetic development of the squamation in some Palaeoniscoid fishes // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Sér. 4. Sect. C. 1995. V. 17. P. 227–234.

Märss T. Exoskeletal ultrastructure of early vertebrates // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 2. P. 235–252.

Schultze H.-P. Scales, enamel, cosmine, ganoine, and early osteichthyans // C. R. Palevol. 2016. V. 15. № 1–2. P. 83–102.

Smith A. Illustrations of the Zoology of South Africa. V. 3: Reptilia. L.: Smith, Elder, and Co., 1847. 390 p.

Объяснение к таблице XVIII

Чешуи лучеперых рыб из Кузбасса (Кемеровская обл.); среднепермский (биармийский) отдел, казанский ярус, кольчугинская серия, ильинская подсерия, казанково-маркинская свита.

Фиг. 1–4. *Eurynotoides multa* (Sergienko, 1974), чешуя участка В, голотип ПИН, № 5797/1, вид с внешней стороны: 1 – общий вид; 2–4 – то же, увеличено; Ленинск-Кузнецкий р-н, местонахождение Чусовитино.

Фиг. 5. *Usolia* sp., отпечаток чешуи участка А, экз. ПИН, № 5797/2 (голотип *Mitinolepis costulata*); Прокопьевский р-н, местонахождение Кыргай.

Фиг. 6. cf. *Sludalepis* sp., чешуя участка А, экз. ПИН, № 5797/3 (голотип *Marmoratolepis obrucheви*); Новокузнецкий р-н, местонахождение Митино 2.

Фиг. 7. *Eurynotoididae* gen. indet.; отпечаток чешуи ювенильной особи, экз. ПИН, № 5797/4 (голотип *Tenuislepіs unica*); Новокузнецкий р-н, местонахождение Митино 1.

Фиг. 8. *Elonichthyidae* gen. indet., отпечаток чешуи участка С, экз. ПИН, № 5784/5 (голотип *Heterolepis tomiensis*); Новокузнецкий р-н, местонахождение Митино 3.

Фиг. 9. *Acrolepididae* gen. indet., чешуя участка С, экз. ПИН, № 5784/6 (голотип *Nitidalepis trisecta*); Новокузнецкий р-н, местонахождение Митино 2.

Длина масштабной линейки: для фиг. 2–4 – 200 мкм, для остальных – 0.5 мм.

Revision of Permian Ray-Finned Fishes from the Kazankovo-Markino Formation of the Kuznetsk Basin

A. S. Bakaev^{1, 2, 3}

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

³*Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia*

A revision of the systematic composition of Permian ray-finned fishes from freshwater deposits of the Kazankovo-Markino Formation (Middle Permian, Kazanian Stage) of the Kuznetsk Basin is presented. *Eurynotoides* (“*Heterolepis*”) *multa* belongs to the Eurynotoidiformes and is the first member of this order to be found outside European Russia. *Mitinolepis costulata* (reidentified *Usolia* sp.), *Marmoratolepis obrucheви* (reidentified cf. *Sludalepis* sp.), *Heterolepis tomiensis* (reidentified *Elonichthyidae* gen. indet.), *Tenuislepіs unica* (reidentified *Eurynotoididae* gen. indet.) and *Nitidalepis trisecta* (reidentified *Acrolepididae* gen. indet.) are too poorly preserved; the characters available are not sufficient to distinguish new taxa, and they can only be identified to the genus or family-level. The previously used generic name *Heterolepis* is a junior homonym and is replaced. The new discovery confirms the existence of non-marine paleogeographic migration routes between Siberia and European Russia in the Permian.

Keywords: Actinopterygii, scales, Permian, Siberia, stratigraphy

