

УДК 56:597.4/.5:551.736

ПЕРВАЯ НАХОДКА DISCORDICHTHYS SPINIFER A. MINICH В КАЗАНСКОМ ЯРУСЕ УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ПРИУРАЛЬЕ, РОССИЯ) И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ DISCORDICHTHYIDAE (OSTEICHTHYES: DISCORDICHTHYIFORMES)

© 2025 г. А. С. Бакаев^{a, c, *}, С. М. Баженов^b, А. С. Алалыкин^{b, d}

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

^bУдмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия

^cКазанский федеральный университет, Казань, 420008 Россия

^dУдмуртский федеральный исследовательский центр УрО РАН, Ижевск, 426067 Россия

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

Поступила в редакцию 25.11.2024 г.

После доработки 09.12.2024 г.

Принята к публикации 09.12.2024 г.

Из верхнеказанских (гваделупский отдел) пресноводных отложений местонахождения Сидоровы Горы-2 на правом берегу р. Кама (Воткинский р-н, Удмуртская Республика, Россия) описана чешуя *Discordichthys spinifer*. Это первая находка дискордихтиформных рыб в казанском ярусе, подтверждающая широкое стратиграфическое распространение этой группы в средней и верхней перми (биармийский и татарский отделы) Восточно-Европейской платформы. Установлена новая синонимия: *Mutovinia stella* Minich, 1992 = *Mamulichthys ignotus* A. Minich, 2014, *syn. nov.*

Ключевые слова: Osteichthyes, чешуя, пермь, Восточная Европа, р. Кама, стратиграфия

DOI: 10.31857/S0031031X25020084, **EDN:** DCFEAC

Discordichthyiformes – это отряд загадочных костных рыб, на данный момент известный только из перми Восточно-Европейской платформы (А. Миних, 1998, 2006, 2014; Миних, Миних, 2009). Морфологически дискордихтиформы очень сильно отличаются от других пермских Osteichthyes, в первую очередь, наличием шипов, как в спинных, так и грудных (и, по всей видимости, в брюшных) плавниках, а также гистологическим и морфологическим строением дермальных окостенений (А. Миних, 2014; Bakaev, Kogan, 2021). Филогенетические связи данной группы рыб остаются неясными, а постулированная принадлежность Discordichthyiformes к Actinopterygii (А. Миних, 1998, 2006, 2014) должным образом не обоснована. Совокупность морфологических и гистологических признаков Discordichthyiformes указывает на их базальное положение среди Osteichthyes (Bakaev, Kogan, 2021). Однако для выяснения точного систематического положения отряда требуется более детальное изучение

дермального скелета. Время появление этих архаичных костных рыб также остается неясным. Ранее остатки Discordichthyiformes встречались только в уржумских, северодвинских и вятских ярусах пермской системы.

В ходе отбора образцов из верхнеказанского местонахождения Сидоровы Горы-2 нами была обнаружена хорошо сохранившаяся чешуя *Discordichthys spinifer* A. Minich, 1998. Это первая находка Discordichthyiformes в казанском ярусе, и она существенно расширяет стратиграфический диапазон распространения данного отряда рыб.

Разрез Сидоровы Горы (Удмуртская Республика) расположен вдоль правого берега р. Кама. Он сложен красноцветными континентальными отложениями верхней части белебеевской свиты казанского яруса (Bulanov et al., 2022). Местонахождение Сидоровы Горы-2 (Воткинский р-н, Удмуртская Республика, рис. 1, *a–в*) было открыто нами в 2014 г. Остатки рыб обнаружены

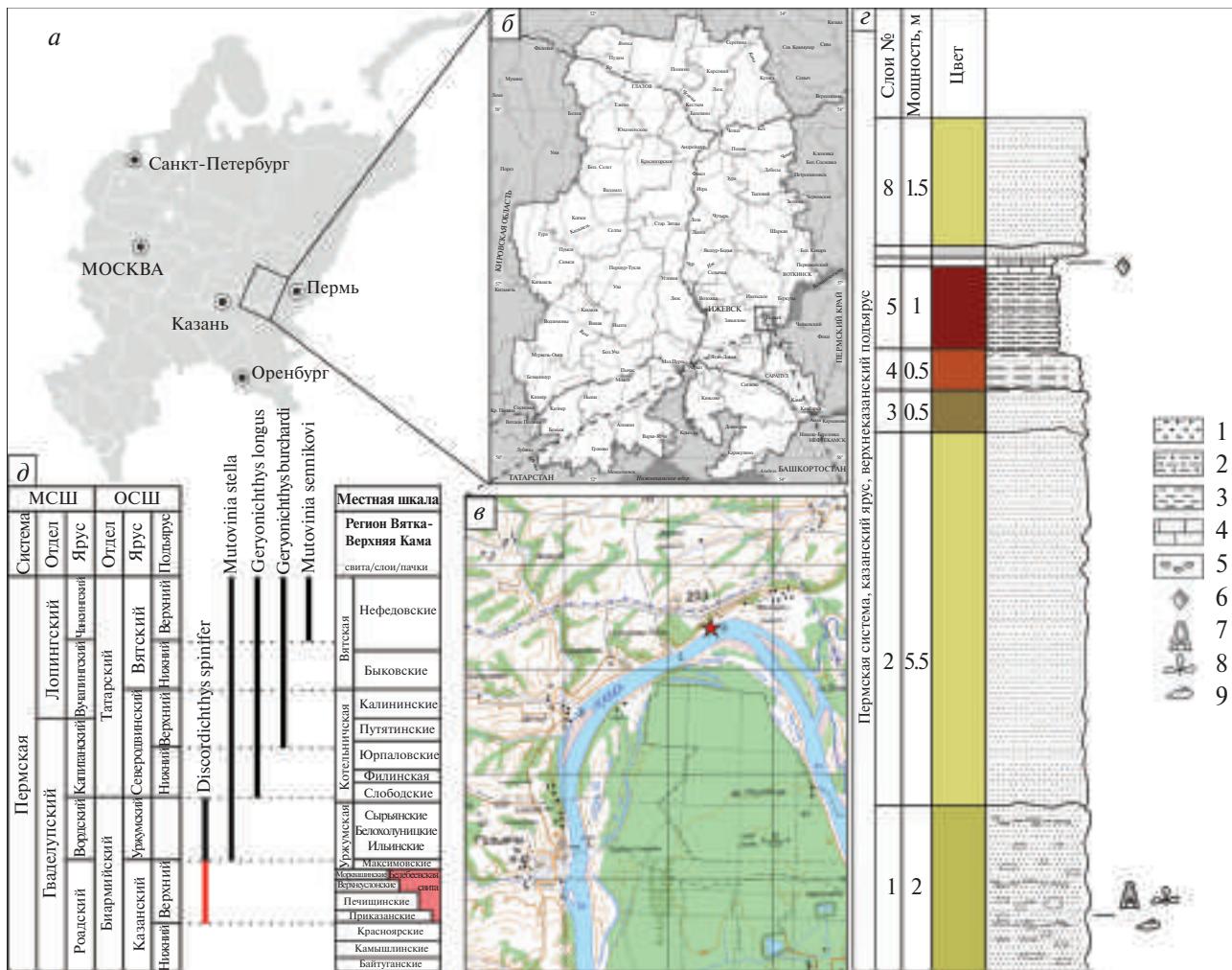


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое положение местонахождения Сидоровы Горы-2, (Удмуртская Республика, Воткинский р-н; биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус): *а* – европейская часть России; *б* – Удмуртская Республика; *в* – район исследований (местонахождение отмечено звездой); *г* – геологический разрез (из: Bulanov et al., 2022) с указанием уровней обнаружения палеонтологических остатков (слой 1 – местонахождение Сидоровы Горы-1, слой 7 – местонахождение Сидоровы Горы-2); *д* – стратиграфическое распространение *Discordichthys* (расширенное за счет новой находки распространение *Discordichthys* spinifer A. Minich, 1998 выделено красным). Обозначения: 1 – песчаник; 2 – алевролит; 3 – глина; 4 – известняк; 5 – галька и гравий; 6–9 – ископаемые остатки: 6 – рыб, 7 – тетрапод, 8 – надземных частей высших растений, 9 – двустворчатых моллюсков. Сокращения: МСШ – международная стратиграфическая шкала, ОСШ – общая стратиграфическая шкала.

в тонком слое глинистого известняка (рис. 1, *г*), залегающем в 7 м над линзой конгломерата, вмещающей многочисленные кости тетрапод (местонахождение Сидоровы Горы-1; Голубев, 1995; Татаринов, 1999; Bulanov et al., 2022).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Остатки лучеперых рыб из местонахождения Сидоровы Горы-2 представлены многочисленными изолированными чешуями, зубами и фрагментами костей черепа (всего собрано более 1000 образцов). Образцы хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН), колл. № 5803. Вмещающая порода

была растворена в 5% растворе уксусной кислоты, а полученный осадок промыт на сите. Электронные микрографии чешуй были выполнены в Удмуртском государственном ун-те (УдГУ) на микроскопе FEI Inspect S50 (без напыления) и в каб. приборной аналитики ПИН РАН на микроскопе TESCAN VEGA-III XMU (без напыления). Для описания топологической изменчивости чешуйного покрова была использована методика, предложенная Д.Н. Есиным (1990).

ОПИСАНИЕ

Чешуя *Discordichthys spinifer*, экз. ПИН № 5803/11 (рис. 2, *а–в*) удлиненно-каплевидная,

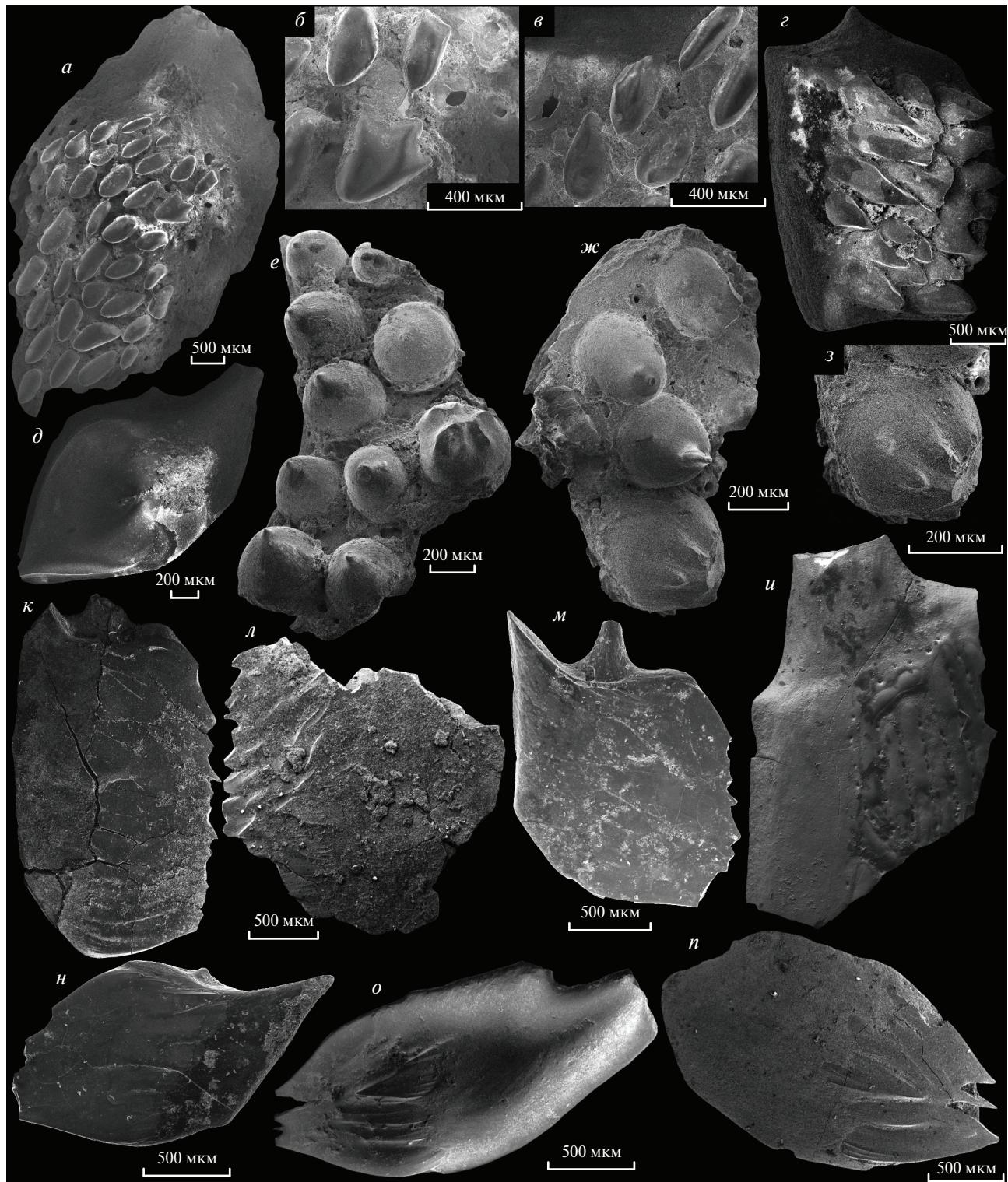


Рис. 2. Остатки лучеперых рыб из местонахождения Сидоровы Горы-2: *a–в* – *Discordichthys spinifer* A. Minich, 1998: *a* – боковая чешуя, экз. ПИН, № 5803/11; *б, в* – детали строения фиг. *а* при большем увеличении; *г* – *Kargalichthys efremovi* Minich, 2009, боковая чешуя, экз. ПИН, № 5803/12; *д–з* – *Kazanichthys viatkensis* Esin in Esin et Mashin, 1996: *д* – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5803/7; *е* – фрагмент челюстной кости, экз. ПИН, № 5803/8; *ж* – фрагмент челюстной кости, экз. ПИН, № 5803/9; *з* – детали строения фиг. *ж* при большем увеличении; *и* – *Platysomus biarmicus* Eichwald, 1857, боковая чешуя, экз. ПИН, № 5803/13; *к–п* – *Eurynotoides costatus* (Eichwald, 1860): *к* – чешуя участка А, экз. ПИН, № 5803/6; *л* – чешуя участка А, экз. ПИН, № 5803/5; *м* – чешуя участка В, экз. ПИН, № 5803/4; *н* – чешуя участка С, экз. ПИН, № 5803/1; *о* – чешуя участка F, экз. ПИН, № 5803/2; *п* – чешуя участка Е, экз. ПИН, № 5803/3.

с округлыми краями. Антеродорсальный, постдорсальный и антеровентральный углы не выражены (переходы между краями чешуи плавные, округлые). Постеровентральный угол заострен. Сочленовный шип треугольный, очень широкий (равен по ширине всей чешуе), несет уплощенно-округлый вертикальный гребень. Ямка также очень широкая и длинная (немного не доходит до половины высоты чешуи). Киль не выражен.

Переднее погруженное поле занимает примерно четверть длины чешуи. Свободное поле орнаментировано высокими, относительно редко посаженными одонтодами. Одонтоды узкие, овальные или заостренно-овальные. Задние концы их длиннее основания и образуют нависающий короткий, тупой зубец. Некоторые одонтоды (в антеродорсальной части свободного поля) на переднем крае несут небольшие вертикальные, не доходящие до вершины, ребра (рис. 2, *б*). Внутри одонтодов находится крупная пульпарная полость. Крупные поровые отверстия сгруппированы вокруг одонтодов. Ультраскульптура на одонтодах не выражена, их поверхность гладкая. Отсутствие ультраскульптуры явно указывает на отсутствие ганоина или эмали, т.к. ганоин лучеперых покрыт микротуберкулами (Bakaev, Kogan, 2022), а эмаль лопастеперых — многоугольниками, разделенными бороздками (Märss, 2006).

ВОЗРАСТ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ СИДОРОВЫ ГОРЫ-2

Как отмечалось выше, местонахождения Сидоровы Горы-1 и 2 разделены семью метрами разреза. С учетом того, что данный разрез находится в центральной части бассейна осадконакопления, а мощность белебеевской свиты (в данном районе соответствующей объему всего казанского яруса) на исследуемой территории составляет от 160 до 250 м (Бабенышев и др., 2017), существование значительных перерывов осадконакопления в данном интервале крайне маловероятно. Таким образом, оба местонахождения почти одновозрастные. Местонахождение Сидоровы Горы-1 охарактеризовано тетраподами голюшерминской фауны (зона *Parabradysaurus silantjevi*), характеризующей весь казанский ярус (Bulanov et al., 2022). Однако тетраподы не позволяют дать более точную датировку вмещающим отложениям, а остатки рыб, двустворчатых моллюсков и растений слишком фрагментарны и малочисленны.

Помимо *Discordichthys spinifer*, в местонахождении Сидоровы Горы-2 нами определены чешуи *Kargalichthys efremovi* Minich in A. Minich et Minich, 2009 (рис. 2, *г*), чешуи (рис. 2, *д*) и фрагменты челюстных костей с зубами (рис. 2, *е–з*) *Kazanichthys viatkensis* Esin in Esin et Mashin, 1996, чешуи *Platysomus biarmicus* Eichwald, 1857 (рис. 2, *и*) и чешуи *Eugynotoides costatus* (Eichwald, 1860) (рис. 2, *к–н*). *Kargalichthys efremovi* широко распространен в уржумских и нижнесеверодвинских отложениях (Миних, Миних, 2009), но также встречается в верхнеказанских местонахождениях Аксаково (печищинские слои; Бакаев и др., 2018) и Ключики (печищинские или верхнеуслонские слои; Бакаев и др., 2021). *Platysomus biarmicus* очень широко распространен, от казанского до северодвинского яруса (Миних, Миних, 2009), в т.ч. в верхнеказанских местонахождениях Аксаково, Ключики, Шихово-Чирки-1 (верхнеуслонские слои) и Шихово-Чирки-2 (морквашинские слои) (Стратотипический ..., 2001). *Kazanichthys viatkensis* распространен исключительно в верхней части верхнеказанского подъяруса, а именно: в пецищинских и морквашинских слоях (местонахождения Шихово-Чирки-1 и 2 соответственно), а ниже по разрезу (в т.ч. в Аксаково) распространен более ранний вид того же рода — *K. golyushermensis* (Есин, Машин, 1996; Бакаев и др., 2021; Бакаев, 2022; Bakaev et al., 2024). К сожалению, местонахождение остатков рыб в максимовских слоях неизвестно.

Наиболее многочисленны остатки *Eugynotoides costatus*, голотип которого происходит из уржумских медистых песчаников Каргалинских рудников (Миних, Миних, 2009). Большинство представителей отряда *Eugynotoidiformes* (к которому относится этот вид) распространены выше по разрезу (уржумский–вятский ярусы); они не обнаружены в богатых казанских местонахождениях, таких как Аксаково, Ключики, Шихово-Чирки-1. Возможно, в части случаев это объясняется тафономическими факторами, но, скорее всего, присутствие большого количества остатков *Eugynotoides costatus* свидетельствует о довольно высоком стратиграфическом положении изученного местонахождения. Таким образом, местонахождение Сидоровы Горы-2 примерно соответствует стратиграфическому уровню морквашинских и максимовских слоев верхнеказанского подъяруса (рис. 1, *д*).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ DISCORDICHTHYIFORMES

Отряд *Discordichthyiformes* был установлен А.В. Миних в 1998 г. по изолированным чешуям и плавниковым шипам и включает в себя одно семейство – *Discordichthyidae* (А. Миних, 1998). Ранее в его составе были описаны следующие таксоны: *Discordichthys spinifer* (уржумский ярус), *Mutovinia stella* Minich, 1992 (северодвинский и вятский ярусы), *M. sennikovi* A. Minich, 2006 (верхневятский подъярус), *Geryonichthys longus* (северодвинский и вятский ярусы), *G. burchardi* A. Minich, 2006 (верхнесеверодвинский подъярус и вятский ярус) и *Mamulichthys ignotus* A. Minich, 2014 (уржумский ярус) (М. Миних, 1992; А. Миних, 1998, 2006, 2014; Миних, Миних, 2009).

По нашему мнению, *Mamulichthys ignotus* является младшим синонимом *Mutovinia stella*. Во-первых, это единственный вид дискордихтиформов, известный по единственному целому скелету из местонахождения Кичкасс, в то время как все остальные виды известны по многочисленным изолированным чешуям, плавниковым шипам и черепным костям из нескольких местонахождений. Если *Mamulichthys ignotus* попал в ориктоценоз в виде целого скелета, то, скорее всего, данный вид был достаточно многочисленным в биоценозе, и вероятность обнаружения изолированных чешуй и костей должна быть высока, чего мы не наблюдаем.

Во-вторых, в сравнении *Mamulichthys* с другими родами *Discordichthyidae* отмечено, что он

“...Отличается от всех остальных родов семейства наличием двух продольных рядов крупных и сильно налегающих чешуй серповидной формы в латеровентральной области брюха, а также формой, скульптурой и расположением покровных костей, шипов, чешуй и характером озубления.... От позднепермского рода *Mutovinia* отличается иной формой и меньшей погруженностью в тело рыбы спинных шипов, орнаментацией покровных костей, шипов и чешуй (скульптурирующие бугорки у *Mutovinia* имеют звездчатую форму)” (А. Миних, 2014, с. 101). При этом *Mutovinia stella* описан по изолированным боковым чешуйям и плавниковым шипам; о форме брюшных чешуй, расположении и форме покровных костей, а также характере зубной системы ничего не известно. Сравнить степень погруженности шипов спинных плавников также не представляется возможным – голотип *Mamulichthys ignotus* не до конца очищен от породы, а основания шипов погружены в породу и прикрыты чешуями или дермальными костями (А. Миних и др., 2014, табл. XV, XVI). Полноценное сравнение скульптуры чешуй, шипов и дермальных костей *Mamulichthys ignotus* и *Mutovinia stella* также затруднительно из-за того, что на большинстве покровных окостенений *Mamulichthys ignotus* одонтоды погружены в породу. Однако на некоторых наиболее очищенных участках дермальных костей можно видеть одонтоды звездчатой формы (рис. 3, б), практически неотличимые от таковых *Mutovinia stella* (рис. 3, а). По нашему мнению, ввиду вышеперечисленных фактов *Mamulichthys*

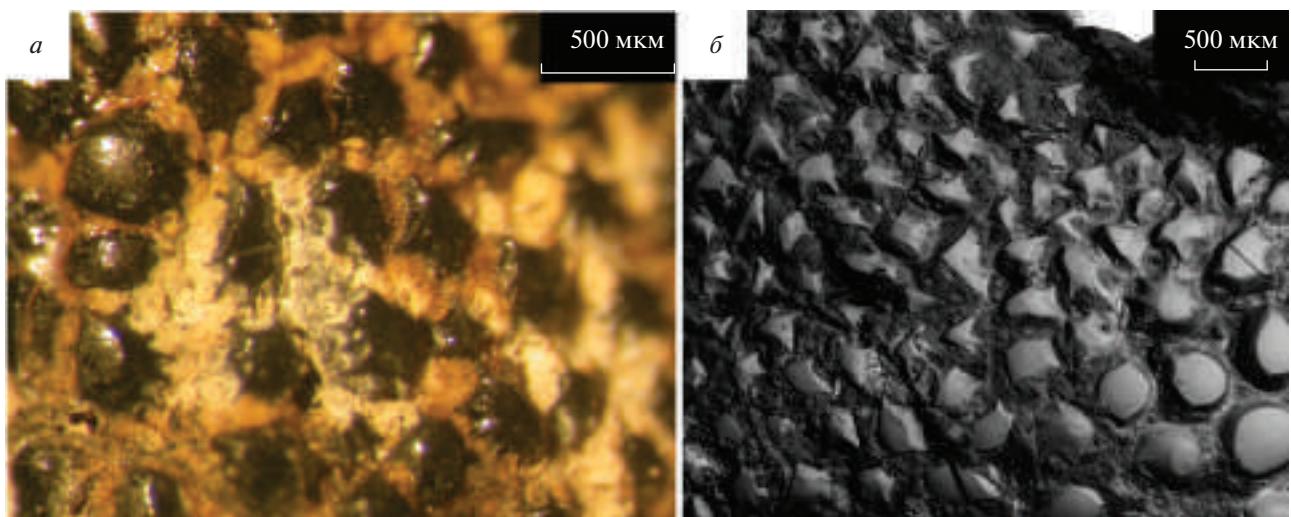


Рис. 3. Звездообразные ребристые бугорки, скульптурирующие дермальные окостенения *Mutovinia stella* Minich, 1992: а – спинной плавниковый шип из типового местонахождения Мутовино, экз. СГУ, № 104-Б/938 (А. Миних, 2006, табл. 17, фиг. 3) (фото R. Mutter); б – кости крыши черепа, экз. СГУ, № 104-Б/3190 (голотип *Mamulichthys ignotus* A. Minich, 2014), СЭМ-микрография; местонахождение Кичкасс.

ignotus следует признать младшим синонимом ранее описанного таксона *Mutovinia stella*.

Таким образом, в результате проведенного исследования стратиграфический диапазон распространения *Discordichthys spinifer* (и всего отряда *Discordichthyiformes*) был расширен и стал включать в себя верхнеказанский подъярус, а стратиграфический диапазон распространения *Mutovinia stella* был расширен на уржумский ярус.

* * *

Авторы благодарят Р. Муттера (Raoul Mutter, Consultant at FFB Consulting) за предоставление фотографий *Mutovinia stella*, а также Д.П. Плакса (Белорусский национальный технический ун-т) и А.Г. Сенникова (ПИН РАН) за полезные советы и подготовку рецензий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Казанского федерального университета, проект № FZSM-2023-0023.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабенышев В.М., Волкова Г.И., Колодяжная Л.И. и др. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1: 200 000. Второе поколение. Серия Пермская. Лист О-40-XXV (Чайковский). Объяснительная записка. М.: Московский филиал ФГБУ “ВСЕГЕИ”, 2017. 101 с.

Бакаев А.С. К ревизии пермских лучеперых рыб Европейской России. Часть 1 // Палеонтол. журн. 2022. № 5. С. 95–102.

<http://doi.org/10.31857/S0031031X2205004X>

Бакаев А.С., Буланов В.В., Иллалтдинов И.Я. и др. Проблема возрастной датировки разреза Куеда-Ключики – уникального местонахождения пермских позвоночных (Пермский край) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2021. Т. 163. Кн. 3. С. 444–465.

<http://doi.org/10.26907/2542-064X.2021.3.444-465>

Бакаев А.С., Голубев В.К., Буланов В.В. и др. Фауна позвоночных местонахождения Аксаково (средняя пермь, Самарская область) // Проблемы и перспективы палеонтологических исследований. Матер. LXIII сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: ВСЕГЕИ, 2018. С. 173–175.

Голубев В.К. Новые виды *Melosaurus* (Amphibia, Labyrinthodontia) из казанских отложений Прикамья // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 86–97.

Есин Д.Н. Чешуйный покров *Amblypterina costata* (Eichwald) и таксономия палеонисцид по изолированным чешуйям // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 89–96.

Есин Д.Н., Машин В.Л. Ихтиолиты // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во “Экоцентр”, 1996. С. 270–291.

Миних М.Г. Новые высокотельные рыбы из верхнепермских отложений Восточно-Европейской платформы // Вопросы палеонтологии (Межвузовский научный сборник). СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 1992. С. 137–146.

Миних А.В. Новые представители лучеперых рыб (отряд *Discordichthyida*, ord. nov.) из верхней перми Восточно-Европейской платформы // Вопросы палеонтологии и стратиграфии. Нов. сер. 1998. Вып. 1. С. 47–58.

Миних А.В. Позднепермские дискордихтиiformные рыбы (*Osteichthyes*) европейской части России // Палеонтол. журн. 2006. № 5. С. 90–98.

Миних А.В. *Mamulichthys ignotus* – новая лучеперая рыба из перми юго-востока Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 2014. № 2. С. 99–104.

Миних А.В., Миних М.Г. Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов: Издат. центр “Наука”, 2009. 244 с.

Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке. М.: ГЕОС, 2001. 140 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 532).

Татаринов Л.П. Новый эотитанозух (Reptilia, Therapsida) из казанского яруса (верхняя пермь) Удмуртии // Палеонтол. журн. 1999. № 6. Р. 57–63.

Bakaev A.S., Bulanov V.V., Kogan I. et al. Early ray-finned herbivores: the dental system of *Eurynotoidiidae* (Actinopterygii; middle–late Permian, European Russia) and its implications for palaeobiology and palaeoecology // Palaeontology. 2024. V. 67. Pt 3. e12700.

<https://doi.org/10.1111/pala.12700>

Bakaev A.S., Kogan I. Scale morphology and histology of *Discordichthyiformes* A. Minich, 1998 (*Osteichthyes*) // Сборник тезисов Международной конференции Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2021. 18–22 октября 2021, Казань. Казань, 2021. Р. 13.

Bakaev A.S., Kogan I. Squamation of the Permian actinopterygian Toyemia Minich, 1990: evenkiid (Scanilepiformes) affinities and implications for the origin of polypteroid scales // Bull. Geosci. 2022. V. 97. № 2. Р. 235–259.

<http://doi.org/10.3140/bull.geosci.1841>

Bulanov V.V., Kovalenko E.S., MacDougall M.J. et al. Tooth replacement and reparative dentine formation in the middle Permian bolosaurids of European Russia // Histor. Biol. 2022. V. 5. P. 748–761.

<http://doi.org/10.1080/08912963.2022.2067752>

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

First Finding of a *Discordichthys spinifer* A. Minich in the Kazanian of the Udmurtia Republic (Cis-Ural Region, Russia) and Stratigraphic Distribution of Discordichthyidae (Osteichthyes: Discordichthyiformes)

A. S. Bakaev^{1,3}, S. M. Bazhenov², A. S. Alalykin^{2,4}

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

²*Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia*

³*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

⁴*Udmurt Federal Research Center of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Izhevsk, 426067 Russia*

A scale of a *Discordichthys spinifer* is described from the Upper Kazanian (Guadalupian) freshwater deposits of Sidorovy Gory-2 locality, on the right bank of the Kama River (Votkinsk District, Udmurt Republic, Russia). This is the first record of discordichthyiform fish in Kazanian which supports a wide stratigraphic distribution of this group in the middle and upper Permian (Biarmian and Tatarian Series) of the East-European Platform. New synonymy is established: *Mutovinia stella* Minich, 1992 = *Mamulichthys ignotus* A. Minich, 2014, syn. nov.

Keywords: Osteichthyes, Actinopterygii, scales, Permian, East Europe, Kama River, stratigraphy