



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2024. Т. 24, вып. 2. С. 117–129

Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences, 2024, vol. 24, iss. 2, pp. 117–129

<https://geo.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1819-7663-2024-24-2-117-129>, EDN: LCGCBY

Научная статья

УДК 567.1/.5(470.41)|621.74|



Новый род лучеперых рыб (Eurynotoiiformes) из уржумских отложений Республики Татарстан (местонахождение Ключевской овраг)

А. В. Миних¹✉, В. В. Буланов^{2,3}, С. О. Андрушкевич¹

¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия, 410012, г. Саратов, ул. Астраханская, д. 83

²Палеонтологический институт им. А. А. Борисьяка РАН, Россия, 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

³Казанский (Приволжский) Федеральный университет, Россия, 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18

Миних Алла Васильевна, кандидат геолого-минералогических наук, ведущий инженер Регионального музея землеведения Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, a.v.minih@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1144-5278>

Буланов Валерий Викторович, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник, bulanov@paleo.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3237-5731>

Андрушкевич Станислав Олегович, заведующий лабораторией геммологии, geostone@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9791-5765>

Аннотация. Из верхнеуржумских отложений Тетюшского района Республики Татарстан (местонахождение Ключевской овраг) описан новый род и вид лучеперых рыб семейства Eurynotoiidae (Eurynotoiiformes) – *Kluhevichthys praeclarus* gen. et sp. nov. Голотипом нового таксона является почти полный, не деформированный скелет. Отличия *K. praeclarus* от других представителей семейства выявлены в строении крыши черепа, зубной системы, чешуйного покрова и плавников. Морфология верхнечелюстных зубов, сочетающих трикуспидное строение коронок с конической формой всех расположенных на них зубцов, позволяет позиционировать новый таксон в основании большинства филогенетических линий растительноядных эвринотойдиформ с более специализированным состоянием зубной системы, что хорошо согласуется со стратиграфическими данными.

Ключевые слова: Actinopterygii, Eurynotoiidae, Россия, Республика Татарстан, средняя пермь, уржумский ярус, *Kluhevichthys praeclarus*, фитофагия, филогения

Для цитирования: Миних А. В., Буланов В. В., Андрушкевич С. О. Новый род лучеперых рыб (Eurynotoiiformes) из уржумских отложений Республики Татарстан (местонахождение Ключевской овраг) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. 2024. Т. 24, вып. 2. С. 117–129. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2024-24-2-117-129>, EDN: LCGCBY

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

New Genus of the Actinopterygian Fishes (Eurynotoiidae) from the Urzhumian of Republic of Tatarstan (Kluhevskoy Ovrage locality)

А. В. Миних¹✉, В. В. Буланов^{2,3}, С. О. Андрушкевич¹

¹Saratov State University, 83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia

²Borissiak Paleontological Institute RAS, 123 Profsoyusnaya St., Moscow 117647, Russia

³Kazan Federal University, 18 Kremlevskaya St., Kazan 420008, Russia

Alla V. Minikh, a.v.minih@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1144-5278>

Valery V. Bulanov, bulanov@paleo.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3237-5731>

Stanislav O. Andrushkevich, geostone@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9791-5765>

Abstract. New genus and species of eurynotoidiid actinopterygians (Eurynotoiiformes), *Kluhevichthys praeclarus* gen. et sp. nov., is described from the uppermost Urzhumian (Kluhevskoy Ovrage locality), Tetushi District, Republic of Tatarstan. The holotype of a new form is an almost complete, non-deformed skeleton. The diagnostic characters of *K. praeclarus* were obtained in the morphology of the skull roof bones, dental system, scales and fins. The morphology of the marginal dentition, combining the tricuspid pattern of tooth crowns with the conical shape of all their apices allows positioning of a new taxon at the base of most phylogenetic branches of herbivorous Eurynotoiiformes having more specialized condition of the dental system, which corresponds well to stratigraphic data.

Keywords: Actinopterygii, Eurynotoiidae, Russia, Republic of Tatarstan, middle Permian, Urzhumian, *Kluhevichthys praeclarus*, phytophagy, phylogeny



For citation: Minikh A. V., Bulanov V. V., Andrushkevich S. O. New Genus of the Actinopterygian Fishes (Eurynotoiidae) from the Urzhumian of Republic of Tatarstan (Kluchevskoy Ovrage locality). *Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences*, 2024, vol. 24, iss. 2, pp. 117–129 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2024-24-2-117-129>, EDN: LCGCBY

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC0-BY 4.0)

Введение

В 1983 г. группа геологов из НИИ геологии Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского (СГУ) под руководством В. П. Твердохлебова совместно с экспедицией ПИН РАН принимала участие в поисках фауны в пермских отложениях в Ключевском овраге, расположенном в 3.5 км северо-восточнее г. Тетюши (Тетюшский р-н, Республика Татарстан). В тонкослоистых голубоватых известняках на высоте более 80 метров от уреза воды в р. Волге В. П. Твердохлебовым был найден хорошей сохранности образец высокотелой лучеперой рыбы *Platysomus sp.*, представленной передней половиной тела с хорошо сохранившейся головой. В 1987 г. описание разреза и поиски в нем фауны пермских позвоночных проводились сотрудниками геологической партии № 8 НИИ геологии СГУ под руководством М. Г. Миниха.

В результате было обнаружено несколько костеносных слоев, приуроченных к разным уровням разреза и содержащих фауну позвоночных, преимущественно рыб, определения которых приводились позднее в ряде работ А. В. Миних и М. Г. Миниха [1, 2].

Материал

В настоящей статье дано описание одного из образцов (экз. СГУ, № 104-Б/2554), обнаруженного М. Г. Минихом в Ключевском овраге и выбранного нами в качестве голотипа нового рода и вида актиноптеригий семейства Eurynotoiidae (Eurynotoiiformes) – *Kluchevichthys praeclarus*, gen. et sp. nov. Голотип хранится в Саратовском национальном исследовательском государственном университете им. Н. Г. Чернышевского. Приводимые данные по новому таксону сопровождаются послонным описанием разреза уржумских отложений средней перми в Ключевском овраге (включая одноименное местонахождение в слое 31), выполненным по полевым материалам М. Г. Миниха 1987 г. с целью точного позиционирования как места этой находки, так и других костеносных уровней внутри описанной части разреза.

Геологическая часть. Описание разреза

В левой стенке оврага вблизи его устья и в 1.5 метрах от уреза воды в р. Волге снизу вверх обнажаются (рис. 1):

Слой 1. Глины алевритистые, коричневые, неяснослоистые. Видимая мощность 1.0 м.

Слой 2. Глины, внизу голубовато-зеленые, выше красновато-коричневые, алевритистые, прослоями известковистые, с катунками и журавчиками известково-глинистого состава, неясно горизонтальнослоистые, с тонкими прослоями чистых глин. Имеются участки, содержащие сростки кристаллов гипса. Слой постепенно переходит в вышележащий. Мощность 1.2 м.

Слой 3. Алевро-песчаники светло-коричневые, неяснослоистые, с пропластками песков, светло-серых известняков и известковистых глин мощностью до 10 см. Присутствуют чешуйные ихтиолиты *Varialepis bergi* A. Minich и многочисленные раковины остракод. Мощность 1.5 м.

Слой 4. Пачка переслаивания глин красновато-коричневых и зеленовато-серых, с тонкой горизонтальной слоистостью, участками песчаных и брекчированных. В зеленовато-серых глинах присутствуют редкие чешуи лучеперых рыб *Varialepis bergi*. В верхней части пачки имеются два полуметровой мощности прослоя известняков. Мощность 12.0 м.

Описание разреза продолжается в правой стенке оврага над ручьем. Здесь на глинах слоя 4 залегают:

Слой 5. Мергели светло-зеленовато-серые, массивные, кавернозные, водоносные. Мощность 0.5 м.

Слой 6. Пачка переслаивания светло-серых мергелей, зеленовато-серых алевролитов и красновато-коричневых глин. Все породы слоистые, но глины тонкослоистые, с тонкими присыпками полимиктового и кварцевого песка. Мощность 6.0 м.

Далее описание разреза продолжается по левому и правому бортам оврага.

Слой 7. Мергели светло-серые, плотные, участками кавернозные, неслоистые. Имеются углистые примазки. Слой образует водоупорный горизонт для высокого (4.5 м) водопада. Мощность 1.0 м.

Слой 8. Пачка переслаивания серых известковистых глин, розовых глинистых алевролитов горизонтально слоистых. Вверху наблюдаются два тонких прослоя зеленых и темно-серых, почти черных глин, расслаивающих розовые алевролиты и содержащих остатки рыб и реж – тетрапод. Среди собранных остатков ихтиофауны присутствуют: скелет и фрагменты покровных костей черепа *Platysomus biarmicus* Eichw., чешуи *P. sp.*, покровные кости черепа *Discordichthys sp.*, отпечаток крыши черепа *Discordichthyidae* gen. ind., чешуя *Acropholis sp.*,

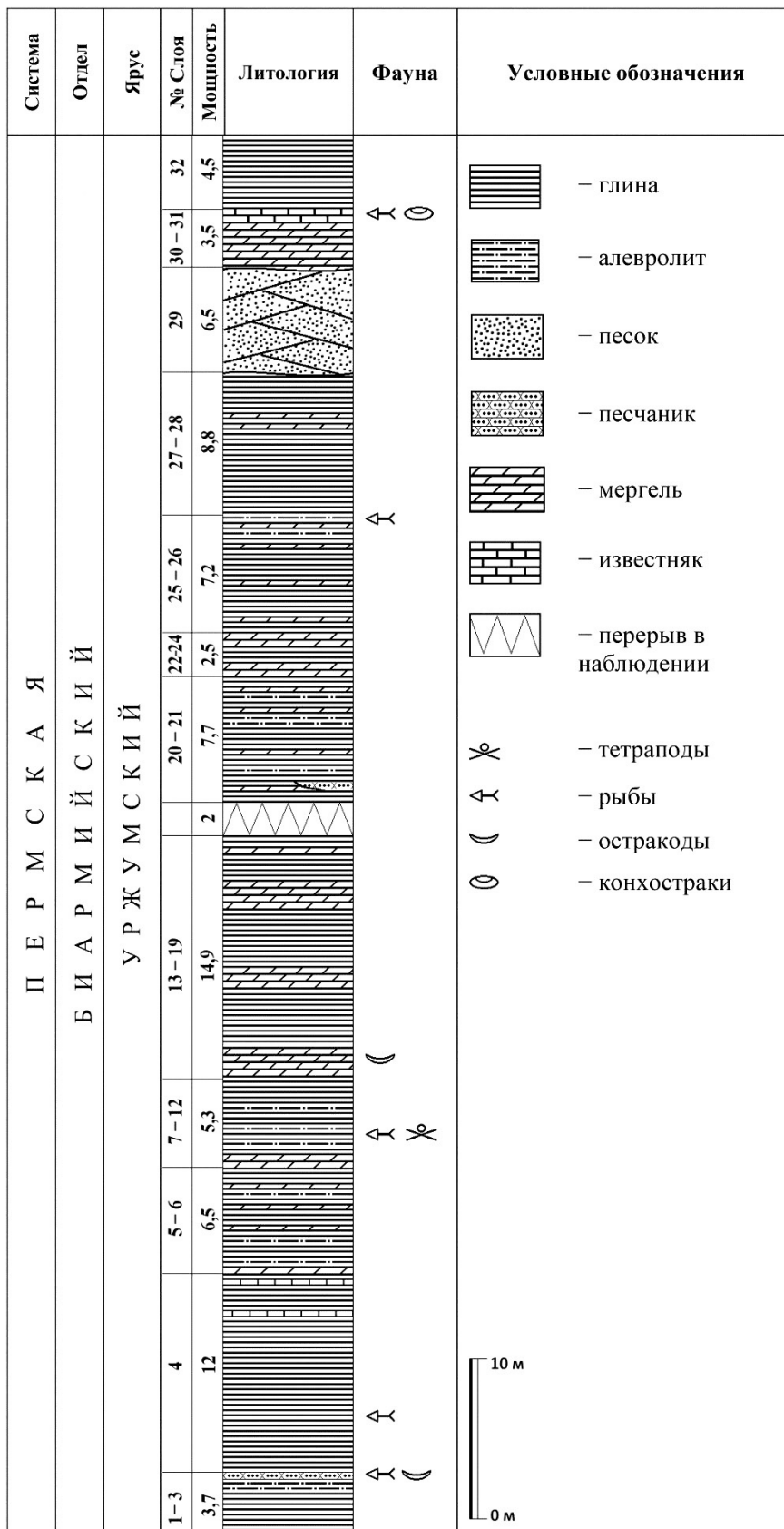


Рис. 1. Геологический разрез уржумского яруса средней перми в Ключевском овраге (Республика Татарстан). Показаны места находок тетрапод, рыб, конхострак и остракод. Местонахождение Ключевской овраг приурочено к слою 31 разреза



чешуя *Kinelichthys sp.*, чешуи неизвестных лучеперых рыб и плавниковые шипы акул. Кроме того, в слое обнаружены фрагмент небольшого черепа тетраподы, а также неопределимые кости тетрапод и копролиты неизвестных продуцентов. Мощность 1.2 м.

Слой 9. Тонкое переслаивание розовато-коричневых глин и алевролитов. Постепенно верху породы становятся более светлыми за счет их обызвествления. Слой образует водоупорный горизонт для водопада высотой 1.5 м. Мощность 1.0 м.

Слой 10. Глины алевро-песчаные, пятнисто-окрашенные – темно-зеленовато-серые и красно-коричневые, рыхлые, участками жирные. Мощность 0.4 м.

Слой 11. Глины внизу серые, мергелеподобные; выше происходит смена цвета на коричневый. Мощность 1.2 м.

Слой 12. Глины красновато-коричневые, пластичные, с мергелистыми журавчиками. Мощность 0.5 м.

Слой 13. Мергели коричневатого и зеленовато-серые, массивные. Присутствуют остракоды. Слой образует водоупорный горизонт для водопада высотой 3 м. Мощность 2.2 м.

Слой 14. Глины пестро-окрашенные, преимущественно красновато-коричневые, по простиранию замещаются на серые и желтые алевролитистые глины. Мощность 2.5 м.

Слой 15. Глины полосчато-окрашенные: внизу зеленые (0.5 м), выше серые (0.6 м), затем снова зеленые (0.4 м) и красные (0.2 м). Общая мощность 1.7 м.

Слой 16. Мергели светло-коричневые, алевролитистые. Слой образует водоупорный горизонт для водопада высотой 1 м. Мощность 1.0 м.

Слой 17. Глины, в нижней части красновато-коричневые, вверху желтовато-коричневые, неяснослоистые. В середине слоя присутствует прослой серого мергеля толщиной 0.2 м. Мощность 3.2 м.

Слой 18. Мергели белые, кавернозные, водоносные. Слой образует водоупорный горизонт для водопада высотой 3 м. Мощность 1.8 м.

Слой 19. Глины пестро-окрашенные, внизу ярко-красные, выше светло-коричневые и зеленовато-серые, алевролитистые; в самом верху зеленые, с пропластком светло-серого мергеля. Мощность 2.5 м.

Перерыв в наблюдении 2.0 м.

Слой 20. Глины красновато-коричневые, с прослоями светло-серых мергелей. В кровлю слоя врезана линза (0.4 м) песчаников светло-зеленовато-серых, полимиктовых, неясно косослоистых; в подошве линзы присутствуют включения глинистых галек. Мощность 1.2 м.

Слой 21. Пачка переслаивания красновато-коричневых глин, серо-зеленых алевролитов и серых мергелей. Толщина глинистых прослоев

до 1.0 м, алевролитов до 0.5 м, мергелей до 0.2 м. Мощность 6.5 м.

Слой 22. Мергели светло-зеленовато-серые, массивные. Мощность 1.2 м.

Слой 23. Глины пестрые, преимущественно светло-коричневые и красно-коричневые, прослоями светло-зеленые, тонкослоистые. Мощность 0.8 м.

Слой 24. Мергели светло-серые, массивные, толсто плитчатые. Слой образует водоупорный горизонт для водопада высотой 3.5 м. Мощность 0.5 м.

Слой 25. Пачка коричневатого-зеленых аргиллитоподобных глин и мергелей светло-серых, неяснослоистых. Мощность 6.0 м.

Слой 26. Линзообразное переслаивание светло-зеленых алевролитов, серых мергелей и коричневых глин. В слое обнаружен скелет маленькой лучеперой рыбы из семейства *Eurynotoidiidae* – *Lapkosubia uranensis* A. Minich. Мощность 1.2 м.

Слой 27. Глины алевролитистые, зеленовато-голубые, горизонтально-слоистые. Мощность 0.8 м.

Слой 28. Глины пестроцветные, ярко-красные и зеленые. В средней части расположены два маломощных (по 0.2 м) прослоя серых мергелей. Мощность 8.0 м.

Слой 29. Крупная песчаная линза из косослоистых полимиктовых песков преимущественно серого цвета, в кровле (0.5 м) – зеленого цвета. Слойки подчеркиваются тонкими пропластками и катунами коричневых глин. Косые серии крупные, толщиной от 0.5 до 1.0 м и до 3–4 м в длину. Мощность 6.5 м.

Слой 30. Мергели глинистые, темно-розовые, пятнами светло-серые, неяснослоистые. Мощность 2.8 м.

Слой 31 (местонахождение Ключевской овраг). Известняки светло-голубовато-серые, глинистые, тонко горизонтально-слоистые, тонко плитчатые; содержат кости рыб и конхостраки. Из рыб определены: *Samarichthys luxus* A. Minich – крупный фрагмент тела рыбы, на котором сохранился чешуйный покров, преимущественно с внутренней стороны, брюшные плавники и небольшой фрагмент чешуйного покрова с наружной стороны; *Platysomus biarmicus* – скелет молодой особи, а также передняя половина тела с головой; *Platysomus sp.* – два небольших скелета без головы, часть тела, покровные кости и крупные чешуи с различных участков тела, в том числе и брюшные; *Varialepis bergi* – фрагмент скелета; *Lapkosubia uranensis* – фрагмент чешуйного покрова; *Kinelichthys bulanovi* A. Minich – многочисленные разрозненные чешуи; *Uranichthys pretoriensis* A. Minich – чешуи; фрагменты тел, кости и чешуйные ихтиолиты неизвестных лучеперых рыб, фрагменты плавниковых шипов ближе неопределимых акулых рыб, а также



почти целый скелет хорошей сохранности эвринотоидиидной рыбы, описанной в настоящей статье как *Kluhevichthys praeclarus gen. et sp. nov.* Данный слой определяется здесь и в более ранних работах [1, 2] как местонахождение Ключевской овраг. Слой образует водоупорный горизонт для водопада высотой 12 м. Мощность 0.7 м.

Приведенный выше состав ихтиофауны соответствует ихтиофаунистической зоне *Kargalichthys efremovi – Uranichthys pretoriensis* зональной шкалы средней и верхней перми, выделяемой для бассейнов рек Волги и Урала [3].

Мощность описанной выше части разреза в Ключевском овраге от уреза воды в р. Волге до известняков слоя 31 составляет 82 м.

Слой 32. Пачка красновато-коричневых алевролитистых глин, внизу (0.5 м) горизонтально-слоистых, выше неясно слоистых. Мощность 4.5 м.

Вышележащая часть разреза имеет значительную мощность, но ее описание далее не приводится по причине отсутствия здесь находок ихтиофауны. Однако в Монастырском овраге на разных уровнях верхней части разреза обнаружены и определены остатки тетрапод, рыб и остракод [4, 5].

Слой известняков, к которому приурочено местонахождение Ключевской овраг, является отличным маркером в разрезе уржумского яруса средней перми в данной местности. Он протягивается на многие километры по правому берегу р. Волги и наблюдается в бортовых склонах многочисленных оврагов. Так, детальное описание этого же интервала разреза уржумского яруса в Монастырском овраге, расположенном в 12 км выше г. Тетюши, хорошо представлено в статьях В. В. Силантьева и Д. Н. Есина [6], А. К. Гусева [7], М. Г. Миниха и др. [4]. Последнее детальное переописание разреза проводилось коллективом исследователей при подготовке материалов XVIII Международного конгресса по карбону и перми, проходившего в г. Казани в 2015 г. [8].

Систематическая часть

Класс Actinopterygii

Отряд *Eurynotoiiformes* Minich et A. Minich, 1990

Семейство *Eurynotoiidae* Minich et A. Minich, 1990

Род *Kluhevichthys* A. Minich, Bulanov et Andrushkevich, *gen. nov.*

Название рода – от названия типового местонахождения Ключевской овраг и древнегреч. ἰχθύς – рыба.

Типовой вид – *Kluhevichthys praeclarus* A. Minich, Bulanov et Andrushkevich, *sp. nov.*

Диагноз. Спинной плавник с 50 лучами, его начало расположено над окончанием брюшных плавников. Анальный плавник с основанием вдвое короче спинного. Вертикальных рядов чешуй 55. Максиллярные зубы при трикуспидной организации характеризуются конической формой всех зубцов коронок.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства, для которых известно строение челюстных зубов (*Kichkassia*, *Lapkosubia*, *Isadia*, *Vologdinia*), род *Kluhevichthys* отличается сочетанием трикуспидного строения коронок верхнечелюстных зубов с конической формой расположенных на коронках зубцов. Кроме того, дополнительно для каждого из известных родов:

От рода *Kichkassia* Minich, 1986 новый род отличается равной шириной лобных и теменных костей, их ornamentацией (у *Kichkassia* теменные кости на треть уже лобных, а орнамент представлен длинными высокими гребнями, ориентированными вдоль краев костей, и крупными, заостренными кзади бугорками в их средней части), более смещенным назад положением спинного плавника по отношению к анальному и брюшным, большим числом образующих его лучей, а также большим числом вертикальных рядов чешуй. В строении чешуйного покрова отличия *Kluhevichthys* от *Kichkassia* заключаются в большей ширине борозд, разделяющих ганоиновые гребни свободного поля, большей рельефности и менее выдержанной ширине этих гребней, в более рассеченной и менее ровной линии переднего края свободного поля, образованной передними окончаниями ганоиновых гребней; кроме того, для передних чешуй тела *Kluhevichthys* характерны отсутствие крупных ганоиновых гребней в их верхней половине, а также менее округленный контур нижнего края погруженного поля.

От рода *Vologdinia* Bulanov, A. Minich et Golubev, 2022 новый род отличается меньшей высотой ганоиновых гребней свободного поля чешуй и их меньшей массивностью в целом, их менее упорядоченным расположением и более слабой рассеченностью на переднем краю свободного поля боковых чешуй, стреловидной (а не стержневидной) формой зубцов на заднем краю всех чешуй и их выраженным вентральным наклоном по отношению к дорсальному краю свободного поля.

От рода *Lapkosubia* A. Minich, 1990 новый род отличается иным строением элементов оперкулярной серии (operculum у хорошо сохранившегося вида *L. uranensis* имеет сильно зауженный дорсально край), иной рельефностью гребней на боковых чешуях (см. Замечания) и значительно меньшим числом поперечных рядов чешуй (55 вместо 70 и 80 у *L. uranensis* и *L. barbalepis* соответственно).



От рода *Isadia* A. Minich род *Kluchevichthys* отличается строением maxillare, дорсальный край посторбитальной пластины которого прямой, в то время как у *Isadia* он выпуклый (по *I. suchonensis*; строение maxillare других видов рода неизвестно), слабой орнаментацией покровных костей черепа, состоящей из редких мелких треугольных бугорков и очень коротких, тонких единичных гребней, в то время как у *Isadia* орнамент формируют многочисленные крупные бугры (по *I. suchonensis*).

От рода *Alvinichthys* Esin, 1995 новый род также отличается орнаментом покровных костей крыши черепа (у *Alvinichthys* его формируют изогнутые валики и округлые бугорки), а также более чем в полтора раза меньшим числом вертикальных рядов чешуй (у *Alvinichthys* их более 80), большим (на 10) числом лепидотрихий в спинном плавнике, меньшим числом лучей в анальном плавнике, положением начала спинного плавника над задним краем брюшных (у *Alvinichthys* начало спинного плавника находится над передней четвертью брюшных), а также положением конца спинного плавника ближе к уровню середины анального (у *Alvinichthys* спинной плавник оканчивается над началом анального).

От рода *Adzvalepis* Yankevich, 1998 новый род отличается менее развитым сочленовным шипом чешуй передней половины тела, более разрозненным распределением и более глубокой рассеченностью ганоиновых гребней свободного поля, более крупной зазубренностью заднего края чешуй.

От рода *Eurynotoides* Berg, 1940 новый род отличается меньшим числом вертикальных рядов чешуй.

Замечание. Описанные виды рода *Larkosubia* характеризуются резкими отличиями в строении боковых чешуй передней части тела, демонстрируя иные пропорции, толщину и характер взаимного расположения ганоиновых гребней, причем по многим параметрам чешуи нового рода находятся внутри диапазона вариабельности этих структур внутри рода *Larkosubia*, хотя морфологически не идентичны ни одному из описанных видов. Особенно очевидны отличия от описанной по изолированным чешуям *L. tokense*, демонстрирующей иные форму и длину ганоиновых гребней на чешуях средней части тела, менее выраженный вентральный наклон их окончаний, а также большую массивность гребней и образуемых ими каудальных шипов. Напротив, организацией гребней свободного поля у боковых чешуй вблизи головы (их субтреугольной формой, малой протяженностью, неупорядоченным расположением и элементами каскадного перекрытия спереди назад) новый род очень напоминает *L. barbalepis*, хотя и отличается меньшей рельефностью всех ганоиновых структур.

***Kluchevichthys praeclarus* A. Minich, Bulanov et Andrushkevich, sp. nov.**

Табл. I, фиг. 1–5; табл. II, фиг. 1–9

Название вида *praeclarus* лат. – прекрасный.

Голотип – экз. СГУ № 104-Б/2554, почти целая рыба без переднего кончика рыла и с не полностью сохранившимися грудными и хвостовым плавниками; Тетюшский р-н, Республика Татарстан, правый берег р. Волги в 3.5 км выше г. Тетюши, местонахождение Ключевской овраг; средняя пермь, верхняя часть уржумского яруса.

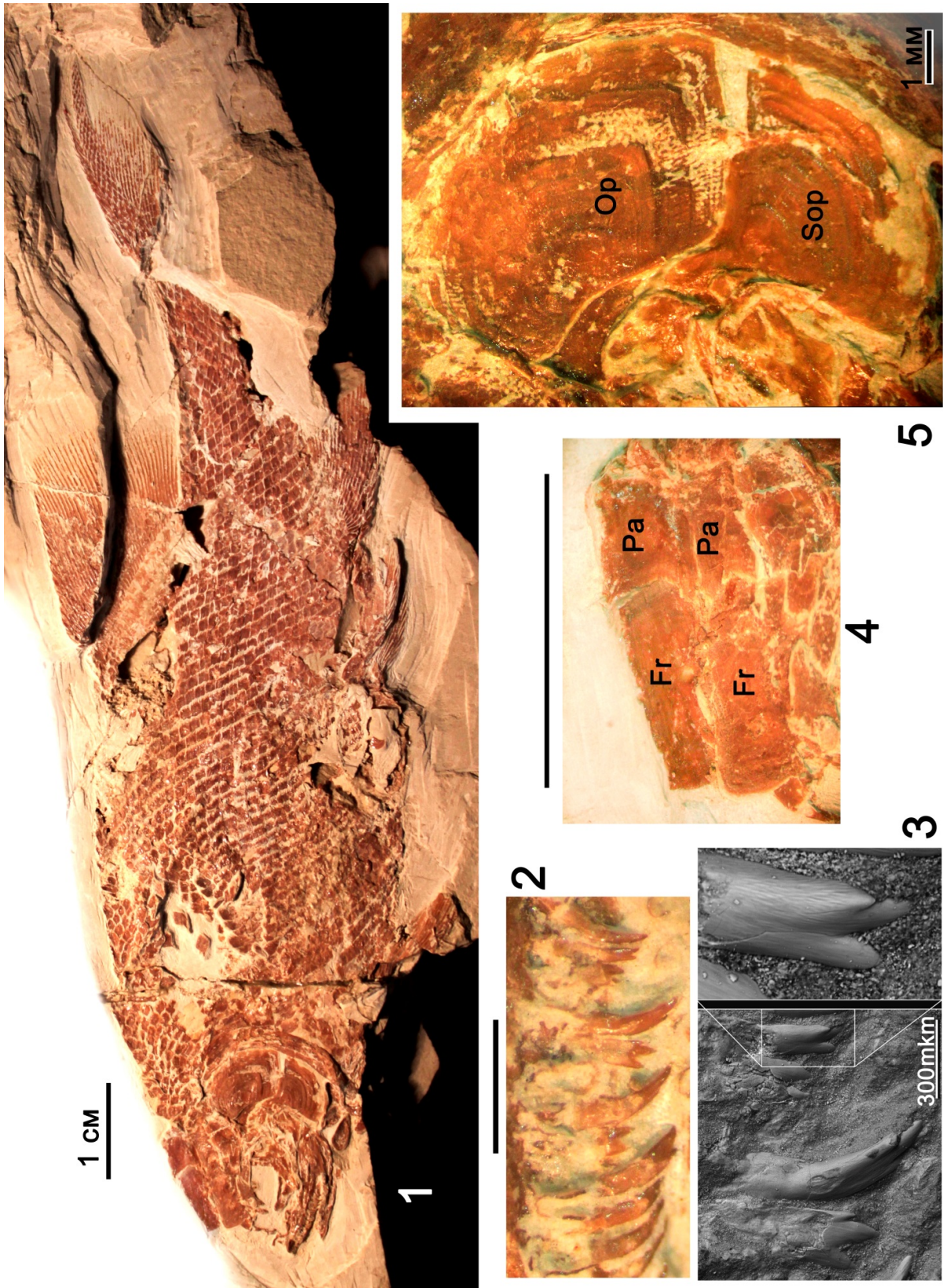
Описание. *Общая характеристика.* Небольшая рыба с веретеновидной формой тела; длина голотипа около 130 мм (табл. I, фиг. 1). Сохранность образца хорошая. Отсутствует кончик рыла, слегка сместились кости головы, неполностью сохранилась передняя часть чешуйного покрова, а также грудные плавники и нижняя лопасть хвостового плавника.

Строение черепа. Длина головы почти в пять раз меньше полной длины тела. Frontale крупное, прямоугольной формы; его длина равна 11 мм. Длина parietale примерно в два раза меньше длины лобной кости; ширина их практически совпадает (табл. I, фиг. 4). Operculum округлой формы, со слабовыпуклым передним краем; его задний край выпуклый, верхний и нижний – прямые. Suboperculum по площади почти в два раза меньше operculum и имеет форму веера: его небольшая антеро-дорсальная часть, составляющая третью часть высоты кости, сильно сужена (табл. I, фиг. 5). Нижний край suboperculum необычайно расширен, выпуклый; боковые края прямые и направлены от выпуклого края к зауженной верхней части кости, где они образуют прямоугольной формы дорсальный отросток. Орнамент вышеперечисленных покровных костей черепа сохранился плохо. Его можно наблюдать в постеро-дорсальной части operculum, где остались следы редких коротких тонких продольных гребней. На небольших участках frontale и фрагментах других покровных костей представлен орнамент из редких мелких, треугольных, заостренных кзади бугорков и очень коротких тонких единичных гребней.

Фототаблица 1. Фиг. 1–5. *Kluchevichthys praeclarus* A. Minich, Bulanov et Andrushkevich, gen. et sp. nov. Голотип СГУ, № 104-Б/2554; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Ключевской овраг; средняя пермь, верхняя часть уржумского яруса: 1 – общий вид; 2, 3 – зубы в задней трети зубного ряда maxillare; 4 – окостенения осевого отдела дерматокраниума; 5 – кости оперкулярной серии. Обозначения: Fr – frontale, Pa – parietale, Op – operculum, Sop – suboperculum. Масштабная линейка для фиг. 1 и 4 равна 10 мм, для фиг. 2 и 5 – 1 мм; 3 – 0,3 мм (крайне правый зуб увеличен дополнительно в 2,6 раза) (цвет онлайн)



Фототаблица 1





Сами бугорки и гребни скульптурированы мелкими гребешками.

Узкий передний конец *maxillare*, несущий зубы, равен по длине оттянутой вниз и хорошо развитой посторбитальной пластине кости, дорсальный край которой практически прямой. Скульптура на *maxillare* отсутствует.

На образце представлены коронки только верхнечелюстных зубов, верхняя часть которых отделена от несущей кости вблизи зоны имплантации. Нижнечелюстные зубы деформированы сходным образом, о чем свидетельствуют сломы оснований, наблюдаемые непосредственно ниже верхнечелюстного зубного ряда; при этом их апикальные отделы погружены в породу, в связи с чем строение нижнечелюстных зубов у рассматриваемого таксона остается неизвестным.

Количество зубов в наблюдаемой части левого *maxillare* составляло не менее 20. В этой же части зубного ряда высота зубов примерно одинакова за исключением трех последних зубов челюсти, немного меньших по размеру и имеющих более узкие коронки (табл. I, фиг. 2). Все неповрежденные зубы имеют трикуспидное строение (табл. I, фиг. 3); прочие зубы либо экспонируются сбоку, что, предположительно, не позволяет наблюдать одну из боковых вершинок, либо имеют повреждения в том месте, где она переходит в основание коронки. Тем не менее нельзя исключить бикуспидную форму самых передних максиллярных зубов у рассматриваемого вида, а наличие зубов такого плана строения в нижней челюсти у *Kluchevichthys*, принимая во внимание характер гетеродонтии зубов маргинальной серии у эвринотоидформ в целом [9], а также слабое развитие заднего бокового зубца максиллярных зубов у новой формы (см. ниже), представляется вполне вероятным.

Все зубцы коронок челюстных зубов конической формы и имеют хорошо развитые акродиновые наверхия. Центральный зубец имеет наибольшую высоту и резко выступает относительно боковых (табл. I, фиг. 3). Последние заметно отличаются по размеру, высоте и ориентации. Так, зубец, расположенный с обращенного каудально края коронки (задний зубец), очень мал. Он значительно меньше зубца на противоположной стороне, сильнее приближен к центральному зубцу и отделяется от него узким зазором. Зубец, расположенный с обращенной роstralно стороны коронки (передний зубец), значительно крупнее, имеет массивное основание, резко отделен от центрального конуса широкой V-образной вырезкой и наклонен к нему под большим углом по сравнению с задним зубцом. Насколько позволяет судить сохранность, основание крупного зубца имеет выраженную режущую окантовку со стороны центрального конуса. Различные размер

и ориентация боковых зубцов придают верхнечелюстным зубам *K. praeclarus* асимметричное строение, характерное для большинства растительноядных эвринотоидформ [9].

Микроскульптура зубов образована веретеновидными трабекулами, которые хорошо различимы на лабиальной стороне коронки и боковых сторонах зубцов (лингвальная сторона зубов недоступна для наблюдения). Поперечные сломы оснований верхнечелюстных зубов демонстрируют их выраженное лабио-лингвальное удлинение (длина более чем в два раза превышает ширину), что свидетельствует о наличии у зубов умеренно выраженных контрфорсов.

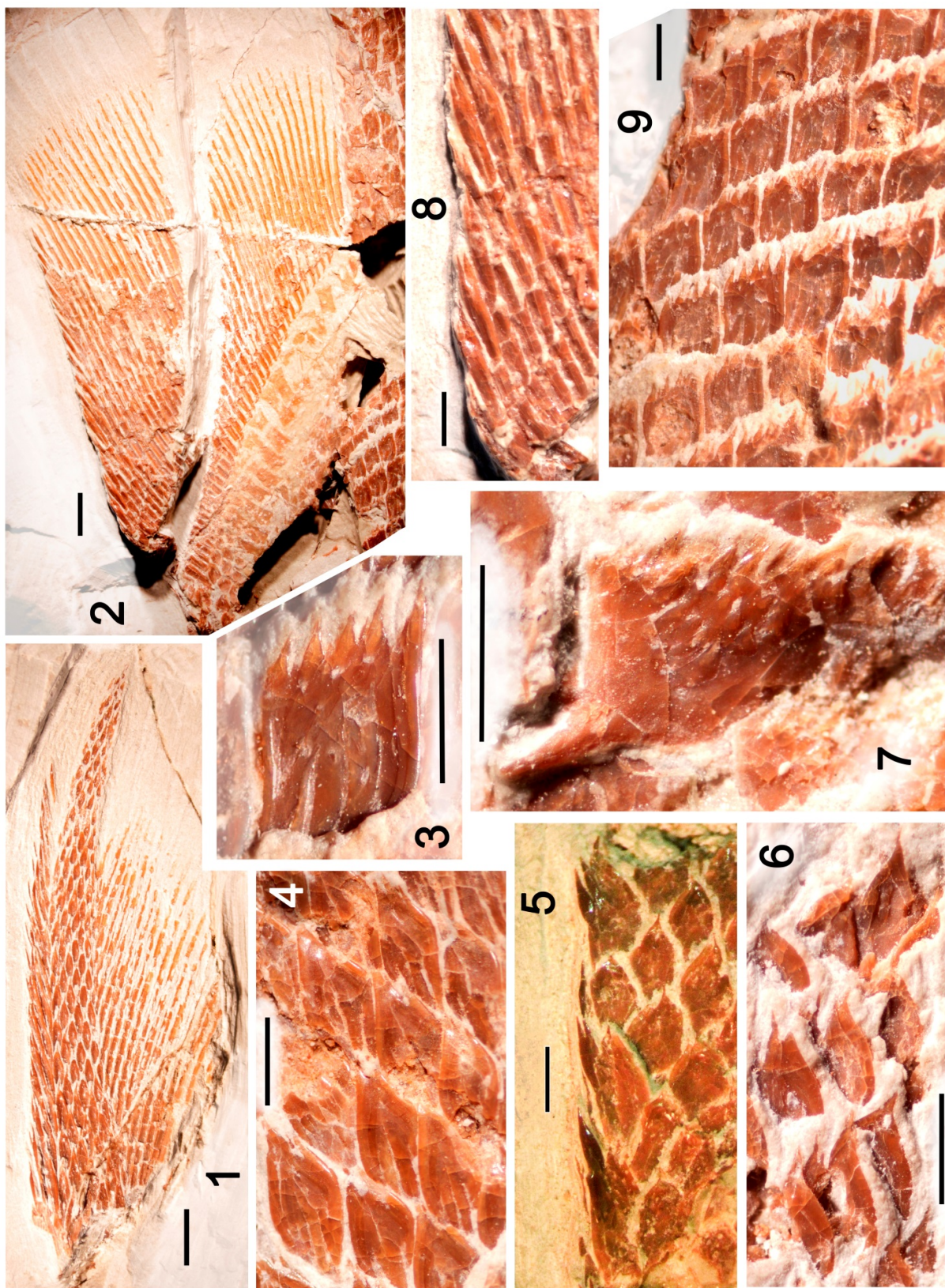
Cleithrum с короткой горизонтальной и высокой вертикальной ветвью, конец которой доходит до уровня нижней трети *operculum*. *Supracleithrum* ланцетовидной формы; его орнамент представлен единичными уплощенными короткими гребешками.

Строение посткраниального скелета. Грудные плавники проксимально нечленистые. Брюшные имеют узкое основание, лежат ближе к анальному плавнику, чем к грудным, и содержат не менее 10 лучей, сегменты (членики) которых удлиненные. Анальный плавник с 22–25 лепидотрихиями, членики которых относительно длинные и несут не менее чем по два зубца-шипика по заднему краю. Перед анальным плавником расположены две анальные пластины, скульптурированные длинными, хорошо выраженными высокими гребнями; гребни продольные, заострены кзади. Спинной плавник большой, высокий, с длинным основанием, которое более чем вдвое превышает основание анального плавника (табл. II, фиг. 2). Начало спинного плавника расположено над окончанием брюшных, конец – над серединой анального. Спинной плавник содержит 50 лучей из удлиненных сегментов, которые, как и у анального плавника, осложнены по заднему краю двумя длинными заостренными зубцами (табл. II, фиг. 8). Последние приурочены к основанию и к дорсальному краю сегментов. Лучи плавников дистально дихотомически не ветвятся. Ширина радиалей в 2.6 раза меньше длины; их дорсальный и вентральный края слегка расширены. Количество радиальных

→
Фототаблица 2. Фиг. 1–9. *K. praeclarus*, *gen. et sp. nov.* Голотип СГУ, № 104-Б/2554, детали строения посткраниального скелета: 1 – верхняя лопасть хвоста; 2 – спинной плавник; 3 – боковая чешуя в средней части тела; 4 – чешуи задней половины хвостового стебля; 5 – чешуи вдоль спинного края позади головы (до спинного плавника); 6 – чешуи абдоминального участка тела впереди брюшных плавников; 7 – боковая чешуя в передней четверти тела; 8 – фрагмент дорсального края спинного плавника; 9 – чешуйный покров боковой поверхности тела между спинным и анальным плавниками. Масштабная линейка для фиг. 1 и 2 равна 2 мм, для фиг. 3–9 – 1 мм (цвет онлайн)



Фототаблица 2





элементов в плавнике не менее 19. В центральной части плавника одному радиальному элементу соответствуют два-три плавниковых луча. У оснований спинного и анального плавников располагаются небольшие зоны из мелких чешуй.

Хвостовой плавник длинный, гетероцеркальный (табл. II, фиг. 1). Его эпаксиальная (эпихордальная) лопасть тонкая и длинная. Перед ее началом располагаются пять-шесть относительно крупных, слегка удлинённых коньковых чешуй, сменяющиеся кзади длинными парными фулькрами кончики которых (в передней части дорсального края лопасти) раздваиваются на разновеликие зубцы игольчатой формы. Следует отметить, что подобные фулькры имеют и другие плавники.

Гипаксиальная лопасть сохранилась не полностью (ее можно наблюдать только в породе с противоположной стороны образца).

Форма и скульптура чешуй имеют сильную топографическую изменчивость (табл. II, фиг. 3–7, 9). Все чешуи тонкие, сзади зазубренные и скульптурированы ганоиновыми гребнями. Число поперечных рядов чешуй от головы до начала нижней лопасти хвоста равно 55.

Боковые чешуи вблизи головы относительно большие и высокие (табл. II, фиг. 7); они имеют вытянутый и сильно заостренный верх и немного кпереди антеро-дорсальный угол. Сочленовный шип меньшего размера, расположен ближе к переднему краю чешуи, но также заострен. Передняя сочленовная поверхность (ПСП) достаточно большая; ее размеры колеблются от 1/2 до 1/4 длины чешуи. Конфигурация ПСП варьирует: она иногда может занимать не только переднюю часть чешуи, но и значительную площадь ее дорсальной поверхности. Свободное поле орнаментировано треугольными косо направленными и сильно заостренными кзади гребнями разного размера, из которых передние и дорсальные самые короткие. Последующие гребни удлиняются и в конце образуют зазубренный край чешуи из длинных заостренных уплощенных гребней. Внутренняя поверхность чешуй практически гладкая, со слабо выраженным вертикальным килем и слабо заглубленной треугольной ямкой. Задняя половина внутренней поверхности чешуй несет поры.

Остальные боковые чешуи, расположенные до середины тела, скульптурированы неравномерными по ширине преимущественно длинными гребнями, частично сливающимися, реже перекрывающимися друг друга (табл. II, фиг. 3). Все они берут начало от переднего края свободного поля. Относительно широкие впереди, гребни кзади заостряются, образуя зазубренность заднего края чешуй из сильно заостренных удлинённых зубчиков. В каудальном направлении облик скульптуры постепенно изменяется вслед за уменьшением чешуй и приобретением

ими ромбовидной формы. Начинает проявляться сильная вариабельность в положении начала ганоиновых гребней относительно переднего края чешуи, в их ширине и форме; разделяющие их прорезы становятся широкими и часто достигают середины длины свободного поля, замыкаясь в задней его части в поровидные лакуны. При этом заостренность и относительная длина каудальных зубцов остаются практически прежними.

Чешуи, расположенные ближе к спине, имеют большую сочленовную поверхность, площадь которой значительно превосходит орнаментированное свободное поле (табл. 2, фиг. 7). В этом случае скульптура развита сильнее в задне-нижнем участке чешуй. Спинной край покрывают чешуи, дорсальный край которых осложнен двумя-тремя длинными мощными иглообразно заостренными кзади и приподнятыми вверх зубцами (табл. II, фиг. 5). Сохранность образца не позволяет описать строение коньковых чешуй впереди от спинного плавника.

Брюшные чешуи узкие, продольно вытянутые; их длина превышает высоту в 2–2.5 раза, однако соответствует длине вышележащих боковых чешуй (табл. II, фиг. 6). Орнамент состоит из продольных слегка выпуклых гладких гребней, проходящих вдоль как дорсального, так и вентрального края свободного поля. Эти гребни каудально заостряются, образуя один-два зубчика. Обычно между ними размещается еще один достаточно длинный гребень с широким основанием и острым кончиком. Тенденция расположения немного более крупных верхнего и нижнего гребней на свободном поле прослеживается у всех чешуй, находящихся и позади вертикали спинного плавника, включая таковые хвостового стебля.

Размеры (в мм): общая длина скелета 129, максимальная высота 31, длина головы 25, высота головы в затылочной части 22, расстояние от заднего края головы до начала спинного плавника 40, до начала анального 46, длина основания анального плавника 12, длина основания спинного плавника 21.

Материал. Голотип

Обсуждение

Рыбы отряда *Eugynotoidiformes* – таксономически и морфологически разнообразная группа ископаемых актиноптеригий Восточной Европы, остатки которой фиксируются в региональном разрезе начиная с шешминского горизонта уфимского яруса (род *Adzvalepis*), и исчезающая на границе перми и триаса. Отряд включает единственное семейство *Eugynotoidiidae* [2, 10], в составе которого описаны (включая *K. praeclarus gen. et sp. nov.*) восемь родов и 13 видов. Особое значение в сообществах пермских позвоночных эвринотоидиформы приобретают, по-



видимому, начиная с конца уржумского века, когда в пресноводных и солоноватоводных экосистемах [11–15] появляются таксоны растительноядной трофической специализации, в совокупности сформировавшие первичный спектр биоморф, освоивших нишу консументов первого порядка [9, 14, 16–20]. Имеющиеся морфологические данные свидетельствуют, что переход к данной трофической специализации внутри эвринотоидиформ сопровождался значительной модификацией зубной системы, элементы которой легко распознаются даже в изолированном состоянии, что в большинстве случаев позволяет определять конкретные таксоны в ориктокомплексах, характеризующихся разрозненным характером захоронения остатков. Последнее определяет значительный потенциал группы для внутрирегиональных стратиграфических корреляций.

Действительно, в морфологическом аспекте зубная система растительноядных эвринотоидиформ сильно модифицирована в сравнении с таковой у разнообразных позднепалеозойских актиноптеригий. Она характеризуется однорядным расположением челюстных зубов, их сокращенным количеством в челюстной аркаде, поликуспидной организацией коронок, дифференцировкой зубов – как размерной, так и габитуальной – по длине зубных рядов, выраженным удлинением зубных оснований (т. е. наличием у них в большей или меньшей степени развитого контрфорса), а также специфической лабиоплевродонтной имплантацией маргинальных зубов [2, 9, 10, 16, 19–21]. Важной характеристикой зубной системы эвринотоидиформ является инвертированное расположение структур коронок зубов верхней и нижней челюстей.

Наиболее примитивным представителем эвринотоидиформ-фитофагов, для которых устанавливается большинство перечисленных параметров, является *Kichkassia furcae*, описанная из позднеуржумского местонахождения Кичкасс в Оренбургской области [2, 10, 16]. В настоящее время этот вид определен во многих местонахождениях, расположенных в бассейнах Средней Волги и Северной Двины (Яшкино-1: экз. СГУ, №№ 104-Б/2397, 3111, 3034, 3035, изолированные чешуи; Безводовка-1: экз. СГУ, №№ 104-Б/2505, 3703, 3704, 3548 и др., фрагменты тела и плавников; Повойска: экз. СГУ, №№ 104-Б/2782 и 2787, отдельные чешуи; Сундырь-1: экз. СГУ, № 104-Б/3713, чешуя; Монастырский овраг: экз. СГУ, №№ 104-Б/3135, 3144, 3618, 3138, 3145, 3153, 3172, 3242 и др.: зубы, изолированные чешуи и фрагменты чешуйного покрова; Дмитриево: экз. СГУ, № 104-Б/2912, изолированные чешуи). Вид характеризуется присутствием в составе маргинального озубления зубов бикуспидного строения [2, 16]. В местонахождении Кичкасс, однако, отмечаются и более специализированные представители группы с уве-

личным (до пяти) числом коронарных зубцов (*Larkosubia uranensis*, *L. barbalepis*), что придает зубам характерную веерную форму. Данный морфологический тип зубной системы, ассоциируемый с питанием нитчатыми водорослевыми агрегатами, прослеживается внутри семейства до самого конца перми и с момента возникновения послужил основой для ряда уклоняющихся модификаций, связанных, в частности, с переходом к соскребающему типу питания перифитомом, собираемого с относительно твердых плоских субстратов (*Vologdinia opokiensis*: [22]). Для таких форм характерна расширенная форма некоторых зубцов коронки, а в наиболее специализированных конструкциях (*Isadia arefevi*) их слияние (частичное или полное) в широкие секировидные пластины, несущие характерные площадки стирания с лабиальной стороны и расположенные в центральной части рабочего профиля зубов [22]. Примечательно, что переход к соскребающему типу питания был реализован эвринотоидиформами уже на самом раннем этапе их трофической переориентации в направлении фитофагии. Об этом свидетельствуют находки изолированных зубов, аналогичных таковым *Vologdinia opokiensis* в позднеуржумском местонахождении Монастырский овраг-D, а также зубов, отнесенных к самостоятельному роду *Minicholepis* (*M. primus*) в местонахождении Иванцевка, датируемого по тетраподам и литостратиграфическим данным уржумско-раннесевродвинским интервалом [21]. Диагностической характеристикой *Minicholepis* является сочетание трикуспидного строения зубов с наличием у них сильно расширенного центрального зубца, в то время как боковые зубцы сохраняют коническую форму. Данная конструкция в совокупности с сильно развитыми контрфорсами и наличием характерной лабиальной площадки стирания вдоль всего рабочего края расширенного центрального зубца указывает на доминирование у *M. primus* при питании соскребающей функции челюстного аппарата, а также происхождения *Minicholepis* от форм с трикуспидным строением коронок, приоритетно питавшихся путем обрезки нитчатых водорослевых агрегатов (Bulanov et al., 2023).

До настоящего времени среди описанных эвринотоидиформ не были известны таксоны, которые в строении челюстных зубов сочетали бы трикуспидное строение коронок с простой конической формой всех образуемых ими зубцов. *Kluchevichthys praeclarus* является первой такой формой, и таким образом, заполняет лакуны в основных филогенетических линиях, сформировавшихся на стадии базальной радиации растительноядных *Eurynotoidiformes*. С равным успехом эта форма может рассматриваться в качестве предкового таксона как для биоморф той же трофической специализации, коронки которых несут расширенный



набор зубцов конической формы (*Lapkosubia spp.*, *Isadia suchonensis*), поскольку наблюдаемые здесь отличия сводятся исключительно к количественным характеристикам, так и видов, перешедших к соскребающей и обкусывающей стратегии фуражировки, таких как *Minicholepis primus* и *Isadia aristoviensis* (подразумеваемая полифилия рода *Isadia*) соответственно, поскольку в основе морфологии их челюстного озубления лежит примитивный трикуспидный морфотип. При этом зубы *Kluhevichthys* уже имеют выраженную асимметрию формы рабочей части зуба, обусловленную разной высотой боковых зубцов и наблюдаемую у более специализированных форм семейства вне зависимости от их таксономической принадлежности и практикуемого типа питания (срезание, соскребание или общипывание).

Заключение

По хорошо сохранившемуся в породе скелету среднепермской лучеперой рыбы (ее относительный возраст около 261 млн лет) из уржумских отложений в Республике Татарстан впервые изучен и описан новый вид лучеперой рыбы *Kluhevichthys praeclarus*. Он отнесен к впервые выделенному новому роду *Kluhevichthys* и помещен в семейство *Eurynotoiidae* Minich et A. Minich, 1990 (отряд *Eurynotoiiformes* Minich et A. Minich, 1990).

Библиографический список

1. Миних А. В., Миних М. Г. Рыбы // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья / под ред. Н. К. Есауловой и В. Р. Лозовского. Казань : Экоцентр, 1996. С. 258–269.
2. Миних А. В., Миних М. Г. Ихтиофауна перми Европейской России. Саратов : ИЦ «Наука», 2009. 244 с.
3. Миних А. В., Миних М. Г., Андрушкевич С. О. Ихтиофауна в опорных разрезах средней и верхней перми Восточной Европы. Комплексы и зональная шкала. Статья 2. Бассейн Волги и Урала // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия : Науки о Земле. 2020. Т. 20, вып. 1. С. 56–63. <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2020-20-1-56-63>
4. Миних М. Г., Миних А. В., Молоствовская И. И., Андрушкевич С. О. К вопросу о точке стратиграфической границы северодвинского яруса // Недра Поволжья и Прикаспия. 2009. Вып. 58. С. 31–38.
5. Буланов В. В. Новые находки тетрапод в разрезе лимитотипа северодвинского региона яруса верхней перми Восточной Европы у села Монастырское (Татарстан) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса северной Евразии : материалы V Международной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения В. П. Амалицкого (Москва, 22–23 ноября 2010 г.) / ред. В. К. Голубев, А. Г. Сенников. М. : Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, 2010. С. 53–56.
6. Силантьев В. В., Есин Д. Н. Опорный разрез татарского яруса в Монастырском овраге (Приказанское Поволжье) // Вестник Московского университета. Серия 4: Геология. 1993. № 4. С. 38–48.
7. Гусев А. К. Опорный разрез татарского яруса у с. Монастырское // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья / под ред. Н. К. Есауловой и В. Р. Лозовского. Казань : Экоцентр, 1996. С. 123–140.
8. Mouraviev F., Arefiev M., Silantiev V., Balabanov Yu., Bulanov V., Bakaev A., Zharinova V. Monastery ravine section. Stratotype of the Urzhumian and limitotype of the Severodvinian stage // Type and reference sections of the Middle and Upper Permian of the Volga and Kama River Regions. A Field Guidebook of XVIII International Congress on Carboniferous and Permian. Kazan, August, 16–20, 2015 / D. K. Nurgaliev, V. V. Silantiev, S. V. Nikolaeva, eds. Kazan : Kazan University Press, 2015. 120–137 p.
9. Pindakiewicz M., Tałanda M., Sulej T., Niedźwiedzki G., Sennikov A. G., Bakaev A. S., Bulanov V. V., Golubev V. K., Minikh A. V. 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 Palaeontologica Polonica. 2020. Vol. 65, № 1. P. 71–79.
10. Миних М. Г., Миних А. В. Ревизия некоторых палеонисков и новые рыбы из верхней перми Восточно-Европейской платформы и возможности использования их в стратиграфии // Вопросы геологии Южного Урала и Нижнего Поволжья : сб. науч. тр. / ред. О. И. Алёшечкин. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1990. С. 84–104.
11. Миних А. В., Миних М. Г., Погуца Т. И., Голубев А. В. Тафономические исследования местонахождения Кичкасс в позднепермских медистых песчаниках // Материалы по методам тафономических исследований : межвуз. науч. сб. / под ред. Г. В. Кулевой, В. Г. Очева. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1992. С. 108–120.
12. Игнатъев В. И. Общие закономерности фациальной изменчивости верхнепермских отложений Урало-Поволжья // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья / под ред. Н. К. Есауловой, В. Р. Лозовского. Казань : Экоцентр, 1996. С. 191–207.
13. Кринари Г. А. Палеогеография татарского бассейна в районе парастратотипа по литолого-минералогическим данным // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Приказанского района : материалы к Междунар. симп. «Верхнепермские стратотипы Поволжья» (Казань, 28 июля – 3 августа 1998 г.). М. : ГЕОС, 1998. С. 80–83.
14. Миних А. В., Миних М. Г. Рыбы Восточной Европы на рубеже палеозоя и мезозоя. Трофические связи и палеогеографические аспекты // Эволюция жизни на Земле : материалы III Междунар. симп. (Томск, 1–3 ноября 2005 г.) / отв. ред. В. М. Подобина. Томск : Изд-во ТГУ, 2005. С. 35–37.
15. Молоствовская И. И. Экскурсы Казанского моря на Русскую плиту в северодвинский век // Проблемы



- палеоэкологии и исторической геоэкологии : сб. тр. Всерос. науч. конф., посвящ. памяти В. Г. Очева (Саратов, 24–27 сентября 2014 г.) / ред. А. В. Иванов. Саратов : Кузница рекламы, 2014. С. 112–114.
16. Миних М. Г. Значение тафономических исследований местонахождений рыб при интерпретации генезиса позднепермских и триасовых отложений // Материалы по методам тафономических исследований / под ред. Г. В. Кулевой, В. Г. Очева. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 1992. С. 96–108.
 17. Esin D. N. Peculiarities of trophic orientation changes in paleoniscoid assemblages from the Upper Permian of the European part of Russia // *Modern Geology*. 1997. Vol. 21, № 1. P. 185–195.
 18. Миних М. Г., Миних А. В. Обзор позднепермской и триасовой ихтиофауны Европейской России и сопредельных территорий // Вопросы палеонтологии и стратиграфии верхнего палеозоя и мезозоя (памяти Г. Г. Пославской) / ред. А. В. Иванов. Саратов : Научная книга, 2004. С. 155–167. (Тр. НИИ Геол. СГУ им. Н. Г. Чернышевского. Нов. сер. Т. XVI).
 19. Буланов В. В., Миних А. В. Конвергентный морфогенез зубной системы тетрапод и лучеперых рыб средней-поздней перми Восточной Европы // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия : тез. докл. конф. (Москва, 22–24 ноября 2017 г.). М. : Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, 2017. С. 9–11.
 20. Миних А. В., Арефьев М. П., Голубев В. К. Новый вид рыбы рода *Isadia* (Actinopterygii, Eurynotoidiformes) из нового местонахождения на р. Малая Северная Двина (терминальная пермь, Вологодская область) // Палеонтологический журнал. 2015. № 6. С. 54–63.
 21. Bulanov V. V., Minikh A. V., Golubev V. K. *Minicholepis primus* gen. et sp. nov., the new Eurynotoidiform fish (Actinopterygii) from the Permian of European Russia // *Paleontological Journal*. 2022. Vol. 56, № 11. P. 1363–1371.
 22. Бакаев А. С. Новый морфотип зубов рыб отряда Eurynotoidiformes (Actinopterygii) из верхнепермских отложений Европейской России // Палеонтологический журнал. 2020. Т. 54, № 2. С. 78–86.

Поступила в редакцию 29.02.2024; одобрена после рецензирования 23.03.2024; принята к публикации 05.04.2024
The article was submitted 29.02.2024; approved after reviewing 23.03.2024; accepted for publication 05.04.2024