ПРИРОДА

9 2022

СКОЛЬКО НУЖНО МЕСТОРОЖДЕНИЙ ПОЛЕЗНЫХ ИСКОПАЕМЫХ ДЛЯ ПРОИЗВОДСТВА ОДНОГО МОБИЛЬНОГО ТЕЛЕФОНА?

С.3

ISSN 0032-874X
9 770032 874009

Удивительные циклиды — свидетели Великого пермского вымирания

Часть I

Э.В.Мычко[1,2,3]

[1]Институт океанологии имени П.П.Ширшова РАН (Москва, Россия)

[2]Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН (Москва, Россия)

[3]Палеонтологический институт имени А.А.Борисяка РАН (Москва, Россия)

Циклиды — вымершая группа ракообразных, ископаемые остатки которых очень редки в геологической летописи. Циклиды полны загадок: до сих пор невозможно найти им точное место в системе членистоногих; неизвестно, кто мог быть их предком и почему они исчезли. Описано лишь 54 вида этих древних животных — «капля в море» видового разнообразия членистоногих. Долгое время циклиды мало интересовали палеонтологов. Сегодня же накопилось достаточно материала, чтобы его обобщить, провести таксономическую ревизию и сделать осторожные предположения об их происхождении и эволюции.

Ключевые слова: палеонтология, членистоногие, ракообразные, циклиды.

Эдуард Вагифович Мычко, палеонтолог, кандидат геолого-минералогических наук. Научные интересы связаны с изучением трилобитов карбона и перми, ископаемых ракообразных позднего палеозоя и мезозоя, палеонтологии и стратиграфии Прибалтики. Автор научно-популярной книги «Ископаемая летопись Янтарного края: Естественная история Калининградской области».
e-mail: eduard.mychko@gmail.com

Мое знакомство с этими удивительными ископаемыми случилось летом 2016 г. в разогретом солнечными лучами карьере, образованном на месте некогда величественного Шахтау — одного из четырех шиханов* Башкирии. Я вместе с коллегами-палеонтологами А.В.Мазаевым и М.С.Бойко занимался поиском остатков древних обитателей раннепермского рифа, который образовался в теплом морском бассейне, раскинувшемся там около 295 млн лет назад. Среди невероятного разнообразия окаменелостей встречались редкие для пермских отложений фрагменты панцирей трилобитов — именно они интересовали меня в качестве научного материала. На четвертый день Бойко озадачил нас необычной находкой — небольшим, около 1 см, окаменелым «колпачком» коричневого цвета, явно имеющим «членистоногое происхождение», о чем говорили признаки симметрии, скульптуры и фоссилизированное вещество покровов, очевидно представлявшее собой хитин, схожее с таковым у найденных здесь же трилобитов. В то время я совершенно не представлял, чем эта находка может быть. Фотография окаменелости была направлена А.С.Алексееву — профессору кафедры палеонтологии геологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова, который сооб-

* Шиханы — изолированные возвышенности в Башкирском Предуралье — были представлены четырьмя горами-одиночками: Торатау, Шахтау, Юрактау и Куштау, образующими узкую цепочку, вытянутую на 20 км вдоль р.Белой. Расположены вблизи городов Стерлитамака, Ишимбая и Салавата. Представляют собой остатки барьерного рифа, образовавшегося в морском бассейне в начала пермского периода.

© Мычко Э.В., 2022

DOI:10.7868/S0032874X22090022

щил, что мы нашли окаменелую циклиду. Как оказалось позже — новый вид и род. С того времени циклиды стали одной из моих любимых групп древних членистоногих.

История открытия циклид

История открытия этих загадочных ископаемых членистоногих берет свое начало с середины XIX в. и восходит к исследованиям мэтров-основателей палеонтологии.

Знаменитый английский геолог и палеонтолог Дж.Филлипс, известный в первую очередь разработкой первой глобальной стратиграфической шкалы, долгое время занимался изучением отложений и окаменелостей графства Йоркшир. По результатам продолжительных исследований он в 1836 г. опубликовал труд «Иллюстрации к геологии Йоркшира» [1], снабженный разнообразными геологическими картами, разрезами и детализированными рисунками различных фоссилий. Среди большого числа окаменелостей на одной из таблиц, рядом с рисунками каменноугольных трилобитов и наутилоидей был изображен любопытный экземпляр, обладающий весьма специфичным строением, — небольшой округлый панцирь имел радиальные лучи, отходящие от центральной возвышенности. Филлипс посчитал эту находку головным щитом членистоногого, отнесенного им условно к роду агностус (*Agnostus*? *radialis*). Агностиды — это такие небольшие кембрийские и ордовикские членистоногие, которых сегодня одни исследователи продолжают считать настоящими трилобитами, а другие — близкой, сестринской к ним группой.

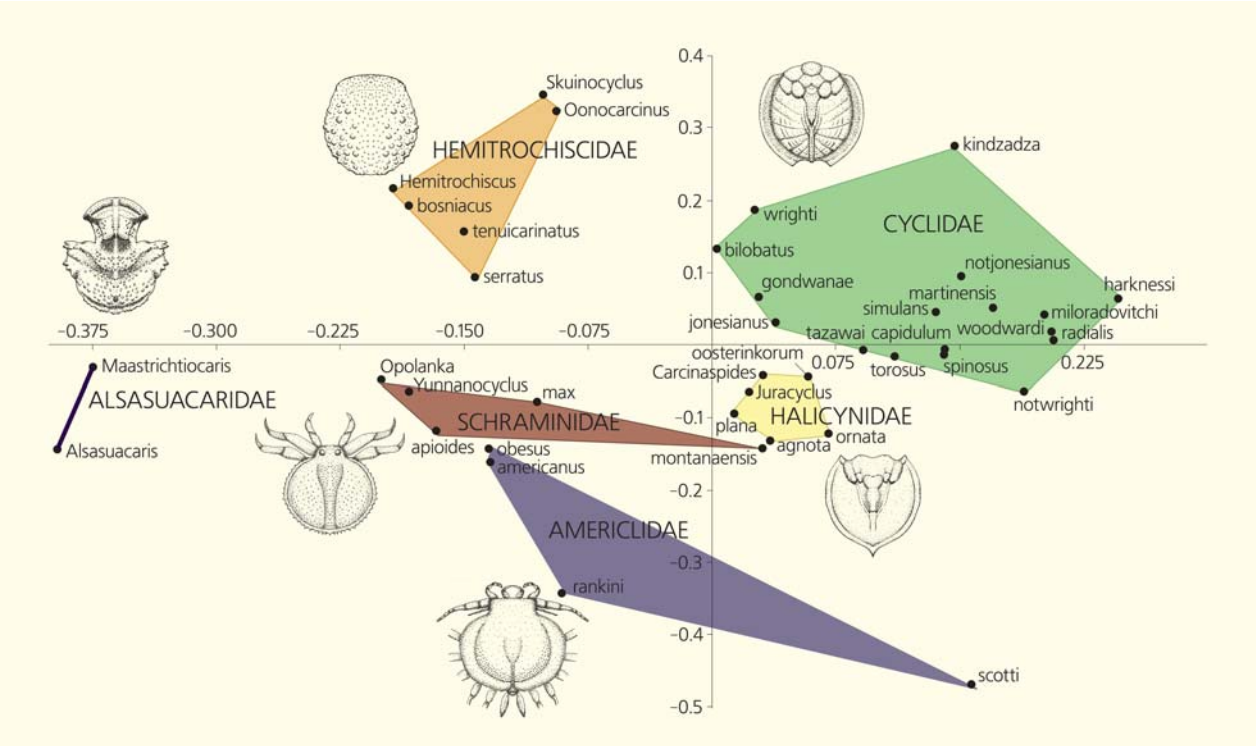
Двумя годами позже выдающийся немецкий палеонтолог Г.фон Майер, открывший знаменитого археоптерикса в юрских литографических известняках Золенгофена, описал необычного мечехвоста *Limulus agnotus* из триасовых отложений Германии (из слоев, называемых раковинные известняки) [2]. А еще немного позднее, в 1844 г., на основании этой же находки, установил другой род — *Halicyne* [3], позже [4] признав, что эта окаменелость — остаток ракообразного.

В 1841 г. с окаменелостями, опубликованными в труде Филлипса, ознакомился бельгийский палеонтолог Л.-Г.де Конинк, которого заинтересовала необычная для трилобитов морфология «щита» *Agnostus*? *radialis*. Де Конинк пришел к выводу, что это не фрагмент панциря трилобита, а ископаемый остаток панциря целого организма [5].

Название группе этих вымерших существ дал в 1928 г. палеонтолог М.Глесснер [6], знаменитый первооткрыватель эдиакарской фауны. Циклид причисляли к совершенно разным группам членистоногих: их считали то трилобитами, то мечехвостами, то настоящими крабами, выделяя при этом в отдельный таксон различного ранга. В 1997 г. американский палеонтолог Ф.Шрам с соавторами [7] классифицировал их в качестве сестринской группы ракообразных внутри максиллопод — очень своеобразного класса ракообразных. По мнению многих исследователей, максиллоподы — это не монофилитическая группа, а все дочерние таксоны внутри класса имеют различное происхождение. Поэтому максиллопод часто рассматривают в качестве служебного таксона, в котором «собраны» все отряды ракообразных, которые пока не удается отнести к другим классам.

Польский палеонтолог Е.Дзик в работе 2008 г. высказал любопытное предположение о родственных связях циклид [8]. Изучив отпечатки мягких тканей на материале триасовых циклид, он пришел к выводу, что строение жабр у них близко к таковому у представителей подкласса бран-

Современный карпоед аргулюс (*Argulus foliaceus*), вид со спинной стороны.
Фото Д. и К.Кучарска



Визуализация морфологического разнообразия циклид [11, fig.26], выполненная в программе PAST 3.25 с использованием индекса сходства Гауэра (показаны почти все виды, за исключением описанных на основе экземпляров очень плохой сохранности). На декартовой плоскости виды сгруппированы по семействам, обозначенным многоугольниками разного цвета.

хиур. Бранхиуры (карпоеды или карповые вши) — очень специфичные ракообразные, большинство представителей подкласса — эктопаразиты морских и пресноводных рыб. Мандибулы (верхние челюсти ротового аппарата) у карповых вшей обычно представляют собой зубчатые крючки, которыми они прикрепляются к жертве. Впрочем, предположение, что циклиды могли быть родственниками бранхиур и паразитировать на рыбах, было не ново: задолго до Е.Дзика об этом писал А.Хопвуд [9].

Несмотря на то, что со времени открытия циклид было описано несколько десятков видов, понимания их таксономического ранга, а также структурированной систематики и общего списка характерных для них морфологических признаков до последнего времени не было. К счастью, недавно циклидами одновременно заинтересовалось несколько специалистов, включая автора, которым, возможно, удалось немного привести в порядок таксономию и терминологию группы.

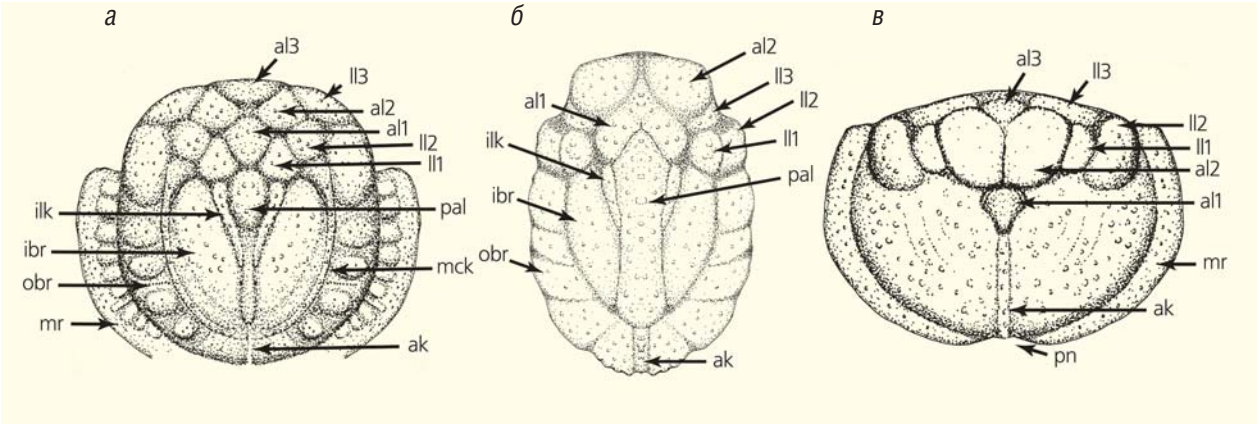
Палеонтологи из США Р.Фельдманн и К.Швейцер [10], детально проанализировав морфологию представителей циклид, представили список таксонов и, главное, разработали общую терминологию для описания этих ископаемых. В этой же работе они предложили рассматривать циклид внутри надкласса мультикрустаций — нового таксона, установленного в 2010 г. и объединяющего множество ракообразных: крабов, раков, креветок, изопод, копепод, амфипод и другие группы.

Позднее, мы с Фельдманном и Швейцер провели ревизию всех находок циклид [11]. В этой работе впервые были приведены все виды этих ископаемых и предложена их классификация на уровне семейств и родов, в том числе с использованием морфопространственного анализа.

Морфология

Строение циклид известно как по находкам панцирей (карапаксов), так и по отпечаткам конечностей и даже мягкого тела. Отпечатки мягкого тела очень редки и приурочены, в основном, к лагерштеттам*

* Лагерштетты (нем. Lagerstätte) — особый тип захоронения окаменелостей, как правило, в большом количестве, где, благодаря исключительным условиям, сохраняются не только твердые части скелетных форм, но также и отпечатки мягких тканей. Этот тип местонахождений образуется в результате захоронения остатков организмов в бескислородной среде с минимальным количеством бактерий, что задерживает процессы разложения.



Строение панцирей некоторых циклид семейства Cyclidae: *а* — *Uralocyclus miloradovitchi*, *б* — *Prolatcyclus martinensis*, *в* — *Tazawacyclus tazawai*. Условные обозначения: al3 — передняя несимметричная осевая доля, al2 — вторая пара осевых долей, al1 — первая осевая доля (или пара), ll1–ll3 — пары боковых долей, ilk — внутренние лировидные кили, mck — срединный концентрический киль, ibr — внутренние бранхиальные области, obr — внешние бранхиальные области, pal — задняя осевая доля, mr — краевая кайма, ak — осевой киль, pn — задняя выемка [11].

консервационного типа. Большинство видов циклид описаны лишь по карапаксам.

Морфология панциря у видов из разных семейств несколько отличается. Так, представители типового семейства циклид (Cyclidae)* характеризуются вытянутым овальным выпуклым карапаксом, орнаментированным многочисленными и разнообразными скульптурными элементами. Внешне их панцирь, как и у большинства членистоногих, разделен на две зеркально-симметричные части — левую и правую. В передней (головной) части панциря циклид располагаются выпуклые доли, число и форма которых варьируется от роду к роду. У большинства имеется передняя непарная осевая доля, расположенная в центре передней части карапакса; по обе стороны от нее могут быть парные осевые и боковые доли, до трех или четырех пар.

Ниже осевой лопасти у циклид расположена задняя осевая доля, часто имеющая форму, близкую к треугольной. Иногда позади нее имеется пара симметричных внутренних и внешних лировидных килей. Они смыкаются своими задними частями с непарным осевым килем, делящим заднюю часть карапакса на две половины. У некоторых представителей типового семейства от осевой части расходятся многочисленные туловищные ребра, у других — присутствуют выпуклые парные внутренние и внешние бранхиальные области. Ближе к вентральной (брюшной) стороне карапакс окружает краевая кайма, которая может нести на себе многочисленные доли. В задней части панциря и каймы имеется задняя выемка. Поверхность всего карапакса у циклид испещрена многочисленными сосочками.

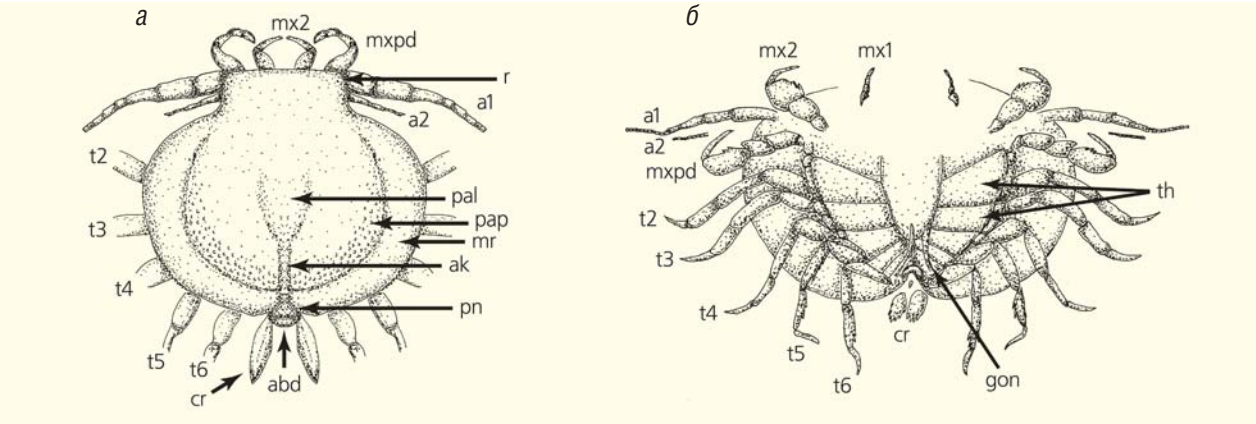
Похожим строением обладают представители семейства гемитрочисцид (Hemitrochiscidae). Карапакс у них яйцевидный и сильно сводчатый. В передней части имеется пара боковых глазничных выемок, в которых располагались, по всей видимости, очень крупные глаза. У гемитрочисцид обычно не бывает такого изобилия долей и килей, как у циклид (Cyclidae), но зато есть множество разнообразных сосочков и бугорков, образующих порой сложные и замысловатые звездчатые узоры.

Необычны алзасуакариды (Alsasuacaridae), представленные двумя видами, существовавшими в меловом периоде. В передней части панциря у них расположен выдающийся вперед рострум, а по бокам от него — крупные глазные выемки. Эти выемки настолько большие, что, вероятно, в них располагались огромные выпуклые глаза.

Представители семейства американиды (Americlidae), в отличие от трех предыдущих, имели плоский панцирь, вытянутый в ширину. У некоторых американид поверхность карапакса была орнаментирована долями и ребрами, аналогичными тем, что наблюдаются в семействе циклид. Только для представителей этого семейства найдены многочисленные отпечатки, позволяющие судить о строении конечностей.

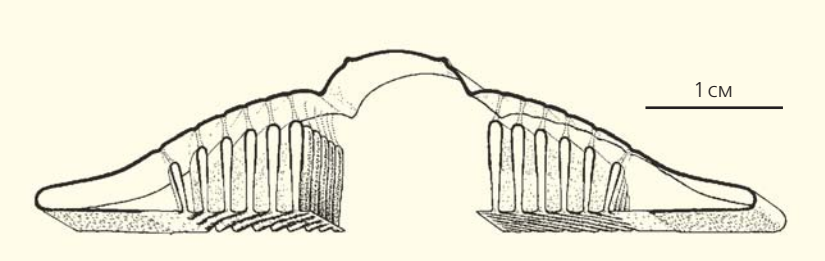
Спереди рострума находилась пара максилл — коротких конечностей, расположенных у ротовой

* Название семейства по-русски Cyclidae звучит и пишется почти так же, как и название отряда Cyclida. Поэтому в англоязычной литературе предлагается называть циклидами только семейство Cyclidae, а отряд Cyclida — циклиданами (англ. — cyclidans). Однако в русском языке такая замена режет слух.



Строение панцирей, конечностей и придатков у циклид семейства Americlidae: *а* — *Americlus americanus*, вид с дорсальной стороны; *б* — *Brittaniclus rankini*, вид с вентральной стороны. Условные обозначения: mx1 — первые максиллы, mx2 — вторые максиллы, mxpd — максиллипеды, r — рострум, pal — задняя осевая доля, pap — сосочки, mr — краевая кайма, ak — осевой киль, pn — задняя выемка, abd — абдомен, osc — овальная центральная структура, th — торакомеры, gon — гоноподы, a1 — антеннулы, a2 — антенны, t2–t6 — туловищные конечности, cr — мечевидные придатки [11].

области. Максиллы у членистоногих обычно выполняют функцию разрывания, прокалывания добычи или перетирания пищи. За максиллами находились ногочелюсти, или максиллипеды, — парные конечности, сросшиеся с головой; они принимают участие в захвате и удержании пищи. Среди членистоногих ногочелюсти присутствуют только у ракообразных и некоторых многоножек.



Складчатые жаберные структуры внутри панциря (вид в разрезе) циклиды *Opolanka decorosa* [8, fig.6, E].

Между вторыми максиллами и максиллипедами располагались две пары антеннул, первые (передние) из которых были крупнее и длиннее вторых. Вероятно, форма и число долей головной части карапакса отражали расположение мускулов, с помощью которых крепились передние придатки.

На вентральной стороне панциря позади максиллипед находились еще пять пар туловищных конечностей. Каждая такая конечность состояла из четырех сегментов и, судя по всему, использовалась животным для передвижения по твердой поверхности. Основанию каждой туловищной конечности соответствовал торакомер — туловищный сегмент тела циклиды. Торакомеры сходились к центральной овальной структуре, в нижней части которой располагались гоноподы — специализированные придатки, используемые для размножения. В задней части тела находилась пара хвостовых мечевидных придатков неясного назначения.

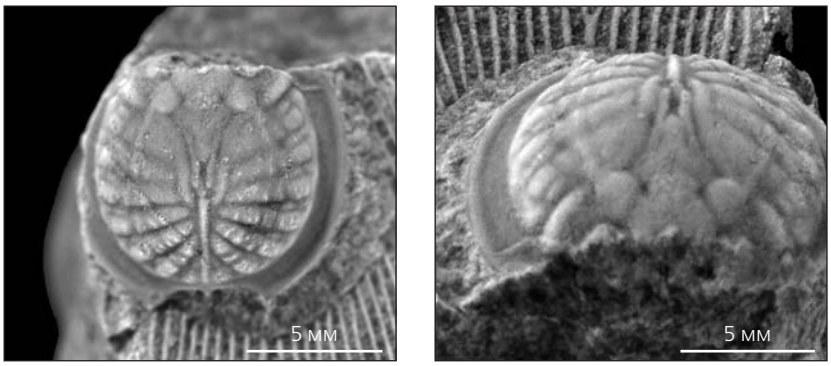
Близким строением обладали циклиды двух остальных семейств — галицинид (Halicynidae) и шраминид (Schraminidae): панцири у представителей этих групп были такими же уплощенными, как и у американклид, а строение и число придатков — схожим. У некоторых галицинид и шраминид краевая кайма рассечена многочисленными овальными лопастями. Для некоторых представителей семейства шраминид известны отпечатки дыхательного аппарата — складчатые объемные жабры, которые занимали значительное пространство внутри панциря и имели вид подковы.

Разнообразие и распространение

По современным данным [11, 12] отряд циклид состоит из шести семейств и объединяет 28 родов и 54 вида. Семейство Alsasuacaridae включает рода *Alsasuacaris* и *Maastrichtiocaris* (в обоих родах по одному виду). Семейство Americlidae состоит из родов *Americlus* (3 вида), *Brittaniclus* (3 вида), *Dziklus* (1 вид) и *Malayacyclus* (1 вид). В составе семейства Cyclidae находятся рода *Ambocyclus* (3 вида), *Carabicyclus* (1 вид), *Chernyshevine* (1 вид), *Cyclus* (1 вид), *Litocyclus* (5 видов), *Magnitocyclus* (1 вид),

Местонахождения циклид на карте мира (*а*) и Европы (*б*): 1 — Литл Айленд, графство Корк, Ирландия; 2 — Сент-Дулагс, графство Дублин, Ирландия; 3 — окрестности г.Карлюк, Южный Ланкашир, Шотландия; 4 — Лангем, Гленкартем Вуд, Дамфрисшир, Шотландия; 5 — Кавден Хилл и Сетл, Йоркшир, Англия; 6 — окрестности Дадли, Стаффордшир, Англия; 7 — Мендип-Хиллз, Сомерсет, Англия; 8 — карьер Коскобило, Оласогутия близ Альзасуа, Наварра, Испания; 9 — карьер недалеко от Маастрихта, Лимбург, Нидерланды; 10 — карьер у Винтерсвейка, Гелдерланд, Нидерланды; 11 — окрестности Веймара и Пёснека, Тюрингия, Германия; 12 — окрестности Гомарингена возле Тюбингена, Баден-Вюртемберг, Германия; 13 — окрестности Дегернау, р.Вутах, Баден-Вюртемберг, Германия; 14 — долина р.Изар, Бавария, Германия; 15 — окрестности Сириускогельса (Зальцкаммергут) и Бад-Аусзе (Верхняя Стирия), Австрия; 16 — природный заповедник «Hohe Wand», Нижняя Австрия, Австрия; 17 — обл.Дукан-Ландвассер, Сильвретта, Швейцария; 18 — Вилсберг, Мозель, Франция; 19 — окрестности Драгоради, северная часть Сараево, Босния и Герцеговина; 20 — долина р.Созия, Западная Сицилия, Италия; 21 — окрестности Пухова, Тренчин, Словакия; 22 — окрестности г. Красиеюв, Ополе, Польша; 23 — окрестности Севежа, Силезия, Польша; 24 — Аккермановский карьер, Оренбургская обл., Россия; 25 — карьер Шахтау, Ишимбайский р-н, Башкирия, Россия; 26 — Магнитогорский синклинорий, Урал, Россия; 27 — «Казарменный камень», Челябинская обл., Россия; 28 — Алапаевский р-н, Свердловская обл., Россия; 29 — местонахождение Шураб II, Туркестанский хр., Таджикистан; 30 — Букит Бучу, Тренгану, Малайзия; 31 — окрестности Цутикура у Итоигава, префектура Ниигата, Япония; 32 — д.Давази возле Люпинга, провинция Юньнань, Китай; 33 — обнажения на реках Ифаси и Маморо, Диана, Мадагаскар; 34 — известняки Bear Gulch, окрестности Бекета, Монтана, США; 35 — местонахождение Мэзон-Крик, округа Уилл и Канкаки, Иллинойс, США; 36 — айольские известняки, Канзас Сити, Миссури, США.

Prolatcyclus (2 вида), *Tazawacyclus* (1 вид) и *Uralocyclus* (3 вида). Семейство Halicynidae объединяет рода *Carcinaspides* (1 вид), *Halicyne* (5 видов) и *Juracyclus* (1 вид). Семейство Hemitrochiscidae состоит из родов *Cyclocarcinides* (5 видов), *Hemitrochiscus* (1 вид), *Oonocarcinus* (2 вида), *Paraprosopon* (1 вид) и *Skuinocyclus* (1 вид). Семейство Schraminidae включает рода *Anhelkocephalon* (1 вид), *Apionicon* (1 вид), *Opolanka* (1 вид), *Schramine* (5 видов) и *Yunnanocyclus* (1 вид).



Первая известная науке циклида — *Cyclus radialis* из нижнего карбона Британии.

Фото К.Швейцер и Р.Фельдмана

Впервые ископаемые остатки циклид были обнаружены в Европе на территории Британских о-вов, где известно наибольшее число местонахождений с их ископаемыми остатками.

В нижнекаменноугольных (визейский ярус) отложениях Ирландии было обнаружено несколько видов циклид. Из окрестностей Дублина происходит голотип *Ambocyclus simulans* [13]. Из местонахождения Литл-Айленд, расположенного на юге острова, в конце XIX в. Г.Вудворд [14] описал четыре новых вида: *Litocyclus jonesianus, L.torosus, Carabicyclus wrighti* и *Uralocyclus harknessi*, а также отметил находку *Cyclus radialis*.

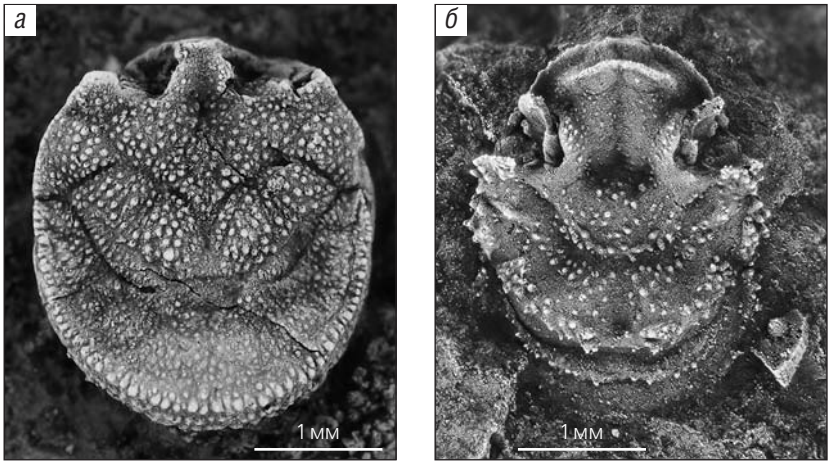
На о.Великобритания известны шесть местонахождений циклид, приуроченные к нижнекаменноугольным отложениям. Из шотландских графств известны *Brittaniclus rankini* (Южный Ланкашир) [14] и *B.testudo* (Дамфрисшир) [15]. Находки из английских графств разнообразней: *Carabicyclus wrighti, Uralocyclus woodwardi, U.harknessi и Litocyclus bilobatus* [14] и собственно *Cyclus radialis* (Йоркшир), *Brittaniclus scotti* (Стаффордшир) [11] и *Prolatcyclus martinensis* (Сомерсет) [16].

Из нижнемеловых отложений Испании происходит несколько экземпляров вида *Alsasuacaris nostradamus* — представителя позднемезозойских циклид [17]. Из Нидерландов известны как геологически самые молодые циклиды вида *Maastrichtiocaris rostrata* (маастрихтский ярус верхнего мела) [18], так и более древняя форма — недавно был описан новый вид *Halicyne oosterinkorum* из триасовых отложений [19].

Германия сравнительно богата находками циклид — всего известно пять местонахождений. Два из них находятся в Тюрингии, откуда из среднего триаса происходит находка *Halicyne plana*, а из перми — *Hemitrochiscus paradoxus* [20]. Из окрестностей г.Тюбингена в 2007 г. происходит пока единственная юрская циклида — *Juracyclus posidoniae* [21]. Из среднего триаса района г.Дегернау, расположенного на границе со Швейцарией, известны сразу два вида *Halicyne ornata* и *H.agnota*. Из триасовых отложений Баварии — *Carcinaspides pustulosus* [12].

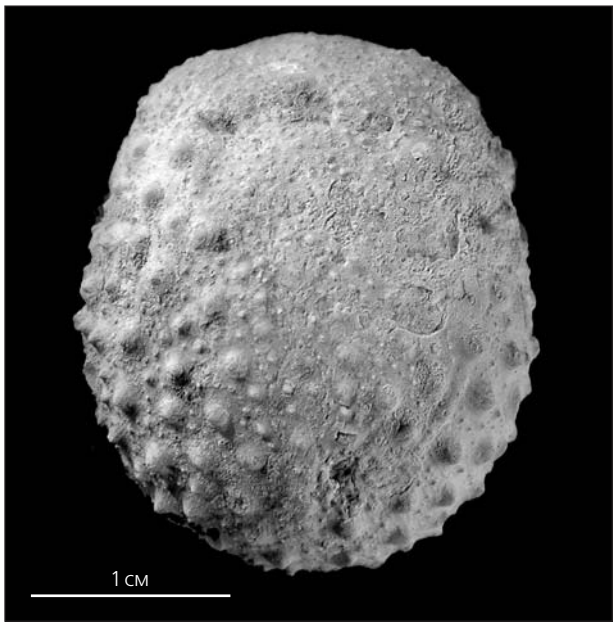
Находки циклид в Австрии менее разнообразны, чем в Германии, и представлены тремя видами одного рода: *Cyclocarcinides serratus, C.stellifer* и *C.reticulatus* из позднетриасовых отложений [22]. Из среднего триаса соседней Швейцарии известна пока единственная находка *Halicyne agnota* [12].

Средний триас окрестностей Страсбурга (Франция) подарил науке находки двух видов циклид: *Halicyne ornata* [23] и недавно описанный *Anhelko-*



Меловые циклиды: *а* — *Maastrichtiocaris rostrata* из Нидерландов, *б* — *Alsasuacaris nostradamus* из Испании.

Фото Б.ван Бакеля



Карапакс *Oonocarcinus insignis* (вид сверху) из среднепермских известняков Сицилии.

Фото К.Швейцер и Р.Фельдмана

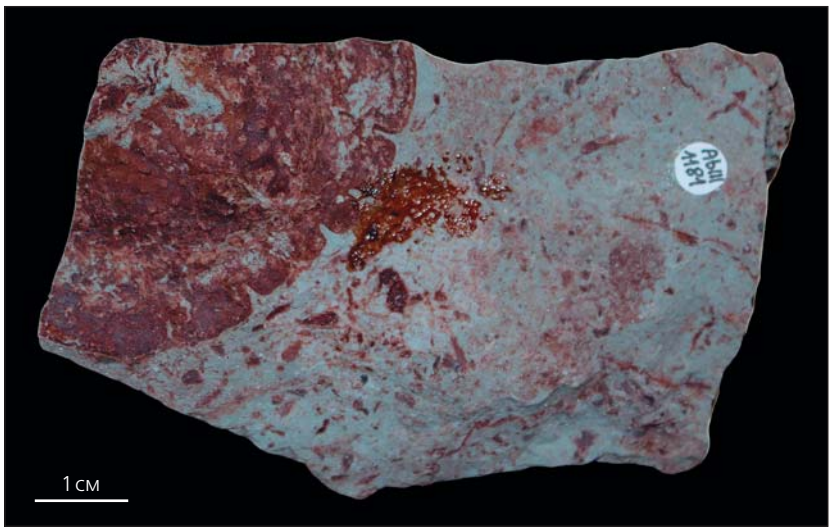
cephalon handlirschi (эту форму до недавнего времени считали остатками равноногого рака) [24].

В Италии известны находки циклид на о.Сицилия: в западной его части в долине р.Созио встречаются блоки среднепермских известняков, представляющие олистолиты — большие обломки пород древних гор, попавшие при разрушении в более молодые отложения. В них присутствует богатый комплекс ископаемой фауны: фораминиферы, аммоноидеи, трилобиты, остракоды и пр. Впервые окаменелости оттуда были изучены еще в конце XIX в. итальянским палеонтологом Г.Дж.Джеммелларо, указавшим на присутствие там четырех видов циклид [25]. Однако после ревизии [12] их число сократилось до двух — *Paraprosopon reussi* и *Oonocarcinus insignis*.

На территории Балканского п-ова известно лишь одно местонахождение циклид, приуроченное к верхнетриасовым отложениям (так называемый халлстеттерский известняк) Боснии и Герцеговины. Оттуда известен один вид циклид *Cyclocarcinides serratus* [26]. Близкий к нему вид *C.tenuicarinatus* описан из верхнего триаса Словакии; оттуда же происходит другой вид *Oonocarcinus puchoviensis* [12]. Кроме этого в Восточной Европе есть еще два местонахождения, находящиеся в польской Силезии и приуроченные к среднему и верхнему триасу. В этих отложениях были обнаружены виды *Halicyne silesiensis* [27] и *Opolanka decorosa* [8], соответственно.

На территории России и стран Средней Азии находки циклид крайне редки, все они имеют каменноугольно-пермский возраст. К сожалению, эта группа ископаемых вызывала мало интереса у отечественных ученых, как, впрочем, и другие экзотические древние членистоногие, которых нельзя было использовать для целей биостратиграфии.

Первых циклид с территории СССР описал палеонтолог Б.И.Чернышев в 1933 г. Это были представители рода *Cyclus* из нижнекаменноугольных известняков Алапаевского р-на Свердловский обл. (*Cyclus capidulum*) и нижнекаменноугольного местонахождения Шураб II на северном склоне Туркестанского хребта в Таджикистане (*C.spinosus* и *C.tuberosus*) [28]. В последней ревизии [11] вид из Свердловской обл. отнесен к роду *Ambocyclus*, а формы из Таджикистана стали синонимами вида *Chernyshevine spinosus*.



Отпечаток неполного панциря (задняя часть) *Opolanka decorosa* из верхнего триаса Польши.

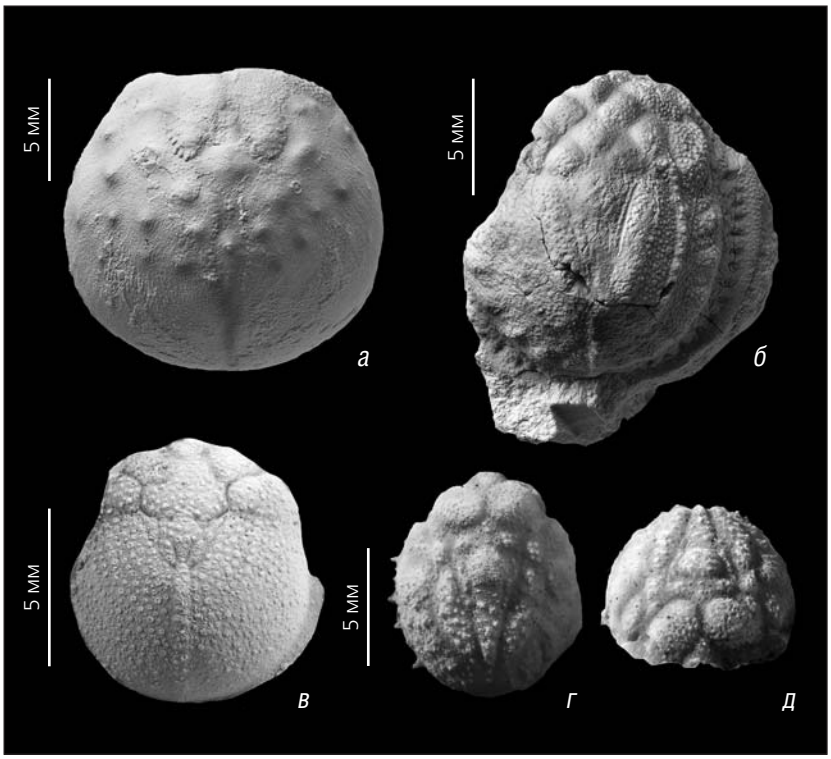
Фото автора

В 1961 г. Н.Н.Крамаренко [29] из нижнепермского (ассельского) местонахождения Казарменный камень (или Казарменный гребень) на р.Сим в Челябинской обл. описал новый вид циклид *Cyclus miloradovitchi* на основании находок семи карапаксов хорошей сохранности.

К изучению циклид с территории России удалось вернуться спустя почти 60 лет. В 2018 г. мы

с Алексеевым описали *Skuinocyclus juliae* из нижней перми Шахтау и установили новый род *Uralocyclus*, основываясь на материале, собранном Крамаренко [30].

Позднее мне удалось найти ископаемые остатки циклид в недавно открытом (и, к сожалению, уничтоженном последующей добычей известняка) лагерштетте концентрационного типа [31] в Аккермановском карьере, в отложениях визейского яруса нижнего карбона. Как позже выяснилось, новые циклиды были похожи на вид *Cyclus martinensis* из визейских отложений Англии. Казалось бы, тысячи километров между степями Оренбуржья и туманным Альбионом, но все же тогда, в визейском веке (около 340 млн лет назад), над обеими этими территориями плескались воды единого теплого морского бассейна. Нам неизвестно, были ли личинки циклид планктонными, но очевидно, что очень похожие виды встречаются на удаленных друг от друга географически участках планеты. Этот материал и английские находки послужили для описания нового вида и рода циклид *Prolatcyclus kindzadza* [32].



Некоторые российские циклиды: *а* — *Skuinocyclus juliae* из нижней перми Башкирии, *б* — *Uralocyclus miloradovitchi* из нижней перми Челябинской области, *в* — *Magnitocyclus struveae* из нижнего карбона Магнитогорского синклинория, *г–д* — *Prolatcyclus kindzadza* из нижнего карбона Оренбургской обл.

Фото автора

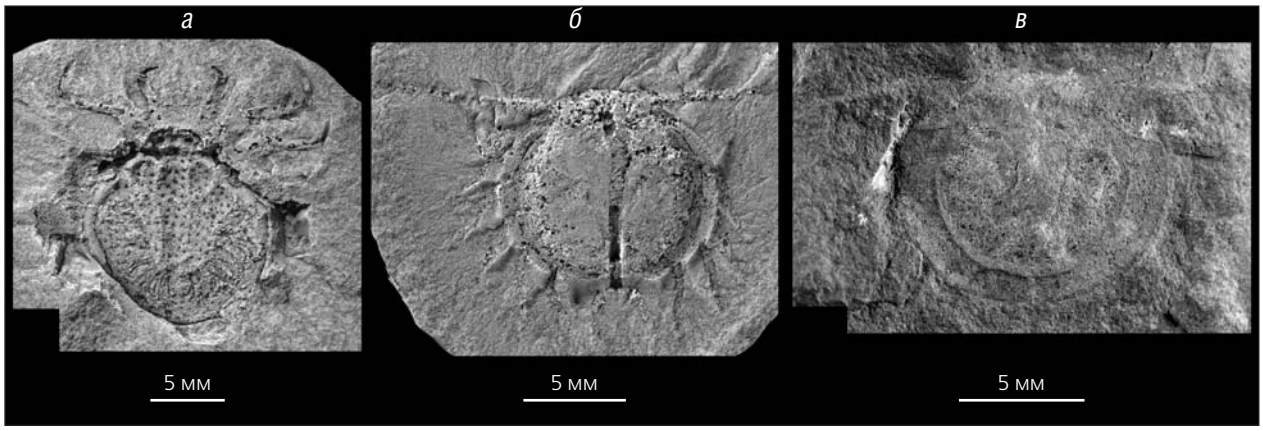
Недавно в коллективной российско-американской статье нами был описан еще один вид циклид из России — *Magnitocylus struveae* [33], единственный экземпляр которого происходит из нижнекаменноугольных отложений Урала.

Циклиды Юго-Восточной Азии менее многочисленны, чем европейские или уральские, и представлены лишь тремя видами: двумя каменноугольными и одним триасовым, найденными уже в XXI в. Самый геологически древний из них — *Malayacyclus terengganuensis* — происходит из нижнекаменноугольных (визейский ярус) отложений Малайзии [34]. Второй раннекаменноугольный вид — *Tazawacyclus tazawai* — встречен в отложениях серпуховского яруса Японии [35]. И наконец, самый молодой азиатский вид *Yunnanocyclus nodosus* описан из среднетриасовых отложений Китая [36].

В Новом Свете циклиды обнаружены лишь на территории США и приурочены исключительно к каменноугольным отложениям. Представлены они десятью видами. Древнейший представитель американских циклид — *Schramine montanaensis* — встречен в среднем карбоне (башкирский ярус) штата Монтана, а его остатки приурочены к известному лагерштетту «известняков Медвежьего ущелья» [37]. Многие окаменелости этого местонахождения имеют настолько экстраординарную сохранность, что позволяют изучить отпечатки внутренних органов, окраску, содержимое кишечника и даже строение кровеносных сосудов!

Другой, не менее известный, лагерштетт «Мэзон-Крик» подарил науке целых четыре вида циклид — *Schramine max, Apionicon apioides, Americlus americanus* и *Dziklus obesus*. Находки, по которым были установлены эти виды, происходят из одной точки — угольной шахты в штате Иллинойс [38].

Третье богатое циклидами местонахождение находится в штате Миссури и приурочено к айольским известнякам. Эти отложения формировались в позднем карбоне (касимовский век) и, хотя и не считаются лагерштеттом консервационного типа, но содержат множество окаменелостей, в том числе и остатки циклид. Представлены они пятью разными видами — *Litocyclus permarginatus, Americlus packardi, A.limbatus, Litocyclus communis и Ambocyclus minutus,* которые были описаны в начале XX в. [39].



Отпечатки циклид из лагерштетта Мэзон-Крик: *а — Schramine max*, *б — Americlus americanus*, *в — Dziklus obesus*.
Фото К.Швейцер и Р.Фельдмана

Нет пока находок циклид в Южной Америке, также как в Антарктиде, Австралии и Африке. Однако с последним континентом дела обстоят несколько своеобразно: особняком стоят формы из триасовых отложений Мадагаскара — ведь палеогеографически этот остров — часть Индостанской плиты, а не Африканской.

На северной оконечности Мадагаскара, по берегам рек Маморо и Ифаси, обнажаются нижнетриасовые породы (индский ярус), относящиеся к средней части формации Сакамена. В этих отложениях часты конкреции, богатые остатками аммонитов, наутилоидей, двустворок, червей, ракообразных (таких как тилакоцефалы и конхостраки), а также позвоночных — рыб и, редко, амфибий. Именно отсюда итальянскими палеонтологами [40, 41] были описаны находки циклид, представленные тремя видами одного рода: *Schramine gondwanae, S.magadascarensis* и *S. mamoroi*.

* * *

Число находок циклид действительно пока еще невелико и ограничено десятком местонахождений по всему миру. Если сравнивать их, например, с трилобитами, которые просуществовали почти всю палеозойскую эру (со второй эпохи кембрия по позднюю пермь, а это почти 300 млн лет), становится очевидной грандиозная разница в разнообразии между этими группами членистоногих: число родов трилобитов оценивается около 3 700, а видов — больше 19 000 [42]. А циклид в настоящее время известно всего лишь 54 вида. Неужели циклиды были такими редкими животными? Это кажется очень странным, ведь время существования циклид (с раннего карбона по поздний мел) равнозначно длительности эпохи жизни трилобитов — те же 300 млн лет. А для того, чтобы крупный таксон просуществовал столь продолжительный период времени, должны были появиться и исчезнуть тысячи и даже десятки тысяч видов. Ответить на вопрос о редкости и малочисленности циклид однозначно нельзя, но можно высказать ряд предположений.

Во-первых, слабая изученность циклид может быть связана с тем, что подавляющее число находок просто игнорировали, даже не указывали. Распознать циклид из множества окаменелостей в местонахождении, наверное, может лишь специалист; остальные коллекторы легко спутают ископаемые остатки этих членистоногих с раковинками брахиопод, двустворок, с какими-то фрагментами панцирей трилобитов или с прочими, на первый взгляд, малоинтересными находками. Против циклид «играет» и их малый размер — как правило, до сантиметра, а чаще несколько миллиметров; обычно же собирают крупные ископаемые, которые хорошо заметны невооруженным взглядом.

Во-вторых, недопонимание истинного разнообразия циклид представляет один из примеров так называемой «систематической ошибки выжившего». В качестве основного примера обычно приводят анализ пробоин американских бомбардировщиков во Второй мировой войне, возвращавшихся на базу после боев. Тогда, инженерам бросалась в глаза очевидная неравномерность повреждений: они присутствовали, в основном, на фюзеляже и почти отсутствовали на топливных элементах и двигателе. При этом вполне логично предполагалось, что нужно было укреплять именно фюзеляж этих самолетов. Однако это утверждение оказалось ошибочным, поскольку самолеты, получившие критические повреждения двигателя и баков, попросту не возвращались обратно.

Подобная ошибка возникает, когда у исследователя есть очень много данных по одной группе, которая на самом деле оказывается «выжившей», и почти нет для второй, которую можно считать «погибшей». Зачастую специалист пытается обнаружить общие закономерности в первой группе, упуская не менее важную информацию о другой.

Такое часто наблюдается в палеонтологической летописи. В учебнике Д.Раупа и С.Стэнли «Основы палеонтологии» [43] приводятся примеры экспериментов, связанных с механическим разрушением остатков организмов, показывающие, насколько может искажаться наше понимание палеонтологической летописи. В таких экспериментах экземпляры раковин и скелетов вместе с галькой помещали во вращающийся барабан. Различия в прочности скелетных образований разных организмов при этом оказались очень существенными. Так, например, остатки гастропод не разрушались до конца за 100 ч опыта, а скелеты мшанок и известковых водорослей разрушались уже через час. Поэтому совсем неудивительно, что мшанки составляют сравнительно небольшую часть палеонтологической летописи, а гастроподы — значительную. Аналогичные опыты проводились и с остатками скелетов представителей не только различных групп животных, но и видов одной группы. В них были получены похожие результаты, связанные с различной устойчивостью остатков разных видов.

Поскольку карапакс у большинства циклид явно не был так же сильно обызвествлен и столь же прочен, как у трилобитов, можно предположить, что подавляющее число остатков циклид попросту были разрушены еще до захоронения, поэтому и не попали в геологическую летопись.

Находки же циклид из Мэзон-Крика, представленные несколькими видами и множеством экземпляров, дошли до нас благодаря исключительной степени сохранности в этом лагерштетте. Это может свидетельствовать в пользу того, что в некоторых биоценозах прошлого сосуществовали вместе многие виды этих членистоногих так же, как это было у трилобитов или у крабов. Так что можно допустить, что разнообразие циклид было не меньшим, чем у трилобитов, однако изучить его еще только предстоит.

Циклиды интересны для науки тем, что смогли пережить Великое массовое вымирание, случившиеся в самом конце палеозоя — на границе перми и триаса. Эта крупнейшая биосферная катастрофа привела к исчезновению до 81% видов морских животных [44]. Каждый из типов беспозвоночных пострадал от этого массового вымирания, в том числе и членистоногие. Так, например, полностью исчезли трилобиты, которые были представлены в самом конце перми (чансинский век) минимум четырьмя родами. Полностью исчезли грозные хелицеровые хищники — эвриптериды. Среди ракообразных вымерло несколько групп, в других — сократилось разнообразие. Например, разнообразие ракушковых рачков (остракод) уменьшилось на 60%. Исчезли археостраки — представители филлокарид, а также необычные пигоцефаломорфы. Однако некоторые ракообразные смогли пережить пермское вымирание. Например, границу перми и триаса перешли декаподы — известные нам крабы, лангусты, креветки и прочие. Также не исчезли удивительные тилакоцефалы, имеющие огромные сложные глаза и сплюснутый с боков панцирь. Не канули в Лету и циклиды, дожив до мелового периода. Причины такой избирательности вымирания не совсем понятны. Возможно, оно было обусловлено более устойчивой экологической стратегией выживших групп, о чем будет рассказано в следующей части статьи.■

Выражаю искреннюю благодарность К.Швейцер и Р.Фельдману (Carrie E. Schweitzer and Rodney Feldmann, Kent State University, USA) за советы и фотографии циклид; Б.ван Бакелю (Barry van Bakel, Oertijdmuseum Boxtel, Netherlands) за фотографии меловых циклид; Александру Сергеевичу Алексееву (геологический факультет Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова) за ценные советы и рекомендации.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект №22-14-00258).

Литература / References

1. *Phillips J.* Illustrations of the Geology of Yorkshire. II: The Mountain Limestone District. L., 1836.
2. *Meyer H. von.* Mittheilungen, an Professor Bronn gerichtet. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde. 1838; 413–418.
3. *Meyer H. von.* Briefliche Mittheilungen. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde. 1844; 564–567.
4. *Meyer H. von. Halicyne* und *Litogaster*, zwei Crustaceen-Genera aus dem Muschelkalke Würtembergs. Palaeontographica. 1847; 1: 134–140.
5. *Koninck L.G. de.* Cycloides. Description des animaux fossiles qui se trouvent dan le terraine Carbonifère de Belgique. Liége, 1842; 591–594.

6. *Glaessner M.F.* Zur Frage der ältesten fossilen Krabben. Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. Abteilung B. 1928; 6: 388–398.
7. *Schram F.R., Vonk R., Hof C.H.J.* Mazon Creek Cycloidea. Journal of Paleontology. 1997; 71: 261–284.
8. *Dzik J.* Gill structure and relationships of the Triassic cycloid crustaceans. Journal of Morphology. 2008; 269: 1501–1519.
9. *Hopwood A.T.* On the family Cyclidae Packard. Geological Magazine. 1925; 62: 289–309.
10. *Feldmann R.M., Schweitzer C.E.* The enigmatic Cyclida (Pancrustacea): morphological terminology and family-level classification. Journal of Crustacean Biology. 2019; 39: 617–633.
11. *Schweitzer C.E., Mychko E.V., Feldmann R.M.* Revision of Cyclida (Pancrustacea, Multicrustacea), with five new genera. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie — Abhandlungen. 2020; 296(3): 245–303.
12. *Mychko E.V., Alekseev A.S., Zaytseva E.L. et al.* New finding of Cyclida (Crustacea) from Mississippian and not-cyclidan from Permian of Russia. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie — Abhandlungen. 2022; 305(1): 75–85. DOI:10.1127/njgpa/2022/1077
13. *Reed F.R.C.* A new species of *Cyclus* from the Carboniferous Limestone of Ireland. Geological Magazine. 1908; 5: 551–552.
14. *Woodward H.* Contributions to British fossil Crustacea. Geological Magazine. 1870; 77: 493–560.
15. *Peach B.N.* Further researches among the Crustacea and Arachnida of the Carboniferous rocks of the Scottish border. Transactions of the Royal Society, Edinburgh. 1883; 30: 511–529.
16. *Goldring R. Cyclus martinensis* sp. nov. (Crustacea) from the Upper Visean of the Mendip Hills, England. Palaeontology. 1967; 10: 317–321.
17. *Bakel B.W.M. van, Jagt J.W.M., Fraaije R.H.B., Artal P.* A new family, genus and species of cyclid (Crustacea, Branchiura, Cyclida) from mid-Cretaceous reefal deposits in northern Spain. Bulletin of the Mizunami Fossil Museum. 2011; 37: 47–49.
18. *Fraaije R.H.B., Schram F.R., Vonk R. Maastrichtiocaris rostratus* new genus and species, the first Cretaceous cycloid. Journal of Paleontology. 2003; 77(2): 386–388.
19. *Schweitzer C.E., Feldmann R.M., Schincker M.M.* A new species of Cyclida (Multicrustacea; Halicynidae) from the Triassic of the Netherlands. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie — Abhandlungen. 2019; 293: 67–71.
20. *Schauroth C. von.* Ein Beitrag zur Paläontologie des deutschen Zechsteingebirges. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft. 1854; 6: 539–577.
21. *Schweigert G. Juracyclus posidoniae* n. gen. and sp., the first cycloid arthropod from the Jurassic. Journal of Paleontology. 2007; 81(1): 213–215.
22. *Trauth F.* Über einige Krustazeenreste aus der alpinmediterranean Trias. Annalen des Naturhistorischen Hofmuseums. 1918; 32: 172–192.
23. *Gall J.-C., Grauvogel-Stamm L.* The early Middle Triassic «Grès à Voltzia» Formation of eastern France: a model of environmental refugium. Comptes Rendus Palevol. 2005; 4(6): 637–652.
24. *Schädel M., Haug J.* A new interpretation of the enigmatic fossil arthropod *Anhelkocephalon handlirschi* Bill, 1914 — important insights in the morphology of Cyclida. Palaeodiversity. 2020; 13(1): 69–81.
25. *Gemmellaro G.G.* Crostacei dei Calcari con *Fusulina* della Valle del Fiume Sosio nella Provincia di Palermo in Sicilia. Memorie della Societ. Italiana delle Scienze. 1890; 8(3/1): 1–40.
26. *Stolley E.* Über einige Brachyuren aus der Trias und dem Dogger der Alpen. Jahrbuch der Kaiserlich-Königlichen Geologischen Reichsanstalt. 1915; 64: 675–682.
27. *Alexandrowicz S.W. Halicyne* (Crustacea incertae sedis) aus den Rötdolomiten des Oberschlesischen Beckens. Bulletin of the Polish Academy of Sciences. Sciences of the Earth. 1973; 20: 257–263.
28. *Чернышев Б.И.* Arthropoda с Урала и других мест СССР. Материалы Центрального научно-исследовательского геолого-разведочного института. Сб.1: Палеонтология и стратиграфия. Л.; М.; Новосибирск, 1933; 15–24. [*Chernyshev B.I.* Arthropoda from Urals and other places of the USSR. Materials of the Central Research Geological Exploration Institute. Sbornik 1: Paleontology and stratigraphy. Leningrad; Moscow; Novosibirsk, 1933; 20–21. (In Russ.).]
29. *Крамаренко Н.Н.* Представитель Cyclidae (Crustacea) из нижнепермских отложений Приуралья. Палеонтологический журнал. 1961; 2: 86–89. [*Kramarenko N.N.* A representative of the Cyclidae (Crustacea) from the Lower Permian deposits of the Cis-Urals. Paleontological Journal. 1961; 2: 86–89. (In Russ.).]
30. *Mychko E.V., Alekseev A.S.* Two new genera of Cyclida (Crustacea: Maxillopoda: Branchiura) from the Cisuralian (Lower Permian) of Southern Urals. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie — Abhandlungen. 2018; 289: 23–34. DOI:10.1127/njgpa/2018/0747
31. *Мычко Э.В., Мазаев А.В., Давыдов А.Э. и др.* Аккермановка-Хабарное — новый раннекаменноугольный лагерштетт на территории России (Южный Урал). Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. 2019; 94(3): 46–55. [*Mychko E.V., Mazaev A.V., Davydov A.E. et al.* Akkermanovka-Khabarnoe — new Early Carboniferous Lagerstätt in Russia (South Urals). Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Geological Series. 2019; 94(3): 46–55. (In Russ.).]
32. *Mychko E.V., Feldmann R.M., Schweitzer C.E., Alekseev A.S.* New genus of Cyclida (Crustacea) from Lower Carboniferous (Mississippian, Visean) of Russia and England and new species of Visean of Russia. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie — Abhandlungen. 2019; 294: 81–90. DOI:10.1127/njgpa/2019/0847.
33. *Mychko E.V., Alekseev A.S., Zaytseva E.L. et al.* New finding of Cyclida (Crustacea) from Mississippian and not-cyclidan from Permian of Russia. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie — Abhandlungen. 2022; 305(1): 75–85. DOI:10.1127/njgpa/2022/1077.

34. *Tang H.Y., Mychko E.V., Feldmann R.M. et al. Malayacyclus* gen. nov., the first Southeast Asian Cyclida (Crustacea) from the Early Carboniferous of Terengganu, Malaysia Geological Journal. 2021; 1–9.
35. *Niko S., Ibaraki Y.* First cyclid crustacean from East Asia. Journal of the Geological Society of Japan. 2011; 117(4): 259–262.
36. *Feldmann R.M., Schweitzer C.E., Hu Sh. et al.* A new Middle Triassic (Anisian) cyclidan crustacean from the Luoping Biota, Yunnan Province, China: morphologic and phylogenetic insights. Journal of Crustacean Biology. 2017; 1–7.
37. *Schram F.R., Boere A.C., Thomas N.* Cycloidea of the Mississippian Bear Gulch Limestone of central Montana. Contributions in Science. 2006; 504: 1–8.
38. *Schram, F.R., Vonk, R., Hof, C.H.J.* Mazon Creek Cycloidea. Journal of Paleontology. 1997; 71(2): 261–284.
39. *Rogers A.F.* Some new American species of *Cyclus* from the Coal Measures. Kansas University Science Bulletin. 1902; 1: 269–274.
40. *Brambilla S., Garassino A., Pasini G., Teruzzi G.* Studies on Permo-Trias of Madagascar. 6: First record of Cycloidea from the Lower Triassic (Olenekian) of Ambilobe region (NW Madagascar). Atti della Societa Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. 2002; 143: 105–115.
41. *Pasini G., Garassino A.* Studies on Permo-Trias of Madagascar. 9: *Halicyne mamoroi* n.sp. (Crustacea, Cycloidea) from the Lower Triassic (Olenekian) of Ambilobe Region (NW Madagascar). Atti della Societa italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale in Milano. 2007; 148: 85–95.
42. *Adrain J.M.* Class Trilobita Walch, 1771. Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa. 2011; 3148: 104–109.
43. *Раун Д., Стэнли С.* Основы палеонтологии. М., 1974.
44. *Stanley S.M.* Estimates of the magnitudes of major marine mass extinctions in earth history. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2016; 113(42): E6325–E6334.

Amazing Cyclidans — the Witnesses of the Great Extinction: Part I

E.V.Mychko[1,2,3]

[1]Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia)
[2]Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia)
[3]Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia)

Cyclidans are an extinct group of crustaceans whose fossil remains are very rare in the geological record. Cyclidans are full of mysteries: it is still impossible to find their exact place on the taxonomic tree; we still know nothing about their ancestors and why they had disappeared. In total, nowadays only 54 species of these ancient animals are known — a “drop in the ocean” of the species diversity of arthropods. For a long time, cyclidans were of little interest to paleontologists. However, currently there is enough material to summarize all available data, conduct a taxonomic revision, and make cautious assumptions about their origin and evolution.

Keywords: paleontology, arthropods, crustaceans, cyclidans.

СЛЕДЫ «ЭПОХИ ПАРОХОДОВ» НА НИЖНЕМ ДОНУ

В течение столетия по Нижнему Дону ходило множество пароходов, работавших на угле. Сегодня в осадках дельты обнаружен крупный прослой угольного шлака.

С.24