ПРИРОДА

6 2023

ВУЛКАНЫ И ВУЛКАНИЧЕСКИЕ ЛАНДШАФТЫ МОНГОЛИИ:
ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ, ГЕОТУРИЗМ

С.25

ISSN 0032-874X

Природа / 2023 / 06
DOI:10.7868/S0032874X23060042

Пигоцефаломорфы — необычные «креветки» и «раки» позднего палеозоя

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)

Пигоцефаломорфы — древние ракообразные, жившие в морских и пресных водоемах в позднем палеозое и исчезнувшие во время Великого пермского вымирания. Несмотря на внешнее сходство с омарами и креветками, пигоцефаломорфы относятся к перакаридам — группе, включающей мокриц и бокоплавов. Этот случай можно рассматривать как один из ярких примеров конвергенции среди членистоногих. В ископаемой летописи остатки таких животных довольно редки, и каждая новая находка проливает свет на эволюцию и образ жизни этих загадочных ракообразных.

Ключевые слова: палеонтология, членистоногие, ракообразные, пигоцефаломорфы.

В предыдущей моей статье в «Природе»[1] рассказывалось о загадочной и полностью вымершей группе ракообразных — о циклидах — водных членистоногих, похожих внешне на крабов, однако состоящих лишь в дальнем родстве с декаподами (настоящими крабами, неполнохвостыми, лангустами, креветками и др.). Циклиды занимали экологические ниши крабов с карбона по триас задолго до появления последних, а затем, на протяжении юры и мела, сосуществовали вместе с ними. Однако циклиды не единственные позднепалеозойские членистоногие, внешне напоминающие привычных нам декапод, но систематически к ним не относящиеся.

Так, среди каменноугольных и пермских ракообразных хорошо известны пигоцефаломорфы (Pygocephalomorpha), похожие больше на современных лангустов и креветок, с которыми они не состоят в близком родстве.

Первые остатки этих ископаемых, найденные в нижнекаменноугольных отложениях Англии, описал геолог Дж.Преcтвич в 1840 г. [1]. Он обнаружил небольшой карапакс (сплошной щиток,

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.
e-mail: eduard.mychko@gmail.com

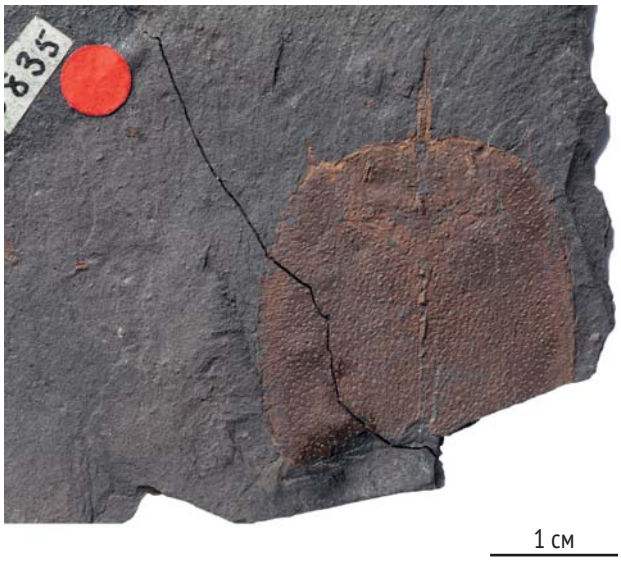
часть панциря, прикрывавшего тело сверху), который (по мнению известного исследователя ракообразных XIX в. А.Мильн-Эдвардса [2]) был похож на карапакс нашего современника — обитателя луж обыкновенного щитня (*Triops cancriformis*), в то время относимого к роду *Apus*[2]. Преcтвич описал эту находку как *Apus dubius* (т.е. «щитень сомнительный»).

Спустя 17 лет находки лучшей сохранности, представляющие остатки панцирей, похожих на *Apus dubius*, а также отпечатки конечностей и плеонов (брюшек), были обнаружены в среднем карбо-

[1] *Мычко Э.В.* Удивительные циклиды — свидетели Великого пермского вымирания: Ч.1. Природа. 2022; 9: 11–23; Ч.2. Природа. 2022; 10: 26–35.

[2] Название рода *Apus* на тот момент уже было занято родом птиц (стрижей), описанным в 1777 г., что сделало данное название недопустимым для рода щитней.

© Мычко Э.В., 2023



Карапакс пигоцефаломорфа *Pygocephalus dubius* из среднего карбона Шотландии (голотип, экземпляр №BGS GSE5835 из фондов Британской геологической службы).

Фото проекта JISC GB3D Type Fossils Online

не Англии. Они позволили Т.Гексли [3] установить новый вид и род — *Pygocephalus cooperi*. Ученый также предположил, что *Pygocephalus* — это представитель ракообразных, но, несмотря на схожесть с декаподами, имеет признаки как изопод (равноногих), так и шизопод (расщепленогих[3]). Там же Гексли сравнил *Pygocephalus* с современными представителями мизид — родом *Mysis* — и нашел ряд схожих признаков.

Во второй половине XIX в. и в начале XX в. натуралисты викторианской эпохи Р.Этеридж [4, 5] и Б.Пич [6, 7, 8] описали несколько новых видов, близких к *Pygocephalus*. Пич установил также еще два новых рода — *Tealliocaris* и *Pseudogalathea*.

В начале XX в. большинство исследователей (несмотря на предположение Гексли) считало, что пигоцефаломорфы — это макрурообразные (креветкоподобные) десятиногие. Это мнение было основано на отсутствии у пигоцефаломорфов клешней и наличии у них крепких ходильных ног, широкого стернита на вентральной (брюшной) стороне торакса и хорошо развитого брюшка, напоминающего таковое у лангустов [9].

В конце 1920-х гг. немецкому палеонтологу К.Бойрлену попали экземпляры пигоцефаломорфов, собранные Х.Фридрихом в нижнепермских отложениях на юге Бразилии. На этом материале Бойрлен [10] установил два вида нового рода *Liocaris*, а также рассмотрел вид *Paulocaris schrami*, описанный ранее Дж.Кларке [11] из нижней перми Бразилии. Но самое главное, в этой работе Бойрлен попытался соотнести пигоцефаломорфов с известными ранее группами ракообразных, такими как филлокариды и торакостраки (щитогрудые раки), и пришел к выводу, что пигоцефаломорфы представляют собой самостоятельный отряд.

Стоит отметить, что до публикации Бойрлена считалось, что находки пигоцефаломорфов ограничены в основном Европой, хотя был известен вид из Южной Африки, описанный Х.Вудсом [12]. После работ Бойрлена [10, 13] ареал группы расширился на Южную Америку. Позже американские палеонтологи М.Дж.Коупленд [14] и Г.КБрукс [15] описали североамериканские виды этих ракообразных. Значительный вклад в изучение группы внес другой американский палеонтолог Ф.Шрам [9, 16–21]. Однако находки пигоцефаломорфов так редки, что группа остается все еще изученной недостаточно хорошо и полна загадок.

Как выглядели пигоцефаломорфы

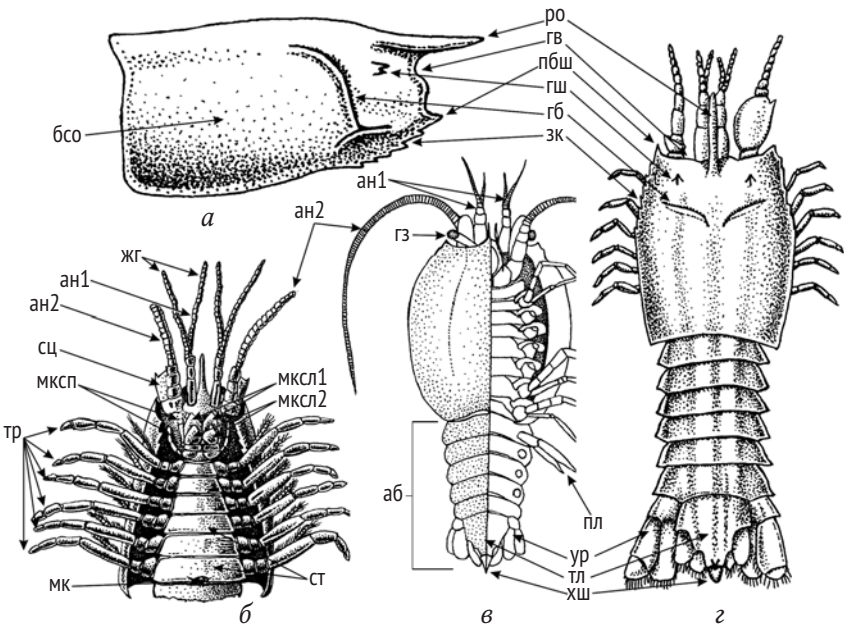
Первое впечатление, которое возникает при взгляде на ископаемые остатки, а тем более на реконструкции пигоцефаломорфов, — кажется, что они очень похожи на лангустов или речных раков. Но эта схожесть обманчива: пигоцефаломорфы обладают иным строением и более мелкими размерами (средняя длина пигоцефаломорфов всего 2–5 см).

Пигоцефаломорфы имели хорошо выраженный панцирь (карапакс), закрывающий со спинной стороны головной (цефалон) и грудной (торакс) отделы их тел. Позади карапакса располагалось вытянутое брюшко (абдомен).

Карапакс часто был вытянут в длину, для него характерны выпуклые боковые стороны и вогнутая задняя. В передней части располагается значительно выступающая часть — рострум, по бокам от него находятся глазничные выемки. На панцире наблюдается пара четких шейных (цервикальных) борозд, иногда соединенных в одну; у многих видов есть продольные гребни и кили. Боковые края карапакса у некоторых видов бывают зазубренными и утолщенными. Поверхность панциря чаще всего гладкая, но иногда имеет зернистую или сосочковидную структуру.

На головном отделе, выступая из-под карапакса, располагались две пары усиков — антеннулы и антенны. Первые (антеннулы) служили для осязания; они находились на ножке, состоявшей из трех сегментов, и имели двуветвистые жгутики. Вторые (антенны) несли очень длинные жгутики,

[3] Устаревший таксон; дочерние группы шизопод ныне отнесены к разным таксонам ракообразных.



Морфология пигоцефаломорфов: *а* – карапакс *Mamayocaris jaskoskii*, вид сбоку; *б* – цефалон и торакс *Mamayocaris jaskoskii*, вид с брюшной стороны; *в* – *Notocaris tapscotti*, на левой части рисунка – вид со спинной стороны, на правой – с брюшной; *г* – *Pygocephalus cooperi*, вид со спинной стороны [9]. На изображениях обозначены: ро – рострум, гв – глазничная выемка (орбита), пбш – переднебоковой шип, гш – гастральный шип, гб – гастральная борозда, зк – зазубренный край карапакса, бсо – бранхиостегальная область, ан1 – антеннулы, жг – жгутики, ан2 – антенны, сц – скафоцерит, мксл1 – максилуллы, мксл2 – максиллы, мксп – максиллипеды, тр – торакоподы (без максиллипед), ст – стерниты, мк – мужской конус, гз – глаз, аб – абдомен (брюшко), пл – плеопода, ур – уроподы, тл – тельсон, хш – хвостовой шип.

часто равные длине тела ракообразного, и могли иметь различные функции: хеморецепторные, гигрорецепторные и даже, возможно, помогали животному собирать пищу (например, некоторые современные равноногие собирают с поверхности грунта пленку из диатомовых водорослей с помощью антенн). В основании каждой антенны имелся подвижный шип (скафоцерит) — наружная ветвь членистой конечности (экзоподита).

На брюшной стороне за антеннами располагались крепкие верхние челюсти (мандибулы), за ними — первая пара нижних челюстей (максилуллы), представленные хорошо развитыми базальными пластинками, вторая пара нижних челюстей (максиллы), а также две пары ногочелюстей (максиллипеды). Ногочелюсти — это первая пара грудных конечностей (торакопод), которых всего было восемь пар. Пары со второй по восьмую были хорошо развиты, состояли (как у большинства ракообразных) из базальной части (протоподита), от которой отходили две ветви: наружная (экзоподит) и внутренняя (эндоподит). Протоподит состоял из двух члеников: коксоподита и базоподита. Торакс состоял из восьми сегментов, на вентральной стороне которых располагались уплотненные участки — стерниты, к которым крепились конечности.

На брюшке, которое состояло из шести подвижно сочлененных сегментов, с вентральной стороны находились брюшные ноги (плеоподы), а в задней части — последняя пара конечностей, называемая уроподами. Они располагались по обе стороны от заднего подвижного щипа — тельсона, и представляли собой широкие плавательные лопасти, как у креветок.

Родственники бокоплавов и мокриц

Так к какой же группе ракообразных относятся пигоцефаломорфы? Ответить на этот вопрос помогает изучение особенностей строения этих вымерших животных. На некоторых отпечатках карапаксов пигоцефаломорфов с брюшной стороны хорошо заметны особые выросты — оостегиты, формирующие выводковую сумку (марсупиум), которая характерна исключительно для представителей надотряда перакарид (Peracarida). Эта особенность, а также большое число торакальных конечностей, позволяет относить пигоцефаломорфов к перакаридам. Забавно, что наличие марсупиума у упоминавшихся ранее

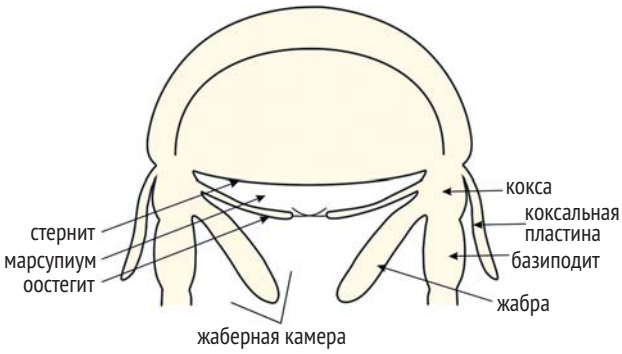
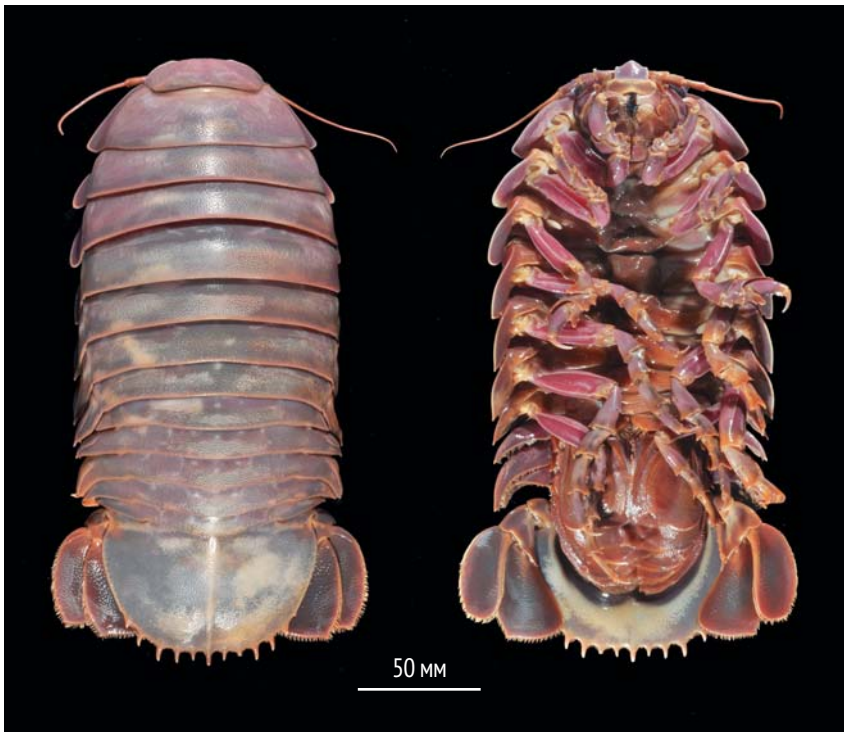


Схема поперечного среза через тело равноногого рачка (Amphipoda), отражающая положение оостегитов и марсупиума ([24] с изменениями).



Гигантская изопода батиномус (*Bathynomus giganteus*), пойманная в Мексиканском заливе. Фото Э.А.Лазо-Васем (E.A.Lazo-Wasem)

мизид (они входят в состав надотряда перакарид) определило их второе название — креветки-опоссумы.

Для представителей другого надотряда высших раков — эукарид (Eucarida) — характерно отсутствие марсупиума и развитие с метаморфозом, когда из яиц обычно выходят личинки, непохожие на взрослых, а яйца или откладываются в воду, или прикрепляются к плеоподам самки [22].

Стоит отметить, что в зачаточном виде приспособление, похожее на марсупиум, есть у представителей подкласса филлокарид (Phyllocarida), но яйца удерживаются под грудью матери при помощи длинных щетинок грудных ног, а не оостегитов.

Надотряд перакариды, наряду с эукаридами, — один из самых крупных таксонов ракообразных, включающий более 12 тыс. современных видов. По размерам перакариды обычно уступают десятиногим — длина тела большинства видов не превышает 2 см. Однако среди них есть и настоящие гиганты: например, крупнейший их представитель — гигантская изопода (*Bathynomus giganteus*), может быть длиной в 50 см [23] (по сообщениям в СМИ в Мексиканском заливе был обнаружен представитель этого вида[4] длиной в 76 см).

Перакариды, хотя и не так заметны в составе фауны, как эукариды, особенно десятиногие, тем не менее, богато и разнообразно представлены в морских биотопах.

Выводковая камера (как уже отмечалось, одна из особенностей строения этих ракообразных) расположена под тораксом и образована оостегитами — крупными, гибкими, пластинчатыми выростами, отходящими от коксоподитов некоторых грудных конечностей и направленных к средней линии тела. Оостегиты формируют дно камеры, а стернум — ее свод. Яйца у перакарид размещаются в марсупиуме. Развитие у перакарид прямое: из яиц вылупляются ювенильные особи с полным набором сегментов и конечностей; они отличаются от взрослых организмов только меньшими размерами и находятся на постларвальных (постличиночных) стадиях развития [24]. Благодаря такой выводковой камере, некоторые перакариды стали единственными ракообразными, которые перестали нуждаться в открытой воде и полностью перешли к наземному образу жизни, включая размножение в наземной среде [25].

Надотряд перакарид включает в себя ряд отрядов. Среди них есть хорошо известные равноногие, или изоподы (Isopoda), чьи представители живут не только в океанах, но и обитают у некоторых в квартирах (мокрицы), и знакомые рыбакам в качестве приманки бокоплавы (Amphipoda). Есть и менее известные группы: кумовые (Cumacea), клешненосные ослики (Tanaidacea), лофогастриды (Lophogastrida), мизиды (Mysida), спелеогрифовые (Spelaeogriphacea), термосбеновые (Thermosbaenacea), миктации (Mictacea) и стигиомизиды (Stygiomysida) [26].

Использование морфологического и комбинированного молекулярно-морфологического анализов позволило сделать вывод, что большинство перакарид имеют общего предка и образуют монофилетическую группу [26]. Молекулярный анализ ставит под сомнение лишь место мизид в пантеоне перакарид: молекулярные данные показывают, что мизиды — это сестринская группа по отношению к остальным перакаридам [27]. Это важно, посколь-

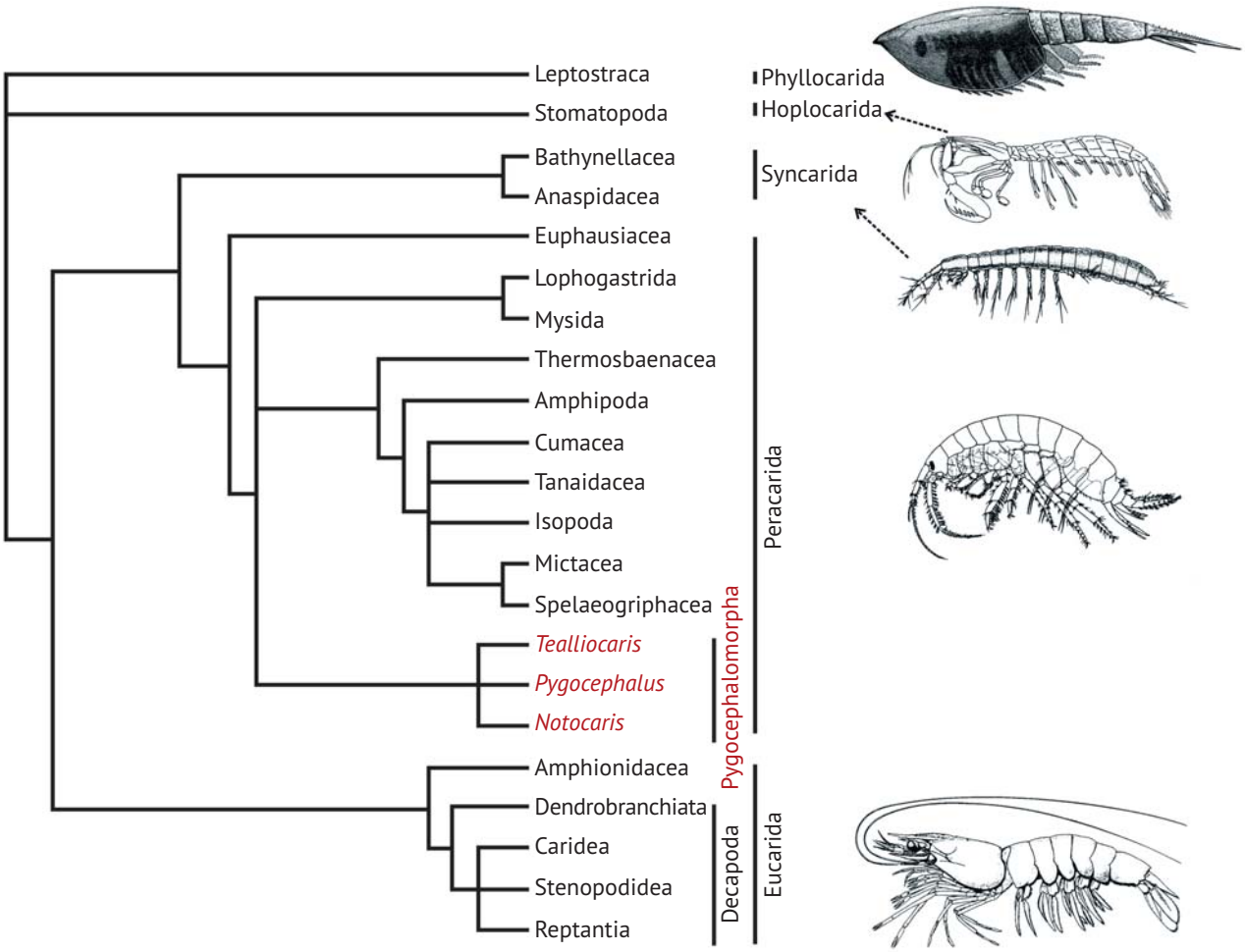
[4] Monster of the deep: Shocked oil workers catch two-and-a-half-foot “woodlouse”. MailOnlin. 3 April 2010 (www.dailymail.co.uk).

ку некоторые исследователи считали и продолжают считать, что пигоцефаломорфы наиболее близки именно к мизидам (как это предположил еще в середине XIX в. Гексли [3]). Позднее их даже помещали в качестве подотряда в отряд мизид [20]. В настоящее время бóльшим числом исследователей пигоцефаломорфы рассматриваются как отдельный отряд внутри надотряда перакарид, наравне с мизидами.

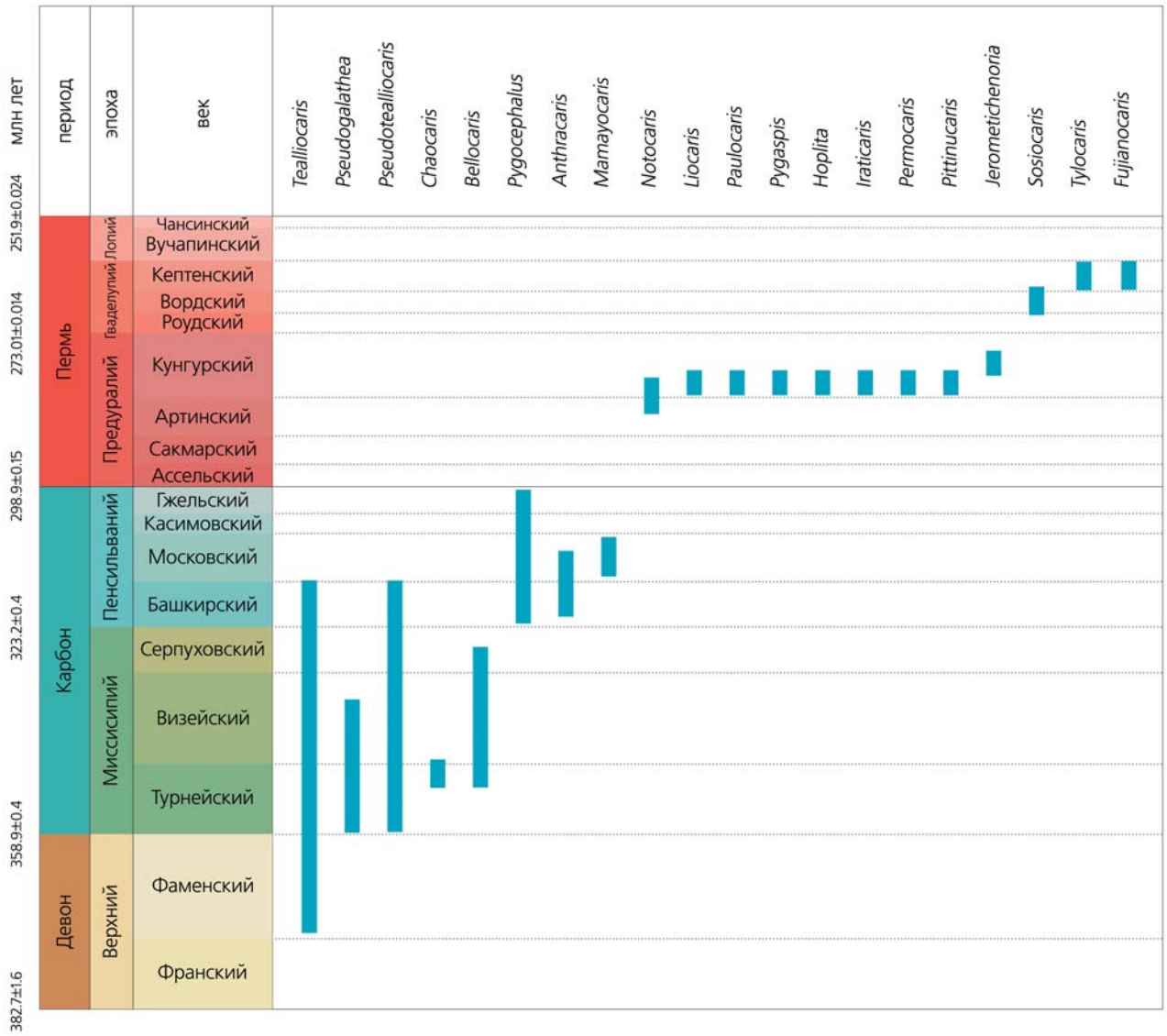
Эволюционные взаимоотношения таксонов внутри надотряда перакарид пока плохо изучены. Современные таксоны перакарид сильно отличаются друг от друга, а ископаемая летопись слишком скудна, чтобы выявить переходные формы, которые помогли бы понять ход эволюции. Поэтому на сегодняшний день предложено множество различных топологий филогенетического дерева перакарид [27, 28]. Одно из них, наиболее полно отражающее взаимоотношения между таксонами перакарид и основных сестринских групп, приведено мной.

Представление о древнейших формах среди перикарид зависит от нашего представления о филогении. Если пигоцефаломорфы считать кроновой группой перакарид (т.е. группой, включающей всех потомков общего предка ныне живущих видов всех сестринских групп), то самым древним перакаридом будет *Tealliocaris walloniensis* [29] из девона (фаменский ярус, ~372–359 млн лет). Если же в качестве кроновой группы рассматривать клешненосных осликов, то их древнейший представитель *Anthracocaris scotica* имеет визейский возраст (ранний карбон, ~347–331 млн лет). Несколько групп перакарид (спелеогрифовые, кумовые и изоподы) также имеют каменноугольных представителей [27].

В настоящее время палеонтологи выделяют пять семейств пигоцефаломорфов (Jerometichenoriidae, Notocarididae, Pygocephalidae, Tealliocarididae и Tylocarididae) и 20 родов. Несколько родов отнести к определенным семействам пока не представляется возможным. Что касается видов, то по последним данным их около 37, хотя для уточнения необходима детальная ревизия.



Кладограмма, показывающая филогенетические отношения между различными группами малакостраков. Красным цветом выделены таксоны, принадлежащие пигоцефаломорфам ([28], реконструкции представителей таксонов из [25]).



Хроностратиграфическое распространение родов пигоцефаломорфов.

Онтогенез, половой диморфизм и палеоэкология

К сожалению, пока мало информации об онтогенетических изменениях, которые сопровождали пигоцефаломорфов во время их роста, поскольку ювенильные формы почти не известны. За все время изучения лишь у одного вида — *Mamayocaris jepseni* — было отмечено различное строение карапакса у ювенильных и взрослых особей. У *M.jepseni* ювенильные особи имели более квадратный карапакс, который «вытягивался» в процессе онтогенеза и приобретал прямоугольные очертания. Постепенно, с каждой линькой, развивался рострум, гастральные борозды и различные шипы. Так же, возможно, основания грудных конечностей могли перемещаться от медиального положения у ювенильных особей в латеральные у взрослых, а абдомен из согнутого становился вытянутым [16].

Пигоцефаломорфы в первую очередь интересны тем, что на ископаемом материале можно распознать их половой диморфизм. Не каждая группа ископаемых может похвастаться наличием признаков, благодаря которым палеонтолог с легкостью может отличить самца от самки. У высших ракообразных часто наблюдается различия размеров — самцы обычно больше и имеют более крупные клешни (у тех групп, у которых они есть). Однако имея ограниченный материал (один или пару экземпляров), очень сложно установить половую принадлежность особи. Даже сравнительно редкие отпечатки пигоцефаломорфов с оостегитами, фор-

мирующими выводковую камеру, позволяют довольно уверенно сделать вывод, что это самка.

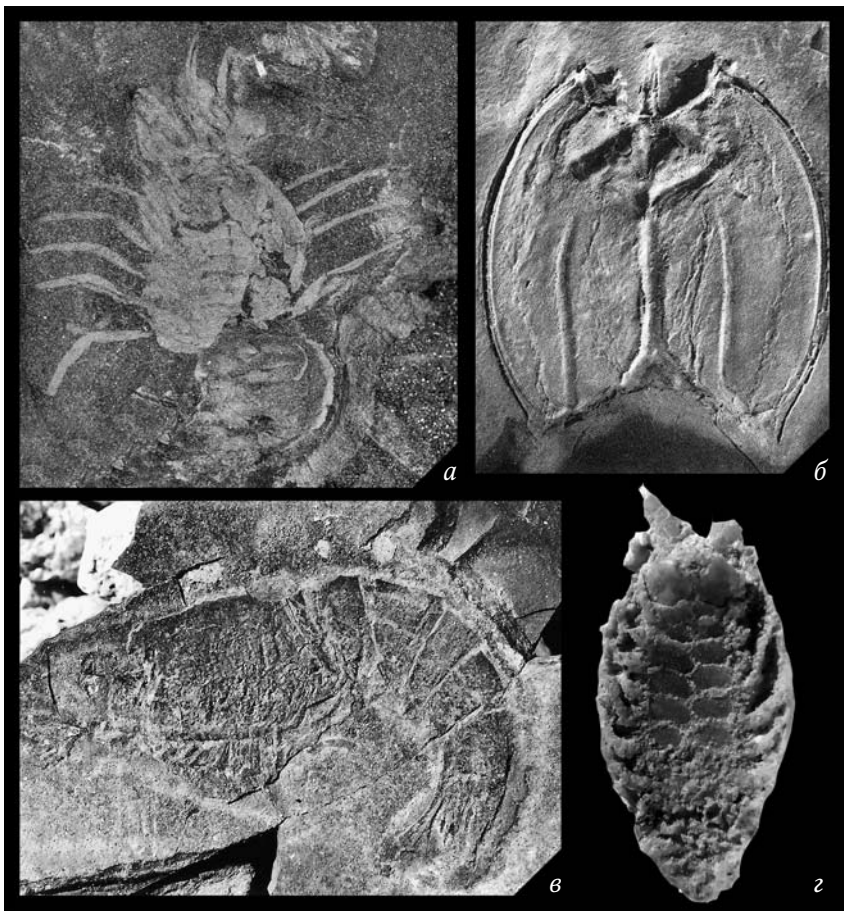
Любопытные находки отпечатков панцирей пигоцефаломорфов с хорошо развитыми оостегитами известны, например, из нижнепермских отложений Бразилии [30]. Бразильские исследователи предположили, что у пигоцефаломорфов могло быть сезонное размножение, при этом самки созревали одновременно, отращивая оостегиты, которые редуцировались после выпуска молоди. Также ученые отметили, что редкость остатков особей с оостегитами в ископаемой летописи может быть связана с тафономической избирательностью (ракообразное должно захорониться в осадке брюшком кверху, что происходило редко) и палеобиологическими аспектами — такими как сохранение так называемой яйценосной линьки. Дело в том, что самки бо́льшую часть жизни не имели половых различий с самцами, а оостегиты и марсупиум появлялись только в период размножения. Когда после этого происходила очередная линька, то панцирь с остатками оостегитов сбрасывался (поэтому он встречается в геологической летописи сравнительно редко), а самок вновь внешне невозможно было отличить от самцов.

На последнем стерните у некоторых форм пигоцефаломорфов может располагаться некое образование, имеющее вид небольшого конуса. Первоначально считалось, что оно присуще самкам и представляет собой семенной рецептакул, или семяприемник [15], но такая морфология была бы довольно необычной для ракообразных [9]. Позднее Шрам [16] предположил, что это структура, скорее всего, представляет собой мужской генитальный конус, подобный тому, что наблюдается у других перакарид — у монокономорфных представителей клешненосных осликов. Этот генитальный конус служил для передачи самцом спермы во время копуляции.

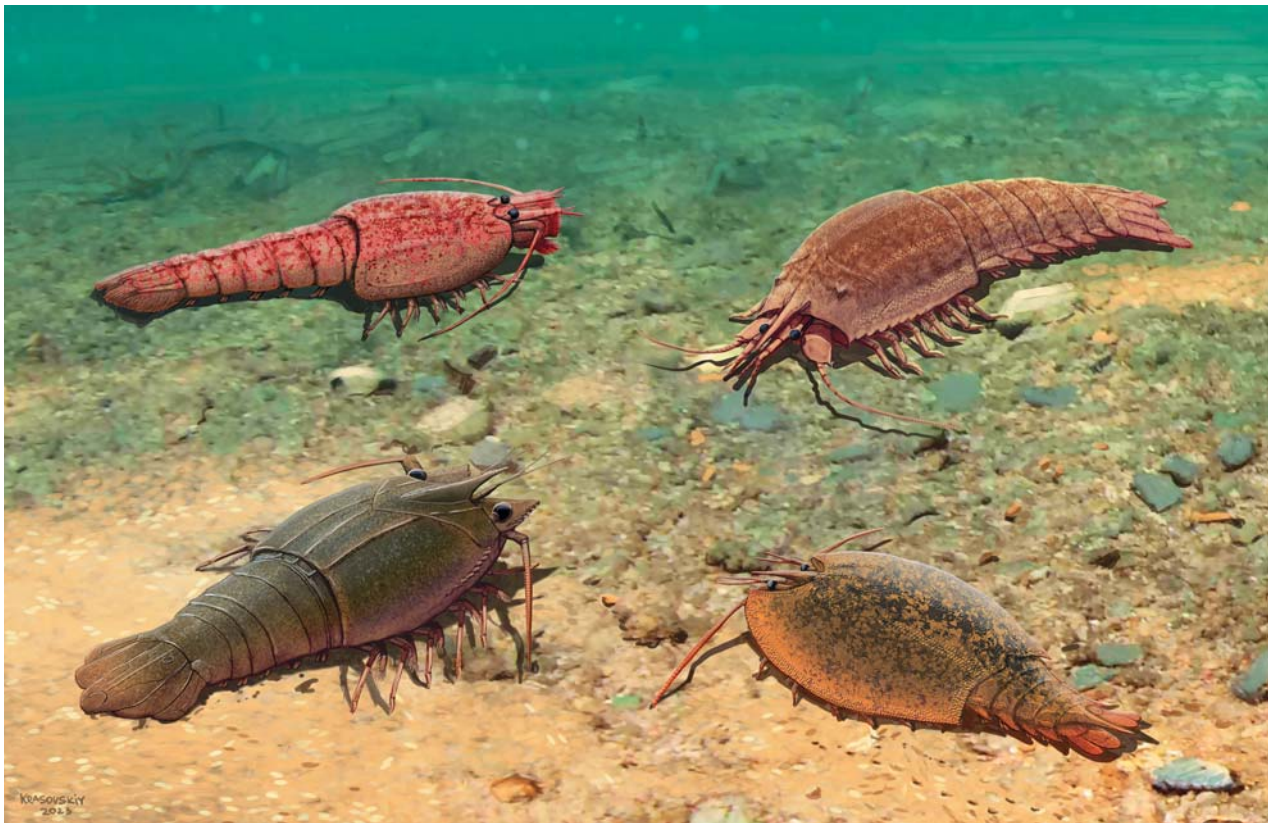
Остатки генитального конуса известны лишь у представителей трех родов (*Hoplita*, *Anthracaris* и *Pygocephalus*), а оостегитов — у четырех (*Tealliocaris*, *Pygocephalus*, *Notocaris* и *Liocaris*) [30]. Только среди представителей рода *Pygocephalus* встречены остатки как женских особей с оостегитами, так и мужских с генитальными конусами.

Пока известно мало об образе жизни пигоцефаломорфов. По всей видимости, он был схож с таковым декапод. Вероятно, это были мелкие хищники и падальщики в палеозойских местообитаниях.

По всей видимости, пигоцефаломорфы имели схожий способ передвижения с декаподами: Шрам [17] установил, что ископаемые следы *Diplichnites govender*, обнаруженные в пермских отложениях Южной Африки, оставлены пигоцефаломорфом *Notocaris tapscotti*. Эти следы показывают не только направленную вперед ходьбу, но и боковую, как у современных настоящих лангустов (Palinuridae) и у настоящих крабов (Brachyura),



Окаменелости некоторых пигоцефаломорфов: *а* — *Anthracaris gracilis*, отпечаток с конечностями и плеоном, карбон Германии [34, fig.2C]; *б* — *Fujianocaris bifurcatus*, карапакс, средняя пермь Китая [35, tabl.I, fig.4]; *в* — *Pseudotealliocaris holthuisi,* отпечаток с конечностями и плеоном, нижний карбон США [36, fig.2A]; *г* — *Liocaris huenei*, торакс и плеон самки с вентральной стороны, хорошо заметны оостегиты, нижняя пермь Бразилии [30, fig.3].



Художественная реконструкция некоторых пигоцефаломорфов. На рисунке изображены: вверху слева – *Pseudotealliocaris palinscari* из раннего карбона США; вверху справа – *Pygocephalus dubius* из раннего карбона Англии; внизу слева – *Tealliocaris walloniensis* из позднего девона Бельгии; внизу справа – *Fujianocaris bifurcatus* из ранней перми Китая. Рисунок С.В.Красовского.

которые также имеют широкие грудные стерниты, как и пигоцефаломорфы [9].

Что касается мест обитания, то любопытно, что в раннем и среднем карбоне пигоцефаломорфы обитали по большей части в морских экосистемах[5], а в позднем карбоне стали занимать пресноводные и солоноватоводные водоемы на географических окраинах Пангеи, став в перми важным компонентом пресноводных экосистем. Интересно, что во многих местонахождениях они часто встречаются совместно с остатками других высших раков — синкарид (Syncarida) [9]. Последние, в отличие от пигоцефаломорфов, дожили до наших дней и все также широко распространены в пресных водоемах.

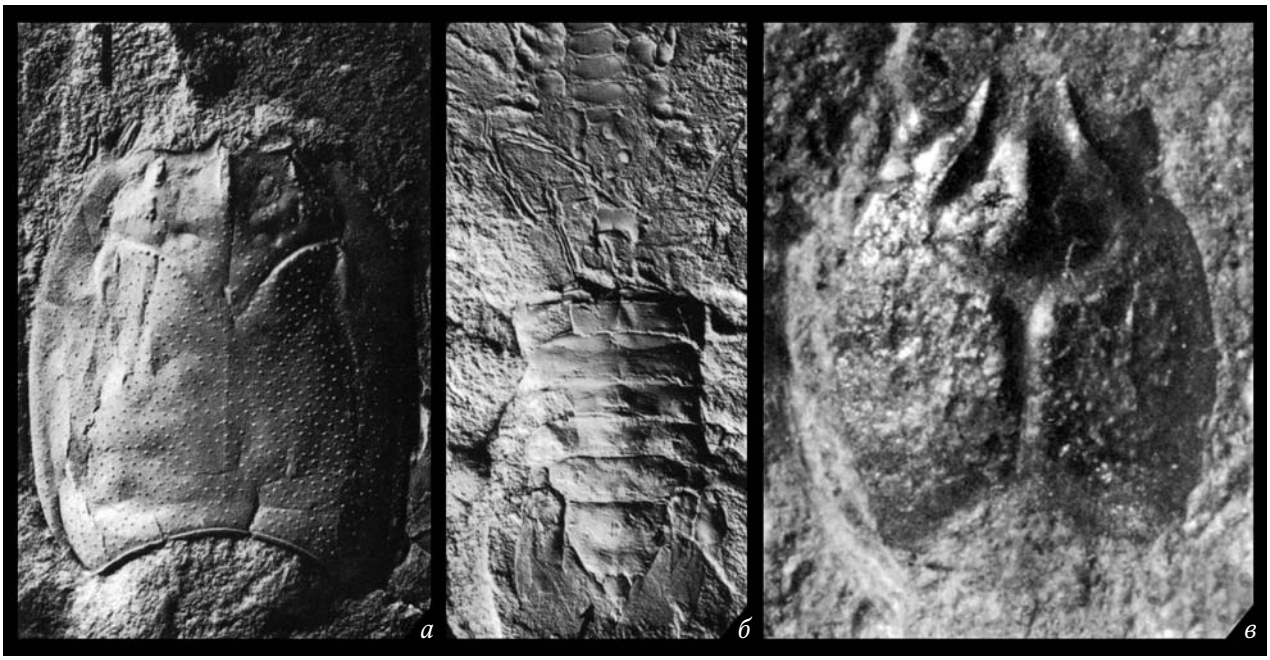
Находки пигоцефаломорфов на территории бывшего СССР

Впервые находки пигоцефаломорфов с территории СССР были описаны в 1960-х гг. советским биологом и палеонтологом Я.А.Бирштейном [31, 32]. Ему передали богатую коллекцию, собранную в отложениях верхнего карбона Донецкого бассейна (в окрестностях д.Щербиновка), состоящую из отпечатков карапаксов, грудных отделов (сохранившихся с брюшной стороны) и брюшек хорошей сохранности (всего 72 особи на 67 плитках известняка). Этот материал позволил ему установить новый вид и род *Brooksocaris aisenvergi* (позднее Шрам [20] посчитал, что вид *B.aisenvergi* относится к роду *Pygocephalus*, а *Brooksocaris* — синоним последнего).

В конце 1970-х годов на изучение Шраму сотрудниками Палеонтологического института АН СССР был передан экземпляр пигоцефаломорфа, обнаруженный в нижнепермских отложениях Коми (из отложений иренского горизонта кунгурского яруса). Эта находка — крохотный (всего 2.5 мм) пиритизированный карапакс золотого цвета на сланце — происходит не из обнажения, а из керна скважины, с глубины 680 м. По ней Шрам описал новый вид и род — *Jerometichenoria grandis* — самую северную форму этой группы для пермского периода.

К сожалению, за последние почти 45 лет не было сделано новых находок пигоцефаломорфов в России и странах СНГ. Лишь несколько лет назад

[5] Но древнейший, девонский, представитель группы *Tealliocaris walloniensis* был обнаружен в отложениях пресного водоема [29].

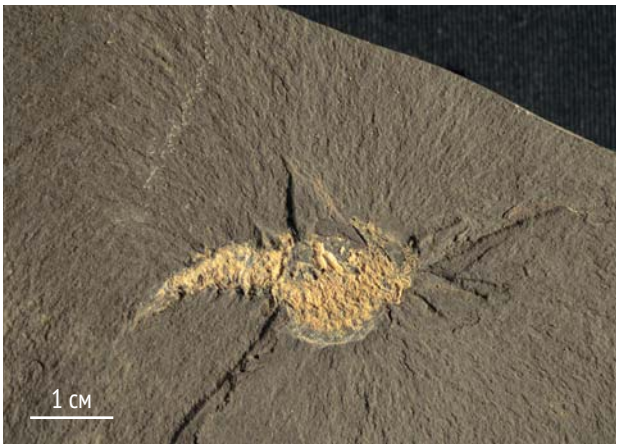


Пигоцефаломорфы с территории СССР: *а*, *б* — карапакс и абдомен *Pygocephalus aisenvergi* из верхнего карбона Донбасса; *в* — карапакс *Jerometichenoria grandis* из нижней перми Коми [18, 20].

на восточном склоне Урала был обнаружен новый лагерштетт[6] консервационного типа [33] в нижнекаменноугольных отложениях, вскрытых на левом берегу р.Манья (Ханты-Мансийский автономный округ — Югра). Это богатое местонахождение содержит многочисленные окаменелости, представленные отпечатками мягкотелых организмов, например, сцифоидных медуз и многощетинковых червей, остатки губок и рыб, а также наземных растений. Есть там и находки членистоногих, а именно: разрозненные панцири трилобитов рода *Phillipsia kellyi* и отпечатки как целых скелетов, так и их фрагментов, принадлежавших ракообразным — филлокаридам и пигоцефаломорфам. Предварительно пигоцефаломорфы из этого местонахождения идентифицированы как формы, близкие к *Tealliocaris* и *Tylocaris*, они еще ждут дальнейшего и полноценного описания.

* * *

Пигоцефаломорфы — это хороший пример конвергентной эволюции, показывающий, что



Отпечаток неописанного пигоцефаломорфа из нижнекаменноугольных отложений Восточного склона Урала.

Фото А.С.Резвого

жизненные формы лангустов и креветок возникали в эволюции не только среди декапод. В отличие от ракообразных циклид, конвергентно схожих с крабами, пигоцефаломорфы исчезли в конце пермского периода и не смогли пережить Великое пермское вымирание. Еще одно различие в эволюционной судьбе этих групп состоит в том, что циклиды появились задолго до первых крабов, а пигоцефаломорфы сосуществовали со многими эукаридами, в том числе с декаподами. В некоторых отношениях пигоцефаломорфы напоминают грандиозную радиацию декапод, наблюдаемую

[6] Лагерштетт — особый тип захоронения окаменелостей, как правило, в большом количестве, где благодаря особым условиям сохраняются не только твердые части скелетных форм, но также и отпечатки мягких тканей. Данный тип местонахождений образуется в результате захоронения тел в бескислородной среде с минимальным количеством бактерий, что задерживает процессы разложения.

в современной фауне: множество родов и видов с отчетливым биогеографическим распределением видов в северном и южном полушариях.

Вполне возможно, что увеличение разнообразия и численности пигоцефаломорфов и ранних эукарид в позднем палеозое способствовало вытеснению трилобитов из их экологических ниш, разнообразие которых сокращалось с раннего карбона до поздней перми, в конце которой они окончательно исчезли.

Автор выражает искреннюю благодарность Сергею Владимировичу Красовскому за красочные картины прижизненного облика пигоцефаломорфов; Ильдару Сергеевичу Гисматуллину за графические рисунки пигоцефаломорфов; Антону Сергеевичу Резвому (Зоологический музей ЗИН РАН, Санкт-Петербург) за фотографии пигоцефаломорфов из карбона восточного склона Урала; Александру Сергеевичу Алексееву (геологический факультет Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова, Москва) за ценные советы и рекомендации.

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда (проект №22-14-00258).

Литература / References

1. *Prestwich J.* On the geology of the Coalbrookdale. Transactions of the Geological Society of London. 1840; 5(2): 413–495.
2. *Salter J.W.* On some of the Higher Crustacea from the British Coal-Measures. Journal of the Geological Society. 1861; 17: 528–533. DOI:10.1144/GSL.JGS.1861.017.01-02.44.
3. *Huxley T.H.* Description of a new crustacean (*Pygocephalus cooperi*, Huxley) from the Coal Measures. Quarterly Journal of the Geological Society. 1857; 13: 363–369.
4. *Etheridge R.* On the occurrence of the genus Dithyrocaris in the Lower Carboniferous, or Calciferous Sandstone Series of Scotland, and that of a second species of Anthrapalaemon in these beds. Quarterly Journal of the Geological Society. 1879; 35: 464–474.
5. *Etheridge R.* On the occurrence of a macrurous decapod (*Anthrapalaemon*? *woodwardi* sp. nov.) in the Red Sandstone or lowest group of the Carboniferous formation in the southwest of Scotland. Quarterly Journal of the Geological Society. 1877; 33: 863–878.
6. *Peach B.N.* On some new Crustacea from the Lower Carboniferous rocks of Eskdale and Liddesdale. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. 1882; 30: 73–91.
7. *Peach B.N.* Further researches among the Crustacea and Arachnida of the Carboniferous rocks of the Scottish border. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. 1883; 30: 511–529.
8. *Peach B.N.* Monograph of the higher Crustacea of the Carboniferous rocks of Scotland. Memoirs of the Geological Survey of Great Britain: Palæontology. 1908; 1–82.
9. *Schram F.R., Koenemann S.* Pygocephalomorpha. Evolution and Phylogeny of Pancrustacea. New York, 2022; 351–361. DOI:10.1093/oso/9780195365764.003.0027
10. *Beurlen K.* Crustaceenreste aus den Mesosaurierschichten (Unterperm) von Brasilien (Sao Paulo). Palaeontologische Zeitschrift. 1931; 13: 35–50.
11. *Clarke J.M.* New Paleozoic crustaceans: Crustaceans of the Permian Sao Paulo, Brazil. Bulletin of the New York State Museum. 1920; 219/220(15): 135–137.
12. *Woods H.* Note on *Pygocephalus* from the Upper Dwyka Shales of Kimberley. Transactions of the Geological Society of South Africa. 1923; 25: 41–42.
13. *Beurlen K.* Die Pygaspiden, eine neue Crustaceen- (Entomostracen-) Gruppe aus den Mesosaurier führenden Iraty-Schichten Brasiliens. Paläontologische Zeitschrift. 1934; 16: 122–138.
14. *Copeland M.J.* The Arthropod fauna of the Upper Carboniferous rocks of the Maritime Province. Geological survey of Canada Memoir. 1957; 286: 1–110.
15. *Brooks H.K.* The Paleozoic Eumalacostraca of North America. Bulletins of American Paleontology. 1962; 44: 163–338.
16. *Schram F.R.* Mazon Creek caridoid Crustacea. Fieldiana, Geology. 1974; 30(2): 9–65.
17. *Schram F.R.* Convergences between Late Paleozoic and modern caridoid Malacostraca. Systematic Zoology. 1974; 23: 323–332.
18. *Schram F.R. Jerometichenoria grandis* n. gen. sp. (Crustacea: Mysidacea) from the Lower Permian of the Soviet Union. Journal of Paleontology. 1978; 52: 605–607.
19. *Schram F.R.* British Carboniferous Malacostraca. Fieldiana, Geology. 1979; 40: 1–149.
20. *Schram F.R. Pygocephalus* from the Upper Carboniferous of the Soviet Union. Journal of Paleontology. 1980; 54: 50–56.
21. *Schram F.R. Pseudotealliocaris palinscari* n.sp., a pygocephalomorph from the Pocono Formation, Mississippian of Pennsylvania. Transactions of the San Diego Society of Natural History. 1988; 21: 221–225.

22. *Биршстейн Я.А.* Подкласс Malacostraca. Основы палеонтологии: Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. М., 1960; 422–457. [*Birshtein Ya.A.* Subclass Malacostraca. Fundamentals of paleontology: Arthropods — trilobites and crustaceans. Moscow, 1960; 422–457. (In Russ.).]
23. *Lowry J.K., Dempsey K.* The giant deep-sea scavenger genus *Bathynomus* (Crustacea, Isopoda, Cirolanidae) in the Indo-West Pacific. Résultats des Compagnes Musortom. V.24. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturalle. 2006; 193: 163–192.
24. *Рупперт Э.Э.* Зоология беспозвоночных: Функциональные и эволюционные аспекты. Т.3: Членистоногие. М., 2008. [*Ruppert E.E.* Zoology of invertebrates: Functional and evolutionary aspects. V.3: Arthropods. Moscow, 2008. (In Russ.).]
25. *Вестхайде В., Ригер Р.* Зоология беспозвоночных в двух томах. Т.2: От артропод до иглокожих и хордовых. М., 2008. [*Westheide W., Rieger R.* Invertebrate zoology in two volumes. Vol. 2: From arthropods to echinoderms and chordates. Moscow, 2008. (In Russ.).]
26. *Wolfe J.M., Daley A.C., Legg D.A., Edgecombe G.D.* Fossil calibrations for the arthropod Tree of Life. Earth-Science Reviews. 2016; 160: 43–110.
27. *Hegna T.A., Luque J., Wolfe J.M.* The Fossil Record of the Pancrustacea. V.8: Evolution and Biogeography. Oxford, 2020; 21–52. DOI:10.1093/oso/9780190637842.003.0002.
28. *Jones W.T., Feldmann R.M., Schram F.R. et al.* The proof is in the pouch: *Tealliocaris* is a peracarid. Palaeodiversity. 2016; 9: 75–88.
29. *Gueriau P., Charbonnier S., Clément G.* First decapod crustaceans in a Late Devonian continental ecosystem. Palaeontology. 2014; 57: 1203–1213.
30. *Pazinato P.G., Bento Soares M., Adami-Rodrigues K.* Systematic and paleoecological significance of the first record of Pygocephalomorpha females bearing oöstegites (Malacostraca, Peracarida) from the Lower Permian of southern Brazil. Palaeontology. 2016; 59: 817–826.
31. *Биршстейн Я.И.* Заметки о палеозойских высших ракообразных (Malacostraca) СССР. Pygocephalomorpha. Палеонтологический журнал. 1966; 2: 49–56. [*Birshteyn Ya.A.* Notes on Paleozoic Malacostraca of USSR. Pygocephalomorpha. Paleontological Journal. 1966; 2: 49–56. (In Russ.).]
32. *Birshteyn Ya.A.* Notes on Paleozoic Malacostraca of USSR. Pygocephalomorpha. International Geology Review, 1967; 9(4): 598–603. DOI:10.1080/00206816709474490.
33. *Резвый А.С., Ипполитов А.П., Снигиревский С.М., Борисенков К.В.* Фауна из раннекаменноугольного лагерштетта на восточном склоне Северного Урала. Фундаментальная и прикладная палеонтология. Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). СПб., 2018; 98–99. [*Rezvy A.S., Ippolitov A.P., Snigirevsky S.M., Borisenkov K.V.* Fauna from the Early Carboniferous Lagerstatt on the Eastern Slope of the Northern Urals. Fundamental and Applied Paleontology. Materials LXIV session Paleontological Society at the Russian Academy of Sciences (April 2–6, 2018, Saint Petersburg). Saint Petersburg, 2018; 98–99. (In Russ.).]
34. *Pazinato P., Haug C., Leipner A., Haug J.* Pygocephalomorphan crustaceans further emphasise the similarities between the Carboniferous Piesberg quarry in Germany and the Mazon Creek Lagerstätte in North America. Palaeontologia Electronica. 2022. DOI:10.26879/1051.
35. *Taylor R.S., Shen Y.-B., Schram F.R.* New pygocephalomorph crustaceans from Permian of China and their phylogenetic relationships. Palaeontology. 1998; 41: 815–834.
36. *Irham M., Schram F.R., Vonk R.* A new species of Pygocephalomorpha (Eumalacostraca: Peracarida) from the Leitchfield Formation, Lower Carboniferous (Mississippian) of Grayson County, Kentucky, USA. Studies on Malacostraca: Lipke Bijdeley Holthuis Memorial Volume. Leiden, 2010; 343–355.

Pygocephalomorphs – Late Paleozoic "Shrimps" and "Crayfish"

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)

Pygocephalomorphs are ancient crustaceans that inhabited marine and fresh waters during the Late Paleozoic and disappeared during the Great Permian extinction. Despite the outward resemblance to lobsters and shrimps, pygocephalomorphs belong to the peracariids, a group that includes woodlice and amphipods. Therefore, they are one of the clearest examples of convergence among the diversity of arthropods. In the fossil record, the remains of these animals are quite rare, and each new discovery sheds light on the evolution and lifestyle of these mysterious crustaceans.

Keywords: paleontology, arthropods, crustaceans, Pygocephalomorpha.

ФИТОПЛАНКТОН АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ

С. 15