

**Краткий обзор ископаемых позвоночных Республики Коми****П. А. Безносков, Д. В. Пономарев**Институт геологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар
beznosov@geo.komisc.ru, ponomarev@geo.komisc.ru

Приводятся общие сведения о распространении остатков позвоночных в фанерозойском разрезе на территории Республики Коми. Дается краткая характеристика ряда местонахождений, наиболее важных и интересных для понимания эволюции группы и ее биостратиграфического значения. Наиболее богатые захоронения позвоночных в регионе приурочены к отложениям девонской, пермской, триасовой и четвертичной систем.

Ключевые слова: ископаемые позвоночные, палеозой, мезозой, кватер, Республика Коми.

A brief review of the fossil vertebrates of the Komi Republic**P. A. Beznosov, D. V. Ponomarev**

Institute of Geology FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar

General information on the distribution of vertebrate remains in the Phanerozoic successions of the Komi republic is presented. A short description is given for some localities which are the most important and interesting for the evolution of the group and for biostratigraphy. The most productive sites of fossil vertebrates are confined to the Devonian, Permian, Triassic and Quaternary deposits. The oldest vertebrate remains represented by thelodont scales come from the Upper Ordovician. The Silurian – Middle Devonian marine deposits yield microremains only, among which acanthodian scales are dominant. A rich series of Upper Givetian – Frasnian sites are known in Timan. The following vertebrate taxa were originally described from these localities: *Tartuosteus? ornatus*, *Asterolepis radiata*, *Janiosteus timanicus*. Of particular note is the Lower Famennian section of Sosnovsky Geological Monument. Numerous remains of the earliest reconstructable tetrapod *Parmastega aelidae* as well as semiarticulated fish skeletons are known there. Vertebrates are quite rare in the Carboniferous deposits and are mainly represented by elasmobranch teeth. An unusual find from the Lower Tournaisian of the Podcherem River, named *Proamphibia problematica*, was described by A. P. Karpinsky as an amphibian shed skin turned inside out. The Permian deposits yield quite diverse tetrapod and fish remains, among which many taxa were originally described from the territory of the Komi Republic: *Clamosaurus borealis*, *C. nocturnus*, *Intasuchus silvicola*, *Syndyodosuchus tetricus*, *Parabradysaurus silantjevi*, *Timanosaurus ivachnenkoi*, *Koinia silantjevi*, *Koinichthys ivachnenkoi*, etc. Complete skulls of *Angusaurus tsylmensis* and *Vladlenosaurus alexeyevi* are known from the Lower Triassic of the Tsilma and Luza rivers, respectively. In the Jurassic deposits, the most important finds are the tooth plates of chimeroid fishes from the Kargort locality and an incomplete skeleton of the ichthyosaur *Arthropterygius lundii* from the Izhma River. Single finds of mosasaurid remains were recorded from the Upper Cretaceous of the Lemva River. The Quaternary deposits generally contain single finds of bones of large mammals of the so-called «mammoth fauna»: mammoth, woolly rhinoceros, steppe bison, musk ox, wild horse, reindeer, cave bear, etc. About 20 localities are known in alluvial deposits yielding bone remains of the cold-adapted lemming fauna of voles. Among all the localities of the Quaternary vertebrates, the following two stand out: the Medvezhya Cave with the most diverse mammal fauna of the Late Pleistocene, and the Byzovaya Paleolithic site yielding numerous remains of mammoth.

Keywords: fossil vertebrates, Paleozoic, Mesozoic, Quaternary, Komi Republic.

Введение

Научный интерес к ископаемым позвоночным очень высок. Эта ветвь животного царства включает и человека, поэтому изучение древнейших позвоночных является в известной степени исследованием ранних этапов развития наших далеких предков. Историческое развитие позвоночных – это замечательный источник сведений о разнообразных закономерностях эволюционного процесса: его направлении, скорости, появлении новых структур, их функционального и адаптивного значения. Кроме того, для континентальных отложений некоторых систем, например пермской, триасовой и четвертичной, остатки позвоночных являются одними из преобладающих фоссилий, имеющих важное стратиграфическое значение.

При этом одна из главных проблем, возникающих при изучении отдельных видов ископаемых позвоночных, связана обычно с неполнотой сведений о строении их скелета, в отличие от скелета подавляющего большинства беспозвоночных (за исключением членистоногих и некоторых других групп), скелеты которых, как правило, представлены значительно меньшим числом элементов, а их находки чаще носят массовый характер.

Несмотря на всю важность данной группы фоссилий, степень ее изученности в Республике Коми заметно ниже, чем у многих групп беспозвоночных животных. Так, до сих пор в регионе не было опубликовано ни одной обобщающей сводки по местонахождениям ископаемых позвоночных фанерозоя Республики Коми. Данная рабо-

Для цитирования: Безносков П. А., Пономарев Д. В. Краткий обзор ископаемых позвоночных Республики Коми // Вестник геонаук. 2021. 12(324). С. 3–15. DOI: 10.19110/geov.2021.12.1.

For citation: Beznosov P. A., Ponomarev D. V. A brief review of the fossil vertebrates of the Komi Republic. Vestnik of Geosciences, 2021, 12(324), pp. 3–15, doi: 10.19110/geov.2021.12.1.

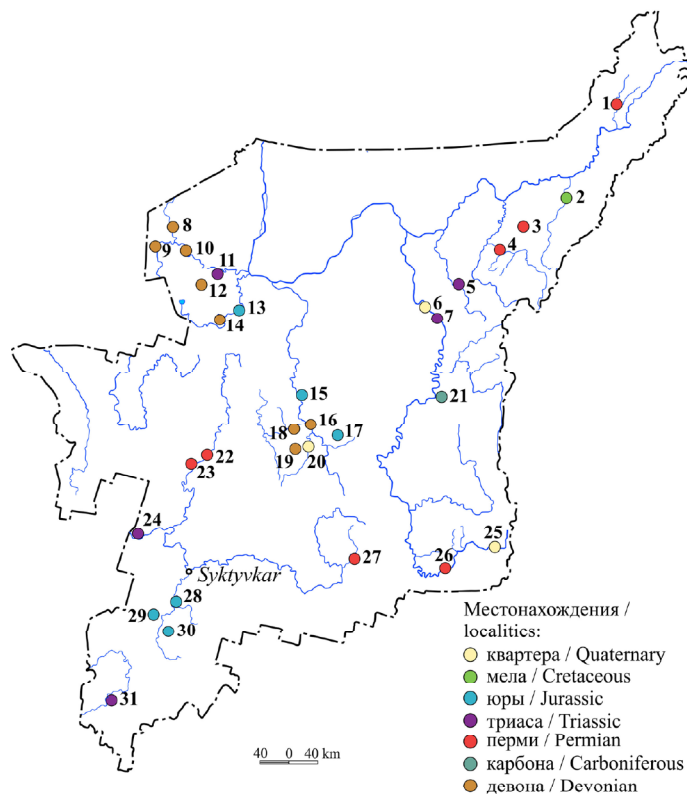


Рис. 1. Важнейшие местонахождения ископаемых позвоночных на территории Республики Коми:

1 – р. Воркута [5]; 2 – р. Лемва [4, 14, 34]; 3 – Инта, шахта [13, 21, 32]; 4 – р. Кожым [38]; 5 – р. Большая Сыня, ГПП «Красный Камень» [13, 26]; 6 – стоянка Бызовая [21, 28, 29, 54]; 7 – р. Малый Аранец [13, 26]; 8 – р. Косма [53]; 9–10 – р. Цильма [10, 53]; 11 – р. Цильма, устье Мылы [13, 26]; 12 – р. Мыла [42]; 13 – р. Печорская Пижма, ур. Яранский мег [11, 40, 43, 45]; 14 – р. Печорская Пижма [33]; 15 – р. Ижма, д. Порожск [57, 58]; 16 – р. Ижма, ГПП «Сосновский» [41, 49]; 17 – р. Айюва, п. Керки [35]; 18 – естественные обнажения и карьеры в окрестностях г. Ухты [40, 43, 45]; 19 – р. Льяель [2, 40, 43, 45]; 20 – грот Седью-1 [37, 52]; 21 – р. Подчерем [17]; 22 – р. Вымь, Усть-Коин [6, 9, 13, 50]; 23 – Усть-Елва [13]; 24 – р. Вычегда, Жешарт [13]; 25 – пещера Медвежья [7, 8]; 26 – р. Верхняя Печора [13]; 27 – р. Южная Мылва [13]; 28 – р. Сысола, д. Каргорт [1, 23, 31]; 29 – р. Сысола, с. Вотча [35]; 30 – с. Визинга [22]; 31 – р. Луза, Скоба [24, 25]

Fig. 1. The most important localities of fossil vertebrates on the territory of the Komi Republic:

1 – Vorkuta River [5]; 2 – Lemva River [4, 14, 34]; 3 – Inta, mine [13, 21, 32]; 4 – Kozhim River [38]; 5 – Bolshaya Synya River, Geological Monument "Krasny Kamen" [13, 26]; 6 – Palaeolithic site Byzovaya [21, 28, 29, 54]; 7 – Malyi Aranets River [13, 26]; 8 – Kosma River [53]; 9–10 – Tsilma River [10, 53]; 11 – Tsylyma River near the Myla River mouth [13, 26]; 12 – Myla River [42]; 13 – Pechorskaya Pizhma River, Yaranskiy Meg section [11, 40, 43, 45]; 14 – Pechorskaya Pizhma River [33]; 15 – Izhma River, Porozhsk village [57, 58]; 16 – Izhma River, Geological Monument "Sosnovsky" [41, 49]; 17 – Ajuvuva River, Kerki village [35]; 18 – natural outcrops and quarries in the vicinities of Ukhta town [40, 43, 45]; 19 – Lyael River [2, 40, 43, 45]; 20 – Sedyu-1 grotto [37, 52]; 21 – Podcherem River [17]; 22 – Vym' River, Ust'-Koin [6, 9, 13, 50]; 23 – Ust'-Elva [13]; 24 – Vychehda River, Zheshart [13]; 25 – Medvezhya cave [7, 8]; 26 – Pechora River, upper reaches [13]; 27 – Southern Mylva River [13]; 28 – Sysola River, Kargort village [1, 23, 31]; 29 – Sysola River, Votcha village [35]; 30 – Vizinga village [22]; 31 – Luza River, Skoba [24, 25]

та подготовлена к 100-летию юбилею Республики Коми и представляет собой первую попытку такого обобщения, в котором собраны разрозненные сведения из многочисленных публикаций и собственные материалы авторов. Единичные находки остатков позвоночных животных без привязок – явление достаточно распространенное, но наибольший научный интерес представляют скопления костных остатков в местонахождениях с известной историей формирования и геологическим строением. Ниже мы приводим общие сведения о распространении ископаемых позвоночных в фанерозойских отложениях Республики Коми и наиболее значимых их местонахождениях (рис. 1).

Распространение остатков позвоночных в фанерозойском разрезе региона и характеристика основных их местонахождений

Палеозой

Древнейшие остатки ископаемых позвоночных на территории Республики Коми отмечены в морских отложениях верхнего ордовика, развитых в северной части Тимано-Печорской плиты, где представлены отдельными микроскопическими чешуями нескольких таксонов рыбообразных бесчелюстных из подкласса телодонтов [46]. В вышележащих силурийских отложениях позвоночные также представлены почти исключительно микроостатками, однако их сообщества уже значительно богаче ордовикских. Кроме телодонтов в них появляются акантоды – древнейшие представители настоящих рыб.

Расцвет рыб пришелся на девонский период. Неслучайно это время в истории нашей планеты называют также «веком рыб». Основу сообществ позвоночных нашего региона на протяжении всего раннего и среднего девона продолжали составлять акантоды, достигшие своего максимального таксономического разнообразия [56]. При этом их остатки – это всё те же отдельные микроскопические чешуйки и плавниковые шипы, не образующие плотных скоплений в породе.

Первые настоящие костеносные слои появляются лишь в пограничных средне-верхнедевонских отложениях Тимана. В верховьях р. Цильмы, на участке между устьями рр. Мутная и Чирка, расположена серия обнажений цилемской свиты. Ее осадки, сформировавшиеся в спокойноводных условиях обширной озерно-болотной равнины, содержат относительно редкие, но хорошо сохранившиеся остатки рыб, среди которых попадаются и частично сочлененные скелеты. Обитавшее здесь сообщество не отличалось разнообразием, но в нем присутствовал эндемик Среднего Тимана – артродира *Janiosteus timanicus* (O. Obr.) [10] (рис. 2, а). В залегающей выше и распространенной преимущественно восточнее устьчиркинской свите остатки позвоночных значительно более многочисленны и разнообразны, но часто сильнофрагментированы и окатаны. Местами они образуют плотные линзовидные скопления в виде т. н. «рыбной брекчии» (рис. 2, б). Среди остатков преобладают изолированные пластины гетеростраков и пластинокожих рыб, чешуи, зубы и покровные кости лопастеперых [43, 45]. Ряд таксонов был впервые описан именно из этих отложений. К ним относятся псаммостеид *Tartuosteus? ornatus* Roh. и антиарх *Asterolepis radiata* Roh. [53]. Основные местонахождения позво-



ночных устьчиркинской свиты расположены по рекам Косме, Цильме и Печорской Пижме.

Во франском веке позднего девона разнообразие тиманской ихтиофауны продолжало расти. Здесь отмечены представители всех ее групп: акантоды, пластинокожие, хрящевые, лучеперые, лопастеперые, в том числе двоякодышащие, рыбы, а также рыбообразные бесчелюстные [11, 42, 43, 45]. Наиболее представительный комплекс позвоночных, отличающийся к тому же хорошей степенью сохранности, известен из отложений лыаельской свиты Южного Тимана [2]. Типовой разрез свиты, вскрывающийся по р. Лыаель (приток р. Седью) серией обнажений, представлен ритмичным переслаиванием карбонатных и глинистых пачек. Большая часть известняковых слоев является типичными турбидитами, образовавшимися в результате переноса карбонатного материала суспензионными потоками. Именно к ним приурочены основные находки остатков ихтиофауны. Эпизоды лавинной седиментации способствовали быстрому захоронению рыбьих костей. Отдельные экземпляры фоссилий из этих отложений имеют исключительную сохранность и представлены частично сочлененными элементами скелета.

Всего из разреза лыаельской свиты отмечено более 20 таксонов позвоночных: *Psammosteus falcatus* Obr., *Phoebobus bifurcates* Ginter et Ivanov, *Ph. latus* Ginter et Ivanov, *Protacrodus* cf. *vetustus* Jaekel, *Brachydeirus?* cf. *bicarínatus* Stensio, *Eastmanosteus* sp., *Bothriolepis* sp., "*Acanthodes*" sp., *Homalacanthus* sp., *Haplacanthus* sp., cf. *Cheiracanthus* sp. *Laccognathus* sp., *Moythomasia* sp. и др. [40, 43]. Уникальность данному местонахождению придает совместное присутствие в комплексе ихтиофауны как пелагических, так и мелководно-прибрежных форм, что имеет важное значение для корреляции разнофациальных разрезов других регионов.

Отложения фаменского яруса верхнего девона распространены на Тимане не так широко, и сообщества ихтиофауны в них не отличаются высоким разнообразием. Однако именно из фаменских отложений происходят наиболее ценные находки девонских позвоночных. Все они приурочены к пласту доломитистого известняка, залегающего в верхней части сосногорской свиты и широко известного под названием «рыбный доломит». Наиболее протяженные его выходы расположены на правом берегу р. Ижмы, в пределах геологического памятника природы «Сосновский». Слой этот сформировался в прибрежных условиях обширного мелководного озера или лагуны в результате как минимум двух близких по времени штормовых явлений. Массовая гибель рыб из-за взмучивания осадка и быстрое захоронение обеспечили хорошую сохранность и обилие их остатков, за что слой и получил свое название. Ископаемая ихтиофауна из данного местонахождения известна еще с конца XIX века, когда Й. В. Рогон [53] по сборам Ф. Н. Чернышева описал новый вид пластинокожей рыбы, ныне рассматриваемый в ранге подвида *Bothriolepis leptochaira jeremejevi* (Roh.) [49]. Изолированные пластины панциря этого антиарха доминируют по встречаемости, составляя более 90 % всех костных остатков из данного слоя. Кроме них из «рыбного доломита» до недавнего времени были известны лишь отдельные чешуи и зубы поролепиформа *Holoptychius* sp., а также единственный фрагмент передней части нижней челюсти примитивного девонского тетрапода, ныне, вероятно, утерянный. С середины 2000-х гг. та часть берега, где расположен основной выход «рыбного доломита», стала активно размываться рекой. С целью собрать материал, который мог быть утрачен по естественным причинам, в 2008–2012 гг. на типовом разрезе сосногорской свиты были проведены масштабные палеонтологические раскоп-

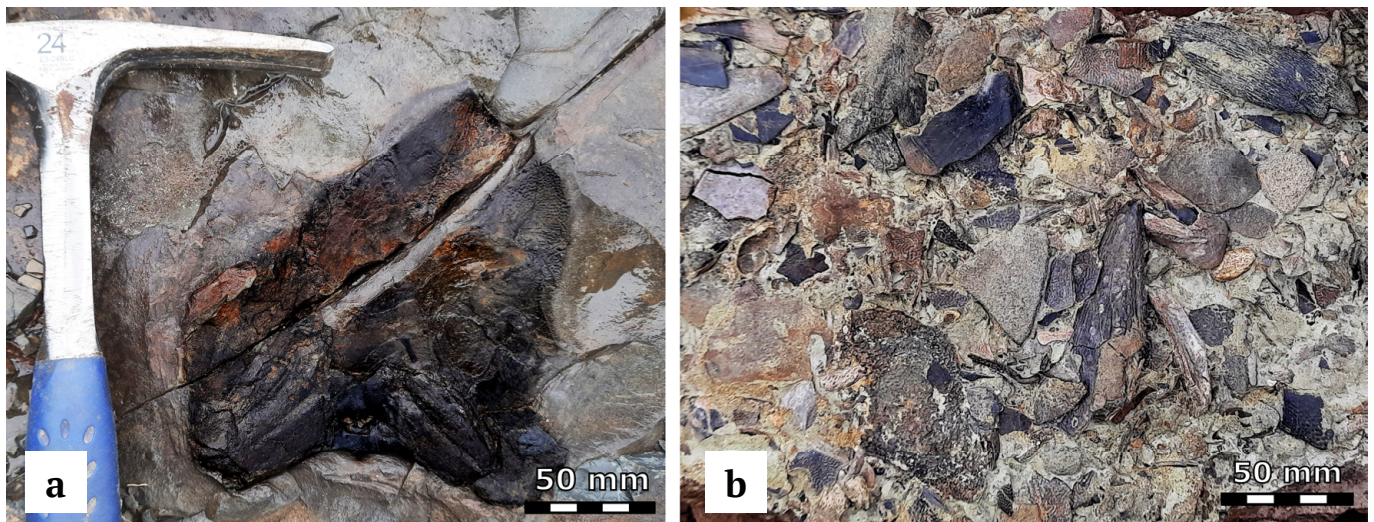


Рис. 2. Ископаемые позвоночные из девонских отложений на р. Цильме:

a – крыша черепа артродиры *Janiosteus timanicus* (O. Obr.) в породе, цильмская свита; b – «рыбная брекчия» — скопление остатков позвоночных в породе, устьчиркинская свита

Fig. 2. Fossil vertebrates from the Devonian deposits of the Tsyлма River:

a – skull roof of arthrodire *Janiosteus timanicus* (O. Obr.) in the mudstone matrix, Tsyлма Formation; b – fish remains in the bone-bearing breccia, Ust'-Chirka Formation

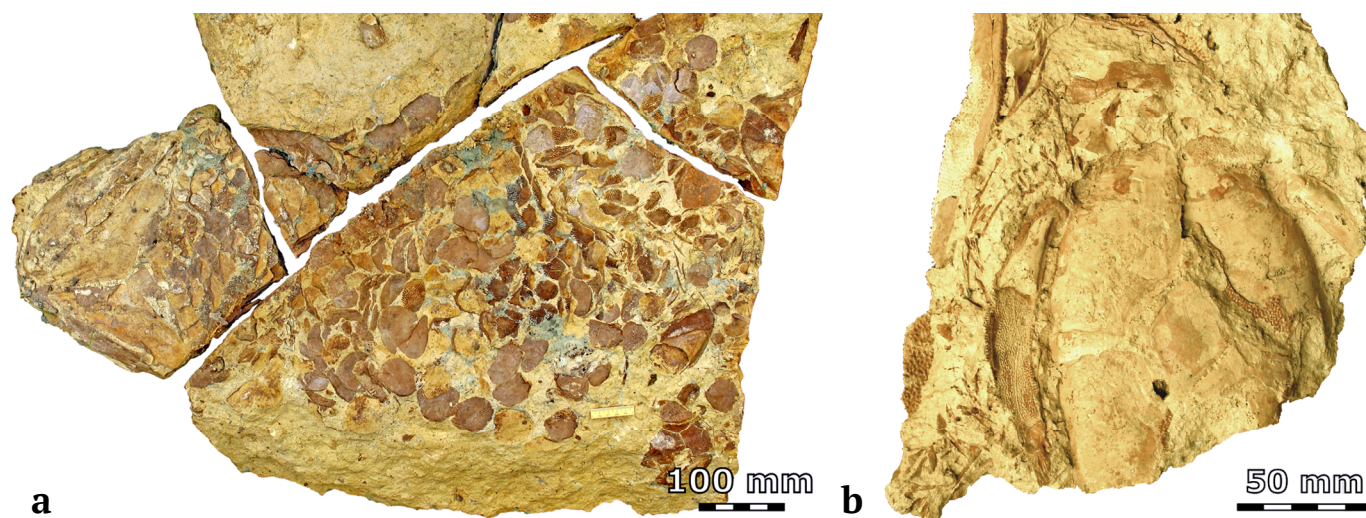


Рис. 3. Остатки позвоночных из слоя «рыбного доломита» геологического памятника природы «Сосновский», р. Ижма, верхний девон, сосногорская свита:

a – частично сочлененный скелет поролепиформа *Holoptychius* sp. (отсутствует хвостовой отдел), экз. ИГ КНЦ № 155/45-1;
b – сочлененный скелет антиарха *Bothriolepis leptochaira jeremejevi* (Roh.), экз. ИГ КНЦ № 155/10-1

Fig. 3. Vertebrate remains from the «fish dolomite» bed of the Geological Monument «Sosnovsky», the Izhma River, Upper Devonian, Sosnogorsk Formation:

a – semiarticulated skeleton of the porolepiform *Holoptychius* sp. (caudal part is not preserved), specimen IG KSC № 155/45-1;
b – articulated skeleton of the antiarch *Bothriolepis leptochaira jeremejevi* (Roh.), specimen IG KSC № 155/10-1

ки. В результате этих работ была собрана богатейшая коллекция фоссилий. Таксономический состав сообщества позвоночных из этого местонахождения был дополнен поролепиформом *Duffichthys* sp., струниформом *Struniiformes* gen. indet., двумя формами двоякодышащих рыб – cf. *Jarvikia* sp. и *Rhinodipteridae* gen. indet.; было найдено несколько частично сочлененных скелетов *B. leptochaira jeremejevi* и *Holoptychius* sp. (рис. 3, a, b). Только перечисленные находки уже позволяют говорить об исключительной уникальности данного захоронения.

Однако важнейшим результатом проведенных здесь раскопок стало описание нового рода и вида примитивного тетрапода, получившего название *Parmastega ealidae* Beznosov et al. Экстенсивность и хорошая сохранность остатков делают его древнейшим четвероногим животным, облик которого был детально реконструирован. Наряду с этим в строении его скелета сохраняется много рыбьих черт, таких, например, как контакт между чешуйчатой и верхнечелюстной костями, наличие скульптуры на клейтруме и аноклейтруме и др., что в целом позволяет рассматривать пармастегу как наиболее примитивное из всех девонских четвероногих животных, известных по нефрагментарным остаткам [41]. Находка пармастегии проливает дополнительный свет на происхождение тетрапод – одно из ключевых событий в эволюции позвоночных животных, позволившее им в дальнейшем завоевать сушу.

Каменноугольные отложения в пределах Республики Коми развиты на Тимане, гряде Чернышова и западном склоне Урала. Почти везде они сложены мощными известняковыми толщами морского происхождения. Позвоночные встречаются в них достаточно редко и представлены главным образом микроостатками,

среди которых преобладают зубы хрящевых рыб [16, 44, 47]. Тем не менее из нижнетурнейских морских известняков р. Подчерем известна одна необычная находка, сделанная Т. А. Добролюбовой. А. П. Карпинским [17] она была определена как вывернутый наизнанку кожный покров земноводного, сброшенный им во время линьки. Проблематичному ископаемому было предложено дать временное название *Proamphibia problematica* Karpinskij. К сожалению, в настоящее время как сами образцы, так и препараты, изученные А. П. Карпинским, по всей видимости, являются безвозвратно утраченными, что не позволяет провести их повторное, более детальное исследование. К тому же никаких изображений этой загадочной фоссилии опубликовано не было, а найти новые ее экземпляры до сих пор так никому и не удалось. Осталось лишь словесное описание *P. problematica*, исходя из которого утраченный образец по своему строению сильно напоминает чешуи со шкуры позднедевонского тетрапода *Tulerpeton curtum* Lebedev [48, 51] (О. А. Лебедев, устное сообщение).

В начале пермского периода на большей части территории по-прежнему преобладали обстановки мелководных шельфовых морей, в связи с чем осадки этого возраста фациально и литологически остались близки к подстилающим их каменноугольным. Среди остатков позвоночных здесь продолжают преобладать мелкие зубы различных акул [44]. Кроме них отдельного внимания заслуживают две фрагментарные находки, предположительно относящиеся к роду *Helicoprion* Karpinsky. Они происходят из ассельско-сакмарских отложений р. Воркуты [5] и артинских отложений р. Кожым [38]. Эти своеобразные хрящевые рыбы характеризовались наличием у них очень необычной структуры – т. н. зубной спи-



рали, которая сделала геликоприона рекордсменом по разнообразию предложенных для него реконструкций: куда только не примеряли ему это странное образование! Лишь недавно было окончательно подтверждено его положение в симфизной части нижней челюсти [55]. Находки фрагментарных остатков в нижнепермских отложениях Полярного и Приполярного Урала указывают на потенциальную возможность обнаружения здесь и более целых экземпляров зубной спирали геликоприона или близкой к нему формы.

В конце раннепермской эпохи в связи с формированием молодого Уральского горного пояса на востоке республики местами получили развитие континентальные обстановки. В это время, на рубеже ранней и средней перми, здесь обитала своеобразная фауна тетрапод, остатки которой впервые были найдены в 1948 году геологом Г. А. Дмитриевым в одной из угольных шахт Инты. Данный ориктоценоз интересен тем, что содержит представителей реликтовых каменноугольно-раннепермских групп, соответствует интервалу, слабо охарактеризованному в геологической летописи и к тому же отличается прекрасной сохранностью фоссилий. Отсюда по целым черепам были описаны батрахоморфы *Clamosaurus borealis* Gubin, *Intasuchus silvicola* Konzh. (рис. 4, а) и *Syndyodosuchus tetricus* Konzh. (рис. 4, б), а также по фрагменту черепа – рептилиоморф *Aversor dmitrievi* Gubin. Кроме них из этого же пласта были собраны отдельные кости других тетрапод, в том числе капториноморф и болозавров, остатки рыб, насекомых,

ракообразных, растений и др. [12, 13, 16, 21]. К сожалению, данное поистине уникальное местонахождение было полностью выработано еще в 1950-х гг. Сохранившиеся задокументированные сведения по его тафономическим особенностям указывают на то, что захоронение фауны происходило в озерно-болотных условиях [32]. Проблематичное образование, найденное в 1960 г. в соседней шахте и описанное как фоссильный фрагмент мумифицированной кожи с головы амфибии [39], по всей видимости, не имеет какого-либо отношения к остаткам позвоночных животных.

Кроме интинского, на территории республики известно еще одно фациально с ним схожее, одновозрастное и потенциально столь же перспективное местонахождение пермских позвоночных, расположенное в верховьях р. Печоры. Здесь был обнаружен целый череп батрахоморфа *Clamosaurus nocturnus* Gubin, являющегося зональной формой интинского фаунистического комплекса (рис. 4, в), а также остатки энзухид и капторинид [12, 13]. К сожалению, данное местонахождение до сих пор недостаточно изучено.

В среднепермское время континентальные обстановки начали проявляться и в некоторых районах Западного Притиманья. Обширные пространства этой территории то затопливались мелководными морями, то превращались в заболоченные равнины, изрезанные рукавами стекающих с континента рек. Одно из погребенных русел такой реки вскрывается теперь в береговом уступе р. Выми в районе Больших Порогов. Это одно из богатейших местонахождений позвоночных

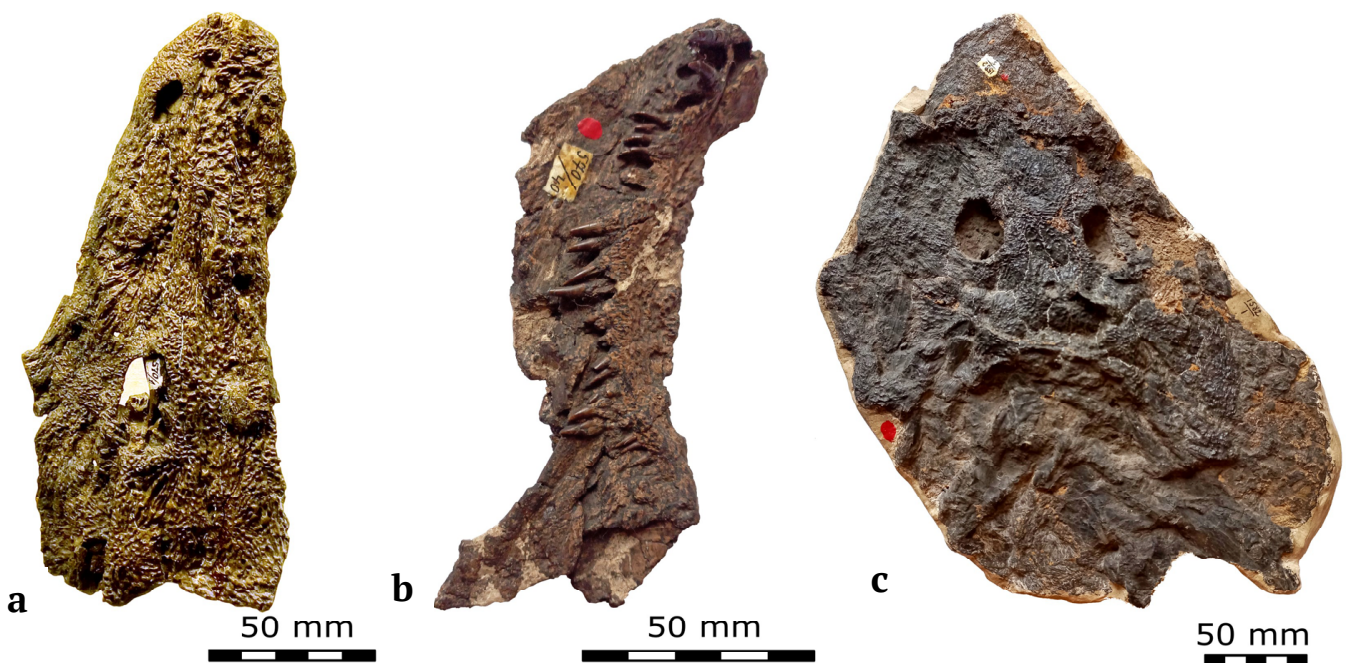


Рис. 4. Остатки темноспондиллов из пермских отложений Республики Коми (фото А. В. Ульяхина):

а – *Intasuchus silvicola* Konzh., голотип ПИН № 570/1, г. Инта, шахта, уфимский ярус, интинская свита; б – *Syndyodosuchus tetricus* Konzh., голотип ПИН № 570/40, г. Инта, шахта, уфимский ярус, интинская свита; в – *Clamosaurus nocturnus* Gubin, голотип ПИН № 1582-1, р. Печора, уфимский ярус

Fig. 4. Temnospondil remains from the Permian deposits of Komi Republic (photos by Anton Uliakhin):

а – *Intasuchus silvicola* Konzh., holotype PIN № 570/1, Inta town, mine, Ufimian Stage, Inta Formation; б – *Syndyodosuchus tetricus* Konzh., holotype PIN № 570/40, Inta town, mine, Ufimian Stage, Inta Formation; в – *Clamosaurus nocturnus* Gubin, holotype PIN № 1582-1, Pechora River, Ufimian Stage

казанского возраста на всем северо-востоке европейской части России, получившее название Усть-Коин по существовавшей здесь некогда одноименной деревне. Местонахождение представляет собой костеносную линзу косослоистых песчаников мощностью до 2 м и длиной по простиранию более 5 м. Остатки позвоночных встречаются во всех частях линзы, они многочисленны, но всегда разрозненны. Местами остатки образуют сплошные скопления на поверхности напластования отдельных слоев. Всего из данного местонахождения отмечено около 30 таксонов различных позвоночных, в числе которых тероморф *Parabradysaurus silantjevi* Ivachnenko, рептилии *Riabininus cf. uralensis* (Riabinin), *Timanosaurus ivachnenkoi* Gubin, эндохид *Nyctiboetus cf. kassini* (Tchudinov), темноспондил *Koinia silantjevi* Gubin, диссорофид *Aspidosaurus* sp., лучеперые рыбы *Palaeoniscum kasanense* Geinitz & Vetter, *P. freieslebeni* Blainville, *Acropholis stensioei* Aldinger, *Acrolepis sedgwicki* Ag., *Muensterichthys buergeri* Schaumberg, *Kazanichthys golyushermensis* Esin, *Boreolepis jenseni* Aldinger, *Elonichthys contortus* Esin, *Acentrophorus varians* (Kirkby), *Koinichthys ivachnenkoi* Esin, *Eurysomus macrurus* (Ag.), хрящевые рыбы *Glikmanius occidentalis* (Leidy) и др. [6, 9, 13, 50].

Еще об одном обнажении казанского яруса, расположенном на правом берегу р. Печоры, в 1–2 км выше пос. Усть-Соплес, упоминается в книге А. М. Карпунина с соавторами [18] как о местонахождении целых скелетов рыб. В действительности же никаких подобных находок на этом обнажении никогда не было. Экземпляр палеониска *Korutichthyes korulensis* Kazantseva-Selezneva, изображенный в упомянутой работе, происходит не из Усть-Соплеса, а из бассейна р. Курейки (север Средней Сибири) [15].

Мезозой

Разрез мезозоя начинают триасовые отложения, широко развитые в равнинной части республики. Кроме некоторых восточных морских разрезов, основная часть их имеет континентальное происхождение и представлена толщами переслаивания пестроцветных песчаников, конгломератов и глин. Позвоночные являются здесь основной группой макрофоссилий и наряду со спорово-пыльцевыми комплексами играют важную роль в расчленении и корреляции этих разрезов. Основные местонахождения триасовых позвоночных расположены в бассейнах рек Вычегды, Лузы, Цильмы, средней Печоры, Большой Сыни и Шарью [13]. Наиболее известным среди них является геологический памятник природы «Красный Камень», представляющий собой серию обнажений по р. Б. Сыня. Это один из самых полных разрезов триаса на севере Урала, содержащий более десяти костеносных уровней. Здесь встречены остатки разнообразных амфибий, рептилий, двоякодышащих, лучеперых и хрящевых рыб [13, 26, 27]. Несмотря на довольно представительный таксономический состав, позвоночные здесь представлены лишь разрозненными элементами скелета и в большинстве случаев определены в открытой номенклатуре.

Среди других разрезов триаса на территории республики наилучшей сохранностью костных остатков характеризуются близкородственные местонахождения на реках Цильме и Лузе. На р. Цильме, в 1.5 км ниже впадения в нее р. Мылы, вскрывается типовой разрез

устымыльского горизонта нижнего триаса, представленный глинами, песчаниками и конгломератами чаркобужской свиты. Формирование этих отложений происходило, по всей видимости, в озерных условиях на фоне периодических сезонных паводков. В конгломератах встречаются в основном отдельные относительно крупные кости амфибий и рептилий. В песчаниках же остатки позвоночных довольно редки, но именно к ним приурочены находки целого черепа трематозавриды *Angusaurus tsylmensis* Novikov, фрагмента черепа бентозухида *Vybrosaurus mirus* Novikov и сочлененного скелета палеониска *Tungusichthys?* sp. Кроме того, из данного местонахождения известны остатки темноспондила *Wetlugasaurus malachovi* Novikov, рептилий *Tsylmosuchus jakovlevi* Sennikov, *Timanophon raridentatus* Novikov, рыб *Gnathorhiza triassica* Minich, *G. otschevi* Minich и др. [13, 26, 27].

В бассейне р. Лузы расположено более 15 местонахождений, среди которых особо выделяется Скоба (Микуш). Отсюда известны находки нескольких целых черепов капитозавриды *Vladlenosaurus alexeyevi* Novikov [27] (рис. 5). Захоронение имеет автохтонный характер, и его образование, вероятно, связано с пересыханием небольшого водоема, находившегося в пределах аллювиально-озерной равнины [24, 25].



Рис. 5. Череп раннетриасового капитозавриды *Vladlenosaurus alexeyevi* Novikov, экз. ИГ КНЦ № 135/25, вид снизу; р. Луза, устьмыльский горизонт

Fig. 5. Early Triassic capitosaurid *Vladlenosaurus alexeyevi* Novikov, specimen IG KSC № 135/25, skull in ventral view; Luza River, Ust-Mylsky Regional Stage



Почти так же широко в платформенной части республики распространены юрские отложения. Они имеют большей частью морской генезис, хотя встречаются и континентальные образования. Находки костей юрских позвоночных на территории республики редки и чаще представлены отдельными малодиагностичными позвонками ихтиозавров [33, 35]. Единственный неполный частично сочлененный скелет ихтиозавра *Arthropterygius lundi* (Roberts et al.) был обнаружен В. В. Меннером в 1940-х гг. в породах волжского яруса верхней юры, обнажающихся на р. Ижме у д. Порожск [57, 58] (рис. 6, а, b). Наиболее обильные находки разрозненных элементов посткраниального скелета неопределенных ихтиозавров и плезиозавров известны с берегов р. Сысолы у д. Карголт. Предположительно они также вымываются рекой из глин волжского яруса [1, 23]. Кроме того, здесь найдены зубные пластины двух таксонов химеровых рыб – *Ischyodus cf. beaumonti* Egerton, 1843 и «*Edaphodontidae*» gen. et sp. indet. Карголтский разрез интересен тем, что является самым северным в мире местонахождением скелетных остатков юрских представителей этой группы хрящевых рыб [31]. Несколько южнее, из окрестностей с. Визинги, известна единичная находка зуба юрской акулы *Sphenodus* sp. [22].

Нижнемеловые отложения довольно широко распространены в области Мезенской и Печорской синеклиз, а также в северной части Предуральяского краевого прогиба и представлены морскими, преимущественно терригенными осадками. Присутствие в них остатков позвоночных достоверно не установлено. Имеются лишь крайне отрывочные сведения о находках зубов акул и позвонков костистых рыб, а также фрагментарных остатков мозазавриды в верхнемеловых отложениях р. Лемвы [4, 14, 34].

Кайнозой

Неогеновые и палеогеновые отложения на территории республики фактически отсутствуют. Соответственно, отсутствуют и фоссилии этого возраста. Из всех кайнозойских осадочных образований встречаются только отложения четвертичной системы, которые развиты

повсеместно. Плейстоценовые образования генетически очень изменчивы: осадки ледникового происхождения (морены, водно-ледниковые пески и галечники, озерные ленточные глины) чередуются с отложениями преимущественно аллювиального и озерно-болотного генезиса. В разрезе четвертичной системы региона представлены осадки семи оледенений. Во многих случаях отложения плейстоцена определяют рельеф территории.

Остатки позвоночных из четвертичных отложений встречаются довольно часто. Как правило, это находки крупных костей животных так называемой мамонтовой фауны: мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach) (рис. 7, а), первобытного бизона (*Bison priscus* Vojanus), овцебыка (*Ovibos moschatus* Zimmermann), плейстоценовой лошади (*Equus ferus* Boddaert), северного оленя (*Rangifer tarandus* Linnaeus), пещерного медведя (*Ursus kanivetz* Vereshchagin) и др. Чаще всего костные остатки этих животных находят по берегам рек в период низкого уровня воды – в конце лета и ранней осенью, и обычно у таких находок нет геологической привязки. Однако в ряде случаев даже из такой, казалось бы, незначительной информации удастся получить интересные выводы. Так, например, с помощью датирования радиоуглеродным методом костных остатков мамонта, бизона и овцебыка, найденных в соседней Архангельской области, было показано, что в конкретные интервалы позднего валдая территория региона оставалась свободной ото льда. Таким образом, удалось получить косвенные свидетельства о границах и хронологии восточного фланга Скандинавского ледникового щита в конце последнего ледникового максимума [30]. Как пример одной из единичных, но имеющих важное значение находок можно отметить фрагмент черепа моржа (*Odobenus rosmarus* Linnaeus), найденного на правом берегу р. Печоры в районе с. Усть-Цильма (рис. 7, b). Череп был датирован радиоуглеродным методом, который показал запредельный возраст (более 45 тыс. лет назад). Эта датированная находка позволяет предполагать наличие морских условий в каком-то из интервалов позднего или, возможно, среднего неоплейстоцена в 300 км

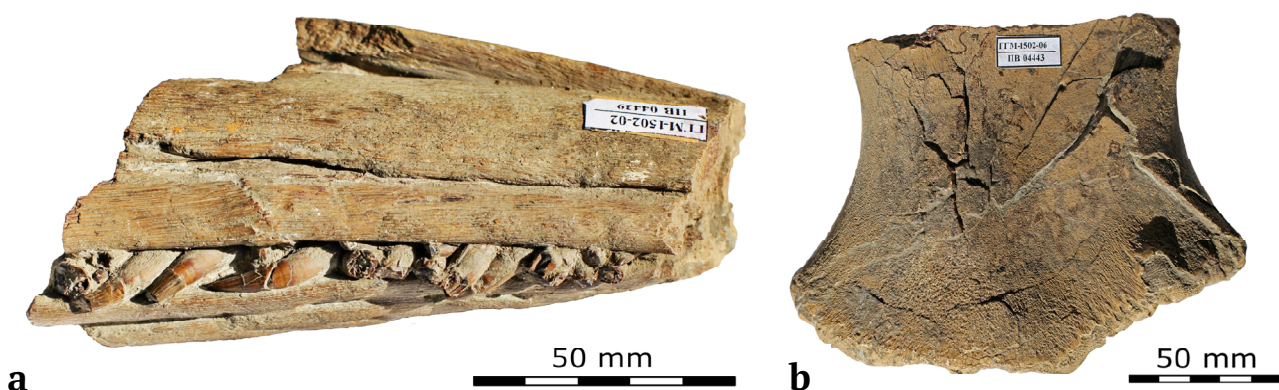


Рис. 6. Части скелета позднеюрского ихтиозавра *Arthropterygius lundi* (Roberts et al.), экз. ГТМ № 1502; р. Ижма, д. Порожск, волжский ярус (фото Н. Г. Зверькова): а – фрагмент роста с сохранившимися зубами; б – неполная плечевая кость

Fig. 6. Some skeleton fragments of the Late Jurassic ichthyosaur *Arthropterygius lundi* (Roberts et al.), specimen SGM № 1502; Izhma River, Porozhsk village, Volgian Stage (photo by Nikolay Zverkov): a – rostral part of the snout; b – incomplete humerus

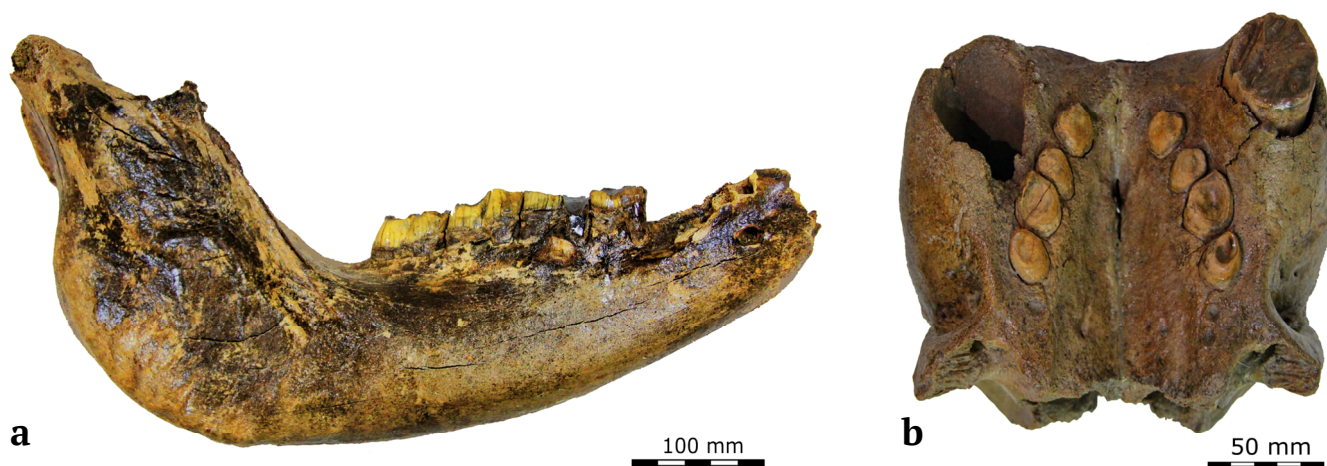


Рис. 7. Остатки позднплейстоценовых млекопитающих:

a – нижняя челюсть шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach), экз. ИГ КНЦ № 548/319; Удорский район, р. Кула, с. Важгорт; b – фрагмент черепа моржа (*Odobenus rosmarus* L.), экз. ИГ КНЦ № 548/317; р. Печора, с. Усть-Цильма

Fig. 7. Late Pleistocene mammal remains:

a – lower jaw of the woolly rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* Blumenbach, specimen IG KSC № 548/319; Udora district, Kula River, Vazhgort village; b – skull fragment of the walrus *Odobenus rosmarus* L., specimen IG KSC № 548/317; Pechora River, Ust'-Tsylna village

к югу от современного берега Баренцева моря. Наиболее очевидный вариант объяснения – это бореальная миккулинская трансгрессия, хотя отложения данной трансгрессии пока известны только в разрезах, расположенных в 100 км севернее широтного отрезка р. Печоры. Таким образом, находка черепа моржа может являться косвенным свидетельством более широкого, чем считается сейчас, развития бореальной трансгрессии на Европейском Севере России. Анализ распространения недатированных находок, как правило, позволяет делать лишь очень общие, тривиальные выводы. Например, редкость находок в населенной местности свидетельствует о развитии на этой территории последнего покровного оледенения, а в целом частота находок ископаемых прямо зависит от плотности населения.

Наибольшее значение для научных исследований имеют не единичные находки без привязки, а местонахождения многочисленных костных остатков *in situ*. В настоящее время в республике известны несколько десятков таких местонахождений. Часть из них представляют собой скопления в карстовых полостях – пещерах и гротах. Как правило, это небольшие полости, частично заполненные рыхлыми отложениями, в которых содержатся кости млекопитающих, птиц, рептилий, амфибий и рыб. Небольшие размеры полостей определяют весьма ограниченный видовой состав фауны: из млекопитающих здесь находят только грызунов и насекомоядных. Возраст большинства таких местонахождений составляет узкий интервал – от позднеледниковья (14 000 календ. лет назад) вплоть до наших дней. Среди такого рода памятников можно отметить местонахождение Седью-1, сформировавшееся в небольшом карстовом гроте в рифогенных известняках Южного Тимана недалеко от г. Ухты. Здесь найдены самые северные остатки выхухоли (*Desmana moschata* Linnaeus) – вида, имеющего сейчас весьма ограниченный ареал, в основном в пределах широколиственных лесов, но распространенного в позднем плейстоцене достаточно широко. Тафоценоз Седью-1

интересен тем, что в нем резко преобладают остатки сибирских леммингов – обитателей влажных тундр. Находка выхухоли в столь необычном контексте затрагивает широкий круг вопросов палеоэкологии самого вида, палеогеографии, палеогидрологии (выхухоль расселяется только по водоемам) и исторической динамики видовой разнообразия [37, 52]. Самые древние пещерные отложения с четвертичной фауной возрастом примерно 30–35 тыс. календ. лет (средневалдайский, бызовской интерстадиал) найдены в навесе Студеном, расположенном недалеко от знаменитой Медвежьей пещеры в логе Иорданского на Северном Урале в верховьях р. Печоры.

Довольно много костных скоплений плейстоценовых млекопитающих региона известны из аллювиальных отложений. Это достаточно редкое явление для науки, так как добывание таких материалов сопряжено со значительными финансовыми и трудовыми затратами. Такая работа проводилась в советское время и связана она с именем большого энтузиаста изучения геологии и природы Европейского Севера – Б. И. Гуслицера. Практически все материалы раскопок этого исследователя (около двух десятков местонахождений) составляют костные остатки четырех таксонов мелких млекопитающих: копытного (*Dicrostonyx Gloger*) и сибирского (*Lemmus sibiricus* Kerr) леммингов, узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis* Pallasi) и полевки Миддендорфа (*Alexandromys middendorffii* Poljakov). Хотя видовой состав ориктоценозов очень скуден, их значение для решения вопросов расчленения и корреляции плейстоценовой толщи трудно переоценить. Во многом именно на данных изучения эволюционных стадий развития зубной системы у копытных леммингов был установлен возраст плейстоценовых толщ северо-востока Европы. Среди всех местонахождений четвертичных позвоночных выделяются два: Медвежья пещера и стоянка Бызовая. Оба эти местонахождения являются не только важными объектами истории фауны, но и археологическими памятниками.



Медвежья пещера – самая крупная пещера на Печорском Урале, расположенная в Печоро-Ильчском заповеднике [7]. Она является самым массовым местонахождением позднечетвертичных позвоночных на северо-востоке Европы. Общее количество только определимых остатков крупных млекопитающих и щечных зубов грызунов составляет около трех десятков тысяч. По результатам радиоуглеродного датирования, положению в разрезе, составу и структуре териофауны выделяются комплексы остатков последнего ледникового максимума (полярного времени) (22–29 тыс. календ. лет), позднеледниковья (14 000 календ. лет) и раннего голоцена [8]. Всего в отложениях пещеры найдены остатки 34 видов млекопитающих из шести отрядов, кости птиц и других позвоночных. Остатки пещерного льва являются самыми северными находками костей этого вида в Европе. В целом уникальность данного памятника состоит в том, что на его материале показано формирование современной фауны североуральской тайги и дана наиболее подробная морфологическая характеристика позднеплейстоценовых и голоценовых видов млекопитающих на северо-востоке Европы [20, 21, 36].

Позднепалеолитическая стоянка Бызовая находится на правом берегу р. Печоры, в 2.5 км выше по течению от д. Бызовой. В отложениях аллювия древнего оврага с радиоуглеродными датировками 30–33 тыс. календ. лет назад [54] совместно с каменным инвентарем позднего палеолита найдены остатки девяти видов млекопитающих, из которых абсолютно преобладают кости мамонта (рис. 8), а остатки остальных видов единичны. Всего за несколько лет раскопок было извлечено более 2500 костей мамонта [21, 28]. По нашим данным, накопление костей в нижнем культурном горизонте происходило при участии человека [29]. Это пока единственное местонахождение на северо-востоке Европы с настолько многочисленными остатками мамонта, что на этом материале удалось изме-



Рис. 8. Участок раскопок стоянки Бызовой с костями мамонта. 1997 г.

Fig. 8. The part of the excavation of the Byzovaya site with mammoth bones. 1997

рить серии отдельных элементов скелета этого вида и впервые получить таким образом детальную морфологическую характеристику мамонтов, обитавших в регионе в позднем плейстоцене [28].

Заключение

В настоящее время на территории Республики Коми известны десятки местонахождений остатков ископаемых позвоночных. За более чем вековую историю исследования региона здесь был собран богатейший палеонтологический материал, ныне хранящийся в Палеонтологическом институте им. А. А. Борисяка РАН (Москва), Государственном геологическом музее им. В. И. Вернадского РАН (Москва), Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург), ЦНИГР музее (Санкт-Петербург), отделе естественнонаучных коллекций СПбГУ (Санкт-Петербург), Геологическом музее Института геологии Эстонской АН (Таллин), Латвийском музее природы (Рига), музее Института геологии и географии (Вильнюс), ряде региональных краеведческих музеев. Одной из крупнейших коллекций остатков ископаемых позвоночных с территории республики, насчитывающей более 60 тысяч единиц хранения, располагает Геологический музей им. А. А. Чернова Института геологии им. Н. П. Юшкина ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Этот материал дает уникальную информацию о развитии жизни в прошлые геологические эпохи, причем не только на территории республики, но и на Земле в целом. Остатки позвоночных имеют также важное значение для стратиграфии: они успешно используются для расчленения и корреляции разрезов верхнесилурийских, девонских, каменноугольных, пермских, нижнетриасовых и четвертичных отложений региона.

Наиболее богатые захоронения остатков позвоночных в республике приурочены к отложениям девонской, пермской, триасовой и четвертичной систем. Лучше исследованы региональные фауны позвоночных перми, триаса и плейстоцена. Основные перспективы дальнейшего изучения данной группы фоссилий связаны, по нашему мнению, с верхнедевонскими отложениями Тимана. Большие возможности традиционно имеет поиск местонахождений четвертичного возраста в районах развития карстующихся пород на Урале и Тимане, а также в аллювиальных отложениях плейстоцена по всей территории республики.

Авторы признательны рецензентам А. В. Журавлеву (Сыктывкар) и А. В. Ульяхину (Москва) за важные замечания, а также Л. Р. Ждановой (Сыктывкар) за предоставление исчерпывающей информации по коллекциям ископаемых позвоночных, хранящихся в Геологическом музее им. А. А. Чернова. Работа выполнена в рамках темы НИР «Биогеологические события и стратиграфия фанерозоя субарктической зоны Баренцевоморского региона, Тимана и западного склона Урала» ГР № АААА-А17-117121140081-7.

Литература

1. Безносков П. А. Новая находка остатков юрского морского ящера на территории Республики Коми // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2000. № 11. С. 12.



2. *Беляева Н. В., Иванов А. О.* Льяйоль – сокровищница древних позвоночных // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 1998. № 6. С. 14–15.
3. *Бесчелюстные и древние рыбы* / Под ред. Л. И. Новицкой. М.: Геос, 2004. 436 с.
4. *Бодылевский В. И.* Меловая система // Геология СССР. М., 1963. Т. II. Ч. 1. С. 666–682.
5. *Войновский-Кригер К. Г., Погоревич В. В., Эйнон О. Л.* Стратиграфия нижнепермских отложений Воркутского угленосного района // Советская геология. 1948. Вып. 33. С. 7–30.
6. *Губин Ю. М.* Пермские архегозавроидные амфибии СССР М., 1991. 140 с. (Тр. ПИН РАН, т. 249).
7. *Гуслицер Б. И., Канивец В. И.* Пещеры Печорского Урала. М.: Наука, 1965. 134 с.
8. *Гуслицер Б. И., Павлов П. Ю.* Верхнепалеолитическая стоянка Медвежья пещера // Памятники эпохи камня и металла Северного Приуралья: Материалы по археологии Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1988. Вып. 11. С. 5–18.
9. *Есин Д. Н.* Раннеказанские палеонисциды севера европейской части России и Прикамья // Палеонтологический журнал. 1995. № 2. С. 119–132.
10. *Иванов А. О.* Новый род артродир из верхнего девона Тимана // Палеонтологический журнал. 1988. № 2. С. 123–125.
11. *Иванов А. О., Кузьмин А. В.* Комплексы ихтиофауны и конодонтов из мелководных франских отложений Среднего Тимана // Геология девона северо-востока европейской части СССР: Тез. докл. Сыктывкар, 1991. С. 24–25.
12. *Ивахненко М. Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с.
13. *Ивахненко М. Ф., Голубев В. К., Губин Ю. М., Каландадзе Н. Н., Новиков И. В., Сенников А. Г., Раутиан А. С.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы (Тр. ПИН РАН, том 268). М., 1997. 216 с.
14. Из дневника О. А. Черновой за 1930 г. По Усе и Лемве // Александр Александрович Чернов. СПб.: Наука, 1995. С. 144–156.
15. *Казанцева-Селезнева А. А.* Пермские палеониски Средней Сибири // Палеонтологический журнал. 1980. № 1. С. 95–103.
16. *Калашиников Н. В.* О находках и стратиграфическом распространении позвоночных в палеозое Северного Урала и Тимана // Изв. Коми филиала Всесоюз. геогр. общ. 1962. № 7. С. 37–44.
17. *Карпинский А. П.* О проблематическом ископаемом из палеозойских слоев Северного Урала // Доклады АН СССР. 1930. № 15. С. 387–390.
18. *Карпунин А. М., Мамонов С. В., Мироненко О. А., Соколов А. Р.* Геологические памятники природы России. СПб.: Лориен, 1998. 200 с.
19. *Конжукова Е. Д.* Интинская фауна нижней перми Северного Приуралья // Тр. ПИН АН СССР. 1962. Т. 62. С. 5–50.
20. *Кочев В. А.* Плейстоценовые грызуны северо-востока Европы и их стратиграфическое значение. СПб.: Наука, 1993. 113 с.
21. *Кузьмина И. Е.* Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Тр. ЗИН АН СССР. 1971. Т. 49. С. 44–122.
22. *Льюров С. В., Безносков П. А., Селькова Л. А., Михеев В. В.* Юрские отложения в окрестностях с. Визинги // Геология и минеральные ресурсы Европейского Северо-Востока России: Материалы XV Геологического съезда Республики Коми. Сыктывкар, 2009. Том II. С. 205–208.
23. *Мальков Б. А., Лысюк А. Ю., Иванова Т. И.* Минеральный состав и микроэлементы окаменелых костей морских ящеров местонахождения Каргорт (Республика Коми) // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2004. № 1. С. 12–16.
24. *Морковин И. В.* Новые находки нижнетриасовых наземных позвоночных в верховьях р. Лузы и их стратиграфическое значение // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1999. № 1. С. 16–20.
25. *Морковин И. В., Новиков И. В.* Новый лабиринтодонт из нижнего триаса в бассейне р. Лузы (Республика Коми) // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2000. № 3. С. 29–35.
26. *Новиков И. В.* Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне тетрапод. М., 1994. 139 с. (Тр. ПИН РАН, том 261).
27. *Новиков И. В.* Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ (Тр. ПИН РАН, том 261). М., 2018. 358 с.
28. *Пономарев Д. В.* Некоторые данные о плейстоценовых хоботных Европейского Северо-Востока // Сыктывкарский палеонтологический сборник № 3. Сыктывкар, 1998. С. 88–95. (Тр. Ин-та геологии Коми НЦ УрО РАН, Вып. 99).
29. *Пономарев Д. В.* Новые данные о позднепалеолитической стоянке Бызовая // Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента: Материалы VI науч. конф. Сыктывкар: Геопринт, 1997. С. 116–117.
30. *Пономарев Д. В., Маркова А. К., ван Кольфсхотен Т., ван дер Плихт Й.* Радиоуглеродные датировки остатков позднечетвертичных млекопитающих Архангельской области и их значение для реконструкции последнего ледникового покрова Восточной Европы // ДАН РАН. 2012. Т. 444. № 6. С. 635–639.
31. *Попов Е. В., Безносков П. А.* Остатки химер (Holocephali: Chimaeroidei) из верхнеюрских отложений Республики Коми // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2006. С. 55–64.
32. *Приходько Ю. Н.* Условия захоронения нижнепермских позвоночных в Интинском угольном месторождении // Изв. Коми филиала Всесоюз. геогр. общ. 1962. № 7. С. 115–119.
33. *Рябинин А. Н.* Позвонки ихтиозавра из кимериджа Печорского края // Тр. геол. музея Петра Великого. 1912. Т. 6. Вып. 2. С. 42–47.
34. *Рябинин А. Н.* Заметка о находках Mosasauria в Печорском крае и на восточном склоне Урала // Записки Ленинградского горного института. 1937. Т. 10. Вып. 2. С. 219–220.
35. *Салдин В. А., Зверьков Н. Г., Безносков П. А., Глинских Л. А., Селькова Л. А., Журавлев А. В.* Новое местонахождение юрских морских рептилий на Европейском Севере России // Вестник ИГ Коми НЦ УрО РАН. 2019. № 2 (290). С. 3–13.
36. *Смирнов Н. Г.* Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала: Сб. науч. тр. Екатеринбург, 1996. С. 39–83.
37. *Смирнов Н. Г., Пономарев Д. В.* Новое о прошлом распространении выхухоли (*Desmana moschata* L.) // ДАН РАН. 2007. Т. 414. № 1. С. 140–141.



38. Чувашев Б. И. О находке *Helicoprion* sp. в нижне-пермских отложениях р. Кожим (Приполярный Урал) // Ежегодник Института геологии и геохимии УрО АН СССР. Свердловск, 1989. С. 18–21.

39. Юшкин Н. П. Мумифицированная кожа пермского стегоцефала // Органическая минералогия: Материалы III Российск. совещ. Сыктывкар, 2009. С. 211–213.

40. Beznosov P. Acanthodian remains from the Frasnian of Middle and South Timan // Ichthiolith Issues, Spec. Publ. 8. Yerevan, 2005. Pp. 3–4.

41. Beznosov P. A., Clack J. A., Lukševičs E., Ruta M. & Ahlberg P. E. Morphology of the earliest reconstructable tetrapod *Parmastega aelidae* // Nature. 2019. Vol. 574. Pp. 527–531.

42. Beznosov P., Khipeli D., Chuprov, V. Facies and fish assemblages of the Kraipol Formation from the Myla River, Middle Timan // Ichthiolith Issues, Spec. Publ. 8. Yerevan, 2005. Pp. 4–5.

43. Esin D., Ginter M., Ivanov A., Lebedev O., Lukševičs E., Avkhimovich V., Golubtsov V. & Petukhova L. Vertebrate correlation of the Upper Devonian and Lower Carboniferous on the East European Platform // Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg. 2000. Vol. 223. Pp. 341–359.

44. Ivanov A. Late Devonian – Early Permian chondrichthyans of the Russian Arctic // Acta Geologica Polonica. 1999. Vol. 49. № 3. Pp. 267–285.

45. Ivanov A. O. & Lukševičs E. Late Devonian vertebrates of the Timan // Daba un Muzejs. Riga, 1996. № 6. Pp. 22–33.

46. Karatajute-Talimaa V. Taxonomy of loganiid thelodonts // Modern Geology. 1997. Vol. 21. № 1/2. Pp. 1–15.

47. Lebedev O. A. Fish assemblages in the Tournaisian – Viséan environments of the East European Platform // Recent Advances in Lower Carboniferous Geology: Geological Society Spec. Publ. 107. Bath, 1996. Pp. 387–415.

48. Lebedev O. A., Coates M. I. The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev // Zool. Journ. Linn. Soc. 1995. Vol. 114. Pp. 307–348.

49. Lukševičs E., Beznosov P. & Stüris V. A new assessment of the Late Devonian antiarchan fish *Bothriolepis leptochaira* from South Timan (Russia) and the biotic crisis near the Frasnian–Famennian boundary // Acta Palaeontologica Polonica. 2017. Vol. 62. № 1. Pp. 97–119.

50. Malysheva E. O., Ivanov A. O., Beznosov P. A., Belyaeva A. A. & Mityakov S. N. Facies and ichthyofauna of the Kazanian from the Vym' River (Komi Republic, Russia). Ichthyolith Issues, Spec. Publ. 6. Syktyvkar, 2000. Pp. 59–63.

51. Mondejar-Fernandez J., Clement G. & Sanchez, S. New insights into the scales of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev, 1984 // Journal of Vertebrate Paleontology. 2014. Vol. 34(6). Pp. 1454–1459.

52. Ponomarev D., Kolfschoten van T., Plicht van der J., Kosintsev P. Lateglacial desman discovered in Sed'yu-1 (Komi Republic, Russia), a site in the far northeast of Europe // Quaternary International. 2015. Vol. 378. Pp. 88–98.

53. Rohon J. V. Die devonischen Fische von Timan in Russland // Sitzung. konigl. böhmischen Gesellsch. Wiss., Math.-nat. 1899. Cl. Pp. 1–77.

54. Slimak L., Svendsen J. I., Mangerud J., Plisson H., Heggen H. P., Brugère A. & Pavlov P. Yu. Late Moustirian Persistence near the Arctic Circle // Science, 2011. 332, pp. 841–844.

55. Tapanila L., Pruitt J., Pradel A., Wilga C. D., Ramsay J. B., Schlader R. & Didier D. A. Jaws for a spiral-tooth whorl: CT images reveal novel adaptation and phylogeny in fossil *Helicoprion* // Biology Letters. 2013. № 9: 20130057, pp. 1–5.

56. Valiukevicius J. New Late Silurian to Middle Devonian acanthodians of the Timan-Pechora region // Acta Geologica Polonica. 2003. Vol. 53. № 3. 209–245.

57. Zverkov N. G., Arkhangel'sky M. S., Pardo Pérez J. M. & Beznosov P. A. On the Upper Jurassic ichthyosaur remains from the Russian North // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2015. Vol. 319. No. 1. Pp. 81–97.

58. Zverkov N. G. & Prilepskaya N. E. A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic—earliest Cretaceous of the Boreal Realm // PeerJ. 2019. No 7. e6799. Pp. 1–70.

References

1. Beznosov P. A. *Novaja nahodka ostatkov jurskogo morskogo jashhera na territorii Respubliki Komi* (New find of the remains of Jurassic marine reptile in the Komi Republic). Vestnik of the Institute of Geology of Komi SC UB RAS, 2000, 11, p. 12.

2. Belyaeva N. V., Ivanov A. O. *Lyayol – sokrovishhnica drevnih pozvonochnyh* (The Lyayol River: a treasury of ancient vertebrates). Vestnik of the Institute of Geology of Komi SC UB RAS, 1998, 6, pp. 14–15.

3. *Bescheljustnye i drevnie ryby* (Agnathans and early fishes). L. I. Novitskaya (Ed.) Moscow: Geos, 2004. 436 p.

4. Bodylevsky V. I. *Melovaja sistema* (Cretaceous System). Geology of the USSR. Moscow, 1963, II (1). pp. 666–682.

5. Voynovsky-Krieger K. G., Pogorevich V. V., Einor O. L. *Stratigrafija nizhnepermskih otlozhenij Vorkutskogo uglennogo rajona* (Stratigraphy of the Lower Permian deposits of the Vorkuta coal-bearing area). Soviet Geology, 1948, 33, pp. 7–30.

6. Gubin Yu. M. *Permskie arhegozavroidnye amfibii SSSR* (Permian archegosauroid amphibians of the USSR). (Proc. PIN RAS, 249), Moscow, 1991, 140 p.

7. Guslitsers B. I., Kanivets V. I. *Peshery Pechorskogo Urala* (Caves of the Pechora Urals). Moscow, Nauka, 1965. 134 p.

8. Guslitsers B. I., Pavlov P. Yu. *Verhnepaleoliticheskaja stojanka Medvezh'ja peshhera* (The Upper Paleolithic site of the Medvezh'ya Cave). Monuments of the epoch of stone and metal of the Northern Urals. Materials on the archaeology of the European Northeast. Syktyvkar, 1988, 11, pp. 5–18.

9. Esin D. N. *Rannekazanskije paleoniscidy severa evropejskoj chasti Rossii i Prikam'ja* (Early Kazanian Palaeoniscids from the North European Part and Kama River Basin of Russia). Paleontological Journal, 1995, 2, pp. 119–132.

10. Ivanov A. O. *Novyj rod artrodire iz verhnego devona Timana* (A new genus of arthrodirans from the Upper Devonian of Timan). Paleontological Journal, 1988, 2, pp. 123–125.

11. Ivanov A. O., Kuzmin A. V. *Kompleksy ihtiofauny i konodontov iz melkovodnyh franskih otlozhenij Srednego Timana* (Ichthyofauna and conodont assemblages from the shallow water Frasnian deposits of Middle Timan). Geology of the Devonian of the north-east of the European part of the USSR. Abstract book. Syktyvkar, 1991, pp. 24–25.

12. Ivakhnenko M. F. *Tetrapody Vostochno-Evropejskogo plakkata – pozdnepaleozojskogo territorial'no-prirodnogo kompleksa* (The tetrapods of the east European placket, the late Paleozoic territorial-natural complex). Perm, 2001, 200 p.

13. Ivakhnenko M. F., Golubev V. K., Gubin Yu. M., Kalandadze N. N., Novikov I. V., Sennikov A. G., Rautian A. S. *Permskie i triasovye tetrapody Vostochnoj Evropy* (Permian and Triassic tetrapods of Eastern Europe) (Proc. PIN RAS, 268). Moscow, 1997, 216 p.



14. Iz dnevnika O. A. Chernovoj za 1930 g. Po Use i Lemve (From the diary of O. A. Chernov for 1930. Along the Usa and Lemva Rivers). Alexander Aleksandrovich Chernov. St. Petersburg, Nauka, 1995, pp. 144–156.
15. Kazantseva-Selezneva A. A. *Permskie paleoniski Srednej Sibiri* (Permian Paleonisci of Central Siberia). Paleontological Journal, 1980, 14, pp. 80–87.
16. Kalashnikov N. V. *O nahodkah i stratigraficheskom rasprostranении pozvonochnyh v paleozoe Severnogo Urala i Timana* (On the finds and stratigraphic distribution of vertebrates in the Paleozoic of North Urals and Timan). Proc. of the Komi branch of the All-union Geographical Society, 1962, 7, pp. 37–44.
17. Karpinsky A. P. *O problematicheskom iskopaemom iz paleozojskih sloev Severnogo Urala* (On the problematic fossil from the Paleozoic beds of North Urals). Doklady of the USSR Academy of Sciences, 1930, 15, pp. 387–390.
18. Karpunin A. M., Mamonov S. V., Mironenko O. A., Sokolov A. R. *Geologicheskie pamjatniki prirody Rossii* (Geological nature sanctuaries of Russia). St. Petersburg: Lorien, 1998, 200 p.
19. Konzhukova E. D. *Intinskaja fauna nizhnej permi Severnogo Priural'ja* (The Inta fauna, Lower Permian of the northern Cisurals). (Proc. Of PIN of the USSR Academy of Sciences). 1962, 62, pp. 5–50.
20. Kochev V. A. *Plejstocenovyje gryzuny Severo-Vostoka Evropy i ih stratigraficheskoe znachenie* (Pleistocene rodents of the North-East of Europe and their stratigraphic significance). St. Petersburg, Nauka, 1993, 113 p.
21. Kuzmina I. E. *Formirovanie teriofauny Severnogo Urala v pozdnem antropogene* (Formation of the theriofauna of the Northern Urals during the Late Anthropocene) Proc. ZIN of the USSR Academy of Sciences. 1971, 49, pp. 44–122.
22. Lyurov S. V., Beznosov P. A., Selkova L. A., Mikheev V. V. *Jurskie otlozhenija v okrestnostjah s. Vizingi* (Jurassic deposits in the vicinity of Vizinga village). Geology and mineral resources of the European North-East of Russia: Materials of the XV Geological Congress of the Komi Republic. II. Syktyvkar, 2009, pp. 205–208.
23. Malkov B. A., Lysyuk A. Yu., Ivanova T. I. *Mineral'nyj sostav i mikroelementy okamenelyh kostej morskikh jashherov mestonahozhdenija Kargort (Respublika Komi)* (Mineral composition and trace elements of the fossilized bones of marine reptiles of Kargort locality (Komi Republic). Vestnik of the Institute of Geology of Komi SC UB RAS, 2004, 1, pp. 12–16.
24. Morkovin I. V. *Novye nahodki nizhnetriasovyh nazemnyh pozvonochnyh v verhov'jah r. Luzy i ih stratigraficheskoe znachenie* (New finds of the Lower Triassic terrestrial vertebrates in the upper reaches of the Luza River and their stratigraphic significance). Proc. of Higher Educational Establishments. Geology and Exploration, 1999, 1, pp. 16–20.
25. Morkovin I. V., Novikov I. V. *Novyj labirintodont iz nizhne-gio triasa v bassejne r. Luzy (Respublika Komi)* (A new labyrinthodont from the Lower Triassic in the basin of the Luza River (Komi Republic). Proc. of Higher Educational Establishments. Geology and Exploration, 2000, 3, pp. 29–35.
26. Novikov I. V. *Biostratigrafija kontinental'nogo triasa Timano-Severoural'skogo regiona po faune tetrapod* (Continental Triassic biostratigraphy of the Timan-North Urals region using tetrapod fauna) (Proc. of PIN RAS, 261). Moscow, 1994, 139 p.
27. Novikov I. V. *Rannetriasovye amfibii Vostochnoj Evropy: jevoljucija dominantnyh grupp i osobennosti smeny soobshhestv* (Early Triassic amphibians of Eastern Europe: evolution of dominant groups and peculiarities of changing community) Proc. of PIN RAS, 296. Moscow, 2018. 358 p.
28. Ponomarev D. V. *Nekotorye dannye o plejstocenovyh hobotnyh evropejskogo Severo-Vostoka* (Some data on Pleistocene proboscids of the European North-East). Syktyvkar Paleontological publications, Syktyvkar. Proc. of Institute of Geology of Komi SC UB RAS, 99). Syktyvkar, 1998, 3. pp. 88–95.
29. Ponomarev D. V. *Novye dannye o pozdneplejstoliticheskoj stojanke Byzovaja* (New data on the Late Paleolithic site Byzovaya). Structure, substance, history of the lithosphere of the Timan-North Uralian segment. Mat. VI scientific conf. Syktyvkar, Geoprint, 1997, pp. 116–117.
30. Ponomarev D. V., Markova A. K., van Kolfshoten T., van der Plicht J. *Radiouglerodnye datirovki ostatkov pozdnechetvertichnyh mlekopitajushchih Arhangel'skoj oblasti i ih znachenie dlja rekonstrukcij poslednego lednikovogo pokrova Vostochnoj Evropy* (Radiocarbon dates of Late Quaternary mammals in the Archangelsk region and their contribution to reconstructions of the last glaciation in Eastern Europe). Doklady Earth sciences, 2012, 444 (6), pp. 635–639.
31. Popov E. V., Beznosov P. A. *Ostatki himer (Holocephali: Chimaeroidei) iz verhnepjurskich otlozhenij Respubliki Komi* (Remains of chimaeroid fishes (Holocephali, Chimaeroidei) from the Upper Jurassic deposits of Komi Republic, Russia). Modern paleontology: classical and modern methods. Moscow, PIN RAS, 2006, pp. 55–64.
32. Prikhodko Yu. N. *Uslovija zahoronenija nizhnepermskich pozvonochnyh v Intinskom ugol'nom mestorozhdenii* (Burial conditions of the Lower Permian vertebrate remains in the Inta coal mine). Proc. of Komi branch of the All-Union geographical society, 1962, 7, pp. 115–119.
33. Ryabinin A. N. *Pozvonki ihtiozavra iz kimeridzha Pechorskogo kraja* (Ichthyosaur vertebrae from the Kimmeridgian of Pechora area). Proc. of the Piter the Great museum, 1912, 6 (2), pp. 42–47.
34. Ryabinin V. N. *Zametka o nahodkah Mosasauria v Pechorskome krae i na vostochnom sklone Urala* (Note on the finds of Mosasauria in the Pechora area and on the eastern slope of the Urals). Proceedings of the Leningrad Mining Institute, 1937, 10 (2), pp. 219–220.
35. Saldin V. A., Zverkov N. G., Beznosov P. A., Glinskih L. A., Selkova L. A., Zhuravlev A. V. *Novoe mestonahozhdenie jurskich morskikh reptilij na evropejskom severe Rossii* (New locality of Jurassic marine reptiles in the North of European Russia) Vestnik of the Institute of Geology of Komi SC UB RAS, 2019, 2 (290), pp. 3–13.
36. Smirnov N. G. *Raznoobrazie melkih mlekopitajushchih Severnogo Urala v pozdnem plejstocene i holocene* (Diversity of small mammals in the Northern Urals during the Late Pleistocene and Holocene). Materials and research on the history of modern fauna of the Urals: collection of scientific papers. Yekaterinburg, 1996, pp. 39–83.
37. Smirnov N. G., Ponomarev D. V. *Novoe o proshlom rasprostranении vyuholi (Desmana moschata L.)* (News about the past distribution of the desman (*Desmana moschata* L.)). Doklady Biological Sciences, 2007, 414 (1), pp. 140–141.
38. Tchuvashov B. I. *O nahodke Helicoprion sp. v nizhnepermskich otlozhenijah r. Kozhim (Pripoljarnyj Ural)* (On the find of *Helicoprion* sp. in the Lower Permian deposits of the Kozhim River (Subpolar Urals)). Annual reports of the Institute of Geology and Geochemistry of the Ural Branch of the USSR Academy of Sciences. Sverdlovsk, 1989, pp. 18–21.
39. Yushkin N. P. *Mumificirovannaja kozha permskogo stegocefala* (Mummified skin of Permian stegocephalian). Organic mineralogy: Materials of III Russian conf. Syktyvkar, 2009, pp. 211–213.



40. Beznosov P. Acanthodian remains from the Frasnian of Middle and South Timan. Ichthyolith Issues, Spec. Publ. 8. Yerevan, 2005, pp. 3–4.
41. Beznosov P. A., Clack J. A., Lukševičs E., Ruta M. & Ahlberg P. E. Morphology of the earliest reconstructable tetrapod *Parmastega aelidae*. Nature, 2019, V. 574, pp. 527–531.
42. Beznosov P., Khipeli D., Chuprov V. Facies and fish assemblages of the Kraipol Formation from the Myla River, Middle Timan. Ichthyolith Issues, Spec. Publ. 8. Yerevan, 2005, pp. 4–5.
43. Esin D., Ginter M., Ivanov A., Lebedev O., Lukševičs E., Avkhimovich V., Golubtsov, V. & Petukhova L. Vertebrate correlation of the Upper Devonian and Lower Carboniferous on the East European Platform. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 2000, V. 223, pp. 341–359.
44. Ivanov A. Late Devonian – Early Permian chondrichthyans of the Russian Arctic. Acta Geologica Polonica, 1999, V. 49, No. 3, pp. 267–285.
45. Ivanov A. O. & Lukševičs E. Late Devonian vertebrates of the Timan. Daba un Muzejs. Riga, 1996, No. 6, pp. 22–33.
46. Karatajute-Talimaa V. Taxonomy of loganiid thelodonts. Modern Geology, 1997, V. 21, No. 1/2, pp. 1–15.
47. Lebedev, O. A. Fish assemblages in the Tournaisian – Viséan environments of the East European Platform. Recent Advances in Lower Carboniferous Geology: Geological Society Spec. Publ. 107. Bath, 1996, pp. 387–415.
48. Lebedev O. A., Coates, M. I. The postcranial skeleton of the Devonian tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev. Zool. Journ. Linn. Soc., 1995, V. 114, pp. 307–348.
49. Lukševičs E., Beznosov P. & Stūris V. A new assessment of the Late Devonian antiarchan fish *Bothriolepis leptochaira* from South Timan (Russia) and the biotic crisis near the Frasnian–Famennian boundary. Acta Palaeontologica Polonica, 2017, V. 62, No. 1, pp. 97–119.
50. Malysheva E. O., Ivanov A. O., Beznosov P. A., Belyaev A. A. & Mityakov S. N. Facies and ichthyofauna of the Kazanian from the Vym' River (Komi Republic, Russia). Ichthyolith Issues, Spec. Publ. 6. Syktyvkar, 2000, pp. 59–63.
51. Mondejar-Fernandez J., Clement G. & Sanchez S. New Insights into the Scales of the Devonian Tetrapod *Tulerpeton curtum* Lebedev, 1984. Journal of Vertebrate Paleontology, 2014, V. 34(6), pp. 1454–1459.
52. Ponomarev D., Kolfshoten van T., Plicht van der J., Kosintsev P. Lateglacial desman discovered in Sed'yu-1 (Komi Republic, Russia), a site in the far northeast of Europe. Quaternary International, 2015, V. 378, pp. 88–98.
53. Rohon J. V. Die devonischen Fische von Timan in Russland. Sitzung. konigl. böhmischen Gesellsch. Wiss., Math.-nat, 1899, CI, pp. 1–77.
54. Slimak L., Svendsen J. I., Mangerud J., Plisson H., Heggen H. P., Brugère A. & Pavlov P. Yu. Late Mousterian Persistence near the Arctic Circle. Science, 2011, 332, pp. 841–844.
55. Tapanila L., Pruitt J., Pradel A., Wilg, C. D., Ramsay J. B., Schlader R. & Didier D. A. Jaws for a spiral-tooth whorl: CT images reveal novel adaptation and phylogeny in fossil *Helicoprion*. Biology Letters, 2013, No. 9: 20130057, pp. 1–5.
56. Valiukevicius J. New Late Silurian to Middle Devonian acanthodians of the Timan-Pechora region. Acta Geologica Polonica, 2003, V. 53, No. 3, pp. 209–245.
57. Zverkov N. G., Arkhangelsky M. S., Pardo Pérez J. M. & Beznosov P. A. On the Upper Jurassic ichthyosaur remains from the Russian North. Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2015, V. 319, No. 1, pp. 81–97.
58. Zverkov N. G. & Prilepskaya N. E. A prevalence of *Arthropterygius* (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic—earliest Cretaceous of the Boreal Realm. PeerJ, 2019, No. 7, e6799, pp. 1–70.

Received / Поступила в редакцию 25.10.2021