



ИСКОПАЕМЫЕ РЕПТИЛИИ МОНГОЛИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ

АКАДЕМИЯ НАУК МНР

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ЗСБНХУ-ын ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

ПАЛЕОНТОЛОГИЙН
ХҮРЭЭЛЭН

БНМАУ-ын ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

ГЕОЛОГИЙН ХҮРЭЭЛЭН

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR

PALEONTOLOGICAL
INSTITUTE

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE MPR

GEOLOGICAL
INSTITUTE

МОНГОЛЫН ЭРТНИЙ МӨЛХӨГЧИД

МОНГОЛ-ЗӨВЛӨЛТИЙН ПАЛЕОНТОЛОГИЙН
ХАМТАРСАН ЭКСПЕДИЦИ

(Бутээл, цуврал 24)

ХЯНАХ ЗӨВЛӨЛ:

Р. Барсболд, Э.И. Воробьева,
БНМАУ-ын ШУА-ийн академич *Б. Лувсанданзан,*
ЗСБНХУ-ын ШУА-ийн академич *Л.П. Татаринов*
(хариулагатай эрхлэгч),
Б.А. Трофимов, В.Ю. Решетов, М.А. Шишкин



”НАУКА” ХЭВЛЭЛИЙН ГАЗАР

Москва, 1983

ИСКОПАЕМЫЕ РЕПТИЛИИ МОНГОЛИИ

СОВМЕСТНАЯ СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКАЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

(Труды, вып. 24)

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Р. Барсболд, Э.И. Воробьева,
академик АН МНР *Б. Лувсанданзан,*
академик АН СССР *Л.П. Татаринов*
(ответственный редактор),
Б.А. Трофимов, В.Ю. Решетов, М.А. Шишкин



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

Москва, 1983

FOSSIL REPTILES OF MONGOLIA

THE JOINT SOVIET-MONGOLIAN
PALEONTOLOGICAL EXPEDITION

(*Transactions*, vol. 24)

EDITORIAL BOARD:

R. Barsbold, E.I. Vorobieva,
academician of the MPR Acad. of Sci. *B. Luwsandansan,*
academician USSR Acad. of Sci. *L.P. Tatarinov* (editor-in-chief),
B.A. Trofimov, V.J. Reshetov, M.A. Shishkin

Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983, 136 с.

Сборник содержит статьи, посвященные описаниям новых видов и родов черепов, хампсозавров, крокодилов и динозавров из меловых отложений Монгольской Народной Республики. Сборник представляет интерес для палеонтологов, морфологов и всех интересующихся вопросами эволюции низших позвоночных.

ИСКОПАЕМЫЕ РЕПТИЛИИ МОНГОЛИИ

Труды Совместной Советско-Монгольской
Палеонтологической экспедиции, вып. 24

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор *В.Ю. Решетов*

Редактор издательства *В.С. Ванин, Е.Ю. Федорова*

Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*

Технический редактор *Н.М. Петракова*

Корректор *И.Г. Мартянова*

ИБ № 27472

Подписано к печати 21.10.83. Т — 17763. Формат 70х100 1/16

Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл.печ.л. 11,1

Усл. кр.-отт. 11,3. Уч.-изд.л. 12,4. Тираж 700 экз.

Тип. зак. 785. Цена 1р. 90к.

Издательство "Наука, 117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ВВЕДЕНИЕ

Настоящий сборник является очередным выпуском Трудов Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции. Он содержит статьи советских и монгольских авторов, посвященные описаниям новых родов и видов черепов, хампсозавров, крокодилов и динозавров. Статьи содержат новые сведения по морфологии, систематике, палеоэкологии и палеозоогеографии наземных тетрапод мезозоя.

В фундаментальной статье Н.Н. Каландадзе и А.С. Раутиана рассмотрена роль центрально-азиатских фаун в системе межконтинентальных связей фаун наземных тетрапод для каждого отдела стратиграфической шкалы мезозоя. Показано, что вероятной причиной развития вторичноводных лабиринтодонтов поздней перми и триаса, а также становления современных отрядов земноводных являются их конкурентные отношения с рептилиями.

Статья В.Б. Суханова и П. Нармандах содержит морфологическое описание своеобразной черепахи гравэмис барсболда из отложений верхнего мела Южной Гоби.

В большой работе М.Б. Ефимова "Хампсозавриды Центральной Азии" проведен обзор всех известных хампсозавров Азии и обобщаются данные по морфологии, экологии и систематике группы.

М.Б. Ефимов в статье "Обзор ископаемых крокодилов Монголии" также дает обстоятельную характеристику всех достоверно известных форм ископаемых крокодилов МНР. Автор устанавливает новое семейство шамозухид, два новых подсемейства и один новый род крокодилов.

В статьях С.М. Курзанова и Р. Барсболда рассматриваются и анализируются признаки птиц в строении скелетов двуногих хищных динозавров. С.М. Курзанов делает вывод о происхождении птиц от бегающих бипедальных тетрапод.

В статье Т.А. Тумановой "Первый анкилозавр из нижнего мела Монголии" дано описание первого монгольского анкилозавра из отложений нижнего мела. Отмечена специфика черепа динозавров рода шамозавр. Обосновано разделение анкилозаврид на два подсемейства. Намечены возможные филогенетические связи обоих подсемейств.

Статья Ю.В. Сулова посвящена особенностям захоронения динозавров пситтакозавров в отложениях апт-альбского возраста на юго-востоке Монголии.

В статье Р. Барсболда и А. Перлз "О тафономии совместного захоронения детенышей динозавров и некоторых вопросах их экологии" рассматриваются особенности уникального захоронения скелетов детенышей гадрозавров в верхнем мелу Монголии.

Статья Н.Н. Бахуриной, завершающая сборник, посвящена описанию исключительного по многочисленности остатков птеродактилей раннемелового местонахождения Западной Монголии. Здесь найдены фрагментарные остатки от 30 особей птеродактилей рода джунгариптерус.

В целом сборник представляет исключительный интерес для широкого круга исследователей — палеонтологов, зоологов, палеогеографов и геологов.

Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан

МЕСТО ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ В ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ МЕЗОЗОЯ

Во всем мире, пожалуй, нет региона, палеонтологическая изученность которого в последние десятилетия испытала бы столь ярко выраженный качественный скачок, как Центральная Азия. Первые серьезные успехи в палеонтологических исследованиях Центральной Азии связаны с работами Центральноазиатской экспедиции Американского музея естественной истории, открывшей в Центральной Азии ряд новых мезозойских и кайнозойских фаун. В послевоенные годы на территории Центральной Азии работали как национальные, так и международные палеонтологические экспедиции СССР, Китая, Монголии и Польши. В результате стало возможным определить хотя бы в первом приближении место центральноазиатских фаун мезозоя среди других фаун крупных регионов Земли. Попыткой решения такого рода задачи является настоящее исследование. Поставленная задача потребовала анализа всех данных о мезозойских фаунах наземных тетрапод Земли. Поэтому многие выводы, хотя непосредственно и не связанные с Центральной Азией, подчеркивают или общие для всех фаун мира моменты истории тетрапод, в том числе и центральноазиатских, или специфику отдельных регионов, оттеняя особенности фаун Центральной Азии.

Настоящая работа является продолжением наших прежних публикаций по историко-зоогеографической и экологической интерпретации данных таксономического разнообразия наземных (не морских и не летающих) тетрапод в пространстве и времени (Каландадзе, 1974; Каландадзе, Раутиан, 1979, 1980, 1981; Раутиан, 1980, 1982). В ней рассматриваются важнейшие из выявленных нами событий мезозойской истории тетрапод. Выбор стратиграфического интервала вызван доминирующей ролью рептилий, которым посвящен настоящий сборник, в фаунах мезозоя и ключевым значением этих животных во всех получаемых выводах, хотя зачастую они касаются других групп животных.

Главной задачей всего исследования и данной работы в частности является построение по возможности непротиворечивой картины развития зоогеографических и экологических событий на основе филогенетической системы тетрапод. Поэтому возникающую картину следует рассматривать не как окончательную, а лишь как гипотетическую, имеющую наименьшее число противоречий с данными палеонтологии. В тех местах, где предполагаемая картина покажется читателю совершенно неправдоподобной, соответствующее представление следует рассматривать как метод обнажения противоречий, возникающих в филогении и систематике тетрапод. Предложение любой альтернативной гипотезы, не вызывающей дополнительных противоречий, будет принято нами с благодарностью.

Ярко выраженная филогенетическая преемственность, прослеживающаяся в палеонтологии и неонтологии тетрапод и связанная с ней зоогеографическая и экологическая преемственность, а также требования наглядности проводимых сравнений, потребовали в ряде случаев использования данных как по палеозойской, так и по кайнозойской истории наземных тетрапод.

Нами использованы два класса методических приемов. Результаты первого подлежат интерпретации с точки зрения исторической зоогеографии, результаты второго — интерпретации с точки зрения конкурентных отношений таксонов, т.е. — экологии.

Предметом исторической зоогеографии является исследование пространственных аспектов филогении (в ее специальной части) и филогенетики (в ее общей части), основанное на анализе географического распределения таксонов филогенетической системы.

Из сказанного следует, что историческая зоогеография является частью широко понимаемой филогенетики, а интерпретация географического распространения исследуемых для ее построения таксонов базируется на принципах филогенетики. Назовем важнейшие из них: 1) принцип необратимости эволюции (Dollo, 1893); 2) принцип монофилии (Дарвин, 1939); 3) принцип монотипии; 4) принцип монохории в происхождении таксона филогенетической системы (Скарлато, Старобогатов, 1974).

Для историко-зоогеографического анализа нами использованы данные о географическом (насколько позволял материал — в глобальном масштабе) и стратиграфическом (с точностью до отдела) распространении всех тетрапод мезозоя (в необходимых случаях привлекались данные по позднему палеозою и кайнозою) за вычетом:

1. Морских: *Pleurosaurida*, *Sauropterygia*, *Placodontia*, *Ichthyopterygia*, *Chelonioidea* (sensu Gafney, 1975; цит. по: Суханов, 1978) — кроме *Plesiochelyidae*, *Thallattosauria*, *Varanoidea* — кроме *Varanidae* и *Parasaniwidae*, *Cholophidia*, *Hydrophidia*, *Lotosauridae*, *Teleosauridae*, *Metriorhynchidae*;

2. Факультативно-морских (известных из прибрежно-морских отложений): *Capitosauridae*, *Trematosauridae*, *Peltostegidae*, *Plagiosauridae*, *Claraziidae*, *Tanystrochelia*, *Goniopholidae*, *Crocodylidae*, *Pholidosauridae*, *Sauropoda*;

3. Способных пересекать морские преграды или подозреваемых в такой способности: *Prolacertidae*, *Scincidae*, *Gekkonidae*, *Varanidae*, *Colubridae*, *Rauisuchidae*, *Trematosauridae* и *Gavialidae*;

4. Летающих: *Pterosauria* и *Aves*.

Используя систему тетрапод, мы стремились привести ее к наиболее общепринятому виду. Главными источниками для составления ее служили сводки: Основы палеонтологии, 1964; Суханов, 1978; Татаринов, 1974; Терентьев, 1961; Шишкин, 1973; Couto, 1979; Gafney, 1975; Matthes, 1962; Mesozoic mammals, 1979; Mlynarski, 1969; Romer, 1966, 1972; Simpson, 1945; Steel, 1969, 1970, 1973, 1979; Steel, Haubold, 1979; Wer-muth, Mertens, 1961; White, 1973; с некоторыми дополнениями по последним статьям, в том числе из трудов ССМПЭ и *Vertebrata Palasiatica*.

Центральным понятием исторической зоогеографии является фауна — ансамбль экологически сопряженных в пространстве и времени таксонов филогенетической системы, т.е. относительно однородных (в ранговом смысле) отрезков конкретных филогенезов.

Из такого представления о фауне следует, в частности, что главное различие исторической и различных форм ландшафтно-экологической зоогеографии заключается не в использовании разных категорий фактов, а в задачах исследования и способах анализа данных. В нашей работе рассматриваются лишь крупнейшие зоогеографические события, что позволило не предъявлять жестких требований к размеру и степени внутренней экологической сопряженности филогенезов, составляющих фауну. Именно такой подход позволил удовлетворяться весьма ориентировочными данными об экологии наземных тетрапод, возможности суждения о которой на палеонтологическом материале сильно ограничены. Для сравнения с разновременными фаунами Центральной Азии использовались главным образом фауны Северной и Южной Америки, Европы, Африки и Австралии. Как будет видно из дальнейшего, при рассмотрении зоогеографии триаса оказалось целесообразным разделить фауну Европы на западную (вместе с центральной) и восточную, а также выделить и рассматривать отдельно фауны Шотлан-

дии, Гренландии и Шпицбергена. Поскольку на большинстве мобилистских реконструкций Индийскому субконтиненту тектоники отводят весьма специфическую роль, а зоогеографы не менее специфическую роль отводят Мадагаскару, то мы сочли за благо во всех случаях, когда фауны этих регионов известны, рассматривать их отдельно.

Сравнение фаун производилось по степени их таксономической изоморфности на семейственном и родовом уровнях отдельно. Поскольку семейственный и родовой уровни в системе тетрапод являются наиболее стабильными, при таком рассмотрении удавалось избежать неприятностей, связанных с большой неопределенностью суждений разных систематиков о видовом уровне ископаемых животных, а также таксонов выше семейства и таксонов промежуточных между родом и семейством. Однако если в основу конкретных реконструкций положены данные о распространении семейств и родов, то при их обсуждении использовались все таксономические уровни, обнаружившие зоогеографическую специфичность.

Нам хотелось избежать, по крайней мере на первом этапе исследования, субъективности палеогеографических суждений. Поэтому все фауны сравнивались друг с другом попарно, независимо от их современного или прошлого положения на поверхности Земли. Выбор в качестве фаун населения часто весьма обширных территорий, вряд ли бывших однородными в ландшафтно-климатическом отношении, определил отсутствие на теперешнем этапе работ сведений о влиянии этих факторов на распределение тетрапод.

Рассмотрим две важнейшие операции, использовавшиеся при анализе связей двух конкретных фаун.

1. Операция "проваливания". Если связи двух фаун по некоторому таксону могут быть объяснены распространением этого таксона в прошлом, то такие таксоны изымались из рассмотрения зоогеографии данного времени.

2. Операция "сведения". Если непосредственная связь между фаунами двух регионов оказывалась слабее и полностью сводилась к двум (или большему числу) опосредствованным связям, то такая связь полагалась ложной, вызванной связью этих двух фаун через посредство третьей (или большего числа) фауны.

Таким образом, рассматривая все связи каждой фауны со всеми остальными, при посредстве описанных операций строилась зоогеографическая реконструкция в предположении лишь необходимого и достаточного набора связей, требуемого для максимально непротиворечивого объяснения распространения наземных тетрапод в данное время. Только при реконструировании зоогеографической картины позднего мела пришлось наложить дополнительное ограничение. Изоляцию в это время фаун Европы, Африки, Индии и Южной Америки удалось четко показать только отсутствием в этих фаунах специфически позднемеловых семейств. Последнее, по-видимому, вызвано: 1) относительной молодостью указанных изолятов, дивергенция фаун которых нелегко обнаруживается; 2) появлением в палеонтологической летописи позднего мела многих семейств мелких тетрапод (*Anura*, *Lepidosauria*, *Mammalia*), полнота знаний о стратиграфическом и географическом распространении которых вряд ли велика.

На реконструкциях, помещенных в тексте (рис. 1–3 и 10–15), кружки символизируют набор рассматриваемых фаун для данного стратиграфического интервала. Размер большего круга пропорционален – в логарифмическом масштабе – количеству семейств, известных в фауне. Размеры центрального черного кружка пропорциональны количеству эндемичных и "непроваливающихся" семейств данной фауны, т.е. тех семейств, которые связывают ее с другими фаунами данного времени. Следовательно, темное, светлое кольцо, окаймляющее черный кружок, характеризует долю эндемичных и "проваливающихся" семейств, т.е. не фигурирующих на фаунистических связях данного времени. Из связей между фаунами оставлены только те, которые не "проваливаются" и не сводятся в данное время. Единственным исключением являются немногие случаи, когда сохранены связи по "проваливающимся" семействам, если в данном интервале времени эти фауны связаны "непроваливающимися" родами. Толщина линий пропорциональна числу "непроваливающихся" семейств, связывающих фауны в данное время. Рядом с кружками, символизирующими фауны, проставлены данные об их

количественном составе. В числителе приводятся данные о семействах, в знаменателе — о родах. Первые цифры обозначают общее количество таксонов, известное из данной фауны; вторые — количество эндемичных таксонов; третьи — количество "проваливающихся" в данной фауне таксонов, что подчеркнуто стрелкой, направленной вниз; цифры, помещенные в скобках, показывают общее количество таксонов, связывающих данную фауну с другими в течение данного интервала времени, т.е. не эндемичных и не "проваливающихся". На линиях, символизирующих связи, проставлены данные о количестве таксонов общих для фаун, соединенных линией. В числителе — число общих для двух фаун семейств, в знаменателе — родов.

Рассмотрим теперь методику экологической интерпретации динамики таксономического разнообразия группы во времени. Она базируется на следующих соображениях.

Вероятность обнаружения и степень таксономического разнообразия той или иной группы в палеонтологической летописи в данный момент геологического времени при прочих равных условиях прямо пропорциональны всем основным критериям биологического прогресса, предложенным А.Н. Северцовым (1939): фактическому таксономическому разнообразию группы в это время, численности и широте географического распространения (Ефремов, 1950; Müller, 1976). Таким образом, таксономическое разнообразие может быть использовано как некий интегральный показатель ее экологического состояния (Парамонов, 1967; Müller, 1966–1970). Однако сравнение двух или более фаун по этому показателю возможно лишь в том случае, если "прочие условия", определяющие вероятность находки ископаемых — абсолютные размеры, наличие скелета и степень его окостенения, условия захоронения, тафономия местонахождений (Ефремов, 1950; Müller, 1976) и даже способы ведения раскопок и т.п. — для этих групп достаточно сходны. Это условие мы старались обеспечить сравнением таксонов относительно высокого ранга в пределах обширных географических регионов, что позволило удовлетворяться достаточно ориентировочным экологическим сходством сравниваемых таксонов в пределах крупных адаптивных зон, понимая их в духе Д. Г. Симпсона (1948), Ван Валена (Van Valen, 1967) и А.С. Северцова (1973, 1978).

В тех случаях, когда рассматривались группы, занимающие различные адаптивные зоны, сравнение между ними проводилось осторожно и носило чисто качественный характер, на уровне сравнения фаз максимального и минимального таксономического разнообразия, которое интерпретировалось как фазы (соответственно) биологического прогресса и регресса.

Примером исследований, выполненных в духе предложенной здесь экологической методики, является цикл исследований Б.Б. Родендорфа и В.В. Жерихина (Родендорф, Жерихин, 1974; Жерихин, 1978), в котором дается экологическая интерпретация динамики таксономического разнообразия ископаемых насекомых на фоне смены мезофитной флоры кайнофитной, и в работе Д.А. Криволуцкого (1978), в которой сравнивается динамика таксономического разнообразия наземных хелицерных и позвоночных.

Количественные данные о таксономическом разнообразии и стратиграфическом распространении тетрапод были взяты из сводок, приведенных как источник сведений о системе, а также других обобщающих работ: Барсболд, 1981, 1982; Беляева, Решетов, Трофимов, 1978; Беляева, Трофимов, Решетов, 1974; Ефимов, 1978, 1978а; Каландадзе, Очев, Татаринов, Чудинов, Шишкин, 1968; Рождественский, 1978; Соколов, 1973, 1977, 1979; Чудинов, 1982; Huene, 1956, 1959; Matthes, 1962; Müller, 1966, 1968, 1970; Van Valen, 1967; Zittel, 1923 и множество частных исследований.

ИСТОРИЧЕСКАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ НИЗШИХ ТЕТРАПОД ТРИАСА И ЕЕ ПАЛЕОЗОЙСКИЕ КОРНИ

Зоогеографическая реконструкция раннего триаса (рис. 1) показала картину, ни в чем не противоречащую и во многом дополнительную к картине, полученной нами для поздней перми (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981). Поэтому целесообразно использовать эту дополнительную хотя бы для частичной нивелировки неполноты наших знаний.

В поздней перми фауна Северной Америки и поздней перми—раннем триасе фауна Западной Европы демонстрируют высокий уровень эндемизма. Для обеих фаун характерны пеликозавры, почти полностью отсутствующие за пределами этих стран — в Гондванской зоогеографической области. Общие для них семейства пеликозавров — *Sphenacodontidae*, *Edaphosauridae* и *Caseidae* являются, вероятно, следами единства фаун Северной Америки и Западной Европы в карбоне (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981), причем все три известны из карбона, а первые два — из карбона обеих территорий. На обеих же территориях расселены в карбоне *Dissozophidae*, *Gymnarthridae* и *Romeriidae*, но до поздней перми сохраняются только в Северной Америке, подчеркивая специфику исторической судьбы фаун Западной Европы и Северной Америки начиная с ранней перми (Каландадзе, Раутиан, 1980). Если подтвердится наше предположение о эриоподной природе *Sclerothoracidae* — монотипичного эндемичного семейства лабиринтодонтов неясного систематического положения, происходящего из раннего триаса Западной Европы, то это будет зеркально обратным примером — единственного эриопоида, дожившего до триаса. Более традиционное отнесение *Sclerothorax* к *Rhinesuchoidea* (Основы палеонтологии, 1964; Huene, 1956; Romer, 1947) либо требует гипотезы о способности представителей этого семейства пересекать морские преграды,

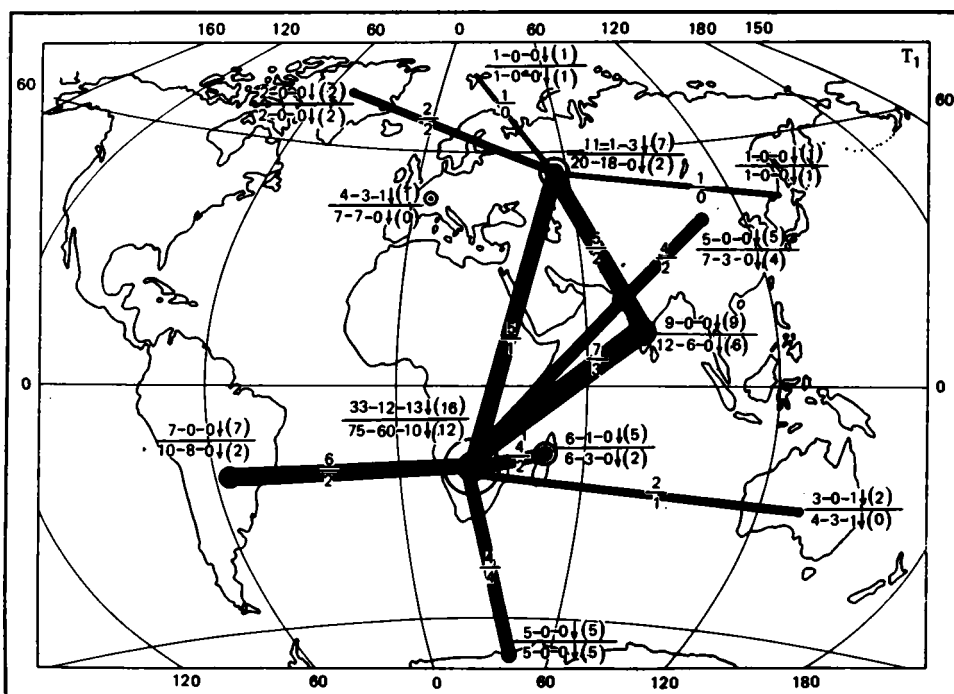


Рис. 1. Связи раннетриасовых фаун наземных тетрапод. Принципы построения зоогеографических реконструкций и их обозначений (для рис. 1–3 и 10–14) изложены в разделе "Материал и методика"

в чем они никогда не подозревались, либо — гипотезы о карбоновом возрасте семейства, который никакие другие данные не заставляют предполагать.

Таким образом, позднепермско-раннетриасовые фауны Северной Америки и Западной Европы можно объединить в Еврамерийскую зоогеографическую область, включающую две подобласти: Североамериканскую и Западноевропейскую, общность которых тянется с карбона.

Еврамерийской области противостоит Гондванская, включающая фауны Центральной Азии, Индии, Африки, Южной Америки, Австралии, Восточной Европы, а также единственную в Западной Европе позднепермскую фауну гондванского облика — шотландскую фауну Элгин (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981) и раннетриасовую фауну Антарктиды, Шпицбергена и Гренландии. Гондванскую зоогеографическую область в поздней перми — раннем триасе характеризуют Therapsida, достоверные находки которых, как нами показано, отсутствуют в Еврамерии (Каландадзе, Раутиан, 1980), а также (за вычетом групп, способных пересекать морские преграды) — Melosauridae, Platyoposauridae, Stereospondyli, Proanura, Nyctiphruretidae, Lepidosauria и Archosauria. Поскольку общность подобластей Еврамерийской зоогеографической области, очевидно, карбонового возраста, дивергенция последней с Гондванской зоогеографической областью должна была произойти не позже этого времени.

Однако при наличии глубоких различий обсуждаемых зоогеографических областей нельзя не обратить внимание на некоторое специфическое сходство фаун. В поздней перми фауна Восточной Европы имеет с фаунами обеих подобластей Еврамерии общее семейство пеликозавров — Caseidae, а с фауной Северной Америки — общее подсемейство Dissorophinae. Общим для многих гондванских и североамериканской фаун этого же времени является семейство Captorhinidae. Кроме того, в раннем триасе Западной Европы известны Procolophonidae, распространенные в гондванских фаунах начиная с поздней перми и до позднего триаса. Позднепермские семейства Melosauridae и Platyoposauridae Восточной Европы входят в надсемейство Eryoroidea (Губин, 1981), представители которого в ранней перми известны из Северной Америки и северо-востока Восточной Европы (Eryopidae); Западной Европы, Средней Азии и Кашмира (Archegosauridae и Actinodontidae); Южной Америки (Platyoposauridae). Семейство Seymouridae, известное из поздней перми Восточной Европы, представлено в ранней перми Северной Америки. Семейство Discosauriscidae, сохраняющееся в поздней перми Восточной Европы, в ранней перми представлено в Западной Европе и Средней Азии. Раннепермские Bolosauridae Северной Америки имеют позднепермских аналогов в Восточной Европе (Ивахненко, 1973; Татаринов, 1974а). И, наконец, Hadrokkosaurinae из низов среднего триаса (формация Менкопи Северной Америки) и Dvinosaurinae из поздней перми Вост. Европы объединяются в сем. Dvinosauridae (Шишкин, 1973).

Для объяснения связей, отмеченных в предыдущем абзаце, мы вынуждены вновь обратиться к зоогеографии ранней перми, поскольку работами последних лет (Ивахненко, 1973, 1981; Губин, 1980, 1981, 1982, 1982а; Кузнецов, Ивахненко, 1981) были получены данные, существенно дополняющие полученную нами ранее зоогеографическую картину (Каландадзе, Раутиан, 1980). Имеющийся, хотя и скромный, материал заставляет предположить вхождение раннепермских фаун северо-востока Европы в состав Североамериканской зоогеографической подобласти. Южноамериканский Prionosuchus — единственная форма, связывающая в это время на надсемейственном уровне (Eryoroidea) гондванские и еврамерийские фауны (Губин, 1981). Присутствие Eryoroidea во всех, очевидно, изолированных друг от друга зоогеографических областях и подобластях ранней перми свидетельствует в пользу связи гондванских и еврамерийских фаун в карбоне. Непосредственно установить это обстоятельство невозможно, пока карбоновые фауны тетрапод не будут найдены на южных континентах. Однако в пользу такого предположения, кроме указанного, свидетельствуют следующие обстоятельства:

1. Eryoroidea фактически известны начиная со среднего карбона Западной Европы (Archegosauridae) (Губин, 1981);

2. Euryopoidea являются наиболее вероятными предками гондванских групп лабиринтодонтов: Rhinosuchoidea, Capitosauroidae, Trematosauroidae.

3. Dissorophoidea, имеющие корни среди Euryopoidea, возможно, Edopidae, близки к вероятным предкам гондванских Proanura из раннего триаса Мадагаскара.

4. Эта же гипотеза дает объяснение присутствию зверообразных как в Евразии (Pelycosauria), так и в Гондване (Pelycosauria и Therapsida).

Существованием "Континента древнего красного песчаника" (Рид, Уотсон, 1981, с. 66—70, 148), очевидно, объясняется раннепермская связь (которая, в действительности, может быть, должна быть отнесена к карбону) Северной Америки и северо-востока Европы, подтвержденная семействами Euryopidae и Seymouriidae. Однако предположение такой связи может служить для объяснения присутствия в поздней перми Восточной Европы Caseidae (Основы палеонтологии, 1964), Dissorophidae (Губин, 1980) и Bolosauridae (Ивахненко, 1973; Татаринов, 1974а), а также нахождение в среднем триасе Северной Америки представителя Dvinosauridae (Шишкин, 1973).

Раннепермские связи фаун Западной Европы с фауной Юго-Восточной Европы (Discosauriscidae) и Средней Азией (Discosauriscidae, Archegosauridae и Actinodontidae) также можно использовать для объяснения присутствия Discosauriscidae в позднепермской фауне Восточной Европы.

Таким образом, наличие специфического сходства между Гондванской и Евразийской зоогеографическими областями может быть объяснено вхождением ряда территорий, относившихся в ранней перми к Евразийской области, в состав позднепермской Гондванской области, а перечисленные в предыдущих двух абзацах позднепермские таксоны можно рассматривать в качестве евразийских реликтов, сохранившихся в гондванской фауне. Возможно, присутствие Procolophonidae в раннетриасовых фаунах Западной Европы и Гондванской зоогеографической области также объясняется присутствием их еще в ранней перми западноевропейской подобласти, хотя фактические находки Procolophonidae древнее поздней перми отсутствуют.

Формально распространение Captorhinidae может быть объяснено через посредство "Континента древнего красного песчаника", но их близость к предкам зверообразных (Татаринов, 1974а), а возможно, и диapsидных рептилий (Carroll, 1969а, 1969b), заставляет предположить для них весьма древний, по крайней мере карбоновый, возраст. Однако этому противоречит отсутствие находок Captorhinidae древнее перми, а также отсутствие их в Западной Европе, фауна которой в карбоне очень близка к фауне Северной Америки.

Фауна Центральной Азии в поздней перми и раннем триасе занимала место крайнего северо-восточного форпоста Гондванской зоогеографической области. Единственной заведомо действительной связью этой фауны является связь с фауной Южной Африки. На этой связи фигурируют: Lydekkerinidae с родом Lydekkerina, Benthosuchidae¹, Procolophonidae, Pareiasauridae, Prolacertidae, Chasmatosauridae с родами Chasmatosaurus и Proterosuchus, Scaloposauridae, Bauriidae, Galesauridae с подсем. Cystecynodontinae, Dicynodontidae с подсем. Dicynodontinae и Daptocephalinae, Lystrosauridae с родом Lystrosaurus. Непосредственные связи центральноазиатской фауны с фаунами Индии (Benthosuchidae, Prolacertidae с родом Santaisaurus, Chasmatosauridae с родами Chasmatosaurus и Proterosuchus, Dicynodontidae и Lystrosauridae с родом Lystrosaurus), Восточной Европы (Benthosuchidae, Prolacertidae, Galesauridae, Chasmatosauridae с родом Proterosuchus, Dicynodontidae с родом Dicynodon, Daptocephalinae, Lystrosauridae с родом Lystrosaurus), Австралии (Chasmatosauridae), Антарктиды (Procolophonidae, Prolacertidae, Galesauridae и Lystrosauridae с родом Lystrosaurus) и Шпицбергена (Benthosuchidae) сводятся, соответственно, к связям Центральная Азия — Южная Африка — Индия, Центральная Азия — Южная Африка — Восточная Европа,

¹ Строго говоря, нам известны две находки бентозухид в прибрежно-морских отложениях острова Русский (Рябинин, 1928; Шишкин, 1979), но у нас нет серьезных зоогеографических оснований для утверждения, что бентозухиды могли пересекать морские преграды.

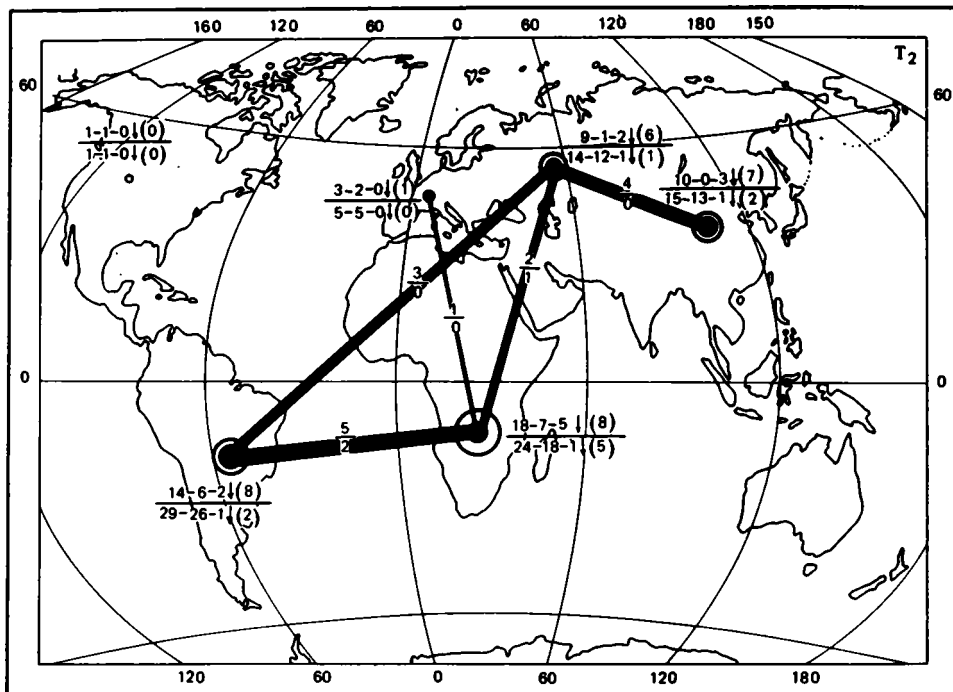


Рис. 2. Связи среднетриасовых фаун наземных тетрапод

Центральная Азия — Южная Африка — Австралия, Центральная Азия — Южная Африка — Антарктида и Центральная Азия — Южная Африка — Восточная Европа — Шпицберген, за вычетом рода *Dicynodon* на связи Восточная Европа — Центральная Азия. Фауны Южной Америки и Центральной Азии не имеют ни одного общего семейства, но стопроцентное семейственное сходство каждой из этих фаун и общие роды с фауной Южной Африки демонстрируют единство Гондванской зоогеографической области.

Зоогеографическое деление среднего триаса (рис. 2) принципиально то же, что в поздней перми (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981) и раннем триасе. Среди территорий Гондванской зоогеографической области фаунистически охарактеризованы только Центральная Азия, Восточная Европа, Южная Америка, Южная и Восточная Африка, и все эти фауны в поздней перми — раннем триасе входили в состав той же зоогеографической области. Однако характер связей гондванских фаун теперь выглядит иначе. Единственная непосредственная, мощная и несводимая связь фауны Центральной Азии и Южной Африки, существовавшая в раннем триасе, теперь значительно слабее (*Erythrosuchidae*, *Rauisuchidae*, *Bauriidae* с родом *Ordosiodon* и *Shansiodontidae*) и, за вычетом рода *Ordosiodon*, полностью сводится к более сильным связям Африка — Восточная Европа, где, кроме перечисленных на предыдущей связи, есть семейство *Traversodontidae* с родом *Scalenodon*, и Центральная Азия — Восточная Европа, на которой добавляются *Procolophonidae*, *Kannemeyeriidae*, *Stahleckeriidae* с подсемейством *Dinodontosaurinae* и *Shansiodontidae*. Интересно, что последняя связь в раннем триасе насчитывает всего три семейства и один род и полностью сводится к связям Центральная Азия — Южная Африка — Восточная Европа. В среднем же триасе она является самой мощной и единственно заведомо действительной связью Центральной Азии. Если в раннем триасе на связи Центральной Азии с Южной Америкой отсутствовали общие семейства, то теперь они появляются (*Rauisuchidae*, *Kannemeyeriidae* и *Stahleckeriidae* с подсемейством *Dinodontosaurinae*), но эта связь в свою очередь сводится к более сильным: Южная Америка — Восточная Европа (где добавляются *Traversodontidae* с подсемейством

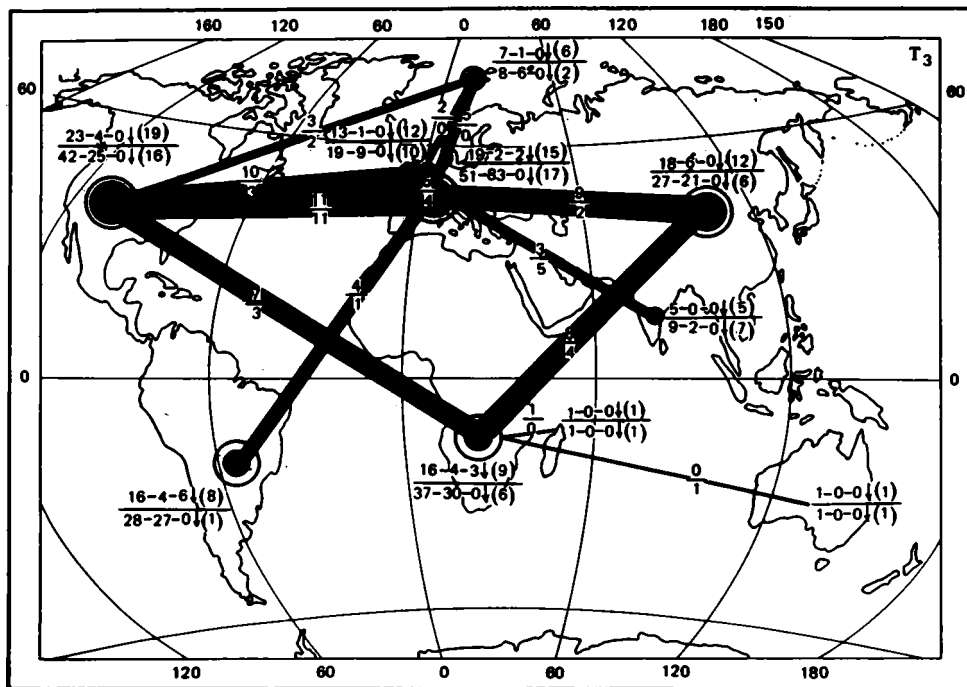


Рис. 3. Связи поздне триасовых фаун наземных тетрапод

ством Gomphodontosuchinae и Kannemeyeriidae с подсемейством Placeriinae) — Центральная Азия. В раннем же триасе непосредственная связь фауны Южной Америки и Восточной Европы имела всего два семейства и целиком сводилась к значительно более мощным связям Южная Америка — Южная Африка — Восточная Европа.

Рассмотренная специфика связей фаун Гондванской зоогеографической области в среднем триасе получила дальнейшее развитие в позднем триасе, для зоогеографии которого характерна значительная фаунистическая монотонность всех известных фаун (рис. 3), т.е. возникает своего рода "фаунистическая пангея" (Каландадзе, Паутиан, 1981).

Заведомо действительными фаунистическими связями Центральной Азии являются связи с Западной Европой (Metoposauridae, Erpetosuchidae, Aetosauridae, Phytosauridae, Notochampsidae, Podokesauridae, Anchisauridae, Plateosauridae, Melanorosauridae, Tritylodontidae с родом Oligokyphus и Morganucodontidae с родом Morganucodon) и Африкой (Metoposauridae, Aetosauridae, Phytosauridae, Notochampsidae, Anchisauridae с родом Gryposaurus, Massospondylus и Thecodontosaurus, Melanorosauridae, Heterodontosauridae, Tritylodontidae, Morganucodontidae с родом Morganucodon).

При этом необходимо заметить, что достоверных находок тетрапод из позднего триаса Восточной Европы нет (Сенников, 1982). В это время Восточная Европа превращается в колоссальную зону денудации (см. Атлас литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее геосинклинального обрамления, 1961; Палеогеография СССР, 1975), вызванную ростом Уралид (Страхов, 1948), на которой сохраняются незначительные площади нормального накопления континентальных осадков, охарактеризованных в позднем триасе только флористически (Вахрамеев и др. 1970). Таким образом, учитывая фаунистическую гомогенность позднего триаса, связь Центральная Азия — Западная Европа можно рассматривать как практически "гомологичную" среднетриасовой связи Центральной Азии с Восточной Европой. Все прочие непосредственные связи Центральная Азия — с Южной Америкой (Rhynchosauridae, Aetosauridae,

Podokesauridae, Anchisauridae, Plateosauridae, Melanorosauridae, Tritylodontidae). Индией (Metoposauridae, Aetosauridae, Phytosauridae, Anchisauridae с родом Massospondylus) и Австралией (Anchisauridae с родом Thecodontosaurus) полностью сводятся к более сильным, но опосредованным, связям Южная Америка – Западная Европа (содержащей, кроме того – Ornithosuchidae и Tritylodontidae с родом Tritylodon) – Центральная Азия; Индия – Западная Европа (Metoposauridae с родом Metoposaurus, Rhynchosauridae, Aetosauridae с родом Typothorax, Phytosauridae с родами Palaeorhinus, Phytosaurus, Rutiodon, Angistorhinus и Anchisauridae) – Центральная Азия (за вычетом рода Massospondylus); Австралия – Африка – Центральная Азия.

Из связей, непосредственно не характеризующих положение центральноазиатской фауны, укажем лишь мощные и не сводимые к другим: Африка – Северная Америка (Metoposauridae с родом Metoposaurus, Aetosauridae, Phytosauridae, Notochampsidae, Anchisauridae с родом Thecodontosaurus, Melanorosauridae, Traversodontidae, Tritylodontidae с родом Tritylodon, Morganucodontidae) и Северная Америка – Западная Европа (Metoposauridae с родом Metoposaurus, Rhynchosauridae с родом Hyperadapedon, Prolacertidae, Kuhnosaursidae, Eupetosaursidae, Aetosauridae с родами Typothorax и Eubrachysaurus, Phytosauridae с родами Palaeorhinus, Phytosaurus, Rutiodon, Necrosaurus и Angistorhinus, Notochampsidae с родом Protosuchus, Procompsognathidae с родом Halticosaurus, Podokesauridae, Anchisauridae, Melanorosauridae, Tritylodontidae с родом Tritylodon, Morganucodontidae). Довольно большие фауны Шотландии и Шпицбергена несомненно составляют единое целое с фаунами Северной Америки и Западной Европы. Единственное семейство – Phytosauridae – связывает фауны Мадагаскара и Азии.

Сравнение связей фаун Гондванской зоогеографической области среднего триаса с таковыми позднего триаса, обнаруживает принципиальное сходство. Они отличаются отсутствием в позднем триасе восточноевропейских тетрапод и наличием в среднем триасе несводимой связи фаун Южной Америки и Южной Африки.

Фауны Северной Америки и Западной Европы в среднем триасе очень бедны. За вычетом факультативно-морских семейств в первой имеется только эндемичное для этого времени семейство Dvinosauridae (Шишкин, 1973), представленное монотипичным подсемейством Hadrokkosaurinae, а во второй – эндемичное семейство Protosauridae с родами Megacnemus, Trachelosaurus и Zancloclon. Эти, хотя и очень скромные, данные свидетельствуют в пользу изоляции Северной Америки и Западной Европы. Однако имеются и довольно недвусмысленные факты, в пользу проникновения гондванских элементов в фауну Западной Европы.

В Швейцарии (кантон Тессин, Монте Сан Георгио) в среднетриасовых морских отложениях найдена фауна тетрапод – Rauisuchidae с родом Ticinosuchus, Clarazidae с родами Clarazia и Hescheleria, Prolacertidae с родом Macrocnemus, Tanystropheidae с родом Tanystropheus, включая предстателеев, населяющих море – Pachypleurosaurus (Sauropterygia) и Mixosaurus (Ichthyopterygia) (Krebs, 1965; Wild, 1973), а также морских беспозвоночных. Во-первых, эти факты заставляют за всеми перечисленными формами признать по крайней мере факультативно-морской образ жизни. Это подтверждается наличием в анатомии Ticinosuchus намека на водную адаптацию (Krebs, 1965). Наличие факультативно-морских псевдозухий, возможно, объясняет присутствие следов, видимо принадлежавших псевдозухиям, в среднем триасе Западной Европы и Северной Америки. Если присутствие родов Thecodontosaurus и Teratosaurus в позднем мусселькальке Западной Европы можно объяснить начавшимся контактом с территориями Гондванской зоогеографической области, то нахождение первого из них в раннем мусселькальке Верхней Силезии (Steel, 1970) заставляет заподозрить в способности пересекать небольшие морские пространства и некоторых динозавров. В противном случае остается неясным, почему в течение среднего триаса многочисленные гондванские тероморфы не явились в Западную Европу, подобно тому, как это случилось в позднем триасе. Обнаружение Thecodontosaurus в среднем триасе Западной Европы создает ей единственную связь с фауной Африки, хотя проникновение Anchi-

sauridae в Западную Европу осуществлялось, вероятно, через ближайшую к ней Восточную Европу. Нахождение древнейшего карнозавра — *Teratosaurus* — именно в Западной Европе скорее объясняется ее изученностью, чем происхождением их в изолированной фауне от неизвестных предков.

Кроме того, возможно, что Тессин в среднем триасе находился ближе к Северной Африке, чем в Европе. Об этом недвусмысленно свидетельствуют реконструкции А. Смита, Д. Брайдена, Г. Дрюра, а также Зоненшайна и Хаина (цит. по: Монин, 1977).

Завершим рассмотрение триасовой зоогеографии сравнением реконструкций поздней перми—раннего триаса, имеющих принципиально единую структуру фаунистических связей, с одной стороны, и среднего—позднего триаса — с другой, также имеющих ряд важных сходств.

В поздней перми—раннем триасе несомненным ядром Гондванской зоогеографической области, включающей большую часть суши, является фауна Южной Африки, т.е. центральной части суперконтинента Гондваны. Периферическое положение, например, Восточной Европы особенно заметно в поздней перми и выражается в присутствии многочисленных реликтов, вымирающих к раннему триасу по мере заполнения этой страны гондванскими животными. Центральная Азия, очевидно, отделена от Гондваны океаном Тетис, внедряющимся с востока в массив Пангеи (Монин, 1977; Рид, Уотсон, 1981). В этом случае непосредственная связь фаун Центральной Азии и Южной Африки и Южной Америки вряд ли была прямой.

В среднем и позднем триасе явно намечается смещение фаунистического ядра в северное полушарие. Возникшая в среднем триасе непосредственная связь Центральной Азии с Восточной Европой, а также восстановление в позднем триасе связи с Западной Европой и Северной Америкой знаменуют консолидацию фаун суши от ее восточных до западных пределов. Африканские связи, напротив, слабеют: в позднем триасе исчезают несводимые связи с Индией и Южной Америкой, которые приобретают европейскую ориентацию. Все это можно интерпретировать как начало распада Гондваны на отдельные блоки, еще сохраняющие сопряжение. Видимо, произошло обособление Индии от Африки, наметился раскол Африки и Южной Америки в области Южной Атлантики. Если вспомнить дальнейший процесс раскола Гондваны, который в главных чертах, как будет видно далее, подтверждается и данными исторической зоогеографии, можно предположить начало расхождения южного блока Гондваны (Южная Америка — Антарктида — Австралия) от Африки и Индии.

Опираясь на рассмотренные выше данные и соображения зоогеографического характера, а отчасти забегая вперед и восполняя неполноту зоогеографической истории тетрапод данными тектоники плит, можно реконструировать вероятное ядро позднетриасовой фаунистической "пангеи". Оно, располагалось в районе Северной Африки. Действительно, еще не разошедшиеся до конца Южная Америка и Африка, видимо, сохраняют контакт на севере, близ их контакта с северным блоком материков, что создает впечатление, в условиях весьма слабой изученности Северной Африки, центрального положения Европы, имеющей тесные контакты как с гондванскими материками (Африкой, Южной Америкой и Индией), так и с северными (Азией и Северной Америкой). Существование несводимой связи Северной Америки и Африки подтверждает данные геологии о вероятном контакте этих континентов (Рид, Уотсон, 1981). При таком взгляде на мелкомасштабную палеогеографию позднего триаса, наиболее периферической территорией как географически, так и, видимо, зоогеографически окажется наименее палеонтологически изученная Австралия, сопряженная с северными материками через посредство Антарктиды и Южной Америки. Полная сводимость непосредственной связи Центральной Азии с Северной Америкой к связям через Западную Европу (т.е. отсутствие Берингийской суши) свидетельствует в пользу наиболее периферического положения Центральной Азии в группе северных материков, ее максимальной удаленности от предполагаемого географического и фаунистического ядра, находящегося в области контакта Африки, Европы и Южной и Северной Америки.

Картина прерывающихся фаунистических связей Северной Америки и Западной

Европы с остальными частями суши в поздней перми и последующее их восстановление в позднем триасе хорошо согласуется с представлением о сменяющих друг друга периодах трансгрессий и регрессий в этом районе. В сочетании с этим глубокое фаунистическое единство Гондванской зоогеографической области в течение всего рассмотренного интервала времени свидетельствует в пользу существования Пангеи в геологическом смысле. При этом лишь в наиболее неустойчивом — евразийском — регионе возникают временные изоляты, вызванные развитием мелководных морских бассейнов (Каландадзе, Раутиан, 1981).

Рассмотренная фаунистическая монотонность позднего триаса имеет решающее значение для исторической зоогеографии тетрапод всего предыдущего и, как отчасти будет показано ниже, последующего времени.

1. Фаунистические дифференцировки, существовавшие до этого времени, оказались существенно нивелированными.

2. Следовательно, роль этих дифференцировок в развитии последующей зоогеографической картины даже самого позднего триаса весьма невелика.

3. Далее, вплоть до позднего мела, осуществляется новый этап фаунистических дифференцировок, частичная нивелировка которых осуществляется лишь в кайнозое, причем главным образом в плиоцене—плейстоцене (Каландадзе, Раутиан, 1982; Раутиан, 1981). Но и позже столь глубокого, как в позднем триасе, фаунистического единства не наблюдается.

4. Следовательно, интересы зоогеографа, занятого современными фаунами, не могут простирается вглубь геологической истории дальше позднего триаса.

О СОПРЯЖЕННОМ ЭКОГЕНЕЗЕ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ В ПОЗДНЕМ ПАЛЕОЗОЕ—НАЧАЛЕ МЕЗОЗОЯ

Зоогеографическая картина, рассмотренная выше и в наших прежних публикациях (Каландадзе, Раутиан, 1980, 1981), ставит целый ряд вопросов. Одним из них является вопрос о факультативно-морских лабиринтодонтах, появляющихся в триасе и полностью отсутствующих еще в поздней перми. Ниже предлагается вероятное решение этого вопроса, основанное на анализе конкурентных отношений амфибий и рептилий.

Анализ динамики таксономического разнообразия амфибий на семейственном (рис. 4) и родовом (рис. 5) уровнях показывает, что в ранний период их истории, а именно в позднем карбоне—ранней перми, достигается кульминация таксономического разнообразия, причем семейственное разнообразие этого времени значительно шире, чем в современности. Далее наблюдается неуклонное снижение семейственного разнообразия вплоть до средней юры, а родовое разнообразие дает резкий спад в поздней перми, с последующим подъемом в триасе. Эти события протекают на фоне кульминации животных с рептилийным уровнем организации, вначале главным образом зверообразных поздней перми, а затем — текодонтов — в триасе. В это время, по-видимому, рептилии занимают все главные типы экосистем и местообитаний на суше. Снижение разнообразия амфибий, очевидно, связано с тем, что они не выдерживают конкурентного давления рептилий. Многие прежде многочисленные группы амфибий исчезают из палеонтологической летописи: в ранней перми — Trimerorhachidae, Eobrachyopidae, Cochleosauridae, Chenoprosopidae, в поздней перми — Eryopoidea (кроме возможного эриопоида Sclerothoracidae), Dissorophoidae (кроме монотипичного раннетриасового семейства Micropholidae), Anthracosauria и Lepospondyli. В раннем триасе вымирают Rhinesuchidae и появляется целый ряд коротко живущих семейств, не выходящих за пределы этого времени: Lydekkerinidae, Lusocephalidae, Uranocentrodontidae, Trematosauroidae и Micropholidae, что также является показателем кризисной ситуации (Cope, 1887, 1904; Жерихин, 1978). Лишь немногие представители пермских групп переживают в изолированных странах: Sclerothoracidae — в раннем триасе Западной Европы и Hadrokosaurinae — в среднем триасе Северной Америки.

Именно на фоне охарактеризованной ситуации появляются в разной степени специ-

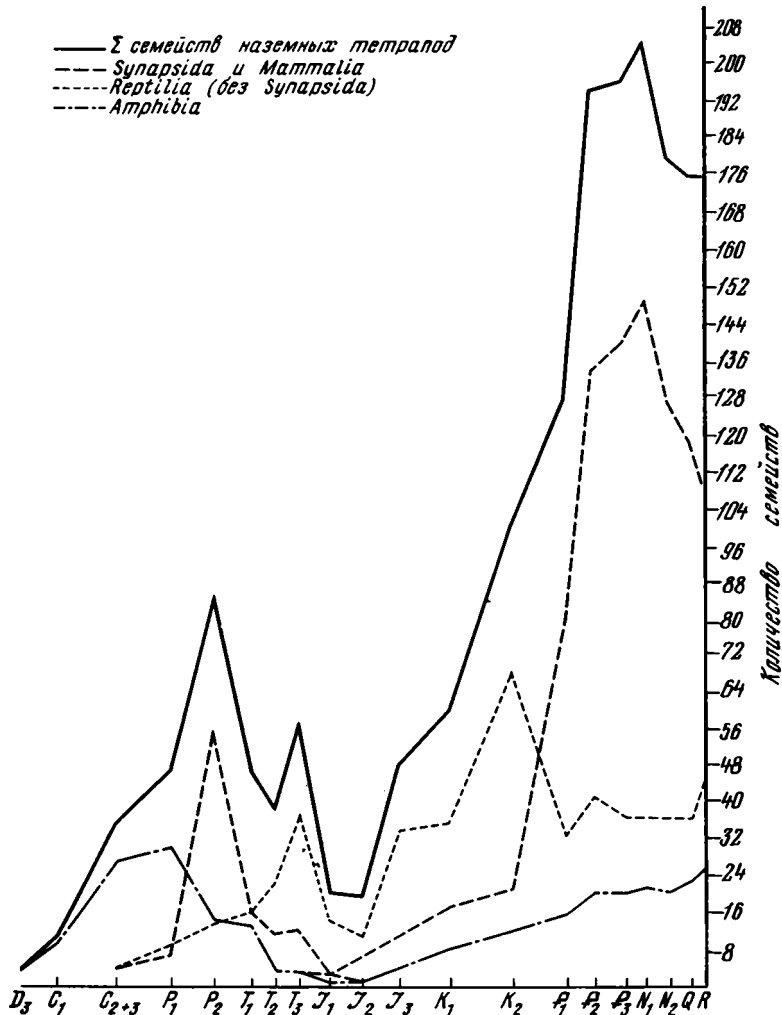


Рис. 4. Динамика семейственного разнообразия наземных тетрапод мира с позднего девона до современности

ализированные вторичноводные лабиринтодонты гондванского происхождения: Rhinesuchoidea, Lusocephalidae, Benthosuchidae, Uranocentrodontidae, Rhytidosteidae, Brachyopoidea и Plagiosauria, немногие из которых, но богатые родами, обнаружили способность пересекать морские преграды: Capitosauridae и Trematosauridae, достигшие в раннем — начале среднего триаса Западной Европы и Северной Америки, Mastodontosauridae и Plagiosauridae, достигшие в это же время Западной Европы.

Учитывая тот факт, что до поздней перми единственной известной группой водных рептилий являются раннепермские Mesosauria, естественно предположить, что именно водные экосистемы служили последним убежищем крупных лабиринтодентов. Появление многочисленных рептилий с водной специализацией: Sauropterygia и Lotosauridae с раннего триаса, Placodontia, Ichthyopterygia, Thalattosauria, Tanystrachelia и Claraiziidae — со среднего триаса и Phytosauria — в позднем триасе — стимулировали прогресс водной специализации поздних лабиринтодентов, а в позднем триасе вытеснили их совершенно.

Описанная картина подтверждается динамикой родового и семейственного разнообра-

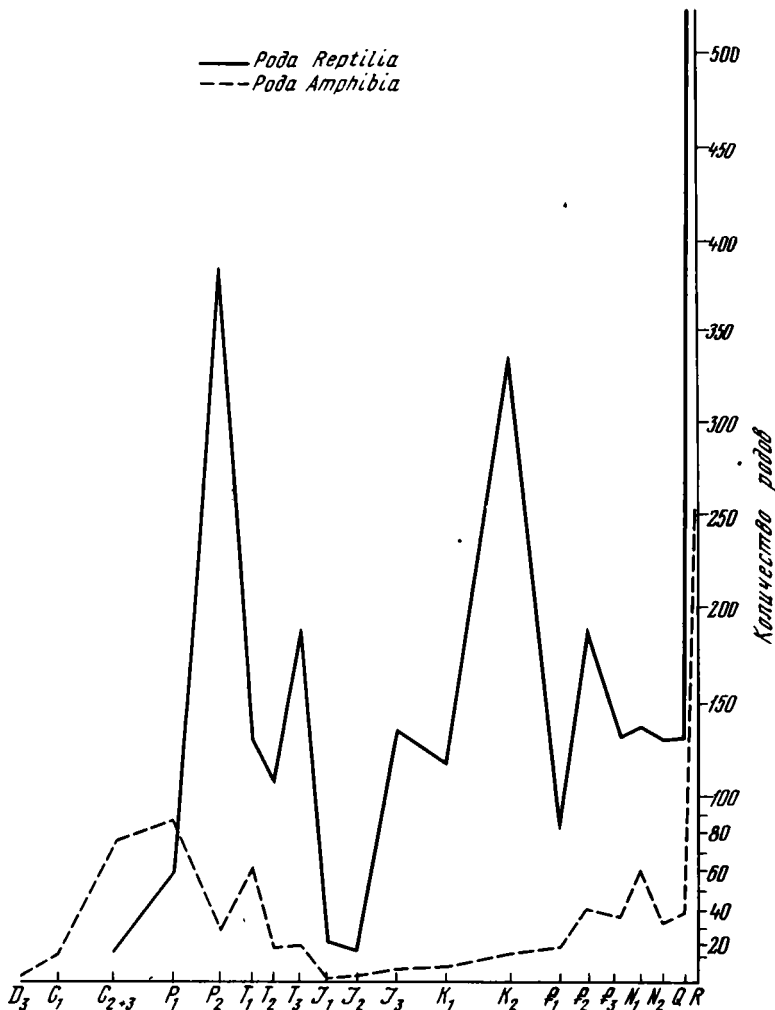


Рис. 5. Динамика родового разнообразия амфибий и рептилий с позднего девона до современности

разия лабиринтодонтов разных зоогеографических областей и подобластей, существовавших в поздней перми – среднем триасе (рис. 6–9).

При грубом рассмотрении (с точностью до отдела стратиграфической шкалы и не ниже родового уровня) динамика существующих в данный момент времени родов и семейств, впервые и в последний раз в данное время появляющихся, дает практически синхронную картину, поэтому на рисунке приведены только данные о существующих родах и семействах.

Пик разнообразия амфибий карбона и ранней перми известен только для Северной Америки и Западной Европы. Через позднепермскую депрессию ни одно семейство и ни один род амфибий не проходил. Все триасовое разнообразие амфибий этих стран складывается заново из семейств, до того в них отсутствующих. Это, безусловно, не означает полного вымирания амфибий в Евразийской зоогеографической области. Об этом в частности свидетельствует североамериканский *Hadrokosaurus* из семейства *Dvinosauridae*, которое, как было сказано выше, по-видимому, было свойственно североамериканской зоогеографической подобласти в ранней перми, но документально известно лишь из поздней перми Восточной Европы. Аналогичный пример со *Sclerot-*

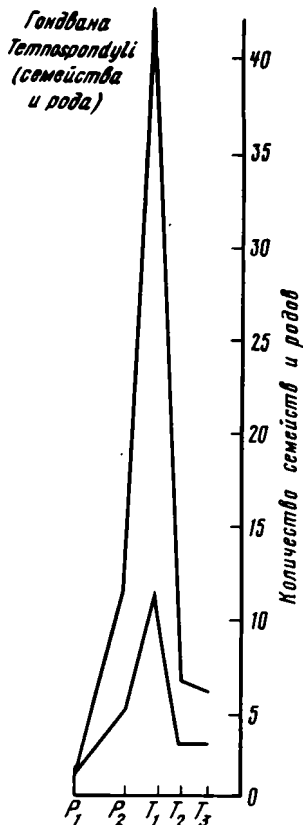


Рис. 6. Динамика семейственного и родового разнообразия темноспондилых лабиринтодонтов Гондваны с ранней перми до позднего триаса

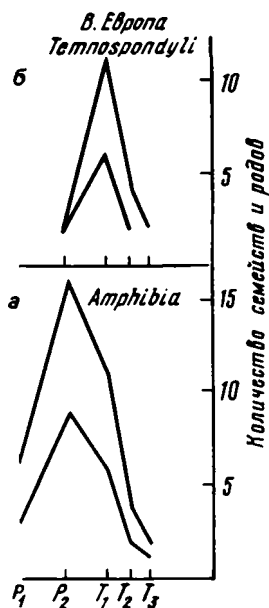


Рис. 7. Динамика семейственного и родового разнообразия амфибий (а) и темноспондилых лабиринтодонтов (б) Восточной Европы с ранней перми до позднего триаса

horacidae — при любом времени их происхождения. Если *Sclerothorax* относится к Eryopoidea, то это свидетельствует о переходе представителей этого надсемейства через позднепермскую депрессию разнообразия амфибий. Если его отнести к Rhinesuchoidea, то необходимо предположить существование этого надсемейства в Западноевропейской зоогеографической подобласти не позже ранней перми. Но и в последнем случае нахождение *Sclerothorax* в триасе Западной Европы свидетельствует о переживании в этой стране лабиринтодонтов пермского времени.

История гондванских лабиринтодонтов начинается с ранней перми семейством Platyorosauridae, входящим в состав Eryopoidea (Губин, 1981), которые, в свою очередь, близки к предкам Stereospondyli, господствовавших в адаптивной зоне амфибий поздней перми и триаса. К ним добавляются лишь раннетриасовый *Micropholis* (Dissorophoidea) и немногие восточноевропейские роды: *Kamacops*, *Iratusaurus*, *Zygosaurus* (Dissorophidae), *Enosuchus*, *Buzulukia*, *Kotlassia* (Seymouriidae), *Karpinskiosaurus*, *Discosauriscus* (Discosauriscidae) из поздней перми, являющиеся, очевидно, раннепермскими реликтами. Именно значительная доля реликтов в позднепермской фауне Восточной Европы заставляет привести два графика динамики таксономического разнообразия амфибий: с учетом реликтов (рис. 7а) и без них (рис. 7б).

Для гондванских фаун (рис. 6, 7), в отличие от фаун евразийской зоогеографической области (рис. 8–9), характерно отсутствие позднепермской депрессии разно-

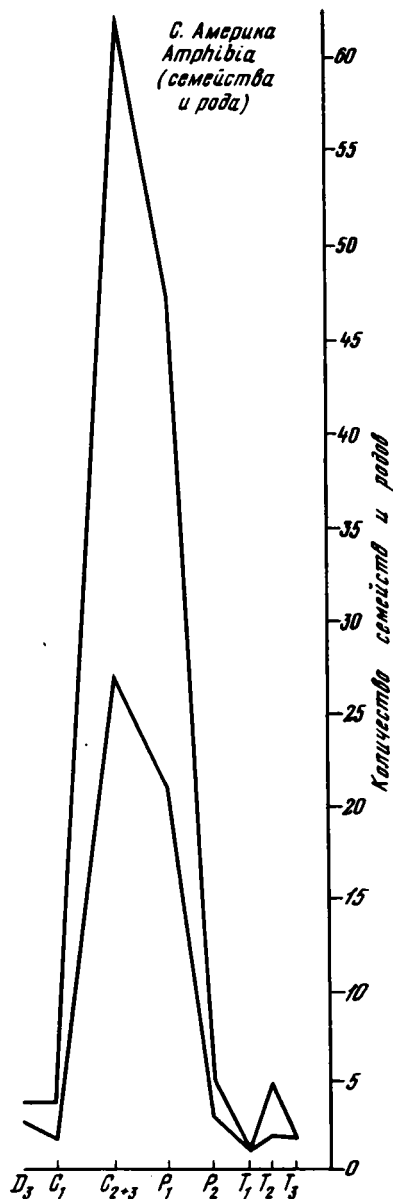


Рис. 8. Динамика семейственного и родового разнообразия амфибий Северной Америки с карбона до позднего триаса

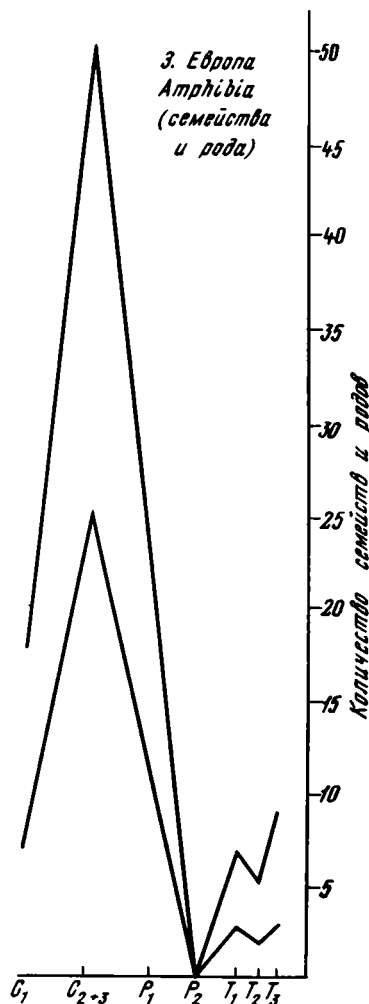


Рис. 9. Динамика семейственного и родового разнообразия амфибий Западной Европы с раннего карбона до позднего триаса

образия амфибий. Это заставляет предположить более раннюю, возможно карбоновую или раннепермскую, смену основного состава амфибий в Гондване, о чем, как сказано выше, свидетельствует и таксономический состав пермских амфибий Гондванской зоогеографической области, давших начало триасовым лабиринтодонтам. В изолированных Западноевропейской и Североамериканской зоогеографических подобластях экологическая субституция амфибий рептилиями в наземных экосистемах проходила с задержкой.

В раннем триасе разнообразие вторичноводных лабиринтодонтон достигает кульминации в Гондванской зоогеографической области (рис. 6) и в Восточной Европе в частности (рис. 7а). Дальнейшее довольно резкое снижение разнообразия лабиринтодонтон, очевидно, связано с появлением водных рептилий, которые постепенно сужали адаптивную зону крупных водных лабиринтодонтон.

Stereospondyli, достигшие Западной Европы и Северной Америки через морские проливы, составляют очень небольшую долю от распространенных в Гондванской зоогеографической области как по общему количеству родов, так и в отношении семейственного разнообразия (рис. 8, 9). При этом число родов и семейств Stereospondyli, известных из Западной Европы (Capitosauridae: Heylerosaurus, Stenotosaurus, Eocyclotosaurus, Cyclotosaurus, Parotosuchus; Mastodontosauridae: Mastodontosaurus, Neptasaurus, Meyerosuchus; Trematosauridae: Trematosaurus; Plagiosauridae: Plagios-ternum и Plagiosushus) (Основы палеонтологии, 1964; Шишкин, 1973), за весь интервал ее изоляции значительно превосходит таковой для Северной Америки (Capitosauridae: Eocyclotosaurus, cf. Cyclotosaurus, Moenkopisaurus, Phadalognathus, Stanoccephalosaurus, "Parotosaurus" peabody; Trematosauridae: ? Aphaneramma) (Основы палеонтологии, 1964; M. Morales, pers. comm.), что хорошо согласуется, вероятно, с большей удаленностью последней от территорий с гондванскими фаунами по сравнению с Западной Европой.

В соответствии с рассмотренной картиной экогенез амфибий проходил три главных этапа:

1. Относительно свободная адаптивная радиация с широким спектром путей специализации, в первую очередь, связанных с освоением суши, еще не имевшей сложившихся сообществ наземных позвоночных. При грубом рассмотрении их отношения с ранними рептилиями были в достаточной мере паритетными. По-видимому, рептилии в начальной фазе своей экологической экспансии формировали в первую очередь адаптивные зоны в области недоступной или слабо доступной для животных с морфофункциональной организацией амфибий. В первую очередь это, по-видимому, касалось плакорных местообитаний и адаптивной зоны быстрых активных хищников, требовавших, соответственно, значительной автономии от внешней среды и высокого уровня обмена. Этот этап начался, по современным данным, не позже середины девона, хотя палеонтологическая летопись до карбона почти отсутствует.

2. По мере насыщения первичной адаптивной зоны рептилий, последние во все возрастающей степени оказывали давление на области, исторически являвшиеся прерогативой амфибий. Кульминации этот процесс достиг, очевидно, в поздней перми. Однако резкая смена стратегии экогенеза амфибий началась еще задолго до этого времени. Фауна гондванских амфибий, документированная с перми, производит впечатление уже ставшей на новый путь. Документально обсудить чрезвычайно интересный момент перелома в стратегии экогенеза амфибий, очевидно, не позволяет отсутствие в палеонтологической летописи тетрапод карбона на южных материках и почти полное отсутствие их в ранней перми. Северная Америка и Западная Европа, благодаря своему длительному существованию в изоляции и изученности их карбоновых фаун, демонстрируют момент такой смены, но с запозданием. Однако, если такой момент будет исследован для гондванских амфибий, он, несомненно, обнаружит специфику. Триасовый мир населен главным образом гондванскими по происхождению лабиринтодонтами, включая и изолированные территории Евразийской зоогеографической области, за счет факультативно-морских форм. Таким образом, если в Евразии процесс носил в большей степени характер смены автохтонной фауны амфибий иммигрантами из другой зоогеографической области, то фауны южных материков, очевидно, должны продемонстрировать нам процесс становления экологического облика вторичноводного стереоспондильного лабиринтодонта, использовавшего достоинство амфибийной организации для ухода от конкуренции с рептилиями.

3. Однако рубежом суши и воды экологическое насыщение рептилий не закончилось. После раннетриасового расцвета вторичноводных лабиринтодонтон наступает период не-

уклонного сокращения их разнообразия, протекающего на фоне роста числа и разнообразия водных рептилий. Процесс этот заканчивается вымиранием экологического типа крупных вторичноводных лабиринтодонтов и замещением их водными рептилиями.

Однако этот в большей или меньшей степени палеонтологически документированный процесс эволюции экогенеза амфибий является безусловно неполным. Анализ наиболее общих экологических характеристик современных отрядов амфибий позволяет предположить участие их предков в событиях, рассмотренных выше. Действительно, миниатюризация, свойственная большинству современных амфибий, изобретение плавания с помощью задних конечностей (Татаринов, 1953), а затем на этой основе своеобразной скачущей локомоции (*Anura*); заселение быстрых ручьев с прохладной водой, а затем приводно-почвенных биотопов (*Urodela*); глубокая специализация к жизни во влажной почве (*Apoda*) — создали жизненные формы, по крайней мере, не характерные для рептилий. Причем если волна экологической экспансии рептилий докатилась до водных биоценозов, то отмеченные выше адаптивные зоны и поныне почти не заняты ими. Одновременно, отмеченные особенности образа жизни понижают вероятность их захоронения (Ефремов, 1950; Müller, 1976), чем и объясняется почти полное отсутствие их в палеонтологической летописи в течение длительного отрезка времени. Исключением является *Triadobatrachus* из раннего триаса Мадагаскара, являющийся единственным представителем отдельного отряда *Proanura*, но уже явно проявляющего стратегию адаптации типа *Anura*. Эта находка — важный аргумент в пользу начала становления амфибий современного типа по крайней мере в триасе и его вероятной связи с конкурентными отношениями амфибий и рептилий конца палеозоя — начала мезозоя. Следующие по времени находки относятся к ранней — средней юре (*Notobatrachus* и *Vieraella*) и принадлежат уже к современному семейству, хотя и явно реликтовому — *Leiopelmidae*. Древнейшие несомненные находки *Urodela* относятся к поздней юре (*Karaurus* и *Compecturoides*), причем *Karaurus* отнесен к современному подотряду *Cryptobranchidae* (Ивахненко, 1978). Однако Макс Хехт (M. Hecht, pers. comm.) полагает возможным поместить *Karaurus* в семейство *Salamandridae*. Весьма "современный" облик даже юрских *Anura* и *Urodela* свидетельствует в пользу большой древности их происхождения и делает триасовый возраст для этого вполне вероятным. Здесь необходимо отметить, что в той же работе М.Ф. Ивахненко (1973) описал своеобразную мелкую амфибию из позднего триаса Средней Азии (Мадьген), отнесенную им к *Urodela* — *Triassurus*. Возможно, *Triassurus* в такой же степени является *Urodela*, в какой *Triadobatrachus* является *Anura*. Этому, однако, противоречит зоогеография: ведь если *Anura* распространены повсеместно, то *Urodela* — практически только на северных материках.

Древнейшие *Apoda* известны не ранее палеоцена (*Apodops*) и принадлежит к современному семейству *Caeciliidae*.

КРУПНЕЙШАЯ ФАУНИСТИЧЕСКАЯ СМЕНА НАЗЕМНЫХ ТЕТРАПОД

В ранней—средней юре наземные тетраподы известны со всех материков и даже с Мадагаскара (рис. 10 и 11), но фауны крайне бедны, а связи настолько слабы, что мы не рискнули всерьез обсуждать зоогеографическую картину на столь скудном материале. Формально можно сказать, что имеющиеся фаунистические связи дают хорошее совпадение со связями позднего триаса и, возможно, действительно отражают зоогеографическую ситуацию этого времени.

Действительно, как видно на рис. 10, зоогеографическая картина ранней юры является бледной тенью зоогеографической картины позднего триаса (см. рис. 3). Все одиночные связи на рисунке 10 создает единственное семейство динозавров — *Megalosauridae*, а там, где к семейству добавляется род — это весьма проблематичный везд, кроме Западной Европы, род *Megalosaurus*. На единственной относительно мощной связи фаун ранней юры — связи Западной Европы и Англии к *Megalosauridae* добавляются *Stegosauridae* и два рода семейства *Pleurosternidae* — *Protochelys* и *Platychelidites*. Единственная находка, которая может быть отнесена к ранней юре Центральной Азии, —

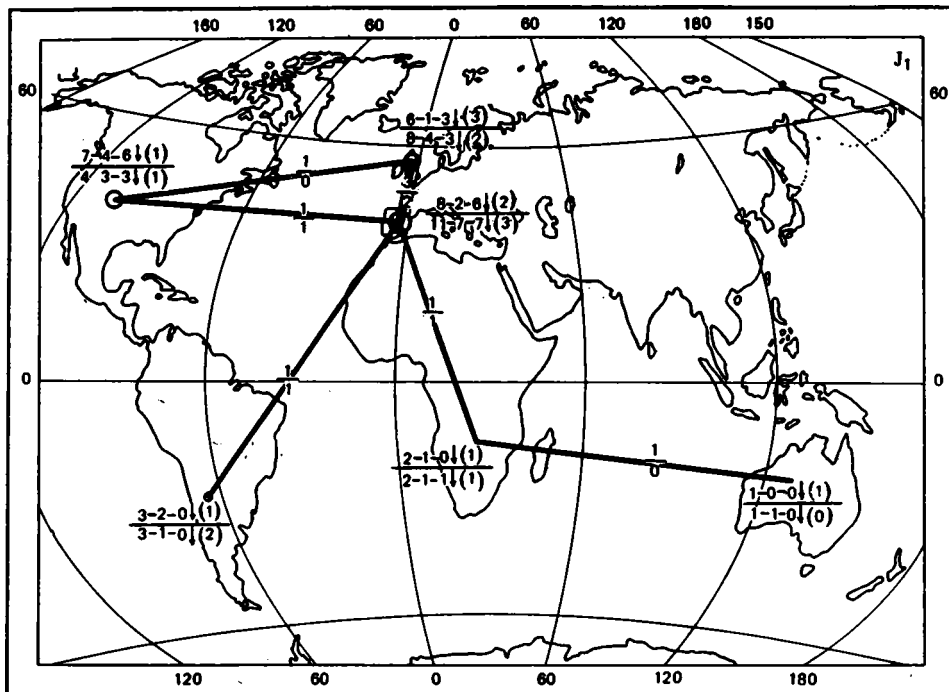


Рис. 10. Связи раннеюрских фаун наземных тетрапод

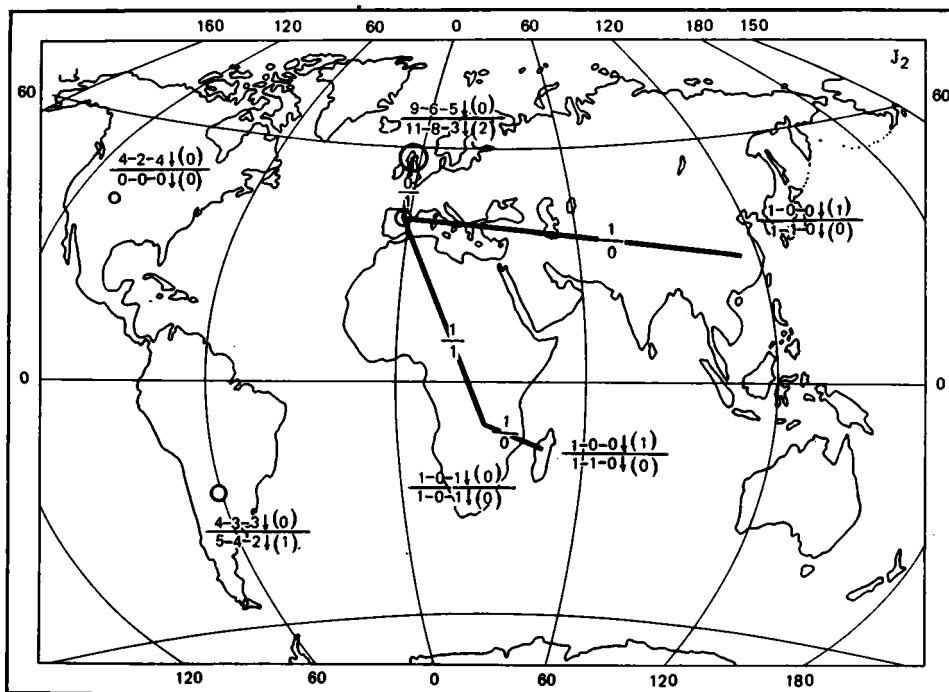


Рис. 11. Связи среднеюрских фаун наземных тетрапод

трилодонт *Dingzhongia*, но не исключено, что он происходит из верхнетриасовых отложений.

Так как фауна средней юры в основном унаследована со времени ранней юры, на реконструкции (рис. 11) остается единственная связь — Западной Европы и Англии, для фаун которых известен один общий род *Stegosauridae* — *Dacentrurus*. Здесь следует отметить находку в средней юре Центральной Азии эндемичного рода семейства *Stegosauridae* и эндемичного рода семейства *Megalosauridae* на Мадагаскаре.

Из сказанного очевидно, что полученная нами зоогеографическая картина ранней и средней юры не имеет самостоятельной ценности, но представляет интерес только в сравнении с зоогеографической картиной позднего триаса.

Такая широкая географическая представленность наземных тетрапод в сочетании с такой феноменальной бедностью их фаун является беспрецедентной за весь интервал палеонтологически документированной истории наземных тетрапод. Это обстоятельство заставляет хотя бы предварительно проанализировать эту ситуацию.

На рис. 4 представлены данные о динамике семейственного разнообразия всех наземных тетрапод вместе и наиболее крупных их групп отдельно (рис. 4), а также — о динамике родового разнообразия амфибий и рептилий (рис. 5). Как и в предыдущем разделе, анализировалась, кроме того, динамика вперые и в последний раз появившихся таксонов, но поскольку они также дали кривые, существенно синхронные таковым для общего количества таксонов (соответственно, семейств и родов), то они нами не приводятся.

Даже беглый просмотр этих графиков показывает беспрецедентное снижение разнообразия всех крупных групп наземных тетрапод на семейственном и родовом уровнях, что, впрочем, следовало ожидать из фаунистического анализа (см. рис. 10 и 11). Более того, ни одно семейство, не говоря о таксонах более высокого ранга, не дало в ранней—средней юре максимального за свою историю разнообразия и не ограничивало своего стратиграфического распространения только этим интервалом. Синхронное падение разнообразия всех групп наземных тетрапод до семейственного уровня включительно исключает объяснение этого феномена конкурентными отношениями групп в пределах самих тетрапод, подобно ситуации, рассмотренной в предыдущем разделе. Нелегко представить себе группу, которая могла столь радикально конкурентно повлиять на наземных тетрапод. Не наблюдается в ранней—средней юре и резких смен фитоценозов (Вахрамеев и др., 1970), во всяком случае раннемеловая смена флоры представляется значительно более радикальной. Насекомые, чутко реагирующие на смену растительности (Жерихин, 1978), также не испытывают в ранней—средней юре резкой фаунистической смены (Жерихин, уст. сообщ.). Нет в это время и сколь-либо крупных перемен в физико-географической среде — особенно сильных трансгрессий или регрессий, аномально высокой вулканической активности и климатических перемен (Монин, 1977; Монин, Шишков, 1979; Рид, Уотсон, 1981).

Таким образом, даже если рассмотренная ситуация является самым удивительным артефактом за всю фаунистическую историю наземных тетрапод, ее исследование, безусловно, заслуживает внимания палеонтологов.

Всякая крупная фаунистическая смена, сопровождающаяся кризисной ситуацией, в отличие от случаев обеднения палеонтологической летописи в силу тафономических или геологических причин (Ефремов, 1950; Müller, 1976), должна сопровождаться (Жерихин, 1978):

- 1) появлением новых таксонов, в том числе высокого ранга;
- 2) возрастанием доли и понижением ранга таксонов, достигающих современности;
- 3) вымиранием прежде широко распространенных таксонов, в том числе высокого ранга;
- 4) викарной заменой во временной окрестности кризиса ряда древних таксонов высокого ранга филогенетически преемственными по отношению к ним таксонами тоже высокого ранга;

5) выпадением в разгар кризиса из палеонтологической летописи ряда таксонов, сохраняющихся в ходе смены без резкого изменения;

6) сменой экологических доминантов, выражающейся в переходе ряда таксонов из категории редких и редчайших в категорию регулярно попадающих в палеонтологической летописи и наоборот;

7) появлением таксонов, систематически попадающих в палеонтологическую летопись только во временной окрестности кризиса.

Как будет показано ниже, ранне-среднеюрский кризис в истории наземных тетрапод удовлетворяет всем этим условиям. Однако в самый разгар кризиса, в силу резкого обеднения фауны, впервые и в последний раз появляющихся таксонов оказывается немного. Поэтому для оценки масштабов вымирания и появления таксонов временные рамки окрестности кризиса были расширены до интервала поздний триас—поздняя юра.

В позднем триасе **появляются**: Casichelydia, Triconodonta, Panthoheria; в ранней юре — Anura, Lacertilia, Carnosauria, Stegosauria и Sauropoda; в средней юре — Coeluridae, Eupantotheria и Amphilestidae; в поздней юре — Neobatrachia, Urodela, Pleurodira, Cryptodira, Iguania, Gekkota, Lacertidae, Anguinomorpha, Crocodylidae, Mesosuchia, Eusuchia, Atlantosauridae, Hypsilophodontidae, Iguanodontia, Multituberculata, Triconodontidae, Spalacotheriidae, Amphidontidae, Dryolestia и Aves.

Из семейств, известных в интервале, начиная с позднего триаса и кончая поздней юрой, до современности доживают всего 13. Только одно из них известно начиная с позднего триаса (Sphenodontidae), два — начиная с ранней юры (Leiopelmidae и Teiidae), ни одного — со средней юры и 10 — начиная с поздней юры (Salamandridae, Proteidae, Pelomedusidae, Carettochelidae, Dermatemydidae, Trionychidae, Platysternidae, Iguanidae, Lacertidae, Crocodylidae и Anguidae). Таким образом, можно считать, что современные семейства тетрапод в палеонтологической летописи начинают встречаться практически только с юры.

Вымирают в позднем триасе: Labyrinthodontia, Diadectomorpha, Prolacertilia, Thecodonta, Proterochampsidae, Rhadinosuchidae, Prosauropoda, Chiniquodontidae, Gomphognathidae, Trirachodontidae, Traversodontidae, Karoomisidae, Anomodontia; в ранней юре — Protosuchia, Diarthrognathia, Haramyioidea; в средней юре — Proganochelydia и Synapsida; в поздней юре — только Rhynchosauridae.

Во временной окрестности юрского кризиса происходят викарные замены следующих конкурентных таксонов:

1. В пределах подкласса Apsidospondyli с позднего девона до позднего триаса распространены Labyrinthodontia, а с ранней юры до современности — Anura.

2. В пределах подкласса Parareptilia — с позднего карбона до позднего триаса распространены Diadectomorpha, а со среднего триаса до современности — Testudinata, причем начиная с позднего триаса — в качестве доминантов;

3. Testudinata, в свою очередь, со среднего триаса до средней юры представлены Proganochelydia, с позднего триаса до позднего мела — Pleurosternidae, с поздней юры до современности — Pleurodira и Cryptodira, причем первые доминируют в позднем триасе, вторые — в ранней—средней юре, последние — начиная с поздней юры.

4. В пределах отряда Squamata с поздней перми до позднего триаса распространены Prolacertilia, а с ранней юры до современности — Lacertilia.

5. В пределах подкласса Archosauria с поздней перми до позднего триаса распространены Thecodonta, которые начиная с раннего триаса переходят в категорию доминирующих групп, со среднего триаса до современности распространены Crocodylia, со среднего триаса до позднего мела — Dinosauria, с позднего триаса до позднего мела — Pterosauria.

6. Crocodylia, в свою очередь, в среднем триасе—ранней юре представлены Protosuchia, в средней юре—позднем мелу — Mesosuchia и с поздней юры до современности — Eusuchia, причем первые экологически доминировали в среднем—позднем триасе, а два последних — начиная с поздней юры.

7. В пределах отряда *Sauropodomorpha* в среднем—позднем триасе распространены *Prosauropoda*, а в ранней юре—позднем мелу — *Sauropoda*.

8. В пределах подотряда *Ornithopoda* в среднем триасе—позднем мелу распространены *Heterodontosauria*, а в поздней юре—позднем мелу — *Iguanodontia*, причем первые экологически доминировали в позднем триасе и поздней юре, а вторые — начиная с поздней юры.

9. В пределах таксона *Theromorpha* со среднего карбона до средней юры распространены *Synapsida*, экологически доминирующие до позднего триаса, а с позднего триаса до современности — *Mammalia*, которые, по крайней мере в мелком размерном классе, переходят в категорию экологических доминантов начиная с поздней юры.

Ряд таксонов, сохраняющихся в течение всего кризиса, выпадает из палеонтологической летописи в разгар кризиса:

1. *Eosuchia*, в частности *Sphenodontidae*, распространены с поздней перми до позднего триаса и с поздней юры до современности;

2. *Rhynchosauria*, включая семейство *Rhynchosauridae*, распространены в раннем — позднем триасе и поздней юре;

3. *Squamata* распространены в поздней перми—ранней юре и с поздней юры до современности, причем *Lacertilia* распространены начиная с ранней юры, но исключая среднюю;

4. *Coelurosauria* и *Ornithopoda* распространены в среднем—позднем триасе и в поздней юре—позднем мелу, причем *Fabrosauridae* известны из позднего триаса и поздней юры;

5. *Trilophosauria*, в частности *Trilophosauridae*, распространены в позднем триасе и раннем—позднем мелу.

Начиная с ранней юры представители отряда *Salientia* встречаются во всех отделах стратиграфической шкалы до современности, но до кризиса представлены единственной раннетриасовой находкой — *Triadobatrachus*. *Lepospondyli* и *Euryapsida* после поздней перми исчезают из палеонтологической летописи, затем следуют эпизодические находки в позднем триасе и, наконец, вновь появляются, первые — с поздней юры до современности, а вторые — в раннем—позднем мелу. Таким образом, в ходе юрского кризиса осуществляется переход некоторых таксонов из категории очень редких (*Salientia*) и даже реликтовых (*Lepospondyli* и *Euryapsida*) в категорию регулярно встречающихся в палеонтологической летописи и даже испытывающих биологический прогресс, подобно *Anura* (Северцов, 1978).

И, наконец, во временной окрестности юрского кризиса встречается множество короткоживущих таксонов, преимущественно семейственного ранга, неизвестных за пределами интервала поздний триас—поздняя юра. Поздним триасом ограничивается распространение *Longisquamidae*, *Kuhneosauridae*, *Fulengidae*, *Triasolestidae*, *Aetosauridae*, *Phytosauridae*, *Sphenosuchidae*, *Procompsognathidae*, *Segisauridae*, *Podokesauridae*, *Ammosauridae*, *Podopterygidae*, *Poposauridae*, *Heterodontosauridae*, *Variodontidae*, *Dromatheriidae*, *Kunminidae*, *Sinoconodontidae*. Поздним триасом—ранней юрой ограничивается распространение *Notochampsidae*, *Haramyioidea*, *Diarthrognathidae*. Поздним триасом—средней юрой — *Tritylodontia* и *Morganucodontidae*. Средней—поздней юрой ограничивается распространение *Docodonta* и *Amphitheriidae*. Поздней юрой ограничивается распространение *Platyhelidae*, *Saurodontidae*, *Euposauridae*, *Ardeosauridae*, *Atoposauridae*, *Hsisosuchidae*, *Paurodontidae*, *Praeornithes* (Паутиан, 1978) и *Archaeornithes*. И только *Leiopelmidae* известны в палеонтологической летописи в течение всей юры, а за ее пределами лишь в современности.

Таким образом, подавляющее большинство рассмотренных таксонов является короткоживущими даже в интервале поздний триас—поздняя юра, группируется вокруг позднего триаса и поздней юры и за вычетом одного семейства не пересекают всего юрского интервала. Это, очевидно, свидетельствует об активной адаптивной радиации накануне и сразу после кризиса.

Приведенные выше сведения недвусмысленно свидетельствуют в пользу реальности

кризиса в ранней—средней юре, который сопровождался целой серией резких биологических перемен.

Нет таких высших таксонов наземных тетрапод, начиная с уровня семейства, которые существовали бы во временной окрестности кризиса и так или иначе не отреагировали бы на него. Многие симптомы этого кризиса весьма сходны с отмеченными Б.Б. Родендорфом и В.В. Жерихиным (Родендорф, Жерихин, 1974; Жерихин, 1978) при исследовании аналогичной фаунистической смены на рубеже раннего и позднего мела, также сопровождавшейся кризисной ситуацией.

Главными недостатками краткого обзора юрских событий, сделанного выше, является полное отсутствие анализа тафоценозов и тафономии отдельных местонахождений, сравнения их в географическом и стратиграфическом отношении, а также детального рассмотрения геологии и палеогеографии юры.

Возвращаясь к исторической зоогеографии, отметим вероятную связь поздне триасовой фаунистической "пангеи" с последовавшим за ней кризисом. Нивелировка возникших ранее зоогеографических дифференцировок и заселение всех палеонтологически охарактеризованных стран однородной фауной наземных тетрапод, сложившейся в Гондванской зоогеографической области, способствовали обеднению фауны позднего триаса за счет вымирания специфических для Евразийской зоогеографической области таксонов и последовавшему глобальному характеру проявления кризиса. Однако отмеченное обстоятельство никак не объясняет значительной синхронности перемен, захвативших все палеонтологически документированные группы наземных тетрапод. С одной стороны, соседство зоогеографической "пангеи" и ранне-среднеюрской фаунистической смены весьма сильно повышает роль позднего триаса как рубежа, не дальше которого должны простирались интересы исторического зоогеографа современных фаун.

В настоящее время мы не в состоянии предложить удовлетворительного механизма юрского кризиса, но выскажем некоторые соображения относительно постановки этой задачи.

Внешние факторы по отношению к фауне наземных тетрапод могли бы в существенных чертах определить наступление кризиса только в случае их экстраординарности, исторической нетипичности (Шмальгаузен, 1939, 1942, 1968) для наземных тетрапод. Такой фактор, глобального или почти глобального характера, должен, грубо говоря, лежать на поверхности и при этом носить неспецифический характер. Как отмечалось, такого очевидного, лежащего на поверхности фактора не видно, а кризис, похоже, достаточно избирательно касается наземных тетрапод и не касается, по крайней мере в такой степени, растительности и энтомофауны. Кроме того, даже если такой фактор обнаружится, то реакция на него все равно в большей степени должна определяться свойствами реагента, в данном случае фауны, чем свойствами воздействия. Во всяком случае столь резкая фаунистическая смена окажется возможной только в том случае, если к моменту кризиса фауна окажется "беременной" соответствующими таксономическими и экологическими новообразованиями. Все это заставляет со скепсисом относиться к гипотезе экзогенной природы кризиса.

Предположение чисто внутренних причин юрского кризиса, которые можно искать в филогенетическом единстве тетрапод, хорошо объясняет синхронность реакции разных таксонов и отсутствие аналогичной реакции для других элементов биоты. Однако весьма древняя дивергенция главных стволов тетрапод, фигурирующих во временной окрестности кризиса, заставляет предположить сохранение унаследованного ритма прохождения основных фаз биологического прогресса и регресса. Последнее заведомо ложно, поскольку удивляющая нас синхронная реакция тетрапод, наблюдаемая в ранней—средней юре, должна была бы происходить в порядке правила, на всем интервале, по крайней мере с карбона до юры включительно, что не наблюдается. А в тех случаях, когда отмечается известное сопряжение, подобно случаю, разобранному в предыдущем разделе, оно может быть отнесено на счет конкурентного в широком смысле взаимодействия.

Наиболее реалистическим подходом к решению юрской проблемы нам представляется гипотеза наличия специфической экологической организации наземных тетрапод, образующих не только фауну, как совокупность таксонов, населяющих некоторое пространство, но и коадаптивный комплекс (Длусский, 1981) в пределах биоценоза, который, в свою очередь, является продуктом длительной сопряженной эволюции. Становление и дальнейшая эволюция такого коадаптивного комплекса должны сопровождаться прогрессирующей дифференцировкой адаптивных зон (Жерихин, 1978; Каландадзе, Раутиан, 1979) и, соответственно, специализацией входящих в него таксонов. Это должно приводить к интенсификации эксплуатации доступных ресурсов и возникновению плотной упаковки элементов в экосистеме. Однако специализация каждого из таксонов коадаптивного комплекса, сопровождающаяся усиленной эксплуатацией избранных связей со средой и последовательной автономизацией от всех прочих (Шмальгаузен, 1939, 1969), приводила не только к снижению конкуренции между разными таксонами, но и к возрастанию вследствие этого независимости их филогенезов и снижению взаимозаменяемости их в биоценозе. Последнее приводит к ослаблению ценотической регуляции филогенезов, ослаблению связей внутри автономного комплекса, а в ряде случаев и биоценоза в целом (Жерихин, 1978). Таким образом, природа кризисных ситуаций, в соответствии с этой гипотезой, заключается в нарастании противоречий в стратегиях эволюции коадаптивного комплекса, с одной стороны, и входящих в него филогенезов — с другой. Отсутствие реакции всего биоценоза в нашем случае свидетельствует в пользу значительной автономности комплекса наземных тетрапод от остальной биоты, а синхронность его реакции — в пользу его значительной функциональной целостности, потеря которой и выразилась в кризисной ситуации. В пользу существования автономного экологического комплекса наземных тетрапод свидетельствует, в частности, тот факт, что главные события их экологической эволюции, рассмотренные как в предыдущем разделе, так и в прежних публикациях (Каландадзе, Раутиан, 1979; Раутиан, 1980), удовлетворительно объясняются без апелляции к другим компонентам биоты или физическим факторам среды.

МЕЖКОНТИНЕНТАЛЬНЫЕ СВЯЗИ НАЗЕМНЫХ ТЕТРАПОД В ПОЗДНЕЙ ЮРЕ И МЕЛУ

Удовлетворительная интерпретация историко-зоогеографической картины триаса оказалась невозможной без многочисленных, часто длительных экскурсов в зоогеографию позднего палеозоя. Иначе обстоит дело в поздней юре: только 6 семейств и 5 родов известны из более древних отложений (*Pleurosternidae* с родом *Platychelis*, *Sphenodontidae*, *Megalosauridae* с родами *Eustreptospondylus* и *Megalosaurus*, *Fabrosauridae*, *Stegosauridae* с родами *Prionodontosaurus* и *Dacentrurus*, *Amphitheriidae*). Это усугубляется отсутствием сколько-нибудь удовлетворительных зоогеографических реконструкций ранней и средней юры и фаунистическим континуумом позднего триаса.

Как видно из рис. 12, образование фаунистического ядра в северном полушарии, начавшееся еще в средней и, очевидно, связанное с консолидацией северных материков, в поздней юре получило еще более сильное выражение в системе мощных связей Центральной Азии — континентальной Европы — Англии — Северной Америки. Полная сводимость непосредственной связи континентальной Европы с Северной Америкой к опосредствованным связям через Англию свидетельствует в пользу сухопутного моста между этими континентами только в области Северной Атлантики.

Единственной несводимой к другим непосредственной связью Центральной Азии является ее связь с Европой (*Glyptopsidae* с родом *Glyptops*, *Pelomedusidae* с родом *Plesiochelys*, *Dermatemydidae*, *Sphenodontidae*, *Ardeosauridae*, *Atoposauridae*, *Coeluridae*, *Megalosauridae* с подсемейством *Allosaurinae*, *Iguanodontidae* и *Stegosauridae*). Все прочие непосредственные связи Центральной Азии в Австралией (*Coeluridae*), Африкой (*Coeluridae*, *Megalosauridae* с родом *Allosaurus*, известным из Забайкалья только по плюсовой кости; *Stegosauridae*) и Северной Америкой (*Glyptopsidae* с родом *Glyptops*, *Baenidae*,

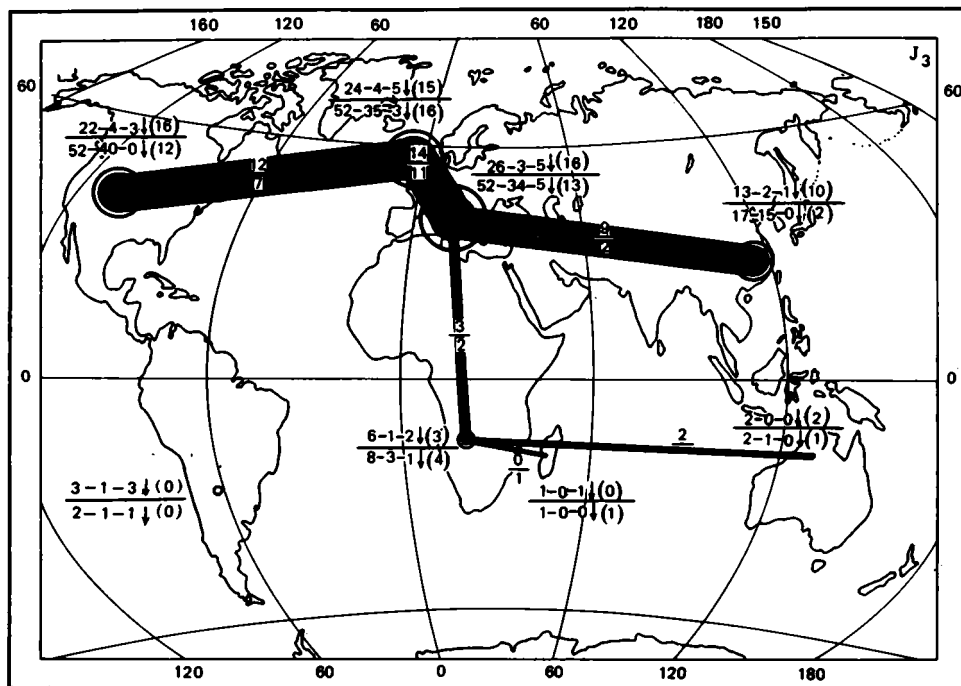


Рис. 12. Связи позднеюрских фаун наземных тетрапод

Megalosauridae, Iguanodontidae и Stegosauridae) сводятся к более сильным опосредствованным связям Центральная Азия — Европа — Африка — Австралия и Центральная Азия — континентальная Европа — Англия — Северная Америка, за вычетом семейства Baenidae, неизвестного из Европы, и рода *Allosaurus*, сомнительного в Азии. Мощная, но полностью сводимая связь Центральной Азии и Северной Америки свидетельствует в пользу интенсивных коммуникаций между фаунами северного полушария.

Фауны южных материков поздней юры очень невелики. В Южной Америке отсутствуют тетраподы, неспособные пересекать морские проливы. Только одна несводимая связь Африки и Европы (Coeluridae с родом *Elaphrosaurus*, Megalosauridae, известные с обоих континентов, начиная с ранней юры, но имеющие общий "не, проваливающийся" род *Labrosaurus*; Hysilophodontidae и Stegosauridae) соединяют фауны северного и южного полушарий. Очень маленькую фауну Австралии с фауной Африки связывают два семейства — Coeluridae и Hysilophodontidae. Проблематичная находка *Dryosaurus* (Hysilophodontidae) в Австралии непосредственно связывает ее с фауной Северной Америки.

В раннем мелу (рис. 13) доля позднеюрских таксонов, напротив, весьма велика: из 49 семейств наземных тетрапод раннего мела в поздней юре известно 29, а из 121 рода — 35. Поэтому, несмотря на очень близкий характер изученности фауны наземных тетрапод соответствующих континентов в поздней юре и раннем мелу, а для Центральной Азии — значительно большей изученности, "непроваливающиеся" фаунистические связи раннего мела оказываются слабее, чем в поздней юре. По этой же причине при обсуждении межконтинентальных связей фаун будут указываться только "не проваливающиеся" таксоны.

Как и в поздней юре, фауны континентальной Европы и Северной Америки связаны, очевидно, через посредство Англии. На связи континентальной Европы с Англией имеются следующие новые таксоны: *Trachydermochelis* (Pleurosternidae), Coeluridae, Iguanodon (Iguanodontidae), Paulhoeffatiidae с подсемейством Kuhneodontinae, Spalacotheriidae с родом *Spalacotherium*. На связи Англии с Северной Америкой — Spinosauridae, Hysilophodontidae, Nodosauridae, Aegialodontidae. Причем на этих двух связях отсут-

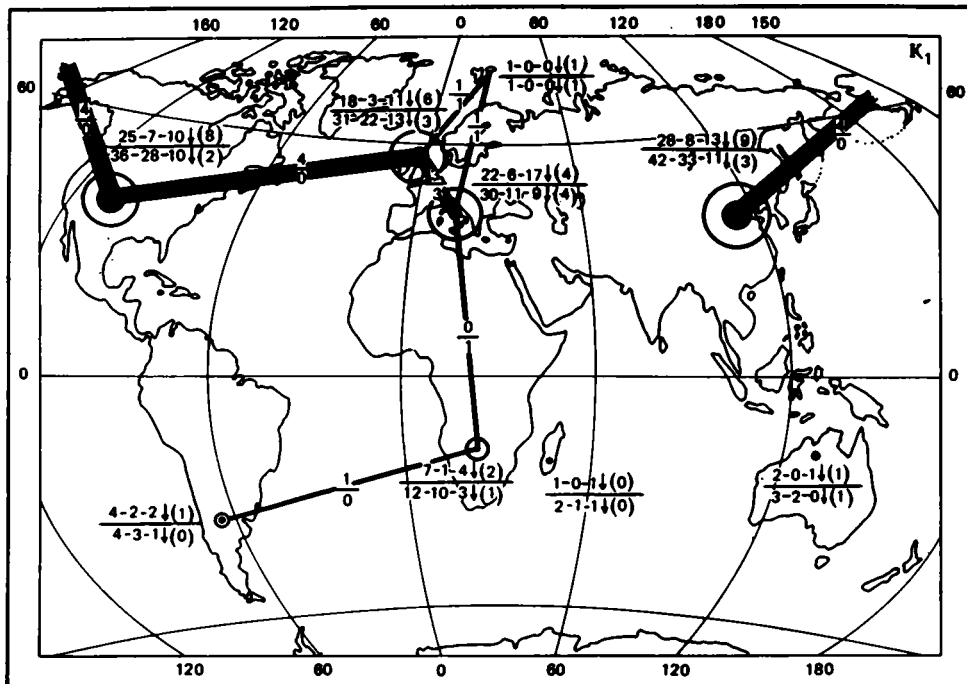


Рис. 13. Связи раннемеловых фаун наземных тетрапод

ствуют только Proteidae, а на связи континентальной Европы с Англией – Nodosauridae, связывающие рассматриваемые континенты непосредственно. Род *Iguanodon*, найденный на Шпицбергене, указывает на еще один возможный элемент североатлантического сухопутного моста, через который могла осуществляться коммуникация фаун между Северной Америкой и Европой. Этот же род является единственным заведомо новым на связи Африки и Европы. Однако на этом подобие системы связей поздней юры и раннего мела заканчивается.

Особенно несомненны изменения фаунистических связей Центральной Азии. Единственно заведомо действительной ее связью является связь с фауной Северной Америки (Nodosauridae, Triconodontidae, Aegialodontidae и Endotheriidae), которая, очевидно, осуществлялась через Берингийскую сушу, впервые обнаруживаемую зоогеографическими средствами в раннем мелу. Все прочие непосредственные связи Центральной Азии сводятся как связь с Европой (Champsosauridae, Nodosauridae и Aegialodontidae) к более сильным опосредствованным через Северную Америку (за вычетом Champsosauridae на связь Центральная Азия – Северная Америка), либо полностью проваливаются, как связь с Австралией, Африкой и Южной Америкой.

Очень бедная фауна Австралии представлена эндемичным "непроваливающимся" родом *Walgettosuchus* (Coeluridae) и впервые там появляющимся семейством Megalosauridae с родом *Allosaurus* (Molnar, Flannery, Rich, 1981), который более характерен для юры других континентов. При этом любопытно, что эта весьма, вероятно, изолированная страна имеет самое близкое сходство с фауной Северной Америки, что вряд ли можно объяснить только полнотой изученности Северной Америки, так как в это время фауна Центральной Азии известна не хуже.

Также очень небольшая фауна Южной Америки связана семейством Pleurosternidae с фаунами Северной Америки и Европы и родом наземных крокодилов *Araripesuchus* (Notosuchidae) с фауной Африки (Buffetaut, Taquet, 1979; Buffetaut, 1979). В то же время в Южной Америке представлены рода *Alphadon* (Didelphinae) и *Dicarslesia* (Teii-

topsalis; Didelphodontinae. Все прочие связи позднего мела с множеством "проваливающихся" таксонов. Ниже приводится перечень связей по всем "не проваливающимся" и не сводящимся таксонам каждой фауны (за вычетом маленькой фауны Англии, которая рассматривалась как часть европейской) со всеми остальными.

1. Центральная Азия, кроме связи с Северной Америкой, имеет на связи с Европой *Carettochelydae*, *Chasmatosaurus*, *Iguanidae* и на связи с Африкой — *Trionychidae*. Семейства *Carettochelydae*, *Trionychidae* и *Iguanidae* известны начиная с поздней юры Европы, а *Trionychidae* — и Центральной Азии. *Chasmatosauridae* известны начиная с раннего мела Европы и Центральной Азии. *Carettochelydae* и *Iguanidae* не известны с раннего мела, что свидетельствует об их склонности иметь не сплошную палеонтологическую летопись. В принципе семейства *Carettochelydae* и *Iguanidae* могли проникнуть в Северную Америку и Центральную Азию, а *Trionychidae* — в Африку, до позднего мела. Для *Carettochelydae* это тем более вероятно, что в Центральной Азии и Европе в позднем мелу они представлены разными подсемействами, соответственно *Anosteirinae* и *Alloechelynae*. Таким образом, род *Chasmatosaurus* — единственный чисто позднемеловой таксон, связывающий Центральную Азию с какой-либо другой фауной, кроме североамериканской. Но и для этого рода вряд ли следует полагать наличие сплошной палеонтологической летописи с момента его возникновения.

2. Европа, кроме рассмотренной связи с Центральной Азией, имеет семейства *Salamandridae*, *Pelomedusidae* с родом *Podocnemys*, *Emydidae*, *Chasmatosauridae* с родом *Chasmatosaurus* и *Iguanidae*, связывающие ее с Северной Америкой. Особенности стратиграфического и географического распространения *Chasmatosauridae* и *Iguanidae* разобраны выше и являются, видимо, следствием той же неполноты наших знаний о раннемеловой истории этих семейств. *Salamandridae*, как известно, описаны из поздней юры Средней Азии (*Karaurus*) и Северной Америки, а *Pelomedusidae* — начиная с поздней юры Африки. Проход этих семейств в Европу до позднего мела вполне возможен. Таким образом, только *Podocnemys* и *Emydidae* является чисто позднемеловыми таксонами, связывающими Европу с Северной Америкой. При этом *Podocnemys* — классический долгоживущий род связывающий и ныне фауны Мадагаскара и Южной Америки и только в плейстоцене вымерший в Африке.

3. Южная Америка имеет самую мощную (после Центральной Азии) связь с Северной Америкой: *Pelomedusidae* с родами *Najadochelys* (*Bothremyini*) и *Podocnemys* (*Pelomedusini*), *Iguanidae*, *Teiidae*, *Boidae*, *Coelurinae*, *Nodosauridae*, *Pediomyidae*, *Didelphinae* с родом *Alphadon*. Почти все перечисленные таксоны известны начиная с юры (*Pelomedusinae*, *Iguanidae*, *Teiidae*, *Coelurinae*) или раннего мела (*Bothremyini*, *Nodosauridae*, *Didelphinae* с родом *Alphadon*), причем все эти таксоны (за вычетом *Iguanidae*, вообще неизвестных из раннего мела) не позднее раннего мела известны из Северной (*Pelomedusinae* с трибой *Bothremyini*; *Coelurinae*, *Nodosauridae*, *Didelphidae*) или Южной (*Teiidae*, *Coeluridae*, но представлены подсемейством *Compsognathinae*; *Didelphinae* с родом *Alphadon*) Америки. Таким образом, на этой связи из числа чисто позднемеловых таксонов остаются: *Najadochelys*, *Podocnemys*, *Boidae* и *Pediomyidae*. Для *Podocnemys* уже подозревался более древний возраст на связи Европы и Северной Америки. *Najadochelys* принадлежит к трибе, известной с раннего мела. *Boidae* в Северной и Южной Америке представлены разными подсемействами, соответственно *Erycinae* и *Boinae*. Учитывая все сказанное, а также весьма слабую изученность наземных тетрапод юры и раннего мела в Южной Америке, что сильно спровоцировало кажущуюся новизну ее связей с Северной Америкой, представляется вполне вероятным обмен рассмотренными выше таксонами между фаунами соседних континентов до позднего мела. Однако самой ошеломляющей связью позднего мела является наличие общего рода *Madtsoa* (*Boinae*), связывающей Южную Америку с Мадагаскаром. *Madtsoa* сохраняется на обеих этих территориях до эоцена. Даже для позднего мела факт отсутствия непосредственной сухопутной связи Мадагаскара и Южной Америки можно считать практически очевидным как по всем новейшим палеогеографическим (Страхов, 1948; Дашкевич,

1969) и тектоническим (Монин, 1977; Рид, Утосон, 1981), так и по зоогеографическим (Каландадзе, Раутиан, 1982; Раутиан, 1982) данным. Поэтому этот факт скорее интересен как иллюстрация длительного переживания рода в двух не связанных фаунах и, одновременно, его документация на Мадагаскаре за такой длительный срок при полном отсутствии остатков змей вообще в отложениях древнее позднего мела.

4. Стратиграфическое и географическое распространение семейства *Trionychidae*, связывающего в позднем мелу фауны Африки и Северной Америки, рассматривается в первом пункте, где анализируются связи Центральной Азии.

5. Кроме рассмотренной южноамериканской, Мадагаскар имеет одну несводимую и "непроваливающуюся" связь — с Северной Америкой: *Boidae*, *Pachycephalosauridae* и *Nodosauridae*. Такая странная связь наверняка обусловлена бедностью африканской фауны и, напротив, богатством фауны Северной Америки; именно с этой последней фауны Мадагаскара имеет все общие таксоны. *Pachycephalosauridae* и *Nodosauridae* известны начиная с раннего мела в Англии, а *Nodosauridae* — и в Центральной Азии. Таким образом, оба эти семейства могли достигнуть Африки, а оттуда — и Мадагаскара — до позднего мела. Распространение *Boidae* рассмотрено при анализе связей Южной Америки.

6. Индия лишена фауны наземных тетрапод с юры до раннего мела включительно. Все таксоны, связывающие ее с фаунами других континентов (*Coeluridae* с подсемействами *Coelurinae* и *Compsognathinae*; *Megalosauridae* с подсемейством *Allosaurinae* и *Megalosaurinae*; *Nodosauridae*) известны на этих последних не позже раннего мела. Такая картина связей возможна в случае изоляции фауны и в случае недавнего приобретения контакта с другой фауной, содержащей очень мало вновь появившихся таксонов. Фауна позднего мела Азии, с которой наиболее вероятно могла контактировать Индия, не производит впечатление слабо обновленной по сравнению с ранним мелом. Однако гипотеза длительной морской изоляции Индии, в том числе и в мелу, весьма распространенная среди современных мобилистов (Монин, 1977), требует дополнительного анализа.

7. Связи североамериканской фауны оказались полностью охарактеризованными в процессе анализа связей остальных фаун позднего мела.

В итоге проведенного анализа выяснилось, что на всех фаунистических связях позднего мела, за вычетом связи Центральной Азии и Северной Америки, неизвестными из более древних отложений являются только *Najadochelys*, *Pelomedusini* с родом *Podocnemys*, *Boidae* с родом *Madtsoa* и *Pediomyidae* (рис. 15). В целом напрашивается вывод об изоляции всех позднемеловых фаун, кроме фаун Центральной Азии и Северной Америки, имеющих мощную связь и занимающих самую большую площадь.

Действительно, из 54 семейств наземных тетрапод, неизвестных до позднего мела, за пределами Центральной Азии и Северной Америки известно всего 10. Половина из них является эндемиками одного из континентов на протяжении всей палеонтологически документированной истории: *Kallokibotiidae* — Европы, *Dinilyziidae* и *Sebecidae* — Южной Америки, *Stomatosuchidae* и *Aegyptosuchidae* — Африки. Два семейства являются эндемиками Южной Америки в позднем мелу: *Meiolaniidae*, кроме того, известные из плейстоцена Лорд-Хау, а *Baurusuchidae* — из эоцена Северной Америки и, возможно, Европы (Buffetaut, 1980). И оставшиеся три семейства известны в позднем мелу Северной Америки и Европы (*Emydidae*), на Мадагаскаре, в Северной и Южной Америке (*Biodae*), в Северной и Южной Америке (*Pediomyidae*).

Из 44 оставшихся семейств в пределах мела эндемиками Северной Америки являются 22 (*Amblystomidae*, *Amphiumidae*, *Chelydridae*, *Polyglyphanodontidae*, *Scincidae*, *Xenosauridae*, *Anilidae*, *Caenognathidae*, *Ceratopsidae*, *Pachyrhinosauridae*, *Neoplagiaulacidae*, *Cimolodontidae*, *Ptylodontidae*, *Cimolomyidae*, *Picopsidae*, *Spagodontidae*, *Leptictidae*, *Adapisoricidae*, *Paromomyidae*, *Miacidae*, *Peryptichidae*, *Arctocyonidae*, Центральной Азии — 12 (*Batrachosauroididae*, *Agamidae*, *Chameleontidae*, *Macrocephalosauridae*, *Adamisauridae*, *Oviraptoridae*, *Shanshanosauridae*, *Deinocheiridae*, *Theresinosauridae*, *Seg-*

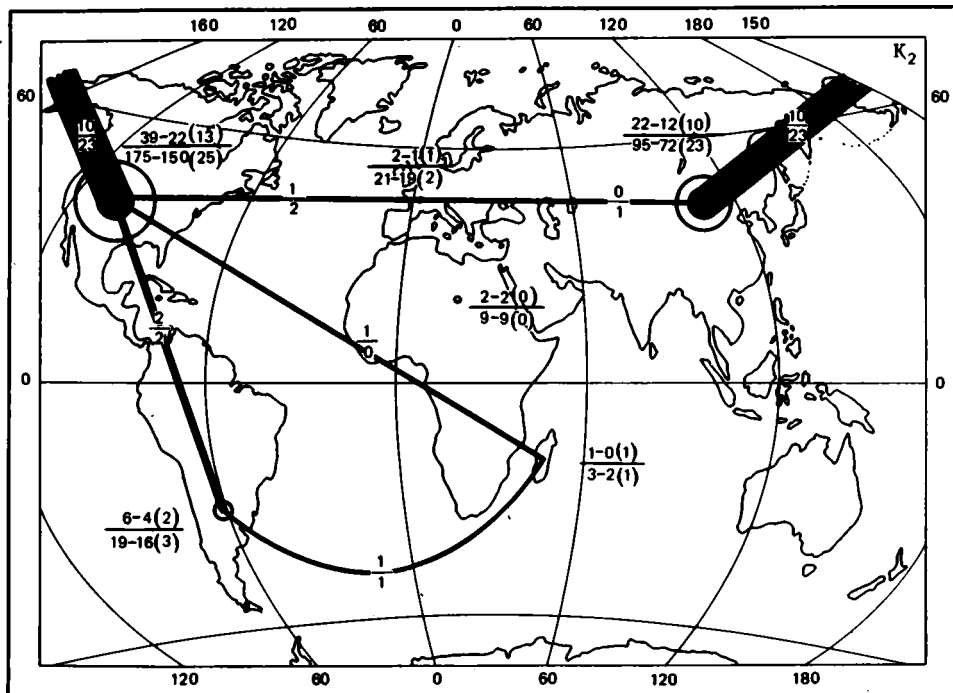


Рис. 15. Связи строго позднемеловых фаун наземных тетрапод. На рисунке указаны только те семейства наземных тетрапод, которые совершенно неизвестны до позднего мела

nosauridae, Homalocephaleridae, Sloanbaataridae), общими для Центральной Азии и Северной Америки, но неизвестными за их пределами являются 10 семейств (Pelobatidae, Parasaniwidae, Varanidae, Ornithomimidae, Tyrannosauridae, Hadrosauridae, Ankylosauridae, Protoceratopsidae, Taeniolabididae, Palaeoryctidae). Объяснить отсутствие всех этих семейств в Южной Америке, Африке, Европе и Индии и на Мадагаскаре только меньшим числом таксонов в этих фаунах вряд ли возможно. Во-первых, суммарная мощность фаун этих континентов, насчитывающая 32 семейства, не так уж сильно уступает фауне Центральной Азии, насчитывающей 46 семейств. Располагаясь по периферии Центральной Азии и Северной Америки (Южная Америка, Африка и Индия) или между ними (Европа), они, в случае сухопутного контакта, создавали бы значительную суммарную площадь соприкосновения, разложенную при этом по разным природным зонам. При таких условиях даже небольшие фауны должны были бы показать наличие межконтинентальных прохорезов, по крайней мере по таким массовым для позднего мела и крупным формам, как Ornithomimidae, Tyrannosauridae, Hadrosauridae, Ankylosauridae, Ceratopsidae.

Во-вторых, анализ 33 семейств наземных тетрапод, найденных в позднем мелу Центральной Азии и (или) Северной Америки, но известных в палеонтологической летописи до позднего мела, обнаруживает присутствие 13 из них в позднемеловых фаунах Южной Америки (Pelomedusidae, Coeluridae, Nodosauridae, Didelphidae), Африки (Pelomedusidae, Trionychidae, Coeluridae, Megalosauridae, Iguanodontidae), Европы (Pleurosternidae, Pelomedusidae, Glyptopsidae, Carettochelyidae, Champsosauridae, Iguanidae, Megalosauridae, Iguanodontidae), Индии (Coeluridae, Megalosauridae, Nodosauridae) и Мадагаскара (Coeluridae, Megalosauridae, Pachycephalosauridae, Nodosauridae). Многие из этих семейств представлены на тех же территориях в раннем мелу и (или) юре. Если учесть раннемеловое и юрское распространение этих 33 семейств, то 13 семейств, связывающих фауны Центральной Азии и Северной Америки с другими фаунами, по-

полнятся еще 7, а многие семейства, представленные в позднем мелу, получают более широкое распространение. При таком расширении стратиграфического диапазона в Южной Америке дополнительно появятся *Pleurosternidae* и *Teiidae*, в Африке — *Hypsilophodontidae*, в Европе — *Dermatemydidae*, *Trionychidae*, *Anguinidae*, *Coeluridae*, *Spinosauridae*, *Hypsilophodontidae*, *Pachycephalosauridae*, *Hypsilophodontidae*, *Nodosauridae*, *Triconodontidae* и *Spalacotheriidae*.

Таким образом, вся совокупность фактов весьма недвусмысленно свидетельствует об изоляции фауны Южной Америки, Африки, Европы, Индии и Мадагаскара от огромной фауны Северной Америки и Центральной Азии, а также малых фаун друг от друга. Действительно, утрата последних, очевидно раннемеловых, контактов Южной и Северной Америки, Европы с Северной Америкой и Африкой, Индией и Центральной Азией естественно приводила к их изоляции друг от друга. Предположение о том, что поздне-меловые связи малых фаун отражают в действительности раннемеловые контакты соответствующих континентов, лишь повышает надежность нашей интерпретации структуры фаунистических связей раннего мела. Если наши представления о зоогеографическом делении позднего мела и неспособности *Emydidae*, *Boidae* и *Peliomyidae* пересекать морские преграды верны, то эти семейства, известные из более чем одной фауны, должны были возникнуть не позже раннего мела. Напротив, очень небольшое число семейств (*Dinilyziidae*, *Sebecidae*, *Stomatosuchidae* и *Aegyptosuchidae*), впервые появляющихся в позднем мелу и являющихся эндемиками малых фаун, хорошо согласуется с классическим для исторической зоогеографии представлением о низком темпе таксонообразования в малых изолированных фаунах по сравнению с большими. Последнее обстоятельство также служит дополнительным аргументом в пользу изоляции малых фаун в позднем мелу.

Большое значение морской изоляции в поздне-меловой зоогеографии хорошо согласуется с данными геологии о максимальном за весь мезозой и кайнозой развитии трансгрессии в это время (Борисяк, 1931; Ронов, 1980; Рид, Уотсон, 1981), неплохо согласуется с некоторыми реконструкциями палеогеографов (Дашкевич, 1969; Борисяк, 1931) и тектоников (Монин, 1977; Богданов, Каплин, Николаев, 1978), а также данными других авторов по континентальной (Simpson, 1980) и морской (Kamen-Kaye, 1978) зоогеографии.

Наши данные по кайнозойской зоогеографии, полученные с использованием той же методики (Каландадзе, Раутиан, 1982; Раутиан, 1982), не противоречат приведенной здесь интерпретации поздне-меловых фаунистических связей и, больше того, нуждаются в гипотезе изоляции отмеченных фаун для непротиворечивого выведения кайнозойской зоогеографии из поздне-меловой. В соответствии с этими данными связь Европы и Северной Америки восстанавливается в палеоцене, но вновь прерывается в середине эоцена (McKenna, 1977) и на сей раз навсегда. Контакт Европы, Азии и Африки восстанавливается, вероятно, в середине эоцена. Контакт Индии и Азии — не позже эоцена. Только в середине плиоцена восстанавливается связь Северной и Южной Америки. И, наконец, Австралия испытывает кратковременный контакт с Азией в плейстоцене.

Приведенные выше данные по меловой, в сочетании с кратким резюме по кайнозойской, исторической зоогеографии указывают на ключевое положение фаунистической картины позднего мела. Изоляция многих фаун, установившихся, очевидно, еще в течение раннего мела, никогда в кайнозое не играла такой выдающейся роли. Напротив, в течение кайнозоя мы видим проходящую в два этапа: палеоцен — эоцен и плиоцен — плейстоцен — нивелировку фаунистических различий, возникших в результате поздне-меловой изоляции. Отыскивая корни крупного современного зоогеографического деления, исследователь вряд ли всерьез может интересоваться фаунами древнее позднего триаса, однако уже в позднем мелу основа дальнейшей фаунистической дифференцировки налицо. Следовательно, становление современного зоогеографического деления относится, очевидно, к юре и мелу. Теперь обратимся к реконструкции палеогеографической картины, на фоне которой могли разворачиваться отмеченные зоогеографические события.

Существенно полярное географическое распространение сумчатых и плацентарных (Трофимов, Решетов, 1975; Симпсон, 1977) свидетельствует об очень низкой возможности их происхождения в недрах позднетриасового фаунистического континуума. Их появление, очевидно, связано с расколом Пангеи, наметившимся уже в триасе. Полное отсутствие следов сумчатых в фаунах Африки и Азии свидетельствует о том, что континентальный блок, на котором могло происходить становление сумчатых, состоял из Южной Америки — Антарктиды — Австралии. В пользу существования этого блока как единого массива суши свидетельствует распространение полипротодонтных сумчатых (*Didelphoidia* — *Dasyuroidia*), а также ряда их вероятных спутников: *Leiopelmidae*, известных из юры Южной Америки (Несов, 1981) и современной Новой Зеландии; *Chelyidae*, известных из миоцена Южной Америки и олигоцена Тасмании; *Miolaniidae*, известных из позднего мела — эоцена Южной Америки и плейстоцена Лорд-Хау (Терентьев, 1961), а также, вероятно, *Sebecosuchia*, представленные в Южной Америке с позднего мела до миоцена, в Австралии в плиоцен — плейстоцене (Buffetaut, 1980) и *Galliformes*, древнейшие семейства которых представлены в Австралии (*Megapodidae*), Южной и Центральной Америке (*Opisthocomidae*, *Cracidae*). Юрская и меловая фауна Австралии очень бедна. Однако, заметим, что все представленные там семейства появляются не позже юры: *Coeluridae* известны начиная со средней юры в Южной Америке, представлены в Австралии подсемейством *Coelurinae*, известным по всему северному полушарию начиная с поздней юры; *Megalosauridae* известны начиная с ранней юры в Африке, представлены в Австралии подсемейством *Allosaurinae*, известным в северном полушарии и Африке начиная с поздней юры; *Hypsilophodontidae* известные начиная с позднего триаса Северной Америки, Европы и Африки. Возможно также, что проникновение этих групп динозавров в Австралию осуществлялось через Южную Америку и Антарктиду. В этом случае становится понятной самая сильная фаунистическая связь раннемеловой Австралии именно с Северной Америкой — ближайшей к ней большой фауны тетрапод.

Успешное становление сумчатых, как и других вероятных элементов южной фауны, очевидно, предполагает изоляцию, снимающую конкуренцию с предками плацентарных *Pantotheria*, а также *Multituberculata*, *Triconodonta*, а затем и собственно плацентарных, которые известны начиная с неокома (Беляева, Трофимов, Решетов, 1974), т. е. даже раньше первых сумчатых, появляющихся в альбе (*Mesozoic Mammals*, 1979), но сразу имеющих представителя современного подсемейства (*Alphadon*). Несмотря на то, что позднеюрская фауна наземных тетрапод Южной Америки нам неизвестна, можно привести некоторые аргументы в пользу изоляции южной суши. В поздней юре Северной Америки представлены *Plagiaulacidae*, а в Южной Америке на протяжении всей ее истории отсутствуют *Multituberculata*. Однако, судя по ряду тектонических реконструкций (Монин, 1977; Богданов, Каплин, Николаев, 1978), в это время возможен контакт Южной Америки с Африкой. В этом случае требуется предположение об изоляции по крайней мере Австралии и Антарктиды от Южной Америки и отсутствий в ней сумчатых, которые в противном случае неминуемо вторгались бы в Африку, а в Африке — плацентарных, которые иначе достигли бы Австралии (через Южную Америку и Антарктиду) еще в мелу. В обоих случаях наиболее вероятной является гипотеза изоляции области становления сумчатых, по крайней мере в поздней юре.

Как известно, автохтонная фауна Южной Америки, сформировавшаяся до плиоцен-плейстоценовой иммиграции, имеет не только сумчатых, но и большое количество плацентарных. Учитывая приведенные выше аргументы в пользу позднемеловой изоляции Южной Америки от Африки и Северной Америки, а также возможную ее изоляцию (по крайней мере для млекопитающих) и в поздней юре, остается единственный момент для проникновения плацентарных в Южную Америку — это ранний мел. Наличие сухопутного контакта Южной Америки с Северной в позднем мелу, а тем более палеогене наталкивается на неразрешимые трудности. В позднем мелу Северной Америки во множестве представлены насекомоядные, а в конце позднего мела, кроме того, *Paromomyidae*, *Miacidae*, *Peryptychidae* и *Arctocygonidae*, полностью отсутствующие

в Южной Америке. Напротив, очень богатая эндемичная фауна Южной Америки, известная начиная с палеоцена (Simpson, 1980), никак не говорит в пользу сухопутной связи. Гипотеза проникновения плацентарных в Южную Америку в раннем мелу требует предположения об изоляции в это время Австралии от Южной Америки. В противном случае остается неясным, почему плацентарные не попали в Австралию еще в мелу. Более вероятным представляется континентальный разрыв между Австралией и Антарктидой (Каландадзе, Раутиан, 1982; Раутиан, 1982). Это очень широкий ныне рифтовый разрыв (Зоненшайн, Савостин, 1979), в то время как Южная Америка и Антарктида связаны дугой островов, замыкающих с востока пролив Дрейка и лежащих на общем шельфе.

Все сказанное заставляет предполагать установление изоляции фауны Австралии никак не позже раннего мела. Заселение Южной Америки плацентарными в это же время требует отнесения этой изоляции к началу раннего мела или к юре.

ОБ ИЗОЛЯЦИИ ФАУНЫ МАДАГАСКАРА

Зоогеографический анализ позднего мела показал изоляцию Мадагаскара от единственной большой фауны Центральной Азии и Северной Америки, а также, вероятно, более древнюю природу его позднемеловых связей. Вопрос о времени изоляции Мадагаскара и ее дальнейшей непрерывности является одним из наиболее интересных в исторической зоогеографии. Предположения о миоценовом возрасте последнего контакта (Гептнер, 1936; Бобринский, Зенкевич, Бириштейн, 1946; Решетов, 1966; Воронцов, 1968), а возможно, и плейстоценовом контакте Мадагаскара с Африкой (Termier, 1960) давно опровергнуты успехи в палеонтологическом изучении Африки, а отчасти и самого Мадагаскара. По данным геологии (Борисяк, 1931), в юрское время почти все западное побережье Мадагаскара и значительная часть расположенного против него побережья Африки были залиты морем. В раннем мелу море распространилось по всему восточному побережью Африки, заходя на северо-запад от мыса Доброй Надежды. К сходным выводам пришли палеонтологи, опираясь на данные морской зоогеографии (Kamen-Kaue, 1978).

Палеонтологические данные по наземным тетраподам Мадагаскара, кроме плейстоцена, настолько бедны, что наивно пытаться решить вопрос об его изоляции подобно тому, как это делалось нами в других случаях. С другой стороны, сама территория Мадагаскара настолько мала, что надежда на существенное заполнение пробелов палеонтологической летописи Мадагаскара представляется чересчур оптимистической. Сознывая это, мы, не претендуя на решение вопроса, попробовали сформулировать условия отрыва фауны Мадагаскара от всех прочих фаун суши и сравнить их с тем, что дает имеющийся мизерный палеонтологический материал, известный с Мадагаскара.

Представим себе, как должен изменяться коэффициент сходства фауны Мадагаскара и фаун остального мира. Во время контакта присутствовавшая на Мадагаскаре фауна, очевидно, должна давать связь по большей части найденных на острове форм. Это соображение основано на предположении, что в слабо изученной фауне в первую очередь будут обнаружены фоновые формы соответствующего времени. Впрочем, нельзя не обратить внимание на факты, явно противоречащие этому тезису: например, нахождение *Proanops* только в раннем триасе Мадагаскара. Однако, будем полагать, что такие противоречия нечасты. Далее, чем дольше длится изоляция, тем, очевидно, сильнее дивергенция фауны изолята относительно других фаун, а следовательно, тем ниже вероятность установления связей по каждому найденному на Мадагаскаре таксону и тем выше вероятность его эндемизма. Коэффициент сходства убывает. Но по мере приближения к современности вероятность обнаружения ископаемых растет. Плейстоценовая фауна Мадагаскара тому яркое свидетельство. Чем больше изученность изолята, тем более вероятно, что хоть по некоторым таксонам удастся установить связь. Следовательно, коэффициент сходства ближе к современности может

Рис. 16. График сходства фаун наземных тетрапод Земли и Мадагаскара с ранней юры до современности

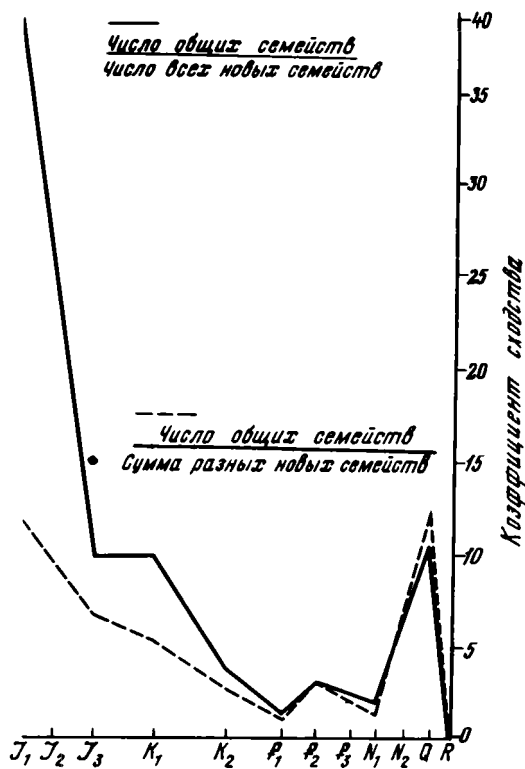
увеличиться, и это не будет свидетельствовать о нарушении изоляции. Таким образом, если коэффициент сходства будет довольно резко и монотонно убывать и даст лишь небольшой всплеск близ современности, то такое изменение коэффициента можно интерпретировать как аргумент в пользу непрерывности изоляции. Резкий перегиб кривой, т. е. замедление падения коэффициента сходства, будет свидетельствовать в пользу того, что изоляция не только установилась, но фауны уже достаточно дивергировали, чтобы почти не имелось общих элементов на данном не слишком высоком таксономическом уровне. Контрольным для этого момента должен служить подскок коэффициента сходства близ современности, уровень которого должен ориентировочно совпадать с указанным выше моментом перегиба.

Если сравнить только вновь появляющиеся семейства наземных тетрапод, то неполноту фауны Мадагаскара можно отчасти скомпенсировать сравнением полного списка его семейств, включая и современные, со списком только новых семейств, появляющихся в каждом отделе стратиграфической шкалы во всех остальных фаунах мира.

На рис. 16 приведены (в виде кривых) изменения двух таких коэффициентов сходства: числа общих семейств полного списка фауны Мадагаскара с юры до современности и списка новых семейств во всех остальных фаунах суши, появившихся в течение данного отдела стратиграфической шкалы отдельно к:

- 1) общему числу всех новых семейств данного отдела стратиграфической шкалы (сплошная линия);
- 2) общему числу новых семейств, неизвестных на Мадагаскаре в течение данного отдела стратиграфической шкалы (пунктирная линия).

Первый график в деталях соответствует предполагавшемуся заранее. Именно это удивительное совпадение эмпирического графика с ожидаемым позволяет надеяться, что полученная картина имеет отношение к действительности. Перелом графика, примерно совпадающий по высоте с плейстоценовым подъемом уровня сходства, связанного с увеличением наших знаний о фауне Мадагаскара, осуществляется в окрестности раннего мела. Этот факт находится в хорошем соответствии с данным, полученными по зоогеографии позднего мела. Отсутствие быстрых локальных повышений рассматриваемых коэффициентов сходства в интервале с нижнего мела до плиоцена включительно мы интерпретировали как непрерывное существование изоляции. Действительно, все известные нам кайнозойские фауны ближайших к Мадагаскару, Индии и Африки содержат множество таксонов, не обнаруживаемых на Мадагаскаре в течение всей его палеонтологически документированной истории и современной нативной фауны. Отсутствие на Мадагаскаре прохорезов этих многочисленных таксонов возможно объяснить лишь его непрерывной изоляцией.



Зоогеографические результаты исследования

Авторами предложена методика зоогеографической реконструкции межконтинентальных связей фаун наземных тетрапод, т.е. тетрапод, неспособных преодолевать морские преграды. На основе этой методики произведена реконструкция исторической зоогеографии наземных тетрапод мезозоя за исключением ранней и средней юры, ввиду явного недостатка палеонтологического материала по этим временам. Была дана вероятная мелкомасштабная палеогеографическая интерпретация зоогеографических данных.

Зоогеографическое деление поздней перми и раннего—среднего триаса в основных чертах совпадают:

Гондванская зоогеографическая область включает фауны Южной Америки, Центральной Азии, Индии, Восточной Европы, Австралии, Антарктиды, Шпицбергена, Гренландии и Шотландии;

Еврамерийская зоогеографическая область с двумя подобластями: Североамериканской и Западноевропейской, включающими страны, соответствующие названиям подобластей.

Дивергенция Гондванской зоогеографической области и подобластей Еврамерийской зоогеографической области началась, вероятно, в карбоне. Последний контакт обеих подобластей Еврамерийской области с Гондванской относится к ранней перми, но проникновение фаунистических элементов при этом носило односторонний характер — из Еврамерийской области в Гондванскую. Таким образом, раннемезозойская зоогеография корнями уходит глубоко в поздний палеозой.

В раннем триасе (и поздней перми) ядром фауны Гондванской зоогеографической области является Южная Африка, с которой очень тесно связаны остальные южные материки: Южная Америка, Индия, Австралия и Антарктида. Центральная Азия является крайней северо-восточной периферией Гондванской зоогеографической области.

В среднем триасе ядро фаун Гондванской зоогеографической области перемещается, по-видимому, в Северную Африку. Устанавливается еще более тесное фаунистическое единство Центральной Азии и Восточной Европы.

В позднем триасе устанавливается относительный фаунистический континуум с достаточно тесными фаунистическими связями всех территорий, с которых известны наземные тетраподы. Ядро фаун позднего триаса попрежнему находится в Северной Африке. Воссоединение Северной Америки и Западной Европы с Гондванской зоогеографической областью завершило фаунистическое объединение северных континентов.

Структура фаунистических связей позднего триаса позволяет предположить начало распада Гондваны. В частности, зарождение Южной Атлантики и самое начало обособления Южной Америки и Южной Африки, а также потерю прямого контакта Африки и Индии.

Выявлен перечень групп, проникших в изолированные в раннем — среднем триасе фауны Северной Америки и Западной Европы: *Capitosauridae*, *Mastodontosauridae*, *Trematosauridae*, *Plagiosauridae* и *Rauisuchidae*.

В юре Пангея распадается на два блока: южные континенты (Южная Америка — Антарктида — Австралия), по крайней мере часть времени сохраняющие сухопутный контакт между собой и, возможно, изолированные от блока северных континентов. Последний контакт этих блоков находился в районе Северной Африки и Южной Америки.

В раннем мелу устанавливается связь между Южной и Северной Америкой. Впервые устанавливается непосредственная связь фаун Центральной Азии и Северной Америки, очевидно, через Берингию. Исчезла непосредственная связь Центральной Азии и Европы. По-видимому, к этому же времени относится проникновение плацентарных в

Южную Америку. Не позже низов раннего мела австралийская фауна окончательно изолируется.

В позднем мелу на фоне трансгрессии фауны Южной Америки, Европы, Африки, Индии и Мадагаскара изолируются. Контакт сохраняют только фауны Центральной Азии и Северной Америки.

Палеоэкологические результаты исследования

Авторами была предложена методика экологической интерпретации динамики таксономического разнообразия во времени.

Насыщение к поздней перми рептилиями основных местообитаний суши стимулировало развитие фауны крупных вторичноводных лабиринтодентов, в том числе способных пересекать морские проливы, что выявлено в процессе зоогеографического исследования.

Предполагается, что современные отряды амфибий также формировались в условиях конкурентного давления рептилий возможно в триасе.

Связывается поздне триасовое вымирание вторичноводных лабиринтодентов с заселением рептилиями больших водных пространств, в том числе и морских.

Дано предварительное обоснование того, что в ранней — средней юре произошла крупнейшая в истории тетрапод фаунистическая смена, сопровождавшаяся мощной волной вымирания и появления многих, в том числе крупных, таксонов.

Приведены возражения против гипотез чисто внешних и чисто внутренних причин юрского кризиса. Высказывается гипотеза специфического экологического единства тетрапод в пределах биоценозов.

Указано на вероятную связь поздне триасового фаунистического континуума и последовавшего за ним юрского кризиса.

ЛИТЕРАТУРА

- Атлас литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее геосинклинального окружения. Ч. 2. Мезозой и кайнозой. М.; Л.: Госгеолтехиздат, 1961, л. 48–50.
- Барсболд Р. Беззубые хищные динозавры Монголии. — В кн.: Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981, с. 28–39. (Тр. ССМПЭ; Вып. 15).
- Барсболд Р. Хищные динозавры Монголии. М.: Наука, 1983. 117 с. (Тр. ССМПЭ; Вып. 19).
- Беляева Е.И., Решетов В.Ю., Трофимов Б.А. Класс Mammalia. — В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 103–123.
- Беляева Е.И., Трофимов Б.А., Решетов В.Ю. Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое — палеогене Центральной Азии. — В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 19–45. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Бобринский Н.А., Зенкевич Л.А., Бириштейн Я.А. География животных. М.: Сов. наука, 1946. 455 с.
- Богданов Ю.А., Каплин П.А., Николаев С.Д. Происхождение и развитие океана. М.: Мысль, 1978. 158 с.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.И., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 425 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 208).
- Воронцов Н.Н. Историческая зоогеография мышеобразных (Muridae) грызунов. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, с. 116–141.
- Гептнер В.Г. Общая зоогеография. М.; Л.: Биомедгиз, 1936. 548 с.
- Губин Ю.М. Новые пермские диссорофиды Приуралья. — Палеонтол. журн., 1980, № 3, с. 82–90.
- Губин Ю.М. Ревизия архегозаврид. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1981, т. 56, вып. 4, с. 111.
- Губин Ю.М. Первые эриопиды из перми Восточно-Европейской платформы. — Палеонтол. журн., 1983, № 3.
- Губин Ю.М. О систематическом положении интазухид. — Палеонтол. журн., 1984 (в печати).
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, Т. 3. 831 с.
- Дашкевич З.В. Палеогеография. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 150 с.
- Длусский Г.М. Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Ефимов М.Б. Подкласс Lepidosauria. — В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978 а, с. 49–51.

- Ефимов М.Б. Надотряд Crocodilia. — В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука, 1978 б, с. 53–57.
- Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 177 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 24. Вып. 1).
- Жерихин В.В. Развитие и смена мезозойских и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицерные). М.: Наука, 1978. 199 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 165).
- Зоненшайн Л.П., Савостин Л.А. Введение в геодинамику. М.: Недра, 1979. 311 с.
- Ивахненко М.Ф. Новые котилосавры Приуралья. — Палеонтол. журн., 1973, № 2, с. 131–134.
- Ивахненко М.Ф. Хвостатые амфибии из триаса и юры Средней Азии. — Палеонтол. журн., 1978, № 3, с. 84–89.
- Ивахненко М.Ф. Дискосавры из перми Таджикистана. — Палеонтол. журн., 1981, № 1, с. 114–128.
- Каландадзе Н.Н. О межконтинентальных связях фаун тетрапод в триасовом периоде. — Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 75–86.
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринцев Л.П., и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР. — В кн.: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968, с. 72–791.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Специализация конкурирующих таксонов в связи со степенью стабильности экосистемы. — В кн.: Тез. докл. 25-й сес. ВПО. Л.: Наука, 1979, с. 21–23.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. К исторической зоогеографии наземных тетрапод конца палеозоя — начала мезозоя. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980, с. 93–102.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Межконтинентальные связи наземных тетрапод и решение проблемы шотландской фауны Элгин. — В кн.: Тр. 23-й сес. ВПО. Л.: Наука, 1981, с. 124–133.
- Кривошук Д.А. Экологические предпосылки выхода позвоночных на сушу. — Природа, 1978, № 5, с. 100–101.
- Кузнецов В.В., Ивахненко М.Ф. Дискосавры из палеозоя Южного Казахстана. — Палеонтол. журн., 1981, № 3, с. 102–110.
- Монин А.С. История Земли. Л.: Наука, 1977. 229 с.
- Монин А.С., Шишкин Ю.А. История климата. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 407 с.
- Несов Л.А. Хвостатые и бесхвостые земноводные мела Кызылкумов. — В кн.: Фауна и экология амфибий и рептилий Палеоарктической Азии. Л.: Наука, 1981, с. 57–88. Тр. ЗИН АН СССР, т. 101.
- Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. 722 с.
- Палеогеография СССР: Объясн. зап. к Атласу литолого-палеогеографических карт СССР. М.: Недра, 1975. Т. 1–4. ..
- Парамонов А.А. Пути и закономерности эволюционного прогресса. — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967, с. 342–441.
- Раутиан А.С. Уникальное перо птицы из отложений юрского озера в хребте Каратау. — Палеонтол. журн., 1978, № 4, с. 106–114.
- Раутиан А.С. О конкурентных отношениях насекомоядных (Insectivora) и опоссумов (Didelphidae) в Северной Америке на протяжении мезозоя. — В кн.: Палеонтология: Материалы науч. засед. секции палеонтологии МОИП. М.: Наука, 1980. с. 98–99.
- Раутиан А.С. Базальная радиация млекопитающих в свете данных исторической зоогеографии: Автореф. докл. — Бюл. МОИП. отд. геол., 1982, т. 57, № 3, с. 122.
- Рид Г., Уотсон Д. История Земли. Л.: Недра, 1981. 407 с.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. Палеонтология и охрана природы. — Природа, 1974, № 5, с. 82–91.
- Рождественский А.К. Подкласс Archosauria. — В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука, 1978, с. 52–82.
- Ромов А.Б. Строение и история развития осадочной оболочки Земли. — Природа, 1980, № 1, с. 14–24.
- Рябинин А.Н. Находка остатков морских лабиринтодонтов из нижнего триаса Уссурийского края. — Вестн. Геол. ком., 1928, т. 3, № 9.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Северцов А.С. Становление ароморфоза. — Журн. общ. биологии, 1973, т. 34, № 1, с. 21–35.
- Северцов А.С. Факторы, ограничивающие адаптивную зону филогенеза амфибий. — Журн. общ. биологии, 1978, т. 39, № 1, с. 66–75.
- Сенников А.Г. Эритрозухиды и ранняя история текодонтов: Автореф. докл. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1982, т. 57, № 3, с. 121.
- Симпсон Д.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Гос. Изд-во Иностран. лит-ры, 1948. 358 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Филогенетика и принципы построения естественной системы. — В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974, с. 30–46. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 53).
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1973. 430 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1977. 494 с.
- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1979. 528 с.
- Страхов Н.Н. Основы исторической геологии. М.; Л.: Гостеоиздат, 1948. Ч. 1. 253 с.; Ч. 2. 396 с.

- Суханов В.Б. Подкласс Testudinata. — В кн.: Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука, 1978. с. 84–102.
- Татаринов Л.П. О роли условий жизни в филогенезе земноводных: Автореф. дис. . . канд. биол. наук. М., 1953. 10 с.
- Татаринов Л.П. Тернодонты СССР. М.: Наука, 1974 а. 251 с.
- Татаринов Л.П. Находка болозавра в нижней перми СССР. — Палеонтол. журн., 1974 б, № 2, с. 144–146.
- Терентьев П.В. Герпетология. М.: Высш. шк., 1961. 336 с.
- Трофимов Б.А., Решетов В.Ю. Азия как центр развития млекопитающих. — Природа, 1975, № 8, с. 32–43.
- Чудинов П.К. Ранние терапсиды. М.: Наука, 1983. 230 с.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 137).
- Шишкин М.А. Лабиринтодонт из триаса Южного Приморья. — Докл. АН СССР, 1979, т. 246, № 1, с. 201–205.
- Шишкин М.А. Новое семейство триасовых лабиринтодонтов Luzocephalidae. — Палеонтол. журн., 1980, № 1, с. 104–119.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1939. 231 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1942. 211 с.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Шухерт Ч. Палеогеографический атлас Северной Америки. М.: Изд-во иностр. лит., 1957, 84 карты.
- Buffetaut E. The evolution of the crocodilians. — Sci. Amer., 1979, vol. 241, N 4, p. 130–144.
- Buffetaut E. Histoire biogéographique des Sebecosuchia (Crocodylia, Mesosuchia: un essai d'interprétation. — Ann. paléontol. Vertébr., 1980, vol. 66, fasc. 1, p. 1–18.
- Buffetaut E., Taquet P. An early Cretaceous terrestrial crocodilian and the opening of the South Atlantic. — Nature, 1979, vol. 120, N 5722, p. 486–487.
- Carroll R.L. Problems of the origin of reptiles. — Biol. Rev., 1969 a, vol. 44, p. 393–432.
- Carroll R.L. A Middle Pennsylvanian captorhinomorph and the interrelationships of primitives. — J. Paleontol., 1969 b, vol. 43, p. 151–170.
- Cope E.D. The origin of the fishes: Essays on evolution. L.; N.Y., 1887.
- Cope E.D. The primary factors of organic evolution. — Chicago, 1904.
- Couto C.P. Tratado de Paleomastozoologia. Rio de Janeiro, 1979, 590 p.
- Dollo L. Les lois de l'évolution. — Bull. Soc. belg. géol. paléontol. et hydrol., 1893, vol. 7, p. 164–167.
- Gafney E.S. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1975, vol. 55, p. 387–436.
- Huene F. von. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 1956. 716 S.
- Huene F. von. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 1959. 58 S.
- Kamen-Kaye M. Permian to Tertiary faunas and paleogeography: Somalia, Kenya, Tanzania, Mozambique, Madagascar, South Africa. — Petrol. Geol., 1978, vol. 1, N 1, p. 79–101.
- Krebs B. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. 19. Ticinosuchus ferox nov. gen. nov. sp. — Schweiz. Paläontol., Basel, 1965, Bd. 81, S. 140.
- Matthes H.W. Verbreitung der Säugetiere in der Vorzeit: Handbuch der Zoologie. Bd. 8. T. II. Mammalia, 1962. 198 S.
- Mesozoic mammals / Ed. by J.A. Lillegraven et al. L.-Ang., Univ. Calif. press, 1979. 313 p.
- Mlynarski M. Fossile Schildkröten. Wittenberg, 1969. 128 S.
- Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3. Vertebraten. T. 1. Fische in weitem Sinne und Amphibien. Jena, 1966. 638 S.
- Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3. Vertebraten. T. 2. Reptilien und Vögel. Jena, 1968. 657 S.
- Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3. Vertebraten. T. 3. Mammalia. Jena, 1970. 855 S.
- Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. 1974, Bd. 1.
- Romer A.S. Review of the Labirinthodontia. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1974, vol. 99, p. 1–368.
- Romer A.S. Vertebrate paleontology. 3rd ed. Chicago, 1966.
- Romer A.S. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. 16. Thecodont classification. — Breviora, 1972, N 395, p. 1–24.
- Simpson G.G. The principles of classification and a classification of Mammals. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1945, vol. 85, p. 350.
- Spinar Z. V. Tertiary Frogs from Central Europe. Prague, 1972. 286 p.
- Steel R. Encyclopedia of paleoherpetology. Pt 15. Ornithischia. Jena, 1969. 84 p.
- Steel R. Encyclopedia of paleoherpetology. Pt 14. Saurischia. Stuttgart, 1970. 87 p.
- Steel R. Encyclopedia of paleoherpetology. Pt 16. Crocodylia. Stuttgart, 1973. 116 p.
- Steel R. Die fossilen Krokodile. Wittenberg, 1975. 76 S.
- Steel R., Haubold H. Die Dinosaurier. Wittenberg, 1979. 136 S.
- Termier H., Termier G. Atlas de Paléogéographie. P.: Masson et Vie, 1960. 99 p.

- Van Valen L.* New Paleocene Insectivores and Insectivore classification. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1967, vol. 135, art. 5, p. 219–284.
- Welles S.P.* Vertebrates from the upper Moenkopi formation of Northern Arizona. — Univ. Cal. Publ. Bull. Dep. Geol. Sci., 1947, vol. 27, p. 241–289.
- Wermuth H., Mertens R.* Schildkroten, Krokodile, Briickenecusen. Jena, 1961. 422 S.
- White T.E.* Catalogue of the genera of Dinosaurs. — Ann. Carnegie Mus., 1973, vol. 44, N 9, p. 117–155.
- Wild R.* Die Triasfauna der Tessiner Kalkaepe, 23. Tanystropheus longobardicus (Bassani). — Schweiz. Paläontol., Basel, 1973, Bd. 95, S. 162.
- Zittel K.von.* Grundzuge der Paläontologie (Paläozoologie). Abt. 2. Vertebrata. München; Berlin, 1923. 706 S.

УДК 56 (116.3) (517.3)

В.Б. Суханов, П. Нармандах

НОВЫЙ РОД ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ЧЕРЕПАХ МОНГОЛИИ

В ходе работ Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции в 1972 г. Р. Барсболдом в известном местонахождении Хэрмин-Цав был обнаружен почти полный панцирь черепахи, краткий диагноз которой был опубликован нами в 1974 г. (Суханов, Нармандах, 1974). На основании предварительного изучения она была определена как *Mongolemys barsboldi* sp. nov. По личному сообщению Р. Барсболда, слои, в которых обнаружена эта черепаха, были охарактеризованы как переходные от верхов барунгойотской к нэмэгэтинской свите. Таким образом, была принята датировка "верхи барунгойотской свиты".

Позже при сравнении с близкими формами из палеоценовых отложений (Суханов, Нармандах, 1976) было опубликовано изображение пластрона типового экземпляра, а характеристика нового вида несколько расширена. В этом же году, работая в составе Южно-Гобийского отряда ССМПЭ, В.Б. Суханов обнаружил новый экземпляр этой редкой черепахи, но в данном случае в местонахождении Бамба-Худук в типично нэмэгэтинских отложениях наравне с характерными для этого возраста черепахами (*M. elegans*, "*Mongolochelys efremovi*") и динозаврами. Важно, что панцирь этой черепахи оказался малодеформированным, позволяя определить ряд важных параметров для ее характеристики. Изучение нового материала и детальное описание типового экземпляра склонили нас к мысли о необходимости выделения черепах, отнесенных к *Mongolemys barsboldi*, в новый род, несмотря на отсутствие детального описания типового вида рода *Mongolemys* (*M. elegans*) и задержку с ревизией всего имеющегося материала по этому массовому виду позднемиловых черепах. Ниже приводится характеристика нового рода и детальное описание единственного вида, составляющего этот род. Все рисунки и фотографии подготовлены одним из авторов (В.Б. Суханов).

LINDHOLMEMYDIDAE SKNIKVADZE, 1970

Gravemys Sukhanov et Narmandakh, gen. nov.

Название рода — от *gravis* (лат.) — тяжелый.

Типовой вид — *Mongolemys barsboldi* Sukhanov et Narmandakh, 1974; верхний мел, верхи барунгойотской (?) и нэмэгэтинская свита; Центральная Азия, Южная Гоби.

Д и а г н о з. Черепахи средней величины (до 30 см) и с умеренной высотой панциря (не выше половины его ширины). Карапакс более широк спереди, чем сзади. Передний край усечен, имеется нухальная вырезка. Пластрон связан с карапаксом швом через относительно широкие мосты (до 130–140% половины ширины пластрона и 45% его длины) и умеренно развитые подпорки (подмышечная достигает середины I, паховая середины V реберных пластинок).

Обе доли пластрона клиновидно сужены, передняя слегка шире задней в основании

и почти вдвое короче ее. Передний ее край усечен: имеются небольшая гулярная и значительная анальная вырезки.

Панцирь имеет обычное число костных пластинок. Пластины толстые. Связь реберных и периферических пластинок в области мостов ослаблена. Свободные концы ребер открыто лежат на внутренней поверхности мостовых *peripheralia*.

Прецентральный щиток относительно большой, его длина равна ширине и составляет не менее $1/3$ длины *nuchale*. Ширина II, III и IV центральных щитков значительно уступает их длине. Маргинальные щитки практически не заходят на реберные пластинки. Последние маргинальные щитки высокие (длинные), по форме не отличаются от предшествующих. Кожно-роговая борозда далеко отстоит от свободного края (от $1/2$ до $2/3$ длины периферических пластинок и $1/5$ в области середины *nuchale*).

Эпипластроны большие, пятиугольные. Их максимальная длина почти равна максимальной ширине. Эндопластрон большой, шестиугольный, сзади почти достигает уровня подмышечных вырезок.

Гулярные щитки заходят на эндопластрон. Грудные щитки значительно уже плечевых. Пекторо-абдоминальная борозда характерно выгнута вперед. Имеется полный ряд из 4 подкраевых щитков, которые смещены латерально и занимают значительную площадь на краевых пластинках, а медиально не доходят до линии, соединяющей центры подмышечной и паховой вырезок.

Панцирь покрыт характерной скульптурой в виде бугорков (зернышек), собранных в ряды, или гребешков с ясно выраженным направлением.

Состав рода. Один вид.

Сравнение. От родов *Mongolemys*¹ и *Lindholmemy* новый род отличается формой панциря, более расширенной и усеченной спереди (у первых он ближе к правильному овалу), наличием неглубокой нухальной вырезки (она отмечена у *L. martinsoni*, но отсутствует у типового вида *L. elegans*), большей шириной мостов (у *Mongolemys* около 100–110% от половины ширины пластрона, а у *Lindholmemy*, видимо, около 115%, если судить по опубликованному изображению, см. Суханов, 1964), развитием подмышечных и паховых подпорок, которые у *Mongolemys* достигают дистальной трети I и V *costalia*, а у *Lindholmemy* дистальных их $2/3$. Таким образом, дистальные концы подпорок у нового рода заходят дальше, чем у *Mongolemys*, но не так далеко, как у *Lindholmemy*, у которого подмышечные подпорки почти достигают свободного ребра I грудного позвонка. В то же время максимальная величина просвета между подмышечными подпорками за счет несколько иного их положения у нового рода (50% ширины панциря) равна имеющемуся у *Mongolemys* (45–50%), но значительно больше, чем у *Lindholmemy* (35–40%), а между паховыми подпорками занимает промежуточное положение (40% против 55–60% у *Mongolemys*, но 33% у *Lindholmemy*). У нового рода крупнее эпипластроны (отношение максимальной длины к максимальной ширине составляет 77–87% против 60–70% у *Mongolemys*) и эндопластрон, который у *Mongolemys* и *Lindholmemy* далеко отстоит от уровня подмышечных вырезок (на 30% длины передней доли против 10% у нового рода). Гулярные щитки *Gravemy* субтреугольны и заходят на эндопластрон, тогда как у *Mongolemys* и *Lindholmemy* они вытянуты в поперечном направлении и лишь слегка касаются эндопластрона. Гумеро-пекторальная борозда *Gravemy* выгнута назад, так что точка пересечения ее с центральным швом лежит позади от уровня подмышечных вырезок. Соответственно грудные щитки нового рода более узкие, тогда как у двух других родов их ширина близка к таковой плечевых щитков. Подкраевые щитки *Gravemy* сдвинуты латерально, а у *Mongolemys* и *Lindholmemy* они практически не выходят за край пластрона. Глубокая анальная вырезка также отличает новый род:

¹ В настоящее время описано еще 3–4 вида этого рода. Кроме массового материала по типовому виду рода (для настоящего сравнения взяты 10 почти полных панцирей лучшей сохранности из Улан-Хушу, Ногон-Цава, Цаган-Хушу, Гурили-Цава), имеется большой, еще не описанный материал, включающий полные панцири, по *M. tatarinovi* из палеоцена Южной Гоби.

у *Mongolemys* ее нет вообще, а у *Lindholmemy*s задний край пластрона почти прямой, усеченный.

От *Mongolemys* новый род отличается характерной скульптурой, которая, правда, у *Mongolemys* еще недостаточно изучена. На голотипе *M. elegans* ясно выражена сетка борозд на гладком в общем панцире. Однако у некоторых других экземпляров, относимых обычно к этому же виду, замечена отчетливая ругозистость, но другого типа, чем у *Gravemys*.

Из-за большей короткости свободного ребра I грудного позвонка расстояние между его дистальным концом и концом подмышечной подпорки *Gravemys* примерно одинаково с *Mongolemys*, несмотря на то, что эти подпорки заходят дальше по I costale. Передняя доля пластрона *Gravemys* отличается от *Mongolemys* большей короткостью, что при примерно равном переднем крае и равной ширине основания ведет к тому, что латеральные края доли сходятся вперед под большим углом относительно средней линии. Кроме того, у *Gravemys* намечается гулярная вырезка, полностью отсутствующая у *Mongolemys*. Задняя доля пластрона *Mongolemys* в основании уже, чем у *Gravemys*, а форма ее языковидная, тогда как у последнего она клиновидная. Латеральные ее края у *Mongolemys* прямые, почти параллельные, а задний край плавно закруглен, а у нового вида они более круто сходятся медио-каудально и, кроме того, характерно вогнуты в области ксифипластронов. Связь реберных и периферических пластинок в области мостов у *Gravemys* слабее, чем у *Mongolemys*.

Praecentrale *Gravemys* субквадратен, тогда как у *Mongolemys* он меньше и вытянут в поперечном направлении. Плевро-маргинальная борозда у *Mongolemys* располагается всецело на краевых пластинках, тогда как у нового рода она лежит близ косто-периферального шва или даже может совпадать с ним. Довершает эту картину, связанную с меньшей высотой (длиной) маргинальных щитков *Mongolemys*, форма XII marginalia, которые у этого рода субтреугольны и очень низки (практически центрально-маргинальная борозда у средней линии подходит к самому заднему краю карапакса), а у *Gravemys* высоки, прямоугольны (соответствующая борозда идет или по шву между pygale и последнему suprapygale, или может быть, даже по последнему).

От *Lindholmemy*s, кроме уже названного, новый род отличает меньшее развитие подмышечных подпорок (расстояние между ребром I грудного позвонка и концом подпорок у *Lindholmemy*s минимальное), количество suprapygalia (2 вместо одной), число (4 вместо 3) и форма подкраевых щитков, которые у *Lindholmemy*s явно стоят на пути к редукции (может быть, даже появляется прямой контакт брюшных и маргинальных щитков).

В то же время оба рода сходны в форме и пропорциях обеих долей пластрона, ослаблением связи между реберными и краевыми пластинками, в большей толщине костных пластинок, в форме и относительно большей величине прецентрального щитка и большем захождении гулярных щитков на эндопластрон.

От рода *Elkemy*s, выделенного Чхиквадзе (1976) на основании *Mongolemys australis* Yeh, 1974 из Южного Китая, *Gravemys* отличается формой карапакса, формой и пропорциями обеих долей пластрона, формой эпипластронов и эндопластрона (который у *Elkemy*s пересечен гумерно-пекторальной бороздой, чего нет у остальных родов *Lindholmemydidae*), более узкими грудными щитками. В то же время их объединяют сильно развитые (более крупные) эпипластроны, близость заднего края эндопластрона к уровню подмышечных подпорок, наличие большой анальной вырезки, форма и значительная длина по средней линии гулярных щитков, наличие 4 пар подкраевых щитков и их положение (насколько можно судить по фотографиям в работе Yeh, 1974) относительно шва между карапаксом и пластроном.

З а м е ч а н и я. Приведенное выше сравнение, как и диагноз, не могут претендовать на полноту и окончательность, так как из 4 известных в настоящее время родов семейства два представлены далеко неадекватным материалом. Так типовой вид рода *Lindholmemy*s (*L. elegans*) представлен лишь одним панцирем с деформированным передним концом пластрона (Рябинин, 1935) и разрозненными фрагментами.

L. martinsoni описан по весьма неполным остаткам, не позволяющим дать полную характеристику вида (Шувалов, Чхиквадзе, 1975, 1979), *L. graevis* — вообще по фрагментам (Несов, Хозацкий, 1980). *Elkemys* известен по одному поверхностно описанному экземпляру (Yeh, 1974). Описание *Mongolemys elegans* (тип рода) далеко от полноты (Khosatdk, Mynarski, 1971), а *M. tatarinovi* основано на фрагментах (Суханов, Нармандах, 1974). Однако массовый материал по последним двум формам имеется и должен быть обработан. До этого же, рассмотрение описанного материала в эволюционном, функциональном или адаптивном планах может основываться лишь на прямолинейной логике, прямых домыслах или косвенных доводах, питаемых незнанием и в любую минуту могущих быть опровергнутыми новыми фактами.

Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974.

Табл. I—VIII

Название вида в честь Р. Барсболда.

Голотип — в кол. Отдела палеонтологии и стратиграфии Института геологии АН МНР; почти полный панцирь; Монгольская Народная Республика, Южная Гоби, местонахождение Хермин-Цав; верхний мел, (?) верхи барунгойотской свиты; рис. 6 (см. Суханов, Нармандах, 1976); табл. I—III; VIII, фиг. 2.

Материал. Кроме голотипа, один почти полный панцирь (отсутствует задняя часть карапакса позади V невральн. и реберных и VII периферических пластинок): экз. ПИН № 4064-1 (табл. IV—VII, VIII, фиг. 1; рис. 5) из местонахождения Бамба-Худук (Южная Гоби), верхний мел, нэмэгэтинская свита.

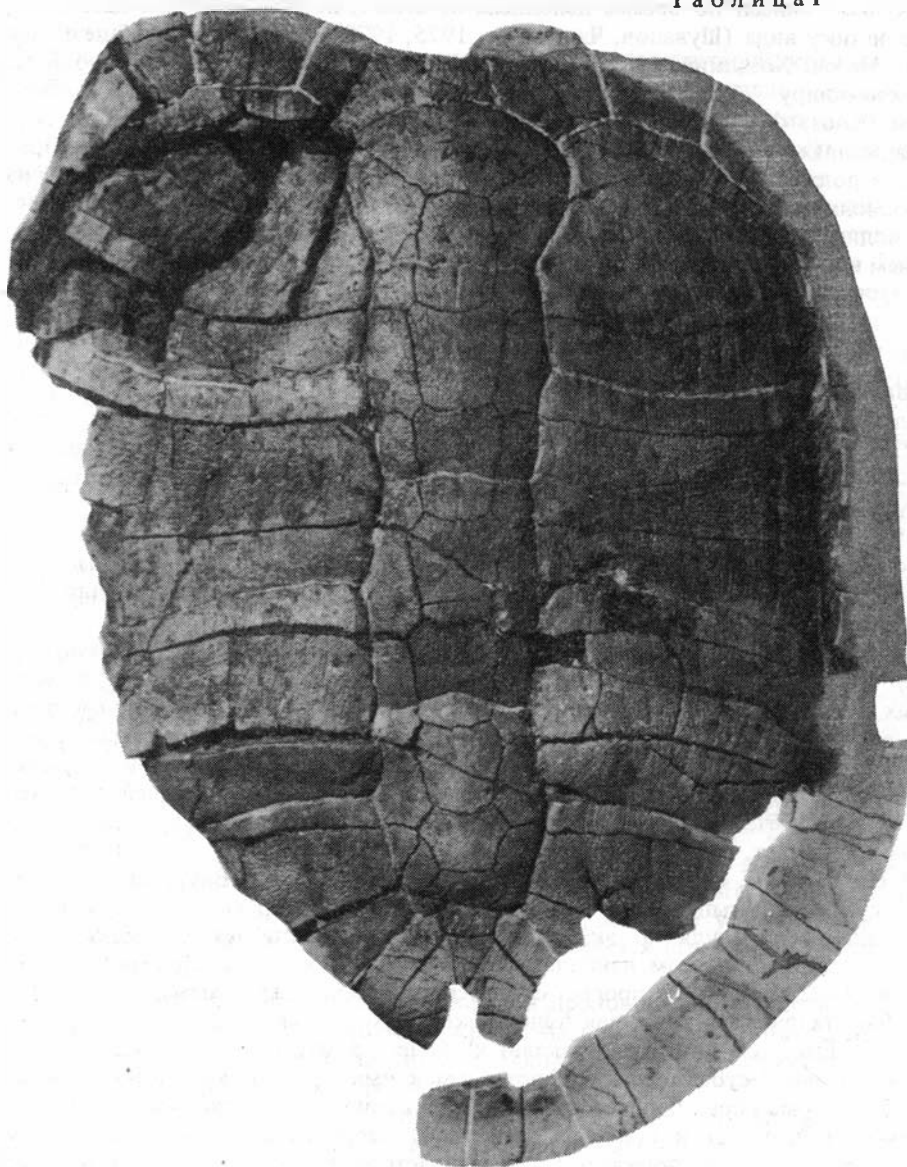
Описание. Панцирь (рис. 1—3) среднего размера (до 30 см) и значительной ширины (около 80% от его длины). Наибольшая ширина приходится на уровень VI краевых (IV невральн.) пластинок. Отсюда края панциря идут почти прямо вперед, затем делают резкий перегиб в области III и II *peripheralia*. Наоборот, назад края панциря более плавно загибают каудо-медиально. В результате панцирь при виде сверху кажется более широким в своей передней половине и суженным в задней, а его передний край тупо усечен и, кроме того, снабжен неглубокой нухальной вырезкой. Высота панциря составляет, судя по второму, менее деформированному экземпляру, около 45% от его ширины, достигая примерно 8,5 (не более 10) см.¹ Внутреннее его пространство сужено подмышечными и паховыми подпорками. Просвет между подмышечными подпорками (судя по экземпляру № 4064-1) достигает 50% максимальной ширины панциря, при этом наибольшее расстояние между подпорками лежит близ пластрона (102 мм), выше просвет сужается до 80 мм между самыми концами подпорок. Высота просвета, учитывая толщину костных пластинок пластрона и карапакса, вогнутость пластрона внутрь, составляет не более 55 мм. Просвет между паховыми подпорками имеет субквадратную форму с максимальной шириной в 80 мм и высотой 67 мм. Форма обоих просветов и их величина относительно панциря ясна из рис. 4.

Спинная (карапакс) и брюшная (пластрон) части панциря соединены швом и умеренно развитыми подпорками. Спереди пластрон почти достигает переднего края карапакса, сзади не доходит до его конца примерно на 4 см (рис. 3).

Карапакс (рис. 1) состоит из нормального числа костных пластинок: *nuchale*, 8 *neuralia*, 2 *suprpygalia*, *pygale* и 11 пар *peripheralia* — и роговых щитков: *praesentrale*, 5 *centralia*, 4 пары *pleuralia* и 12 пар *marginalia*. Все костные пластинки обращают на себя внимание своей массивностью, толщиной, заметно превышающей относительно тонкие пластинки, свойственные роду *Mongolemys*.

Nuchale (табл. VII, фиг. 1; VIII, фиг. 1) обычной формы, массивное особенно в передней половине, где по внутренней стороне пластинки проходит утолщенный поперечный валик (толщина 10 мм), позади которого над сочленением последнего

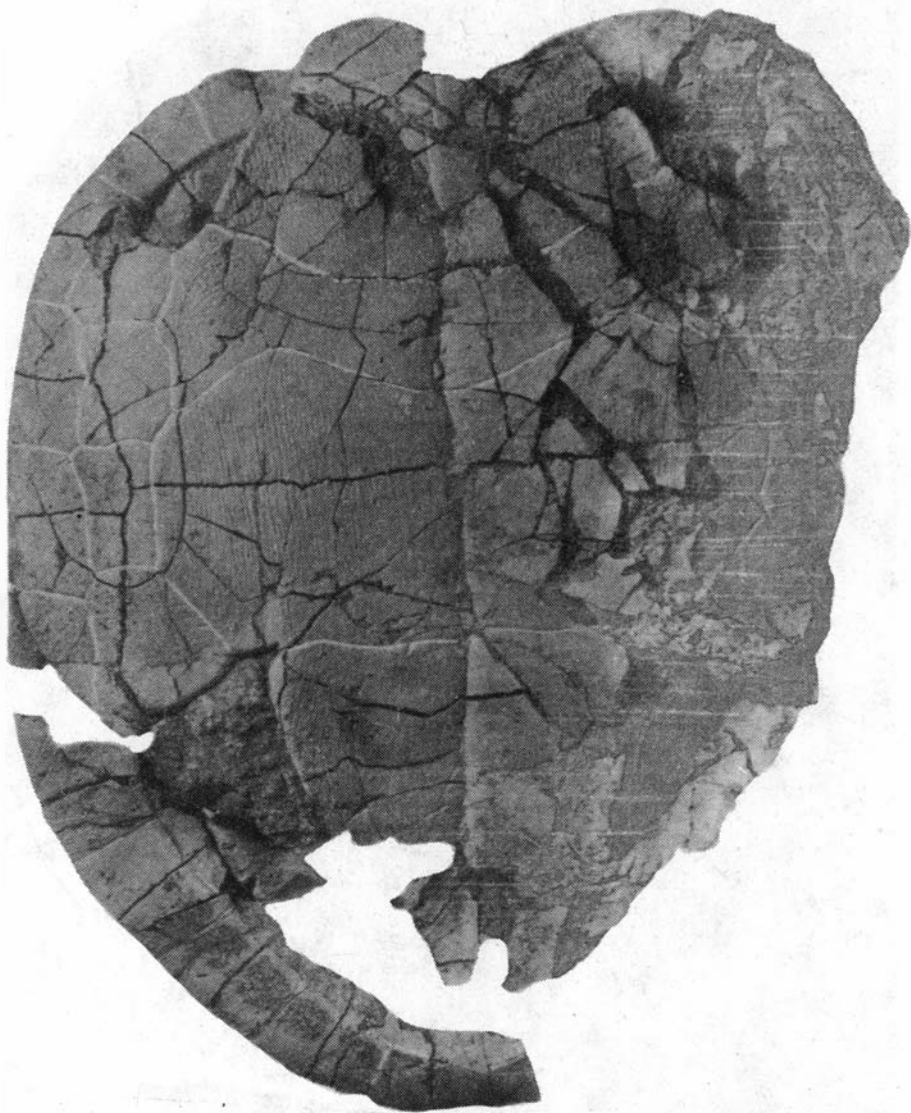
¹ Все измерения, приводимые в тексте, кроме особо оговоренных случаев, относятся к экз. ПИН № 4064-1.



Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974; голотип, панцирь ($\times 0,6$), вид сверху; Южная Гоби, Хэрмин-Цав; верхний мел, (?) верхи барунгойотской свиты

шейного и I грудного позвонков помещается округлое углубление (толщина около 5 мм). Передний край пучале отогнут вверх и приострен.

I neurale прямоугольное (табл. VII, фиг. 1); остальные у голотипа шестиугольные с короткими переднебоковыми сторонами, у экз. № 4064—1 форма их варьирует (табл. IV), будучи у IV невральнй пластинки восьмиугольной, V — прямоугольной. Видимо, последнее следует рассматривать как индивидуальную вариацию, не имеющую биомеханического смысла. У голотипа I neurale наиболее длинное и узкое (у экз. № 4064— IV neurale не менее узкое), у II—IV невральных пластинок длина несколько

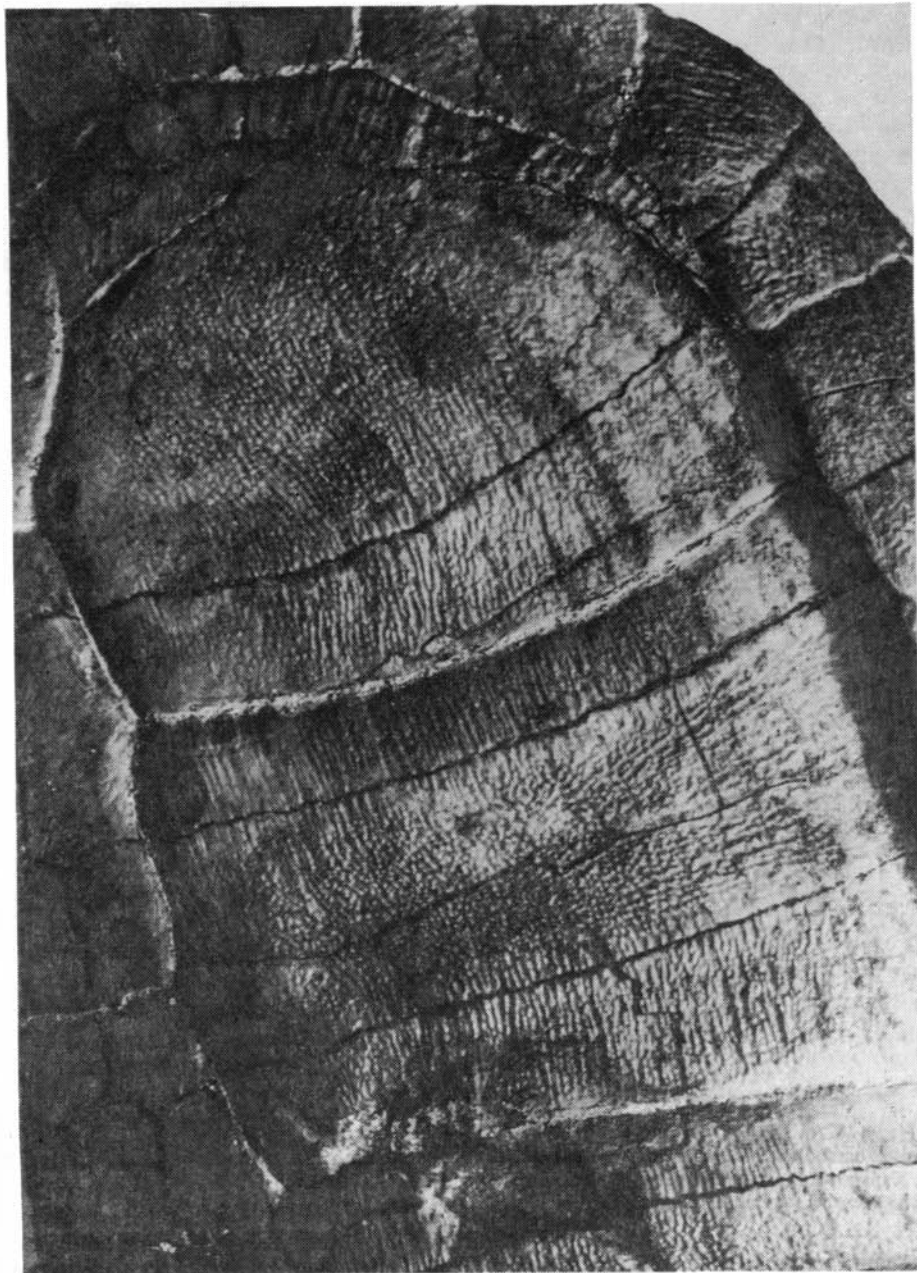


Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974; голотип, панцирь ($\times 0,6$), вид снизу; Южная Гоби, Хэрмин-Цав; верхний мел, (?) верхи барунгойотской свиты

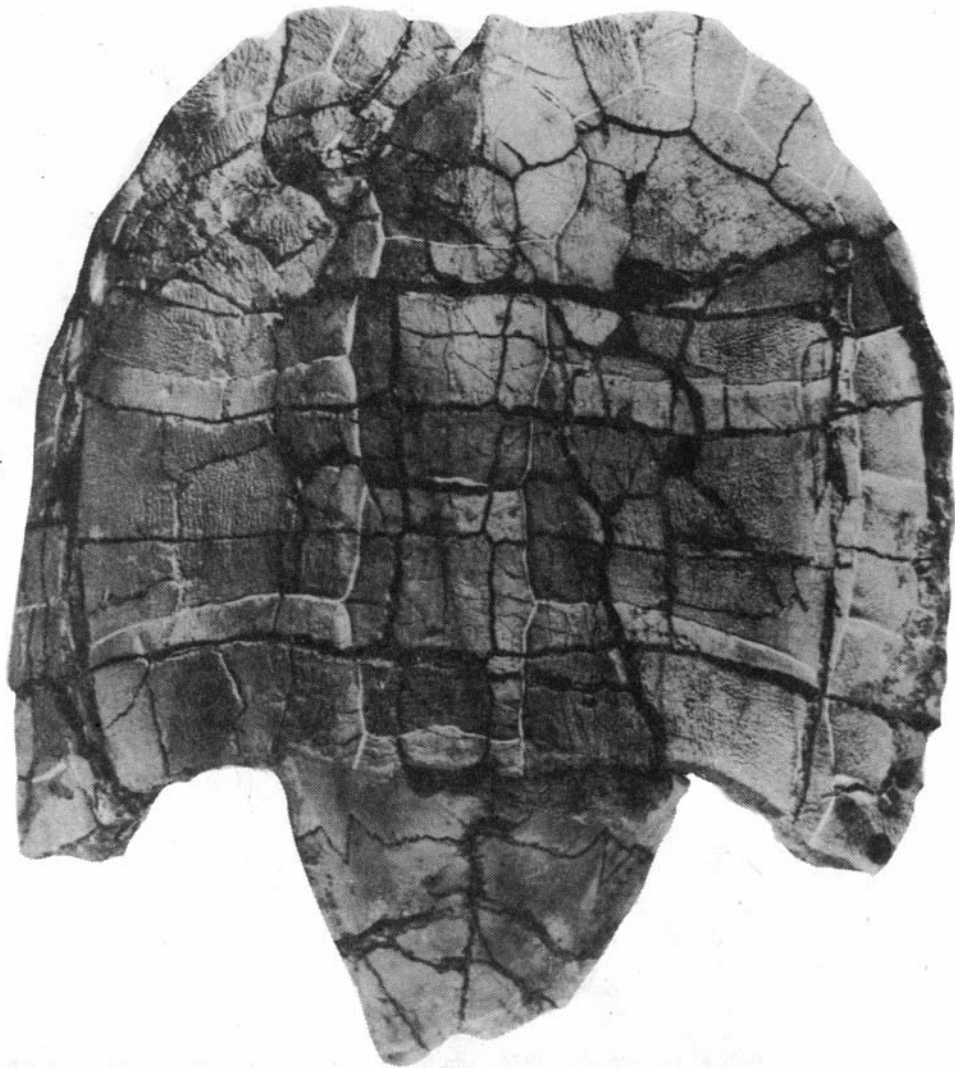
превышает ширину, у V близка к ней, у всех последующих, в связи с резким их укорочением, ширина больше длины.

I suprarugale трапециевидное с коротким передним и длинным, вогнутым сзади, задним основаниями. II suprarugale имеет вид двояковыпуклой линзы. Ширина его больше, чем у I suprarugale, но длина почти втрое меньше. Rugale (табл. VIII, фиг. 2) имеет вид прямоугольной тонкой пластинки, ширина которой несколько превышает длину.

Реберные пластинки (costalia), кроме I, почти прямоугольные, их дистальная ширина лишь слегка превышает проксимальную. По их внутренней стороне проходит



Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974; голотип, скульптура I–IV реберных пластинок правой стороны ($\times 1,5$)



Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974; экз. ПИН № 4064-1, неполный панцирь (x 0,6), вид сверху; Южная Гоби, Бамба-Худук; верхний мел, нэмэгэтинская свита

широкое невысокое утолщение, соответствующее собственно ребру (толщина III costale здесь 7 мм), которое заметно расширяется дистально и продолжается за край реберной пластинки в виде свободного конца ребра, широкого (в основании около 10 мм) и плоского, лежащего открыто на внутренней поверхности мостовых краевых пластинок (ребра от II по VII costalia занимают середину соответственно — IV–IX peripheralia, а от VIII costale — заднюю половину X peripheralia). Аналогичное утолщение на I costale образует мощный гребень в своей задней трети, который принимает подмышечную подпорку (толщина у ее конца 15 мм, минимальная толщина 11 мм, тогда как относительно тонкая передняя часть I costale имеет толщину около 5,5 мм), занимающую дистальную половину пластинки (табл. VIII, фиг. 1). Ребро I грудного



Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974; экз. ПИН № 4064-1, неполный панцирь ($\times 0,6$), вид снизу; Южная Гоби, Бамба-Худук; верхний мел, нэмэгэтинская свита

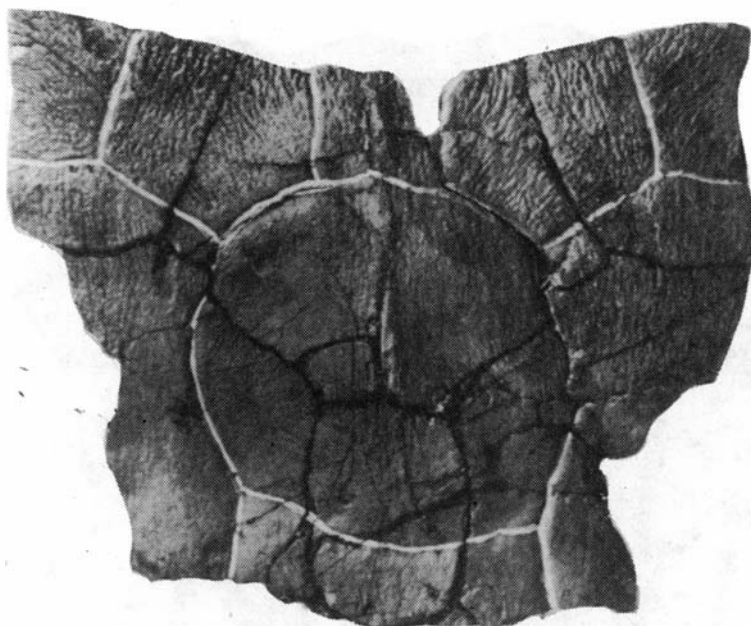
позвонка маленькое, короткое, примыкает к переднему краю широкой головки ребра следующего позвонка, которая занимает межverteбральное положение. Собственно тело этого ребра, вошедшее в состав I costale и образует вышеупомянутый гребень. Таким образом, расстояние между дистальным концом I ребра и медиальным концом подмышечной подпорки составляет не менее четверти длины I реберной пластинки.

На внутренней поверхности VIII costale имеется мощный выступ с рубцом на вершине, отмечающим место причленения подвздошных костей.

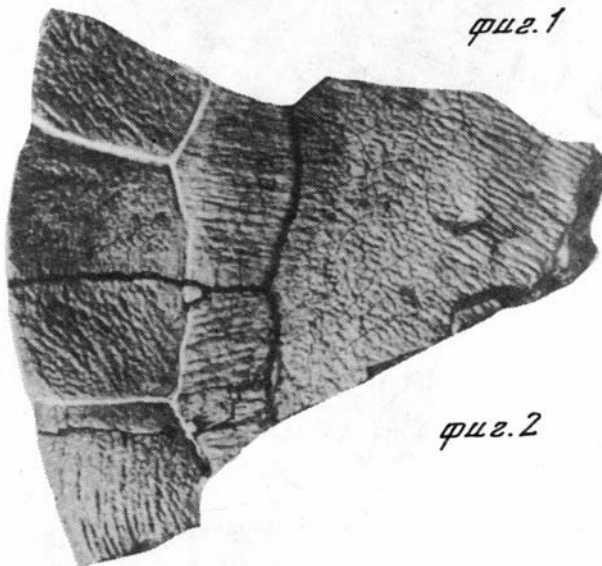
Краевые пластинки (peripheralia) не несут каких-либо черт своеобразия. Однако с реберными пластинками, исключая I, они соединены довольно слабым швом, так что даже при небольшой вертикальной деформации происходит разрыв этой связи, и центральный диск карапакса вдавливаются внутрь (табл. I, IV), не повреждая костальных краев краевых пластинок в области мостов. Форма поперечного



Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974; экз. ПИН № 4061-1, пластрон ($\times 0,75$), вид сверху; Южная Гоби, Бамба-Худук; верхний мел, нэмэгэтинская свита



фиг. 1

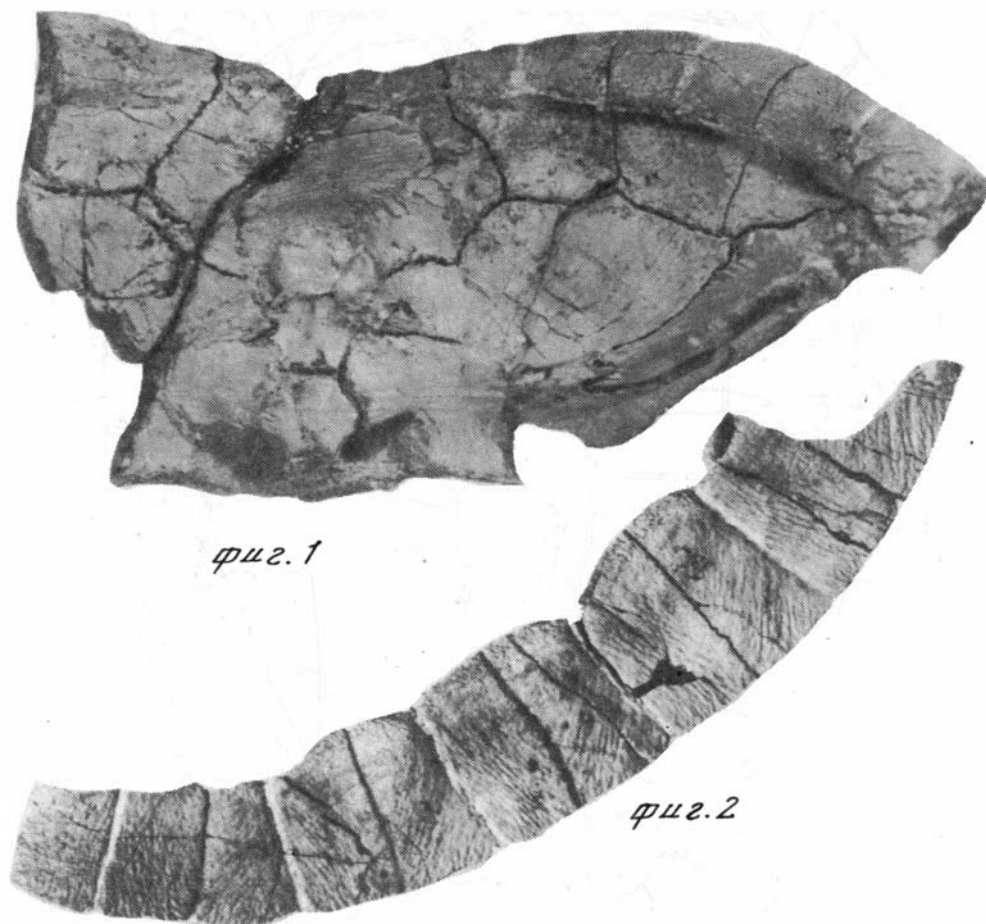


фиг. 2

Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974; экз. ПИН № 4064-1, Южная Гоби, Бамба-Худук; верхний мел, нэмэгэтинская свита

Ф и г. 1. Nuchale, I периферальная и I невральная пластинки со смежными частями I реберных пластинок (вид сверху) (× 1,1)

Ф и г. 2. II и III периферические пластинки левой стороны со смежной частью I реберной пластинки (вид сверху) (× 1,2)



фиг. 1

фиг. 2

Gravemys barsboldi Sukhanov et Narmandakh, 1974

Ф и г. 1. Передняя часть карапакса (× 00), вид снизу, экз. ПИН № 4064=1; Южная Гоби, Бамба-Худук; верхний мел, нэмэгтэинская свита

Ф и г. 2. Задние краевые пластинки (неполная VII, XIII–XI и rugale) левой стороны (× 1), вид сверху, голотип: южная Гоби, Хэрмин-Цав; верхний мел, (?) верхи барунгойской свиты

сечения краевых пластинок ясна из рис. 5. Важно отметить, что высота дорзальной и вентральной (пластральной) лопастей мостовых пластинок или равна или же больше у последних, тогда как у *M. elegans*, как правило, первые заметно выше вторых. Свободные края I, II и передней части III peripheralia приострены. Сами эти предмостовые пластинки относительно массивнее всех замостовых (максимальная толщина I peripheralia у экз. № 4064–1 – 8 мм; II – 11,5 мм). III и VII peripheralia наиболее массивные (толщина III peripheralia в области шва с IV составляет 23 мм, VII в шве с VIII – 24 мм), промежуточные более тонкие (толщина пластральной лопасти у peripheralia 5,5 мм). Их внутренние стороны лишены ямок, в которые могли бы входить свободные концы ребер, укрепляя костно-периферальный шов). VIII–XI краевые пластинки почти плоские с острым наружным краем (толщина у голотипа VIII – 11,0 мм; IX и X – 7 мм). На внутреннем крае они несут неглубокие широкие желобовидные впадины для концов соответствующих ребер.

Как уже отмечено выше, пластрон соединен с карапаксом широкими мостами

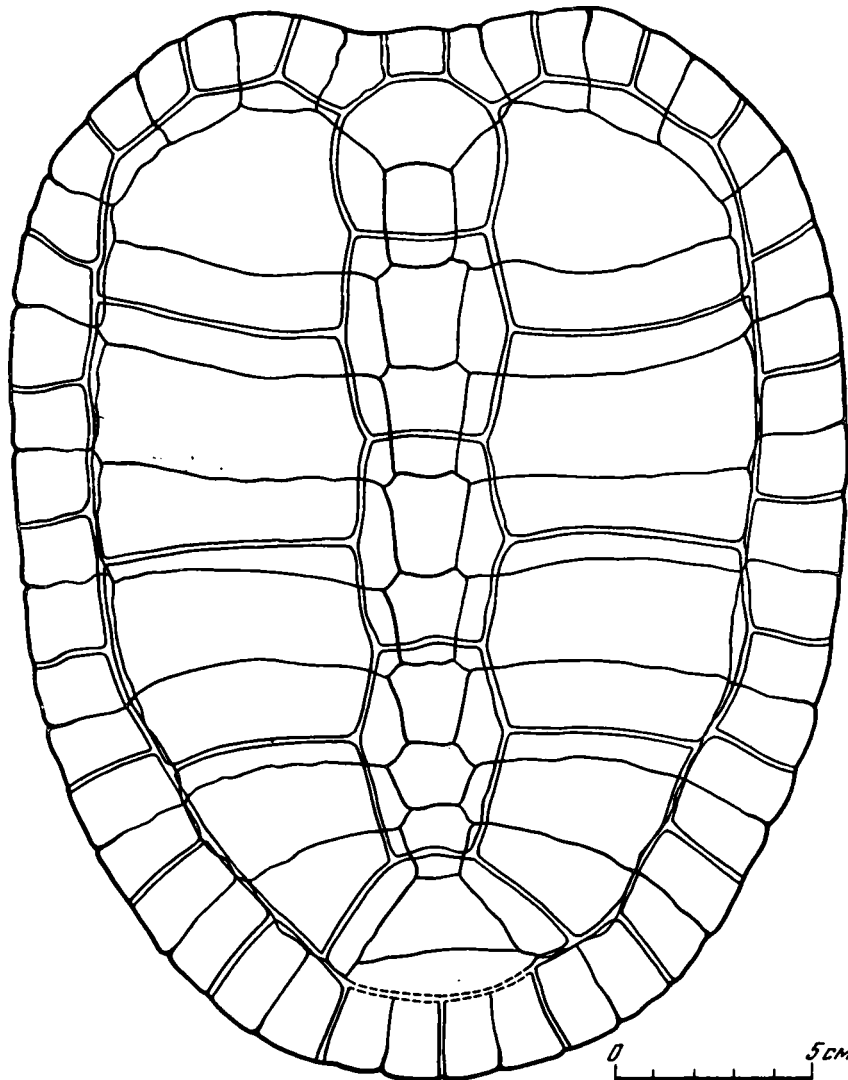


Рис. 1. Реконструкция панциря *Gravemys barsboldi* Sukhanov et Narmandakh, 1974 (вид сверху). Передние 2/3 даны в основном по экз. ПИН № 4064-1, задняя часть по голотипу

(130% половины ширины пластрона или 45% длины пластрона). Краниолатеральный угол моста у голотипа достигает задней части III краевой пластинки (у экз. № 4064-1 — слегка не достаёт до нее), каудолатеральный — середины VII *peripherale*. Однако если подмышечная вырезка располагается на том же уровне, что и передний край самого моста, то паховая вырезка идет заметно дальше вперед до уровня заднего края VI краевой пластинки. Все это приводит к тому, что подмышечные вырезки сравнительно короткие (94 мм)¹, а паховые — длинные (около 150 мм). Соответственно передняя доля пластрона почти вдвое короче задней.

Сама передняя доля широкая в основании, но быстро суживающаяся вперед, образуя клин с углом примерно в 60°. Передний край почти прямой, усеченный,

¹ От середины переднего края нухальной пластинки до центра вырезки.

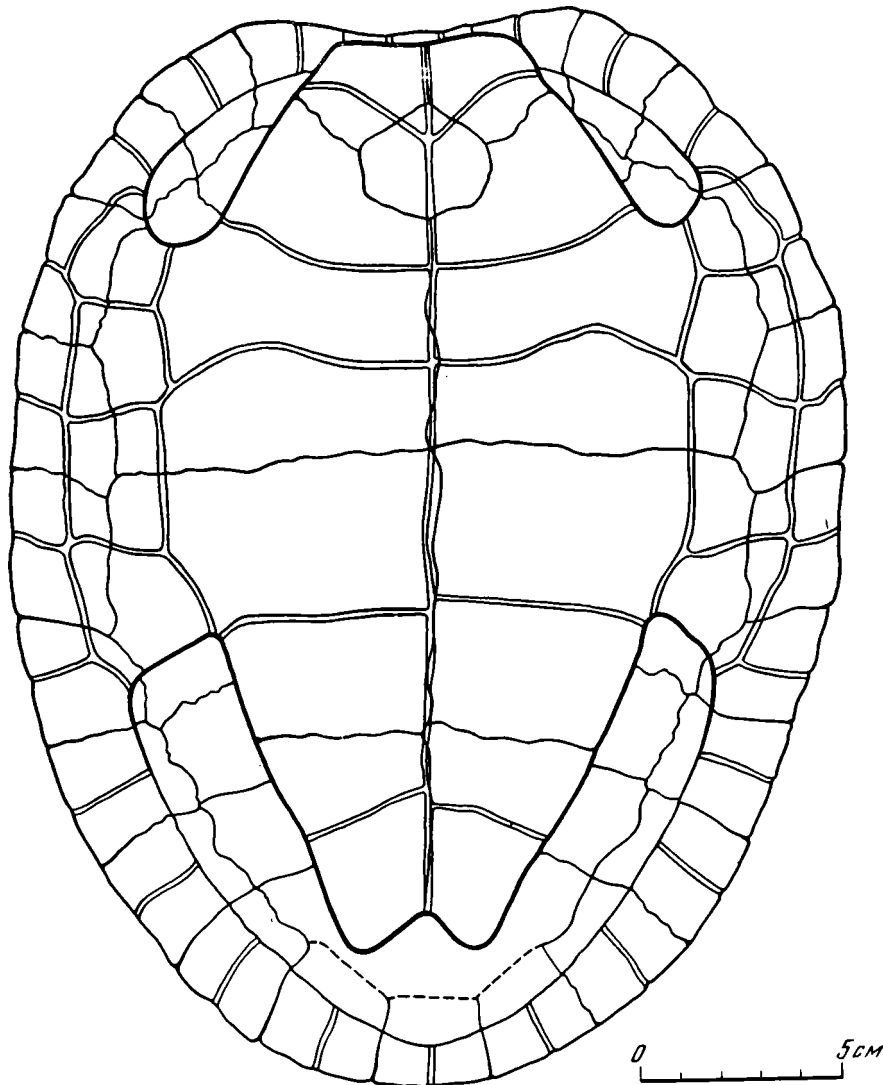


Рис. 2. Реконструкция панциря *Gravemys barsboldi* Sukhanov et Narmandakh, 1974 (вид снизу). Пластрон и передняя часть карапакса по экз. ПИН №4064-1, задняя часть карапакса по голотипу

с неглубокой гулярной вырезкой. Свободные латеральные края доли также почти прямые, что придает ей форму равносторонней трапеции. Задняя доля клиновидно (угол около 50°) сужается назад, причем латеральные края имеют характерный выгиб с центром у феморо-анальной борозды. Сзади имеется глубокая анальная вырезка.

Пластрон (рис. 2) состоит из обычного набора костных пластинок: эндопластрона и парных эпи-, гио-, гипо- и ксифипластронов. Обращает внимание положение эндопластрона, который своим задним краем достигает или почти достигает уровня подмышечных вырезок, что, видимо, связано с их малой величиной и короткостью передней губы пластрона. Как гиогипопластральный, так и гипоксифипластральный швы почти прямые, перпендикулярные к средней линии.

Эпипластроны большие, снаружи имеют правильную пятиугольную форму; длина

шва с гиопластроном близка к длине эпи-эндопластрального шва; интерэпипластральный шов короче их. Передний свободный край эпипластронов у голотипа заметно длиннее латерального, но у экз. № 4064—1 они почти равны. Форма эпипластрона при виде изнутри иная (табл. VI): шов с эндопластроном и большей частью гиопластрона образует почти прямую линию, лишь слегка отклоняющуюся назад в своем ходе от средней линии. Он образует самую длинную сторону пятиугольника. Латеральная часть шва с гиопластроном круто поворачивает вперед и слегка латерально, образуя, таким образом, самую короткую сторону. Изменение обихих очертаний эпипластрона с внутренней стороны обязано латерокаудальному выросту его, кроющему сверху (изнутри) соответствующий край гиопластрона. Свободный край эпипластронов приострен. Латеральные его части слегка отогнуты вверх. На внутренней их поверхности по обеим сторонам от интерэпипластрального шва имеется пара уплощенных впадин, которые спереди окаймляет небольшое утолщение эпипластральной губы. Наиболее толстая часть эпипластронов находится у контакта с эндопластроном и в середине эпи-гиопластрального шва. Латеральные края эпипластронов в борозде между гулярными и пекторальными щитками вогнуты. Таким образом, гулярный выступ заметно выдается вперед.

Эндопластрон большой, широкий (ширина несколько превышает длину), шести-угольный. Сзади он лишь немного не достигает уровня подмышечных вырезок. С внутренней стороны (табл. VI) эндопластрон по форме приближается к равнобедренному треугольнику. Основание его, направленное вперед, образовано переднелатеральными сторонами, которые вытянуты почти в прямую линию. Заднелатеральные стороны длинные (28—29 мм при средней длине эндопластрона изнутри 32 мм). Максимальная ширина эндопластрона изнутри достигает 27 мм. Таким образом, заднелатеральные края эндопластрона в значительной степени подстилают смежные края гиопластронов, что и приводит к его большей ширине снаружи, чем изнутри. Самый каудальный конец эндопластрона с внутренней стороны, наоборот, кроет гиопластральные края сверху и заходит назад за уровень подмышечных вырезок. Вдоль всей внутренней поверхности эндопластрона проходит заметный округлый гребень, который спереди пересекается поперечным валиком, соединяющим наружные углы пластинки. В средокрестии толщина эндопластрона достигает 9,5 мм.

Гиопластроны имеют короткие свободные латеральные края, составляющие всего 40%¹ от максимальной их длины (против 50% у *Mongolemys elegans*). В то же время гиопластроны образуют почти 60% длины моста. В связи с увеличением высоты (длины) краевых пластинок лишь относительно небольшая часть гиопластрона выходит за уровень подмышечной и паховой вырезок (не больше 1/4 ширины гиопластрона), тогда как у *M. elegans* эта часть превышает 1/3 ширины. Соответственно, она и не идет далеко вперед за уровень подмышечных вырезок. Свободный край гиопластрона довольно толстый (5—6 мм), округлый; несколько отступая от края и параллельно ему по внутренней поверхности гиопластрона идет утолщенное ребро жесткости (невысокий округлый валик, толщина пластинки в этом месте достигает 8 мм), переходящее вперед на эпипластроны, а назад упирающееся под углом в 110—115° в подмышечную подпорку. Гиопластральное основание последней занимает необычное положение: оно идет косо вперед и наружу по внутренней поверхности гиопластрона, образуя угол около 35—40° со средней линией и около 55° с поперечным ребром жесткости, образующим утолщенную часть гиопластронов (12 мм у средней линии) примерно на середине их максимальной длины. Это ребро не образует валика на внутренней поверхности пластрона. Скорее, это пологое возвышение близ средней линии, однако его роль в укреплении подпорок и направление действия сил ясны. Тем более необычно, что подмышечная подпорка, возвышаясь в месте пересечения основных ребер жесткости передней половины пластрона, занимает косое относительно их по-

¹ Измеряются от переднелатерального угла по прямой до уровня подмышечных вырезок.

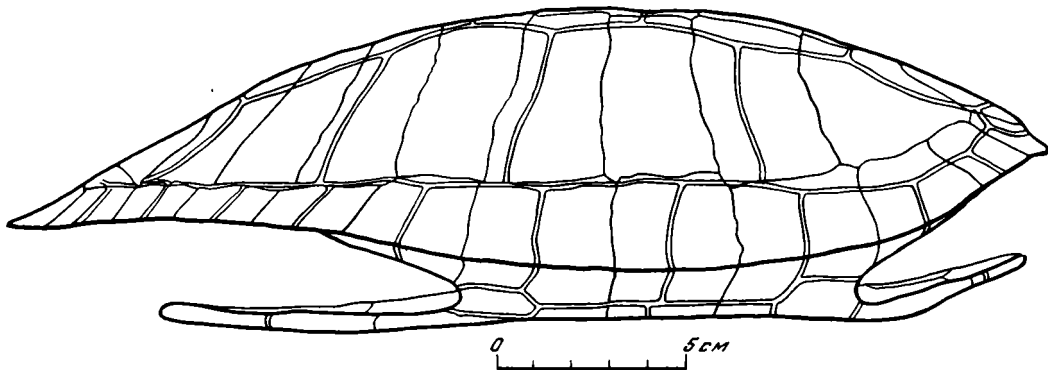


Рис. 3. Реконструкция панциря *Gravemys barsboldi*. Sukhanov et Narmandakh, 1974 (вид сбоку)

ложение, упираясь в новое ребро жесткости, которое у *M. elegans* едва намечено. Это можно сопоставить с направлением самой подпорки, внутренний край которой, если смотреть со стороны сагиттального разреза направлен вперед и вверх примерно под $50-60^\circ$ к плоскости пластрона. У *M. elegans* же подпорка занимает более вертикальное положение (около 80°), а ребра жесткости естественно переходят в ее основание.

Вторая особенность разбираемого узла пластрона у *G. barsboldi* это то, что основание подпорки оказалось смещенным назад от края подмышечной вырезки, который приобрел вид своеобразного карниза. Видимо, именно его разрастание вперед и вызвало уменьшение подмышечной вырезки и увеличение длины моста при относительной неизменности положения самой подпорки относительно пластрона.

Подмышечная подпорка представляет собою костную пластинку, плоскость которой наклонена вперед и внутрь от своего основания, идущего, как уже отмечалось, косо вперед и наружу. Ребром жесткости ее лопасти служит идущее вперед, вверх и вбок утолщение (8 мм), упирающееся в III *peripherale* в месте контакта ее с описанным выше гребнем на внутренней поверхности I реберной пластинки. Как снаружи, так и внутри от этого утолщения подпорка несколько тоньше (4–5 мм). Внутренний ее край сперва идет в направлении, близком к направлению ребра жесткости, лишь слегка медиальнее, но затем поворачивает медиально к концевой части самой подпорки, определяя тем самым форму подмышечного просвета (рис. 4). Ширина шовной поверхности с I *costale* достигает 6,5–7 мм в дистальном конце реберной пластинки и примерно 5,5–6 мм у конца подпорки. С IV краевой пластинкой сама подпорка не контактирует, однако, толщина гиопластрона в месте контакта с передней частью IV *peripherale* максимальная (11 мм).

Гиопластрон имеет длинный шов с краевыми пластинками (V–VII), наиболее каудо-латеральный угол его доходит до уровня примерно середины свободного края и далеко назад за уровень паховых вырезок. Мостовая часть гиопластрона, расположенная латеральнее линии, соединяющей подмышечную и паховую вырезки, несколько шире, чем соответствующая часть гиопластрона, что связано с большим удалением центра паховой вырезки от края панциря, чем подмышечной. Свободный край округлый, относительно тонкий (5 мм) при толщине гиопластрона у средней линии около 6 мм у контакта с гиопластроном и 11 мм в поперечном ребре жесткости, расположенном между основаниями паховых подпорок. Кроме того, вдоль наружного края и почти параллельно ему идет мощное утолщение (в шве с ксифипластроном 9–10 мм), идущее назад, постепенно утоньшаясь, в ксифипластрон (под углом в 20° к средней линии), а вперед, наоборот, утолщаясь и переходя плавно в паховую подпорку, которая поднимается от плоскости гиопластрона не

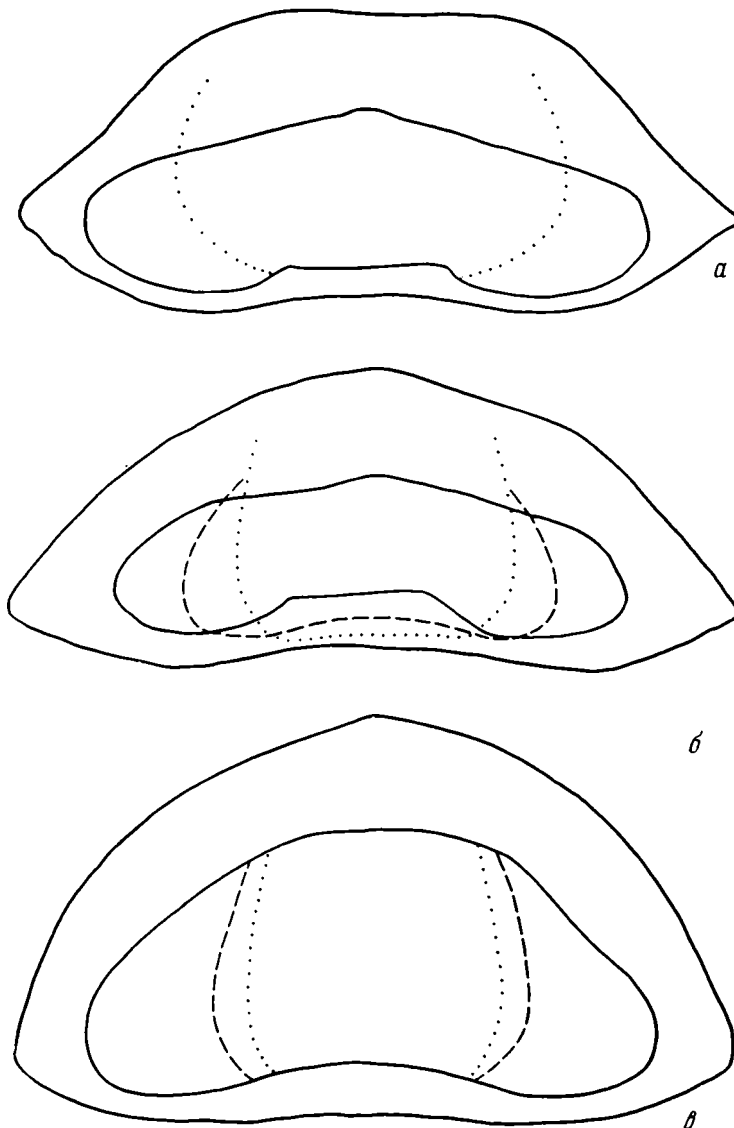


Рис. 4. Поперечное сечение панциря черепах из семейства Lindholmemydidae

а — *Mongolemys elegans* Khosatzky et Mlynarski, 1971; б — *Gravemys barsboldi* Sukhanov et Narmandakh, 1974; в — *Lindholmemyd elegans* Riabinin, 1935. Относительное положение и форму переднего отверстия панциря показывает сплошная линия, подмышечного просвета — штриховая линия, пахового просвета — пунктирная

только вверх, но и немного вперед, как бы продолжая контрфорс, образованный выше отмеченным утолщением. В своем основании подпорка имеет вид пилон, толщина которого в переднезаднем направлении достигает 11–12 мм, а в поперечном — примерно 20 мм. Лопасть подпорки расширяется латерально и дорзально, но сильно утоньшается (до 2–3 мм), кроме нескольких ребер жесткости, из которых одно идет по внутреннему краю (толщина 5 мм), второе — ближе к краю панциря. Последнее образует зубовидный отросток, входящий в ямку на каудо-медиальном углу VII краевой пластинки и, видимо, дотягивается до VIII periphærale.

Лопасть подпорки, направленная, как уже сказано, при отхождении от гипопластро-

на несколько вперед, затем делает выгиб в противоположном направлении, так что контакт ее с карапаксом осуществляется в положении, более каудальном по отношению к основанию подпорки. Подпорка, видимо, вообще не контактирует с V реберной пластинкой, а лишь с передним краем внутренней поверхности VI costale. У *Mongolemys elegans* это происходит или по середине V или в месте контакта ее с VI и тем не менее у последнего уже с самого основания паховая подпорка направлена вверх и назад, а не вперед. Соответственно у него больше развито поперечное ребро жесткости гипопластронов, а не заднее, как это наблюдается у *Gravemys*, а последнее идет по самому краю, а не несколько отступя от него. Край же *Gravemys* несколько оттянут, образуя подобие губы, отделенной от утолщенного ребра жесткости неглубоким, широким желобом. В паховой вырезке гипопластрон не образует карниза, отмеченного у гипопластронов, и подпорка, таким образом, отходит от самого края.

Гипо-ксифипластральный шов снаружи прямой, идущий поперек срединного шва. Ксифипластроны сильно сужаются назад, латеральные их края вогнуты с центром выемки в феморо-анальной борозде. В сечении края округлые. Анальная вырезка относительно невелика (около 15% максимальной длины ксифипластронов), ее ширина около 32 мм при глубине 9 мм. На внутренней поверхности ксифипластронов заметны слабо выраженные шероховатости для контакта с тазовыми костями. Они имеют форму вытянутых овалов (около 20 мм длины), длинные оси которых направлены вперед и вбок под некоторым углом к средней оси. Максимальная толщина ксифипластронов в месте контакта с гипопластропами (8 мм), минимальная — в передней части межксифипластрального шва.

Роговой покров содержит нормальное число щитков как на карапаксе (*praesentrale*, 5 *centralia*, 4 пары *pleuralia* и 12 пар *marginalia*), так и на пластроне (парные *gularia*, *humeralia*, *pectoralia*, *abdominalia*, *femoralia* и *analia* и 4 пары *inframarginalia*).

Прецентральный щиток большой, его длина составляет около 1/3 длины нухальной пластинки, а передняя ширина более 1/3 ее ширины. Он почти субквадратен (у экз. № 4064—1 ширина чуть больше длины) или имеет вид трапеции с более коротким передним основанием (у голотипа). У обоих экземпляров он заходит на внутреннюю поверхность *nuchale* (примерно на 5–6 мм).

I *centrale* имеет форму круга, задний край которого обрезан по более или менее прямой борозде, отмечающей его границу со II центральным щитком. Ширина его слегка превышает длину. В то же время он шире остальных центральных щитков, кроме последнего.

Последующие три центральных щитка (II–IV) по форме близки к прямоугольнику. Их длина заметно больше максимальной ширины. Спереди назад щитки становятся длиннее. Латеральные их края почти прямые. Задний край IV *centrale* уже переднего. V *centrale* большая и широкая. Передняя половина его, видимо, трапецевидной формы. Очертания задней половины на нашем материале установить нельзя.

Форма плевральных щитков обычна. Лишь II и IV *pleuralia* дистально заметно расширяются, а у III — проксимальная ширина равна дистальной. В связи с узостью средних центральных щитков длина *pleuralia* становится относительно большей. Соответственно, ширина II и III *centralia* равна или меньше половины длины II *pleurale*. Для сопоставления можно указать, что у *Mongolemys elegans* она ближе к 2/3 этой длины.

Все маргинальные щитки не заходят на реберные пластинки. Однако, если маргинальные щитки на I–III *peripheralia* (т.е. II и III) в значительной степени отстоят от косто-периферального шва, то, начиная с IV *marginale* плевро-маргинальная борозда приближается или даже начинает совпадать (у голотипа) с косто-периферальным швом. Характерно, что маргинальные щитки, лежащие за мостами, не становятся короче (ниже) передних, предмостовых. У голотипа их высота, видимо, равна высоте соответствующих краевых пластинок. В результате XII *marginalia* имеют субквадратную форму (а не треугольную или очень низкую, но широкую, как у

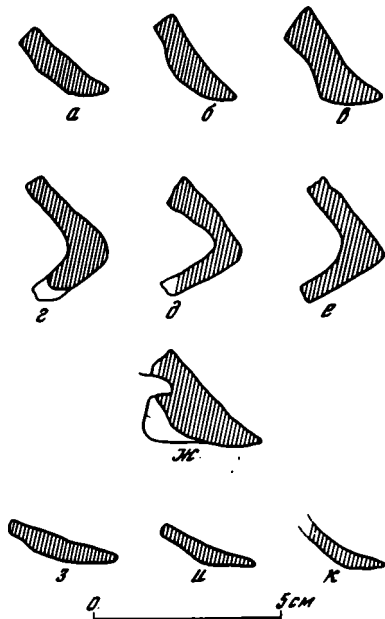


Рис. 5. Поперечное сечение краевых пластинок *Gravidus barsboldi* Sukhanov et Narmandakh, 1974

а — по контакту пучале и I правой periphale; б — по контакту I и II правых periphale; в — по контакту II и III р.; г — по контакту III и IV р.; д — по контакту V и VI р.; е — по контакту VI и VII р.; ж — VII р. dex. сзади (по контакту с VIII р.); з — по контакту VIII и IX р.; и — по контакту IX и X р.; к — по середине rugale (з, и, к — по голотипу, остальные — по экз. ПИН № 4064-1)

M. elegans), а борозда, отмечающая их границу с V centrale, лежит или в области шва между rugale и II suprarugale или, может быть, даже в пределах последнего (следов борозды на самой хвостовой пластинке нет). Все маргинальные щетки заходят на вентральную поверхность карапакса, причем кожно-роговая борозда отстоит от наружного края более чем наполовину высоты передних краевых пластинок, более чем на 2/3 высоты задних краевых, и относительно приближается к краю лишь в области середины переднего края пучале (около 1/7 длины пучале) и середины rugale (чуть меньше 1/2 высоты).

Роговое покрытие пластрона характеризуется наличием полного ряда подкраевых щитков и отсутствием интергулярных.

Гулярные щитки большие. Они заходят на переднюю четверть эндопластрона. В связи с этим длина их по средней линии увеличивается и становится вдвое большей по сравнению с длиной латерального края, а гулярно-гумеральные борозды сходятся к средней линии под углом, близким к 50. Следует отметить, что гулярные щитки заходят и на внутреннюю (дорзальную) сторону эпипластронов (табл. VI), особенно в их переднелатеральных углах (почти на 6 мм у экз. № 4064-1). Из-за удлинения гулярных щитков медиальная длина плечевых щитков становится меньше их длины по свободному краю. Гумеро-пекторальная борозда от краев передней доли пластрона образует широкий дугообразный прогиб назад. В результате у средней линии humeralia заходит назад за уровень подмышечных вырезок, а гумеро-пекторальная борозда проходит далеко позади эндопластрона. На дорзальную поверхность пластрона плечевые щитки почти не заходят.

Все сказанное выше приводит к сужению грудных щитков, медиальная длина которых не уступает лишь таковой гулярных щитков. К этому следует добавить, что пекторо-абдоминальная борозда, идя от средней линии прямо вбок, далее латерально делает крутой выгиб выпуклостью вперед, что подчеркивает большую латеральную ширину pectoralia относительно их медиальной ширины.

Брюшные щитки крупнее всех остальных пластральных щитков: у них больше и медиальная длина и ширина. Абдомено-феморальная борозда идет почти по прямой линии на уровне паховых вырезок.

Медиальная длина бедренных щитков уступает их латеральной длине, так как феморо-анальная борозда от средней линии идет косо назад и в сторону. Как бедренные, так и анальные щитки немного заходят на внутреннюю поверхность пластрона (на 2-3 мм).

Подкраевые щитки не несут следов редукции и полностью отделяют собственно пластральные щитки (грудные и брюшные) от маргинальных.

II и III intramarginalia четырехугольные. Из всех подкраевых щитков наибольшим является последний, а у экз. № 4064-1 и предпоследний (у голотипа он уже). Характерной чертой подкраевых щитков является их смещение латерально. Обычно, как

у *Mongolemys elegans*, они полностью лежат на пластроне и их граница с маргинальными щитками более или менее совпадает со швом между карапаксом и пластроном. У *Gravemys barsboldi* они далеко заходят на краевые пластинки, участвующие в образовании мостов, особенно на IV, V и VI. Соответственно медиальные края *intramarginalia* также отодвинуты латерально от линии, соединяющей центры подмышечной и паховой вырезов. У голотипа все подкраевые щитки несколько уже, чем у второго экземпляра, особенно III *inframarginale* (его сокращение идет с пластральной стороны, судя по положению относительно шва между карапаксом и пластроном); у всех, кроме I, длина превышает ширину. I и IV *inframarginalia* заходят также на III и VII *peripheralia* соответственно.

Весь панцирь скульптурирован. Характер скульптуры, направление составляющих ее гребешков в определенных частях панциря у обоих экземпляров совпадает, что может говорить о видоспецифичности, а может быть и родоспецифичности, этих признаков.

Средняя часть карапакса, занятая центральными щитками (кроме V) и смежными частями *pleuralia*, имеет более сглаженный рельеф. Наиболее он выражен на дистальных 2/3 реберных пластинок, всех краевых и V центральной пластинках и передней части *puchale*. Вся скульптура организована в соответствии с положением роговых щитков. Так, центр поля, занятого II *pleurale*, скульптурирован зернышками, образующими у голотипа подобие шагреновой поверхности (табл. III). Ближе к краю панциря зернышки складываются в гребешки с явно выраженным дистальным направлением. Еще более четкие гребни занимают положение по переднему и заднему краям щитка — они ориентированы перпендикулярно к межплевральным бороздам. При этом полоса таких гребней у переднего края шире, чем у заднего, особенно у экз. № 4064-1. Примерно по такому же принципу организована скульптура под каждым плевральным щитком, что приводит к любопытным последствиям, более заметным у голотипа: четные реберные пластинки оказываются скульптурированными поперечными гребешками, сходящимися к межплевральной борозде, а нечетные — имеют преимущественно шагреновую поверхность. У экз. № 4064-1 центральное поле каждого *pleurale* имеет в медиальной половине зернышки, более сближенные, образующие подобие червеобразных валиков на поверхности соответствующих реберных пластинок, а в латеральной — отсутствует отмеченная у голотипа дистальная струйчатость, поверхность здесь более шагреновидная. Скульптура под V *centrale* состоит из гребешков, идущих от заднего края щитка веерообразно вперед и вбок.

Под нухальным щитком гребни имеют продольное направление, а под маргинальными — расходятся веером от межмаргинальных борозд (табл. VII, VIII, фиг. 2), т.е. вперед и вбок или назад и вбок. Под центром маргинальных щитков, т.е. в области интерпериферальных швов, эти гребешки, несколько сглаживаясь, сходятся под большим (в передней части карапакса) или меньшим (в задней части) углом. В области мостовых маргинальных щитков гребешки почти параллельны наружному краю карапакса.

Центральная часть пластрона также более сглажена¹, а области, соответствующие разным щиткам, различаются своей скульптурой. Части эпипластронов, покрытые гулярными щитками, орнаментированы гребешками, состоящими из отдельных удлиненных зернышек и идущими веерообразно из медио-каудальных углов *gularia*, т.е. вперед и наружу. Плечевые щитки покрывают поле, составленное из заднебоковых частей эпипластронов, эндопластрона, гиопластронов и в каждой области направление гребешков различно: на эндопластроне они поперечны, на эпипластромах — перпендикулярны эпи-гиопластральным швам; гиопластральные области покрыты в основном гребешками, идущими в более или менее продольном направлении, лишь сразу за

¹ Вообще поверхность черепахи № 4064-1 более гладкая, чем у голотипа. В какой-то степени, это видимо, связано и с условиями захоронения. Голотип был найден в относительно слабо сцементированном тонкозернистом песке, а второй экземпляр — в плотном грубозернистом песчанике. То же наблюдается у *Mongolemys elegans*: панцири из глины или песка имеют более проработанную скульптуру, а из плотного песчаника как бы окатаны.

эндопластроны поверхность более шагреневидна. Все эти разнообразно ориентированные гребешки встречаются в центре каждого плечевого щитка по эпи-гиопластральному и эндо-гиопластральному швам.

Под грудными щитками гиопластроны имеют скульптуру из зернышек, не слагающихся в гребни с определенным направлением, а под брюшными поверхность пластрона покрыта продольной струйчатостью. Бросается в глаза отсутствие гребешков, идущих перпендикулярно к борозде, разделяющей брюшные и подкраевые щитки.

Под феморальными щитками гребешки идут от абдомено-феморальной борозды в средней части пластрона назад, а более латерально отгибаются к свободному краю задней доли, т.е. опять расходятся веерообразно, а от феморо-анальной борозды — вперед и вбок. Однако в средней части этой области поверхность пластрона почти гладкая, а рельефность заметна в основном близ свободного края гипо-ксифипластрального шва и позади его. Скульптура под анальными щитками представлена неясно выраженными гребешками, идущими от феморо-анальной борозды почти прямо назад параллельно срединной борозде.

Под I, II и IV подкраевыми щитками гребешки, составляющие скульптуру, идут более или менее поперек пластрона, а под III intramarginale (это особенно хорошо выражено у экз. № 4064-1) гребешки, идущие из переднебокового угла косо назад и к середине, встречаются с гребешками, идущими им навстречу из противоположного по диагонали угла щитка. В двух других углах гребешки выражены слабее, тем не менее их направление угадывается — от одного угла к другому, диагональному. Таким образом, все эти гребешки сходятся к месту соединения гио-гипопластрального шва, шва между карапаксом и пластроном и шва между V и VI краевыми пластинками, образуя подобие креста.

Р а з м е р ы. Ниже приведены основные измерения обоих известных экземпляров *Gravemys barsboldi*. При этом следует учитывать, что типовой экземпляр подвергся значительному вертикальному сжатию, что привело к завышению широтных промеров (как и к некоторому искажению очертаний панциря). Кроме того, разрушения в задней части карапакса обуславливают некоторую неточность в определении общей длины карапакса. Соответственно весьма условно определена и длина второго экземпляра, вычисленная из относительных пропорций его и голотипа. Во всех случаях, когда измерения не могут быть приведены с соответствующей точностью, им предшествует знак (приблизленно), прочерк означает отсутствие у данного экземпляра измеряемого элемента, знак вопроса — наличие такой деформации или разрушения, что не позволяют провести измерение. Все измерения даны в мм.

Параметры	Голотип	экз. № 4064-1
Карапакс (длина/ширина)	~ 245,0/~200,0	~270,0/~ 210,0
Nuchale (длина/ширина)	34,0/55,0	38,5/53,0
Neuralia (длина/ширина):		
I	26,5/18,2	27,8/19,6
II	21,5/22,0	24,0/23,8
III	23,5/20,1	25,1/21,0
IV	23,0/21,0	23,7/21,0
V	21,0/20,8	21,8/19,0
VI	19,8/20,2	—
VII	14,2/20,1	—
VIII	18,0/17,8	—
Suprapygale I (длина/ширина)	19,0/~ 38,0	—
Suprapygale II (длина/ширина)	>11,0/> 42,0	—
Pygale (длина/ширина по свободному краю)	≥ 20,0/34,6	—
Costalia (длина/ширина проксимальная):		
дистальная		
I	~ 77,0/25,0	79,0/28,0
	42,0	43,0
II	~ 85,0/22,0	87,0/21,0
	29,0	25,2

Параметры	Голотип	экз. № 4064-1
Costalia (длина/ширина проксимальная / дистальная) :		
III	~ 89,0/24,0 26,0	~ 92,0/29,0 32,0
IV	86,0/23,0 31,5	~ 88,0/23,0 29,0
V	~ 82,0/22,5 22,0	~ 89,0/26,5 29,0
VI	~ 72,0/19,6 24,5	—
VII	~ 58,0/16,0	—
VIII	> 24,0 ~ 46,0/12,0 > 27,0	—
Peripheralia (длина/ширина по свободному краю) :		
I	26,2/27,7	29,0/29,0
II	26,9/31,0	30,0/31,0
III	21,6/31,7	28,2/33,0
IV	22,0/32,0	28,3/35,5
V	24,6/32,4	29,5/35,5
VI	26,0/37,0	30,7/37,1
VII	?	31,4/37,2
VIII	30,7/31,8	—
IX	28,5/30,6	—
X	26,6/27,0	—
XI	25,0/29,8	—
Praecentrale (длина/ширина)	12,0/14,0 и 17,0	13,0/15,0
Centralia (длина/ширина) :		
I	40,0/48,0	43,0/46,0
II	45,0/40,0	48,0/42,0
III	47,0/39,0	50,0/40,0
IV	50,0/38,0	—
V	> 40,0 / > 60,0	—
Pleuralia (длина/ширина проксимальная / дистальная) :		
I	> 80,0/макс. 67,0	75,0/макс. 64,0
II	?/47,0 > 62,0	87,0/51,0 68,0
III	?/47,0 49,0	85,0/?
IV	55,0/29,0 ~ 51,0	—
Marginalia (длина/ширина по свободному краю) :		
I	23,0/23,0	23,0/20,6
II	19,0/29,0	20,0/30,0
III	18,0/29,0	20,0/30,0
IV	20,0/33,0	21,0/31,0
V	26,0/33,0	26,0/35,0
VI	26,0/33,0	28,0/37,0
VII	26,0/~32,0	28,0/40,0
VIII	?/33,0	27,0/?
IX	28,0/31,0	—
X	26,0/28,0	—
XI	25,0/28,0	—
XII	20,0/28,0	—
Пластрон (длина макс. / ширина по средн. линии)	? / 150,0 220,0	230,0 / 155,0 221,0
Мосты: правый/левый (миним. длина)	94,0/~100,0	104,0/108,0

Параметры	Голотип.	экз. № 4064-1
Передняя доля (длина/ширина в гумеро-пекторальном шве)	49,0/100,0	50,0/103,0
Задняя доля (длина/ширина в основании)	91,0/90,0	81,0/107,0
Эпипластрон (медиальн. длина/макс. ширина)	~ 10,0/34,0	15,5/34,0
Эндопластрон (длина/ширина)	~36,0/34,0	29,0/32,5
Гипопластрон (медиальн. длина)	57,0	58,0
Гипопластрон (медиальн. длина)	~71,0	70,0
Ксифипластрон (медиальн. длина)	?	49,0
Gulugia (медиальн. длина/макс. ширина)	~200,0/~33,0	24,0/31,0
Humeralia (медиальн. длина)	~ 40,0	34,0
Pectoralia (медиальн. длина)	27,0	25,0
Abdominalia (медиальн. длина)	57,0	61,0
Femoralia (медиальн. длина)	42,0	49,0
Analial (медиальн. длина)	40,0	32,0
Inframarginalia (длина/ширина по контакту с марг. щитками):		
I	17,0/22,0	34,0/29,0
II	28,0/29,0	31,0/29,0
III	29,0/19,0	34,0/26,0
IV	40,0/31,0	43,0/35,0

Анализируя приведенные выше данные можно отметить, что ряд размерных величин у обоих в общем близких по длине экземпляров не совпадает. Некоторые из них уже были обсуждены в тексте. Здесь же следует указать, что у голотипа несколько шире нухальная пластинка и I центральный щиток, а также I плевральный щиток. В то же время у него длиннее и уже задняя доля пластрона, шире эндопластрон, плечевые и грудные щитки, а III подкраевой щиток уже.

Распространение. Верхний мел (? верхи барунгойотской и нэмэгэтинская свита) Центральной Азии (Южная Гоби).

ЛИТЕРАТУРА

- Несов Л.А., Хоцацкий Л.И. Черепахи рода *Lindholmemys* позднего мела СССР. — В кн.: Ежегодник Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1980, т. 23, с. 250–264.
- Рябинин А.Н. Остатки черепах из верхнемеловых отложений пустыни Кызылкум. М.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 69–78. (Тр. Палеозоол. ин-та СССР; Т. 4).
- Суханов В.Б. Подкласс Testudinata. — В кн.: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука, 1964, с. 354–438.
- Суханов В.Б., Нармандах П. Предварительные итоги изучения вымерших черепах МНР. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1974, № 5, с. 145.
- Суханов В.Б., Нармандах П. Палеоценовые черепахи Монголии. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976, с. 107–133. (Тр. ССМПЭ; Вып. 3).
- Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. Новые данные о позднемеловых черепахах Южной Монголии. — В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. М.: Наука, 1975, с. 214–229. (Тр. ССМПЭ; Вып. 2).
- Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. О стратиграфическом и систематическом положении некоторых пресноводных черепах из новых меловых местонахождений Монголии. — В кн.: Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979, с. 58–76. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Чхиквадзе В.М. Новые данные об ископаемых черепахах Монголии, Китая и Восточного Казахстана. — Сообщ. АН ГССР, 1976, т. 82, № 3, с. 745–747.
- Khosatzky L., Mlynarski M. Chelonians from the Upper Cretaceous of Gobi Desert, Mongolia. — *Palaeontol., pol.*, 1971, N 25, p. 131–144.
- Yeh Hsiang-k'uei. Cenozoic chelonian fossils from Nanhsiung, Kwangtung. — *Vertebr. Palasiat.*, 1974, vol. 12, N 1, p. 26–42.

ХАМПСОЗАВРИДЫ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

В последние годы значительно возрос научный интерес к удивительному семейству пресноводных рептилий — *Champsosauridae*. Много нового в познание общих закономерностей эволюции группы внесло изучение ее азиатских компонентов, особенно древнейших форм, найденных в раннем мелу Монгольской Народной Республики.

Более ста лет назад, определяя разрозненные позвонки из верхнемеловых отложений Монтаны (США), Е.Д. Коп установил новый подотряд примитивных рептилий — *Choristodera* (Cope, 1884). Особо отмечая слабую связь невральных дуг с телами, отсутствие хордальных отверстий и раздельное окостенение крестцовых позвонков, исследователь "интуитивно" придавал этим признакам большое таксономическое значение. Но когда на основании более полных сборов было выявлено своеобразие строения всего животного, названного Копом *Champsosaurus*, то правомерность выделения сем. *Champsosauridae*, а также подотряда *Choristodera* не вызвала никаких сомнений в ученом мире. Необычность морфологии хористодер подчеркивал и Л. Долло, возводя группу в ранг отряда (= *Simoesosauria*) (Dollo, 1884).

Положение рассматриваемых животных в системе рептилий не совсем ясно. С самого начала хористодер чаще всего сближали с ринхоцефалами. Но А.Ш. Ромер, указывая на отсутствие у них "клюва" и пинеального отверстия (имелась лишь депрессия на вентральной поверхности теменной кости, вмещавшая орган), псевдоакродонтность зубов (коронки прирастали к краям челюстей, помещаясь однако в неглубоких "альвеолах") и развитие вторичного нёба, ввел хористодер в состав *Eosuchia* (Romer, 1945). В итоге группа заняла место среди примитивных диапсид неясного происхождения (Russell, 1956).

У хористодер, по-видимому, очень древние генеалогические корни. Существенной особенностью, указывающей на это, является некоторое несоответствие крыши черепа диапсидного типа и мозговой коробки весьма архаичного строения, имеющей много общего с эндокранием котилозавроидных рептилий. Эволюционный процесс затронул здесь в основном кости покровного происхождения, оставив структуру мозговой коробки почти в первобытном состоянии (Fox, 1968).

Причиной основных морфологических изменений, происходивших в организме хористодер, была водная адаптация — главное направление развития группы. Переход к питанию рыбой особенно резко отразился на конструкции челюстного аппарата и связанных с ним элементов. Путем утраты кинетизма нёба (присутствие и положение эпиптеригоида может указывать на степень развития базиптеригоидного сустава у предковых форм) и зарастания межптеригоидной ямы сформировалась жесткая челюстная платформа. Удлинилось рыло, развилось вторичное нёбо, наружная ноздря заняла терминальное положение. Уплотнение черепа сопрягалось с дорсальным перемещением орбит и разрастанием височных дуг. С удлинением челюстей челюстной сустав все более смещался вперед (Ефимов, 1975; Erickson, 1972).

Развитие хвоста как основного органа движения в воде, "полусиренное" состояние поясов конечностей и позвоночника, формирование плавательных перепонки на кистях и стопах, возникновение брюшного щита из гастральных ребер и усиление "пахиосто-за" (здесь — дистальное вздутие ребер с одновременным увеличением пористости костной ткани) дорсальных — также результат образа жизни этих хорошо плавающих и ныряющих рыбоядных хищников.

Группа в целом морфологически компактна и эволюционно инертна, почему трудно уловить ее соотношение с другими рептилиями. Находки раннемеловых форм в Монголии дают некоторое представление о ее медленном развитии во времени. Тем более что, видимо, древнейшая центральноазиатская ассоциация хампсозаврид явилась предковой для североамериканской и западноевропейской.

История открытия хампсозаврид в Азии достаточно интересна. В конце июля 1949 г. небольшой отряд под руководством Я.М. Эглона (в составе Монгольской Палеонтологической экспедиции АН СССР) привез с нижнемелового местонахождения Хамарин-Хурал в Восточной Гоби остатки скелета "какого-то неизвестного крокодилообразного пресмыкающегося" (Рождественский, 1969). Это и была первая находка в Азии, к сожалению определенная лишь 30 лет спустя (Ефимов, 1979).

С 1956 г. в печать проникали сведения о наличии хампсозаврид в мелу о-ва Тимор (Индонезия), видимо случайные (Huene, 1956). В 1964 г. была описана верхняя челюсть хампсозавриды из мела Северного Китая, ошибочно отнесенная к новому роду и виду крокодила из подсем. Томистомин (Young, 1964). И только в 1971 г. при раскопках на местонахождении Хурэн-Дух в МНР, проводившихся Совместной Советско-Монгольской Палеонтологической экспедицией, было твердо установлено присутствие хампсозаврид в Азии. Позднее публиковались описания хампсозаврид Монголии (Ефимов, 1975, 1979) и был заново переопределен "крокодил" из Китая (Sigogneau-Russell, 1981). Таким образом, Центральная Азия вошла в ареал расселения семейства.

Наиболее древним хампсозавридом следует считать *Tchoiria pamsarai* из местонахождения Хурэн-Дух в МНР. Возраст отложений, из которых происходит типовой экземпляр, соответствует апт-альбу (Шувалов, 1974), хотя отдельные данные указывают на поздне-неокомский стратиграфический уровень (Рождественский, 1974). Важно отметить, что остатки двух других, описываемых ниже новых форм из Хурэн-Духа, найдены значительно выше по разрезу и, следовательно, геологически они моложе.

Нижнемеловой возраст *Tchoiria magna* из местонахождения Хамарин-Хурал зафиксирован на полевой этикетке 1949 г. По современным представлениям, это, видимо апт-альб.

Возраст единственной китайской находки — *Ikechosaurus sunailinae* согласно предварительной полевой датировке — нижнемеловой, но при публикации исправлен на позднемеловой (Young, 1964). Точно не установлен он и при переописании формы (Sigogneau-Russell, 1981).

Палеогеографическая обстановка конца раннего мела в Центральной Азии благоприятствовала расселению хампсозаврид. Подавляющая часть их массовых захоронений приурочена к пескам дельтовых областей рек, впадавших в обширный озерный бассейн (Шувалов, 1974). Озера развивались здесь в условиях умеренно-аридного климата материкового типа, во время очередной фазы гумидизации, наступившей в апт-альбе. В регионе преобладали ландшафты саванн с отдельными оазисами и галерейными лесами вдоль рек (Синицын, 1967). В фауне доминировали различные динозавры, встречались черепахи, а водоемы изобиловали рыбой, составлявшей основу питания хампсозаврид. Возможно, нередко встречающиеся в апт-альбских отложениях Монголии спирально закрученные копролиты, переполненные остатками костных ганоидов, — следы жизнедеятельности этих рыбадных хищников.

Труп *T. pamsarai* (экз. 3386/1) был захоронен на животе и, видимо, быстро занесен крупным речным песком. О некоторой мацерации мягких тканей свидетельствуют сдвинутые в стороны смещенные конечности и ребра, перевернутая левая ветвь нижней челюсти, утрата кистей и задней части скелета. Активному расчленению подверглись скелеты молодых особей экз. № 3386-2, 3, 5, 6, захороненных в более мелком песке, но, видимо, и дольше находившихся под воздействием экзогенных факторов: растаскивание хищниками, окатывание.

Вообще для местонахождения Хурэн-Дух очень характерны захоронения "на месте" (Новодворская, 1974), что подтвердили и новейшие находки хампсозаврид *in situ* при раскопках 1981 г.

Озерно-речной генезис отложений с остатками хампсозаврид типичен и для других районов Земли. Часты захоронения в пресноводных углях — лигнитах (Brown, 1905). В Монголии в углистых осадках подобного типа был найден скелет гигантского хампсозавриды "*T.*" *magna*.

Замечательно почти полное отсутствие крокодилов в нижнем мелу Монголии, что,

видимо, свидетельствует о сильной конкуренции, оказанной им со стороны хампсозаврид, ведущих сходный образ жизни. Совместные находки хампсозаврид и крокодилов крайне редки и в других регионах мира (Sigogneau-Russell, 1981). В Центральной Азии крокодилы полностью замещают хампсозаврид с начала позднего мела и есть основания полагать, что их исчезновение здесь — лишь следствие каких-то изменений в температурном, трофическом или солевом режимах озерно-речных систем того времени. Во всяком случае имеются сведения о некоторой аридизации климата и повышении минерализации многих озер Центральной Азии в позднем мелу, что не могло не сказаться на животных, лишенных костного панциря.

Изучение центральноазиатских хампсозаврид подтвердило видимую дивергентность в развитии семейства, представленного соответственно относительно короткорылыми (*Ikechosaurus*, *Simoedosaurus*) и длиннорылыми (*Tchoiria*, *Champsosaurus*) формами. Были наверняка и неизвестные ныне переходные виды, но чаще это девиации длиннорылых форм в сторону короткомордости.

Представители обеих крайних групп, по-видимому, могли сосуществовать одновременно, несколько различаясь экологически. Длиннорылые виды обладали более резко выраженными признаками водной адаптации. С этой точки зрения, они шли по тому же пути, что и морские крокодилы: череп и тело их уплощались, конечности укорачивались, принимая в крайних случаях форму и строение ласт. Животные все время проводили в водной стихии, выползая на берег лишь для откладывания яиц (Russell, 1956). Пока не доказана способность хампсозаврид к живорождению, чего однако нельзя полностью отрицать.

В сравнении с длиннорылыми формами короткорылые имели более высокие череп и тело и несколько удлинненные конечности. Суставные поверхности конечностей были хорошо сформированы и отчасти отвечали функции наземного передвижения. Короткорылые хампсозавриды — крупные животные, достигавшие 3 м в длину с мощными челюстями. Они, по-видимому, могли охотиться на берегу, однако, надо полагать, вода все же оставалась основной средой их обитания.

В процессе эволюции изменялся челюстной аппарат хампсозаврид. В стволе *Tchoiria* — *Champsosaurus* происходило уменьшение числа зубов с появлением ямок для вмещения кончиков зубов противолежащих челюстей (при смыкании зубы чередовались в ряду). По сути шло формирование более крепкого прикуса, способствовавшего лучшему захвату очень подвижной и скользкой добычи, какой была рыба. Если филогенетически можно связать *Ikechosaurus* и *Simoedosaurus*, то будет ясно, что и у короткорылых видов процесс шел к уменьшению числа зубов, к увеличению их размеров и прочности. Сложнее и более неравномерно происходила деградация шагреней небных зубов.

С сильным уплощением черепа, что явилось следствием водной адаптации (Иорданский, 1963), связано и формирование гигантских низких височных окон. Следовавшая за уплощением черепа перегруппировка зон прикрепления челюстных аддукторов, возможно, вызвала резорбцию отдельных участков костей и образование так называемых дополнительных посттемпоральных окон, хорошо развитых у хампсозавра. Подобная гипертрофия (расширение с уплощением) височных окон, особенно верхних, сходна с наблюдаемой у некоторых других водных животных, обладавших крайне низким черепом (*Teleosauridae*). Посттемпоральные окна отсутствуют у симедозавра, череп которого относительно высок.

По мнению некоторых исследователей (Brown, 1905; Erikson, 1972), хампсозавриды вели придонный или придонно-ползающий образ жизни, надолго погружаясь на дно водоема, где подстерегали добычу, нападая затем из засады. Этим объяснялась и уплощенная форма тела и резко выраженное дорсальное положение глаз, видимо обладавших бинокулярным эффектом зрения. При захвате воздуха животные предположительно не всплывали целиком на поверхность водоема, а лишь выставляли кончик рыла с терминально расположенной ноздрей. Видимо, ноздревая область хампсозаврид была снабжена очень чувствительными рецепторами, способными улавливать сме-

ну среды при появлении кончика рыла над водой. Обычно у ныряющих животных акт вдоха наступает чисто рефлекторно и лишь при всплытии всего тела на поверхность.

У ныряющих животных имеется множество функциональных и морфологических приспособлений, связанных с задержкой дыхания и дефицитом кислорода при погружении. Высказываются гипотетические предположения о связи с дыхательной функцией (подводное дыхание) пещеристых полостей, пронизывающих дистальные вздутые концы спинных ребер (Erikson, 1972). Возможно, эти полости могли служить резервуарами для среды, богатой кислородом и создававшей буферный эффект при метаболизме и, таким образом, охранявшей животное от асфикции при нырянии. Однако более вероятна гидростатическая роль этих образований и многие хорошие пловцы (например, китообразные) часто имеют пористые кости, к тому же пропитанные жиром, что уменьшает удельный вес животных.

У длиннорылых нижнемеловых чойрий дистальное вздутие спинных ребер выражено много слабее, чем у поздне меловых — третичных хампсозаврус. У короткорылых икехосаврус—симедозаврус намечается обратное развитие. Видимо, эволюция длиннорылых форм на отрезке времени мезозой—кайнозой шла по пути усиления водной адаптации (с развитием способности к нырянию), у короткорылых же явно проявлялась тенденция к наземному существованию. Конечно, по одному признаку решить такой сложный вопрос весьма трудно.

У *T. pamsagai* дистальный вздутый конец спинного ребра покрыт частыми продольными гребешками — несомненно зонами прикрепления связок или хрящей. По-видимому, при погружении нагрузка на весь реберный каркас была достаточно высокой и значительная ее часть падала на дистальные участки ребер. Предположительно амплитуда движений грудной клетки была велика, что подтверждается и односторонностью ребер грудного отдела, допускавших большую подвижность в суставах.

Тело хампсозаврид, покрытое слегка сетчатой, видимо безчешуйчатой кожей перемещалось в водной среде в основном движениями хвоста и задних конечностей. Гибкая подвижная шея допускала резкие движения головы при охоте. Небольшие передние конечности, снабженные плавательными перепонками, могли выполнять роль водных рулей и помогать движению по дну водоема. Примечательна в этом отношении указанная для хампсозавра ригидность пальцевых фаланг (Brown, 1905).

Адаптация к жизни в воде была причиной "подвешенного" состояния всего скелета хампсозаврид, в строении которого предполагается значительная роль сухожильных и хрящевых элементов.

Подотряд *Choristodera*, отряд *Eosuchia*, подкласс *Lepidosauria* включает лишь сем. *Champsosauridae*, ибо отношение к группе проблематичного сем. *Pachystropheidae* Kuhn из позднего триаса Западной Европы до сих пор не совсем ясно. Состав семейства *Champsosauridae* в настоящее время такой:

Род *Tchoiria* Efimov, 1975 — ранний мел Монголии.

Род *Ikechosaurus* Sigogneau-Russell, 1981 — ранний—поздний мел Монголии и Северного Китая.

Род *Champsosaurus* Cope, 1876 — поздний мел Северной Америки, палеоцен, Северной Америки и Западной Европы.

Род *Simoesosaurus* Gervais, 1877 — палеоцен Северной Америки и Западной Европы.

Есть указания на находки хампсозаврид в зоене Африки, Южной Америки и в мелу Индонезии, еще не подтвержденные. Однако и эти скудные сведения дают возможность предполагать, что в мелу—палеогене хампсозавриды имели очень широкое, почти все светное распространение.

В мелу Центральной Азии хампсозавриды были представлены двумя родами, объединяющими относительно короткорылые (*Ikechosaurus*) и длиннорылые (*Tchoiria*) виды.

Представители рода — *I. sunailinae* и *I. magnus* обитали на территории Южной Монголии и Северного Китая на рубеже раннего и позднего мела. Они характеризовались крупной величиной, относительно широким рылом, уменьшением размеров передних максиллярных зубов и присутствием лишь одного ряда шагреневых зубов на нёбной кости. По многим признакам род *Ikechosaurus* приближается к американо-европейскому *Simododosaurus*, но число челюстных зубов у представителей последнего меньше, а степень озубления нёба сильнее. Связи этих родов проблематичны, но доказано, что оба принадлежат к короткорылой филетической линии хампсозаврид.

Типовой вид — *I. sunailinae* Sigogneau-Russell, 1981, установлен по фрагменту верхней челюсти (голотип — IVPP, V2774), происходящему из мела района Оток Внутренней Монголии (КНР). Первоначально фрагмент описывался совместно с предчелюстной костью крокодила *Eotomistoma multidentata*, что вызвало неправильное определение его систематической принадлежности (Buffetaut, 1978). Позднее гетерогенные части были разделены и максиллярный фрагмент отнесен к новому роду и виду хампсозаврид — *Ikechosaurus sunailinae*. Весь материал ограничивается голотипом. Для его представителей типична поперечно-вытянутая и угловатая форма зубных альвеол и слабый рельеф дорсальной поверхности верхней челюсти.

Установление рода *Ikechosaurus* заставило автора обратить более пристальное внимание на описанную ранее из нижнего мела Монголии (Хамарин-Хурал) гигантскую форму рода *Tchoiria* — "*T.*" *magna*. В результате стало очевидным, что "*T.*" *magna* морфологически близка китайскому роду. Этот вывод еще более укрепился при обнаружении больших различий между "*T.*" *magna* и типовым видом рода *Tchoiria* — *T. pamsarai*. "*T.*" *magna* (рис. 1, а, б) в сравнении с *T. pamsarai* намного крупнее, нижняя челюсть ее более высока в сечении, с крутым латеральным краем, зубные альвеолы плотно прижаты друг к другу и поперечно вытянуты. Зубы "*T.*" *magna* мощнее, коронки их сильно сжаты у основания, с сагиттальными гребешками. Резкий боковой изгиб ветви нижней челюсти указывает на принадлежность "*T.*" *magna* к короткорылым хампсозавридам.

Посткраниальный скелет "*T.*" *magna* имеет большое сходство с таковым рода *Simododosaurus* (Sigogneau-Russell, уст. сообщ.). Суставные поверхности костей конечностей "*T.*" *magna* хорошо сформированы, дорсальные ребра имеют круглое сечение.

Все эти признаки дают основание включить "*T.*" *magna* в состав рода *Ikechosaurus*. Отличия от типового вида намечаются в более округлой форме зубных альвеол. Другие сопоставимые элементы отсутствуют. Материал по "*T.*" *magna* — *I. magnus* (Efimov, 1979) представлен лишь голотипом (ПИН № 559/501). Согласно морфологии и тафonomie икехозавры были крупными хищниками — обитателями рек, озер и лесных болот.

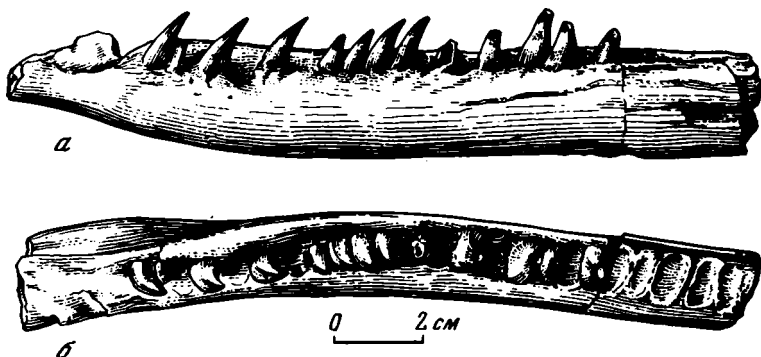


Рис. 1. *Ikechosaurus magnus* (Efimov, 1979). Голотип — ПИН № 559/501; фрагмент нижней челюсти: а — снаружи, б — сверху

Род объединяет длиннорылых хампсозаврид раннего мела Монголии. В его составе 2—3 вида. Представители рода обладали очень низким ажурным черепом с примитивным строением неба (присутствие большой межтеригной ямы), узким длинным рылом с многочисленными зубами, приближаясь морфологически к более позднему американско-европейскому роду *Champsosaurus*. Однако примитивные черты, отмеченные ранее для чойрии, указывают на низкий уровень специализации (Ефимов, 1975). Чойрия могла быть предком хампсозавра.

Типовой вид *T. pamsarai* (голотип ПИН № 3386-1) установлен по черепу и передней части скелета из раннего мела местонахождения Хурэн-Дух в МНР и характеризуется относительно крупными размерами, рыхлостью и неразвитостью эпифизов конечностей и наличием энтепикондильного отверстия плечевой кости. *T. pamsarai* — самый примитивный представитель рода.

Две другие более поздние формы, описываемые ниже, экологически, а следовательно, и морфологически значительно уклонились от *T. pamsarai*. Эти более мелкие и подвижные животные — плод каких-то экологических изменений, происходивших на рубеже раннего и позднего мела на территории Монголии. Отсюда, возможно, и их более "широко специализированный" облик.

Tchoiria egloni sp. nov.

Рис. 2а, б, в

На з в а н и е в и д а — в честь первооткрывателя центральноазиатских хампсозаврид — Я.М. Эглона.

Г о л о т и п — ПИН № 3386-2 — фрагменты нижней челюсти и посткраниального скелета; МНР, Хурэн-Дух; нижний мел, дзунбаинская свита.

М а т е р и а л. Голотип.

О п и с а н и е. Размеры небольшие. Нижняя челюсть тонкая и стройная. Плечевые кости с развитыми суставными поверхностями. Головка плеча овального сечения; наружная бугристость обособлена от нее и выступает как массивное субтреугольное возвышение. Поверхность этого возвышения, возможно, служила зоной отхождения сухожилий коракоидно-плечевого и грудного мускулов.

Дельтовидный гребень, появляясь кпереди от наружной бугристости, отдает продолжение вдоль всего передне-нижнего края кости вплоть до уровня эктепикондильного желоба. Собственно место отхождения дельтовидного мускула имеет вид небольшого ругозистого гребешка в проксимальной трети кости.

Внутренняя бугристость, вероятно служившая областью прикрепления широчайшего мускула спины, выступает в виде тонкого отростка, отделенного глубокой депрессией от поверхности головки.

Четко выражены и разделены пережимами мышелки уплощенного дистального эпифиза. Над ульнарным надмышелком выступает тонкий отросток, где, видимо, прикреплялся локтевой сгибатель кисти. На противоположном же краю кости подобный отросток являлся основанием для сухожилий супинатора кисти. Над радиальным надмышелком нависает костный гребешок — возможная область прикрепления мышц — разгибателей кисти. Эктепикондильный желоб не замкнут. Нет следов энтепикондильного отверстия.

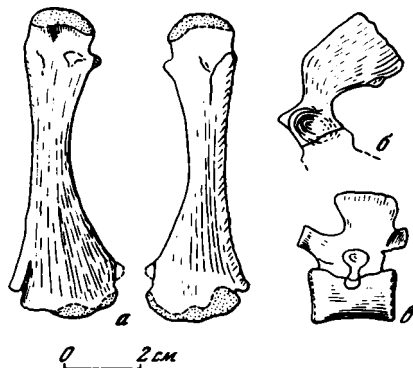
Проксимальная часть левой лучевой кости с хорошо выраженной, углубленной гленоидной фасеткой. Бугристость кости характеризуется как чуть заметный морщинистый бугорок. К дистальному концу кость сужается и изгибается в сторону локтя, имея трехгранное сечение.

Невральные дуги позвонков соединялись с телами посредством хорошо различных швов. Зигапофизы грудных позвонков (рис. 2в) имеют круто наклоненные сочленовные поверхности. Реберные фасетки диапофизов овальной формы и немного превышают по размерам фасетки почти сливающихся с ними парапофизов. Ближе к крест-

цовому отделу реберные фасетки превращаются в большие глубокие впадины, разделенные горизонтальным швом. Передние хвостовые позвонки имеют несколько сжатое с боков тело с двумя продольными вентральными гребешками, указывающими на значительное развитие гипаксиальной мускулатуры. Хвостовые ребра, основание которых почти целиком располагается на невральном дуге, уплощены к дистальному концу и слегка изгибаются вниз и назад. В центре диска тела виден небольшой бугорок — остаток окостенения межпозвоночного хряща. Спинные ребра имеют овальное сечение с небольшим центральным пережимом. Дистальное вздутие незначительно.

Строение таза ранее не было известно у чойрии (рис. 2,б). Дорсальная пластина подвздошной кости несет ругозистую скульптуру, служившую, видимо, площадью прикрепления связок, подвижно соединявших верхнюю часть таза с позвоночником.

Рис. 2. *Tchoiria egloni* sp. nov. Голотип — ПИН № 3386/2
а — левая плечевая кость сверху и снизу, б — левая подвздошная и седалищная кости снаружи, в — грудной позвонок сбоку



Вертлужная впадина достаточно глубока; формируется большей частью в зоне подвздошной кости и ограничивается сверху костным бугорком. Фрагмент седалищной кости довольно круто поставлен, и, надо полагать, что таз у чойрии был более высоким, чем у хампсозавра. Соединение подвздошной кости с седалищной и лобковой осуществлялось посредством трехлучевого шва.

С р а в н е н и е. Вид очень близок к *T. pamsagai*, отличаясь от нее небольшими размерами, полным окостенением эпифизов и развитием гребней плечевой кости. Отсутствие энтепикондиллярного отверстия, по-видимому, лишь признак молодости животного.

З а м е ч а н и я. Значительные морфологические различия в строении плечевых костей у нового вида и *T. pamsagai* (сильное развитие мыщелков, гребней, костных отростков) — следствие возможно более значительных нагрузок, падавших на конечности животного. Морфофункциональный анализ реконструируемой мышечной системы дает основание полагать, что *T. egloni* была формой более широкой специализации. Животное, по-видимому, могло выползать на берег и в тоже время быть отличным пловцом.

Удивляет не столько мощное развитие зон прикрепления мышц, приводящих в движение плечо (дельтовидной, грудной, коракоидно-плечевой, подлопаточной, широчайшей спины), сколько развитие надмыщелков, связанных с мышцами предплечья и кисти, указывающее на горизонтальное положение плеча у чойрии при передвижении по суше.

Тожественные морфологические различия в строении плечевых костей отмечены и для видов рода *Champsosaurus*, что также объясняется с экологической точки зрения (Brown, 1905). У хампсозавра тенденция к укреплению эпифизов сопрягалась с укорочением рыла и некоторым возрастанием высоты черепа, т.е. к уклонению в сторону короткорылых форм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. МНР, Средне-Гобийский аймак, Хурэн-Дух; нижний мел, дзунбаинская свита.

В 1971 г. во время раскопок на местонахождении Хурэн-Дух были собраны фрагментарные скелетные остатки еще четырех особей хампсозаврид. При консультации с д-ром Д.Сигонье-Расселл из Палеонтологического института в Париже, в настоящий период занимающейся изучением группы, особое внимание было обращено на экз. № 3386-3. Отмечены крупные морфологические различия между этой формой и другими хампсозавридами. Изучение этого, по-видимому, нового животного будет продолжено автором совместно с Д.Сигонье-Расселл. Ниже дается лишь краткое описание и приводятся общие соображения.

Размеры небольшие. Поперечные отростки межключицы короткие; продольный отросток сужен у основания и значительно изгибается дорсально (рис. 3, а). Сочленовная поверхность ключиц занимает всю вентральную сторону поперечных отростков межключицы. Массивные ключицы укорочены.

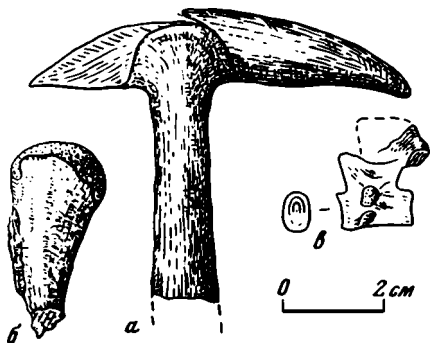


Рис. 3. *Champsosauridae* indet.

а — экз. ПИН № 3386/3 — ключица и межключица сверху; б — экз. ПИН № 3386/6 — проксимальная часть бедра; в — экз. ПИН № 3386/6 — шейный позвонок сбоку и форма сочленовной поверхности

Коракониды овального очертания. Гленоидные поверхности скапулокораконидно-го комплекса хорошо сформированы; четко обособлены инфра- и супрагленоидные отростки. Характер гленоидных поверхностей со слегка завернутыми краями допускал большую подвижность в плечевом суставе.

Плечевая кость без энтепикондиллярного отверстия, но с эктепикондиллярным желобом. Предположительно, энтепикондиллярное отверстие, как и эктепикондиллярное (Lemoine, 1884), должно было замыкаться с возрастом. Однако на кости нет даже его зачатков. Дистальный эпифиз слегка уплощен и мышечки его практически не расчленены.

Невральные дуги позвонков прочно срастались с телами: шов между ними неразличим. Тела позвонков шейного отдела удлинены, сжаты с боков и имеют вентральный киль. Характерно смещение парапофизов к передне-нижнему краю тела.

Туловищные позвонки со слившимися диапофизами и парапофизами и ребра этого отдела одноголовчатые. Остистые отростки позвонков дорсально расширены и уплощены. Эта особенность говорит о сильном развитии поперечно-остистых мышц и сухожилий, консолидирующих позвоночный столб. Также здесь предполагается и присутствие кожного спинного гребня, как у хампсозавра.

Грудные ребра без "пахиостоза", и дистальный тупой край их мог иметь хрящевое продолжение. Характерно, что на задней поверхности грудного ребра, где иногда формируются крючковидные отростки, наблюдаются рудименты подобные им, а особенно большие узкие площадки — видимо, зоны прикрепления межреберной мускулатуры. Сечение дистальных концов дорсальных ребер — эллипсовидное.

Скудные остатки посткраниального скелета юной особи № 3386-6 морфологически близки экз. 3386-3. Большой интерес вызывает сохранившийся проксимальный конец правого бедра, строение которого ранее не было известно у центральноазиатских хампсозаврид (рис. 3, б). Головка бедра массивная, овального сечения. Чрезвычайно хорошо развит трохантер. Он обособлен от головки и выступает как мощный продольный гребень с ругозистой поверхностью.

Описываемая форма резко отличается от других видов чойрии прочным срастанием невральных дуг с телами позвонков. Более того, этот признак вообще не характерен для известных представителей семейства, и у Е.Д. Копа он был одним из основных критериев при выделении подотряда хористодер. Вытянутая и сжатая форма всего позвоночного столба, укороченные ключицы, крутой изгиб спинных ребер характерны только для этого необычного животного. Отсутствие реберного "пахиостоза" и развитие фасеток межреберной мускулатуры не типичны для других хампсозаврид.

Животное обладало несколько удлинненным, относительно высоким телом и консолидированным позвоночным столбом. Необычайная подвижность шейного отдела, отмеченная для хампсозавра (морфологически это боковая скошенность сочленовных дисков тел позвонков), дополнялась здесь увеличением длины шеи. Развитие межреберной мускулатуры, возможно, говорит об активизации дыхательной функции.

По-видимому, это было животное достаточно гибкое и юркое, способное перебегать из водоема в водоем. Как хищник оно было более активным, нежели хампсозаврид — подводный охотник из засады.

Необычность морфологии экз. 3386-3 в дальнейшем может служить основанием для установления нового таксона достаточно крупного ранга среди центральноазиатских хампсозаврид.

В заключение заметим, что находки в Центральной Азии дают лишь частичное представление о том огромном разнообразии, которого достигли хампсозавриды в мезокайнозой. Исследования этой интереснейшей группы еще далеки от завершения.

ЛИТЕРАТУРА

- Ефимов М.Б. Хампсозаврид из нижнего мела Монголии. — В кн.: Ископаемая фауна и флора Монголии. М.: Наука, 1975, с. 84—93. (Тр. ССМПЭ; Вып. 2).
- Ефимов М.Б. Чойрия (*Champsosauridae*) из раннего мела Хамарин-Хурала, МНР. — В кн.: Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979, с. 56—57. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Юрданский Н.Н. Некоторые функциональные особенности черепа крокодилов. — Науч. докл. высш. шк. биология, 1963, № 3, с. 42—46.
- Новодворская И.М. Тафономия местонахождения нижнемеловых позвоночных Хурэн-Дух. — В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 305—313. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Рождественский А.К. На поиски динозавров в Гоби. М.: Наука, 1969, с. 1—291.
- Рождественский А.К. История динозавровых фаун Азии и других материков и вопросы палеогеографии. — В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 107—131. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1967, 231 с.
- Шувалов В.Ф. О геологическом строении и возрасте местонахождений Хобур и Хурэн-Дух. — В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 296—304. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Brown B. The osteology of *Champsosaurus* Cope. — Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., 1905, vol. 9, pt 1, p. 1—29.
- Buffetaut E. Sur l'histoire phylogenetique et biogeographique des gavialidae (Crocodylia, Eusuchia). — C. r. Acad. sci. D, 1978, t. 287, p. 911—914.
- Cope E.D. The Choristodera. — Amer. Natur., 1884, N 18, p. 815—817.
- Dollo L. Première note sur le Simoedosaurien d'Erquennes. — Bull. Mus. hist. natur. belg., 1884, N 3, p. 151—186.
- Erickson B.R. The lepidosaurian reptile *Champsosaurus* in North America. — Monogr. Sci. Mus. Minn., 1972, vol. 1, p. 1—91.
- Fox R.C. Studies of Late Cretaceous vertebrates. 1. The braincase of *Champsosaurus* Cope (Reptilia: Eosuchia). — Copeia, 1968, N 1, p. 100—109.
- Huene F. Palaeontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena, 1956. 716 S.
- Lemoine V. Etude sur les caractères génériques du Simoedosaure, reptile nouveau de la faune cernaysienne des environs de Reims. Reims, 1884. 38 p.
- Romer A.S. Vertebrate paleontology. Chicago, Univ. Chicago press, 1945. 687 p.
- Russell L. The Cretaceous reptile *Champsosaurus natator* Parks. — Bull. Nat. Mus. Canada, 1956, N 145, p. 1—49.
- Sigogneau-Russell D. Presence d'un nouveau *Champsosauride* dans le Crétacé supérieur de Chine. — C. r. Acad. sci. C, 1981, t. 292, p. 1—4.
- Young C.C. New fossil crocodiles from China. — Vertebr. Palasiat., 1964, vol. 8, N 2, p. 189—208.

ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ КРОКОДИЛОВ МОНГОЛИИ

Впервые остатки ископаемого крокодила на территории Монголии были собраны в 1923 г. участником третьей Азиатской экспедиции Американского музея Естественной Истории В. Грэнжером. Изучение этой находки, происходящей из позднемиоценовых отложений Шабарак-Усу (Баин-Дзак), сразу указало на присутствие архаичных эндемиков в меловой фауне крокодилов Центральной Азии. По этому поводу Ч. Мук вполне обоснованно высказал предположение о существовании здесь особого семейства крокодилов, к которому и могла принадлежать описанная им новая форма — *Shamosuchus djadochtensis* Mook, 1924. Последующие исследования полностью подтвердили это предположение: семейство шамозухид являлось доминирующим в Центральной Азии на протяжении всего позднего мела.

Выдающихся результатов в исследовании центральноазиатского региона достигла Монгольская палеонтологическая экспедиция АН СССР 1946–1949 гг. под руководством И.А. Ефремова. Раскопки верхнемеловых местонахождений Нэмэгэту и в Ширэ-гин-Гашунской впадине дали богатый материал по крокодилам, впоследствии послуживший основанием для установления двух новых видов, нового рода и нового семейства мезозухий — *Paralligatoridae*. Появилась интересная гипотеза о прямой филогенетической связи параллигаторид с аллигаторидами и, таким образом, о происхождении последних на Азиатском континенте (Конжукова, 1954). Однако в дальнейшем она не была поддержана.

Несколько неожиданными явились находки Польско-Монгольской палеонтологической экспедиции 1965 и 1968 гг. на местонахождении Баин-Дзак (американское название Шабарак-Усу). Отсюда были собраны череп и фрагменты скелета мелкого крокодила, отличавшегося крайне примитивным строением черепа и внешне напоминавшего крупную ящерицу, полностью, включая и конечности, закрытую костным щитковым панцирем. Х. Осмольска, изучавшая эту весьма необычную форму, сближала ее с представителями подотряда *Protosuchia* — древнейшими на Земле крокодилами, исчезнувшими еще в триасе (Osmolska, 1972). Был установлен новый вид, новый род и новое семейство *Gobiosuchidae*, систематическое положение которого до сих пор остается неопределенным.

Однако наиболее полные и последовательные сборы на территории страны были осуществлены Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией АН СССР и МНР 1969–1981 гг. Подавляющая часть костного материала по группе собрана отрядами под руководством В.Ю. Решетова (Южная Гоби), С.М. Курзанова, И.М. Новодворской (Восточная Гоби). Дополнительно фрагментарные остатки поступали от геологов Советско-Монгольской геологической экспедиции (Г.Г. Мартинсона, В.С. Сочавы, В.Ф. Шувалова).

Совместными усилиями было обследовано более 25 (в основном новых) местонахождений крокодилов, концентрирующихся главным образом в южных и юго-восточных районах МНР. Собрано несколько почти полных черепов и множество черепных и посткраниальных фрагментов от 40–50 особей. Впервые были найдены крокодилы в раннем мелу и палеогене Монголии.

Благодаря вышеупомянутым экспедиционным работам появилась возможность достаточно полно осветить ход развития группы на территории страны с раннего мела по эоцен.

На протяжении всего этого длительного отрезка времени внешние условия были достаточно благоприятны для крокодилов. И хотя имели место отдельные колебания климата, приводившие к изменениям типа растительности и смене одних фаунистических комплексов другими (Osmolska, 1980), крокодилы, тесно связанные с прибреж-

ной зоной водных бассейнов, оказывались менее чувствительными к воздействию экзогенных факторов, чем сугубо наземные формы.

С альба в Монголии уже известны крокодилы из сем. шамозухид, но более ранний этап развития этой, по-видимому, очень древней группы может быть освещен лишь теоретически. Приближаясь по морфологии к гониофолидидам и берниссартидам, шамозухи имели множество особенностей, присущих только им, и вполне заслуживают ранга семейства. С другой стороны, конечно, нет сомнения в том, что у всех трех групп могут оказаться близкие генеалогические корни.

По современным представлениям короткомордые мезозухии являются вероятными дериватами ранних *Atoposauridae* — мелких ящерицеобразных крокодилов юры (Buffetaut, 1979). В этом отношении крайне заманчивой представляется мысль филогенетически связать шамозуха с *Karatausuchus* (Ефимов, 1976) — атопозавридом из поздней юры Казахстана. Представители обоих родов имели одинаковую дифференциацию зубной системы, что является достаточно серьезным признаком для обоснования родства. В результате шамозухиды могут оказаться среднеазиатского происхождения.

Здесь же следует заметить, что аллигаториды также являются возможными потомками атопозаврид и, таким образом, они отдаленно родственны шамозухидам. Отделение шамозухид и аллигаторид от общего, возможно, атопозавроидного ствола происходило на очень близком эволюционном уровне, откуда, по-видимому, и большее морфологическое сходство этих групп. Аллигаториды уже в мезозое встали на путь прогрессивного развития и адаптивной радиации, достигнув известного морфологического разнообразия. Шамозухиды же, оставаясь эволюционно инертной группой, сохранили все свои архаичные черты вплоть до полного вымирания в конце позднего мела. Поэтому говорить о непосредственном происхождении аллигаторид от шамозухид ввиду позднего геологического возраста и примитивной морфологии последних пока мало оснований.

Семейство шамозухид очень однородно. На имеющемся материале в его составе устанавливается пока лишь один род — *Shamosuchus* и выделение новых таксонов кажется не целесообразным. К тому же совершенно недостаточны сведения о возрастной, индивидуальной, половой и других типах изменчивости, что сильно затрудняет даже дифференциацию отдельных видов. Амплитуда же изменчивости, известная у современных крокодилов, очень велика (Kälin, 1933).

Различия отдельных регионов Монголии в пространстве и во времени являлись толчком для формирования местных форм адаптации видового и подвидового ранга. Образ жизни разных видов шамозуха несомненно имел свои отличительные нюансы, но в целом все они экологически были достаточно близки.

Палеогеографическая обстановка, в которой жили шамозухи, отчасти может быть представлена по результатам раскопок 1980 г. на местонахождении Ногон-Цав в Южной Монголии. В этом районе в конце позднего мела располагалось обширное озеро с берегами, густо поросшими травянистой растительностью и сплошными зарослями водяного лотоса (*Nelumbo*) на мелководных участках. В фаунистический комплекс входили хищные и панцирные динозавры, черепахи. Рыбы из группы амиевых, по-видимому, являлись основной пищей крокодилов. Такие озера саванного типа, видимо, были очень характерны для позднемеловых ландшафтов Монголии (Мартинсон, 1968). Смена сухих периодов дождливыми приводила к образованию временных мутьевых потоков, способствовавших массовой гибели и захоронению животных.

В верхнем мелу и позднее обнаруживаются явные зоогеографические связи центральноазиатского региона со среднеазиатским, где также известны шамозухиды (Ефимов, 1978). Подобные контакты могли осуществляться лишь при значительной обводненности обширной территории и, по-видимому, имели место уже с раннего мела.

В середине позднего мела (формация Джадохта) в фауне крокодилов появляются (но затем вскоре и исчезают) представители сем. гобизухид. По-видимому, это были очень подвижные мелкие хищники наземной ориентации. Джадохтинский фаунистический комплекс вообще резко выделяется своим своеобразием, что являлось следстви-

ем особых условий того времени, а именно — уменьшением площади открытых водных пространств.

Связи гобиозухид с другими группами совершенно загадочны. Хронологически они более всего соответствуют *Notosuchia* — мелким меловым крокодилам гондванского региона. И если принять во внимание возможную временную неравномерность в развитии вторичного неба у разных групп крокодилов (Gasparini, 1971), то включение гобиозухид в подотряд нотозухий не будет выглядеть неестественным.

В конце позднего мела на рассматриваемой территории мезозухии полностью замещаются зузухиями. Причины этой смены не ясны, но вымирание почти всех мезозухий к концу позднего мела имело глобальные масштабы. В этом отношении они разделили судьбу динозавров.

Найденные на местонахождении Цаган-Хушу остатки палеоценовых (? нижнеэоценовых) представителей сем. крокодилид и аллигаторид приурочены к отложениям русловой зоны крупной реки. Совершенно иным в сравнении с поздним мелом явился и весь фаунистический комплекс раннепалеогенового времени, со значительным преобладанием млекопитающих (Беляева и др., 1974). Очень возможной кажется фаунистическая связь в палеогене между Южной Монголией и Зайсанской котловиной, где встречаются близкие по уровню развития формы.

Усиление континентальности климата к концу палеогена стало сдерживать, а затем и полностью пресекло распространение крокодилов на территории страны.

Ниже дается краткая характеристика всех достоверно известных представителей фауны ископаемых крокодилов Монгольской Народной Республики. Для ранее описанных форм проводится лишь расширенный диагноз, а наиболее существенные морфологические моменты рассматриваются в рубрике "замечания".

ПОДОТРАД MESOSUCHIA

СЕМЕЙСТВО SHAMOSUCHIDAE EFIMOV, FAM. NOV.

Paralligatoridae: Конжукова, 1954, с. 172—181, рис. 1—4.

Типовой род — *Shamosuchus* Mook, 1924.

Д и а г н о з. Короткомордые мезозухии с длиной черепа от 15 до 60 см. Орбиты немногие больше верхних височных окон. Носовые кости полностью разделяют наружную ноздрю. Хоаны узкие, желобообразные. Прикус аллигаторного типа: 4-й нижнечелюстной клык входил в ямку в верхней челюсти. Предчелюстных зубов 5, челюстных 19—21, нижнечелюстных ? 24—26 в каждой половине челюстей. Сохраняется окостенение меззтмоида. Квадратная кость не участвует в образовании стенки краниоквадратного прохода. Наружное нижнечелюстное отверстие отсутствует. Пластинчатая кость в симфизе. Характерно развитие гребней на покровных костях черепа. Костный щитковый панцирь полный.

С о с т а в. 1 род.

С р а в н е н и е. Близки к гониофолидидам и берниссартидам, отличаясь от представителей обоих семейств типом прикуса и большим числом зубов. Кроме того, от гониофолидид шамозухид отличают значительно большие размеры орбит в сравнении с верхними височными окнами, присутствие носовой перегородки, узкая форма хоан, высокий уровень развития костного панциря. Берниссартиды же в сравнении с шамозухидами обладали совершенно отличной зубной дифференциацией (присутствие "псевдомоляра") и иным строением неба.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний нижне-поздний мел Монголии, Северного Китая, Средней Азии и Казахстана.

Shamosuchus: Mook, 1924, p. 1–5, fig. 1–2.

Paralligator: Konzhukova, 1954, p. 172–181, f. 1–4.

Т и п о в о й в и д *Shamosuchus djadochtensis* Mook, 1924.

Д и а г н о з. Что и для семейства.

З а м е ч а н и я. Соображения о близости шамозуха и параллигатора высказывались давно. В частности, предполагали идентичность родов Н.Н. Иорданский и М. Хехт (уст. сообщ.). С другой стороны, Х. Осмолевская (уст. сообщ.) говорила о возможном тождестве шамозуха с гобиозухом, тем более что оба рода почти одной геологической и географической локализации. Существует также и точка зрения о принадлежности шамозуха к настоящим крокодилам (Buffetaut, 1981).

Однако надо сказать, что по размерам шамозух в несколько раз крупнее гобиозуха. А такие признаки, как присутствие открытых верхних височных окон, развитие гребней на лобной, слезных, предлобных, чешуйчатых костях, утолщенность и субтреугольная форма коронок средних челюстных зубов, отсутствие отверстия в нижней челюсти — настолько характерны и для параллигатора, что не оставляют никаких сомнений в идентичности его с шамозухом.

В и д о в о й с о с т а в. 9–10 видов, из них 7 монгольских.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел Монголии, Северного Китая, Средней Азии и Казахстана.

Shamosuchus djadochtensis Mook, 1924

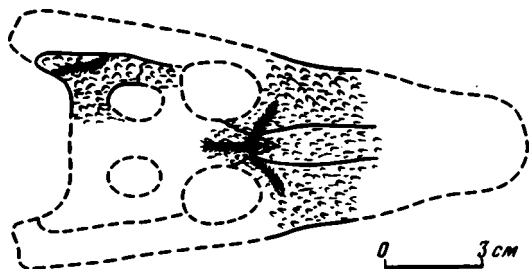
Рис. 1

Shamosuchus djadochtensis: Mook, 1924, p. 1–5, fig. 1–2.

Г о л о т и п. AMNH — № 6412 — неполный череп с нижней челюстью; МНР, Шабарак-Усу (Баин-Дзак); верхний мел, формация джадохта.

М а т е р и а л. Голотип.

Рис. 1. *Shamosuchus djadochteusis* Mook, возможная реконструкция черепа; верхний мел, Джадохта, Баин-Дзак



Д и а г н о з. Размеры очень малые (предположительная длина черепа типового экземпляра около 16 см). Чешуйчатая кость с косым гребнем на дорсальной поверхности, формирует задне-медиальный край верхнего височного окна. Затылочное отверстие сжато дорсо-вентрально. Задние отростки боковых затылочных костей составляют значительную часть затылочного мышцелка. Предглазничный гребень плохо выражен. Лобный гребень горнообразно поднимается кпереди.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов очень небольшими размерами, уплощенной формой затылочного отверстия, большим участием боковых затылочных костей в затылочном сочленении, сглаженностью предглазничного гребня и выходом чешуйчатой кости в задне-медиальный угол верхнего височного окна. Возможно, близок к *S. ancestralis* — судя по размерам и форме межглазничного гребня.

З а м е ч а н и я. На изображении типового экземпляра (Mook, 1924) предлобные и слезные кости показаны необычно короткими, что явно противоречит общим пропор-

циям черепа. Швы проведены по участкам предглазничной области, где наиболее развиты гребневидные образования, что могло привести к ошибке. По-видимому, слезные кости имели иные очертания: они более вытянуты и входили в контакт с носовыми. Возможно, также неверно считать медиальный слом чешуйчатой кости ее швом с теменной.

Распространение. Джадохта (барунгойотская свита) Южной Монголии (Баин-Дзак).

Shamosuchus major (Efimov, 1981)

Рис. 2, а, б, в

Paralligator major: Ефимов, 1981, с. 26—27, рис. 1

Голотип — ПИН № 3726-501 — неполный череп, атлант, щитки панциря пожилой особи; МНР, Хонгил-Цав, верхний мел, баянширэнская свита.

Материал. — Кроме голотипа, экз. ПИН № 3726-502 — верхняя челюсть и экз. ПИН № 3726-503 — фрагмент крыши черепа из того же местонахождения, что и голотип.

Диагноз. Очень крупная форма (длина черепа типового экземпляра около 60 см при максимальной ширине в области квадратноскуловых костей — 31 см). Морда короткая, резко сужающаяся впереди. Крыша черепа грубо скульптирована. Дорсальный прогиб носовых костей не выражен. Предчелюстные кости широко соприкасаются позади ноздри. Теменная пластина широкая со слегка расходящимися в стороны задними отростками чешуйчатых костей; гребни на ее дорсальной поверхности, кроме лобного и теменного, отсутствуют. Верхние височные окна как и небные отверстия короткие, угловатые. Задняя поверхность верхнечелюстной кости сильно вогнута. Зубы короткие, утолщенные.

Сравнение. Отличается от других видов огромными размерами, формой теменной пластины, верхних височных окон и небных отверстий, вогнутостью верхнечелюстной кости, широким медиальным контактом предчелюстных костей, укороченностью и утолщенностью зубов. По размерам *S. major* приближается к *S. sungaricus* (Sun-Ailin, 1958) из позднего мела Северо-Восточного Китая, от которого известен лишь посткраниальный скелет. Резкое сужение морды вперед сближает *S. major* с *S. gradilifrons*: это наиболее короткомордые представители рода.

Замечания. Несомненно, что многие из указанных диагностических признаков вида на самом деле являются признаками возрастными, а именно характерными для пожилого возраста. Можно отметить, что в процессе старения рост лицевой части черепа несколько опережал рост структур, связанных с эндокранием, почему теменная пластина даже в глубокой старости относительно невелика. С возрастом рельеф поверхности черепа из мелкочаеистого трансформируется в грубый ячеисто-гребнистый; характерные гребни на крыше черепа теряют свою остроту, иногда полностью сглаживаясь. У пожилых особей лучше выражена фестончатость челюстей. Отмечается относительная короткомордость и расширение теменной плоскости. Смена зубов продолжалась до глубокой старости, практически не отличаясь от наблюдаемой у аллигатора. Рост замещающего зуба сопрягался с резорбцией медиальной стенки замещаемого и заканчивался выталкиванием последнего наружу. Намечается тенденция к синхронной смене зубов на левой и правой половинах челюстей.

К сожалению, облик молодых особей *S. major* неизвестен, но фрагментарные остатки мелких шамозухов с V-образным предглазничным гребнем, встреченные на местонахождениях Хонгил-Цав, Хамарин-Хурал, Хара-Хутул, возможно принадлежат крокодилам этого вида.

На разломе черепа типового экземпляра хорошо просматривается характер кровоснабжения верхней челюсти. Питание зубного ряда у шамозуха осуществлялось, как и у аллигаторид, веточками верхнеальвеолярной артерии, входное отверстие которой хорошо видно на заднем краю медиальной поверхности челюстной кости. Совершенно

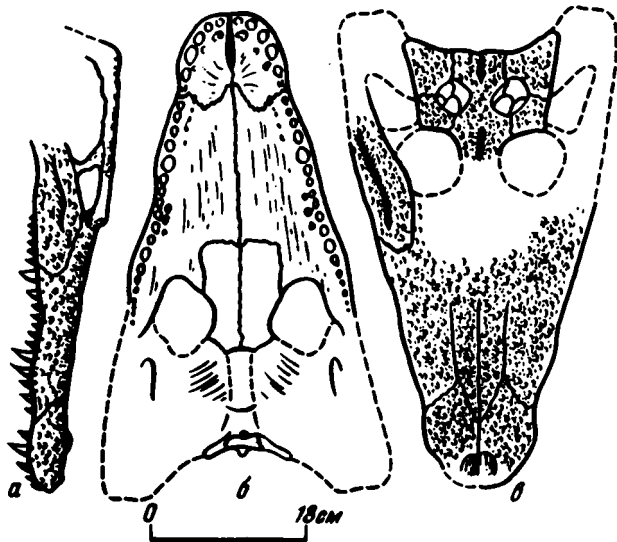


Рис. 2. *Shamosuchus major* (Efimov). Голотип — ПИН № 3726/501; череп:
а — сбоку, б — снизу, в — сверху. Верхний мел, баянширэнская свита, Хонгил-Цав

идентично расположены и отверстия для анастомозов верхнеальвеолярной артерии с нёбной: первое — несколько медиальнее зубного ряда на поверхности нёба, второе — на границе предчелюстной и челюстной кости, третье — у заднего края ноздри. Характерно, что желоб нёбной артерии смещен медиально, ибо прохождению артерии непосредственно близ зубного ряда (как у крокодилид) мешали лежащие здесь при смыкании челюстей нижнечелюстные зубы. Внутренняя челюстная вена как и у зузухий, распадаясь на множество ветвей и образуя сплетения, была тесно связана с многочисленными синусами, помещавшимися в костных пазухах челюстной кости, латеральнее носового прохода.

Крупная величина животных описываемого вида требовала и соответствующего развития мышц. Можно отметить необычайную силу (судя по вогнутости зон прикрепления) передней и задней прямых мышц головы, что указывает на значительные вертикальные нагрузки, падавшие на шейную область.

Распространение. Баянширэнская свита позднего мела Юго-Восточной Монголии (Хонгил-Цав).

Shamosuchus gradilifrons (Konzhukova, 1954)

Рис. 3а, б, в

Paralligator gradilifrons: Конжукова, 1954, с. 172–181, р. 1–4.

Голотип — ПИН № 554-1 — череп с нижней челюстью; МНР, Ширэгин-Гашун; верхний мел, баянширэнская свита.

Материал. Кроме голотипа, черепные и посткраниальные фрагменты экз. ПИН № 554-2, 3, 4, 5, а также экз. ПИН № 554-501 и 502 из того же местонахождения.

Диагноз. Размеры средние (длина черепа типового экземпляра 29,5 см при максимальной ширине 17,5 см). Морда очень короткая с заметным дорсальным прогибом. Наружная ноздря широкая, несколько открытая вперед. Предчелюстная часть короткая. Затылочная область черепа низкая. Желоб между вагусным и черепо-квадратным отверстиями не выражен. Расстояние между верхними височными окнами велико. На латеральной поверхности надугловой кости, у контакта с сочленовной мощный скульптурированный гребень.

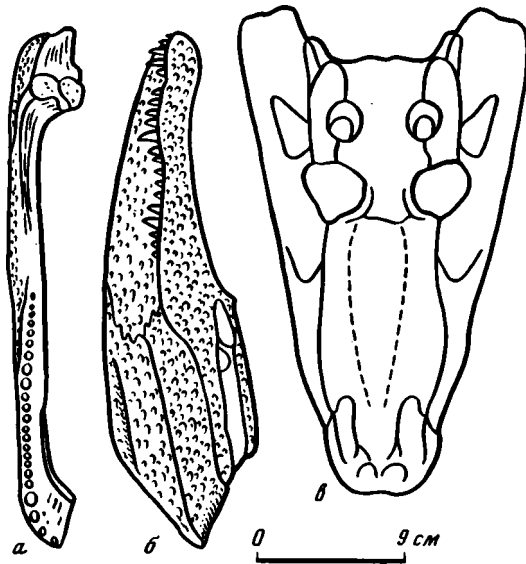


Рис. 3. *Shamosuchus gradilifrons* (Konzhukova). Голотип — ПИН № 554/1:

а — правая ветвь нижней челюсти сверху; б — череп сбоку; в — череп сверху (показана сеть желобков поверхностной кровеносной системы). Верхний мел, баянширэнская свита, Ширэгин-Гашун

Сравнение. Отличается от других видов значительным дорсальным прогибом короткой морды (? деформация), шириной ноздри, большим расстоянием между височными окнами, наличием гребня надугловой кости, отсутствием сосудистого желоба к черепно-квадратному проходу.

З а м е ч а н и я. Вследствие плохой сохранности и значительной деформации (трещиноватости) лицевой части черепа типового экземпляра ранее изображенный рисунок швов между отдельными костями (Конжукова, 1954), по-видимому, мало соответствует действитель-

ному. В частности, указано на отсутствие контакта между носовыми костями и слезными — характернейший признак аллигаторид. К тому же лобная кость показана полностью изолированной от височных окон — стандартное положение для эзузхий. Шов скуловой кости с челюстной изображен совершенно необычным. Отмеченные черты еще более подкрепляли гипотезу о прогрессивности параллигаторид (-шамозухид) и непосредственном их родстве с аллигаторидами.

Попытки детальной прорисовки швов крыши черепа типового и других экземпляров шамозуха показали, что слезные кости имеют контакт с носовыми, а лобная участвует в формировании верхних височных окон. В итоге отпали важные морфологические признаки, указывающие на прямое родство с аллигаторидами, а вновь отмеченные черты скорее говорят о некоторой архаичности формы, морфологически приближающейся к представителям древнейших групп мезозухий, в частности к гониофолидидам.

На дорсальной поверхности черепа шамозуха (в разной степени у различных экземпляров, лучше — у молодых) просматриваются своеобразные желобки, по расположению отдаленно напоминающие каналы органов боковой линии лабиринтодонтов (рис. 3 в). Эти довольно узкие и глубоко погруженные в кость желобки, по-видимому, вмещали кровеносные сосуды, расположенные непосредственно под роговым чехлом и питавшие поверхностные структуры кости и роговых щитков. В области глазниц и височных окон сосуды, возможно, образовывали циркулярные системы, что придает им сходство с ветвями обычно более глубоко лежащей височно-глазничной артерии. Развитие подобной системы желобков у мезозухий, по-видимому, было более совершенным, чем у эзузхий, аналогичные структуры которых очень слабы.

У типового экземпляра очень хорошо сохранилась область наружных ноздрей. Интересным физиологическим моментом является тот факт, что ноздря направлена несколько вперед и передний край ее заметно опущен. Может показаться, что это приближает шамозуха к крокодилам наземного типа с парной, терминально расположенной ноздрей. Однако, учитывая прогиб морды, можно сказать, что положение ноздрей у плывущего животного было строго горизонтальным, и таким образом подтверждается выведенная Эриксоном зависимость между расположением ноздрей и положением головы при надводном дыхании.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Баянширэнская свита позднего мела Южной Монголии (Ширэгин-Гашун).

Paralligator ulgicus: Ефимов, 1981, с. 27–28, р. 2.

Г о л о т и п — ПИН № 3458-501 — неполный череп с нижней челюстью; щитки панциря; МНР, Амтгай; верхний мел, баянширэнская свита.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН № 3458-502 — фрагменты черепа из баянширэнской свиты местонахождения Байшин-Цав.

Д и а г н о з. Размеры средние (длина черепа голотипа 37 см при максимальной ширине 19 см). Череп узкий и все его элементы вытянуты. Теменная пластина сужена в передней и задней частях. Гребни на лобной, скуловых, чешуйчатых, предлобных костях резкие. Предглазничный гребень, разделенный поперечной бороздой, необычайно велик. Фестончатость челюстей хорошо выражена. Нёбные отверстия яйцевидной формы.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов узкой формой черепа, четкой вертикальной фестончатостью челюстей, формой теменной пластины, нёбных отверстий, усилением гребней крыши черепа, особенно в предглазничной области.

З а м е ч а н и я. В результате анализа системы костных гребней на вентральной поверхности квадратной кости, к которым крепились сухожилия задних челюстных аддукторов (Iordansky, 1964), получены некоторые сведения об особенностях мышечно-челюстного аппарата шамозухид.

Четко выделяются гребни А и В (по Иорданскому). Гребень А, начинаясь у верхнего края выходного отверстия тройничного нерва (здесь его слабое возвышение, вероятно, соответствует А-1), протягивается вверх, а затем резко назад вдоль шва с квадратноскуловой костью и, постепенно увеличиваясь, сливается с гребнем В-1, образуя при встрече с ним мощный костный бугор. Гребень В, являясь непосредственным продолжением острого каудального края восходящей пластины крыловидной кости, идет вдоль квадратной костью заднелатеральному концу и, не достигнув его, сливается с гребнем А. Гребень В намного превышает по размерам гребень А и А-1.

Такого сильного развития гребней квадратной кости не наблюдается ни у кого из зузухий, что определенно указывает на большую силу задних челюстных аддукторов у мезозухий. Сила этих мышц подтверждается и развитием гребня Х на переднем продолжении нисходящего отростка сочленовной кости — зоны прикрепления мышц на нижней челюсти.

Замечательна общность в развитии гребней квадратной кости у шамозухид и гониофолидид. Возможно, у короткомордых мезозухий (в отличие от зузухий) большая часть нагрузки при смыкании челюстей ложилась на задние челюстные аддукторы и задние крыловидные мускулы (у шамозуха хорошо обособлены площадки для их прикрепления на восходящих латеральных краях угловых костей). Возможно, это связано с ослаблением передних крыловидных мышц вследствие своеобразного положения хоан и нёбных отверстий у мезозухий. Меньшее развитие гребня В у гониофолидид (он почти равен по величине гребню А) в сравнении с шамозухидами, указывает

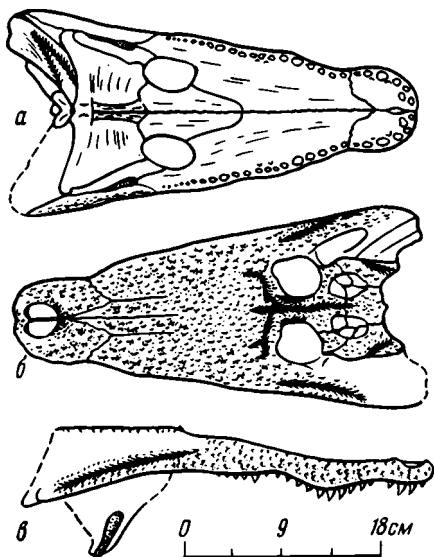


Рис. 4. *Shamosuchus ulgicus* (Efimov). Голотип — ПИН № 3458/501; череп:

а — снизу, б — сверху; в — сбоку. Верхний мел, баянширэнская свита, Амтгай

и на соответственно меньшую силу наружных челюстных аддукторов (судя по уменьшению площади зон их прикрепления в верхних височных окнах), часть нагрузки которых ложилась на задние аддукторы. Несколько ослабленным у шамозухид был и депрессор нижней челюсти, на что указывает небольшая площадь засочленовного отростка и отсутствие двураздельности его дорсальной поверхности.

Для шамозухид характерно глубокое диагональное расчленение мыщелка квадратной кости и сопряженная с ним двураздельность суставной поверхности сочленовной. Это придает шамозухидам некоторое сходство с архаичными тетраподами. Изучение закономерностей распределения мышечных групп челюстного аппарата мезозухий в дальнейшем может быть использовано для филогенетических построений.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Баянширэинская свита Юго-Восточной Монголии (Байшин-Цав и Амтгай).

Shamosuchus ancestralis (Konzhukova, 1954)

Рис. 5

Paralligator ancestralis: Конжукова, 1954, с. 181, с. 8—9.

Г о л о т и п ПИН № 551-21-1 — фрагмент крыши черепа; МНР, Нэмэгэту, нэмэгэтинская свита.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН № 551-29 — (2—158) — фрагментарные черепные и посткраниальные остатки из того же местонахождения.

Д и а г н о з. Размеры небольшие (реконструируемая длина черепа около 20 см). Теменная пластина вытянута; верхние височные окна очень малы, круглой формы. Продольный гребень лобной кости расширяется и горбообразно поднимается вперед, сливаясь с предглазничным гребнем. Медиальные края орбит опущены. Задний отросток чешуйчатой кости разделен дорсально глубоким косым желобом.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов малыми размерами, круглой формой височных окон, горбообразным обликом межглазничного гребня, опущенностью медиальных краев орбит, наличием борозды на чешуйчатой кости (при отсутствии гребня).

З а м е ч а н и я. Развитие скульптурированных гребней на покровных костях черепа — характерная особенность шамозуха. Роль этих образований, по-видимому, различна. Например, продольные гребни на лобных, скуловых, угловых костях могли механически укреплять кость, повышая сопротивляемость ее излому. Гребни очень сложной конфигурации, располагающиеся в предглазничной области, также несли механическую функцию; возможно, что они формировались под воздействием проходящих здесь сосудов или железистых образований. Для гребней этой зоны предполагается также функция защиты глаз от плавающей растительности (Mertens, 1943). Наконец, размеры гребней на чешуйчатых и надугловых костях, четко выступающих, могли служить половыми индикаторами. С возрастом гребни становятся расплывчатыми, а часто и совсем скрываются огрубевшей скульптурой. Они спорадически появляются у всех видов шамозуха в строго определенных областях черепа. Как систематический признак гребни могут быть использованы лишь в совокупности, ибо как отдельные образования присутствуют у представителей многих групп крокодилов.

В Нэмэгэту было собрано множество панцирных щитков, что дополняет материалы из других мест и позволяет достаточно полно восстановить строение всего костного панциря животного. По уровню развития панциря шамозухиды близки к берниссартидам, но значительно уклоняются от гониофолидид, панцирь которых, особенно спинной, сильно редуцирован.

Предположительно в области шеи шамозухида располагался блок из нескольких пар щитков неправильной формы с косо расположенными дорсальными гребнями. Каудальнее, на некотором расстоянии от шейных лежали два крупных спинных щитка со значительным латеральным перегибом. Непосредственно к ним примыкал весь расширяющийся назад костный панцирь, в наиболее широкой туловищной части сла-

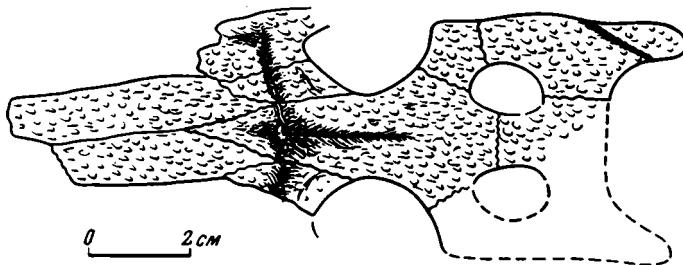


Рис. 5. *Shamosuchus ancestralis* (Konzhukova). Голотип – ПИН № 551/21-1; фрагмент крыши черепа сверху; верхний мел, нэмэгэтинская свита, Нэмэгэту

гавшийся из 4–6 продольных рядов более или менее прямоугольных костных щитков и прикрывавший всю спинную поверхность тела животного. Латеральные щитки, располагавшиеся сзади и сбоку от крестца, по мере приближения к основанию хвоста увеличивались в высоту, сливаясь затем в единый высокий медиальный хвостовой гребень. При жизни животного высота гребней была большей за счет рогового продолжения, особенно в области хвоста, где формировалась гребущая поверхность. Над крестцом иногда располагались щитки с двумя продольными гребнями, образовавшиеся вследствие срастания двух соседних.

Сочленялись дорсальные щитки путем наложения, для чего на их передних краях имелись гладкие узкие площадки. Обширный брюшной панцирь состоял из ромбовидных пластин, соединявшихся посредством швов, что, однако, допускало некоторую подвижность. Резкость и большая высота гребней спинного панциря у шамозуха отражалась и на внешнем облике животного, в этом отношении значительно отличавшегося от представителей сем. гониофолидид и берниссартид.

Щитки костного панциря окостеневали полностью лишь с возрастом и у молодых животных в ископаемом состоянии сохранялись лишь "центры окостенения" круглой или чаще овальной формы.

Мощное развитие костного панциря у шамозуха предполагало и значительную его функциональную роль. Он оберегал животных от травм, а возможно, также охранял от перегрева и переохлаждения, являясь термозолятором.

Распространение. Нэмэгэтинская свита Южной Монголии (Нэмэгэту).

Shamosuchus ulanicus sp. nov.

Рис. 6а, б

Название вида от местонахождения Улан-Булак.

Голотип – ПИН № 3140-502 – неполный деформированный череп и часть посткраниального скелета; МНР, Улан-Булак; верхний мел, нэмэгэтинская свита.

Материал. Голотип.

Описание. Предполагаемая длина черепа около 22 см при ширине 9,5 см. Фестончатость морды почти не выражена и экземпляр, по-видимому, принадлежит молодой особи. Система гребней на дорсальной поверхности черепа развита очень совершенно. Предглазничный гребень, образуя ступеньку на переходе к морде, разделен бороздой сосудистого канала. Латеральнее он продолжается на предлобную и слезную кость, где отдаёт вперед по два параллельных извилистых гребешка с каждой стороны морды. Межглазничный гребень, отходя от задней половины предглазничного, сужается и, исчезая в средней части лобной кости, вновь появляется как продольный гребень на теменной. Острый продольный гребень протягивается также вдоль всей латеральной поверхности скуловой кости, орбитальный край которой тоже гребневидно приподнят. Очень мощные гребни косо пересекают дорсальные поверхности чешуйчатых костей,

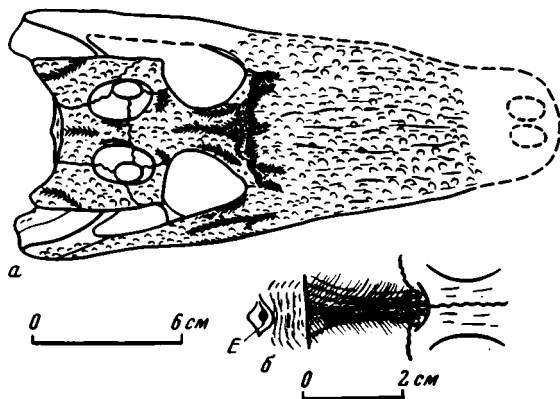


Рис. 6. *Shamosuchus ulanicus* sp. nov.
Голотип — ПИН № 3140/502

а — череп сверху; б — область хоан.
Е — медиальное отверстие евстахиевой
трубы; верхний мел, нэмэгэтинская сви-
та, Улан-Булак

латеральные края задних отростков которых резко приподняты. Гребневидные возвышения располагаются и на заднелатеральных краях лобной кости.

Медиальные края продольно вытянутых верхних височных окон приподняты и расстояние между окнами очень мало.

Частично сохранилась нёбная поверхность черепа. Расположение зубов имеет свои особенности. Обычно на челюстной кости у шамозуха 19–21 зуб; из них 5-й и 12-й наиболее крупные. У описываемого экземпляра увеличен не 12-й, а 11-й зуб. Не ясно, имеет ли это какое-либо систематическое значение или тут всего лишь индивидуальное отклонение.

Совместно с черепом были собраны отдельные зубы. Можно сказать, что отмеченная ранее для *S. ancestralis* булавовидная форма коронок задних зубов не является характерной только для этого вида. У всех шамозухид на этот отдел челюстей падала дробящая функция при раскусывании раковин моллюсков и панцирей пресноводных ракообразных.

Хоана занимает положение и имеет строение, типичное для мезозухий, но с некоторыми особенностями. В плане — это узкое желобообразное углубление, почти целиком расположенное в зоне крыловидных костей (рис. 6б). Лишь передний край формируется нёбными костями, слегка заходящими на латеральные стенки хоаны. Если передний край хоаны относительно округл, то задний совершенно прямой и ограничен крутой вертикальной стенкой крыловидной кости. Хоана разделена палочковидной костной перегородкой, протягивающейся от ее заднего края далеко вперед между носовыми ходами.

Затылочная область черепа низкая. Околозатылочные отростки короткие, круто изгибаются назад. Снизу они ограничены глубоким желобом, идущим от отверстия 9–10-го головных нервов к черепоквадратной щели. Боковые затылочные кости, срастаясь над затылочным отверстием, формируют здесь костный выступ, возможно для сочленения с передними шейными позвонками. Верхнезатылочная кость низкая. Ростр основной клиновидной кости прирастал к крыловидным, но шов между ними различим. Выходное отверстие тройничного нерва, воронкообразно расширяясь кнаружи, имеет каплевидную форму, вытянутую по направлению выхода верхнечелюстной ветви нерва. Для нижней челюсти можно отметить развитие продольных гребней на латеральных поверхностях угловой и надугловой кости.

Имеющиеся фрагментарные части посткраниального скелета по морфологии мало отличимы от таковых эзузухий. Степень развития дельтовидного гребня плеча и 4-го трохантера бедра у шамозуха даже несколько выше, и можно предположить, что в способности передвигаться по суше из водоема в водоем он вряд ли уступал современным крокодилидам и аллигаторидам.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов особой четкостью и полнотой развития гребней на крыше черепа, продольно вытянутой формой верхних височных окон, усилением 11-го вместо 12-го верхнечелюстного зуба. Остатки, возможно, принадлежащие особям этого вида, найдены также на местонахождениях Улан-Хушу и Бамбу-Худук. Для последних характерна еще большая продолговатость верхних височных окон.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нэмэгэтинская свита Южной Монголии (Улан-Булак).

Название вида от *tersus* (лат.) — изящный.

Голотип. — ПИН № 3141-501 — неполный череп; МНР, Ногон-Цав; верхний мел, нэмэгэтинская свита.

Материал. Кроме голотипа, фрагментарные остатки экз. ПИН № 3141-502 той же локализации.

Описание. Предполагаемая длина черепа типового экземпляра около 27 см при ширине в области квадратноскуловых костей — 13 см. Череп грацильный с сильно уплощенной мордой, имеющей легкий дорсальный прогиб. Носовые кости очень узкие спереди, расширяются к середине морды и охватывают задними концами уходящую под них переднюю часть лобной кости. Предчелюстные кости отделены от челюстных чуть заметным пережимом и несут бугровидные возвышения у заднего края ноздри.

Челюстная кость с 20 зубами (точное их число определить не удастся, так как задний отросток кости, на котором находились альвеолы мелких зубов, к тому же тесно расположенных, не сохранился). Пятый предчелюстной зуб с острой коронкой и ясным ее рельефом в виде продольной струйчатости и двух сагитальных гребешков. 12-й челюстной зуб имеет уплощенную коронку, сжатую с боков. 13-й зуб намного меньше предыдущего. Коронка его булавовидна и отделена от корня заметным пережимом. Латеральный нескulptированный край челюсти, несколько выше зубного ряда пронизан многочисленными отверстиями губных сосудов.

Скуловая кость своей широкой передней частью налегает на задний отросток челюстной. Вдоль выпуклой латеральной поверхности кости прослеживается нечеткое гребнеобразное поднятие. Слезная кость протягивается далеко вперед на контакт с носовой. Внутри кости, от переднего края орбиты прослеживается расширяющийся вперед слезный канал, открытый близ границы с носовой костью. От выходного отверстия канала и далее вперед по вентральной поверхности носовой кости идет желоб, вероятно принадлежащий латеральной носовой артерии, уходящей в сторону ноздри.

Медиальнее к слезной примыкает предлобная кость и на дорсальной поверхности обеих, у переднемедиального края орбиты формируется площадка, пронизанная множеством сосудистых отверстий и ограниченная спереди и латерально костными гребешками. Можно предположить присутствие в этой области ороговевающего верхнего костного века, но форма и характер поверхности площадок скорее свидетельствуют о наличии здесь железы (? солевой). Эта область явно связана с сосудами, анастомозирующими впереди орбит.

Лобная кость несет продольный гребень, протягивающийся почти через всю ее дорсальную поверхность. Гребни присутствуют на чешуйчатых и теменных костях, но выражены они слабее, чем у *S. ulanicus*.

Хорошо сохранилась затылочная область черепа. На типовом образце граница между верхнезатылочной и теменной костями неразличима. На экз. № 3141-502 видна вырезка в задней части теменной кости, вмещавшая восходящий отросток верхнезатылочной. Видимо, у шамозуха присутствовала и покровная верхнезатылочная кость, у взрослых животных плотно сраставшаяся как с теменной так и с верхнезатылочной. У верхнелатерального края кости видна низкая посттемпоральная щель, в формировании которой участвуют также боковая затылочная и чешуйчатая кости.

Несколько необычна округлая форма задней стенки хоаны.

Нисходящая часть основной затылочной кости несет на задней поверхности резкий продольный гребешок для прикрепления атланта-затылочной связки и латеральнее его — небольшие депрессии — зоны отхождения прямых передних мышц головы. Характерно высокое положение латерального отростка кости, поднимающегося до уровня входного отверстия внутренней сонной артерии.

Непосредственно под мышечком видны два небольших и одно крупное отверстие кровеносных сосудов, каналы которых пронзают кость, выходя на дне мозговой короб-

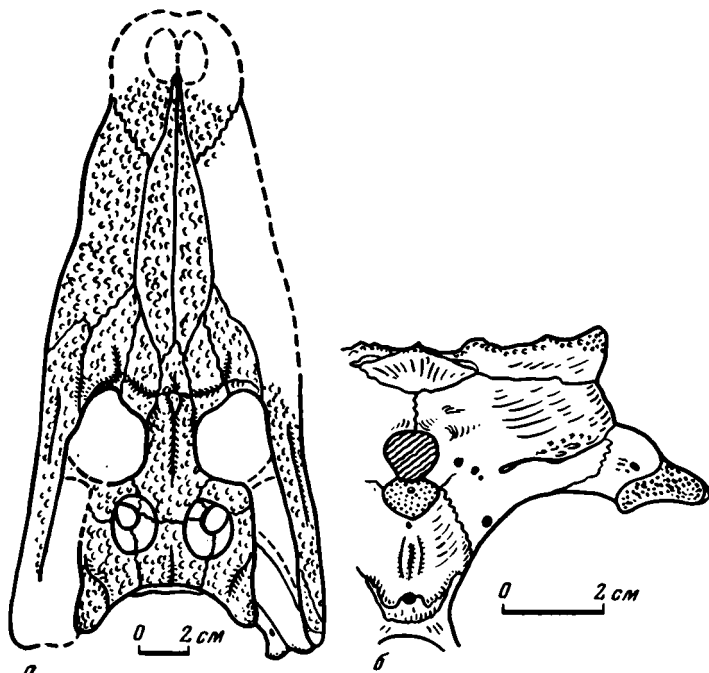


Рис. 7. *Shamosuchus tersus* sp. nov. Голотип – ПИН № 3141/501, череп
а – сверху, б – сзади; верхний мел, нэмэгтинская свита, Ногон-Цав

ки. Евстахиевы трубы открываются в нижней части кости на границе ее с основной клиновидной двумя узкими латеральными и одним большим медиальным отверстием. Каналы труб уходят вверх и сливаются в области ромбоидального синуса, образуя систему медиальных и латеральных ветвей в теле основной затылочной кости. Синус открывался в зоне среднего уха небольшим отверстием у задней стенки слуховой полости. Вдоль дна мозговой коробки, в области основной затылочной кости прослеживаются два расходящиеся вперед желобка, в которых, возможно, помещались ветви базилярной артерии.

Боковая затылочная кость с коротким окологзатылочным отростком, латерально расширяющаяся часть которого значительно оттесняет чешуйчатую кость вверх. Входные отверстия внутренних сонных артерий расположены относительно низко, ниже затылочного мыщелка и на значительном удалении от выходных отверстий черепных нервов (в сравнении с *зузухиями*). Отверстия 9–12-й пары головных нервов занимают стандартное положение латеральнее большого затылочного отверстия. Канал 9–10-го нервов прослеживается по дну внутренней стенки ушной полости в виде широкого желоба, отходящего со стороны преддверия. Медиальнее этого желоба видно отверстие евстахиевой трубы.

От выходного отверстия 9–10 пары черепных нервов, в сторону черепо-квадратного прохода прослеживается глубокий желоб, ограниченный сверху ругозистым поднятием для прикрепления большой косой мышцы головы. В формировании черепо-квадратного прохода, во всяком случае его костной стенки, не участвует квадратная кость. Канал открыт сзади на большом протяжении и только в передней части замыкается, вследствие срастания восходящего и нижнего отростков боковой затылочной кости. Через черепо-квадратное отверстие в полость среднего уха проходят височно-глазничная артерия и вена, через него, возможно, анастомозируют ветви 9- и 7-го черепных нервов и идет п. *Chorda tympani*. Ход височно-глазничной артерии хорошо прослеживается по положению желоба, круто направленного в сторону верхнего височного окна. Ниже рас-

полагается желоб для анастомоза артерии с лицевой ветвью внутренней сонной артерии.

По строению внутреннего уха, пропорциям его полостей и положению полукружных каналов шамозух близок к зузухиям. Среднее же ухо имеет свои особенности. Наружное отверстие его косое. Барабанная полость латерально ограничена резким продольным возвышением квадратной кости. Гребень, разделяющий желоб анастомозной ветви внутренней сонной артерии и щель воздушного канала, пронизывающего квадратную кость, отсутствует, почему не выражена видимая двураздельность наружного слухового прохода. Судя по отпечатку на месте положения барабанной перепонки форма ее приближалась к каплевидной, вытянутой к заднему краю.

На дне барабанной полости, видны два поперечно вытянутых костных синуса, разделенных перегородкой. Передний из них, расположенный почти вертикально, соединяется с каналом, выходящим на латеральной поверхности квадратной кости, впереди слухового отверстия. Очень глубоко расположенный задний синус формирует собственно дно среднего уха и продолжается медиально в сторону овального окна. Наружный слуховой проход на костном черепе кажется широко зияющим сзади, вследствие выраженного латерального пережима на границе чешуйчатой и боковой затылочной кости. Латеральнее черепно-квадратного прохода, на дорсальной поверхности квадратной кости, близ надквадратного гребня виден четкий желобок, идущий из полости среднего уха в сторону челюстного мышелка.

Одной из отличительных черт строения мозговой коробки шамозуха (а возможно, и некоторых других мезозухий) является значительная дорсальная выпуклость ее свода в области большого мозга. Также характерной является тенденция к более полному окостенению передних частей мозговой коробки. Так, ростр основной клиновидной кости срастался с крыловидной, ветви тройничного нерва на проксимальных участках проходили в костных каналах латеросфеноида. Необычным кажется и окостенение мезэтмоида, не сохраняющееся у зузухий. По структуре это вполне самостоятельная кость, расположенная на уровне переднего края орбит и соединенная швом с вентральной поверхностью лобной кости. Неизвестно, достигала ли нисходящая часть мезэтмоида дорсальной поверхности неба или этот промежуток оставался хрящевым. Расположение кости в области отхождения двух пар обонятельного нерва и разветвлений продольного венозного синуса отразилось на строении ее латеральных поверхностей. Глубокие парные каналы на боковых сторонах мезэтмоида, по-видимому, являются путями (отпечатками) прохождения дорсальной и вентральной пар обонятельного нерва. Исходя из размеров каналов, можно предположить, что дорсальная пара имела более мощные стволы. Пути прохождения и соотношение их с костями черепа у нервов 2—8 пар существенно не отличаются от наблюдаемых у зузухий.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов сильным уплощением морды (? молодость особи), присутствием переднего продолжения лобного гребня и округлой формой заднего края хоан.

З а м е ч а н и я. По морфологии мозговой коробки шамозухиды очень близки к зузухиям, что еще раз подтверждает возможное происхождение их от общего ствола с последними. С другой стороны, некоторые особенности строения могут оказаться наследованными от еще более древних форм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нэмэгэтинская (ногонцавская) свита позднего мела Южной Монголии (Ногон-Цав).

? ПОДОТРЯД NOTOSUCHIA

С Е М Е Й С Т В О GOBIOSUCHIDAE OSMOLSKA, 1972

Типовой род *Gobiosuchus* Osmolska, 1972.

Д и а г н о з. Очень мелкие короткомордые крокодилы. Череп с латерально расположенными огромными орбитами и закрытыми височными окнами. Крупные предглазничные отверстия. Небная кость не участвует в формировании вторичного неба.

Засошловный отросток нижней челюсти не развит. Конечности длинные и стройные. Тело, исключая проксимальные части конечностей, заключено в костный щитковый панцирь. Кости черепа и щитки панциря скульптированы.

С о с т а в. 2 подсемейства.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел Южной Монголии и ? Средней Азии.

ПОДСЕМЕЙСТВО GOBIOSUCHINAE SUBFAM. NOV.

Т и п о в о й р о д *Gobiosuchus* Osmolska, 1972.

Д и а г н о з. Череп относительно узкий. Межорбитальное расстояние большое, задние края орбит не вогнуты, восходящий отросток скуловой кости широкий, верхние височные впадины овальной формы. Прикус аллигаторного типа; предчелюстных зубов 3, челюстных 18 на каждой половине челюсти. Нижняя челюсть тонкая с коротким симфизом. Нет наружного нижнечелюстного отверстия.

С о с т а в. 1 род.

С р а в н е н и е. Приведено при сравнении с подсем. *Artzosuchinae*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел Южной Монголии.

Р о д *Gobiosuchus* Osmolska, 1972

Gobiosuchus: Osmolska, 1972, p. 43—47, pl. 5—6.

Т и п о в о й в и д. *G. kielanae* Osmolska, 1972.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, Джадохта (? барунгойотская свита) Южной Монголии.

Gobiosuchus kielanae Osmolska, 1972

Рис. 8

Gobiosuchus kielanae: Osmolska, 1972, p. 43—47, pl. 5—6.

Г о л о т и п — Z. Pal. NO. Mg. R—11/67 череп и разрозненные остатки скелета; верхний мел, формация Джадохта; Баин-Дзак.

М а т е р и а л. Голотип.

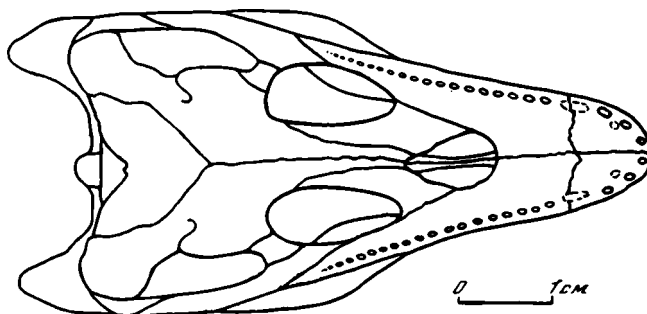


Рис. 8. *Gobiosuchus kielanae* Osmolska, череп, вид снизу (по Osmolska, 1972)

З а м е ч а н и я. *G. kielanae* является видом морфологически очень близким, а может быть и идентичным *G. parvus* sp. nov., описываемому ниже. Дабы не повторять описание, сделанное Х. Осмольской, в статье приводится лишь изображение, а отличительные черты отмечены при сравнении с *G. parvus* sp. nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, Джадохта; Баин-Дзак, Южная Монголия.

Название вида от *parvus* лат. — малый.

Голотип — ГИН АН МНР, ПСТ 10/22 — череп с нижней челюстью; МНР, Уден-Ховол; верхний мел, барунгойотская свита.

Материал. Голотип.

Описание. Длина черепа с нижней челюстью 55 мм при максимальной ширине — 27 мм. Череп относительно высокий с латерально расположенными крупными глазницами и субтреугольными предглазничными впадинами. Латеральные края морды крупные. Наружная ноздря, занимая, по-видимому, дорсо-латеральное положение, не сохранилась. Теменная плоскость широкая; в области верхних височных окон видны косо расположенные овальные депрессии. Уплотнение теменной плоскости простирается на широкое межглазничное пространство. Задние отростки чешуйчатых костей укорочены.

Челюстные зубы мелкие, расположены очень тесно и имеют острые гладкие коронки округлого сечения. 4-й мандибулярный клык входил в глубокую ямку верхней челюсти. Характерно латеральное "зияние" средней части зубного ряда при смыкании челюстей.

В одной ветви нижней челюсти более 20 зубов. Сама челюсть стройная и чуть высокая в задней части. Симфиз на уровне 4-го клыка. Наружное отверстие отсутствует.

Большая часть поверхности черепа почти гладкая, и легкая ячеистая скульптура наблюдается лишь на теменной кости. Более совершенно скульптурирована нижняя челюсть, особенно латеральные поверхности угловой и надугловой костей. На верхнелатеральном крае надугловой кости есть выдающийся продольный гребень.

Сравнение. В отличие от *G. kielanae* — новый вид — мелкое животное с чуть более узким черепом. У *G. parvus* более коротки задние отростки чешуйчатых костей, меньше по размерам и иначе расположенные верхние височные впадины.

Замечания. Описываемый экземпляр (как и тип рода *Artzsuchus*) был найден в 1977 г. препаратором лаборатории стратиграфии и палеонтологии ГИН АН МНР Б. Намсраем и затем им же частично отпрепарирован. В настоящей статье образец описан в том виде, в каком он хранится сейчас в Государственном музее МНР.

В краеведческом музее г. Далан-Дзагадада находится почти полный панцирь крокодила, происходящий из местонахождения Тугрэг и, возможно, принадлежащий гобиозуху. Спинная часть его состоит из небольших, хорошо скульптурированных щитков с дорсальными гребешками. По мере перехода на проксимальные участки конечностей щитки мельчают и меняются в форме, становясь из прямоугольных субтреугольными или овальными. В спинной части, по-видимому, 8 продольных

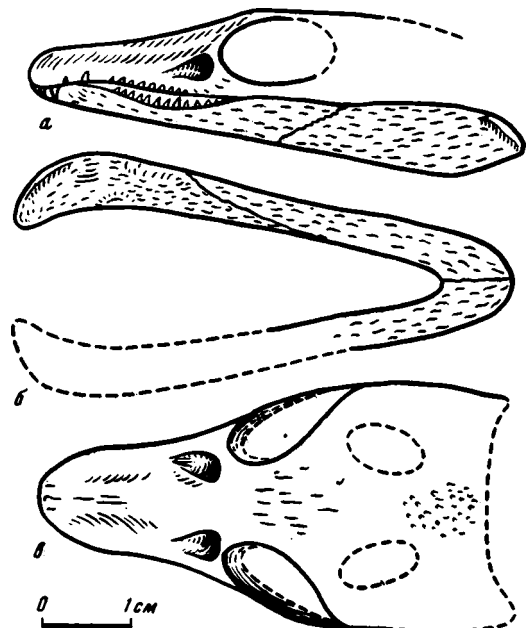


Рис. 9. *Gobiosuchus parvus* sp. nov. Голотип — ГИН АН МНР, ПСТ № 10/22

а — череп сбоку, б — нижняя челюсть снизу, в — череп сверху. Верхний мел, барунгойотская свита, Уден-Ховол.

рядов щитков. На боках спинной панцирь непосредственно контактирует с брюшным (? деформация). Судя по размерам панциря полная длина животного могла быть около 70–80 см.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, барунгойотская свита; МНР, Ууден-Ховол.

ПОДСЕМЕЙСТВО ARTZOSUCHINAE SUBFAM. NOV.

Типовой род *Artzosuchus* gen. nov.

Д и а г н о з. Очень короткомордые формы с низким и широким черепом. Височные впадины небольшие, бобовидной формы. Задние края орбит сильно вогнуты, расстояние между ними мало. Восходящий отросток скуловой кости тонкий и глубоко погружен. Нижняя челюсть массивная с широко расставленными ветвями и удлинённым симфизом. Наружное отверстие нижней челюсти большое. Покровные кости черепа хорошо скульптурированы.

С о с т а в. 1 род.

С р а в н е н и е. Отличаются от гобиюх выраженной короткоголовостью, формой теменной пластины, более дорсальным положением орбит, формой и размерами верхних височных впадин, строением нижней челюсти, более четкой скульптурой черепных костей.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Барунгойотская свита Южной Монголии.

Р о д *Artzosuchus* Efimov, gen. nov.

Название рода от хребта Арц-Богдо.

Типовой вид *Artzosuchus brachicephalus* sp. nov.

Д и а г н о з. Что и для подсемейства.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Как и подсемейства.

Artzosuchus brachicephalus sp. nov.

Рис. 10а, б, в, г

Название вида от *brachicephalus* (лат.) — короткоголовый.

Г о л о т и п — ГИН АН МНР, ПСТ № 10/23 — неполный череп с нижней челюстью; МНР, Ууден-Ховол; верхний мел, барунгойотская свита.

М а т е р и а л. Голотип.

О п и с а н и е. Череп очень широкий. Края теменной пластины латерально опущены. Верхнезатылочная область продолжает сзади теменную пластину и, сильно уплощаясь, нависает над затылочным отверстием. Затылочный мыщелок уплощен и рассечен вертикальной бороздой. Мозговой канал очень низкий.

Поверхность неба сильно деформирована. Можно лишь предположить, что небо арцозуха было так же примитивно построено, как и небо гобиюх, и различия заключались лишь в пропорциях его отдельных элементов. Нижняя челюсть находится в сочленении с черепом и, по-видимому, фланги крыловидных костей, небные отверстия и хоаны скрываются ее поверхностью.

По строению и форме нижняя челюсть арцозуха резко отличается от таковой гобиюх. Это прежде всего касается присутствия нижнечелюстного отверстия, что приближает арцозуха к нотозухиям. Отверстие располагается в границах угловой, надугловой и зубной кости и достигает значительных размеров. Нижнечелюстной симфиз удлинён, пластинчатая кость подходит к его заднему краю.

Крыша черепа покрыта мелкими бороздками и ячейками, но наиболее рельефен латеральный край нижней челюсти, поверхность которого пронизана многочисленными отверстиями и бороздками питающих сосудов.

З а м е ч а н и я. Закрытый тип строения верхних височных окон явился главным таксономическим признаком при включении р. *Artzosuchus* в состав семейства гобиюхид. Однако значение этого признака у крокодилов может быть и совсем незначитель-

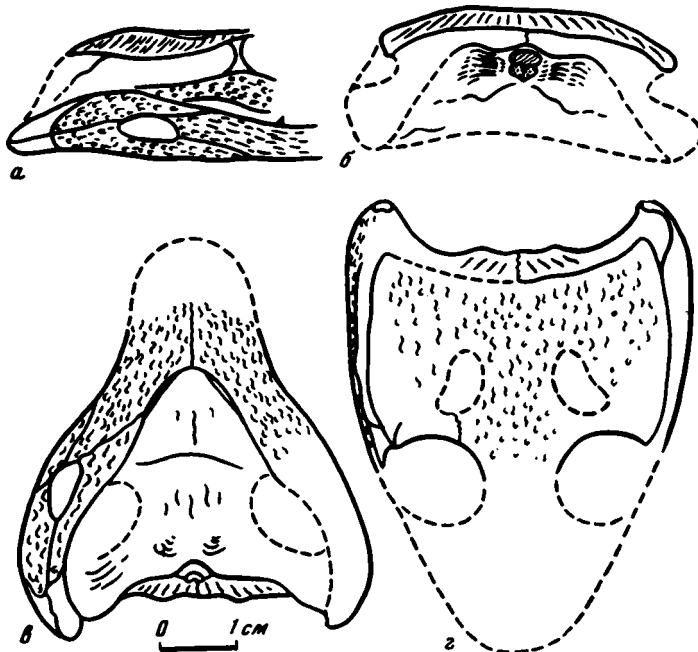


Рис. 10. *Artzosuchus brachicephalus* gen. et sp. nov. Голотип ГИН АН МНР, ПСТ № 10/23; череп
а — сбоку, б — сзади, в — снизу, г — сверху. Верхний мел, барунгойотская свита, Ууден-Ховол

ным (например *Paleosuchus*). Таким образом, арцозухин, возможно, не следует включать в сем. гобиозухид, от которых они резко отличаются строением нижней челюсти. Предполагаемые связи же центральноазиатских нотозухий с гондванскими остаются весьма неясными (*Araripesuchus*).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Барунгойотская свита Южной Монголии (Ууден-Ховол).

ПОДОТРЯД EUSUCHIA

СЕМЕЙСТВО CROCODYLIDAE CUVIER, 1807

Р о д *Tzaganosuchus* Efimov, gen. nov.

Название рода по местонахождению Цаган-Хушу.

Типовой вид *T. infansis* sp. nov.

Д и а г н о з. Предчелюстная кость удлинена. Альвеолы 4–7-го нижнечелюстных зубов сильно сближены и поперечно сжаты. Пластинчатая кость удалена от симфиза. Щитки спинного панциря продольно вытянуты; сочленовные площадки на их передних краях отделены глубокой бороздой.

С о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Наиболее близок к *Crocodylus*, отличаясь от его представителей неучастием пластинчатой кости в симфизе, сближением зубных альвеол, формой щитков спинного панциря. От ближайших азиатских представителей семейства: меловых *Eotomistoma*, *Dzungarisuchus* и палеогеновых *Lianghusuchus*, *Asiatosuchus* — новый род отличается более коротким нижнечелюстным симфизом и иной зубной дифференциацией.

З а м е ч а н и я. Систематическое положение, происхождение и филогенетические связи нового рода не ясны. Некоторый свет на эти вопросы может пролить изучение одновозрастных крокодилов Зайсанской котловины, близких цаганозуху строением

нижней челюсти. Возможно, в палеогене Зайсана и Южной Монголии будут встречены общие формы. Во всяком случае присутствие представителей семейства Crocodylidae в палеогене центральной Азии представляет известный интерес для познания путей его эволюции.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний палеоцен (? ранний эоцен) Южной Монголии.

Tzaganosuchus infansis sp. nov.

Рис. 11а, б.

Название вида от *infansis* (лат.) — младенческий.

Голотип — ПИН № 3104-7 — фрагмент правой предчелюстной кости ювенильной особи; МНР, Цаган-Хушу, верхний палеоцен, наран-булакская свита.

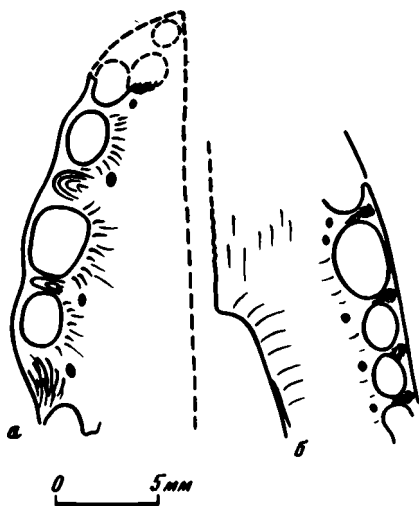


Рис. 11. *Tzaganosuchus infansis* gen. wt sp. nov.

а — голотип — ПИН № 3104/7 — правая предчелюстная кость снизу; б — экз. ПИН № 3104/8 — фрагмент межчелюстного симфиза сверху; палеоцен, наранбулакская свита. Цаган-Хушу

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН № 3104-8, 9, 10, 11 — фрагмент нижней челюсти, щитки панциря, отдельные зубы той же локализации, что и голотип.

О п и с а н и е. Подавляющая часть материала принадлежит молодым особям, но размеры отдельных зубов из местонахождения Цаган-Хушу говорят и о присутствии взрослых животных, захоронявшихся относительно редко. Предчелюстная кость высокая и удлиненная. Первый зуб нижней челюсти ложился в глубокую ямку в передней части предчелюстной кости, медиальнее 1–2-й альвеол. 4-й мандибулярный клык входил при смыкании челюстей в вырезку верхней челюсти. В предчелюстной кости предположительно 5 зубов, из них 4-й наибольший. Ямки для вхождения кончиков 2–3-го нижнечелюстных зубов видны между 3–5-й альвеолами предчелюстных. Наружная ноздря глубокая.

Нижнечелюстной симфиз плоский, задний край его на уровне 5-го зуба. Между сближенными альвеолами 4–7-го зубов видны небольшие ямки для вхождения зубов верхней челюсти. Передний край пластинчатой кости не достигал симфиза на 4 мм, однако здесь сохранилась продольная щель между восходящим и нисходящим отростками зубной кости, прикрывающих проход в переднюю часть симфиза.

Зубы с острыми, слегка загнутыми коронками и четкими сагиттальными гребешками. Струйчатость поверхности коронок отчетлива.

Щитки спинного панциря, относящиеся к медиальным рядам, продольно вытянуты и глубоко скульптурированы. Дорсальные гребни их высокие. Сочленовные площадки отделены от скульптурированной поверхности глубокой поперечной депрессией.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний палеоцен Южной Монголии (Цаган-Хушу).

Находки аллигаторид в палеогене Монголии, отмеченные Е.Д. Конжуковой (1954) и автором (Ефимов, 1976), настолько фрагментарны, что отнесение их к роду *Alligator* может быть лишь чисто условным. К тому же *Alligator* sp. из олигоцена Эргиль-Обо (Конжукова, 1954) морфологически неотличим от *S. ancestralis* из позднего мела Нэмэгэту. Он имел такую же горбообразную форму гребня лобной кости, а сама кость формировала передневноутренние края верхних височных окон. Типичен для шамозуха и отмеченный у этого "аллигатора" латеральный гребень на угловой кости. По-видимому, образцы из Нэмэгэту случайно были занесены в коллекцию по местонахождению Эргиль-Обо. Во всяком случае находки крокодилов в Эргиль-Обо не подтверждены последующими исследованиями.

Надо признать, что происхождение аллигатора, видимо, тесно связано с американским континентом, где уже в позднем мелу встречены очень близкие ему формы (*Albertochamps*). Однако другие роды аллигаторид вполне могли присутствовать в палеогене Монголии, проникнув из Китая или Средней Азии.

Изучение ископаемых крокодилов Монголии может пролить свет на отдельные моменты морфологической эволюции всей группы. Однако уже на монгольском материале видно, что отряд *Crocodylia* морфологически очень разнороден: представители отдельных групп настолько далеки друг от друга, что объединение их теряет всякий смысл и является чисто условным.

Наиболее важными с эволюционной точки зрения представляются исследования древних групп крокодилов, морфологически приближенных к современным, ибо наиболее четко понятие "крокодил" определяют именно представители зузухий. Изучение же уклоняющихся групп может привести к противоречивым выводам.

В этом отношении известную ценность представляет группа шамозухид. Происхождение ее от общего с зузухиями ствола подтверждается морфологическим сходством и не вызывает сомнений. Отдельные морфологические признаки шамозухид (окостенение мезэтмоида, выпуклость свода мозговой коробки, открытие черепоквадратного прохода, пневматизация области среднего уха, развитие задних челюстных аддукторов), унаследованные, по-видимому, от более архаичных групп, могут пролить свет на морфологический облик их предков.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляева Е.И., Трофимов Б.А., Решетов Ю.В. Основные этапы эволюции млекопитающих в позднем мезозое—палеогене Центральной Азии. — В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 19–45. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Ефимов М.Б. Древнейший крокодил с территории СССР. — Палеонтол. журн., 1976, № 1, с. 126–128.
- Ефимов М.Б. Первая находка аллигатора (*Crocodylia*) в раннем палеогене Монголии. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976, с. 105–106. (Тр. ССМПЭ; Вып. 3).
- Ефимов М.Б. Обзор ископаемых крокодилов СССР (автореф. докл.) Бюл. МОИП. Сер. геол., т. 53, № 3, 1978, с. 157.
- Ефимов М.Б. Новые позднемиловые параллигаторы Монголии. — В кн.: Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981, с. 26–28. (Тр. ССМПЭ; Вып. 15).
- Конжукова Е.Д. Новые ископаемые крокодилы из Монголии. — Тр. ПИН, 1954, т. 48, с. 172–193.
- Мартинсон Г.Г. Следы исчезнувших озер в Азии. М.: Наука, 1968. 119 с.
- Buffetaut E. Die biogeographische Geschichte der Krokodilier mit Beschreibung einer Art, *Araripesuchus wegneri*. — Geol. Rdsch., 1981, Bd. 70, N 2, S. 611–624.
- Erickson B.R. *Albertochamps langstoni*, gen. et sp. nov., a new alligator from the Cretaceous of Alberta. — Sci. Publ. Sci. Mus. Minn., 1972, vol. 2, N 1, p. 1–13.
- Gasparini Z.B. Los Notosuchia del cretaceo de America del sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (*Crocodylia*). — Ameghiniana Rev. Asoc. Paleontol. argent., 1971, vol. 8, N 2, p. 83–103.
- Iordansky N.N. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the Crocodylian skull. — Anat. Anz., 1964, Bd. 115, S. 250–260.
- Kálin J.A. Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodylidenschädels. — Zool. Jb., 1933, Bd. 57, H. 1, S. 535–707.

- Mertens R. Dei rezenten krokodili des Natur Museum Sneckenberg. — *Sneckenbergiana*, 1943, N 26, s. 252–318.
- Mook C.C. A new Crocodilian from Mongolia. — *Amer. Mus. Novit.*, N 117, p. 1–5.
- Osmolska H. Preliminary note on a Crocodilian from the upper cretaceous of Mongolia. — *Palaeontol.*, pol., 1971, N 27, p. 43–47.
- Osmolska H. The late Cretaceous vertebrate assemblages of the Gobi Desert, Mongolia. — *Mém. Soc. géol. France*, 1980, vol. 59, N 139, p. 145–150.
- Sun Ai-Lin. A new species of Paralligator from Sungarian Plain. — *Vertebr. Palasiat.*, 1958, vol. 2, N 4, p. 278–280.

УДК 56 (116.3) (517.3)

Р.Барсболд

О "ПТИЧЬИХ" ЧЕРТАХ В СТРОЕНИИ ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ

В последнее время выявилось сходство между хищными динозаврами и археоптериксом (Ostrom, 1973, 1975a, б; 1976a), в прошлом известное лишь в общих чертах. На этом в немалой мере основывается концепция о тероподовых предках птиц, вызвавшая к жизни приток новых представлений о динозаврах, как возможных теплокровных животных, с присущими таковым биологическими и экологическими особенностями. Предлагаются новые схемы классификации зауропсид с акцентом на близком родстве между динозаврами и птицами (Bakker, 1971, 1975; Galton 1970; Bakker, Galton, 1974; Thulborn, 1973, 1975 и др.). Подобные суждения оспариваются на том основании, в частности, что динозавры, по мнению многих исследователей, представляли собой обычных, "холоднокровных" рептилий (Будыко, 1978; Bennet, Dalzell, 1973; Bennet, 1974; Feduccia, 1973, 1974; Hopson, 1976; и др.). Интерес к проблеме родственных взаимоотношений динозавров и птиц привлек внимание автора прежде всего к ее "динозавровой" части, знания о которой в последнее время существенно расширились (Барсболд, 1982).

Сравнительная морфология монгольских хищных динозавров, подтверждая на более полном материале сходство теропод и археоптерикса, позволяет выявить круг новых черт (Барсболд, 1979, 1982). Примечательно, что большинство таких черт носит внешне "птичий" характер, тогда как в установленном недавно сходстве археоптерикса и теропод (Ostrom, 1976a) совершенно отчетливо доминируют "динозавровые", точнее "тероподовые", признаки. Рассматриваемый ниже ряд признаков ограничивается лишь теми, которые впервые были встречены на новом монгольском материале. Одновременно эти признаки служат неплохой иллюстрацией тероподового происхождения "птичьих" черт скелета археоптерикса.

Лицевой гребень. У овираторид найден высокий непарный продольный костный вырост (Барсболд, 1979, 1982), протягивающийся выше наружных носовых отверстий от верхней части межчелюстных до переднего края лобных костей включительно (рис. 1). Большая задняя часть гребня сформирована носовыми костями. Боковая поверхность гребня ажурная, состоящая из сплетения тонких костных перекладин. Возможно, более рыхлая костная ткань не сохранилась в ископаемом состоянии. Передне-верхний более сплошной край гребня нес узкие удлинённые парные отверстия (или карманы) неясного назначения, разделённые между собой тонкой перегородкой. Глубина отверстий могла или ограничиваться высотой костного края (около 1 см), или же они свободно сообщались узким пространством между стенками гребня. По всей вероятности, гребень был покрыт роговым шлемом, как у казуаров, костная основа которого была достаточно рыхлая. В отличие от овираторид костный гребень у казуаров занимает крышу черепа вплоть до затылочных костей включительно, т.е. подобный признак у птиц становится более специализированным.

Функциональное значение лицевого гребня у овираторид, как и у казуаров, неясно. Возможно, он служил половым (возрастным) признаком. Есть указания о том, что

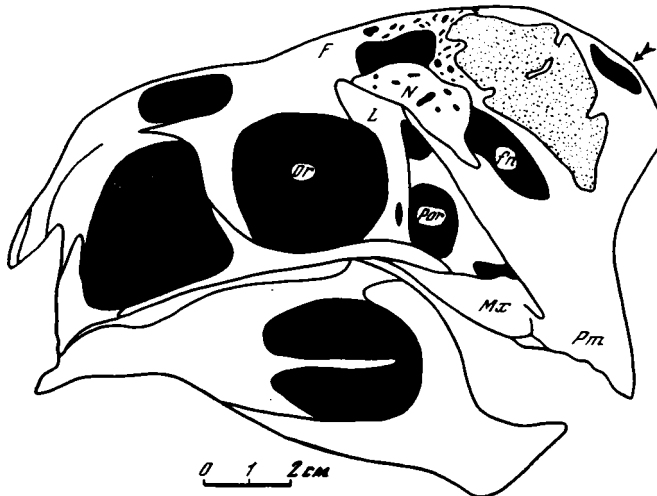


Рис. 1. Череп и нижняя челюсть *Oviraptor philoceratops* (экз. СПС 100/42), справа; крупный лицевой гребень несет парное отверстие, указанное стрелкой. Точками отмечена разрушенная боковая поверхность гребня

Во — основная затылочная, F — лобная, П — подвздошная, Is — седалищная, L — слезная, Ls — латеросфеноид, Мх — челюстная, N — носовая, Ог — глазница, Pl — нёбная, Рт — предчелюстная, Рг — переднеушная, Qu — квадратная, Sc — лопатка, as — акромиальный отросток, bsc — базисфеноидная капсула, bpt — базиптеригиодный отросток, sam — полость среднего уха, scrb — отверстие парабазального канала, cr — гребни, cor — кораконд, f — ключицы, f cor — коракондное отверстие, Ор — заднеушная

казауры с помощью гребня раздвигают густые заросли, однако это едва ли его главное назначение. При первом описании овираптора (Osborn, 1924) из-за недостаточной сохранности черепного материала предполагалось развитие какого-то носового рога, оказавшегося на самом деле костной основой рассматриваемого лицевого гребня.

Полость среднего уха. У динозавров обычно отмечалось среднее ухо без костных стенок (точнее, только с внутренней костной стенкой), сравнимое с тем, что известно у современных рептилий. Полость среднего уха с костными стенками (рис. 2) впервые была найдена у заурорнитоидеса и в описательных целях названа "латеральной депрессией" (Barsbold, 1979). Впоследствии такая же полость стала известна у одного из представителей сегнозаврид — эрликозавра (Барсболд, 1979; Перлз, 1979). Костно-оформленная полость среднего уха в указанных случаях имеет вид объемистой депрессии, занимавшей пространство, ограниченное сзади парокципитальными и спереди — базиптеригиодными отростками. Передняя часть полости у заурорнитоидеса составлена преимущественно базисфеноидом, верхний край — переднеушной костью, задний край — основанием парокципитального отростка, нижний — боковой и основной затылочными костями, медиальная стенка полости представляет собой пневматизированную костную ткань. Под верхним краем полости расположено удлиненное отверстие, предположительно отождествляемое с выходом для VII нерва. Вместе с тем у птиц в сопоставимом положении находится отверстие, соединяющее полость среднего уха с воздушными синусами внутри черепа. Снаружи и выше края полости располагается отверстие для выхода тройничного нерва. Заднее окончание полости занято крупным отверстием, соответствовавшим овальному окну, от которого по передней стенке парокципитального отростка протягивается неглубокий стапедиальный желоб. Ниже и впереди овального окна, близко к нижнему краю полости находятся отверстия, которыми синусы открывались в полость среднего уха. Снаружи полость закрывалась областью квадрато-птеригиодного сочленения, что хорошо сохранилось у эрликозавра. В результате устье полости почти на всем своем протяжении закрывалось двойной стен-

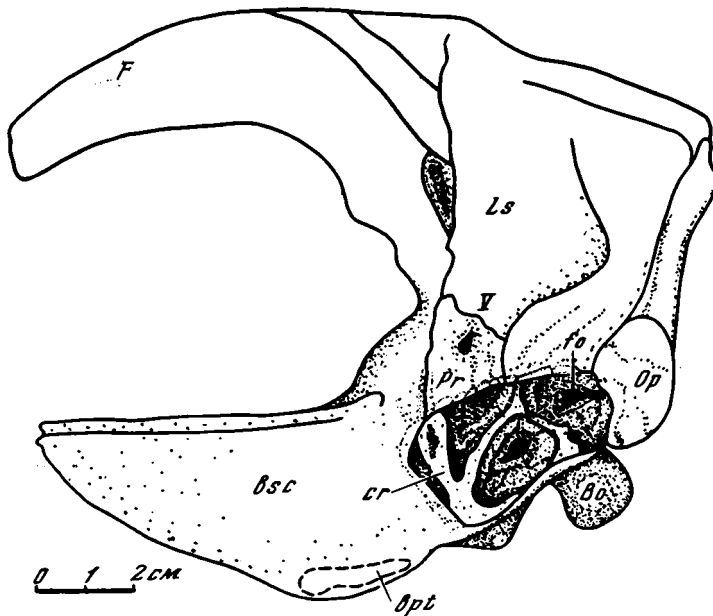


Рис. 2. Полость среднего уха *Saurornithoides junior* (экз. СПС 100/1), слева; внутри полости — пересекающиеся гребни ее медиальной стенки с воздушными синусами и отверстиями (для выхода черепно-мозговых нервов, овального окна)

кой: наружная — из медиальной лопасти квадратной кости, внутренняя — из птеригонда. Открывалась же полость лишь сзади ствола квадратной кости удлинненно-овальной ушной вырезкой, ограничивавшей наружное ухо. Собственно птичья полость среднего уха отличается от динозавровой главным образом участием в ее формировании практически лишь периотики и боковых затылочных костей, тогда как у динозавров велико также участие базисфеноида, что, по-видимому, более примитивно.

Нёбный комплекс (рис. 3). Довольно необычный тип строения нёбного комплекса отмечается у эрликозавра (Барсболд, 1979, 1982; Перлз, 1979). Сошники имели чрезвычайно удлинённые и широкие пластинчатые отростки, сраставшиеся вентрально с формированием V-образной в поперечном сечении структуры. Задний клиновидный конец этой структуры практически достигал базикrania, более дорзально соединялся с птеригоидами, вентральнее их слегка расщеплялся и вмещал нижний, сжатый с боков край базисфеноидного ростра. Птеригоиды отличаются редуцированностью, их сошниковые отростки заметно укорочены и плотно прилегают к базикранию. В подобном строении проступают особенности, получившие дальнейшее осуществление в нёбо у страусов и особенно у казуаров, обладающих палеогнатическим нёбом. Однако палеогнатизм у рассматриваемого сегнозаврида носит предположительно более примитивный характер. Черты, принимаемые за исходно палеогнатические, сводятся к следующему (Барсболд, 1979, 1982): сильное удлинение сошников (у палеогнат переднее окончание базисфеноидного ростра находится между дивергирующими птеригоидными отростками сошников); редукция птеригоидов, в особенности их сошниковых отростков (у палеогнат редукция отростков еще более усилена). Вместе с тем в нёбе у эрликозавра отсутствует ряд типично палеогнатических черт, возможно приобретавшихся лишь впоследствии, — соединение нёбных костей преимущественно с птеригоидами и расхождение птеригоидных отростков сошников.

Грудина. Данные о грудине у динозавров почти отсутствуют. Ныне этот пробел устраняется несколькими находками, относящимися к монгольским дromeозавридам и овираторидам (Барсболд, 1979, 1982). Грудина (рис. 4) представляет собой упло-

Рис. 3. Нёбный комплекс *Segnosaurus galbinensis* (экз. СПС 100/111), схематизировано, снизу; расщепляющийся задний конец сошников вмещает окончание базисфеноидного ростра

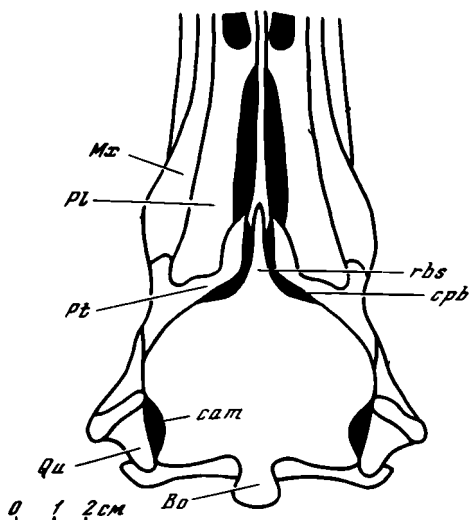
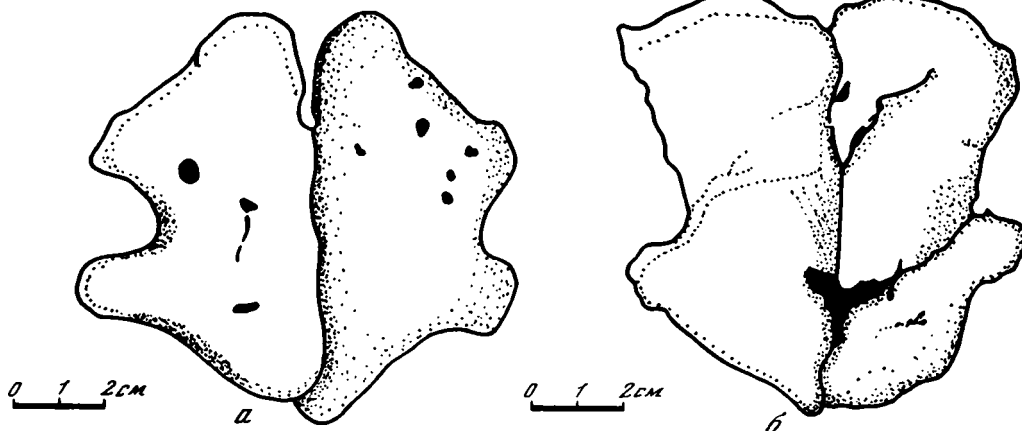


Рис. 4. Грудина овирапторид и дромеозаврид спереди

а — *Ingenia yanshini* (экз. СПС 100/42); б — *Velociraptor mongoliensis* (экз. СПС 100/25)



шенное пластинчатое щитовидное образование, выпуклое спереди и вогнутое сзади. Конфигурация грудины довольно сложная, ее краниальный край более выпрямлен, как у велоцираптора или же образует пологие и широкие вырезки по обе стороны срединного выступа, как у овирапторид. Этот край несет узкие бороздки, куда вкладывается периферийная зона кораконидов. Боковые края грудины сильно вырезаны и утончены и, по-видимому, могли переходить в хрящевое обрамление, связывавшееся ребрами. Грудина тероподового типа в целом вполне сходна с бескилевой грудной страусов.

Ключицы. Ключицы в ископаемом состоянии у динозавров находили редко и плохо сохранившимися. У овираптора и сегнозавра остатки ключиц первоначально описывались как межключицы (Osborn, 1924; Camp, 1936). Последние находки овирапторид дали полное представление об этой структуре у теропод (Барсболд, 1976а; Барсболд, 1979; 1981).

Ключицы (рис. 5) у овирапторид по общим очертаниям сходны с вилочкой у птиц и представляют дугообразную структуру с широко расходящимися выгнутыми вперед ветвями, концы которых клиновидно уплощаются и сходят на нет. Область расхождения ветвей с клювовидным, каудально направленным отростком. Уплощенными концами ключицы соединялись с акромиальными отростками лопаток. Передние края

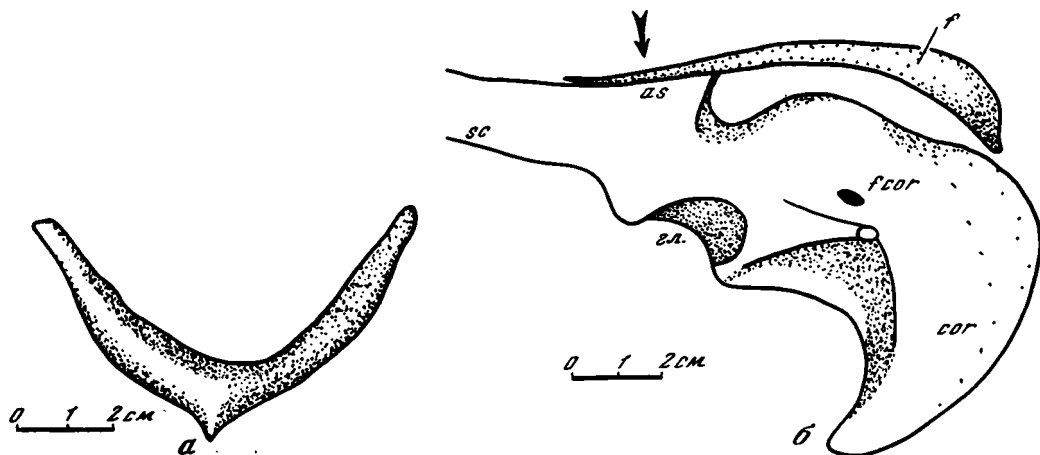


Рис. 5. Ключицы и их соединение с акромиальными отростками у *Oviraptor philoceratops* (экз. СПС 100/42):

а — ключицы, спереди; б — соединение ключиц с акромиальными отростками, справа

последних сильно утолщались и отгибались кнаружи, формируя довольно широкие удлинненно-треугольные площадки, принимавшие уплощенные концы ветвей ключиц. У археоптерикса ключицы очень сходны с овирапторидными, но способ их соединения с лопаткой непосредственно наблюдать еще не удавалось. Однако на снимках плечевого пояса у лондонского экземпляра, а также по данным детальной реконструкции этой структуры и ее описания, проводимым Дж. Х. Остромом (Ostrom, 1976a, фиг. 23; 1976b, фиг. 8), передние края акромиальных отростков у археоптерикса по конфигурации в точности соответствуют овирапторидным и формируют такие же суставные площадки. Это дает основание почти с полной уверенностью утверждать, что акромиальные отростки у археоптерикса были специально приспособлены для соединения с концами расходящихся ветвей ключиц. До сих пор это не привлекало внимания, поскольку еще не было известно точно положение ключиц в плечевом поясе. Ключицы у птиц соединяются с коракоидами, что, вероятно, связано с превращением их передних конечностей в крылья.

Опистопубический таз. Как показано недавно, в заурисхивом тазу у некоторых теропод отмечены случаи переориентации лобковой кости до положения, параллельного седалищным (Барсболд, 1976b, 1979, 1982; Перлз, 1979; Барсболд, Перлз, 1979; Barsbold, 1979; Barsbold, Perle, 1980). Обращение лобковых костей установлено у монгольских дромеозаврид и сегнозаврид, строение таза которых в остальном резко отличается (рис. 6).

Дромеозавридный таз, за исключением обращения лобковых костей, представляет собой структуру вполне целурозаврового типа — низкие подвздошные кости долихоилического типа (Colbert, 1964) и укороченные седалищные с крупными обтураторными отростками отчетливо подтверждают это. Лобковые кости, направленные назад и вниз, отличаются удлинением и сжатыми сбоку дистальными окончаниями. Сегнозавридный таз практически во всем отклоняется от тероподовой нормы. Его подвздошные кости с необычно сильно расширенным передним флангом, резко отгибавшимся кнаружи и редуцированным задним флангом, дорзально несшим крупный кубовидный выступ, возможно, для прикрепления тазо-бедренных и хаостовых мышц. По общей конфигурации подвздошные кости приближаются к зауроподовому типу (Перлз, 1979). Лобковые кости с крупными, сжатыми с боков дистальными окончаниями, ориентированы назад и вниз. Седалищные кости мало уступают по длине лобковым, их крупные обтураторные отростки смещены дистально. По заднему краю седалищных костей напротив обтураторных отростков протягиваются пологие гребневидные выпуклости.

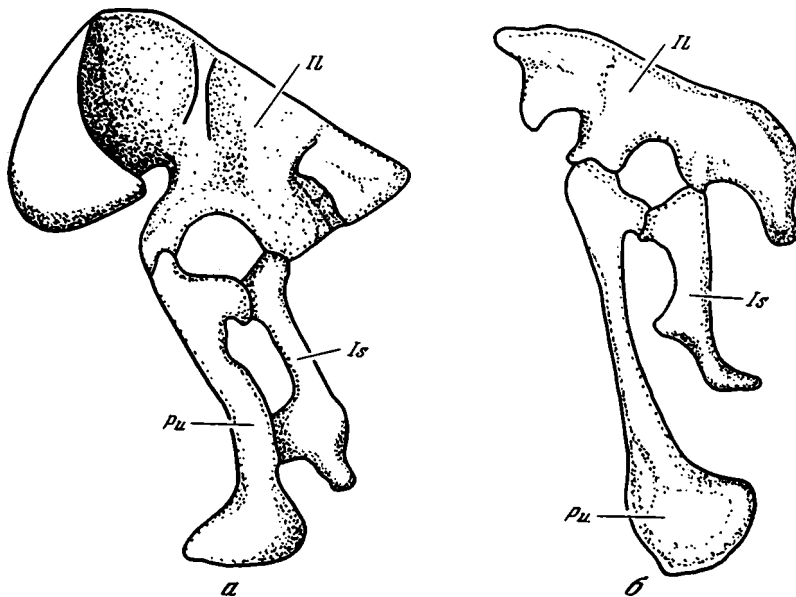


Рис. 6. Опустопубический таз (без масштаба) слева:

а — у сегнозаврида (*Segnosaurus galbinensis*, экз. СПС 100/111); б — у дромеозаврида (*Adasaurus mongoliensis*, экз. СПС 100/20)

Перечисленные две модификации отнесены к опистопубической форме заурисхиевого таза хищных динозавров (Barsbold, 1979). При этом есть основания дромеозавридную модификацию считать проявлением опистопубической долихоилии, тогда как сегнозавридную, как полностью выходящую за рамки и брахио- и долихоилии (Colbert, 1964), целесообразнее относить к иному типу — альтиилии (Barsbold, 1979). По всей вероятности, к опистопубической долихоилии можно относить и таз археоптерикса, у которого обтюраторные отростки, по-видимому, смещаются еще более дистально; кроме того, как и у сегнозаврида, задние края седалищных костей также несут пологие гребневидные выпуклости. Чаще всего заднее обращение лобковых костей в археоптериковском тазу принималось за деформацию после захоронения (Ostrom, 1976a), однако этот взгляд обуславливался главным образом неизвестностью ранее подобных обращений в тазу заурисхиевого типа. Установление опистопубического таза у некоторых хищных динозавров может служить еще одним свидетельством в пользу близкого сходства археоптерикса с поздними тероподами.

РАЗВИТИЕ ТЕРОПОД И АРХЕОПТЕРИКСА

Обычно считают препубический таз исходным по отношению к орнитисхиевому, однако еще не удавалось убедительно показать, как могло идти такое превращение (Beer, 1954; Romer, 1927, 1956; Galton, 1970; Charig, 1972; и др.).

Остром (Ostrom, 1976a), внесший наибольший вклад в выявление сходства между тероподами и археоптериксом, располагал неполным материалом по тазу американского дромеозаврида *Deinonychus*, и явление обращения лобковых костей осталось для него практически неизвестным. Наблюдаемое обращенное положение в тазу у берлинского экземпляра археоптерикса Остром отрицает, объясняя его смещением после захоронения. Вместе с тем он, по-видимому, понимал, что задний поворот лобковых костей у археоптерикса не объясняется только лишь смещением после захоронения, что и привело его к принятию незаконченной, частичной, переориентации в тазу у обоих животных. Тем самым устранялось самое существенное препятствие на пути устанавли-

ваемого им сходства мелких теропод и археоптерикса, в остальном показанное с большей убедительностью.

Другой исследователь (Walker, 1977), придерживающийся совершенно иной концепции — родства крокодилов и птиц, принимает заднее обращение лобковых костей в тазу у археоптерикса и, видимо, поэтому совершенно искусственно поворачивает назад лобковые кости у одного из юрских крокодилов (Hallorpus)¹. Уокер подчеркнул, что для признания родства теропод (заурикий) и птиц необходимо, чтобы в тазу у первых лобковые кости испытывали бы переориентировку, чего, как он полагал, не может быть совсем.

Совершенно очевидно, что и Остром и Уокер, сторонники совершенно различных концепций, поступили кое в чем вполне единообразно, пытаясь обойти одно и то же препятствие, мешавшее им: они оба попытались каждый свою группу сделать сходной по строению таза с археоптериксом. Вместе с тем надо учитывать, что опистопубия еще не была достаточно известна исследователям, незнакомым с монгольским материалом.

Опистопубический заурикийский таз в общем можно истолковывать как "переходный" от исходного преопубического к производному орнитомимическому. Опистопубическая форма заурикийского таза встречалась неоднократно в эволюции заурикийских, что демонстрируется рядом групп хищных динозавров — дейнонихозаврами (дромеозавридами), сегнозаврами, а также с большой вероятностью — археоптериксами. Собственно орнитомимический таз является по-существу опистопубическим, лишь более модифицированным в соответствии со специфическими адаптациями растительноядных динозавров. Неоднократное и, по-видимому, одновременное появление опистопубической формы таза отражает параллельную эволюцию динозавровых ветвей, столь ярко выявляемую у хищных групп в развитии многих скелетных структур (Барсболд, 1977, 1982; Barsbold, 1979).

Археоптериксы, крайне сходные с поздними хищными динозаврами, едва ли могли начать свое восхождение непосредственно от псевдозухиевого ствола, не пройдя "динозавровой" или, точнее, "тероподовой" стадии, относимой к более раннему периоду их эволюции. Именно в этом заключается объяснение столь большого их сходства с поздними хищными динозаврами. Как самостоятельная линия археоптериксов предположительно формировалась где-то на границе триаса и юры среди большого числа параллельных линий поздних теропод, однако отделяясь от этих родственных групп все возрастающим эволюционным сдвигом, приведшим их к развитию в специфической адаптивной зоне, не свойственной для теропод.

В параллельных линиях послетриасовых хищных динозавров диффузно распространяется целый ряд "птичьих" черт. Ни в одной из линий поздних теропод, у которых эти черты сформированы наиболее отчетливо, нет полного набора подобных признаков. Другими словами, разброс этих признаков в целом немалый, но все же четко выделяются две категории признаков: к первой относятся признаки, имеющие почти универсальное развитие у хищных динозавров — это "птичий" тип стопы, строение передних конечностей и т.д., характерные для поздних линий (Барсболд, 1977). Признаки второй категории более специфичны: так, среднее ухо "птичьего" типа отменено у заурорнитомидид и сегнозавров, дугообразные ключицы — у овираторид (и археоптерикса) и т.д. Можно допустить, что в линии, подобной археоптериковой, как бы совместились воедино главнейшие черты птичьего характера (Simpson, 1946). Это означает, что в динозавровых, точнее тероподовых, линиях достаточно рано намечается "орнитизация", в процессе которой уже в начальные стадии послетриасового развития теропод формировались линии, приведшие в итоге к птицам. Вполне допустимо, что археоптерикс представляет лишь одну из них (пусть даже тупиковую), но независимо от степени отклонения от него "настоящих" птиц, в достаточной мере указывающую

¹ Принадлежность к крокодилам р. Hallorpus, обычно относимого к тероподам, остается недоказанной.

на близость к тероподавшему предку. Вместе с тем бескилевая грудина и предположительно исходно палеогнатическое нёбо у некоторых хищных динозавров, вероятно, свидетельствуют, что переход к птицам совершался более чем одной из параллельных линий, восходивших к тероподам пограничного триасово-юрского интервала. Килевые и бескилевые птицы могут относиться к различным, но родственным линиям, достаточно рано разошедшимся от общих предков, прямо связанных с поздними тероподами. Бескилевые птицы развивались по ряду черт параллельно килевым, однако в иной адаптивной зоне.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсболд Р.* О новом поздне меловом семействе мелких теропод (Oviraptoridae fam. nov.) Монголии. — Докл. АН СССР, 1976а, т. 226, № 3, с. 685–688.
- Барсболд Р.* К эволюции и систематике поздне меловых хищных динозавров. — В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976б, с. 68–75. (Тр. ССМПЭ; Вып. 3).
- Барсболд Р.* К эволюции хищных динозавров. — В кн.: Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1977, с. 48–56. (Тр. ССМПЭ; Вып. 4).
- Барсболд Р.* Хищные динозавры мела Монголии: Автореф. дис... д-ра биол. наук. М., 1979. 39 с.
- Барсболд Р.* Беззубые хищные динозавры Монголии. — В кн.: Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981, с. 28–39. (Тр. ССМПЭ; Вып. 15).
- Барсболд Р., Перлз А.* Модификация таза зауриский и параллельная эволюция хищных динозавров. — В кн.: Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979, с. 39–44. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Будыко М.И.* Термический режим динозавров. — Журн. общ. биологии, 1979, т. 39, № 2, с. 179–185.
- Перлз А.* Сегнозавриды — новое семейство поздне меловых хищных динозавров Монголии. — В кн.: Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979, с. 45–55. (Тр. ССМПЭ; Вып. 8).
- Abel O.* Die Stamme der Wirbeltiere. Berlin: Leipzig, 1919, 914 s.
- Bakker R.T.* Dinosaurian physiology and origin of mammals. — Evolution, 1971, vol. 25, N 4, p. 636–658.
- Bakker R.T.* Dinosaurs renaissance. — Sci. Amer., 1975, vol. 232, N 4, p. 58–78.
- Barsbold R.* Opisthopubic pelvis in the saurischian dinosaur. — Nature, 1979, vol. 279, p. 792–793.
- Beer G.R.* Archaeopteryx and evolution. — Abvmt. Sci., 1954, L. 11, p. 160–170.
- Bennet A.F.* A final word. — Evolution, 1974, vol. 28, N 3, p. 503.
- Bennet A.F., Dalzell B.* Dinosaur physiology: critique. — Evolution, 1973, vol. 27, N 1, p. 170–174.
- Charig A.J.* The evolution of the archosaur pelvis and hind limb: an explanation in functional terms. — In: Studies Vertebrate evolution/Ed. K.A. Jousey, T.S. Kemp. N.Y., 1972, p. 121–155.
- Feduccia A.* Dinosaurs as reptiles. — Evolution, 1973, vol. 27, N 1, p. 166–169.
- Feduccia A.* Endothermy, dinosaur and Archaeopteryx. — Evolution, 1974, vol. 28, N 3, p. 503–504.
- Calton P.M.* Ornithischian dinosaurs and the origin of birds. — Evolution, 1970, vol. 24, p. 448–462.
- Hopson J.A.* Relation brain size in dinosaurs. Implications for Dinosaur endothermy. — AAAS Symp., 1980, vol. 28, N 10, p. 287–309.
- Huene F.* Skizze zu einer Systematik und Stammesgeschichte der Dinosaurier. — Zentr.-Bl. Miner., Geol. und Palaeontol., 1909, N 1, S. 12–22.
- Ostrom J.H.* Archaeopteryx and the origin of birds. — Biol. J. Linn. Soc., 1976a, vol. 8, N 2, p. 91–182.
- Ostrom J.H.* On a new specimen of the Lower Cretaceous theropod dinosaur Deinonychus antirrhopus. — Bull. Mus. Comp. Zool., 1976b, N 439, p. 1–21.
- Romer A.S.* The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. — Acta zool., 1927, vol. 8, p. 225–275.
- Romer A.S.* Osteology of the Reptiles. Chicago. Univ. Chicago press, 1956. 772 p.
- Thuborn R.A.* Thermoregulation in dinosaurs. — Nature, 1973, vol. 245, N 5419, p. 51–52.
- Thulborn R.A.* Dinosaur polyphyly and the classification of archosaurs and birds. — Ausda. J. Zool., 1975, vol. 23, N 2, p. 249–270.
- Walker A.D.* New light on the origin of birds and crocodiles. — Linn. Soc. Symp. Ser., 1977, N 4, p. 319–358.

АВИМИМУС И ПРОБЛЕМА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПТИЦ

Особенности строения скелета своеобразного звероногого динозавра *Avimimus portentosus*, найденного в верхнем мелу МНР (Курзанов, 1981), дают новые интереснейшие сведения о возможных путях формирования птичьего скелета. Это — первый среди динозавров вообще, обладающий в таком большом количестве ярко выраженными признаками птиц.

Получившее в последнее время более широкое распространение мнение о происхождении птиц от мелких хищных динозавров (Ostrom, 1973; и др.) вполне подтверждается морфологией авимимуса, несмотря даже на его несколько поздний возраст. Принимая во внимание этот последний факт, невозможно, конечно, считать авимимуса собственно предком птиц. Тем не менее он прекрасно иллюстрирует пути, по которым шла эволюция в направлении к птицам. Как известно, давно существуют две противоположные точки зрения.

По одной, более широко принятой, птицы приобрели способность к полету от живших на деревьях лазающих предков (Marsh, 1880; Abel, 1911; Bock, 1965; и др.), где он развился из простого планирующего перепархивания. По другой (Williston, 1879; Fürbringer, 1888), птицы произошли от двуногих предков, бежавших по земле.

Несмотря на то что авимимус не является непосредственным предшественником птиц, что он, почти наверняка, не летал, тем не менее с его помощью можно еще раз подойти к решению экологического аспекта проблемы происхождения птиц. При этом свидетельства происхождения птичьего полета возможны лишь косвенные, тогда как пути формирования птичьей анатомии освещаются более непосредственно.

Вероятно, образование специфических передних и задних конечностей птиц, адаптированных к совершенно различным функциям, происходило независимо друг от друга (Ostrom, 1979), причем в первую очередь задние конечности приобрели легкую бегающую конструкцию, а затем освобожденные от поддерживания тела передние конечности получили возможность видоизмениться в протокрыло.

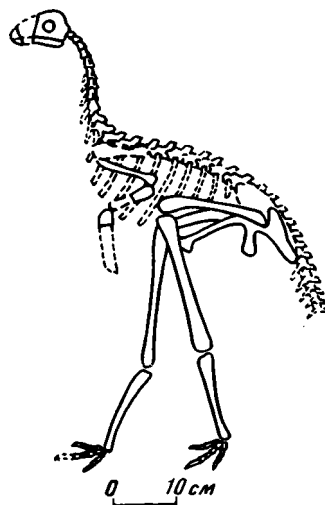
Рассмотрим те признаки скелета авимимуса, которые свидетельствуют о далеко зашедшей птичьей специализации, в некоторых отношениях дальше, чем у археоптерикса (рисунок). Остром отмечал (Ostrom, 1979), что археоптерикс имеет в скелете всего лишь один птичий признак, а именно, вилочку-ключицу. Все другие его признаки найдены у различных мелких хищных динозавров и, скорее всего, указывают просто на динозавровую природу археоптерикса.

Совершенно по-иному обстоит дело с авимимусом. В нем птичьих признаков столько, что если бы не некоторые особенности таза и позвоночника, его сходство с примитивными птицами было бы чуть ли не абсолютным. Прежде всего поразительные аналогии наблюдаются в строении задних конечностей, причем это касается всех трех отделов, длинных стройных, с прекрасно оформленными суставами и с пропорциями, приближающимися к пропорциям конечностей бегающих птиц. Конечность в целом утоньшается дистально, что, вероятно, связано с адаптацией к бегу и может быть своего рода компенсацией еще длинноватому для птиц бедру. Самое замечательное свойство бедренной кости авимимуса — наличие третьего дополнительного надмыщелка на наружном мыщелке дистального эпифиза, который образует сустав для редуцированной малой берцовой кости. Проксимальная головка последней двигалась в борозде между дополнительным надмыщелком и латеральным мыщелком. Это, вероятно, связано с ограничением необходимости во вращательных движениях и укреплением сустава за счет полного переноса опоры на большую берцовую. Подобное строение коленного сустава аналогично птичьему и ни у кого из динозавров не встречается. Как известно, у некоторых птиц дополнительный надмыщелок развит слабо, но, несомненно, его

развитие связано с ограничением вращательных движений в коленном суставе и является прямым следствием дальнейшей адаптации к двуногому передвижению.

Между медиальным и латеральным мышечками дистального эпифиза бедренной кости находится большая площадка, связанная, вероятно, с существованием крестообразных связок коленного сустава, аналогичных имеющимся у птиц (Stacraft, 1971). Они также стабилизируют сустав при действиях вызванных внешними причинами вращающих сил, что можно рассматривать как результат преимущественных движений в одной плоскости и соответственно адаптацию к совершенному бипедальному передвижению.

В проксимальной части бедренной кости нельзя не отметить прекрасно оформленные, как у птиц, шейку и головку, сидящую под углом 90° к стволу кости. Относительная простота движений бедренного сустава не требовала большой его подвижности, что позволяло крупному большому трохантеру в значительной степени принимать на себя все тела в целях более прочного сочленения таза и бедра и лучшего поддержания тяжести туловища. Положение бедра по отношению к телу было строго перпендикулярное, а может быть, даже чуть с наклоном внутрь, что в общем-то тоже не характерно для динозавров и что следует расценить как еще одно приспособление к совершенному бипедализму птичьего типа.



Другой замечательной птичьей чертой авимимуса является настоящий тибитарсус, образовавшийся из полного сращения большой берцовой кости и проксимальных элементов предплюсны, пяточной и таранной костей. Мало этого, дистально к большой берцовой прирастает сильно редуцированная малая берцовая, хотя в отличие от птиц она достигает голеностопного сустава. Однако это не мешает рассматривать голень авимимуса как аналогичную птичьей. Крупный, выдающийся сильно вперед кнемияльный гребень приближается по форме к таковому птиц, указывая на мощное развитие разгибателей коленного сустава, получающих особую силу при беге. К тому же кнемияльный гребень обнаруживает явное стремление к проксимальной концентрации своей массы, что достигает максимального выражения у птиц. Сочленовная поверхность интертарсального, тоже птичьего, сустава увеличена, допуская поворот плюсны не менее чем на 120° , что характерно для бегающих птиц.

Еще одной удивительной особенностью авимимуса, почти полностью отвечающей птичьим требованиям, является плюсна, которую можно уже назвать цевкой, ибо происходит сращение дистальных элементов предплюсны с плюсной без каких-либо видимых следов, а также проксимальных элементов плюсны между собой. Цевка авимимуса — прекрасная иллюстрация начала процесса консолидации метаподий именно у бегающих форм, впоследствии достигающего своего полного выражения у птиц.

Пальцы, пожалуй, не демонстрируют особенно ярких птичьих черт. Только лишь вторая плюсневая кость обнаруживает некоторую тенденцию к редукции, отдаленно напоминая аналогичные соотношения у страуса, у которого второй палец редуцирован полностью.

Однако авимимус обладает птичьими чертами не только в смысле адаптации к бегу, хотя последних несомненно больше и они ярче выражены. Есть и другие признаки, не имеющие отношения к бегу, но также характерные для птиц. Например, это касается антитрохантера на подвздошной кости. При сильном сгибании бедренной кости он соприкасался с большим трохантером, шейкой и создавал для них упор, ибо при этом разгибающие мышцы развивали значительные отводящие усилия, стремящиеся вы-

вернуть головку бедра из вертлужной впадины, чему, собственно, и противодействовал антитрохантер. Надо сказать, что он есть и у динозавров, но у них развит не так мощно, занимает к тому же положение не на латеральном, а на вентральном крае подвздошной кости. С одной стороны, антитрохантер такой формы, как у авимимуса, наиболее сильно развит у бегающих птиц, с другой — он есть и у всех остальных птиц. Поэтому его вполне можно считать именно птичьим признаком, а не просто выражением конвергентного сходства с бегающими птицами.

Существует еще одна замечательная особенность авимимуса, не отмечавшаяся ранее. На подвздошных костях есть только два поперечных отростка крестцовых позвонков, полностью присосых к тазу. Вероятно, количество позвонков, их полное срастание с тазовыми костями есть не что иное, как указание на присутствие двух истинных крестцовых позвонков (аналогично птицам) и начальную стадию образования монолитного синсакрума. Вкупе с этим можно рассматривать и полное сращение костей таза между собой. Эти признаки непосредственно не связаны с бегом (особенно количество позвонков), а скорее, с бипедализмом, и их стоит рассматривать как еще одно свидетельство общности морфологии авимимуса и птиц.

Под таким же углом зрения следует обратить внимание на чрезвычайно сходную с птичьей конструкцию дистального отдела плечевой кости. Он как бы разделен на три неравных мышелки, из которых средний, самый крупный, соответствует локтевому мышелку, а боковой — лучевому, на что указывает не только его положение по отношению к локтевому, но и удлиненная форма, допускающая перемещения проксимального конца лучевой кости во время пронации и супинации. Как и у птиц, эти мышелки смещены оба на вентральную сторону плечевой кости. Взаимное положение и форма локтевого и лучевого мышелков создают следующую картину при сгибательно-разгибательных движениях. Соответственно форме лучевого мышелка лучевая кость перемещается от дорсальной стороны плечевой кости к вентральной и одновременно сдвигается латерально, благодаря его некоторой направленности наружу, что вызывает переворот предплечья в том же направлении (супинация). При этом также из-за больших размеров лучевого мышелка лучевая кость давит на соответствующие карпальные элементы, что приводит к сгибанию в запястном суставе. Естественно, при разгибании передней конечности перемещение лучевой кости к дорсальной стороне вызывает обратное явление — пронацию. Таким образом автоматически действует механизм пронации и супинации предплечья при сгибательно-разгибательных движениях. У птиц этот механизм, вероятно, связан со складыванием крыльев (при сгибании происходит поворот длинных маховых перьев из горизонтальной плоскости в вертикальную), тем более удивительно его существование у авимимуса. Безусловно, это не основание для предположения о способности авимимуса летать. К тому же у птиц действие механизма пронации—супинации в большей степени зависит от удлиненности и направленности наружу локтевого мышелка, а не лучевого, как у авимимуса. Тем не менее это несомненное свидетельство какого-то морфологического и функционального сходства.

Что касается лопатки и коракоида, то, пожалуй, в них все-таки больше динозавровых черт, правда, с небольшим исключением. Наблюдается полный анкилоз, характерный не только для бегающих птиц (страус), но и для некоторых летающих (фрегат). Угол между лопаткой и коракоидом, близкий к 160° , больше соответствует бескилевым птицам. Удлиненность коракоида не свойственна динозаврам, но опять же птицам. В итоге и плечевой пояс дает несколько признаков, не связанных с бипедальностью, а тем не менее подчеркивающих некую морфологическую общность авимимуса и птиц.

Отдельные свидетельства в пользу этого предоставляет и позвоночник. Прежде всего это относится к количеству шейных позвонков. Их не меньше 11, в то время как у динозавров обычно не бывает больше 10. Наличие гипапофизов у динозавров также ранее не отмечалось. Правда, они есть у некоторых рептилий (змеи, ящерицы, крокодилы), но на спинные позвонки переходят только у некоторых змей. Понятно, что сами по себе эти два признака вряд ли могли бы свидетельствовать в пользу какой-то общности с птицами, но, с учетом значительного количества других бесспорных птичьих признаков,

косвенно подтверждают наличие в линии авимимуса тенденции к развитию птичьей морфологии.

О наличии птичьих особенностей в черепе следует говорить лишь с большой осторожностью из-за очень плохой его сохранности. Первое, что необходимо отметить, — вероятная легкость и прочность черепа, которая достигалась почти полным сращением костей крыши черепа. Следов лобно-теменного шва нет вовсе, а другие швы весьма проблематичны. Куполообразная и широкая крыша черепа, латеральная отогнутость передней части переднеушных костей указывают на необычное для рептилий развитие больших полушарий головного мозга. Велика высота эндокраниальной полости позади ушной капсулы, судя по высоте переднеушной кости в этом месте. Соответственно, вероятно, велики и размеры мозжечка. В связи с ними и, особенно, размерами внутрислуховых карманов можно говорить о большой величине его боковых долей (*flocculi*). Размеры этих отделов головного мозга более или менее связаны со сложностью организации передвижения животного в пространстве и велики относительно всего мозга у птиц. Та же высота эндокраниальной полости позади ушной капсулы (практически до затылочного отверстия) наводит на мысль о возможной ее связи с двойным изгибом заднего мозга, который характерен для птиц.

Таким образом, авимимус обладает значительным набором признаков, никак не характерных для динозавров, а скорее для птиц. При этом необходимо подчеркнуть, что только часть из них отражает адаптации к бипедализму, к бегу, а остальные — общность в строении скелета авимимуса и птиц вообще. Это — достаточно яркий пример формирования птичьих признаков у бегающих бипедальных теропод, причем в большей степени, нежели у известного археоптерикса. С одной стороны, их образование не так уж удивительно, так как речь идет о верхнемеловом животном, а не о верхнеюрском, но, с другой — привлекает особое внимание, поскольку этот процесс происходит именно у бегающих, а не лазающих форм.

Остром (*Ostrom, 1979*) отмечал, что анализ строения задних конечностей археоптерикса (а это сделано достаточно убедительно) приводит к выводу о его наземном, но никак не древесном существовании. Отсюда делается вполне естественный другой вывод о первичном появлении летающих форм именно среди наземных животных. Не станем вдаваться в дискуссию по поводу непосредственных путей формирования крыла и полета (в этом с Остромом трудно согласиться), ибо это — вторая часть проблемы происхождения птиц, которой коснемся позже. Что касается первой, а именно происхождения летающих форм от наземных, то авимимус — хорошая морфологическая модель формирования птичьих признаков в скелете. Его строение подтверждает по-новому освещенный Остромом вывод о появлении предков птиц среди бипедальных бегающих теропод.

Достоинства и недостатки обеих теорий, "древесных лазающих предков" и "бипедальных бегающих", уже многократно обсуждались, последний раз в той же работе Острома (*Ostrom, 1979*), и к этому трудно что-либо добавить. Конечно, вторая теория с точки зрения "здорового" смысла гораздо труднее воспринимается и, думается, что это одно из самых серьезных возражений против нее. Чрезвычайно трудно себе представить те побуждающие стимулы, заставлявшие бегающих наземных теропод подпрыгивать или совершать какие-либо подобные движения, могущие при дальнейшем совершенствовании привести к образованию крыльев и к полету.

Но анализ скелета авимимуса обнаруживает явно выраженные адаптации к бегу и при этом дополнительно солидный набор птичьих признаков. Хотя нет никаких свидетельств наличия перьевого покрова и соответственно полета авимимуса, тем не менее существование у него признаков птиц говорит о морфологической общности, основанной либо на прямом родстве, либо на сходстве в образе жизни. Признание справедливости любого из этих предположений, не говоря уже об их совокупности, приводит к правильности положения о первичном формировании птичьей анатомии именно у бегающих форм и косвенно будет свидетельствовать в пользу "наземного" происхождения полета птиц. Разберем каждое из этих положений.

Легко насчитать около двух десятков признаков, выражающих очевидное морфологическое сходство авимимуса и птиц, но среди них не так уж много тех, которые могли бы свидетельствовать в пользу родства. Это, например, строение мозговой коробки и мозга. Но учитывая ненадежность этих признаков из-за плохой сохранности образца, не следует им особо доверять. Количество крестцовых позвонков свидетельствует в пользу родства, но вступает в явное противоречие с общим планом строения таза (повернутыми вперед лобковыми костями с "башмачком" на конце, динозавровой формой задних частей подвздошных костей). В конструкции позвонков нет и намека на птичью гетероцельность, хотя количество шейных позвонков почти как у птиц. Поскольку проксимальный конец плечевой кости и гленоидная впадина довольно сильно отличаются от птичьих, то в какой-то степени в пользу роста может говорить своеобразный механизм пронации и супинации предплечья, но его также можно объяснить и конвергенцией. Подобным же образом большинство признаков строения задних конечностей объясняются и тем и другим, скорее даже конвергенцией. В результате получается, что явных признаков, указывающих на прямое родство, практически нет. Если и есть какое-либо родство, то оно чисто динозаврового плана и уходит своими корнями глубоко в прошлое, так что в целях обсуждаемого вопроса им можно просто пренебречь. Не исключено, что авимимус имел общее с птицами далекого предка, и если бы не слишком позднее время существования, то его почти с такими же основаниями, как и археоптерикса, следовало бы включить в предковую для птиц, по крайней мере бегающих, группу. Вероятно, авимимус входит в линию параллельного развития.

Хорошо известно, что сильным аргументом в поддержку теории происхождения птиц от бипедальных теропод, бегавших по земле, является птицеподобная конструкция задних конечностей последних. Нет сомнений, что из всех ископаемых рептилий, так или иначе подозреваемых в родственных связях с птицами, она достигла максимальной степени выражения именно у авимимуса. И хотя в данном случае совершенно не исключено простое конвергентное сходство, все равно это может говорить только в поддержку теории "бегающих предков". Вполне вероятно предположить, что аналогичные условия существования вызвали формирование и аналогичной бегающей конструкции задних конечностей у авимимуса и у предков птиц. При этом передние конечности претерпели относительно мало изменений, даже будучи освобожденными от необходимой ранее функции поддержки тела. Значит первоначально все-таки формировались признаки адаптации к бегу задних конечностей. Но, как уже говорилось выше, некоторые птичьи черты есть и в строении передних конечностей, позвоночника, таза. А раз так, то в случае с авимимусом происходит формирование птичьего скелета, а не отдельных признаков, связанных с бипедализмом, и именно у бегающей рептилии, т.е. бипедальная осанка в эволюционном развитии птиц, вероятно, предшествовала стадии полета. Несмотря на то что ко времени существования авимимуса настоящие птицы уже освоили воздушную среду, не исключено, что мы имеем дело как бы с промежуточной стадией становления птиц, хотя и не приведшей в дальнейшем к ним, но прекрасно иллюстрирующей вероятный ход этого процесса. Лишний раз подтверждается, что комплекс птичьих признаков приобретался постепенно, на разных эволюционных уровнях в нескольких ветвях сразу.

Упомянутое выше присутствие у авимимуса птичьих признаков, никак не связанных с бегом, отвергает возражения против теории "бегающих предков" такого рода: так как от него птицы не произошли, то значит и такой путь эволюции никак не мог привести к птичьему полету. К тому же Остром (Ostrom, 1979) довольно убедительно показал, что археоптерикс, который был способен к планирующему, а может, и к несовершенному машущему полету, также, наверное, был наземным животным. Вероятно, стоит задуматься над большим или меньшим сходством путей формирования птичьей морфологии в различных группах, в том числе и в ветви, приведшей непосредственно к птицам, иными словами говоря, происходило нечто аналогичное процессу маммализации териодонтов (Татаринов, 1970). Например, интертарзальный сустав приобретен многими рептилиями. Однако его сочетание с *tibiotarsus* и *tarsometatarsus* раз-

личной степени образования сразу выделяет несколько групп теропод. Вместе с обращением костей назад эти признаки встречаются лишь в двух семействах. С другой стороны, для иных групп динозавров следующим этапом формирования птичьей морфологии было срастание большой и малой берцовой костей и образование птичьего коленного сустава, а не обращение лобковых костей, которое произошло позже. Должно быть, более или менее одновременно происходило преобразование, как показывает авимимус, и передней конечности.

Существует довольно серьезное возражение против теории "бегающих предков", подтверждаемой авимимусом: потеря им первого пальца. Но отсутствие первого пальца у авимимуса, по-видимому, объясняется его далеко зашедшей специализацией в беге. К тому же, как известно, он есть не у всех птиц. И что самое существенное, для перехода от наземной стадии к стадии полета (и это убедительно доказывается еще раз тем же самым археоптериксом), вероятно, не обязательно было быть столь совершенным бегуном типа авимимуса и до редукции первого пальца дело могло просто не дойти. Главным фактором при этом должна быть бипедальность (Дементьев, 1940; Ostrom, 1979), освобождавшая передние конечности для других функций. Для пояснения, вероятно, необходимо перейти к проблеме происхождения собственно полета. Вполне возможно, что полет мог начинаться даже у неподвижно стоящего животного, конечно, не очень крупного, вес которого не превышал нескольких килограммов, с соответственно большой несущей поверхностью. При раскинутых в стороны "протокрыльях" достаточно было относительно сильного ветра, чтобы животное поднялось в воздух. Приблизительные подсчеты показывают, что при размерах археоптерикса, а у него площадь крыльев и оперенного хвоста довольно большая, необходима была скорость ветра порядка 15 м/сек чтобы его оторвало от земли. При этом, правда, необходимо еще соблюдение трех условий. Первое — наличие перьев, которые первоначально вряд ли появились как приспособление к полету, а скорее, в качестве термоизолирующего покрова (Ostrom, 1975; Regal, 1974). Кстати, учитывая полуптичье строение авимимуса и его возможный образ жизни с соответствующим высоким уровнем обмена веществ, логично предположить у него и постоянную температуру тела, и термоизолирующий покров, а именно перья. Второе условие — побуждающие мотивы для полета. Здесь можно согласиться с Остромом (Ostrom, 1979) — насекомоядность. При охоте за прыгающими, летающими насекомыми могла возникнуть необходимость в подпрыгивающих или других подобных движениях. И третье — местность с довольно частыми и сильными ветрами. Вероятно, это были открытые пространства, где и обитали преимущественно бегающие бипедальные динозавры.

ЛИТЕРАТУРА

- Дементьев Г.П. Руководство по зоологии. Позвоночные. Птицы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. 6. 856 с.
- Курзанов С.М. О необычных тероподах из верхнего мела МНР. — В кн.: Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981, с. 39–50. (Тр. ССМПЭ; Вып. 15).
- Татаринов Л.П. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам. — В кн.: Материалы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука, 1970, с. 8–29.
- Abel W.R. Die Vorfahren der Vogel und ihre Lebensweise. — Verh. zool. bot. Ges., Wien, 1911, Bd. 61, S. 144–191.
- Bock W.J. The role of adaptive mechanisms in the origin of higher levels of organizations. — Syst. Zool., 1965, vol. 14, p. 272–287.
- Cracraft J. The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon. — Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1971, vol. 144, p. 171–268.
- Furbringer M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematic der Vogel. Amsterdam; Jena, 1888. 257S.
- Marsh O.C. Odontornites: A monograph on the extinct toothed birds of North America. — Prof. Pap. Eng., Dep. US Army, 1880, N 18, p. 201.
- Ostrom J.H. The ancestry of birds. — Nature, 1973, N 242, p. 136.
- Ostrom J.H. The origin of birds. — Ann. Rev. Earth Sci., 1975, vol. 3, p. 55–57.
- Ostrom J.H. Bird flight: How did it begin? — Amer. Sci., 1979, vol. 67, N 1, p. 46–56.
- Regal P.J. The evolutionary origin of feathers. — Quart. Rev. Biol., 1975, vol. 50, p. 35–66.
- Williston S.W. Are birds derived from dinosaurs? — Kansas City Rev. Sci., 1879, N 3, p. 457–460.

ПЕРВЫЙ АНКИЛОЗАВР ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА МОНГОЛИИ

Панцирные динозавры — составная часть фаунистических комплексов практически всех верхнемеловых континентальных отложений Монголии. Несколько более редки находки анкилозавров в нижнемеловых отложениях. Тем более уникальной явилась находка в 1977 г. полного черепа панцирного динозавра хорошей сохранности в Юго-Восточной Гоби, из местонахождения Хамрын-Ус, в отложениях дзунбаинской свиты нижнего мела. Вместе с черепом были найдены разрозненные части посткраниального скелета, большое количество остеодермальных щитков, в том числе неизвестные прежде элементы панциря анкилозавров — "триады".

В строении черепа нижнемелового анкилозавра проявились черты, характерные для сем. *Ankylosauridae*, к которому относятся все ранее известные динозавры Монголии. Однако по отдельным признакам, таким, как узкомордость, характер контакта квадратных костей и парокципитальных отростков и некоторым другим новый анкилозавр вместе с ранее известной *Saichania* выделяется нами в отдельное подсемейство, в связи с этим все остальные известные анкилозавриды, составляют подсем. *Ankylosaurinae*.

СЕМЕЙСТВО ANKYLOSAURIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВО SHAMOSAUURINAE SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Анкилозавриды с суженным передним концом морды; передняя стенка птеригоидов наклонена полого назад, птеригоиды прочно срастались с базисфеноидом, межптеригоидная впадина маленькая; квадратные кости срастались с нижним краем парокципитальных отростков (рис. 1б); затылочный мыщелок от широкоовального до круглого.

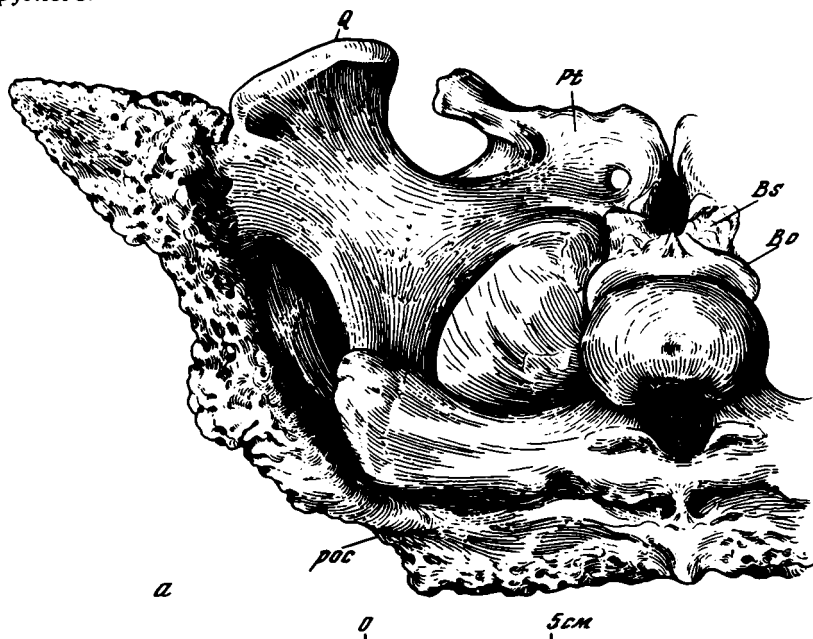


Рис. 1. Различные виды контакта квадратных костей с парципитальными отростками и птеригоидов с мозговой коробкой

а — *Tarchia gigantea*, экз. ПИН № 3142/250; б — *Shamosaurus scutatus*, экз. ПИН № 3779/2; в — *Shamosaurus*, экз. ПИН № 3779/1. По — затылочный мыщелок, Bs — основная клиновидная кость, poc — парокципитальные отростки, Pt — крыловидные кости, Q — квадратные кости

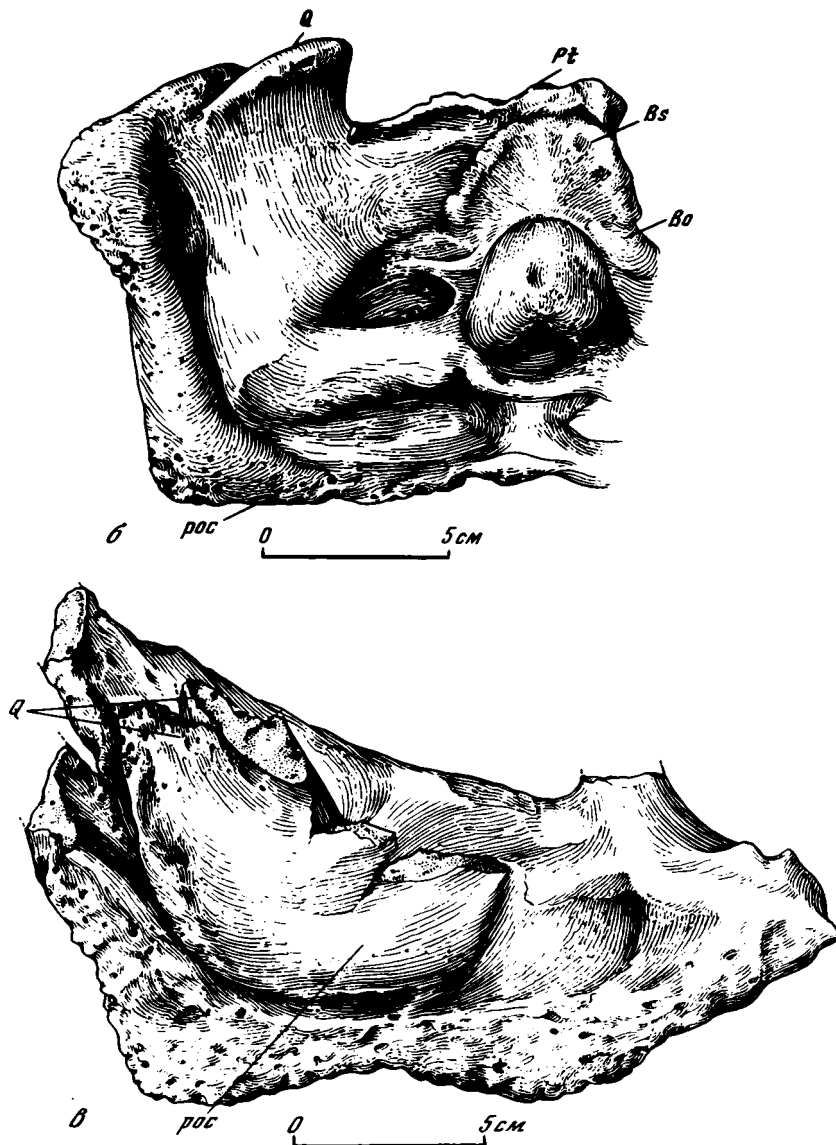


Рис. 1 (окончание)

Состав подсемейства. 2 рода: *Saichania*, *Shamosaurus*.

С р а в н е н и е. От *Ankylosaurinae* отличаются более узкими премаксиллами, полным срастанием и окостенением контакта квадратных костей и парокципитальных отростков, срастанием птеригоидов с базисфеноидом (рис. 1), более маленькой межптеригоидной впадиной, широкоовальным или круглым, вентрально ориентированным затылочным мыщелком.

Распространение. Мел, МНР.

Типовой вид — *Shamosaurus scutatus*, нижний мел, дзунбаинская свита; Хамрын-Ус, Юго-Восточная Гоби, МНР.

Диагноз. Крупный анкилозавр с крышей черепа, полностью перекрытой остеодермальными щитками, скульптура щитков мелкобугорчатая, заглазничные остеодермы не разрастаются в шипы, латерально остеодермальный покров не закрывает область квадратного мышелка, глазницы ориентированы почти строго вбок и расположены на середине длины черепа (рис. 3б), верхняя часть премаксиллы закрыта остеодермальными наростами, передняя часть морды узкоовальная, ее ширина значительно меньше расстояния между задними верхнечелюстными зубами; задний максиллярный шельф хорошо развит; вентральная поверхность небных костей наклонена латерально, челюстное сочленение далеко позади заднего края глазницы; плоскость затылка имеет уклон назад, затылочный мышелок ориентирован вентрально, вентральная поверхность основной затылочной кости округлая, узкая.

Сравнение. От сайхании отличается тем, что заглазничные остеодермы не принимали вид шипов, латерально остеодермальный покров не опускался до уровня квадратного мышелка, тогда как у сайхании он не виден сбоку, ориентированными латерально, а не антеролатерально, глазницами, более узкой премаксиллярной частью, ширина которой значительно уступает расстоянию между задними верхнечелюстными зубами.

Видовой состав. Род монотипический.

Распространение. Нижний мел, МНР.

Shamosaurus scutatus sp. nov.

Рис. 2

Название вида от *scutatus* (лат.) — вооруженный щитом.

Голотип — ПИН № 3779/2, череп; нижний мел, дзунбаинская свита; Хамрын-Ус, Юго-Восточная Гоби, МНР.

Описание. Длина черепа 36 см. Ширина в области глазниц — 26 см. За глазницами максимальная ширина — расстояние между нижними заглазничными шипами — 37 см. В плане череп представляет собой треугольник. Крыша черепа спереди несколько выпуклая, а начиная с надглазничной области имеет вид прямоугольника, короткие стороны которого образованы килями надглазничных и верхних заглазничных шипов.

Костные ноздри крупные, терминальные. Глазницы средних размеров, расположенные латерально и направленные строго вбок (рис. 2,3).

Верхние височные окна не обнаружены. Нижние закрыты нависающим остеодермальным комплексом так, что сбоку виден квадратный мышелок.

Вся поверхность крыши черепа (рис. 2а) перекрыта сплошным остеодермальным покровом без четкого рельефа, с неровной, мелкой, бугристо-бороздчатой скульптурой. Покров переходит в шипы без рельефных границ. Надглазничные шипы низкие, удлиненные, с направленными спереди назад килем. Их киль сзади переходит в переднее ребро пирамидальных верхних заглазничных шипов. Шипами эти структуры названы традиционно, по аналогии с другими анкилозавридами, на самом же деле они выглядят низкими пирамидами с вершинами, соответствующими задним углам черепа, и с тремя ребрами, направленными вперед, к середине крыши черепа и латерально вниз. Нижние заглазничные шипы наиболее характерного вида. Между общим остеодермальным покровом и собственно шипом существует граница — вероятно, след прикрепления рогового чехла. Шипы килеватые, направленные вбок. Киль тянется спереди назад. Шип неравносторонний: назад его высота увеличивается. Нижняя сторона шипа представляет собой горизонтальную поверхность, верхняя — полого вогнутая.

Единственные кости, свободные снаружи от остеодермального покрова, — предчелюстные, образующие суженный конец морды и ограничивающие спереди—внизу ноздри. Эта часть черепа несколько сильнее разрушена, но насколько можно судить,

высоко между ноздрями эти кости закрыты остеодермами, а не выходят на поверхность крыши черепа, как это происходит у *Tarchia*.

Нёбная поверхность. Передний край предчелюстных костей узкоовальный. Медиально, у шва между *praemaxillaria*, близ острия вырезки расположена пара отверстий, шедших назад внутрь и служащих, вероятно, выходами для этмоидной ветви тройничного нерва ($У_1$).

Район границы предчелюстных и челюстных костей разрушен, поэтому судить о характере контакта не удастся. Границ и очертаний остальных костей на небной поверхности наметить также невозможно в силу недостаточно хорошей сохранности материала и, кроме того, прочного их срастания. Поэтому целесообразно говорить не конкретно о костях, а об областях их распространения, основываясь на единственном черепе молодого анкилозавра—пинакозавра, кости которого относительно свободны от остеодерм (Maryanska, 1971).

Верхнечелюстные кости удлиненные, их передняя часть, разрастаясь медиально, образует хорошо развитый передний максиллярный шельф, начинающийся приблизительно на уровне середины зубного ряда. Задний максиллярный шельф также хорошо развит и ориентирован, как у *эволюцефалоса* и *сайханий*, в латерально наклонной плоскости. В следствие этого подглазничное окно расположено на этой плоскости между верхнечелюстными костями, обрамляющими его спереди и латерально, нёбными медиально и эктоптеригоидами — сзади. Подглазничное окно имеет очень крупные размеры.

Своеобразной для шамозавра является длина зубного ряда, превышающая таковую у всех известных крупных анкилозавров.

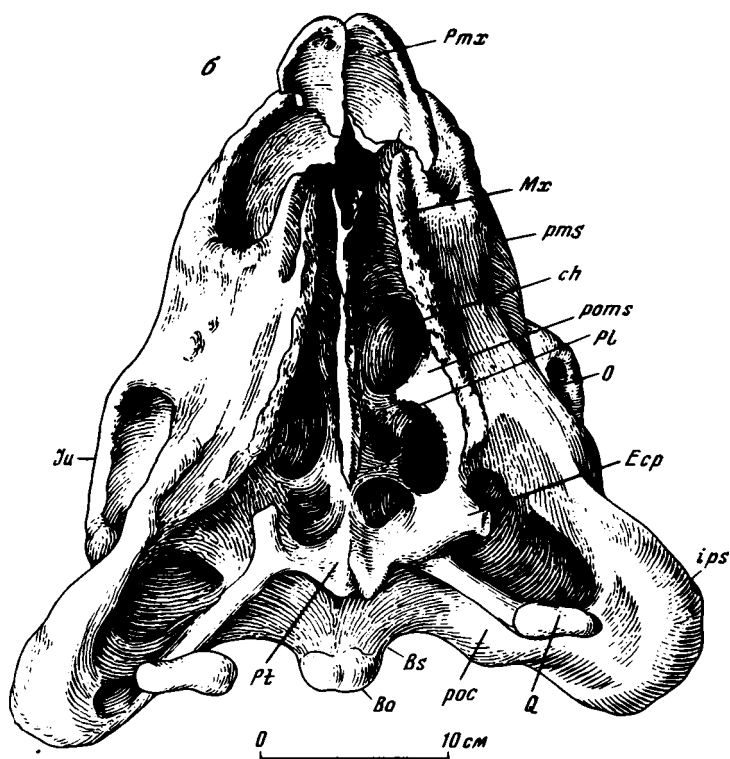
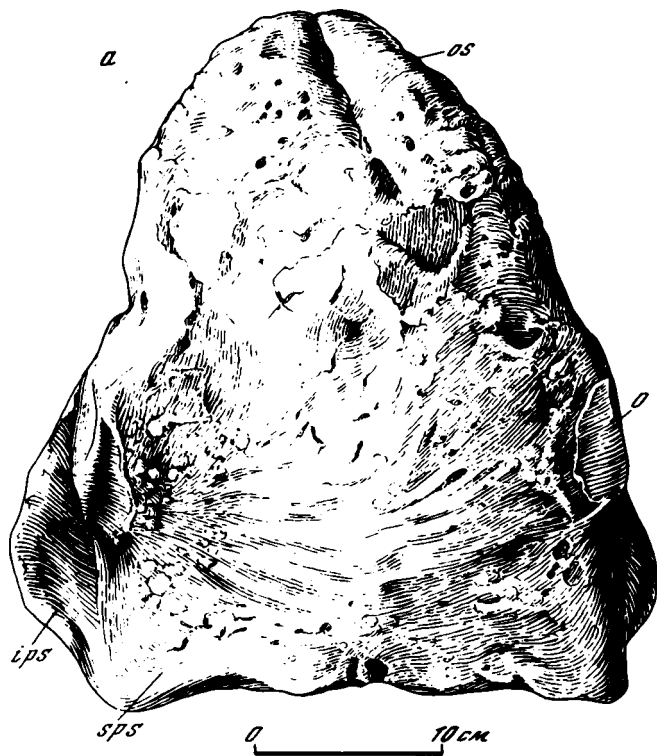
Латерально челюстные кости ограничивают нёбные пустоты, в которых лежат высоко поднятые над дном ротовой полости нёбные кости. Передний край последних обрамляет сзади костные хоаны, боковым краем они ограничивают подглазничное окно и контактируют с задним максиллярным шельфом.

Медиальным продолжением предчелюстных костей на нёбной поверхности являются сошники. Они сливаются в тонкую вертикальную перегородку, разделяющую нёбные впадины. Сзади перегородка, вероятно, сложена налегающими на сошники нёбными отростками птеригоидов.

Птеригоидные фланги образуют вертикальную структуру, перпендикулярную перегородке, составленной сошниками и нёбными отростками птеригоидов и служат задней стенкой для небных впадин. Межптеригоидная впадина, вероятно, была очень маленьких размеров. Птеригоиды прочно срастаются мозговой коробкой. Создается впечатление, что последняя как бы вдавлена в вертикальную структуру птеригоидных флангов. (рис. 16 и 26). Подобный контакт не характерен для семейства *Ankylosauridae*, а имеется у представителей нодозаврид. Квадратные отростки птеригоидов относительно высокие и короткие по сравнению с другими анкилозавридами в силу укороченности всей квадратно-птеригоидной ветви. Верхняя передняя часть птеригоидов образована короткими наружными крыловидными костями.

Окостенения нёбно-квадратного хряща. Квадратные кости широкие, плоские, несколько наклоненные вперед, треугольных очертаний. Широкая полоса птеригоидного отростка идет вперед и внутрь, прочно срастаясь с птеригоидами (рис. 16). Дорсальный конец квадратной кости поднимается к крыше черепа, срастаясь с нижней и передней частями паракципитального отростка. Интересно, что у экз. № 3779/1 из этого же местонахождения, представленного неполным черепом и принадлежащего, вероятнее всего, тоже шамозавру, имеются две ветви дорсального конца квадратной кости: первая шла параллельно паракципитальному отростку к крыше черепа: как это имеет место у большинства анкилозаврид; вторая срасталась с его нижним краем. По-видимому, степень прочности срастания квадратных костей и паракципитальных отростков зависела от силы окостенения находившегося в этой области при жизни хряща.

Еще один, совсем короткий отросток квадратных костей, направлен латерально, соединяясь с квадратно-скуловой костью.



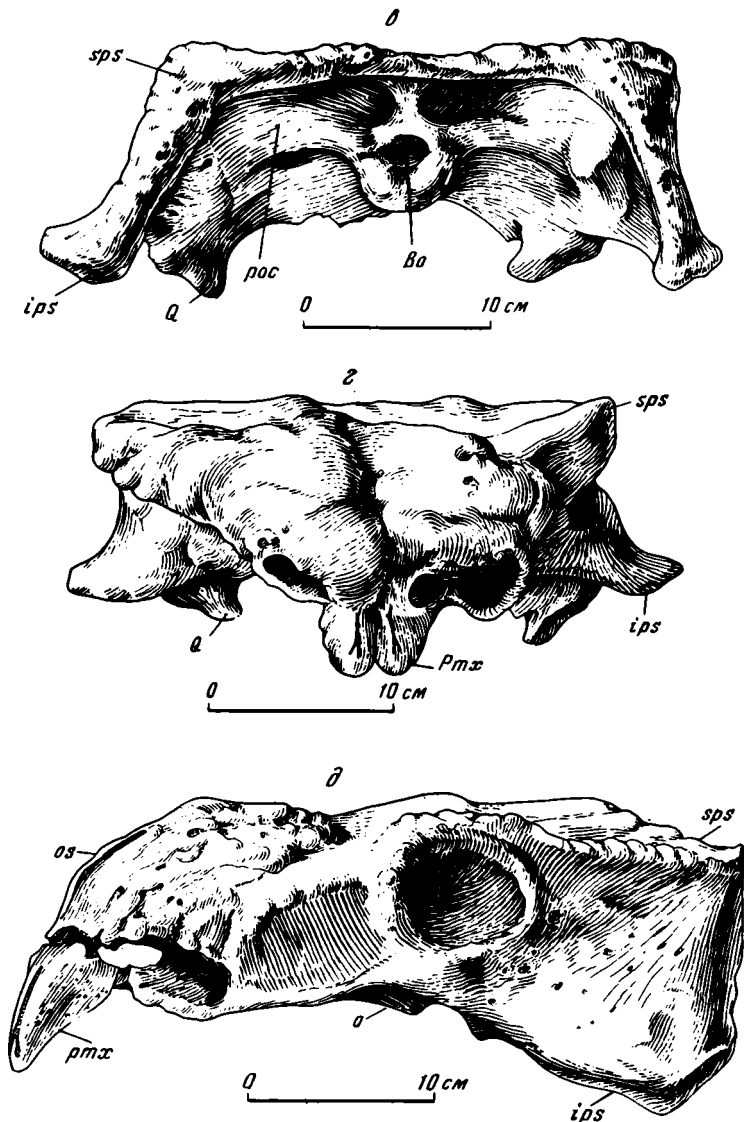


Рис. 2. Череп *Shamosaurus scutatus*, экз. ПИН 3779/2

а — сверху, б — снизу, в — спереди, г — сзади, д — сбоку. Ch — хоаны. Еср — наружные крыловидные кости, ips — нижние заглазничные шипы, ju — скуловые кости, Мх — челюстные кости, О — глазницы, Оз — остеодермальный нарост, Р1 — нёбные кости, Рмх — предчелюстные кости, рмс — передний максиллярный шельф, ромс — задний максиллярный шельф, sps — верхние заглазничные шипы. Остальные обозначения см. рис. 1

Нижняя суставная поверхность квадратных костей выглядит как овал, ориентированный длинной осью поперек длинной оси черепа.

Мозговая коробка. Базисфеноид короткий, массивный, слабо окостеневающий. Сфенокципитальные бугры сильно сближены с базиптеригоидными отростками. Базисфеноидный комплекс как бы вдвинут в птеригоиды.

Затылок широкий (рис. 2г). Затылочное отверстие крупное, составляющее 1/3 высоты затылка, вытянутое в горизонтальном направлении.

Парокципитальные отростки в дистальной части шире, а в проксимальной вдаются

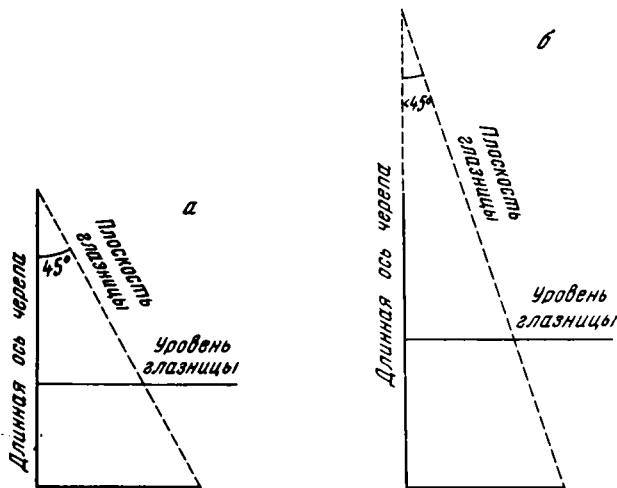


Рис. 3. Схема расположения и угла поворота глазницы
а — у тархин, б — у шамозавра

вперед, в результате чего остеодермальный край крыши черепа несколько нависает над медиальной частью затылка. Затылочный мыщелок округлый, суставная поверхность направлена почти вентрально.

На вентральной поверхности основной затылочной кости, между мыщелком и сфенокципитальными буграми находится поверхность прикрепления *m.m. recti capitis anteriores*. Рельеф этой области сильно разнится у различных родов анкилозаврид, у шамозавра здесь сравнительно узкая выпуклая вентрально округлая поверхность.

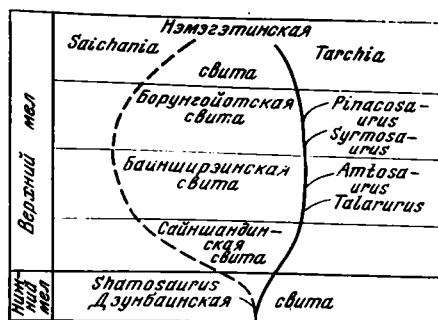
Нижняя челюсть. Нижняя челюсть шамозавра низкая и длинная. Поверхность внешней стороны челюсти бугристая, очевидно, за счет перекрытия остеодермой. Вдоль нижнего края тянется узкий щип, полностью покрывающий область распространения угловой кости.

Венечный отросток, как и у всех анкилозавров, слабо выраженный, низкий. Однако размеры венечной кости достаточно большие, своим передним концом она налегает на зубную кость и тянется вдоль задней половины зубного ряда в виде узкого языка.

З а м е ч а н и я. Благодаря находке нижнемелового анкилозавра и выяснению морфологии черепа *Shamosaurus* появилась возможность построения предполагаемой схемы взаимоотношений двух семейств анкилозавров, а также более детальных филогенетических построений (рис. 4). Ранее эти вопросы считались открытыми (Coombs, 1978) в силу того, что выведению семейств друг из друга мешали такие специфические признаки черепа известных представителей, как слияние верхних концов квадратных костей с парокципитальными отростками у нодозаврид и рогообразные остеодермальные щитки в постеролатеральных углах крыши черепа, закрытые остеодермами боковые височные окна, сложная система придаточных синусов носовой полости, концевая хвостовая булава у анкилозаврид.

Наличие в морфологии черепа шамозавра некоторых признаков, отражающих относительное сходство с нодозавридами, свидетельствует об известной промежуточности строения черепа шамозавра между обоими семействами. К этим признакам относятся: 1) сравнительная узкомордость, 2) отсутствие даже малой доли кинетизма: полное сращение квадратных костей с парокципитальными отростками и птеригойдов с мозговой коробкой, 3) круглый, вентрально ориентированный затылочный мыщелок, 4) неполное закрытие остеодермой в латеральном аспекте квадратного мыщелка. Однако шамозавр, будучи самым древним из известных анкилозаврид, по общему плану строения является уже типичным представителем семейства. В морфологии его черепа уже

Рис. 4. Филогенетическая схема взаимоотношений анкилозаврид Монголии



произошли изменения, характерные для анкилозаврид. Ветвь же нодозаврид сохранила первоначальные черты: открытые нижние височные окна, а у ранних нодозаврид, современников шамозавра, имеются еще и премаксиллярные зубы (*Silvisaurus*: Eaton, 1960), от которых у более поздних представителей семейства остаются лишь гребни, соединяющие предчелюстную кость

с началом каждого зубного ряда, а у анкилозаврид премаксиллярные зубы исчезают вовсе. Очевидно, именно эти признаки и определяют "примитивность" нодозаврид, т.е. гипотетического предка анкилозавров возможно представить нодозавроподобным.

С находкой шамозавра по морфологии черепа анкилозавриды распались на две группы: к первой относится известная из верхнего мела сайхания (*Maryanska*, 1977) и нижнемеловой шамозавр, обладающие нехарактерными для анкилозаврид промежуточными для двух семейств чертами строения черепа: относительно узкой премаксиллярной частью морды, сращенными квадратными костями и парокципитальными отростками, сращением птеригонидов с мозговой коробкой, а также маленькой межптеригонидной ямой. Вторая группа включает всех остальных монгольских анкилозавров.

Очевидно, что первая группа имеет большое морфологическое сходство с нодозавридами, которые, по-видимому, были близки к их предкам. При переходе к шамозавринам происходят такие изменения в морфологии черепа, как: некоторое расширение его в заглазничной области; закрытие разросшимися остеодермальными щитками боковых височных окон; превращение остеодерм в постеролатеральных углах черепа в подобие рогов. Небо типичных анкилозаврид, начиная с шамозаврин, отличается ориентированными поперечно птеригоидами и эктоптеригоидами. Затылочный мышцелок у шамозавра, так же, как и у нодозаврид, обращен вниз, но лишен "шейки", на которой сидит у последних, т.е. несколько вдавлен в основание зндокрания. Потомком шамозавра можно считать сайханию. В этом случае по линии шамозавр — сайхания происходили следующие преобразования: расширение предчелюстной области морды; разрастание остеодермальных щитков с чешуйчатых костей дальше вниз, до закрытия квадратного мышцелка; преобразование остеодерм в постеролатеральных углах черепа в шипы; принятие орбитами более заднего положения и поворот их плоскости несколько вперед (рис. 3); разрастание вторичного неба; укорочение челюстей и соответственно длины альвеолярного края. Однако без изменений остался характер контакта квадратных костей с парокципитальными отростками и птеригонидов с мозговой коробкой. Вероятно, собственно анкилозаврины могли быть дериватами этой линии. Но при переходе к новой ветви, в основании которой стоит таларурус (наиболее древний из известных поздне меловых анкилозаврин) наряду с теми же преобразованиями, что и в вышеуказанной ветви, происходило изменение и характера контакта квадратных костей с парокципитальными отростками, и птеригонидов с мозговой коробкой, а также увеличение размеров межптеригонидной впадины. Верхние отростки квадратных костей у этих анкилозавров не срастались с нижней частью парокципитальных отростков, а контактировали с их передней стороной, в различной степени прилегая к ней: у таларуруса плотно, у наиболее молодого монгольского анкилозавра — тархии контакт, по-видимому, осуществлялся на связках (рис. 1а). На базиптеригонидных отростках у всех анкилозаврин имеются сочленовные площадки, посредством которых осуществлялось базиптеригонидное сочленение. Вершины обеих ветвей — сайхания и тархия имеют большое внешнее сходство, что по-видимому, является одним из примеров гомеоморфии.

Помимо перечисленных, в ветви таларурус—тархия отмечались следующие основные тенденции (Maryanska, 1977; Coombs, 1978): увеличение размеров животных и усиление бронированности, дальнейшая консолидация панциря. Крупные размеры шамозавра вполне соответствуют размерам самых поздних представителей этой ветви, а в наружном скелете шамозавра наблюдается достаточно высокая степень консолидации элементов — в нем имеются те же два полукольца: шейное и плечевое, что и у более поздних сайханий и тархий, а также тонкий надкрестцовый остеодермальный щит: кроме того, встречены другие конструкции из срастающихся элементов панциря, не отмечавшиеся у остальных монгольских анкилозавров ("триады"). Видимо, следует предположить наличие в ветви шамозавр—сайхания сравнительно мелких форм с панцирем, состоявшим из отдельных, не срастающихся друг с другом остеодермальных элементов, давших начало ветви таларуруса (собственно анкилозавринам).

ЛИТЕРАТУРА

- Coombs W. The families of the ornithischian dinosaur order Ankylosauria. — *Palaeontology*, 1978, vol. 21, pt 1, p. 143—170.
- Maryanska T. New data on the skull of *Results of the Polish-Mongolian palaeontological expeditions. Pt III. Pinacosaurus grangeri* (Ankylosauria). — *Palaeontol. pol.*, 1971, N 25, p. 45—53.
- Maryanska T. Ankylosauridae — Dinosauria from Mongolia. — In: *Results of the Polish-Mongolian palaeontological expeditions. — Palaeontol. pol.*, 1977, N 37, p. 65—151.

УДК 56.8.19

Ю.В. Суслов

ЗАХОРОНЕНИЕ ПСИТТАКОЗАВРОВ В ХАМРЫН-УС (ВОСТОЧНАЯ ГОБИ, МНР)

Рассматриваются особенности захоронения пситтакозавров в апт-альбских отложениях местонахождения Хамрын-Ус на юго-востоке Монголии. По тафономическим данным предполагается экологическая связь пситтакозавров с континентальными водоемами.

В 1977 г. Восточно-Гобийский отряд Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции исследовал местонахождение раннемеловых наземных позвоночных Хамрын-Ус в Юго-Восточной Гоби (Монгольская Народная Республика). Помимо прочих находок, здесь обнаружено несколько различной степени полноты скелетов и черепов мало изученных орнитопод семейства *Psittacosauridae* Osborn, 1923, известных в континентальном нижнем мелу Кемеровской области (Рождественский, 1960), Монголии (Osborn, 1923, 1924; Рождественский, 1955; Каландадзе, Курзанов, 1974) и Китая (Young, 1931, 1958; ЯН, 1957, Чжао Си-цзинь, 1962).

Многочисленность материала в Хамрын-Ус позволила провести некоторые наблюдения над захоронением различных групп динозавров, и в первую очередь — пситтакозавров, как ведущего элемента открытого ископаемого фаунистического комплекса.

Исследованное местонахождение находится в 160 км к юго-востоку по железной дороге от г. Сайн-Шанды на северо-западе каменистого плато Барун-Хадын-Хяр. В палеонтологической литературе Хамрын-Ус известен также под названием Гашуны-Худук (Каландадзе, Курзанов, 1974).

Костеносные толщи Хамрын-Ус представлены континентальными пестроцветными песчано-глинистыми отложениями хухтыкской свиты, датируемой апт—альбом (Мартинсон, Шувалов, 1973) и достигающей здесь мощности около 60 м. Они с угловым несогласием залегают на грубообломочных красноцветных породах и резко несогласно перекрываются четвертичными пролювиально-делювиальными образованиями. Подстилающие грубообломочные красноцветы с угловым и азимутальным несогласием налегают на диабазы, порфириды и сильно метоморфизованные сланцы палеозойского

возраста. Костеносные отложения слабо дислоцированы (угол падения 8–10°) и местами осложнены разрывными нарушениями. Разрез слагают чередующиеся русловые косослоистые гравелиты и песчаники, озерные песчаники с прослоями конкреционных известковистых глин.

Кости пситтакозавров встречаются в озерных отложениях, представленных переслаиванием зеленовато-серых и бурых, часто ожелезненных глин и серых песчаников, от крупно- до мелкозернистых, местами с остатками ходов илюедов.

В тонкослоистых участках глин найдены два скелета, лежащих на спине, и один посткраний, располагавшийся на брюшной поверхности. Такое залегание в виде обособленных неразрозненных скелетов или их крупных частей типично для озерного вида захоронения органических остатков.

Озерные глины и песчаники на разных уровнях вмещают маломощные линзовидные участки с примесью более грубообломочного материала. В них встречаются локальные массовые скопления костей пситтакозавров — в виде отдельных элементов посткrania, полных конечностей, или их отделов, позвонков в сочленении, разрозненных черепных костей, а в песчаниках присутствуют также черепа с несколько сдвинутыми относительно друг друга костями и, редко, полные нейрокрании. Иногда рядом с черепными костями сконцентрированы выпавшие из челюстей зубы. В целом такой вид захоронения представляет локальные незакономерные скопления расчлененных и перемещенных элементов, принадлежавших многим особям. Сохранность и степень минерализации костей при этом нередко значительно различаются: наряду с хорошо сохранившимися и сильно минерализованными, встречаются выбеленные, с "изъеденной" поверхностью, т.е. менее фоссилизированные и слегка окатанные кости.

Очевидно, данные остатки принадлежали мацерированным скелетам, находившимся в субаэральных условиях тот или иной промежуток времени. По сравнению с хорошо сохранившимися, слабо минерализованные кости подвергались влиянию атмосферных агентов выветривания более продолжительное время, что привело к значительному разложению их органического вещества и дальнейшей слабой фоссилизации. Привнос к месту захоронения осуществлялся временными потоками (например, после продолжительных ливней), которые отлагали переносимый или обломочный и костный материал в тонкослоистых осадках озерного бассейна. Неокатанность подавляющего большинства костей и их определенная сортировка (ограниченность несущей силы потока) свидетельствуют о переносе остатков пситтакозавров на небольшие расстояния. В данных скоплениях присутствуют и редкие фрагментарные остатки хищных динозавров и зауропод.

В озерных глинах встречаются также обособленные скелеты пситтакозавров обычно с перемещенными относительно друг друга частями посткrania и, если присутствует череп, с несколько сдвинутыми черепными костями. По-видимому, эти скелеты испытывали незначительные перемещения подводными течениями, обусловившими смещение различных элементов, что подразумевает подводную мацерацию не засыпанных еще осадками скелетов пситтакозавров.

В русловых отложениях Хамрын-Ус встречаются остатки зауропод и анкилозавров. Эти отложения представлены косослоистыми, местами ожелезненными гравелитами и песчаниками, очевидно, образовавшимися на прирусловой отмели. Здесь полностью отсутствуют захоронения в виде неразрозненных скелетов и преимущественно попадаются отдельные крупные кости, часто обломанные и дающие иногда небольшие скопления.

Тафономические наблюдения позволяют сделать предварительные выводы о зоне обитания пситтакозавров. Пока по этому вопросу нет единого мнения. Так, Г.Осборн (Osborn, 1923, 1924) и Ч.Ян (Young, 1958) считали пситтакозавров типично сухопутными формами, А.К. Рождественский (1955) — амфибионтными, сходными по образу жизни с утконосыми динозаврами.

По наблюдениям в Хамрын-Ус, остатки пситтакозавров наименее разрозненны по сравнению с другими группами динозавров, встречаются гораздо чаще и в общем до-

вольно хорошо минерализованы. Они найдены исключительно в озерных отложениях и обнаруживают все присущие этим отложениям виды захоронения. Наличие в ритмично чередующихся озерных песчаниках остатков ходов илоедов и значительная песчанистость глин говорят о преимущественном накоплении осадков прибрежной части бассейна. Отмеченные же выше особенности распределения и сохранности остатков пситтакозавров в скоплениях, образованных временными потоками, свидетельствуют о переносе на незначительные расстояния. В силу изложенного логично заключить, что субэвальный танатоценоз, в состав которого входили различно мацерированные скелеты и трупы пситтакозавров, очевидно, находился вблизи озерной области седиментации, в которой они в дальнейшем были захоронены.

Концентрация пситтакозавров в таком танатоценозе, видимо обуславливались естественными причинами, а не засушливыми периодами, так как в озерных толщах не обнаружено каких-либо признаков пересыханий бассейна. Поэтому, можно предположить, что зона обитания пситтакозавров приблизительно совпадала с границами танатоценоза, т.е. располагалась недалеко от озера.

В русловых отложениях остатки пситтакозавров отсутствуют, что объясняется двумя причинами. Во-первых, грубозернистость этих отложений не благоприятствовала сохранению относительно мелких костей. Во-вторых, при значительной несущей силе речного потока мелкие трупы и скелеты просто выносились в район дельты или озерного бассейна. В последнем случае пситтакозавры захоронялись в виде отдельных скелетов или их крупных частей. В связи с этим, допуская известное приближение зоны обитания пситтакозавров к озеру, можно связать ее и с рекой.

Таким образом, тафономические наблюдения как будто свидетельствуют о тяготении пситтакозавров к крупным континентальным водоемам — рекам, озерам или болотам. По-видимому, разрешение вопроса образа жизни этих динозавров возможно в совокупности тафономических и морфо-функциональных данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Каландадзе Н.Н., Курзанов С.М. Нижнемеловые местонахождения наземных позвоночных Монголии. — В кн.: Фауна и биостратиграфия кайнозоя и мезозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с.288—295. (Тр. ССМПИ; Вып. 1).
- Мартинсон Г.Г., Шувалов В.Ф. Стратиграфическое расчленение верхней юры и нижнего мела Юго-Восточной Монголии. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1973, № 16, с. 139—143.
- Рождественский А.К. Новые данные о пситтакозаврах — меловых орнитоподах. — В кн.: Вопросы геологии Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1955, т.2, с.783—788.
- Рождественский А.К. Местонахождение нижнемеловых динозавров в Кузбассе. — Палеонтол журн., 1960, № 2, с. 165.
- Чжао Си-цзинь. О новом виде пситтакозавров из Лайяна, Шаньдун — Vert. Palasiatica, 1962, vol. 6, N 4, с. 359—364.
- Ян Чжунь-чэн. Предварительное рассмотрение Ornithischia из Лайакэ в провинции Шаньдун. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1957, т.32 (14), с. 155—160.
- Osborn H.F. Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia. — Amer. Mus. Novit., 1923, N 95, p. 1—10.
- Osborn H.F. Psittacosaurus and Protiguanodon: two Lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. — Amer. Mus. Novit., 1924, N 127, p. 1—16.
- Young C.C. On some new dinosaurs from western Suiyuan, inner Mongolia Bull. Geol. Soc. China, 1932, vol. 11, N 3, p. 259—266.
- Young C.C. The dinosaurian remains of Jaiyang, Shantung. — Palaeontol. Sinica, 1958, N 16, p. 53—138.

О ТАФОНОМИИ СОВМЕСТНОГО ЗАХОРОНЕНИЯ ДЕТЕНЬШЕЙ ДИНОЗАВРОВ И НЕКОТОРЫХ ВОПРОСАХ ИХ ЭКОЛОГИИ

В 1976 г. в известном местонахождении Тутрикин-Ширэ (юг МНР) отряд Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции нашел на четырех участках, по-разному отстоящих друг от друга (от 100 м до 1–1,5 км), остатки детенышей гадрозавра. На одном, площадью 5–7 м², находились 8–10 особей, на трех других – по одной. Скелеты детенышей по данным отдельных наиболее сохранившихся образцов в совместном захоронении едва ли были больше 350 мм в длину (длина бедренной кости 40–50 мм и менее).

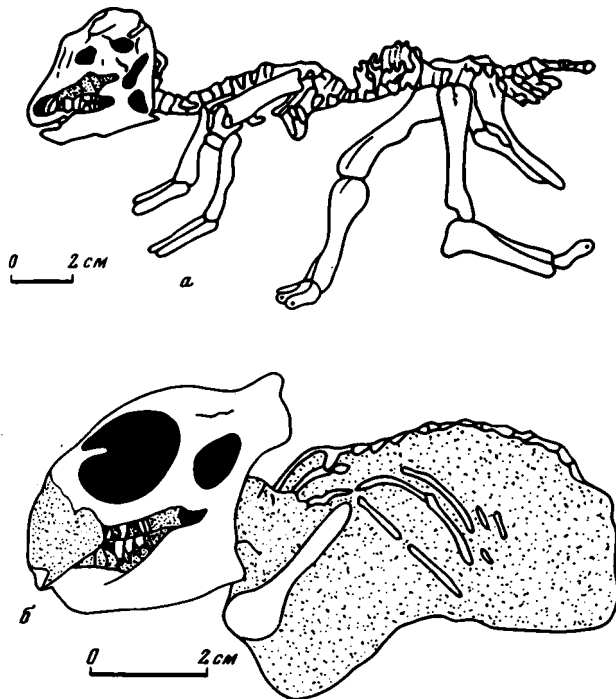
Недавно сообщалось о находках остатков 15 детенышей гадрозавра в отложениях формации Ту-Медсин в штате Монтана, при этом 11 из них (длина бедренной кости 120–130 мм) были найдены совместно в одном участке, остальные в нескольких стах метрах (длина скелета 450 мм, длина бедренной кости 69 мм) (Horner, Makela, 1979). Стало известно также о находке остатков еще более мелкого детеныша ящеротазового динозавра (Bonaparte, 1980).

По всей вероятности, скелетные остатки детенышей протоцератопсов из широко известного монгольского местонахождения Баин-Дзак были первыми находками детенышей динозавров вообще (Andrews, 1927). Их длина достигала примерно 120–150 мм, тогда как взрослые особи превышали 2 м. Детеныши протоцератопсов находятся и в Тутрикин-Ширэ. В целом нахождение скелетных остатков детенышей динозавров – большая редкость в палеонтологии. Совершенно ясно, что эти гиганты в процессе индивидуального развития многократно увеличивались в размерах, однако по ископаемым данным их начальные постэмбриональные стадии практически недоступны для наблюдения.

Сохранение остатков ювенильных форм. Во многом неясно, почему остатки детенышей встречаются несравненно реже, чем взрослых форм. Возможно, это связано с тафономией, носящей избирательный характер из-за допускаемых отличий в экологии взрослых и младенческих форм. Предполагают, что кладки яиц и вышедшая из них молодежь приурочивались к более возвышенным участкам равнин, где осадконакопление было более слабым или почти отсутствовало. Поэтому непогребенные остатки животных уничтожались эрозией (Horner, Makela, 1979). Однако в ряде районов Центральной Азии (и за ее пределами) во множестве встречаются целые кладки яиц (до 20–30 штук), погребенные в костеносных толщах различного возраста и происхождения при практическом отсутствии в них остатков детенышей.

По-видимому, немалая роль в исключении остатков молодежи определялась характером самих захороняемых объектов, главным образом меньшей прочностью костей детенышей, способствовавшей их полному уничтожению. Состав костей ювенильных и взрослых форм заметно отличается, в частности, по содержанию кальция и т.д., что должно обуславливать их различную стойкость к физическому и химическому разрушению. Хрящ же вообще не фоссилизируется. Таким образом, остатки детенышей динозавров (да и других животных) большей частью полностью исключаются из тафоценозов прошлого. Оставляя в стороне вопросы морфологических особенностей детенышей динозавров, имеющие самостоятельное значение, следует обратиться к самому открытию совместно захороненных ювенильных форм, дающих нечастую для палеонтологии возможность коснуться отдельных аспектов структуры популяций и образа жизни некоторых динозавров.

Известные положения тафономии наземных фаун утверждают, что совместное захоронение еще никак не означает естественной прижизненной связи особей. Первоначаль-



Скелетные остатки детенышей динозавров

а — гадрозавра (экз. СПС 100/705), сверху; б — протоцератопса (экз. СПС 100/524), внизу

ные установки тафономии наземных форм базировались на принятии обязательной транспортировки трупов животных (в том числе и динозавров) по водным артериям и разгрузке их в определенной области, чаще всего в дельтах рек (Ефремов, 1950, 1955, 1957). Таким образом, снос с относительно большой территории и накопление органических остатков на сравнительно малой площади приводили к формированию "кладбищ динозавров". Понятие о "костеносных руслах, врезанных" в вмещающие толщи, было определяющим в характеристике местонахождений крупных наземных позвоночных мезозоя. Согласно И.А. Ефремову (1957), зоны обитания и захоронения динозавров не совпадали, т.е. масштабы транспортировки и сноса были неправдоподобно велики.

Позднее появились иные интерпретации, объясняющие многие захоронения динозавров в МНР без влияния столь значительного сноса и в ряде случаев даже отрицающие какую-либо транспортировку — утверждает идея о захоронении на месте гибели (Барсболд, 1972; Gradzinsky, 1970). Плодотворность такого подхода объясняется существенным расширением информации, извлекаемой из тафономического и экологического анализа. Его утверждению в немалой мере способствовали многочисленные находки кладок практически целых яиц, которые при сносе должны были быть полностью разрушенными. Вместе с тем откинутый назад череп, дугообразно выгнутый ряд хвостовых позвонков и как бы прижатые к туловищу согнутые конечности при высокой сохранности всего скелета у динозавров могут вполне свидетельствовать о захоронении прямо на месте гибели или незначительном переносе (естественно, полностью в рамках зоны обитания), которым можно пренебречь. У длинношеих орнитомимид шейные позвонки при отгибании описывали полную замкнутую окружность и череп животного откидывается назад по дуге вплоть до основания шеи или заднего конца туловища (Osmolska et al., 1972). Подобное положение костей отражает достаточно долгое пребывание животного после смерти на поверхности земли, когда сокра-

щение сухожилий при усыхании придает скелету столь характерную позу, известную по наблюдениям над павшим скотом.

Внимания заслуживает характерная поза скелетов протоцератопсов, во множестве находимых в уникальном захоронении динозавров Тутрикин-Ширэ, расположенном примерно в 30 км западнее от местонахождения Баин-Дзак (Шабарак-Усу в американских публикациях), также богатого остатками этих динозавров. Практически полные скелеты протоцератопсов отвечают прижизненной позе, фиксировавшей упор на конечности, сильно согнутые и придвинутые к туловищу. Нередко череп с широким костным воротником откидывается назад. Глядя на скелет в такой позе, легко представить прижавшегося брюхом к земле динозавра. Вместе с тем известно, что трупы любых четвероногоходящих животных в обычной обстановке, как правило, находятся в лежащем положении (на боку, спине, брюхе и т.п., но, естественно, всегда без упора на конечности). Необычная поза протоцератопсов, как бы погибших стоя на ногах, тем не менее близка к действительности. Скорее всего, это может быть лишь в том случае, когда животные увязали в заболоченной прибрежной зоне и погибали в стоячем положении. В подобных случаях (наблюдения над современными позвоночными животными в аналогичной обстановке) животные практически не могут упираться конечностями, которые в выпрямленном состоянии полностью скрыты в всасывающей грязи, и лежат на брюхе, что в какой-то мере (если грязь не очень жидкая) замедляет дальнейшее погружение. Вероятность подобной обстановки гибели динозавров могла увеличиваться в периоды более влажного сезона.

В последующий сухой период усыхание сухожилий вызывало соответствующие смещения — откидывание назад черепа, сгибание конечностей (в локтевом и коленном суставах) и придвигание их к туловищу. В конечном итоге скелеты увязших и погибших протоцератопсов приобрели именно ту характерную позу, в которой они находятся ныне на местонахождении Тутрикин-Ширэ. Положение скелетов параллельно или несколько круче падения плоскости напластования (косой слоистости), отмеченное Твердохлебовым и Цыбиным (1974), не противоречит выдвигаемому предположению. Совершенно ясно, что трупы животных погребались осадками, ложившимися в соответствии с рельефом дна зоны захоронения и положением увязших протоцератопсов, погружавшихся в толщу отложений.

Одним из лучших подтверждений захоронения без сноса на этом же местонахождении служит уникальная находка скелетов двух сцепившихся динозавров — растительноядного протоцератопса и велоцираптора (Барсболд, 1974). Положение конечностей хищника вполне однозначно свидетельствует, что перед смертью цепкие передние лапы крепко вонзились в покровы головы жертвы, тогда как задние с крупным до 10 см в длину хищническим когтем на отгибавшемся втором пальце стопы раздирали живот и грудь протоцератопса. Неясно, почему столь хорошо вооруженный и маневренный хищник на этот раз не добился победы. По величине жертва едва ли превышала возможность хищника — его эффективное вооружение в виде хищнического когтя стопы достаточно ясно показывает, как оно было применено против жертвы. Может быть, слишком крепко сцепившийся с жертвой хищник был утасен в воду (протоцератопс был водоплавающим) и утоплен. Судя по скелету, жертва (протоцератопс) как бы стоит на четырех конечностях сильно согнутых и притянутых к туловищу, тогда как хищник, сцепившийся с ней, лежит на правом боку. Все положение скелета жертвы во многом напоминает характерное положение увязнувших в топи аналогичных животных. Это дает основание полагать, что протоцератопс, пытаясь сбросить хищника, действительно мог уйти в воду, увязнуть в топи и погибнуть вместе с хищником, который так и не смог освободиться от своей жертвы.

Совместно расположенные остатки детенышей хищных динозавров без смещения с другими разнородными элементами в таком "монотипическом", как у ювенильных гадрозавров, захоронении известны еще более редко. В местонахождении Хермин-Цав (юго-запад МНР) находились неполные остатки детенышей (длина плечевой кости 70 мм) и взрослых (плечевая кость 140 мм) овираторид — ингений. В тесном между

собой соседстве располагались также остатки более молодых овирапторов (плечевая кость 85—90 мм, у взрослых 210 мм). Совместные захоронения детенышей и взрослых форм, по всей вероятности, заслуживают более пристального внимания и вполне поддаются тафономическому и экологическому анализу.

Таким образом, ныне существует уже немало твердых данных, свидетельствующих в пользу широкого распространения захоронения на месте гибели. По-видимому, каждый случай совместного захоронения разных видов животных, как динозавры, требует тщательного тафономического изучения с целью выявления их возможных непосредственных связей при жизни и причин совместной гибели. Безусловно, в рамках одного местонахождения следует ожидать немало погребенных органических форм, совершенно различными путями входивших в тафоценозы. Наряду с явно привнесенными и труднорасшифруемыми элементами, может быть определенное, пусть малое, число форм, четко фиксируемых по своим не вызывающим сомнения связям между собой. Лучший пример подобных форм — погребенные вместе детеныши. Именно их нахождение позволяет судить о структуре популяций и тех аспектах поведения и образа жизни, которые находятся за пределами сравнительно-анатомического и морфофункционального анализа.

Неоднократное совместное нахождение скелетных остатков детенышей гадрозавров существенно укрепляет идею об их совместной гибели и захоронении, за которыми скрывается самое главное — совместное обитание. Близко сходный возраст детенышей гадрозавров, размеры — 350 мм в длину и менее, едва ли крупнее недавно вылупившихся из яиц крокодилчиков, наводят на мысль, что найдены "бэби" — гадрозавры, очень недолго прожившие на свете. Совместное нахождение детенышей (их могло быть в действительности гораздо больше) свидетельствует, что перед гибелью они были вместе. Значит ли это, что совместное местонахождение представляет собой гнездо гадрозавров? В описании американской находки дается утвердительный ответ и обрисовывается гнездообразное углубление, в котором находились остатки 11 детенышей (Horner, Makela, 1979). Правда, авторы допускают, что подобное углубление могло произойти из-за неравномерного выветривания вмещающих отложений, что кажется более правдоподобным. На примере монгольской находки невозможно уловить что-либо о структуре гнезда, отражавшейся рельефно. Остатки костей детенышей гадрозавра располагались, как отмечалось выше, на небольшой площади, выровненной эрозией. Не наблюдается какого-либо упорядоченного или ориентированного положения костей, свидетельствующих об особом прижизненном расположении или однозначно проявлявшемся сносе. Кости зачастую смещены между собой так, что отличать их принадлежность определенным особям затруднительно, хотя в 2—3 случаях скелеты детенышей относительно неплохо сохранились. Кости не лежали в целом кучно, но располагались местами очень часто в виде пятно- или полосообразных участков, насыщенных костными остатками. Судя по всему какой-либо снос, как результат транспортировки, действительно полностью отсутствовал и детеныши захоронились на месте гибели.

Совместное прижизненное пребывание детенышей на малом площадном участке наводит на мысль, что это могло быть гнездовое местонахождение. Допускается, что детеныши в этом случае могли находиться под присмотром родителей (Horner, Makela, 1979). Это вполне вероятно, но в какой форме осуществлялся родительский присмотр? Можно ли предполагать, что детеныши гадрозавра были "птеновыми" или "выводковыми" как и у птиц, восходящих к своим предкам — хищным динозаврам (Ostrom, 1973, 1976)?

Крайне малые размеры детенышей (в длину 0,35 м и менее и гигантские у взрослых особей до 12—14 м и более) гадрозавров могут свидетельствовать больше в пользу выводковой семьи. Трудно представить, как мог столь громадный родитель (или родители) приносить растительный корм детенышам. У американской и монгольской находок отмечается также, что челюсти детенышей имели хорошо развитые зубы, которые в первом случае (у более крупных детенышей) были даже частично стерты. Эти доводы подкрепляют предположение о выводковом характере семьи гадрозавров.

Напрашивается заключение, что в нашем случае выводок гадрозавров погиб на месте их совместного обитания: может быть, они прятались от врагов и т.д. О причинах гибели можно строить лишь догадки. Совместное нахождение остатков детенышей динозавров пытаются объяснить также их массовым расположением в гнезде в период спячки. Это предположение в нашем случае кажется излишним и привносит еще один осложняющий фактор — способность к спячке у динозавров, которую доказать не удалось.

Остатки детенышей протоцератопсов, насколько известно, никогда не находили в столь тесном совместном захоронении. Возможно, в данном случае решающую роль сыграли экологические особенности этих животных, бывших амфибионтами. Вылупившаяся из яиц молодь сразу же переходила в водную среду, и обитание в ней, скорее всего, более способствовало рассеянию стайки детенышей, особенно при гибели, нежели концентрации на одном участке при захоронении — сама экология способствовала разъединяющему влиянию тафономии. На примере с детенышами гадрозавров совместное наземное обитание выводка кажется более обоснованным.

В цепи рассуждений "совместное захоронение — предполагаемые выводки — родительский присмотр" последовательные звенья заключений неизбежно становятся все более умозрительными, хотя и подкрепляемыми примерами из биологии современных групп. Известно, что крокодилам свойственны формы поведения, связанные с родительской заботой о потомстве — охрана кладок и молоди (нередко совместными усилиями), подкормка, обучение.

Таким образом, именно совместное нахождение детенышей динозавров (и других животных) может служить существенным моментом, приоткрывающим малоизвестные черты жизни этих животных, их естественные связи и отношения в сообществе. В силу этого именно скелетные остатки детенышей в тафоценозах приобретают роль определяющего элемента в реконструкции того, что не сохраняется в геологической летописи Земли. Тафономия ювенильных форм в каждом случае требует особого внимания. Вместе с тем настало время по-другому взглянуть и на массовые захоронения взрослых форм, в том числе и "политипические", в немалой степени отражающие прижизненную общность обитания, а быть может, и какие-то формы стадного или семейного общения и иных связей в популяциях. В этом плане крупные массовые захоронения в континентальных толщах МНР должны иметь большое познавательное значение. Тафономия должна все более раздвигать горизонты в освещении экологии вымерших групп.

ЛИТЕРАТУРА

- Барсболд Р. К тафономии фаун позднего мела МНР. Улан-Батор, 1972, с. 53–60. (Тр. ГИН АН МНР).
- Барсболд Р. Поединок динозавров. — Природа, 1974, № 2, с. 81–83.
- Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Кн. 1. 179 с. (Тр. ПИН; Т. 24).
- Ефремов И.А. Захоронение динозавров в Нэмэгэту (Южная Гоби, МНР). — В кн.: Вопросы геологии. Азии. М.: Из-во АН СССР, 1955. Т. 2, с. 789–809.
- Ефремов И.А. К тафономии ископаемых фаун наземных позвоночных Монголии. — *Vertebrata polistica*, 1957. Т. 1, с. 83–102.
- Твердохлебов В.П., Цыбин Ю.И. Генезис верхнемеловых местонахождений динозавров Тугтрикин-Ус и Алаг-Тэг. — В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974, с. 314–319. (Тр. ССМПЭ; Вып. 1).
- Bonaparte J.F., Martin Vince. El Hallazgo Del Primer Nido De Dinosaurios Triasicos (Saurischia, Prosauropoda), Triasico Superior De Patagonia, Argentina. — *Ameghiniana. Rev. Asoc. Paleontol. Argentina*, 1979, vol. 16, N ½, p. 173–182.
- Gradzinski R. Sedimentation of Dinosaurs bearing Upper Cretaceous deposits of the Nemegt Basin, Gobi Desert. — *Palaeontol. pol.*, 1970, vol. 21, p. 147–229.
- Horner J.R., Makela R. Nest of juveniles provides evidence of family structure among dinosaurs. — *Nature*, 1979, vol. 282, p. 296–298.
- Osmolska H., Roniewicz E., Barsbold R. A new dinosaur, *Gallimimus bullatus*, n. gen., n. s., (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. — *Palaeontol. pol.*, 1972, vol. 27, p. 103–143.
- Ostrom J.H. The ancestry of birds. — *Nature*, 1973, vol. 242, p. 136.
- Ostrom J.H. Archaeopteryx and the origin of birds. — *Biol. J. Linn. Soc.*, 1976, vol. 8, N 2, p. 91–182.

РАННЕМЕЛОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ПТЕРОЗАВРОВ ЗАПАДНОЙ МОНГОЛИИ

Местонахождения птерозавров встречаются крайне редко. На территории Азии до сих пор были известны местонахождения ранней юры в Индии (Rao C.H., Shah S.C., 1963; Jain S.L., 1974) и поздней юры в Каратау (Казахстан) (Шаров, 1971). Раннемеловые местонахождения известны из Индии (Dubey V.S., Narain K., 1946) и Китая — провинции Шаньдунь и Синьцзян — (Young, 1964, 1973).

На территории Западной Монголии в 1970 г. в раннемеловых отложениях цаганцабского горизонта Сангиндалайнурской впадины геологом В.Ф. Шуваловым были найдены разрозненные обломки костей, определенные автором как фрагменты конечностей птерозавров — группы, до юго неизвестной с территории Монголии (Меркулова, 1980). В 1981 г. Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией впервые были поставлены работы по целенаправленному поиску этих редких и своеобразных вымерших животных.

Автором были проведены рекогносцировочные маршруты для обследования позднеюрско-нижнемеловых отложений Сангиндалайнурской впадины, выделяемых в цаганцабский горизонт (рис. 1). В 16 км севернее горы Баян-Обо-Ула, в урочище Татал (рис. 2), были найдены фрагментарные обломки костей примерно от 30 особей птерозавров различного размера, принадлежащих в основном виду *Dsungaripterus wei* Young 1964, известному из средних и поздних горизонтов раннего мела провинции Синьцзян (Китай) (Young, 1973) и виду *Ds. parvus* (Бахурина, 1982), описанному ранее по сборам В.Ф. Шувалова из раннемеловых отложений цаганцабского горизонта этого района.

Наряду с фауной птерозавров, найден фрагмент челюсти пситтакозавра и ребро и лопатка крупного динозавра.

Учитывая редкость находок птерозавров вообще, фрагментарные обломки костей также представляют исключительный интерес, так как воссоздают более полную картину морфологии этих интересных животных прошлого.

Верхняя часть обследованных отложений, в которой и была найдена фауна, наиболее полно обнажается в 1 км от верха левого отворжка урочища Татал и представляет собой красноцветную толщу мощностью около 160 м, протяженностью выходов около 600 м, северо-восточного простирания (30°) с углом падения около 12° .

Красноцветная толща представлена чередованием горизонтально-слоистых темно-бурых, серых глинистых алевроитов и зеленовато-серых до голубовато-серых песчаников. Алевроиты значительно преобладают в разрезе, что и придает бурую окраску обнажению. Песчаники по простиранию изменяются по мощности. Там, где она увеличивается до 0,10–0,20 м, песчаники образуют крыши, уступы, грядки (так что обнажение имеет вид отдельно стоящих "горушек"). Крыши имеют несколько характерных типов поверхностей (рис. 4), что облегчает поиски фауны. Как правило, такие выходы подстелены прослоем голубоватых рыхлых алевроитов мощностью 0,02–0,05 м, часто содержащих серу. Ниже них — темно-бурые щебенчатые глинистые алевроиты.

Кости птерозавров встречены на шести уровнях по выходам голубовато-серых песчаников, где последние образуют крышу "горушек", и в темно-бурых глинистых алевроитах (рис. 5).

В верхней части обнажения, где были найдены ребро и лопатка крупного динозавра из группы зауропод, был поставлен раскоп (рис. 3). Сверху вниз вскрыты:

1. Песчаник мелкозернистый, очень плотный, голубовато-серый; мощностью около 0,15 м. Песчаник образует здесь крышу, разбитую крупными трещинами. Содержит кости динозавра.

Рис. 2. Схематический план местонахождения

Рис. 3. Схема раскопа

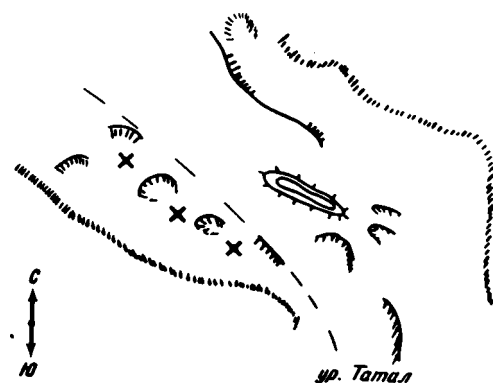


Рис. 2

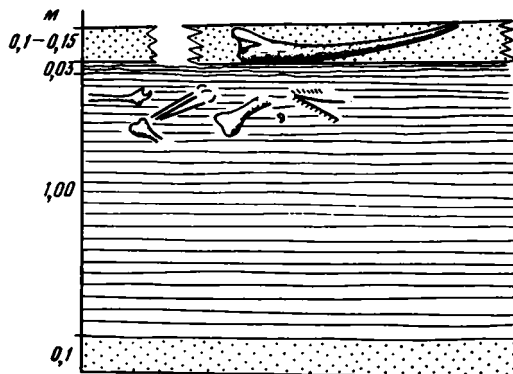


Рис. 3

3. Пачка алевроитов глинистых, темно-бурых, пятнами серых, щебенчатых, с раковистым изломом; мощностью около 1 м. В верхней части пачки на уровне 0,15–0,20 м найдены обломки отдельных костей посткрания птерозавров, отдельные зубы, коготки, челюсть. Кости как разрозненные обломанные, так и в сочленении.

Сохранность. Материал фрагментарный, в основном сохранились эпифизы костей конечностей, обломки позвонков, фрагменты челюстей. Кости встречаются в основном разрозненно, редко в сочленении.

Рассматриваемые отложения генетически являются озерными. Прослои гравелитов и грубых песчаников, присутствующие в разрезе, могут рассматриваться как озерно-речные и дельтовые фации. Это свидетельствует о том, что в верхнеюрское (титон) —

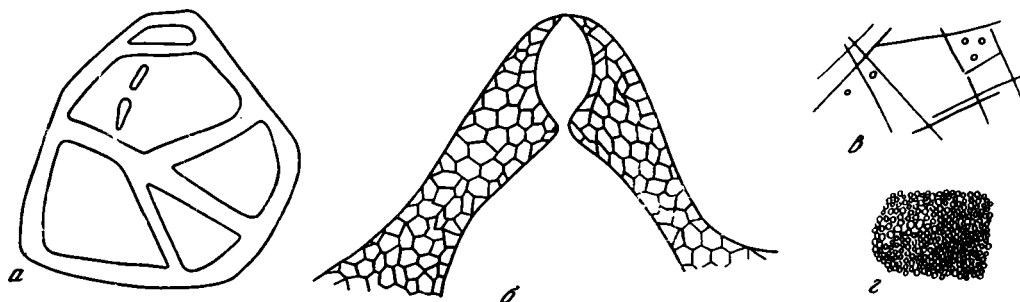


Рис. 4. Характер выветривания песчаников в местонахождении Татал

а — поверхность выветривания "соты"; б — горюшка, покрытая "сотами"; в — поверхность, покрытая желобами и кавернами; г — поверхность выветривания "горох"

Хронология		Мощность, м	Характеристика пород	Фауна
K', cc		6,4	Алевриты ярко-розовые, глинистые в основании кармино-красная глина (Q6)	
		7,3	Алевриты коричневые и темно-бурые	
		10	Алевриты темно-бурые и голубовато-серые с прослоями зеленовато-серых песчаников (Q, Q2 - Q, Q5). Прослой бирюзового песчаника (Q2 и Q, Q5)	<i>Isungarioterus weii</i> , <i>Ds. parvus</i> ; <i>динозавр</i>
		20	Переслаивание темно-бурых, коричневых и серых алевритов. Прослой зеленовато-серого песчаника (Q, Q2).	
		19	Алевриты темно-бурые, коричневые, местами с большим содержанием серы; с прослоями зеленовато-серых песчаников. Прослой бирюзового алеврита. Выветривание „горох“	<i>динозавр</i> , <i>Ds. weii</i> , <i>Ds. parvus</i> . <i>Ds.</i>
			Ходы и ледов	<i>Ds. weii</i> , <i>Ds. parvus</i> , <i>пситтакозавр</i> .
		20	Алевриты бурые с прослоями песка от зеленовато-серого до желто-коричневого, местами с голубыми прослоями. Прослой бирюзового алеврита (Q4)	<i>Ds. weii</i> , <i>Ds. parvus</i> .
		10, 2	Переслаивание темно-бурых и зеленоватых алевритов	
		16	Переслаивание темно-бурых алевритов с зеленовато-серыми мелкозернистыми песчаниками (Q03 - Q, Q5) Прослой бирюзового алеврита (Q, Q10). Поверхность трещинно-кавернозная. Выветривание „саты“	<i>Ds. weii</i> , <i>Ds. parvus</i> .
		29	Алевриты темно-бурые глинистые и зеленовато-серые; с прослоями гравелита (Q, Q5 - Q, Q10). Гравелит (2, 4).	
		17,5	Алевриты темно-бурые глинистые щебенчатые; с прослоями зеленовато-серых мелкозернистых песчаников (Q03 - Q, Q5). Песчаник зеленовато-серый полимиктовый крупнозернистый, с гравелитом (Q6).	

Рис. 5. Биостратиграфическая схема местонахождения Татал

нижнемеловое (валанжин) время Сангиндалайнурская впадина была занята озерным бассейном, и подобно соседним межгорным впадинам Котловины Больших озер, являлась ареной довольно интенсивного осадконакопления (Девяткин Е.В. и др., 1975). На берегах озера обитало большое число птеродактилей, находивших здесь себе пищу. Они летали над озером, ловили рыбу. Судя по разрозненности материала, трупы животных растаскивались волнением при захоронении в прибрежной зоне или переносились речным потоком, впадающим в озеро, на большую глубину. Птеродактили могли падать в озеро с воздуха, охотясь за добычей или в схватке. Более полная сохранность костей в алевритах свидетельствует о захоронении в спокойном режиме осадконакоплений.

Значительное количество остатков птерозавров свидетельствует о том, что эта группа не только существовала, но и занимала прочное место в фауне раннего мела Монголии.

Находки пситтакозавра и джунгариптеруса подтверждают принадлежность отложений, вскрытых в левом отвержке урочища Татал, к раннему мелу. Но наличие вида *Ds. wei* Young говорит о более позднем возрасте этих отложений, чем верхняя часть цаганцабского горизонта, т.е. самые низы раннего мела. Возможно, джунгариптерус имел более широкий диапазон возраста и существовал с самого начала раннего мела. Более детальное изучение местонахождения и дополнительные сборы и анализ фауны позволяют ответить на этот вопрос.

ЛИТЕРАТУРА

- Бахурина Н.Н. Птеродактиль из нижнего мела Монголии. — Палеонтол. журн., 1982, № 4, с. 104–108.
- Девяткин Е.В., Мартинсон Г.Г., Шувалов В.Ф., Хосбаяр П. Стратиграфия мезозоя Западной Монголии. — В кн.: Стратиграфия мезозойских отложений Монголии. М.: Наука, 1975, с. 41–50. (Тр. Сов.-Монг. науч.-исслед. геол. экспед.; Вып. 13).
- Меркулова Н.Н. Первая находка птерозавра в Монголии. — В кн.: Материалы научных заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977–1978 годы. М.: Наука, 1980, с. 103–104.
- Шаров А.Г. Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии. — В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1979, с. 104–108. (Тр. ПИН; Т. 130).
- Dubey V.S., Narain K. A note on the occurrence of Pterosauria in India. — Curr. Sci., 1946, vol. 15, N 10, p. 287–288.
- Jain S.L. Jurassic Pterosaur from India. — J. Geol. Soc. India, 1974, vol. 15, N 3, p. 330–335.
- Rao C.N., Shah S.C. On the occurrence of Pterosaur from the Kota-Maleri of Chanda district. — Rec. Geol. Surv. India, 1963 (1967), vol. 92, p. 315–318.
- Young C.C. On a new pterosaur from Sinkiang, China. — Vertebr. Palasiat., 1964, Peking, vol. 8, p. 221–256.
- Young C.C. Reports of Palaeontological expedition to Sinkiang II. Pterosaurian Fauna from Wuero, Sinkiang. — Mem. Inst. Vertebr. Paleontol. Paleoanthropol. Acad. Sin. Peking, 1973, vol. 2, p. 18–37.

SUMMARY

POSITION OF CENTRAL ASIA IN ZOOGEOGRAPHY OF THE MESOZOIC ERA

N.N. Kalandadze, A.S. Rautian

The position of mesozoic faunas of Central Asia and their role in the intercontinental connections between faunas of the world are discussed. The authors suggested that the evolution of the Labirinthodonts of the second water type in the Upper Permian and Triassic and the further formation of amphibians of groups depended on their competing with reptiles. The preliminary analysis of the great change of tetrapod faunas in the Early/Middle Jurassic is given.

THE NEW GENUS OF THE LATE CRETACEOUS TURTLES OF MONGOLIA

V.B. Sukhanov, P. Narmandakh

The morphological description of *Gravemys Barsboldii* Sukhanov at Narmandakh, 1974 from the Upper Cretaceous of the Southern Mongolia is given.

CHAMPSOSAURIDS OF CENTRAL ASIA

M.B. Efimov

The review of champsosaurids of Asia is given in the article. The new forms of champsosaurus are described.

REVIEW OF FOSSIL CROCODILES OF MONGOLIA

M.B. Efimov

The review of fossil crocodiles of Mongolia is given. The new data on systematics, morphology and zoogeography of fossil crocodiles are demonstrated. The author established a new family *Shamosuchidae* fam. nov., two new subfamilies in the family *Gobiosuchidae* and the new genus in the family of *Crocodylidae*.

ON SOME BIRD'S FEATURES IN MORPHOLOGY OF CARNOSAURS

R. Barsbold

Short review of the bird's features in skeleton of carnivorous dinosaur is given.

AVIMIMUS AND THE PROBLEM OF THE ORIGIN OF BIRDS

S.M. Kursanov

The author suggested the origination of birds from bipedal forms of the carnosaurs of cursorial type. The analysis of some birds features in the skeleton of *Avimimus portentosus* is given.

THE FIRST ANKYLOSAURUS FROM THE LOWER CRETACEOUS OF MONGOLIA

T.A. Tumanova

The description of the first ankylosaurus from the Lower Cretaceous of Mongolia is given. The morphology of the new ankylosaurus described.

THE LOCALITY OF PSITTACOSAURUS IN CHAMRIN-US (EAST GOBY, MPR)

Ju.V. Suslov

Some features of taphonomy of psittacosaurus discussed in the paper.

**ON TAPHONOMY OF JOINT BARRYING OF JUVENILE DINOSAURUS
AND SOME ASPECTS OF THEIR ECOLOGY**

R. Barsbold, A. Perle

The unique locality of juvenile dinosaurs and their taphonomy are discussed.

EARLY CRETACEOUS LOCALITY OF PTEROSAURS IN WESTERN MONGOLIA

N.N. Bachourina

The description of the new locality of Pterosaurus (the Lower Cretaceous, the Western Mongolia) is given. 30 specimens of fossil Dzungoripturs were found there.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
<i>Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан</i>	
Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя	6
<i>В.Б. Суханов, П. Нармандах</i>	
Новый род позднемеловых черепах Монголии	44
<i>М.Б. Ефимов</i>	
Хампсозавриды Центральной Азии	67
<i>М.Б. Ефимов</i>	
Обзор ископаемых крокодилов Монголии	76
<i>Р. Барсболд</i>	
О птичьих чертах в строении хищных динозавров	96
<i>С.М. Курзанов</i>	
Авимимус и проблема происхождения птиц	104
<i>Т.А. Туманова</i>	
Первый анкилозавр из нижнего мела Монголии	110
<i>Ю.В. Суслов</i>	
Захоронение пситтакозавров в Хамрын-ус (Восточная Гоби, МНР)	118
<i>Р. Барсболд, А. Перлэ</i>	
О тафономии совместного захоронения детенышей динозавров и некоторых вопросах их экологии	121
<i>Н.Н. Бахурина</i>	
Раннемеловое местонахождение птерозавров Западной Монголии	126
Summary	130

ГАРЧИГ

Оршил	5
<i>Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан</i>	
Мезозойн зоогеографийн түүхэнд Тов Азийн эзлэх байр	6
<i>В.Б. Суханов, П. Нармандах</i>	
Монголын хожуу цэрдийн яст мэлхийн шинэ төрөл	44
<i>М.Б. Ефимов</i>	
Тов Азийн хампсозавр	67
<i>Р. Барсболд</i>	
Махчин гурвэлийн бутцэнд ажиглагдах шувууны шинж	96
<i>Г.А. Туманова</i>	
Монголын хожуу цэрдээс анх олдсон анкилозавр	110
<i>Ю.В. Суслов</i>	
Хамрын усны (БНМАУ, Дорноговь) хурдсанд пситтакозаврын хадгалагдсан нөхцөл	118
<i>Р. Барсболд, А. Пэрлээ</i>	
Динозаврын зулзага нэг дор олноороо хадгалагдах нөхцөл ба тэдгээрийн амьдрах орчныг танин мэдэх зарим асуудлын тухай	121
<i>Н.Н. Бахурина</i>	
Баруун монголын түрүү цэрдийн птерозаврын олдворт газар	126
Summary	130

CONTENTS

Introduction	5
<i>N.N. Kalandadze, A.S. Rautian</i>	
Position of Central Asia in zoogeography of the Mesozoic era	6
<i>V.B. Sukhanov, P. Narmandakh</i>	
The new genus of the Late Cretaceous turtles of Mongolia	44
<i>M.B. Efimov</i>	
Champsosaurids of Central Asia	67
<i>M.B. Efimov</i>	
Revision of fossil crocodiles of Mongolia	76
<i>R. Barsbold</i>	
On some bird's features in morphology of Carnosaurs	96
<i>S.M. Kursanov</i>	
Avimimus and the Problem of the origin of Birds	104
<i>T.A. Tumanova</i>	
The first ankylosaurs from the Lower Cretaceous of Mongolia	110
<i>Ju. V. Suslov</i>	
The locality of psittacosaurus in Chamrin-us (East Goby, MPR)	118
<i>R. Barsbold, A. Perle</i>	
On taphonomy of joint barrying of juvenile dinosaurs and some aspects of their ecology	121
<i>N.N. Bachourina</i>	
Early Cretaceous Locality of Pterasaurs in Western Mongolia	126
Summary	130

УДК (567+568) (551.73+551.76)

Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя. Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиан. — В кн.: Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983.

Рассмотрено место центральноазиатских фаун в системе межконтинентальных связей фаун наземных тетрапод отдельно для каждого отдела стратиграфической шкалы мезозоя. Показано, что вероятной причиной развития вторично-водных лабиринтодонтов поздней перми и триаса, а также становления современных отрядов земноводных являются их конкурентные отношения с рептилиями. Проведен предварительный анализ крупнейшей фаунистической смены наземных тетрапод в ранней — средней юре.

Ил. 16. Библиогр. 110 назв.

УДК 56 (116.3) (517.3)

Новый род позднемеловых черепах Монголии. В.Б. Суханов, П. Нармандах. — В кн.: Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983.

В статье дается морфологическое описание черепахи *Gravemys barsboldi* et Sukhanov Narmandakh, 1974 из отложений верхнего мела Южной Гоби.

Табл. 8. Ил. 5. Библиогр. 10 назв.

УДК 568.14:551.763.1 (517.3)

Хампсозавриды Центральной Азии. М.Б. Ефимов. — В кн.: Ископаемые рептилии Монголии, М.: Наука, 1983.

В статье дается обзор всех известных хампсозаврид Азии, обобщаются данные по истории изучения, морфологии, физиологии и систематике группы. Описываются две новые формы.

Ил. 3. Библиогр. 20 назв.

УДК 568.14:551.763 (517.3)

Обзор ископаемых крокодилов Монголии. М.Б. Ефимов. — В кн.: Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983.

В статье дается краткая характеристика всех достоверно известных форм ископаемых крокодилов МНР. Приводятся новые данные по их систематике, морфологии и зоогеографии. Устанавливается новое семейство *Shamosuchidae* f.n, два новых подсемейства в составе сем. *Gobiosuchidae* и новый род сем. *Crocodylidae*.

Ил. 11. Библиогр. 20 назв.

УДК 56 (116.3) (517.3)

О птичьих чертах в строении хищных динозавров. Р. Барсболд. — В кн.: Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983.

В статье дан обзор птичьих признаков в скелете хищных динозавров.

Ил. 6. Библиогр. 24 назв.

УДК 56 (116) (517.3)

Авимимус и проблема происхождения птиц. С.М. Курзанов. — В кн.: Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983.

На основании детального анализа птичьих признаков в скелете теропода *Avimimus portentosus* делаются выводы в пользу происхождения птиц от бегающих бипедальных теропод.

Ил. 1. Библиогр. 13 назв.

УДК 568.19

Первый анкилозавр из нижнего мела Монголии. Т.А. Туманова. — В кн.: Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983.

Дано первоописание первого монгольского нижнемелового анкилозавра. Отмечена морфологическая специфика черепа шамозавра. Обосновано разделение сем. *Ankylosauridae* на два п/сем.: *Ankylosaurinae* и *Shamosaurinae*. Приведена схема филогенетических отношений анкилозаврид МНР. Сделана реконструкция характерных морфологических особенностей черепа предка анкилозавров. Намечены возможные связи обоих семейств анкилозавров.

Ил. 4. Библиогр. 3 назв.

1 р. 90 к.



ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“