

Санкт-Петербургский государственный университет

На правах рукописи

**СКУЧАС
Павел Петрович**

КОМПЛЕКСЫ ТЕТРАПОД ПОЗДНЕГО МЕЗОЗОЯ СИБИРИ

03.00.08.-зоология

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

**Санкт-Петербург
2005**

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных
Санкт-Петербургского государственного университета.

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Аверьянов Александр Олегович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук

Ананьева Наталья Борисовна

кандидат геолого-минералогических наук

Иванов Александр Олегович

Ведущая организация: Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Защита состоится «19» июня 2005 г. в 16⁰⁰ час на заседании
Диссертационного Совета Д 212.232.08 по защите диссертаций на соискание
учёной степени доктора биологических наук при Санкт-Петербургском
государственном университете по адресу: 199034, Санкт-Петербург,
Университетская наб., 7/9, ауд. 133.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке им. А.М. Горького Санкт-
Петербургского государственного университета.

Автореферат разослан «14» августа 2005 г.

Учёный секретарь Диссертационного Совета,
кандидат биологических наук


С. И. Сухарева.

Общая характеристика работы

Введение

Актуальность работы

Поздний мезозой (юрский и меловой периоды) - время, когда появились многие современные группы тетрапод. Это, прежде всего, хвостатые (Caudata) и бесхвостые амфибии (Anura), современные надсемейства черепах, ящерицы (Lacertilia), змеи (Serpentes), птицы (Aves), однопроходные (Monotremata), сумчатые (Mammalia) и плацентарные (Eutheria) млекопитающие. Очень важными, для познания ранних этапов эволюции ряда указанных групп, являются находки сделанные в позднемезозойских континентальных отложениях Азии. Именно на территории Азии впервые в палеонтологической летописи обнаружены хвостатые амфибии кроновой группы (Urodeles) (Gao & Shubin, 2003), тестудиноидные (Testudinoidea) и трионихоидные (Trionychoidea) черепахи (Hirayama et al. 2000; 2003), некоторые представители ящериц, такие как Gekkota и Anguimorpha (Evans, 2003), а так же плацентарные и сумчатые млекопитающие (Ji et al., 2002, Luo et al., 2003). Большой интерес представляют находки "пернатых" динозавров в раннем мелу Китая, являющиеся ключевыми для решения вопроса о родственных связях птиц (Ji et al., 1998; Xu et al., 1999a, 1999b, Smith et al., 2001; Prum, 2003; Xu et al., 2003; Zhou et al., 2003).

За последние 20 лет были открыты разнообразные мезозойские фауны тетрапод в Киргизии, Узбекистане, Монголии, Китае, Таилаанде, Южной Корее и Японии (Jerzykiewicz & Russell, 1991; Несов, 1997. Lucas & Estep, 1998; Buffetaut & Suteethorn, 1998, 1999. Lee et al., 2001; Tang et al., 2001; Matsuoka et al., 2002). Однако полноценные палеобиогеографические реконструкции для позднего мезозоя Азии невозможны без привлечения данных о комплексах тетрапод юры-мелы такого крупного азиатского региона, как Сибирь, долгое время являвшегося палеонтологической "terra incognita".

Основной целью работы является изучение позднемезозойских континентальных комплексов тетрапод Сибири и выявление их места в общей палеобиогеографической и эволюционной картине мезозоя Азии. В ходе исследования предполагалось решить следующие задачи-

1. Установить или уточнить состав комплексов тетрапод
2. Выявить филогенетические связи таксонов, присутствующих в комплексах
3. Провести сравнение комплексов тетрапод Сибири с другими близковозрастными комплексами Азии
4. Выявить основные этапы преобразования фаун тетрапод в интервале средняя юра - ранний мел на территории Азии

Научная новизна

Впервые проведено подробное и разностороннее изучение позднемезозойских комплексов тетрапод Сибири. Впервые для Азии установлено присутствие в мезозое млекопитающих-дриолестид, а для юры динозавров семейства Heterodontosauridae; на территории России впервые обнаружены: в мезозое — бесхвостые амфибии, в средней юре — хвостатые амфибии, птерозавры, тероморфы, млекопитающие-докодонты и в раннем мелу — плацентарные млекопитающие. Получены новые данные о таксономии, филогении и морфологии ряда групп тетрапод (черепахи, хористодеры, млекопитающие). Проведен анализ сходства азиатских позднемезозойских комплексов тетрапод, в результате которого для юры Азии выделен новый (ксиньянгхелидный) биохрон, а раннемеловые комплексы разделены на две возрастные группы.

Теоретическое и практическое значение

Результаты работы проливают свет на некоторые вопросы эволюции фаун тетрапод в позднем мезозое Азии. Уточнен возраст ряда континентальных отложений юры и раннего мела Сибири, что имеет значение для биостратиграфии региона. Данные по отдельным группам тетрапод могут быть использованы для построения филогенетических реконструкций. Диссертация содержит ряд обобщений, которые можно использовать при подготовке лекций и учебных пособий по палеозоологии и палеозоогеографии.

Апробация работы.

Основные положения работы были представлены на Отчетной научной сессии Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 1999), VI Съезде Териологического общества (Москва, 1999), I съезде Герпетологического общества им. А.М. Никольского (Пущино, 2000), международном симпозиуме «Происхождение, эволюция и систематика черепах» (Санкт-Петербург, 2003), на семинаре Ведущих научных школ «Эволюция и филогения позвоночных: классические и современные подходы» (Москва, 2003), на международной конференции «Проблемы палеонтологии Центральной Азии (к 35-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции» (Москва, 2004), на Второй Европейской конференции по палеонтологии позвоночных (Брюно, Чехия, 2004), на Первой Всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» (Москва, 2004); регулярно обсуждались на «Морфологическом семинаре» кафедры зоологии позвоночных биологического факультета СПбГУ.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 19 работ.

Структура и объём работы

Диссертация состоит из «Введения», четырех «Глав», «Выводов», библиографического списка и пяти «Приложений». В тексте имеется пять рисунков, в «Приложениях» - 2 таблицы и 34 фототаблицы. Общий объем диссертации - 259 страниц. Библиографический список содержит 347 названий, из них 75 на русском языке.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность моим научным руководителям А.О. Аверьянову и Т.О. Черепанову за поддержку и помощь при написании работы. Я благодарен сотрудникам кафедры зоологии позвоночных СПбТУ — Е.Б. Малашичеву, В.Г. Борхвардту, Е.Е. Коваленко; сотруднику Института Земной коры СПбГУ А.С. Резвому; сотруднику ЗИН РАН, - И.Г. Данилову. Я так же благодарен за помощь при сборе материала в Забайкалье и Западной Сибири: А.О. Аверьянову, А.С. Резвому, А.В. Абрамову, С.В. Лещинскому, А.В. Файнгерцу, А.В. Воронкевичу, Е.Н. Мащенко, Т.П. Малышкиной, А.И. Старкову, Н.Г. Борисовой, Г.И. Сазонову, Ю.В. Скучас, А.Э. Бобалю, И. Яновскому, Г. Турчиновичу, М.А. Агеенкову, М.А. Васильеву, Л.С. Никитиной, Ю.В. Михайловой, М.А. Неустроевой, Е.В. Кожаевой, Г.Д. Чимитову, С.А. Краснолуцкому, А. Казакову и многим другим.

Глава 1. Материал и методы

Материал. Сбор материала осуществлялся с 1998 по 2004 год на территории Сибири в пяти местонахождениях: Никольское (средняя юра, бат), Могойто (ранний мел, поздний баррем?-средний апт), Красный Яр (р. мел, поздний баррем-апт), Большой Кемчуг-3 и Шестаково (ранний мел, апт-альб). Основная часть материала представлена фрагментарными остатками, собранными при проведении промывки костеносной породы.

Изученный материал хранится в териологической и палеогерпетологической коллекции Зоологического института РАН (ЗИН, ZIN PH), в коллекции Палеонтологического института РАН (ПИН) и в палеонтологической коллекции Томского государственного университета (ПМ ТГУ).

Анализ сходства комплексов. Для оценки сходства комплексов были использованы два метода. Первый метод основан на сравнении индексов фаунистического сходства Симпсона (Faunal Resemblance Index, $FRI=100*Nc/Nl$, где Nc - количество общих таксонов в обоих сравниваемых комплексах, Nl - количество таксонов в меньшем из комплексов). На основе полученных значений индекса Симпсона для каждой пары комплексов была составлена матрица дистанций. По этой матрице с помощью кластерного анализа в программе Statistica 5.0, по методу Уорда, была построена дендрограмма сходства комплексов.

Второй метод — парсимонийский анализ, проведенный при помощи программы PAUP 4.0. При составлении матрицы для парсимонийского анализа были отобраны монофилитические таксоны

различного ранга. Наличие таксона в комплексе кодировалось как «1», отсутствие — «0». На основе данной матрицы было построено согласованное дерево (consensus tree) с применением правила большинства (Majority Rule).

Филогенетический анализ. Кладистический анализ для хористодер (Choristodera) был проведен для выяснения филогенетического положения рода *Khurendukhosaurus* с использованием программы PAUP 4.0 по 71 признаку. Признаки и их полярность были взяты из работы Эванс и Манабе (Evans & Manabe, 1999). Полиморфные признаки не ордировались, пермская диапсидная рептилия *Yonginia* была введена в анализ в качестве внешней группы.

Глава 2. Позднемезозойские местонахождения тетрапод Сибири: история изучения

В данной главе приводится информация об основных этапах изучения позднемезозойских местонахождений тетрапод Сибири, начиная с 1912 года и заканчивая 2004 годом.

Глава 3. Систематическая часть

3.1 Амфибии. Хвостатые амфибии: cf. *Karauridae* indet. - фрагмент скульптурированной зубной кости; *Caudata* indet. - массивная бедренная кость, которая могла принадлежать либо карауридам, либо представителям *Cryptobranchidae* (Никольское); *Kiyatriton leschinskii* - бедренные кости с шиловидным трохантером и глубокой эпифизарной ямкой (Шестаково, Большой Кемчуг-3), туловищный позвонок с редуцированными остистым отростком и базапофизами (Шестаково). Бесхвостые амфибии: cf. *Discoglossidae* indet. - низкая верхнечелюстная кость без скульптуры на внешней поверхности, уrostили с поперечными отростками и двураздельной кондиллярной ямкой, слитые *tibiale* и *fibulare* (Красный Яр).

3.2 Черепахи. *Xinjiangchelidae*: *Xinjiangchelys* sp. - пластинки панциря, имеющие следующие общие признаки с *X. latimarginalis* из поздней юры Китая: крупная I краевая пластинка на которой присутствуют роговые борозды от четырех щитков (включая первый центральный), сходные пропорции и расположение роговых борозд на эпи-, энто- и ксифипластроне, но отличающимися присутствием гребнистости на панцире и более глубокой передней вырезкой на загривковой пластинке (Никольское). "Macrobaenidae": *Kirgizemys dmitrievi* - пластинки панциря (Могоито), фрагмент скелета из местонахождения Гусиноозерск-1 (ранний мел, поздний баррем?-средний апт), характерны следующие признаки: альвеолярная поверхность челюстей более широкая сзади; *sellae turcica* заметно редуцирована; фонтанели в карапаксе и пластроне отсутствуют; передние и мостовые пластинки утолщены и имеют продольный желоб; *Kirgizemys* sp. - пластинки панциря длиной 250-300 мм с узким прецентральным щитком и утолщенными краевыми пластинками. Пластрон без фонтанелей. (Красный Яр); "Macrobaenidae" indet. -

крупная загривковая пластинка с широким прецентральный щитком (Красный Яр), cf. *Chelonioidea* indet. - узкий редуцированный эпипластрон (Красный Яр); *Testudines* indet. - крупные фрагмент лопатки и туловищный позвонок (Красный Яр).

3.3 Чешуйчатые рептилии. Ящерицы: cf. *Paramacellobidae* indet. - фрагмент зубной кости (Никольское); *Paramacellobidae* indet. - фрагменты челюстей без выраженной скульптуры на зубах (Могойто); *Scincomorpha* indet. - фрагмент верхнечелюстной кости с высокими и узкими зубами, (Красный Яр); *Paramacellobidae* gen. et sp. nov., *Saurillodon* sp. nov. (Большой Кемчуг-3) - фрагменты челюстей, *Xenosauridae* gen. et sp. nov. - фрагменты челюстей, слившиеся лобные кости с остеодермальной скульптурой: таксоны, известные из Шестаково; cf. *Parviraptor* sp. - фрагменты челюстей с острыми коническими округлыми в сечении плевронтными зубами, основание которых имеет питательное отверстие (Большой Кемчуг-3); *Lacertilia* indet. - слившиеся лобные кости без остеодермальной скульптуры (Большой Кемчуг-3).

3.4 Хористодермы. *Khurendukhosaurus bajkalensis* - изолированные краиальные и посткраиальные элементы, для которых характерны следующие апоморфные признаки: основания зубов расширены медиолатерально и имеют прямоугольную форму, зубы в передней части верхнечелюстной кости меньше последующих, базальные бугры основной затылочной кости заметно латерально расширены, на межключице сплошная фасетка для контакта с ключицами, канал для хорды в телах позвонков отсутствует (Могойто). Для рода *Khurendukhosaurus* дан дифференциальный диагноз.

3.5 Крокодилы. Протозухии: *Tagarasuchus* sp. - фрагменты зубных костей с длинным симфизом и фасеткой для пластинчатой кости, заходящей за задний край симфиза (Шестаково, Большой Кемчуг-3). Мезэукрокодилии: *Kyasuchus* sp. - фрагменты зубных костей с коротким симфизом и фасеткой для пластинчатой кости, не заходящей за задний край симфиза (Шестаково, Большой Кемчуг-3).

3.6 Птерозавры. Птеродактилоиды: *Pterodactyloidea* indet. - уплощенные лабиолингвально зубы с асимметрично распределенной эмалью и фрагмент летательной запястной кости (Никольское); *Ornithocheiridae* indet. - изолированные зубы с симметричной, уплощенные лабиолингвально, с асимметрично распределенной эмалью (Могойто, Шестаково, Большой Кемчуг-3); cf. *Ctenochasmatidae* indet. - шилообразный тонкий зуб (Большой Кемчуг-3).

3.7 Динозавры. Тероподы: *Therizinosauridae* indet. - когтевая фаланга стопы с небольшим флексорным бугорком (Могойто); *Ornithomimosauria* indet. - бедренная кость с разделенными большим и малым вертелами, с четвертым вертелем в виде длинного гребня на заднемедиальной поверхности диафиза и расположением малого вертела ниже уровня головки бедра (Могойто); *Dromaeosauridae* indet. - зубы морфотипа cf. "Prodeinodon" с короткой передней кариной в верхней части коронки, и с закругленной спереди нижней частью коронки (Красный Яр,

Шестаково, Большой Кемчуг-3); Dromaeosauridae indet. - зубы морфотипа cf. *Paronychodon* с длинной передней кариной без зубчиков, с лингвальным сдвигом передней карины и наличием на некоторых зубах вертикальных гребней на боковых поверхностях коронки (Шестаково, Большой Кемчуг-3); Veloceraptorinae indet. - зубы, характерны следующие признаки: наличие лингвального сдвига передней карины, передние зубы со слабо изогнутой коронкой, значение DSDI для более задних зубов больше 1.20. (Могойто); Troodontidae indet. - зуб со сравнительно крупными зубчиками, вершины которых загнуты апикально (Шестаково); Tetanurae indet. - зубы, имеющие сходные признаки с дромеозавридами (заметная разница в размерах зубчиков на передней и задней каринах, присутствие лингвального сдвига передней карины) и, возможно, принадлежащие базальным представителям этого семейства (Никольское). Зауроподы: Titanosauriformes indet. - зубы морфотипа cf. *Pleurocoelius* характерны отсутствие зубчиков на краях, морщинистая эмаль, D-образное сечение вершины коронки, единственная округлая фасетка стирания (Красный Яр, Большой Кемчуг-3, Шестаково); Titanosauriformes indet. - процельные хвостовые позвонки, зуб с V-образной фасеткой стирания (Могойто); Titanosauriformes indet. - зубы, сходные с морфотипом cf. *Pleurocoelus* (Никольское); cf. *Mongolosaurus* sp. - фрагмент зуба с уплощенной верхней частью коронки и с килевидными зазубренными краями (Могойто). Стегозавры: Stegosauria indet. - зубы с мощным цингулюмом, коронкой без основного гребня, но с серией дополнительных гребней (Никольского, Шесгаково, Большой Кемчуг-3). Цератопсии: *Psittacosaurus* sp. - зубы (все раннемеловые местонахождения). Орнитоподы: Heterodontosauridae indet. - зубы с низкой, слабо уплощенной массивной коронкой и с асимметрично расположенным цингулюмом (Никольское); Hypsilophodontidae indet. - зубы различных таксонов с ланцетовидной или овальной, немного асимметричной коронкой (все раннемеловые местонахождения).

3.8 Тероморфы. Tritylodontidae: Tritylodontidae indet. - верхний щечный зуб, сходный с зубами раннемеловых тритилодонтов из формации Куваджима, Япония и *Xenocretosuchus* наличием отходящего от цингулюма центрального субвертикального гребня (буторок ml), небольшого редуцированного 11, сходных фасеток стирания в передней части зуба, лингвобуккального уплощения бугорков, бугорковой формулы основных бугорков 2-2-2 (12,13 - т2, т3 - Ы, Ъ2) (Никольское); *Xenocretosuchus* sp. — нижний щечный зуб (Большой Кемчуг-3).

3.9 Млекопитающие. «Триконодонты»: *Gobiconodon* sp. A, *Gobiconodon* sp. B — нижние моляриформные зубы с характерной вырезкой между бугорками e и/для вхождения бугорка d предыдущего зуба на передней поверхности коронки; cf. Amphilestidae indet. - моляриформные зубы со слабо выраженной триангулярностью основных бугорков на задних зубах; "Triconodonta" indet. - крупный верхний моляриформный зуб с расположенным линейно основным[^] бугорками и с развитыми цингулярными бугорками (Большой Кемчуг-3).

Докодонты: Docodonta indet. - фрагменты челюстей с углублением для постдентарных костей, с бороздой для предсочленовной кости заходящей назад за уровень нижнечелюстного отверстия и с псевдоугловым отростком, имеющим внутреннюю ямку для контакта с угловой костью (Никольское). Дриолестиды: Dryolestidae indet. - фрагмент челюсти с лабиально скошенной альвеолярной поверхностью и чередованием крупных передних альвеол моляров с более мелкими и лингвальными задними альвеолами (Никольское). Плацентарные: *Murtoilestes abramovi* - верхние (M1 и M2) и нижние (т3) моляры, мозаично сочетающие ряд примитивных и продвинутых особенностей (Могойто). Mammalia indet. - изолированный однокорневой одновершинный зуб с небольшим задним дополнительным бугорком (Никольское).

Глава 4. Эволюция и сравнение позднемезозойских континентальных комплексов тетрапод Азии

В первой части главы обсуждаются основные этапы развития континентальных комплексов тетрапод в позднем мезозое и критически рассматриваются проблемы связанные с датировкой некоторых позднеюрских-раннемеловых комплексов и существованием рефугиумов в позднем мезозое Азии.

Результаты анализа сходства комплексов Азии полученные при сравнении индексов фаунистического сходства Симпсона

На дендрограмме (Рис. 1), полученной на основе индексов Симпсона имеется два кластера - первый объединяет все раннемеловые комплексы, за исключением комплекса формаций Куваджима и Окурадани, во второй попадают все юрские комплексы и Куваджима и Окурадани. Сближение раннемелового комплекса формаций Куваджима и Окурадани со среднеюрскими комплексами по составу семейств тетрапод можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, недостаточной изученностью комплексов, при которой ряд тетрапод невозможно определить до уровня семейств. Во-вторых - ограниченностью метода: применение индекса Симпсона возможно только для сравнения на уровне таксонов одного ранга (обычно семейства). Кроме этого, достоверность результатов высока только при сравнении достаточно крупных по таксономическому составу комплексов. Среднеюрские комплексы тетрапод Азии изучены относительно слабо, предполагаемое количество семейств в этих комплексах от семи (комплекс формации Тоутунхе) до тринадцати (комплекс балабанской свиты, Ферганы) и значение индекса Симпсона, в случае наличия общих семейств в юрском и раннемеловом комплексах, сильно завышается за счет небольшого N1 (количество таксонов в меньшем из комплексов). Наряду с этим, при сравнении с более хорошо изученными раннемеловыми комплексами, для которых предполагаемое количество семейств варьирует от восьми (Красный Яр)

до тридцати (средняя и верхняя части формации Исянь, Китай), значение индекса Симпсона часто занижается. В результате того, что в комплексе формаций Куваджима и Окурадани присутствуют тероморфы *Tritylodontidae* и птицетазовые динозавры *Hypsilophodontidae*, характерные и для среднеюрских комплексов, по значению индекса Симпсона эти комплексы объединяются в один кластер. Присутствие в комплексе формаций Куваджима и Окурадани ящериц *Paramacellobidae*, птерозавров *Ornithocheiridae* и динозавров *Iguanodontidae* - семейств характерных для раннемеловых комплексов Азии, вследствие перечисленных выше причин, незначительно увеличивает значение индекса Симпсона, что не позволяет этому комплексу попасть в «раннемеловой» кластер.

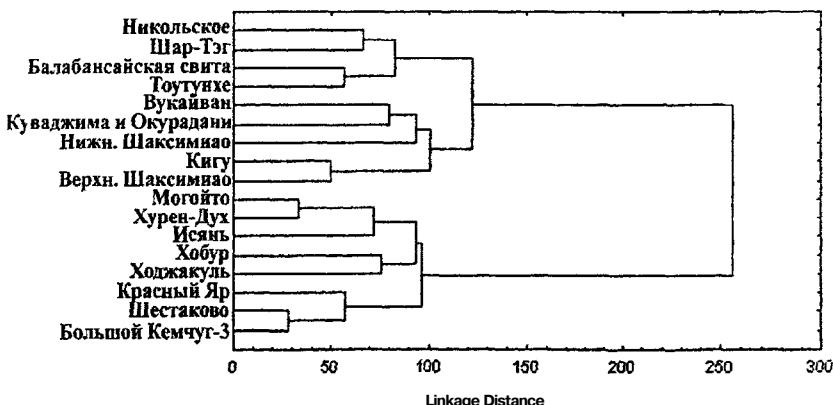


Рис 1. Дендрограмма сходства комплексов тетрапод Азии, полученная с использованием индекса Симпсона.

Результаты анализа сходства комплексов Азии, полученные при помощи парсимонийского анализа

Парсимонийский анализ является более продуктивным для сравнения малоизученных комплексов, т.к. позволяет оценивать сходство по присутствию в комплексах таксонов различного ранга.

На дендрограмме, полученной на основе парсимонийского анализа (Рис. 2), имеется две крупных группы комплексов, в один из которых попадают все юрские комплексы, а в другой все раннемеловые. Азиатские раннемеловые комплексы тетрапод характеризуются присутствием динозавров *Psittacosauridae*, *Iguanodontidae*, *Troodontidae*, *Dromaeosauridae*, *Therizinosauridae*, *Ornithomimosauria* и *Tyrannosauridae*, ящериц *Xenosauridae*, *Gekkota*, птеродактилоидных птерозавров *Ornithocheiridae* и плацентарных млекопитающих.

Среди юрских комплексов в одну группу попадают комплексы местонахождений Никольское (Россия), Шар-Тэг (Монголия), комплекс балабанской свиты (Фергана, Киргизия), комплексы формаций Тоутунхе, Кигу и верхней части формации Шаксимиао (Китай), в другую

- комплексы формации Вукайван и нижней части формации Шаксимиао (Китай). Такое разделение, в первую очередь, обусловлено наличием в первой группе комплексов черепах семейства *Xinjiangchelyidae*.

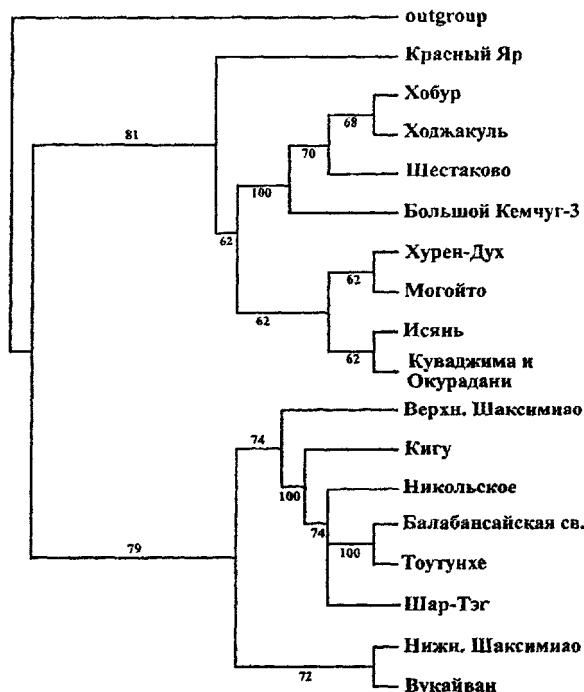


Рис. 2. Дендрограмма сходства комплексов тетрапод Азии полученная при помощи паратонического анализа.

Таким образом, для юры Азии мы выделяем ксиньянхелидный биохрон - интервал времени, характеризующийся наличием черепах *Xinjiangchelyidae*, а так же крокодилов *Goniopholididae*, темноспондильных лабиринтодонтов, тероморф *Tritylodontidae* и млекопитающих *Docodonta*. Данный биохрон приходится на верхнюю часть средней и, возможно, нижнюю часть верхней юры, однако более точные его временные границы, на данный момент, определить не возможно. Это, в первую очередь, связано с отсутствием достоверных датировок большинства юрских комплексов тетрапод Азии.

Местонахождение Шар-Тэг (Монголия) датировалось верхней юрой (Gubin & Sinitza, 1996). По комплексу тетрапод Шар-Тэг объединяется с юрскими местонахождениями, имеющими в составе комплексов черепах *Xinjiangchelyidae*, и, следовательно, относится к ксиньянхелидному биохрону. Сходство в составе комплекса тетрапод Шар-Тэга с комплексами местонахождения Никольское, балабанской свиты и формации Тоутунхе, которые датируются средней юрой,

указывает на средисюрский возраст данного местонахождения Сходная датировка была получена при изучении харофитов из Шар-Тэга (Gubin & Smitza, 1996).

Для раннего мела Азии, по результатам парсимонического анализа, можно выделить две группы комплексов тетрапод. Первая группа объединяет комплексы формаций Куваджима и Окурадани (Япония), Исянь (Китай), местонахождений Могойто (Россия), Хурен-Дух (Монголия), вторая — комплексы местонахождений Большой Кемчуг-3, Шестаково (Россия), Хобур (Монголия) и Ходжакуль (Узбекистан).

В одну группу комплексов, вместе с известным для формации Исянь (баррем), попадают сходные по своему составу комплексы местонахождений Могойто и Хурен-Дух. Местонахождение Могойто датируется поздним барремом?—средним аптом, а Хурен-Дух — аптом (Каландадзе, Решетов, 1974; Несов, Старков, 1992; Averianov & Skutschas, 2000). Данные датировки согласуются с нашими результатами и возраст первой группы раннемеловых комплексов, объединяющей комплексы формаций Куваджима и Окурадани (берриас-готерив), Исянь, местонахождений Могойто (Россия) и Хурен-Дух (Монголия) оценивается интервалом берриас-апт.

Среди раннемеловых комплексов второй группы, комплекс местонахождения Ходжакуль, датируется поздним альбом (Несов, 1997). Данная датировка была сделана, в первую очередь, по данным о таксономическом составе акул (Несов, 1997) и она объясняет отсутствие в комплексе примитивных рогатых динозавров *Psittacosaurus*. Самые поздние находки представителей этого рода приходятся на ранний альб (Jerzykiewicz & Russell, 1991; Lucas & Estep, 1998; Averianov & Skutschas, 2001; Averianov et al, in press) и, скорее всего, в конце альба они полностью вымирают.

Сходство в составе комплексов Ходжакуля и Хобура (например, присутствие общих таксонов ящериц *Priscagamidae* и *Hodzhakulm*), а также наличие в них групп тетрапод характерных для второй половины мела (*Hadrosauridae*, *Neoceratopsia*) указывает на сравнительно близкий возраст данных местонахождений (см. Несов, 1997; Алифанов, 2000). Местонахождение Хобур датируется аптом-альбом (Каландадзе, Курзанов, 1974; Jerzykiewicz & Russell, 1991; Wible et al, 1995), либо ранним альбом (Averianov & Skutschas, 2000). Наиболее вероятно, что возраст Хобура не выходит за границы альба.

Комплексы местонахождений Шестаково и Большой Кемчуг-3, имеющие сходный состав, по результатам сравнения объединяются с комплексами Ходжакуля и Хобура. Однако, в комплексах Шестаково и Большой Кемчуг-3 отсутствуют гадрозавры и неоцератопсии, что, вероятно, указывает на более древний возраст этих местонахождений. Наиболее приемлемая на сегодняшний день датировка данных комплексов — апт-альб.

Комплекс местонахождения Красный Яр по результатам парсимонического анализа остается за рамками обеих групп

раннемеловых комплексов. Это можно объяснить, в первую очередь, слабой изученностью данного комплекса. Возраст костеносных осадочных пород хилокской свиты выходящих в местонахождении Красный Яр, согласно данным по абсолютной датировке вулканических пород той же свиты - поздний бэррем-апт (Гордиенко и др., 1999).

Выводы

I. ВЫВОДЫ О СОСТАВЕ КОМПЛЕКСА ТЕТРАПОД ПОЗДНЕГО МЕЗОЗОЯ СИБИРИ:

1. Впервые для мезозоя Азии установлено присутствие млекопитающих-дриолестид (Dryolestidae indet.), а для юры динозавров семейства Heterodontosauridae (Heterodontosauridae indet.). На территории России впервые обнаружены: в мезозое - бесхвостые амфибии (cf. Discoglossidae indet.); в средней юре - хвостатые амфибии (cf. Karauridae indet.), птерозавры (Pterodactyloidea indet.), тероморфы (Tritylodontidae indet.), млекопитающие-докодонты (Docodonta indet.); в раннем мелу - плацентарные млекопитающие (*Murtoilestes abramovi*). Для Сибири впервые установлено присутствие птерозавров семейства Ornithocheiridae.
2. В среднеюрском местонахождении Никольское впервые обнаружены хвостатые амфибии (cf. Karauridae indet., Caudata indet.), черепахи рода *Xinjiangchelys*, сцинкоморфные ящерицы (cf. Paramacellobidae indet.), динозавры-гетеродонтиды (Heterodontosauridae indet.), птерозавры (Pterodactyloidea indet.), тероморфы (Tritylodontidae indet) и млекопитающие (Docodonta indet., Dryolestidae indet.).

В раннемеловом местонахождении Красный Яр впервые обнаружены бесхвостые амфибии (cf. Discoglossidae indet.), сцинкоморфные ящерицы (Scincomorpha indet.) и динозавры (Dromaeosauridae indet., Titanosauriformes indet., Hypsilophodontidae indet., *Psittacosaurus* sp.).

Для раннемелового комплекса местонахождения Могоито определены представители сцинкоморфных ящериц (Paramacellobidae indet.), птерозавров (Ornithocheiridae indet.), динозавров Veloceraptorinae indet., Therizinosauridae indet., Titanosauriformes indet., cf. *Mongolosaurus* sp., Hypsilophodontidae indet., *Psittacosaurus* sp. и описан новый род плацентарных млекопитающих (*Murtoilestes*).

Для раннемелового комплекса местонахождения Большой Кемчуг-3 определены представители ангвиморфных ящериц-платинот cf. *Parviraptor* sp., птерозавров (Ornithocheiridae indet.), крокодилов (*Tagarosuchus* sp., *Kyasuchus* sp.) динозавров Stegosauria indet., Hypsilophodontidae indet., *Psittacosaurus* sp., тероморф (*Xenocretosuchus* sp.) и млекопитающих 'Triconodonta' indet.

Для раннемелового комплекса местонахождения Шестаково установлено присутствие птерозавров (Ornithocheiridae indet.) и динозавров Stegosauria indet., Hypsilophodontidae indet., *Psittacosaurus* sp.

11. Выводы о возрасте комплексов:

- 3 Для юры Азии выделен ксињянхелидный биохрон, характерными представителями которого являются черепахи рода *Xinjiangchelys*, крокодилы *Goniopholididae*, темноспондильные лабиринтодонты, тероморфы *Tintyloodontidae*, млекопитающие *Docodonta*. К этому биохрону относятся комплексы тетрапод местонахождений Никольское (Россия), Шар-Тэг (Монголия), балабансайской свиты (Киргизия), формаций Тоутунхе, Киту и верхней части формации Шаксимао (Китай).
- 4 Для раннего мела Азии установлено наличие двух групп комплексов тетрапод отличающихся по времени существования. Первая группа — берриас-аптские комплексы формаций Куваджима и Окурадани (Япония), Исянь (Китай), местонахождений Могойто (Россия), Хурен-Дух (Монголия), вторая - апт-альбские комплексы местонахождений Большой Кемчуг-3, Шестаково (Россия), Хобур (Монголия) и Ходжакуль (Узбекистан).

III. Выводы о таксономии и филогении отдельных групп тетрапод:

- 5 Установлено, что род *Khurendukhosanrus* (Diapsida, Choristodera) является сестринским таксоном для наиболее продвинутых меловых и кайнозойских хористодер, объединяемых в группу *Neochoristodera*.
- 6 «Макробэнидные» черепахи рода *Kirgizemys* Nessov et Khosatzky, 1973 обнаруживают значительное сходство с представителями рода *Hangaiemys* Sufchanov et Naraiandakh, 1974. Это позволяет рассматривать *Hangaiemys* в качестве младшего синонима *Kirgizemys*. Таким образом, род *Kirgizemys* устанавливается в составе: *K. exaratus*, *K. hoburensis*, *K. kansuensis* и «*K. leptis*». Представители рода *Kirgizemys* были самыми широко распространенными «макробэнидными» черепахами раннего мела Азии.

Публикации по теме диссертации

1. Аверьянов А.О., Скучас П.П. Ранние этапы эволюции плацентарных млекопитающих // Зоологический институт РАН. Отчетная научная сессия по итогам работ 1999 года. СПб, ЗИН РАН. 1999. С. 4-5.
2. Аверьянов А.О., Скучас П.П. Древнейшее плацентарное млекопитающее // VI Съезд Териологического общества. Тезисы докладов. М. 1999. С. 6.
3. Averianov A.O., Skutschas P.P. Paramacelgid lizard (Squamata, Scincomorpha) from the Early Cretaceous of Transbaikalia // Russian Journal of Herpetology. 1999. Vol. 6. №2. P. 115-117.
4. Averianov A.O., Skutschas P.P. Phylogenetic relationships within basal tribosphenic mammals // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 1999. Vol. 281. P. 55-60.
5. Аверьянов' А.О., Скучас П.П, Древнейшее плацентарное млекопитающее // Доклады Академии Наук. 2000. Т. 374. №1. С. 130-132.

6. Аверьянов А.О., Скучас П.П. Комплекс позвоночных раннего мела Забайкалья (местонахождение Могойто) // Комаров А.В. (ред.) Материалы региональной конференции геологов Сибири, Дальнего Востока и Северо-Востока России. Том II. Томск. ГалаПресс. 2000. С. 357-358.
7. Averianov A.O., Skutschas P.P. A eutherian mammal from the Early Cretaceous of Russia and biostratigraphy of the Asian Early Cretaceous vertebrate assemblages // *Lethaia*. 2000. Vol. 33. № 4. P. 330-340.
8. Скучас П.П. О систематическом положении черепахи "*Kirgizemys*" *dmitrievi* (Macrobaenidae) из раннего мела Бурятии // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического о-ва им. А.М. Никольского. 2001. Пущино. М.: МГУ. С. 261-263.
9. Averianov A.O., Skutschas P.P. A new genus of eutherian mammal from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia // *Acta Paleontologica Polonica*. 2001. Vol. 46. № 3. P. 431-436.
10. Аверьянов А.О., Лещинский СВ., Скучас П.П., Резвый А.С. Зубы птерозавров из нижнего мела России и Узбекистана // Современная герпетология. 2003. Саратов. Изд-во Саратовского Ун-та. С. 5-11.
11. Аверьянов А.О., Лещинский СВ., Файнгерц А.В., Скучас П.П., Резвый А.С. Новый комплекс раннемеловых позвоночных Западной Сибири (Красноярский край) // Состояние и проблемы геологического изучения недр и развития минерально-сырьевой базы Красноярского края. Материалы докладов научно-практической конференции, посвященной 60-летию Красноярской геологии (1943-2003 гг.), 7-10 октября 2003 г. Красноярск: Изд-во КНИИГиМС 2003. С. 106-108.
12. Лещинский СВ., Аверьянов А.О., Файнгерц А.В., Скучас П.П., Резвый А.С. Новое местонахождение раннемеловых млекопитающих в Западной Сибири // Доклады Академии Наук. 2003. Т. 391. № 3. С. 426-429.
13. Скучас П.П. Красный Яр - уникальное местонахождение раннемеловых позвоночных в Забайкалье. // Палеонтология и природопользование. Тезисы докладов XLIX сессии Палеонтологического о-ва. 2003. СПб. С. 171-172.
14. Averianov A.O., Starkov A. L, Skutschas P.P. Dinosaurs from the Early Cretaceous Murtoi Formation in Buryatia, Russia // *Journal of vertebrate paleontology*. 2003. Vol. 23. № 3. P. 586-594.
15. Danilov I.G., Averianov A.O., Skutschas P.P. & Rezvyi A.S. New data on the turtle genus *Kirgizemys* (Testudines: Macrobaenidae) // Symposium on Turtle Origin, Evolution and Systematics. Program and Abstracts. St. Petersburg, 2003. P. 21-22.
16. Skutschas P.P. Anuran remains from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Prussia // *Russian Journal of Herpetology*. 2003. Vol. 10. № 3. P. 213-216.
17. Skutschas P.P. Early Cretaceous turtles from the Krasnyi Yar locality (Khilok Formation) of Transbaikalia, Russia // Symposium on Turtle

- Origin, Evolution and Systematics. Program and Abstracts. St. Petersburg, 2003. P. 28-29.
- 18. Скучас П.П. Хористодеры из раннего мела Забайкалья // Проблемы палеонтологии Центральной Азии (к 35-летию СР-МПЭ). Мат. конференции. 2004. Москва. С. 53-54.
 - 19. Averianov A.O., Leshchinskiy S.V., Skutschas P.P., Fayngertz A.V., Rezvyi A.S. Dinosaurs from the Early Cretaceous Ilek Formation in West Siberia, Russia // Second European Association of Vertebrate Paleontologists Meeting. Abstracts of Papers. Brno. Moravian Museum. 2004. P. 6.

Отпечатано в издательско-полиграфическом центре «Барс»
Санкт-Петербург, В.О. Съездовская ул., д. 11, тел. 926 8978, 326 0356, 326 0351
Тираж 100 экз.

2445

19 MAY 2005