

# Реликтовые раннемеловые саламандры «Великого сибирского рефугиума»

П. П. Скучас<sup>1</sup>, В. В. Колчанов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия)

Обнаруженные в нижнемеловых местонахождениях Шестаково 1 в Кемеровской обл. и Тээтэ в Якутии (Республика Саха) примитивные саламандры – это реликтовые для раннего мела формы. Эти саламандры – важный компонент уникальной фауны раннемелового «Великого сибирского рефугиума» – обширной северо-восточной части Азиатского континента, на территории которой сохранились многочисленные реликтовые позвоночные юрского происхождения. Возможной причиной существования «Великого сибирского рефугиума» было отсутствие серьезных климатических изменений и катастрофических событий в поздней юре – раннем мелу на данной территории.

**Ключевые слова:** саламандры, ранний мел, Сибирь, реликтовые фауны, рефугиум.

**Х**востатые амфибии, или саламандры (Sau-  
data), – одна из трех ныне живущих групп  
амфибий, насчитывающая около 800 видов.  
В отличие от других современных амфибий (ля-  
гушек и червяг) саламандры имеют примитивную  
внешнюю морфологию (т.е. хорошо развитый  
хвост, а также передние и задние конечности при-  
мерно одинакового размера). Саламандры харак-  
теризуются целым рядом уникальных черт, таких  
как неотения<sup>1</sup>, способность к регенерации, гигант-  
ский геном [1–7].

Ранние этапы эволюции саламандр слабо изуче-  
ны. Древнейшие саламандры (*Triassurus*) известны  
по двум личиночным экземплярам из верхнетриа-  
совых отложений Киргизии [8–9]. После значи-  
тельного перерыва саламандры вновь появляются  
в палеонтологической летописи только в средней  
юре (батский век, 168–165 млн лет назад). С этого

<sup>1</sup> Неотения – явление, выраженное в задержке или замедлении физиологического или соматического развития организма. При неотении достижение половозрелости, размножение и даже окончание онтогенеза (смерть) происходит на ранних стадиях развития, например, на личиночной стадии. При этом особь может жить и даже размножаться на такой ранней стадии сравнительно долго. Некоторые виды при этом в определенных условиях достигают взрослой стадии, а у некоторых она уже вовсе не наступает (по сравнению с предковыми или родственными формами).



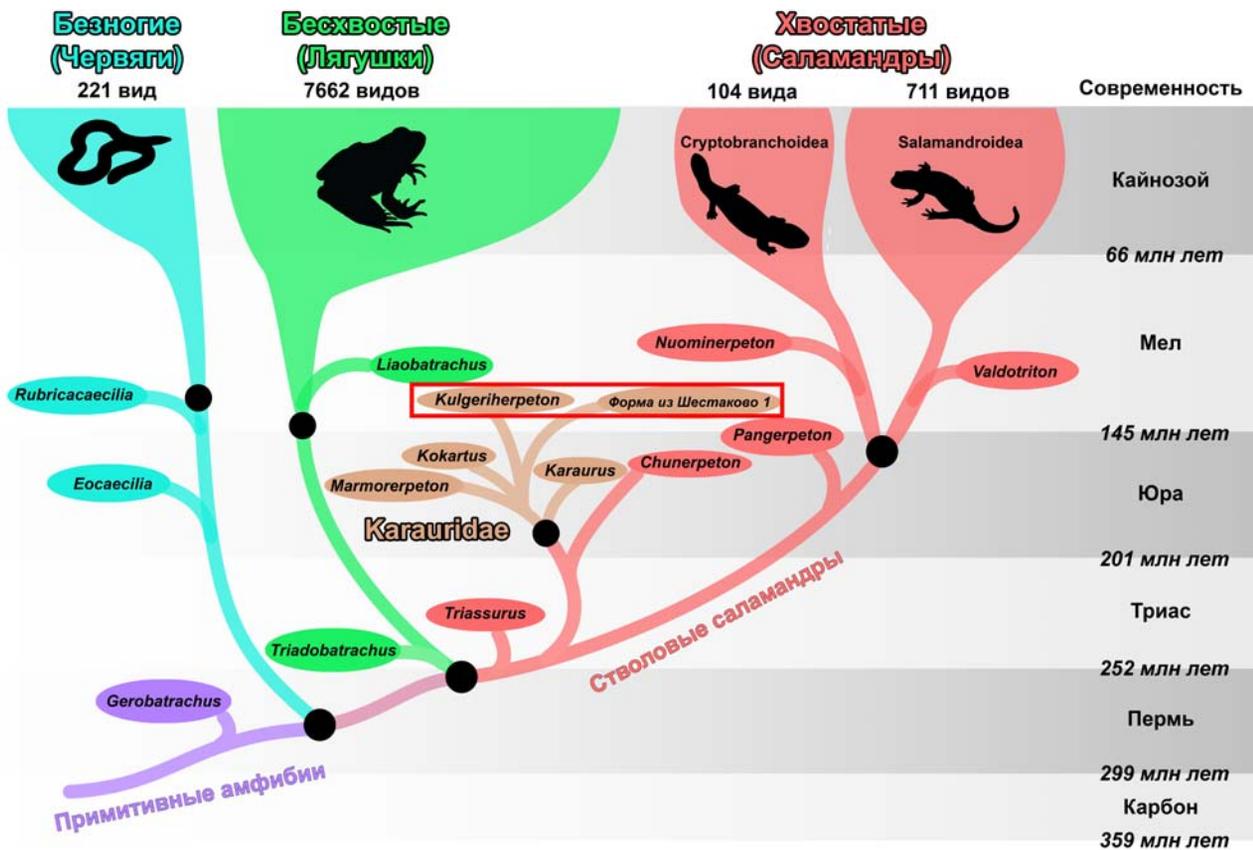
**Павел Петрович Скучас**, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета. Область научных интересов – морфология, филогения и эволюция позвоночных животных, палеобиогеография, палеоэкология, эволюция органического мира.  
e-mail: p.skutschas@spbu.ru



**Вениамин Вадимович Колчанов**, ассистент той же кафедры биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета. Специалист в области изучения эволюции амфибий и других позвоночных, макроэволюции, палеобиогеографии, палеоэкологии.  
e-mail: veniamin.kolchanov@mail.ru

возраста известны представители таксонов различных эволюционных уровней, а именно – формы, близкие к современным (так называемая кроновая группа) и примитивные амфибии, не входящие в кроновую группу (стволовые саламандры).

Среди стволовых базальных саламандр наиболее известны карауриды. Карауриды – крупные



Филогенетическое положение обсуждаемых в статье раннемеловых стволовых саламандр.

(до 50–60 см в длину) водные саламандры, характеризующиеся массивным скелетом и наличием выраженной скульптуры на покровных костях черепа (гребни, бугорки) и на позвонках (ямки) [9, 10]. Анатомия караурид изучена сравнительно неплохо по находкам целых скелетов представителей группы в среднеюрских отложениях Шотландии (*Marmorperpeton wakei*) и верхнеюрских отложениях Казахстана (*Karaurus sharovi*) [5, 8]. Изучение материалов по карауридам показало, что они были постоянноводными и неотеническими саламандрами, типичными для многих средне- и позднеюрских фаун Лавразии. Карауриды – важная группа для реконструкции ранней эволюционной истории саламандр.

Долгое время считалось, что карауриды вымерли до границы юры и мела [11]. Но в 2016 г. был описан фрагментарный туловищный позвонок стволовой саламандры из нижнемеловых (аптский ярус, возраст 121–113 млн лет назад) отложений местонахождения Шестаково 1 (Кемеровская обл.) в Западной Сибири [12].

Это открытие стало первым убедительным доказательством того, что базальные карауридные саламандры пережили границу юры и мела и существовали с саламандрами кроновой группы в течение примерно первых 40 млн лет известной



Череп карауридной стволовой саламандры *Karaurus sharovi* из верхнеюрских отложений Казахстана.

Фото П. П. Скучаса

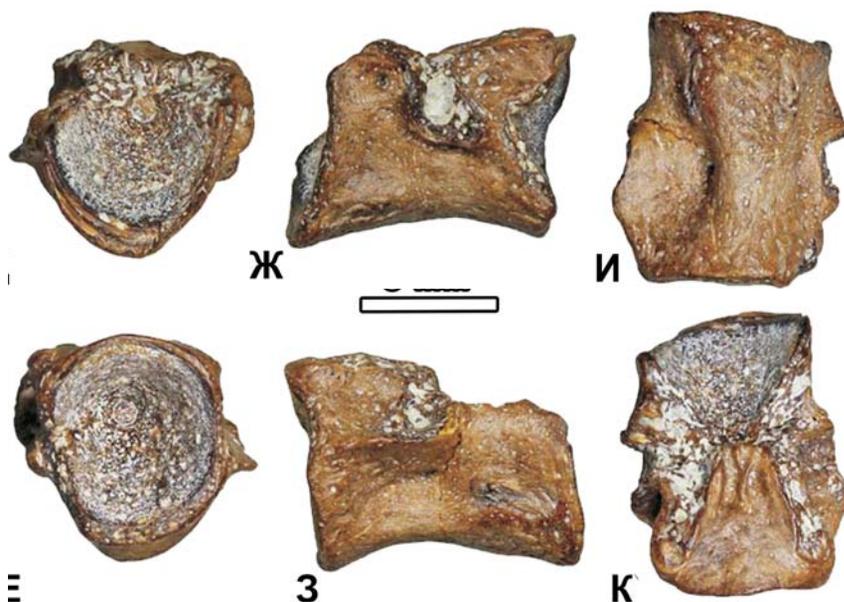
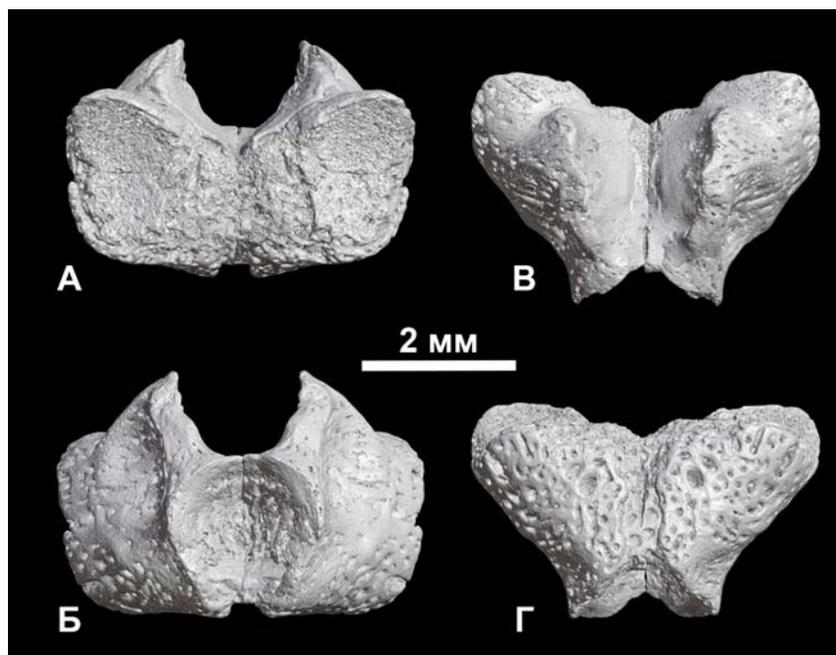
истории саламандр. Позднее, в 2018 г., из высокоширотного (приполярного) нижнемелового (возраст 145–120 млн лет назад) местонахождения Тээтэ в Якутии был описан новый род карауридных стволовых саламандр — *Kulgeriherpeton* [13].

Последующие исследования материалов по раннемеловым карауридным саламандрам Сибири позволили подготовить описание нового рода из местонахождения Шестаково 1, представители которого оказались самыми последними стволо-

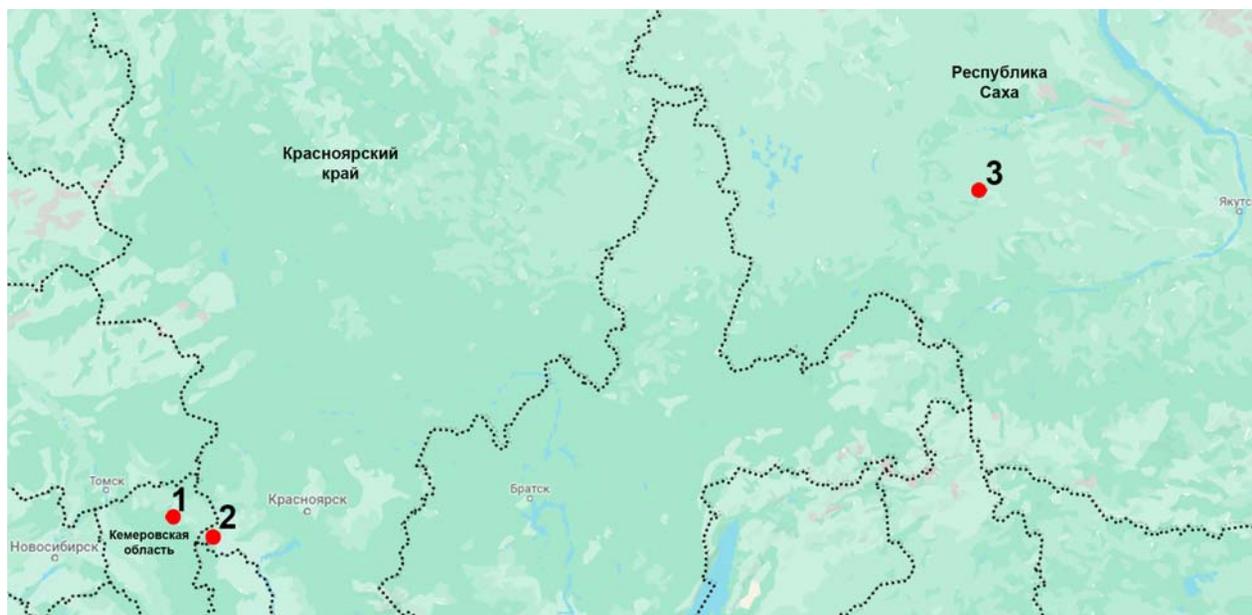
выми карауридными саламандрами в палеонтологической летописи.

Изучение ископаемых костей конечностей *Kulgeriherpeton* из нижнемелового местонахождения Тээтэ выявило сходство в морфологии плечевой и бедренных костей кулгерихерпетона и современных постоянноводных неотенических саламандр (например, исполинских саламандр криптобранхид). Кроме того, обнаруженные особенности гистологического строения костей конечностей *Kulgeriherpeton* (например, сохранение хряща в мозговой полости костей конечностей у крупных индивидуумов), подтверждают выводы о водном образе жизни и неотенической природе стволовых карауридных саламандр.

То, что карауридные саламандры появились в средней юре и достигли максимального разнообразия и распространения в средней — поздней юре, позволило сделать вывод о том, что более молодые раннемеловые карауридные саламандры Сибири — это реликты. При изучении ископаемых остатков других позвоночных из Шестаково и Тээтэ было обнаружено, что раннемеловые фауны этих местонахождений, кроме караурид, содержат множество форм юрского происхождения. Так, для фауны Шестаково характерно присутствие типичных для второй половины юрского периода примитивных хористодер (вымершая группа полуводных рептилий), примитивных крокодилморф (дальних родственников современных крокодилов), стегозавров и дальних родственников современных млекопитающих — цинодонта *Stereognathus* и докодонтных маммалиаформ [14–18]. Сенсацией 2023 г. стало находка в этом местонахождении части скелета цератозаврового хищного динозавра, близкого к позднеюрскому ящеру *Limusaurus*. Кроме указанных юрских реликтов, в фауне Шестаково присутствует мелкоразмерная некарауридная саламан-



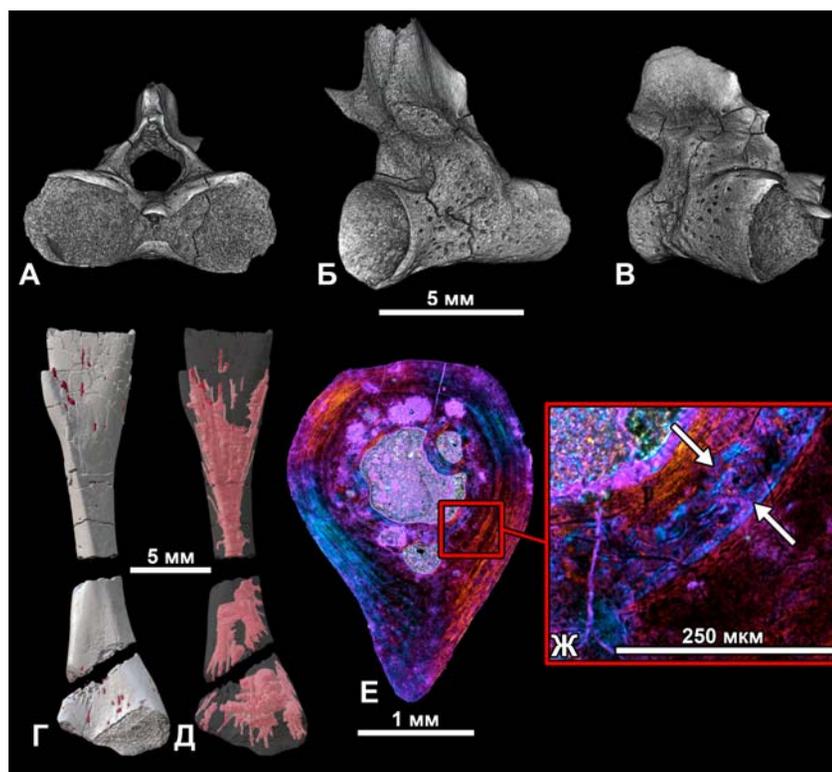
Ископаемые остатки последнего представителя стволовых карауридных саламандр: а–г – реконструкция первого шейного позвонка (а – виды спереди, б – сзади, в – сверху, г – снизу); д–к – туловищный позвонк (д – вид спереди, е – сзади, ж – с левой стороны, з – с правой стороны, и – сверху, к – снизу). Местонахождение Шестаково 1, Кемеровская обл.



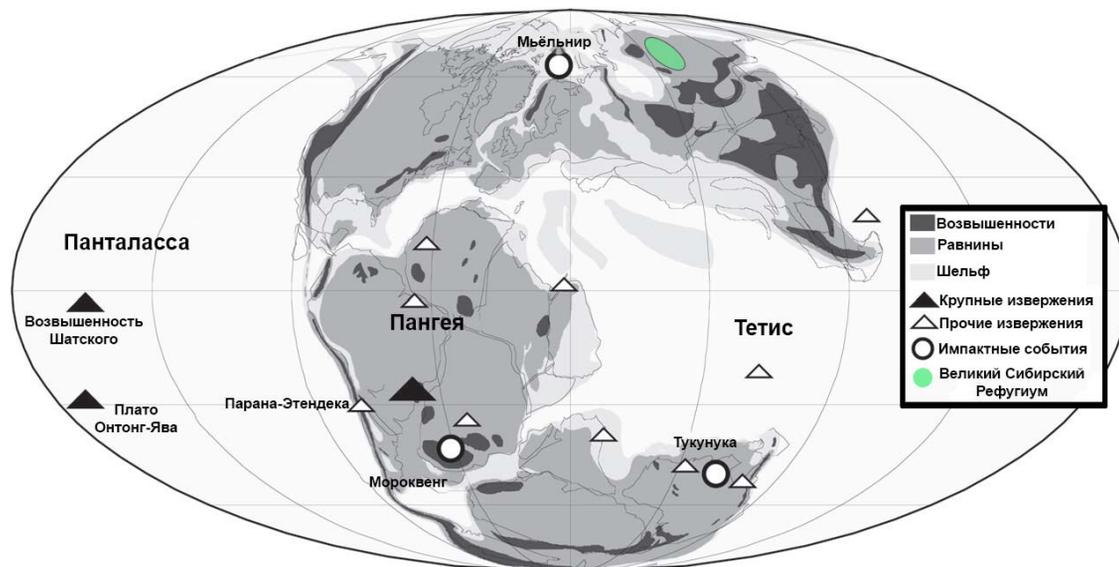
Карта с указанием основных местонахождений мезозойских саламандр Сибири: 1 – Шестаково 1 (ранний мел), 2 – Березовский карьер (средняя юра), 3 – Тээтэ (ранний мел). Реликтовые карауридные саламандры обнаружены в местонахождениях Шестаково 1 и Тээтэ.

дра рода *Kiyatriton*. Известно только два вида этого рода – *K. leshchinskiyi* из Шестаково 1 и *K. krasnolutskii* из среднеюрского местонахождения Березовский карьер в Красноярском крае. Обнаружение вида *K. krasnolutskii* в более древнем (братский век, 168–165 млн лет назад) местонахождении Березовский карьер позволяет предположить, что *Kiyatriton* также мог быть реликтовой кроновой саламандрой, сохранившейся в раннем мелу современной Западной Сибири [19].

Высокоширотная фауна позвоночных Тээтэ оказалась сходной по многим компонентам с фауной Шестаково и тоже нетипичной для мелового периода. В ее состав также входят формы, более характерные для юрского периода и сохранившиеся в качестве реликтов в раннем мелу на территории современной Сибири: примитивные хористодеры и черепахи, стегозавры, цинодонт *Stereognathus*, докодонтные и харамиидные маммалиаформы и, конечно,



Реликтовая карауридная саламандра *Kulgeriherpeton ultimum* из нижнемелового местонахождения Тээтэ (Якутия). Виртуальные реконструкции: а – в – первого шейного позвонка (а – вид спереди, б – слева и сзади, в – слева и спереди; г – бедренной кости, д – ее нейроваскулярной системы (полостей для прохождения нервов и сосудов). Гистологический срез бедренной кости (е), на увеличенном фрагменте фотографии стрелками указана зона с сохранившимся хрящом.



Карта Палеогеографическая реконструкция расположения континентов на границе юрского и мелового периодов (по [23] с изменениями). Указаны названия континентальных блоков (Пангея) и окружающих их океанов (Панталасса, Тетис), а также мест основных извержений и импактных событий.

карауридные саламандры. Кроме карауриды *Kulgeriherpeton* в Тээтэ были обнаружены фрагменты зубных костей (сходных по своему строению с таковыми у *Kiyatriton*) некарауридных мелкоразмерных саламандр. Это позволяет сделать вывод, что фаунистическая ассоциация «реликтовая карауридная стволовая саламандра — мелкоразмерная некарауридная саламандра» характерна как для Тээтэ, так и для Шестаково 1 [20].

Идея, что Шестаково могло быть раннемеловым «убежищем» для реликтовых юрских позвоночных, предложена уже довольно давно [21]. Сходство состава фаун позвоночных из Тээтэ (высокие палеошироты) и Шестаково (умеренные широты) и присутствие в обеих фаунах реликтовых для мелового периода позвоночных (в том числе саламандр) позволяет предположить, что это «убежище» занимало огромную территорию. Западная Сибирь 120 млн лет назад была своеобразным «парком юрского периода», перекочевавшим в меловой период. В эволюционной биологии и пале-

онтологии такие «убежища» для реликтов называются рефугиумами. Соответственно, учитывая огромные размеры (обширная северо-восточная часть Азиатского континента), выявленный раннемеловой рефугиум для юрских реликтов получил название «Великий сибирский рефугиум» [22].

Возможной причиной появления и длительного существования «Великого сибирского рефугиума» с сохранением на территории Сибири реликтовых саламандр и других юрских позвоночных, могло быть отсутствие серьезных изменений в климате и катастрофических событий на этой территории в течение долгого интервала времени, охватывающего позднюю юру и ранний мел. На других территориях происходили извержения вулканов и серьезные климатические изменения, там зарегистрированы следы падения космических тел, т. е. такие катаклизмы, которые могли стать причиной резкой смены фаун на границе юры и мела [23]. Тогда как в северо-восточной Азии переход между от юрской к раннемеловой биоте был постепенным.

**Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-24-00098 «Происхождение и ранние этапы эволюции современных групп хвостатых амфибий», <https://rscf.ru/project/23-24-00098/>).**

## Литература / References

1. Boisvert C. A. Vertebral development of modern salamanders provides insights into a unique event of their evolutionary history. *Journal of Experimental Zoology. Part B: Molecular and Developmental Evolution*. 2009; 312: 1–29.
2. Bonett R. M., Ledbetter N. M., Hess A. J. et al. Repeated ecological and life cycle transitions make salamanders an ideal model for evolution and development. *Developmental Dynamics*. 2022; 251: 957–972.

3. *Fröbisch N. B.* Ossification patterns in the tetrapod limb – conservation and divergence from morphogenetic events. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2008; 83: 571–600.
4. *Godwin J. W., Pinto A. R., Rosenthal N. A.* Macrophages are required for adult salamander limb regeneration. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2013; 110: 9415–9420.
5. *Jones M. E. H., Benson R. B. J., Skutschas P. P. et al.* Middle Jurassic fossils document an early stage in salamander evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2022; 119: e2114100119.
6. *Joven A., Elewa A., Simon A.* Model systems for regeneration: salamanders. *Development*. 2019; 146: dev167700.
7. *Schloissnig, S., Kawaguchi A., Nowoshilow S. et al.* The giant axolotl genome uncovers the evolution, scaling, and transcriptional control of complex gene loci. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2021; 118: e2017176118.
8. *Ивахненко М. Ф.* Хвостатые амфибии из триаса и юры Средней Азии. *Палеонтологический журнал*. 1978; 3: 84–89. [*Ivakhnenko M. F.* Urodeles from the Triassic and Jurassic of Soviet Central Asia. *Paleontological Journal*. 1978; 12: 362–368.]
9. *Schoch R. R., Werneburg R., Voigt S.* A Triassic stem-salamander from Kyrgyzstan and the origin of salamanders. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2020; 117(21): 11584–11588. DOI:10.1073/pnas.2001424117.
10. *Skutschas P. P., Martin T.* Cranial anatomy of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2011; 161: 816–838.
11. *Skutschas P. P.* Mesozoic salamanders and albanerpetontids of Middle Asia, Kazakhstan, and Siberia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. 2013; 93: 441e457. DOI:10.1007/s12549-013-0126-8.
12. *Skutschas P. P.* A relict stem salamander: evidence from the Early Cretaceous of Siberia. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2016; 61: 119–123. DOI:10.4202/app.00124.2014.
13. *Skutschas P. P., Kolchanov V. V., Averianov A. O. et al.* A new relict stem salamander from the Early Cretaceous of Yakutia, Siberian Russia. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2018; 63: 519e525.
14. *Averianov A. O., Ivantsov S. V., Skutschas P. P. et al.* A new sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Ilek Formation, Western Siberia, Russia. *Geobios*. 2018; 51(1): 1–14. DOI:10.1016/j.geobios.2017.12.004.
15. *Mashchenko E. N., Lopatin A. V.* First record of an Early Cretaceous triconodont mammal in Siberia. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre*. 1998; 68: 233–236.
16. *Maschenko E. N., Lopatin A. V., Voronkevich A. V.* A new genus of the tegotheriid docodonts (Docodonta, Tegotheriidae) from the Early Cretaceous of West Siberia. *Russian Journal of Theriology*. 2003; 1(2): 75–81. DOI:10.15298/rusjtheriol.1.2.01.
17. *Skutschas P. P., Vitenko D. D.* On a record of choristoderes (Diapsida, Choristodera) from the Lower Cretaceous of Western Siberia. *Paleontological Journal*. 2015; 49(5): 507–511. DOI:10.1134/S0031030115050123.
18. *Skutschas P. P., Vitenko D. D.* Early Cretaceous choristoderes (Diapsida, Choristodera) from Siberia, Russia. *Cretaceous Research*. 2017; 77: 79–92. DOI:10.1016/j.cretres.2017.05.004.
19. *Skutschas P. P.* A new crown-group salamander from the Middle Jurassic of Western Siberia, Russia. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*. 2016; 96: 41–48.
20. *Skutschas P. P., Kolchanov V. V., Averianov A. O. et al.* The northernmost occurrence of non-karaurid salamanders (Lissamphibia, Caudata) in the Mesozoic. *Cretaceous Research*. 2023; 152: 105686. DOI:10.1016/j.cretres.2023.105686.
21. *Leshchinskiy S. V., Voronkevich A. V., Fayngertz A. V. et al.* Early Cretaceous vertebrate locality Shestakovo, Western Siberia: a refugium for Jurassic relicts? *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2001; 21:73A.
22. *Skutschas P. P., Averianov A. O., Schellhorn R. et al.* Amphibians from the high latitude Early Cretaceous Teete locality, Yakutia, Russia. *Abstracts of the 92 Annual Meeting of the Paläontologische Gesellschaft*. 2021; 142: 84.
23. *Tennant P., Mannion P. D., Upchurch P. et al.* Biotic and environmental dynamics through the Late Jurassic – Early Cretaceous transition: evidence for protracted faunal and ecological turnover. *Biological Reviews*. 2017; 92: 776–814. DOI: 10.1111/brv.12255.

## Relict Early Cretaceous Salamanders of the «Great Siberian Refugium»

**P. P. Skutschas<sup>1</sup>, V. V. Kolchanov<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Saint Petersburg State University (Saint Petersburg, Russia)

Primitive salamanders found in the Lower Cretaceous localities Shestakovo 1 in the Kemerovo Oblast and Teete in the Republic of Yakutia (Sakha) are relict forms for the Early Cretaceous. These salamanders are an important component of the unique fauna of the Early Cretaceous «Great Siberian Refugium» – a vast northeastern part of the Asian continent where numerous relict vertebrates of Jurassic origin are preserved. A possible reason for the existence of the «Great Siberian Refugium» was the absence of serious climatic changes and catastrophic events in this area in the Late Jurassic – Early Cretaceous.

**Keywords:** salamanders, Early Cretaceous, Siberia, relict faunas, refugium.