

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО ПРИ РАН
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ им. А. П. КАРПИНСКОГО»

БИОГЕОГРАФИЯ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ

**МАТЕРИАЛЫ LXVI СЕССИИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА**

Санкт-Петербург
2020

с кавказской экоморфой *U. arctos* «*syriacus*» Hemprich et Ehrenberg, 1828 (Смирнов, 1913). Вероятно, *U. etruscus* был сходен с мелкими представителями *U. arctos* и по спектру питания (Medin et al., 2019).

Находка в пещере Таврида является первым свидетельством обитания этрусского медведя на территории Крыма и России, в целом дополняющим представления о распространении этого вида в раннем плейстоцене на территории Восточной Европы.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН и ПИН РАН при частичной поддержке гранта Президента Российской Федерации для молодых российских ученых (МК-1130.2019.4) и проекта РФФИ № 19-05-00982.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЩИТКОВ КАРАПАКСА ИСКОПАЕМЫХ ЧЕРЕПАХ И ЕЁ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

А. Н. Гнетнева¹, И. Г. Данилов¹, Г. О. Черепанов²

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, an.gnetneva@yandex.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

Нами проведен анализ изменчивости строения щитков карапакса в разных эволюционных группах черепах. Данные для такого анализа взяты из многочисленных литературных источников по палеонтологии группы. В ходе работы очерчен круг качественного варьирования щитков карапакса у ископаемых черепах (необычная форма элементов; отсутствие характерного элемента; наличие дополнительного элемента) и предложена оригинальная кодировка паттернов этих щитков. Показано, что в эволюции панциря черепах присутствуют как фоновая изменчивость, сопровождавшая группу на протяжении всей ее истории, так и «качественные аномалии», ставшие источником новообразований, на базе которых могли формироваться новые эволюционные ветви черепах (таблица). В качестве примера последних можно привести необычное строение щитков карапакса (резкое изменение формы и/или увеличение количества щитков) у ряда неогеновых представителей семейства Geomydidae (*Clemmydopsis*, *Sakya*, *Sarmatemys*, *Shansiemyd*), которых первоначально даже выделяли в особую трибу Sakyini (см. Чхиквадзе, 1983). Появление дополнительных центральных щитков карапакса и изменение их формы сопровождает процесс редукции щиткования в эволюции семейства Carettochelyidae (Danilov et al., 2017), тогда как исчезновение роговых щитков в семействах Dermochelyidae, Protostegidae и Trionychidae происходит внезапно, без каких-либо предварительных перестроек (Хозацкий, 1968). У некоторых представителей вымершего семейства Baenidae появляются дополнительные щитки в передней части карапакса (Joyce, Lyson, 2017). Высокий процент аномалий панциря демонстрируют отдельные представители вымершего семейства Xinjiangchelyidae (Averianov et al., 2016), по-видимому, являющегося предковым для большинства групп современных скрытошейных черепах (Joyce et al., 2016). Необычное щиткование демонстрирует классическая позднеэоценовая черепаха *Proganochelys quenstedti*, имеющая только четыре центральных щитка, а не пять, как у большинства черепах, тогда как количество рядов других щитков карапакса (маргинальных и супрамаргинальных) у нее, наоборот, увеличено. Такое состояние считается уникальным, и ему придается важное филогенетическое значение, что позволяет рассматривать *Proganochelyidae* в качестве уклоняющейся линии в эволюции черепах (Gaffney, 1990). У примитивных таксонов щитки центрального ряда очень широкие, они покрывают большую часть костного карапакса; щитки плеврального ряда, напротив, узкие и «смещены» к его периферии. В эволюции отчетливо прослеживается тенденция к сужению центральных щитков при одновременном расширении плевральных. Важно отметить, что в онтогенезе черепах наблюдается в известной мере повторение этого процесса (Черепанов, 2015). В свете этих примеров было бы интересно проверить гипотезу о возрастании количества

Паттерны щитков карапакса ископаемых черепах в норме и при аномалиях

Таксон	Формула щитков	Аномалии щитков	Ссылки
Базальные черепахи			
Proganochelydia	1-(16-17)-12-4-4-12-(16-17)-1 (<i>Proganochelys quenstedti</i>)	—	Gaffney, 1990
Proterochersidia	1-14-(3-4)-4-5-4-(3-4)-14-0 (<i>Proterochersis robusta</i>); 1-(12-15)-(3-4)-5-(3-4)-(12-15)-0 (<i>P. porebensis</i>)	—	Szczygielski, Sulej, 2016
Kayentachelydia	1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Kayentachelys aprix</i>)	—	Gaffney et al., 1987
Helochelydridia	?1-12-0-5-5-5-0-12-0 (<i>Naomichelys speciosa</i>); 1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Solemys vermiculata</i>)	—	Lapparent de Broin, Murelaga, 1996; Joyce et al., 2014
Meiolaniformes	1-?12-0-4-5-4-0-?12-?0 (<i>Meiolania platyceps</i>)	—	Gaffney, 1996
Mongolochelydia	1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Mongolochelys efremovi</i>)	—	Sukhanov, 2000
Pleurodira			
Platychelira	1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Notoemys</i> spp.); 1-12-3-4-5-4-3-12-0 (<i>Platychelys oberndorferi</i>)	1-11-2-4-5-4-3-11-1, 1-12-3-4-5-?-?-12-1 (<i>Platychelys oberndorferi</i>)	Lapparent de Broin et al., 2001; Cadena, Joyce, 2015; Sullivan, Joyce, 2017
Chelidae	1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Bonaparteemys bajobarrealis</i> и др.); 0-12-0-4-6-4-0-12-0 (<i>Hydromedusa</i> spp.; иногда дополнительное С рассматривается как Pc); 0-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Elseya</i> spp.)	V С иногда разделен продольной бороздой (<i>Chelodina alanruxi</i>)	Lapparent de Broin, Fuente, 2001; Lapparent de Broin, Molnar, 2001; Maniel, Fuente, 2016
Dortokidae	1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Dortoka vasconica</i>)	Отсутствие Pc (<i>Dortoka</i> sp.)	Lapparent de Broin, Murelaga, 1996; Lapparent de Broin et al., 2004
Pelomedusoides	0-12-0-4-5-4-0-12-0	—	Gaffney et al., 2006, 2011
Cryptodira			
Paracryptodira	1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Glyptops ornatus</i> и др.); 1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Pleurosternon bullockii</i> и др.); 4-12-0-5-5-5-0-12-0 (<i>Eubaeninae</i>)	4-13-0-5-6-5-0-13-0 (<i>Eubaena hatcheri</i>); >1-(13-14)-(3-4)-7-5-7-(3-4)-(13-14)-0 (<i>Boremys pulchra</i>); 1-12-0-5-5-4-0-12-0 (<i>Baena escavada</i>)	Hay, 1908; Gaffney, 1972; Brinkman, Nicholls, 1991; Joyce, Lyson, 2015; Joyce, Anquetin, 2019
Plesiochelyoidea	3-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Plesiochelys etalloni</i> и др.); 1-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Solnhofia parsonsi</i> и др.); 0-12-0-4-5-4-0-12-0 (<i>Jurassichelon oleronensis</i>); ?3-?-?->4->5->4-?-?-? (<i>Tropidemys seebachi</i>)	?-?-0-5-8-5-0-?-0 (<i>Plesiochelys bigleri</i>); 3-?-?-5-5-5-?-?-? (<i>T. langii</i>)	Anquetin et al., 2017; Püntener et al., 2014, 2017

Таксон	Формула щитков	Аномалии щитков	Ссылки
Xinjiangchelyoidea	1-12-0-4- 5 -4-0-12-0	V C разделен на три щитка (<i>Xinjiangchelys tianshanensis</i>); 1-?12-0-6- 6 -5-0-?-0 (<i>Siamochelys peninsularis</i>)	Казнышкин и др., 1990; Tong et al., 2002, 2012a, b
Trionychoidea	1-11-0-4- 5 -4-0-11-0 (<i>Kizylkummys schultzi</i>); 0-11-0-4- 6 -4-0-11-0 (<i>Anosteira pulchra</i>); 0-11-0-4- 4 -4-0-11-0 (<i>A. ornata</i>); 0-0-0-0- 8 -0-0-0-0 (<i>Carettochelys</i> ^j); 0-0-0-0- 0 -0-0-0-0 (<i>Allaeochelys</i> , <i>Carettochelys</i> ^a , Trionychidae)	II C частично разделен продольной бороздой (<i>A. ornata</i>)	Danilov et al., 2017
Adocoidea	1-12-0-4- 5 -4-0-12-0	—	Данилов и др., 2017
Macrobaenoidea	1-12-0-4- 5 -4-0-12-0 (<i>Kirgizemys hoburensis</i> и др.); 0-12-0-4- 5 -4-0-12-0 (<i>Sinemys</i> spp.)	3 Pc (<i>Kirgizemys dmitrievi</i>)	Brinkman, Peng, 1993; Danilov et al., 2006
Chelonioidea	1-12-0-4- 5 -4-0-12-0 (примитивное состояние); 1-12-0-5- 5 -5-0-12-0 (некоторые Cheloniidae); 0-0-0-0- 0 -0-0-0-0 (большинство Dermochelyidae и продвинутые Protostegidae)	—	Данилов и др., 2017
Chelydroidea	1-12-0-4- 5 -4-0-12-0 (<i>Chelydra</i> spp. и др.); 1-12-3-4- 5 -4-3-12-0 (<i>Macrochelys temminckii</i>)	1-12-0-5- 5 -4-0-12-0 (<i>Chelydropsis decheni</i>)	Joyce, 2016
Testudinoidea	1-12-0-4- 5 -4-0-12-0 (примитивное состояние); 1-12-0-2- 5 -2-0-12-0 (<i>Clemmysopsis</i> spp.); 1-(13-14)-0-(9-10)- 10 -(9-10)-0-(13-14)-0 (<i>Sakya</i> spp.); 1-11-0-4- 5 -4-0-11-1 и 0-11-0-4- 5 -4-0-11-1 (некоторые Testudinidae)	?-?-0-4- 8 -4-0-?-0 (<i>Terrapene longinsulae</i>); 1-13-0-5- 6 -5-0-13-0 (<i>Echmatemys wyomingensis</i>); 1-11-0-7- 6 -7-0-11-1 (<i>Stylomys nebrascensis</i>)	Hay, 1908; Joyce et al., 2012; Vlachos et al., 2019; Williams, 1954
Peltochelyidae	?-11-0-4- 5 -4-0-11-0 (<i>Peltochelys duchastelli</i>)	—	Meylan, 1988
Testudines incertae sedis			
Kallokibotionidae	0-12-0-4- 5 -4-0-12-0 (<i>Kallokibotion bajazidi</i>)	—	Perez-Garcia, Codrea, 2017
Sinochelyidae	1-12-0-4- 5 -4-0-12-0	—	Данилов и др., 2017

Примечание. Формула щитков: praecentralia-marginalia sin.-supramarginalia sin.-pleuralia sin.-centralia-pleuralia dex.-supramarginalia dex.-marginalia dex.-supracaudalia (формула щитков: Pc-Ms-Sms-Ps-C-Pd-Smd-Md-Sc). Другие сокращения: а – взрослый; j – ювенильный.

уклонений панциря в группе черепах в преддверии важных эволюционных перестроек. Разработанный метод кодировки вариантов строения (см. формулу щитков в таблице) может позволить включить эти данные в филогенетические исследования.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проекты № 18-04-01082, 18-04-00040, 19-04-00514, и в рамках плановой темы ЗИН РАН № АААА-А19-119020590095-9.

**БИОГЕОГРАФИЯ
И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ
МАТЕРИАЛЫ LXVI СЕССИИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА**

Редактор и корректор *Л. В. Набиева*

Техническое редактирование и верстка *О. Е. Степурко*

Подписано в печать 28.05.2020. Формат 60 × 90^{1/8}
Бумага офсетная. Печ. л. 44. Уч.-изд. л. 39,4
Тираж 50 экз. Заказ 42040000

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский
геологический институт им. А. П. Карпинского» (ВСЕГЕИ)
199106, Санкт-Петербург, Средний пр., д. 74.
Тел. 328-90-90 (доб. 24-24, 23-23). E-mail: izdatel@vsegei.ru

Отпечатано на Картографической фабрике ВСЕГЕИ
199178, Санкт-Петербург, Средний пр., 72, Тел. 328-81-53

ISBN 978-5-93761-706-4



9 785937 161706 4