

БИОГЕОГРАФИЯ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ

**LXVI СЕССИЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА**



Санкт-Петербург 2020

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

УДК 551.8.07:57.071.72

ББК 28.1+26

Б63

Биогеография и эволюционные процессы. Материалы LXVI сессии Палеонтологического общества при РАН. – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020, 350 с.

ISBN 978-5-93761-296-0

В сборнике помещены тезисы докладов LXVI сессии Палеонтологического общества на тему «Биогеография и эволюционные процессы». В большинстве тезисов рассматриваются различные аспекты палеобиогеографии докембрия и фанерозоя. По особенностям и закономерностям расселения организмов выделяются палеобиохории разного ранга, дается их распространение, иерархия и названия. Предлагаются новые группы организмов в качестве индикаторов построения палеобиохорий (фораминиферы мела – палеогена, двустворки перми). Рассматривается значение палеогеографии в геологических реконструкциях. Уделено внимание наличию и последовательности биотических событий в истории Земли, их влиянию на изменения биоты (среднеордовикское оледенение и последующая диверсификация) и уточнению положения границ систем (нижняя граница ордовика). В некоторых тезисах приводятся данные о новых находках ископаемых организмов (трилобиты, аммониты, радиолярии, архециаты и др.), следов жизнедеятельности, о малоизученных группах (сфинктозоа), проблематиках и ранее неизвестных представителях органического мира. В ряде тезисов содержатся сведения о происхождении, систематике, эволюции и параллельном развитии ископаемых представителей фауны и флоры, дана характеристика рифов и биогермов, рассмотрены некоторые вопросы седиментологии.

Отдельными блоками в сборнике помещены тезисы докладов секции по четвертичной системе, музейной секции, заседания секции по позвоночным, посвященного памяти Д. В. Обручева (к 120-летию со дня рождения), а также очерки по истории науки.

Сборник представляет интерес для палеонтологов, стратиграфов, геологов различного профиля и биологов.

LXVI сессия Палеонтологического общества должна была пройти 6–10 апреля 2020 г. в Санкт-Петербурге, но не состоялась из-за сложной эпидемиологической обстановки в мире (пандемия COVID-19).

УДК 57.018.071.72+551.7

ББК 28.1+26.33

Редколлегия

*Т. Н. Богданова, Э. М. Бугрова, В. Я. Вукс, В. А. Гаврилова,
И. О. Евдокимова, А. О. Иванов, О. Л. Коссовая, Г. В. Котляр,
М. В. Ошуркова, Е. В. Попов, Е. Г. Раевская, Т. В. Сапелко,
А. А. Суяркова, А. С. Тесаков, В. В. Титов, Т. Ю. Толмачева*

ISBN 978-5-93761-296-0

© Российская Академия Наук, 2020
© Палеонтологическое общество при РАН, 2020
© Всероссийский научно-исследовательский геологический институт им. А. П. Карпинского (ФГБУ «ВСЕГЕИ»), 2020

типичное для стегозавров. Фасетки демонстрируют наличие очень сильного стирания зубов, ранее не наблюдаемого у стегозавров. Наличие разнонаправленных борозд на фасетках стирания указывает на присутствие сложных жевательных движений у стегозавров из Тээтэ, считавшихся нехарактерными для данной группы, однако описанных для анкилозавров (Osi et al., 2014) и цератопсид (Varriale, 2016). Возможно, такие свойства являются особенностью полярных стегозавров. Гистология зубов показала характерное для стегозавров относительно небольшое количество линий роста фон Эбнера в дентине (у современных форм количество этих линий соответствует дням). Сравнение их количества с таковым в зубах стегозавров из умеренных широт (среднеюрское местонахождение Березовский карьер, нижнемеловое местонахождение Большая Терехтюль) показало, что у якутских стегозавров линий фон Эбнера было больше, и, возможно, для них было характерно более медленное формирования зубов. Это также может являться следствием обитания в приполярных широтах. Гистологический анализ показал наличие «волнистой» эмали у стегозавров из всех трёх местонахождений, а также у пситтакозавра *Psittacosaurus sibiricus* Voronkevich et Averianov, 2000. Такая особенность ранее была описана только для орнитопод (Chen et al., 2018) и считалась их возможной синапоморфией. Возможно, присутствие «волнистой» эмали – признак, характерный для всех птицетазовых динозавров.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, проект № 17-54-12041 ННАО_а.

ЭТРУССКИЙ МЕДВЕДЬ (*URSUS ETRUSCUS*, URSIDAE, CARNIVORA) ИЗ КРЫМА (ПЕЩЕРА ТАВРИДА, РАННИЙ ПЛЕЙСТОЦЕН)

Д. О. Гимранов¹, А. В. Лавров², Д. Б. Старцев³, К. К. Тарасенко², А. В. Лопатин²

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, djulfa250@rambler.ru

²Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, Москва

³Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь

Таксономический состав комплекса крупных позвоночных пещеры Таврида (п-ов Крым) соответствует позднему виллафранку Западной Европы (зоны схемы К.Герена MNQ18–MNQ19) и псекупскому фаунистическому комплексу юга Восточной Европы. Возраст комплекса оценивается как 1,8–1,5 млн лет (Лопатин и др., 2019). В приведенном ранее фаунистическом списке отсутствовали представители медвежьих. В настоящее время из пещеры идентифицированы три формы Ursidae, включая *Ursus etruscus* Cuvier, 1823, который представлен фрагментом черепа, хранящимся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве (экз. ПИН, № 5644/65).

Экз. ПИН, № 5644/65 представляет собой лицевую часть черепа с обломанными альвеолами резцов и частично разрушенными альвеолами клыков. Каудально он обломан на уровне переднего края глазниц и заднего края носовых костей. Лицевой отдел черепа удлиненной формы, характерной для *U. etruscus* и *U. arctos* L., 1758. Носовые кости короткие, носовое отверстие небольшое, округлое, хоаны узкие. Подглазничное отверстие маленькое, лежит над задней частью М1. Передний край глазницы расположен на уровне контакта М1 и М2. В зубных рядах сохранились правый Р4, сильно стертые левые М1 и М2, а также альвеолы правых и левых Р1, Р2, Р3, левого Р4 и правых М1–М2. Р4 крупный, метастиль не выражен, протокон развитый, отчетливый цингулом окаймляет коронку Р4 по всему периметру зуба. Талон М2 относительно длинный. Наличие передних премоляров Р1–Р3 и строение верхних щечных зубов соответствует признакам *U. etruscus* (Барышников, 2007).

Средние значения длины ряда щечных зубов Р4–М2 (70,1 мм) и ширины коренных зубов М1 (16,4 мм) и М2 (17,7 мм) у экз. ПИН, № 5644/65 наиболее близки к образцам *U. etruscus* из местонахождений Вальдарно и Сен-Валье (Барышников, 2007). По длине ряда Р4–М2 экземпляр из Крыма заметно мельче, чем позднеплейстоценовые *U. arctos priscus*

Goldfuss, 1818 и медведи группы *U. savini* Andrews, 1922 (Барышников, 2007), но крупнее, чем *U. thibetanus* Cuvier, 1823. Длина и ширина M1 (24,0 × 16,4 мм) у экз. ПИН, № 5644/65 находятся в пределах изменчивости *U. etruscus*, *U. arctos suessenbornensis* Soergel, 1926 (местонахождение Дойч-Альтенбург 4), *U. dolinensis* García et Arsuaga, 2001 (местонахождение Атапуэрка TD 4), *U. arctos priscus* и медведей из группы *U. savini* (García, Arsuaga, 2001; Барышников, 2007; Rabeder et al., 2009). Длина и ширина M2 (34,0 × 17,7 мм) у экз. ПИН, № 5644/65 находятся в пределах изменчивости *U. etruscus*, *U. arctos* и медведей из группы *U. savini* (Барышников, 2007).

Медведь из пещеры Таврида отличается от *U. thibetanus* более крупными зубами и строением P4 (хорошо развитый паракон, значительно превосходящий по величине метакон, и относительно крупный протокон). Экз. ПИН, № 5644/65 не имеет выраженного антеролингвального угла коронки M1, который характерен для *U. thibetanus* (однако это может быть связано с сильной стертостью зуба). Лицевая часть черепа экз. ПИН, № 5644/65 удлинена сильнее, чем у *U. thibetanus*. Характеризуемый экземпляр отличается от медведей группы *U. savini* наличием альвеол P1–P2, которые крайне редко встречаются у последних (Pacher, 2017), отсутствием дополнительных бугорков на P4 (Барышников, 2007) и меньшими размерами зубов.

От плейстоценового *U. arctos* крымский экземпляр отличается намного меньшими размерами зубов и наличием P1–P2. По строению паракона и метакона P4 экз. ПИН, № 5644/65 сходен с морфотипом B1, выделенным у современного бурого медведя (Гимранов, 2018); данный морфотип у *U. arctos* крайне редок, его частота встречаемости – 0,1% (Гимранов, 2018). Кроме того, у позднеплейстоценовых бурых медведей P4 усложнен дополнительными бугорками (Гимранов, 2018; Marciszak et al., 2019). В дополнение к этому, медведь из пещеры Таврида отличается от *U. arctos* укороченными носовыми костями.

Различия от *U. deningeri* состоят в более мелких размерах, наличии P1–P3, почти всегда отсутствующих у всех представителей спелеоидной линии (Pacher, 2017), строении P4 (у медведя Денингера на P4 обычно присутствует метастиль), короткой роstralной части черепа, меньших размерах носового отверстия и более переднем положении подглазничного отверстия.

Этрусский медведь был широко распространен в раннем плейстоцене и входил в состав многих фаун позднего виллафранка (Барышников, 2007). Южная граница ареала этого вида примерно совпадала с южными пределами Палеарктики. Первое появление *U. etruscus* датируется средним виллафранком (нижняя часть MN17), а самые поздние находки этого вида – поздним виллафранком-галерием MNQ18–MNQ20 (Барышников, 2007; Wagner, Cermak, 2012; Agadzhanian et al., 2017). В настоящее время нет однозначного мнения о таксономическом положении большинства находок медведей спелеоидной и арктоидной линий раннего плейстоцена Европы (поздний виллафранк-галерий, MNQ19–MNQ20) (Барышников, 2007; Wagner, Cermak, 2012; Agadzhanian et al., 2017; Jiangzuo et al., 2017). Некоторые исследователи рассматривают ранних спелеоидных медведей, таких как *U. dolinensis*, в качестве переходных форм от *U. etruscus* к *U. deningeri* (García, Arsuaga, 2001).

Большинство находок *U. etruscus* происходят с территории Западной и Юго-Восточной Европы: Испании (Эль-Ринкон, Ла-Пуэбла-де-Вальверде, Вента-Мисена), Франции (Сен-Валье, Шайак, Сенез, Сесаге), Нидерландов (Тегелен), Италии (Оливола, Вальдарно, Кростоло-Модолена, Пьетрафитта, Колле-Курти, Монте-Арджентарио, Пирро-Норд), Германии (Эрпфинген, Шернфельд), Румынии (Граунчанулуй), Болгарии (Варшетс), Греции (Вассилоуди 1, Аполлония 1, Дафнеро 1, Тсиотра-Врисси), а также с Украины (Горишняя Выгнанка, Котловина 1). В Азии находки *U. etruscus* описаны из Израиля (Убейдия), Грузии (Дманиси), Азербайджана (Палан-Тюкан), Таджикистана (Куруксай, Оби-Гарм, Тутак), Китая (Нихэвань, Чжоукоудянь 18, пещера Цзиньюань) (Барышников, 2007; Jiangzuo et al., 2017). Одна находка известна из Северной Африки, из Марокко (Ahl al Oughlam) (Барышников, 2007).

Этрусский медведь рассматривается как всеядная форма, сходная с некрупными современными бурыми медведями *U. arctos*. В строении черепа он имеет определенное сходство 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*, *Sarmatemyx*, *Shansiemys*), которых первоначально даже выделяли в особую трибу Sakyini (см. Чхиквадзе, 1983). Появление дополнительных центральных щитков карапакса и изменение их формы сопровождается процессом 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