

УДК 930.27:567.61.9:551.87

К МЕТОДИКЕ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ ПО ИСКОПАЕМЫМ ОСТАТКАМ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ ПОЗДНЕГО КАЙНОЗОЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ

© 1996 г. В. Ю. Ратников

Воронежский государственный университет

Поступила в редакцию 24.05.94 г.

Обсуждаются теоретические предпосылки и возможности применения ископаемых остатков амфибий и рептилий позднего кайнозоя для палеогеографических реконструкций.

Наряду с остатками млекопитающих в последние годы для реконструкций палеогеографических обстановок кайнозоя стали использоваться остатки земноводных и пресмыкающихся, что вызывает необходимость ознакомить заинтересованных специалистов с особенностями этих групп организмов и методическими аспектами анализа герпетофаун. Нами уже публиковалась статья, посвященная палеогеографическим реконструкциям по бесхвостым (Ратников, 1987), однако, по всей видимости, она осталась незамеченной, а некоторые нюансы анализа не до конца понятны из работ, в которых делаются выводы о палеогеографической обстановке (Ратников, 1992). В данной статье мы обсудим теоретическое обоснование таких реконструкций.

Основой для анализа является списочный состав ископаемой герпетофауны, и прежде всего хотелось бы остановиться на форме этого списка. До сих пор среди специалистов различного профиля (как зоологов, так и палеонтологов) существует мнение, что оценка ландшафта прошлого проводится по составу видов в местонахождении. Поэтому в тех статьях, где делается попытка реконструкции палеосреды, указываются лишь виды, определенные в захоронении (Mlynarski, 1961, 1962, 1977; Hodrova, 1981, 1985; Holman, 1987), а сам анализ сводится к перечню возможных местообитаний указанных форм. По нашему мнению, реконструкцию палеосреды следует проводить, исходя из количественного соотношения остатков видов, относящихся к различным экологическим типам, что дает представление о преобладании тех или иных биотопов и, как следствие, о существовавшей природной зоне. Подобной методикой уже давно пользуются специалисты по мелким млекопитающим (Малеева, 1983).

Большая часть ископаемых остатков амфибий и рептилий позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы относится к современным видам, что позволяет судить об условиях их оби-

тания по аналогии с их ныне живущими представителями. Ареалы этих форм покрывают ныне почти всю территорию Восточной Европы, и их границы зависят от различных природных факторов: наличия достаточно продолжительных сезонов с Положительными температурами, степени прогрева водоемов в период развития личинок земноводных и т.д. Наблюдается также значительная зависимость границ ареалов от смены ландшафтных зон (Банников и др., 1977; Географический атлас..., 1986). Северные границы распространения холоднокровных наземных позвоночных (рис. 1) почти нигде не выходят за пределы лесотундры и, как правило, располагаются значительно южнее (лишь ареалы *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, *Rana arvalis* Nilsson и *Lacerta vivipara* Jacquin местами заходят в зону кустарничковой и осоковой тундры). Таким образом, наличие амфибий и/или рептилий в местонахождении, даже определенных лишь до класса (*Amphibia* или *Reptilia*), означает, что оно было достаточно удалено от ледников.

С зоной смены хвойной тайги смешанными лесами примерно совпадают северные границы ареалов *Bombina bombina* (L.), *Pelobates fuscus* (Laur.), *Bufo viridis* Laur., *Rana lessonae* Camerano, *R. ridibunda* Pall., *Emys orbicularis* (L.), *Coronella austriaca* Laur.

С положением зоны лесостепи в основном совпадают южные границы ареалов *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, *Triturus cristatus* (Laur.), *Triturus vulgaris* (L.), *Bufo bufo* (L.), *Rana lessonae* Camerano, *Anguis fragilis* L., *Lacerta vivipara* Jacquin, *Vipera berus* (L.) и северные границы ареалов *Eremias arguta* (Pall.), *Vipera ursini* (Bonaparte).

Каждый вид связан с определенными типами биотопов, от распространения которых зависит плотность населения и количество особей, обитающих на данной территории. Поскольку соседние природные зоны могут включать и общие биотопы, то отдельные виды амфибий и рептилий оказываются жителями двух или нескольких зон.

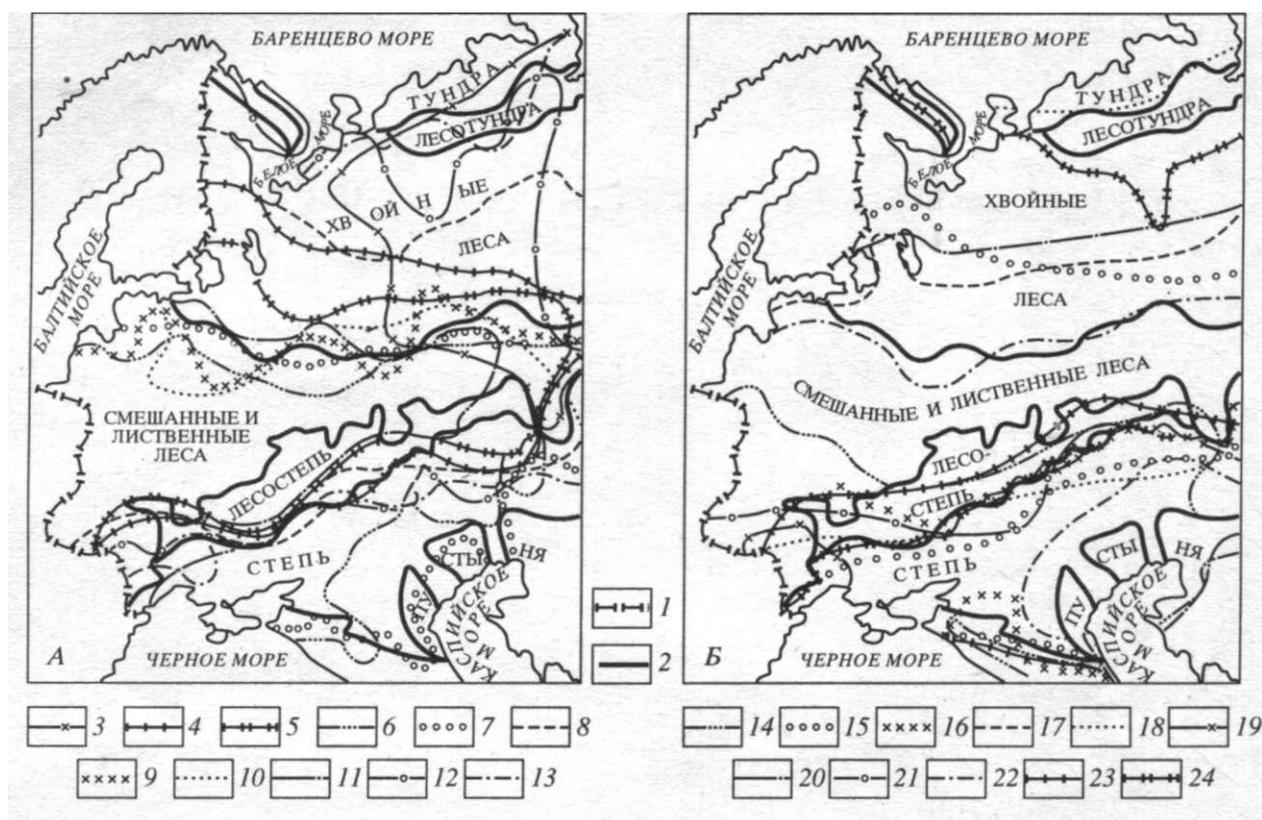


Рис. 1. Границы природных зон (с упрощениями) и границы ареалов современных видов: А - земноводных, Б - пресмыкающихся. Условные обозначения: 1 - границы бывшего СССР, 2 - границы природных зон; 3-13 - границы ареалов земноводных: 3 - *Salamandrella keyserlingii*, 4 - *Triturus vulgaris*, 5 - *T. cristatus*, 6 - *Bombina bombina*, 7 - *Pelobates fuscus*, 8 - *Bufo bufo*, 9 - *B. viridis*, 10 - *Rana ridibunda*, 11 - *R. lessonae*, 12 - *R. temporaria*, 13 - *R. arvalis*; 14-24 - границы ареалов пресмыкающихся: 14 - *Emys orbicularis*, 15 - *Anguis fragilis*, 16 - *Eremias arguta*, 17 - *Lacerta agilis*, 18 - *L. vivipara*, 19 - *L. viridis*, 20 - *Natrix natrix*, 21 - *N. tessellata*, 22 - *Coronella austriaca*, 23 - *Vipera ursini*, 24 - *V. berus*.

С другой стороны, каждая зона характеризуется определенным набором видов (табл. 1). Это означает, что по комплексу ископаемых остатков можно восстановить природную обстановку в окрестностях захоронения.

Земноводные и пресмыкающиеся в различной степени привязаны к водоемам: если земноводные полностью зависят от воды и не удаляются от нее на достаточно большие расстояния (максимальное расстояние, зафиксированное у зеленой жабы, 10 км) (Банников, Денисова, 1956), то рептилии эту зависимость утратили. Поэтому ископаемая фауна амфибий характеризует обстановку преимущественно в долинах, а рептилии - преимущественно на плакорах, и в случае совместного нахождения они должны рассматриваться параллельно, как бы дополняя друг друга.

Среди современных видов земноводных и пресмыкающихся умеренных широт Восточно-Европейской платформы можно выделить виды закрытых биотопов, характерные для лесной зоны: сибирский углозуб *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, обыкновенный тритон *Triturus vulgaris* (L.), гребенчатый тритон *T. cristatus* (Laur.), серая жаба *Bufo bufo* (L.), травяная лягушка *Rana tempo-*

garia L., прудовая лягушка *R. lessonae* Camerano, веретеница ломкая *Anguis fragilis* L., живородящая ящерица *Lacerta vivipara*, обыкновенная гадюка *Vipera berus* (L.). Остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson наиболее характерна для лесной зоны, но обитает также и на высокотравных влажных лугах и имеет поэтому очень широкий ареал, простирающийся от степей до лесотундры. От лесов до степей простирается также ареал обыкновенной медянки *Coronella austriaca* Laur., хотя она предпочитает закрытые биотопы. Характерными жителями открытых пространств, вплоть до пустынных, являются зеленая жаба *Bufo viridis* Laur., озерная лягушка *Rana ridibunda* Pall., прыткая ящерица *Lacerta agilis* L., зеленая ящерица *L. viridis* Laur., разноцветная ящурка *Eremias arguta* (Pall.) и степная гадюка *Vipera ursini* (Bonaparte), причем они в той или иной степени проникают в зону лесов. Распространение краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* (L.) связано в первую очередь с динамикой и тепловым режимом населенных водоемов (она предпочитает мелкие хорошо прогреваемые водоемы со стоячими или медленно текущими водами), а обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laur.) - с наличием сухих

Таблица 1. Распространение современных видов амфибий и рептилий по различным зонам: + + - вид обычен, + - редок

* Вид	Тундра	Лесотундры и хвойн. леса	Смешанные и лиственные леса	Лесостепь	Степь	Пустыня
<i>Salamandrella keyserlingii</i>	+	++	++	+		
<i>Triturus vulgaris</i>		+	++	+		
<i>T. cristatus</i>		+	++	+		
<i>Bombina bombina</i>			++	++	++	
<i>Pelobates fuscus</i>			+	++	++	
<i>Bufo bufo</i>		++	++	++		
<i>B. viridis</i>			+	++	++	++
<i>Rana ridibunda</i>			+	++	++	++
<i>R. lessonae</i>			++	++		
<i>R. temporaria</i>		++	++	++		
<i>R. arvalis</i>	+	++	++	++	+	
<i>Emys orbicularis</i>			++	++	++	
<i>Anguis fragilis</i>		+	++	++	+	
<i>Eremias arguta</i>				++	++	++
<i>Lacerta agilis</i>		+	+	++	++	
<i>L. vivipara</i>	+	++	++			
<i>L. viridis</i>			++	++	+	
<i>Natrix natrix</i>		++	++	++	+	
<i>N. tessellata</i>				+	++	+
<i>Coronella austriaca</i>			++	++	+	
<i>Vipera berus</i>		++	++	++		
<i>V. ursini</i>				++	++	+

и достаточно мягких почв. Хотя, вероятно, косвенная связь с природными зонами имеется: оба вида лишь неглубоко заходят в зону хвойных лесов на севере ареалов. Из водных форм змей обыкновенный уж *Natrix natrix* (L.) более характерен для закрытых биотопов, тогда как водяной уж *N. tessellata* (Laur.) - для открытых, а болотная черепаха *Emys orbicularis* L. не распространяется на север далее зоны смешанных лесов (Банников, Денисова, 1956; Банников и др., 1977; Гаранин, 1983; Пикулик, 1985).

Наиболее богатой видами является лесостепная зона, так как в ней обитают представители и лесных, и степных биотопов. Зона лесотундры из-за отсутствия типичных тундровых видов населена только лесными формами.

Таким образом, при изучении ископаемых сообществ, представленных современными видами, мы получаем возможность оценить относительное количество содержащихся в них остатков, характерных для открытых или закрытых биотопов, и по полученному соотношению провести реконструкцию условий обитания данной герпетофауны. При этом необходимо иметь в виду, что полученные количественные соотношения могут не соответствовать действительным соотношениям,

существовавшим в прошлом, и при анализе герпетофаун следует вносить соответствующие поправки. Прежде всего на состав ископаемого герпетокомплекса влияют условия, в которых происходило захоронение, т.е. тафономический тип местонахождения.

Наибольшее количество местонахождений связано с отложениями руслового аллювия. Остатки земноводных и пресмыкающихся в них обычно бывают собраны со значительной части бассейна реки и поэтому сравнительно полно отражают состав герпетофауны, обитавшей в прошлом на этой территории. Это позволяет достаточно точно восстанавливать палеогеографическую обстановку, существовавшую в пределах данного бассейна.

Пойменно-старичные и озерные отложения более благоприятны для захоронения земноводных, так как эти водоемы являются местами их прижизненных концентраций. Кроме остатков, принесенных путем плоскостного смыва с территории, ограниченной ближайшими водоразделами, здесь захороняются кости животных, живущих в самом водоеме и в непосредственной близости от него. Состав ископаемого герпетокомплекса отражает, таким образом, в большей

степени обстановку в окрестностях водоема. В пойменно-старичных и озерных отложениях возможно образование автохтонных захоронений, специфичных только для бесхвостых земноводных. Это - захоронения лягушачьих зимовок, погибших в результате заморозов, как, например, в верхнеплейстоценовом местонахождении Рудный Белгородской области (Ратников, 1988). В таких случаях подавляющее количество костей, если не все, принадлежит особям одного вида и лишь частично иллюстрирует состав ископаемого герпетокомплекса.

Состав герпетокомплексов в болотных отложениях, видимо, соответствует тому набору форм, которые жили в самом болоте и непосредственной близости от него, т.е. в ближайших окрестностях местонахождения.

Делювиальные, пролювиальные и солифлюкционные отложения иногда содержат очень большие количества костей. Весь этот материал оказывается собранным преимущественно временными водными потоками с небольшой площади и характеризуется, таким образом, обстановку ближайших окрестностей. В составе ориктоценоза отсутствуют типично водные формы (например, зеленые лягушки).

Захоронения в покровных отложениях, по классификации А.К. Агаджаняна (1979), как правило, связаны с кротовинами. Они встречаются, пожалуй, наиболее часто после захоронений в русловом аллювии. По своему видовому составу эти местонахождения очень однообразны. Чаще всего в них попадают животные, ведущие зарывающийся образ жизни (чесночницы), реже - использующие норы в качестве убежищ (жабы, змеи и др.). И хотя в таких местонахождениях могут встречаться и другие формы, даже водные (Ратников, 1988), действительные количественные соотношения видов, обитавших здесь в прошлом, сильно искажены.

Кости в заполнениях карстовых расщелин аккумулировались подземными водами, циркулировавшими в системе трещин. Ископаемые герпетокомплексы в таких местонахождениях содержат формы, обитавшие в окрестностях карстовых воронок, являвшихся коллекторами остатков погибших животных.

Скопления остатков позвоночных животных в пещерах и различного рода навесах и нишах, согласно И.М. Громову (1955), составляют вместе со скоплениями в отложениях речного аллювия большую часть известных местонахождений. Однако все они приурочены к горным районам и на территории Восточно-Европейской платформы пока не известны. Первичные скопления костей в таких местонахождениях образуются в результате охотничьей деятельности хищных птиц и млекопитающих. Состав ископаемой ассоциации животных не соответствует таким образом, действительному соотношению форм и определяется пищевым выбором хищника.

Другой необходимой поправкой является поправка на скорость разрушения костного вещества. Агаджанян (1979) отмечает, что скорость разрушения органических остатков в условиях леса значительно выше, чем в условиях степи, благодаря более медленному темпу плоскостного смыва, обилию здесь животных-падаляеядов и наличию в почве гуминовых кислот. Поэтому нахождение даже небольшого количества остатков лесных животных свидетельствует о значительном распространении лесных и кустарниковых биотопов. Равное же соотношение остатков лесных и степных животных интерпретируется нами как значительное преобладание закрытых биотопов над открытыми.

При анализе фаун мелких млекопитающих вводят поправочные коэффициенты, учитывающие количество определяемых до вида элементов в скелетах найденных форм, прежде всего зубов (Малева) таким образом получают более близкое к действительному количественное соотношение видов. В отличие от грызунов, земноводные и пресмыкающиеся идентифицируются по костям скелета. Поскольку в каждом современном роде земноводных и пресмыкающихся имеются виды как закрытых, так и открытых биотопов с одинаковым количеством определяемых элементов скелета, то для восстановления палеогеографических условий по остаткам герпетофаун такие коэффициенты вводить не обязательно. Более того, наличие связи между остеологическими особенностями бесхвостых амфибий и их экологией позволяет в ряде случаев давать заключения о палеогеографической обстановке даже без точных видовых определений, ограничиваясь установлением лишь видовых комплексов и групп. Например, представители комплекса *Bufo bufo* и группа видов лягушек *Rana ex gr. temporaria* являются обитателями закрытых, а представители комплекса *Bufo viridis* - открытых биотопов.

В подавляющем большинстве местонахождений герпетофаун единственной обнаруженной группой оказываются бесхвостые земноводные или же им принадлежит основная масса остатков, а меньшая часть - пресмыкающимся. Это, вероятно, объясняется тем, что при плоскостном смыве, являющемся главным фактором концентрации костей, и водном генезисе большинства известных местонахождений, при прочих равных условиях, преимущество в захоронении получают формы, наименее удаленные от водоемов, т.е. амфибии. Остатки хвостатых земноводных встречаются наиболее редко, что, видимо, связано с мелкими размерами и хрупкостью их костей. Однако в некоторых местонахождениях остатки пресмыкающихся превосходят в количестве остатки земноводных.

Из рептилий наибольший процент остатков составляют обычно змеиные позвонки, меньший - кости ящериц, что объясняется особенностями

остеологии: у змей количество позвонков в скелете доходит до нескольких сотен. Обломки панцирей черепах, если встречаются, могут составлять большинство остатков пресмыкающихся (хотя обычно плохо определимы), но в умеренных широтах таких местонахождений немного.

Количество остатков амфибий и рептилий в большинстве местонахождений невелико по сравнению с остатками мелких млекопитающих. Это объясняется, во-первых, значительным превышением численности грызунов над холоднокровными позвоночными и, во-вторых, лучшей сохранностью покрытых эмалью зубов млекопитающих. Однако число видов земноводных и пресмыкающихся, населяющих Восточно-Европейскую платформу, также невелико, и поэтому даже при наличии небольшого числа видовых определений реконструкция палеоландшафта достаточно надежна. В некоторых же местонахождениях количество остатков холоднокровных наземных позвоночных превышает количество млекопитающих (Ратников, 1988).

В качестве примеров рассмотрим реконструкции палеоландшафтов в некоторых местонахождениях. Из голоценового захоронения в русловом аллювии у д. Воронча Кореличского района Гродненской области (материал получен от П.Ф. Калининского) определены: Amphibia: *Bufo viridis* Laur. - 1, *B. bufo* complex - 5, *B. sp.* - 7, *Rana temporaria* L. - 15, *R. ex gr. temporaria* - 3, *R. temporaria* complex - 2, *R. lessonae* Camerano - 1, *R. sp.* - 57, Anura fam. indet. - 54; Reptilia: *Anguis fragilis* L. - 1, *Lacerta cf. agilis* L. - 2. Подавляющее количество остатков принадлежит представителям закрытых биотопов, свидетельствующих о существовании лесной обстановки в бассейне реки. Единичная находка зеленой жабы, проникающей на север до зоны смешанных лесов, а также остатки прудовой лягушки и веретеницы говорят о смешанном или лиственном лесе, а по остаткам прыткой ящерицы можно предположить существование редколесий и полей.

Земноводные (пресмыкающиеся пока не определены) из нижнеплейстоценового местонахождения у д. Кузнецовка Уваровского р-на Тамбовской обл. (сборы частично наши, а частично А.К. Агаджаняна), приуроченного к пойменно-старичным отложениям: *Bombina bombina* (L.) - 4, *Pelobates fuscus* (Laur.) - 5, *P. sp.* - 38, *Pelobatidae* gen. indet. - 5, *Bufo raddei* Str. - 2, *B. viridis* complex - 8, *B. bufo* complex - 1, *B. sp.* - 10, *Rana arvalis* Nilsson - 5, *R. cf. arvalis* Nilsson - 13, *R. ex gr. temporaria* L. - 2, *R. lessonae* Camerano - 3, *R. sp.* - 61, Anura fam. indet. - 42. Количество типичных форм открытых биотопов (*B. raddei*, *B. viridis* complex) заметно больше форм закрытых биотопов (*B. bufo* complex, *R. ex gr. temporaria*, *R. lessonae*), что говорит о примерно равном развитии степных и лесных

пространств в окрестностях местонахождения. Большое количество чесночниц также связано с широким развитием степных участков. Остромордая лягушка обитает как в лесах, так и на высокотравных влажных лугах и в данном случае свидетельствует о развитии последних. Остатки краснобрюхой жерлянки говорят о наличии мелких хорошо прогреваемых водоемов, что согласуется с тафономическим типом местонахождения.

В нижнеплейстоценовом местонахождении у с. Троицкое Новохоперского р-на Воронежской обл. (материал предоставлен А.К. Агаджаняном), приуроченном к кротовинам, обнаружены: Amphibia: *Pelobates* sp. - 2, *Bufo raddei* St. - 5, *B. sp.* - 12, Anura fam. indet. - 9; Reptilia: *Lacerta cf. agilis* L. - 23, *L. sp.* - 8, *Vipera ursini* (Bonaparte) - 1, *V. sp.* - 1. И амфибии и рептилии представлены лишь формами открытых биотопов, что свидетельствует о существовании степи в окрестностях местонахождения.

Важной особенностью наземных позвоночных является изменение их размеров на протяжении ареала в зависимости от перемены условий обитания (Гептнер, 1936; Терентьев, 1951). Теоретически, если можно определить по ископаемым костям размеры погребенных особей, то это дает дополнительные возможности для реконструкции палеосреды. Необходимо только, чтобы размеры определяемых до вида костей были достаточно крупными по сравнению с размерами тела, иначе погрешность в определении будет слишком большая. Из наземных позвоночных этим требованиям удовлетворяют только бесхвостые земноводные. Длина животных очень легко определяется по формуле: $L^* = L \cdot 1^*/1$, где L^* - длина ископаемого животного, L - длина особи соответствующего вида эталонной коллекции, 1^* - длина ископаемой кости, 1 - длина соответствующей кости эталона. У бесхвостых земноводных наиболее удобны для расчетов подвздошные кости: они определяемы до вида, а их длина составляет около трети длины животного.

Попытка установления связи между размерами лягушек и их условиями обитания уже проводилась (Esteban, Sanchiz, 1986). При этом сравнивались размеры костей одновозрастных особей из трех популяций Европы. По нашему мнению, анализироваться должны размерные характеристики не отдельных особей, а популяций. Изменение их для каждого вида индивидуально, а у некоторых приобрело направленный характер. Например, максимальные размеры особей травяной лягушки растут в северном направлении вдоль западной границы бывшего СССР (Банников и др., 1977).

Зоологи отмечают изменения трех параметров: минимальных, средних и максимальных размеров особей в популяциях. Определив соответствующие размеры для ископаемой популяции,

можно сделать вывод о схожести климатических условий прошлого с условиями, в которых существуют в настоящее время популяции того же вида с тождественными размерами. К сожалению, при работе с ископаемым материалом использовать данные по минимальным размерам нельзя, так как эта величина определяется по половозрелым животным. Среди фоссилизированных костей невозможно отделить остатки половозрелых особей от ювенильных, и, следовательно, значение минимального размера будет занижено по сравнению с действительным. По этой же причине не подходят и средние размеры. Таким образом, использовать для анализа можно лишь максимальные размеры особей.

Следует особо остановиться на понятии "максимальные размеры". В любой популяции могут встретиться очень крупные особи, достигшие выдающихся размеров в результате попадания в особо благоприятные условия или в силу значительно большей продолжительности жизни. Однако аналогично с невозможностью захоронения редких по численности форм (Ефремов, 1950), нетипичные по размерам особи также не будут захороняться. То есть под максимальными размерами понимаются размеры, которых в массовом количестве достигает каждое (или почти каждое) поколение земноводных. Массовый ископаемый материал будет отражать именно этот показатель, а в современных популяциях такие особи, если попадают под учет зоологов, легко определяются статистически.

В качестве примера можно привести уже упоминавшееся выше местонахождение Рудный. Здесь было собрано около 2800 костей травяных лягушек, максимальные размеры которых достигали 78-81 мм. В настоящее время травяные лягушки такого размера обитают примерно между С.-Петербургом и Москвой. На основании этого сходства можно предположить существование в прошлом климатической обстановки, аналогичной существующей ныне южнее С.-Петербурга.

Изменение максимальных размеров особей на протяжении ареалов свойственно не только популяциям внутри видов, но и более крупным таксонам. Так, в целом наиболее крупные представители бесхвостых земноводных обитают в тропических областях. Самый крупный вид жаб на территории бывшего СССР (*Bufo verrucosissimus* Pall.) распространен на Кавказе. Поэтому нахождение в ископаемом состоянии форм, необычно крупных для данной территории в настоящее время, интерпретируется как вероятный показатель более теплого и влажного климата в сравнении с нынешним. Примером может служить нижнеплейстоценовое местонахождение Холки Белгородской обл., где встречены остатки особей жаб, достигавших длины 110-115 мм, против 85 мм у современных

представителей этого рода, живущих в том же регионе (Банников и др., 1977).

Вымершие формы амфибий и рептилий многочисленны в местонахождениях плейстоцена, и вряд ли их неучет при анализе герпетофауны может отрицательно сказаться на точности палеогеографической реконструкции. В плиоценовых отложениях вымершие формы занимают уже достаточно видное, если не ведущее место в ископаемых сообществах и должны учитываться при их анализе.

Подводя итог сказанному, можно отметить следующие особенности описанного материала.

1. Количество остатков низших наземных позвоночных в местонахождениях обычно меньше, чем млекопитающих, но тем не менее по ним можно реконструировать палеообстановку. Кроме того, в некоторых случаях их количество может преобладать над другими позвоночными.

2. Определение систематического состава герпетофауны производится по костям скелета, причем при выводах об обстановках прошлого могут использоваться не только видовые определения.

3. В силу своей холоднокровности амфибии и рептилии очень чутко реагируют на изменение климата и, возможно, являются более надежным его показателем, чем млекопитающие.

4. Только у бесхвостых земноводных есть определяемые до вида кости такой длины, что по ним достаточно точно можно определить размеры погибших животных. Это дает возможность делать заключения о палеоклимате, сопоставляя максимальные размеры ископаемой популяции и ныне живущих представителей того же вида. К сожалению, несмотря* на то, что у некоторых видов замечено изменение максимальных размеров на протяжении ареала, количественные характеристики и направленность этих изменений недостаточно изучены. Некоторые специалисты даже вообще отрицают наличие такой направленности. Было бы очень желательно изучить данную проблему подробнее. А пока наше сравнение может основываться лишь на скудных данных по травяной лягушке (Банников и др., 1977; Ищенко, 1978).

5. Скорость эволюции холоднокровных наземных позвоночных ниже, чем млекопитающих, что, конечно же, является недостатком при использовании герпетофауны в целях стратиграфии антропогена. Но этот же фактор является положительным при палеогеографических реконструкциях, так как позволяет делать вывод о палеообстановке по современным видам земноводных и пресмыкающихся для тех отрезков времени, когда среди грызунов современные виды еще не появились или малочисленны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агаджанян А.К.* Изучение истории мелких млекопитающих // Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 164-193.
- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Т., Рустамов А.К., Щербак Н.Н.* Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР // Учебн. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов. М.: Просвещение, 1977. 415 с.
- Банников А.Г., Денисова М.Н.* Очерки по биологии земноводных. М.: Учпедгиз, 1956. 166 с.
- Гаранин В.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 175 с.
- Гептнер В.Т.* Общая зоогеография. М., Л.: Биомедгиз, 1936. С. 146-148.
- Громов В.М.* Об особенностях накопления костных остатков в пещерных местонахождениях // Бюл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода. 1955. № 20. С. 88-92.
- Ефремов И.А.* Тафономия и геологическая летопись. Кн. 1 // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 24. 178 с.
- Ищенко В.Т.* Динамический полиморфизм бурых лягушек. М.: Наука, 1978. 147 с.
- Малева А.Г.* К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // История и эволюция современной фауны грызунов. М.: Наука, 1983. С. 146-178.
- Географический атлас СССР для седьмого класса / Ред. А.С. Николаева М.: ГУГК, 1986. 32 с.
- Пикулик М.М.* Земноводные Белоруссии. Минск: Наука и техника. 1985. 191 с.
- Ратников В.Ю.* О палеогеографических реконструкциях по ископаемым остаткам современных видов бесхвостых земноводных. Воронеж: Изд-во Воронежск. ун-та, 1987. 8 с. - Деп. ВИНТИ. № 8125-В87.
- Ратников В.Ю.* Верхнечетвертичные герпетофауны Белгородской области // Палеонтол. журн. 1988. № 3. С. 119-122.
- Ратников В.Ю.* Эоплейстоценовые и плейстоценовые фауны бесхвостых земноводных Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. 1992. № 1. С. 89-110.
- Терентьев П.В.* Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых амфибий // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1951. Т. 56. № 2. С. 14-23.
- Esteban M., Sanchez B.* Paleoclimatic inferences based on fossil ranids // Studies in Herpetology. Proc. Europ. Herpet. Meeting. Prague, 1986. P. 379-382.
- Hodrova M.* Plio-Pleistocene frog fauna from Hajnacka and Ivanovce, Czechoslovakia // Vestn. Ustred. ustavu geol. 1981. V. 56. № 4. P. 215-224.
- Hodrova M.* Amphibia of Pliocene and Pleistocene Vcelar localities (Slovakia) // Cas. pro miner, a geol. 1985. V. 30. № 2. P. 145-161.
- Holman J. A.* Herpetofauna of the Egelhoff site (Miocene, Barstovian) of North-Central Nebraska // J. Vertebr. Paleontol. 1987. V. 7. № 2. P. 109-120.
- Mlynarski M.* Plazy (Amphibia) z pliocenu Polski. Cs. 15 // Acta palaeontol. polon. 1961. V. 6. № 3. P. 261-282.
- Mlynarski M.* Notes on the amphibian and reptilian fauna of the Polish Pliocene and early Pleistocene // Acta zool. cracov. 1962. V. 7. № 11. P. 177-197.
- Mlynarski M.* New notes on the amphibian and reptilian fauna of the Polish pliocene and pleistocene // Acta zool. cracov. 1977. V. 22. № 2. P. 13-36.

ON THE METHODS OF PALEO GEOGRAPHIC RECONSTRUCTIONS BASED UPON FOSSIL REMAINS OF AMPHIBIANS AND REPTILES OF THE LATE CENOZOIC OF THE EAST EUROPEAN PLATFORM

V. Yu. Ratnikov

Usage premises and possibilities of fossil remains of amphibians and reptiles for paleogeographical reconstructions are discussed.

Key words: Paleogeographical reconstructions, amphibians, reptiles, Late Cenozoic, East European Platform.