

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ ГЕОЛОГИИ

Т Р У Д Ы

Выпуск 10

В.Ю. Ратников

**ПОЗДНЕКАЙНОЗОЙСКИЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ
И ЧЕШУЙЧАТЫЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ
ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ**

ВОРОНЕЖ
2002

УДК 567.6+568.1:551.77(1-924.8)

Ратников В.Ю. ПОЗДНЕКАЙНОЗОЙСКИЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ И ЧЕШУЙЧАТЫЕ ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ // Труды научно-исследовательского института геологии Воронежского государственного университета. - Вып. 10. - Воронеж: изд-во Воронеж. ун-та, 2002. - 138 с.

В противоположность традиционному европейскому представлению о стабильности позднекайнозойской герпетофауны, автор обосновывает изменение состава герпетофауны в течение плейстоцена. Описана морфология остатков 66 современных и вымерших форм (видов и подвидов) амфибий и чешуйчатых рептилий; описана методика палеогеографических реконструкций по остаткам амфибий и рептилий; приведены систематические списки и характеристики местонахождений герпетофаун Восточно-Европейской равнины; выделены пять этапов развития позднекайнозойской герпетофауны.

Ил. 60. Табл. 4. Библиогр. 255.

Ratnikov V.Yu. LATE CENOZOIC AMPHIBIANS AND REPTILES OF THE EAST-EUROPEAN PLAIN.

In contrast with traditional European idea about Late Cenozoic herpetofauna stability, the author gives proofs of changing herpetofauna composition during Pleistocene. The remain morphology of 66 modern and extinct amphibian and reptilian forms (species and subspecies) is described; method of palaeogeographical reconstructions on the base of amphibian and reptilian remains is described; sistematic lists and characteristics of herpetofauna localities of East European plane are given; five stages of Late Cenozoic herpetofauna evolution are distinguished.

Научный редактор:
доктор геолого-минералогических наук Г.В.Холмовой

Редакционный Совет:

А.Д.Савко (председатель), Ю.В.Антонов, В.Л.Бочаров, В.И.Жаворонкин,
К.А.Савко, В.И.Сиротин, Г.В.Холмовой, Н.М.Чернышов, Л.Т.Шевырев.

© Воронежский государственный
университет, 2002

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	6
Глава 2. ANURA – БЕСХВОСТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ.....	11
2.1 Характеристика материала	11
2.2 Семейство Discoglossidae.....	12
2.3 Семейство Pelobatidae.....	16
2.4 Семейство Palaeobatrachidae.....	21
2.5 Семейство Bufonidae.....	27
2.6 Семейство Ranidae.....	37
2.7 Семейство Incerta.....	46
Глава 3. URODELA – ХВОСТАТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ.....	47
3.1 Характеристика материала.....	47
3.2 Семейство Hynobiidae.....	47
3.3 Семейство Proteidae.....	48
3.4 Семейство Salamandridae.....	49
Глава 4. SAURIA – ЯЩЕРИЦЫ.....	52
4.1 Характеристика материала.....	52
4.2 Семейство Varanidae.....	53
4.3 Семейство Anguidae.....	53
4.4 Семейство Lacertidae.....	57
4.5 Sauria incerta sedis.....	60
Глава 5. SERPENTES – ЗМЕИ.....	61
5.1 Характеристика материала.....	61
5.2 Семейство Boidae.....	62
5.2.1 Подсемейство Erycinae.....	62
5.3 Семейство Colubridae.....	64
5.3.1 Подсемейство Colubrinae.....	64
5.3.2 Подсемейство Natricinae.....	77
5.4 Семейство Viperidae.....	81
Глава 6. К МЕТОДИКЕ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ ПО ОСТАТКАМ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ.....	85
Глава 7. ОБЗОР ИЗУЧЕННЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ.....	90
Глава 8. ДИНАМИКА ГЕРПЕТОФАУНЫ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ И ЕЁ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ.....	120
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	129
ЛИТЕРАТУРА.....	131

ВВЕДЕНИЕ

Изучению земноводных и пресмыкающихся позднего кайнозоя (плио-плейстоцена) в нашей стране до сих пор уделялось неоправданно мало внимания. Значительно более широко подобные исследования велись и ведутся в Центральной и Западной Европе. Большой вклад в изучение позднекайнозойских герпетофаун в последние десятилетия внесли такие специалисты как Böhme, Hodrova, Holman, Mlynarski, Rage, Roček, Sanchiz, Szondlár. Большая часть этих исследований посвящена описанию морфологии обнаруженных форм в отдельных местонахождениях. В некоторых [189, 190, 210, 220, 221, 223 и др.] делаются попытки реконструкции палеосреды. Ряд работ [188, 197, 198, 226, 237, 238, 242, 247-249] являются крупными трудами по систематике и морфологии костей recentных и ископаемых амфибий и рептилий. G. Böhme [191] предложил для Центральной Европы модель смены видов и видовых ассоциаций, характеризующих стадии межледниковых климатических циклов. J.A. Holman в своей монографии [217] обобщил имеющиеся сведения о плейстоценовой герпетофауне Британии и Европы, дав краткие описания найденных видов, систематические списки по опубликованным местонахождениям, а также описав роль земноводных и пресмыкающихся как индикаторов палеосреды.

В отечественной литературе небольшая часть работ посвящена описанию остеологии плио-плейстоценовых и современных видов [37-39, 47, 48, 137, 139, 142, 148, 151, 164-167, 177, 255]. Основная же масса источников лишь сообщает о находках остатков тех или иных форм земноводных и пресмыкающихся в различных регионах: на Кавказе [16, 27, 40, 89, 176], на Украине и в Молдове [41, 133-136, 145-147, 149, 150, 152, 153, 163, 173], в Башкирии [144, 179], в Центральной России [19] и в Казахстане [20]. Наиболее полные сводки находок ископаемых земноводных и чешуйчатых рептилий опубликовали Зерова, Чхиквадзе [46] и Чхиквадзе [174]. Таким образом, изучение герпетофауны, проводившееся, как правило, попутно с другими исследованиями, ограничивалось выяснением систематического состава, но не ставилась задача изучения собственно герпетокомплексов, подобно тому, как это делается с микротериокомплексами. При этом территория Российской части Восточно-Европейской равнины оказалась практически не затронутой исследованиями.

Как показывает практика сбора ископаемых остатков позвоночных, кости амфибий и рептилий встречаются в позднекайнозойских отложениях не намного реже мелких млекопитающих, обычно сопутствуя им в местонахождениях. В некоторых случаях они образуют гигантские скопления, намного превышая по численности остатки млекопитающих. При этом распределение остатков на площади и по различным времененным интервалам отражает их высокую чувствительность к изменениям условий обитания, неоднократно менявшимся в течение позднего кайнозоя в связи с периодическими похолоданиями. Здесь регистрируются разные типы событий: вымирание одних видов, миграции и изменения ареалов - для других. Всё это характеризует земноводных и пресмыкающихся как группы, представляющие большой интерес для стратиграфических корреляций и реконструкций палеогеографических обстановок в исследуемом интервале геологического времени [97, 99, 101, 110, 123, 230].

В данной работе приведены результаты изучения систематического состава позднекайнозойских амфибий и рептилий Восточно-Европейской равнины и возможностей их использования для стратиграфии и оценки палеогеографических условий во время их существования.

В связи с этим решались следующие задачи:

1. Изучение морфологии ископаемых костей.
2. Изучение остеологии современных видов с целью выявления систематически значимых отличий в скелете, пригодных для анализа ископаемого разрозненного материала. Эта задача осложняется неоднозначной оценкой систематического положения ряда форм: некоторые из них, ранее считавшиеся подвидами, сейчас переведены в виды, например, вид *Bufo verrucosissimus* Pall. [13, 95], и это требует более детального изучения их остеологических особенностей.
3. Систематическое описание имеющихся ископаемых материалов.
4. Выяснение зависимости состава ископаемых ассоциаций амфибий и рептилий и сохранности костного материала от условий захоронения.

5. Оценка среды обитания изученных фаунистических ассоциаций на основе экологии встреченных в них рецентных видов.

6. Выявление отличий в систематическом составе разновозрастных ассоциаций амфибий и рептилий, определение и обоснование этапов развития позднекайнозойской герпетофауны.

Работа выполнена в Воронежском государственном университете на кафедре исторической геологии и палеонтологии. Автор выражает признательность заведующему кафедрой д.г.-м.н., профессору А.Д. Савко за всестороннюю поддержку, д.г.-м.н. Г.В.Холмовому и д.б.н. М.А.Шишкину за консультации и помошь в работе; специалистам по мелким млекопитающим: д.б.н. А.К.Агаджаняну, д.г.н. А.К.Марковой, к.г.-м.н. Л.П.Александровой, к.г.-м.н. П.Ф.Калиновскому, к.г.н. Н.Е.Казанцевой, к.г.н. А.Н.Мотузко, И.В.Кирилловой и А.С.Тесакову за предоставленный ископаемый материал; д.б.н. Н.Б.Ананьевой, к.б.н. Л.Я.Боркину, к.б.н. В.Ф.Орловой, к.б.н. А.И.Масалыкину за предоставленный современный сравнительный материал и консультации в работе; к.г.-м.н. Р.В.Красненкову и к.г.-м.н. Ю.И.Иосифовой за консультации и помошь при полевых работах; к.г.-м.н. Б.В.Глушкову за помошь в сборе ископаемого материала. На завершающей стадии работы была оказана финансовая поддержка грантами РФФИ № 01-04-48161 и УР.07.01.046.

Глава 1

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основой для данной работы являются остатки амфибий и рептилий в 120 коллекциях из более чем 88 местонахождений (рис.1), охватывающих стратиграфический интервал от плиоцена до голоцен. Эти местонахождения содержат большее или меньшее количество остатков земноводных и пресмыкающихся, представляющих систематический, стратиграфический или палеогеографический интерес. Имеющиеся в коллекциях ВГУ местонахождения с единичными костями, определенными до уровня широко распространенных родов, здесь не учтены.



Рис. 1. Местонахождения герпетофауны на Восточно-Европейской платформе: I – верхненеоплейстоценовые и голоценовые; II – средненеоплейстоценовые; III – верхненеоплейстоценовые; IV – эоплейстоценовые; V – плиоценовые: 1 – Анцелович, 2 – Апастово, 3 – Артёмово, 4 – Архиповка, 5 – Берёзовка, 6 – Бессергеновка, 7 – Большие Тиганы, 8 – Борисова Гора, 9 – Брод, 10 – Валены, 11 – Верхний Ольшан, 12 – Веселовка, 13 – Владимировка, 14 – Волчанск, 15 – Вольная Вершина, 16 – Воронча, 17 – Гадяч, 18 – Грайжск, 19 – Гуньки, 20 – Долинское, 21 – Донская Негачевка, 22 – Дрозды, 23 – Еласы, 24 – Жердевка, 25 – Жукевичи, 26 – Змеёвка, 27 – Ильинка, 28 – Карай-Дубина, 29 – Кашпир, 30 – Кирово, 31 – Козий Овраг, 32 – Коминтерн, 33 – Коротояк-белогорье, 34 – Котловина, 35 – Красная Лука, 36 – Кролятник, 37 – Крыжановка, 38 – Кузнецова, 39 – Купино, 40 – Лапшинка, 41 – Ливенцовка, 42 – Лиман, 43 – Лихвин, 44 – Лопатино, 45 – Лучинское, 46 – Мастюженка, 47 – Михайлова, 48 – Морозовка, 49 – Мусайд, 50 – Ниновка, 51 – Новонекрасовка, 52 – Новоотроцкое, 53 – Няравай, 54 – Одесские Катакомбы, 55 – Озерное, 56 – Пашино, 57 – Перевоз, 58 – Пески-1-4, 59 – Пильгинское, 60 – Плаковцы, 61 – Подгоры, 62 – Посевкино, 63 – Посудичи, 64 – Пушкири, 65 – Репное, 66 – Рославль, 67 – Рудный, 68 – Семеновичи, 69 – Сергеевка-2, 70 – Слобода Двинская, 71 – Согласие-Коростелёво, 72 – Средняя Ахтуба, 73 – Старая Капитва, 74 – Тимошковичи, 75 – Тихоновка, 76 – Тростнянка, 77 – Урыв, 78 – Холки, 79 – Чернянка, 80 – Чёрный Яр-Никнёе Займище, 81 – Чигирин, 82 – Чишимикий, 83 – Шкурлат, 84 – Эльтыген, 85 – Этулия, 86 – Яблоновец, 87 – Яблочково, 88 – Ясаково.

Весь материал представляет собой изолированные кости и насчитывает в сумме более 17000 образцов. Часть его (из местонахождений Беларуси, Литвы, Украины, Татарстана, Краснодарского края, Астраханской, Брянской, Нижегородской, Курской, Московской, Ростовской, Рязанской, Саратовской, Смоленской, Тульской и частично Липецкой и Тамбовской областей) была любезно представлена автору для изучения специалистами по мелким млекопитающим А.К. Агаджаняном, Л.П. Александровой, Е.А. Длусской, Н.Е. Казанцевой, П.Ф. Калиновским, И.В. Кириловой, А.К. Марковой, А.Н. Мотузко, А.С. Тесаковым. Материал из местонахождений Белгородской, Воронежской, Тамбовской, Липецкой и Харьковской областей добывался автором самостоятельно в течение 1984-1997 годов путем промывки на ситах попутно со сбором мелких млекопитающих и по аналогичной методике.

Обнажения осадочных отложений внимательно просматривались с целью обнаружения пород, возможно, содержащих костные остатки. Из них бралась небольшая проба (порядка 3 ведер) и производилась пробная промывка. В случае обнаружения в ней костей, для дальнейшей промывки бралась проба уже большего объема. Промывка велась при помощи сит с диаметром ячеек 1,0-1,3 мм. Такой диаметр оказался оптимальным, так как в более мелкочастичных ситах промывка сильно замедляется, а при более крупном диаметре ячеек могут быть упущены мелкие зубы млекопитающих и кости. Иногда о большой концентрации костных остатков в том или ином местонахождении можно узнать без пробной промывки, обнаружив кости на выветрелой поверхности породы. К таким случаям, в первую очередь, относятся местонахождения Холки, Рудный-5 и Змеевка-2 в Белгородской области.

Породы, подвергавшиеся промывке, были разного состава. Пески и супеси легко просеивались через сита без предварительной обработки. Глины и суглинки перед промывкой высушивались, затем размачивались в ведрах с водой и только потом уже промывались на ситах. Остаток на сите просматривался сразу же, и обнаруженные в нем костные остатки отбирались с помощью пластмассового пинцета с заточенными концами и просушивались.

Генетический тип местонахождения определялся по литологическим признакам, после чего в камеральных условиях исследовались сохранность костного материала и состав ископаемых ассоциаций в захоронениях идентичных генетических типов. В некоторых случаях, при значительной концентрации костей, характер их залегания исследовался непосредственно в поле (местонахождения Рудный, Чернянка, Змеевка-2 в Белгородской области).

Кости перед изучением подвергались предварительной обработке. Последняя включала очистку каждой кости под бинокулярным микроскопом от остатков породы с помощью препараторальной иглы и закрепление клеевой пропиткой, для чего кости погружались на сутки в спиртовой раствор бутираля. После этого они высушивались на листах полиэтилена. Пленки клея удалялись с помощью скальпеля.

Изучение ископаемых остатков производилось под бинокулярным микроскопом МБ-9. Ввиду разрозненности костного материала, приходилось определять каждую кость в отдельности.

На первый взгляд определение остатков в фаунах, близких к современным, кажется наиболее простым делом: ведь морфологию костей и состав ископаемой ассоциации всегда можно сравнить с современным населением в окрестностях местонахождения и внести необходимые корректировки. Однако на самом деле позднекайнозойские герпетофауны определять труднее, чем древние, а сравнение с современными ассоциациями может служить одной из причин ошибок.

В настоящее время в герпетологических кругах Западной Европы укоренилось традиционное представление о том, что весь плейстоценовый герпетологический материал должен принадлежать современным видам. В своей обобщающей работе J.A. Holman [217] отмечает в плейстоценовых отложениях Европы только 4 достоверных вымерших вида, один из которых очень крупный плиобатрахус, имеющий массу отличий от современных европейских семейств бесхвостых земноводных, а три другие – крупные ящерицы, эндемики океанических островов. Все остальные, первоначально описанные как вымершие виды, считаются сейчас синонимами современных или проблематичными. В систематических списках по местонахождениям, таким образом, фигурируют только живущие ныне на данной территории виды, или ареал которых располагается поблизости. Получается, что почти все ископаемые формы амфибий и рептилий вымерли задолго до начала оледенений, а оставшиеся современные виды существовали в течение 1,64 млн лет в условиях непрекращающихся климатических перестроек без всяких изменений и даже в пределах своих нынешних ареалов. И это – на фоне громадного количества вымерших видов среди млекопитаю-

щих, которые, в силу своей теплокровности, должны быть менее подвержены влиянию похолоданий!

Столкнувшись с таким представлением в процессе общения с западноевропейскими палеогерпетологами, автор пытался найти объективные причины стабильности плейстоценовой герпетофауны Европы, Британских островов и Северной Америки. Но оказалось, он был не первым, кто искал этому объяснение. Анализируя ситуацию, Holman [216, 217] предполагает, что «это заблуждение несомненно выросло из негативной реакции «новой» генерации палеогерпетологов 1950-х годов на сверхусердное стремление более ранних исследователей дать свое название плейстоценовым остаткам. Из современного палеогерпетологического общения ясно, что любой, кто пробует назвать плейстоценовый вид амфибии или рептилии, немедленно подвергается критике своими коллегами, а идентификация современных видов сомнений не вызывает» [217, р. 222, перевод автора]. Как следствие, с герпетофаунами этого возраста нет желающих работать, потому что это не интересно.

Хоть это традиционное представление и является заблуждением, но оно существует. Надо сказать, что его поддерживают и некоторые российские специалисты. Поэтому считаем необходимым обосновать свою противоположную точку зрения, а именно: систематический состав герпетофауны менялся в течение позднего кайнозоя.

Первый аргумент, который выдвигается сторонниками традиционной точки зрения – это небольшая продолжительность антропогена. Действительно, все предыдущие этапы Земной истории имеют большую продолжительность, однако в них наблюдается довольно частая смена фаунистических комплексов. Время накопления осадков одной аммонитовой зоны апта в среднем составляет около 750 тыс. лет [92], что сопоставимо с продолжительностью неоплейстоцена. С другой стороны, смена фаунистических сообществ должна занимать какой-то промежуток времени, вероятно, меньший, чем продолжительность зон, что в геологической истории, как правило, не отражается. В значительной степени это может быть связано с перерывами в осадконакоплении в течение формирования осадочных толщ [143]. Достаточно мощные и разнообразные осадки, накопившиеся в плейстоцене, наводят на мысль, что на этом этапе Земная история задокументирована значительно полнее и подробнее, и именно здесь можно ожидать обнаружения большего числа переходных или редких форм, чем в предыдущие этапы.

Еще одним обычным возражением критиков против описания новых видов является указание на то, что это может быть вариант изменчивости какого-нибудь современного вида [242]. Размах внутривидовой изменчивости амфибий и рептилий считается сейчас очень большим, но не является ли такое мнение результатом того, что все ископаемые остатки считаются остатками современных видов? В связи с этим хотим напомнить о принципе неполноты геологической летописи и связанным с ним выпадением переходных форм в условиях захоронения [42, 43]. В ископаемое состояние попадают, обычно, развитые, многочисленные виды (т.е. типичные для данного времени и места), редкие же формы и захороняются значительно реже. Подобные статистические соотношения должны соблюдаться по самым различным признакам. В частности, для любого вида свойственна типичная морфология костей, свойственная большинству особей, и нетипичные варианты изменчивости, включающие аномалии развития и патологию. В соответствии со статистикой наибольшие шансы попасть в ископаемое состояние имеют кости с типичной для вида морфологией, тогда как вероятность захоронения нетипичных вариантов и аномалий очень мала или вовсе отсутствует. Поэтому, если мы обнаруживаем в многочисленной ископаемой выборке типичных костей современного вида редкие экземпляры с несколько отличной морфологией, то еще можно говорить о варианте изменчивости. Но если в малочисленной выборке оказываются кости, отличающиеся от типичных современных костей, то мы вправе утверждать, что они отображают для данного времени и места типичную видовую морфологию и могут быть описаны как новый таксон.

Найдка нового вымершего вида считается маловероятным событием для плейстоцена. Особенно настороженно воспринимаются новые формы, описанные по единичным костям. Но, возвращаясь к вышесказанному, редких и переходных форм не может быть много. Кроме этого, почему описание древних форм по единичным экземплярам считается нормальным [36], а плейстоценовых вызывает возражения? Думается, что критерии описания новых форм должны быть одинаковыми для всех ископаемых.

Хотя в настоящее время существует много форм, известных до сих пор только из типового местонахождения [226, 242, 248, 249], некоторые находки, описанные первоначально по единичным костям, ныне приобрели широкую известность. Например, Fejervary [202] описал новый род и вид *Pliobatrachus langhae*, основанный лишь на сакруме и уростиле. Остатки этой формы были найдены позже во многих других местонахождениях Европы, в том числе и Восточной [118]. Лишь видовое название пишется сейчас через “*cf.*”, чтобы подчеркнуть, что они происходят не из типового местонахождения [244]. Это, кстати, одна из четырех достоверных вымерших форм в плейстоцене, указанная Хольманом [217].

Учитывая то, что смена видов не может произойти мгновенно, а также присутствующее у многих современных видов перекрытие остеологических признаков и сравнительно небольшую продолжительность плейстоцена, трудно найти причины, по которым подобное перекрытие не может наблюдаться между вымершими или вымершими и современными видами. Поэтому мы считаем возможным одновременное обнаружение в герпетофаунах разных форм, а также форм с промежуточной морфологией. Подобное явление вполне естественно и постоянно наблюдается у грызунов [1-3, 6, 7, 50 и др.].

Тогда как для определения древних ископаемых достаточно изучить литературные данные, процесс идентификации позднекайнозойских остатков предполагает обязательное их сравнение с остеологическими коллекциями современных видов. Однако, собрать достаточно представительную коллекцию, особенно учитывая внутривидовую изменчивость, не просто. Несмотря на пятнадцатилетние сборы, у нас до сих пор отсутствуют остатки многих форм не только с территории стран бывшего СССР, но даже России. В подобном же положении находятся специалисты и других стран. Самостоятельно собрать такую коллекцию невозможно. Неонтологи же могут поделиться, как правило, лишь трупами плохой сохранности, без этикеток, без локалитетов и т.д.. При этом многие формы амфибий и рептилий занесены в "Красную книгу" России или других государств, а хороших остеологических описаний в литературе очень мало, и касаются они лишь некоторых современных форм.

Совершенно очевидно, что проще всего собрать остеологическую коллекцию видов по соседству с местом жительства и работы палеонтолога. У западноевропейского специалиста, таким образом, имеется коллекция видов его страны или, в лучшем случае, Европы. Образцы же из других мест Земли, скорее всего, единичны. Поэтому все сравнения первоначально осуществляются именно с европейскими формами. Ископаемые кости, отличающиеся от современных, рассматриваются как вариант их изменчивости и идентифицируются как эти же формы, но с употреблением “*cf.*” и “*aff.*”, или вообще до рода. Таким образом в систематические списки не попадают современные виды, имевшие в прошлом иной ареал. У нас есть подозрение, что часть материалов в Западной Европе неверно определена из-за отсутствия у специалистов соответствующих сравнительных материалов [113], что поддерживает традиционное представление о стабильности герпетофауны.

Исходя из сказанного, мы придерживаемся следующих положений:

1. Герпетофауна не была стабильной не только в доплейстоценовый, но и в новейший этап своей истории, что выражалось в смене видового состава и изменении ареалов видов, иногда весьма значительных.

2. Редкость остатков вымерших форм не противоречит ни законам эволюции, ни законам тафономии и не является основанием для отрицания их существования.

3. При отнесении ископаемых остатков к современным или вымершим формам учитываются как их морфологические особенности, так и вероятность принадлежности к отсутствующим в сравнительной коллекции современным видам.

В своей работе палеонтолог полностью зависит от представлений неонтологов на систематику. Остеологические различия оцениваются путем сравнения костей особей в рамках существующей систематики, а если она меняется, то соответственно приходится менять и критерии определения видов. Так произошло, например, с переводом подвидов серых жаб в виды. Новые виды появляются и среди других групп земноводных и пресмыкающихся, а остеологические отличия между видами становятся все тоньше или исчезают совсем. Сравните, к примеру, видовой состав в определителях амфибий и рептилий 1977 [17] и 1998 [13] годов. К сожалению, палеонтологу трудно угнаться за столь стремительно растущим числом видов, и он вынужден пользоваться

прежними представлениями, пока происходит переход к новым. Да и новые виды поддерживаются не всегда и не всеми неогерпетологами.

В определениях позднекайнозойских фаун часто используется открытая номенклатура. Но употребление “*cf.*” и “*aff.*” понимается разными специалистами не одинаково. Некоторые из них считают, что оба термина подчеркивают принадлежность образца к другому, отличному от указанного, виду. Однако, употребление двух терминов для обозначения одного и того же явления не логично. Мы употребляем их в смысле, указанном И.А. Коробковым [62] и В. Sanchiz [242]: “*cf.*” (сокращение от слова *conformis* – похожий) означает, что сохранившиеся элементы поврежденного образца, имеющие видовую диагностическую ценность, соответствуют указанному в названии виду. Употребление его выражает сомнения, вызванные лишь неполной сохранностью экземпляра. Использование в названии “*aff.*” (от слова *affinis* – родственный) указывает на наличие каких-то морфологических отличий, но на данный момент не ясно, являются ли они вариантом изменчивости указанного вида, или это другой вид.

Различия в употреблении этих понятий обусловливают различия в интерпретации материала: если образцы, определенные с “*aff.*” нельзя отождествлять с указанным видом, то определенные с “*cf.*” – можно.

Подавляющее большинство ископаемых материалов представляет собой разрозненные кости, в той или иной степени поврежденные. Особенно это касается остатков, происходящих из аллювиальных местонахождений, откуда происходит большинство изученных мною коллекций. Наличие повреждений предполагает сомнения в диагностике костей, несмотря на полное сходство сохранившихся элементов с определенным видом. Употребление “*cf.*” в этом случае неизбежно, что отражается в систематических списках по местонахождениям. Однако, в подзаголовках описательной части работы и в подписях к рисункам в случае, если имеются экземпляры, определенные точно и через “*cf.*”, они объединены под одним точным видовым названием.

Датировка ископаемых ассоциаций амфибий и рептилий была проведена прежде всего по сопутствующим остаткам мелких млекопитающих, служащих основой для выделения горизонтов в существующей биостратиграфической схеме верхнего плиоцена-голоценов Восточно-Европейской равнины. В большинстве случаев их стратиграфическое положение определено до горизонта или надгоризонта, хотя для некоторых местонахождений (особенно эоплейстоценовых и плиоценовых) возрастная привязка шире. Выделение этапов развития герпетофауны, таким образом, осуществлялось путем сравнения систематического состава земноводных и пресмыкающихся в отдельных местонахождениях известного геологического возраста.

Глава 2 ANURA – БЕСХВОСТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ

2.1.1. Характеристика материала

Бесхвостые земноводные обладают рядом важных особенностей строения и обитания, определяющих их геологическое значение среди мелких позвоночных:

Во-первых, сильная привязанность бесхвостых к водоемам способствует сокращению пути переноса костного материала к месту захоронения, что способствует лучшей сохранности ископаемого материала.

Во-вторых, большинство костей в скелете достаточно массивны и более устойчивы к разрушению, по сравнению с тонкими костями хвостатых земноводных и пресмыкающихся.

В-третьих, в скелетах бесхвостых земноводных, как правило, несколько костей могут быть определены до вида, и среди них – достаточно массивные (например, подвздошные).

В четвертых, крупные размеры определимых до вида костей скелета способствуют достаточно точной оценке размеров погибших животных, что важно при реконструкциях палеосреды (см. гл. 6).

Эти особенности обуславливают наибольшую многочисленность остатков бесхвостых земноводных в местонахождениях и делают их наиболее важной для геологической интерпретации группой из всех холоднокровных наземных позвоночных позднего кайнозоя. Наиболее часто встречаются тела позвонков и мелкие обломки их невральных дуг. Среди крупных остатков преобладают трубчатые кости конечностей, затем части плечевого и тазового поясов, более или менее целые позвонки. Наиболее редки, как правило, остатки костей черепа, среди которых чаще попадаются обломки челюстей.

Различные кости систематически идентифицируются с разной степенью точности. Это объясняется тремя причинами. Во-первых, – это сохранность ископаемого материала: целые кости, естественно, можно определить до более мелкой таксономической категории, чем поврежденные, у которых могут отсутствовать те или иные диагностически важные элементы. Во-вторых, разные элементы скелета неравноценны по своей диагностической значимости и в разной степени меняются от вида к виду. Морфология некоторых костей также связана с половой принадлежностью (плечевые кости у самцов диагностичнее, чем у самок, в связи с наличием на них хорошо развитых функциональных гребней). Наиболее важное значение имеют подвздошные и лобнотеменные кости; далее идут остальные кости черепа, элементы пояса передних конечностей, плечевые кости самцов и позвонки, и после них – трубчатые кости конечностей. В-третьих, существенно, к какому семейству относится изучаемая форма. Наибольшее количество элементов скелета, по которым можно определить вид, характеризует жаб, меньшее – лягушек и чесночниц, определение же видов жерлянок крайне затруднено из-за широкой внутривидовой изменчивости и очень маленькой межвидовой. Все три указанные причины, влияющие на точность определения, взаимосвязаны, и разные образцы одного и того же элемента скелета в конкретных случаях могут быть определены с разной степенью точности. В зависимости от этого в данной работе определение костей производилось в диапазоне от вида (редко – подвида) до отряда. Подчиненность родовых, групповых и видовых признаков в костях Anura делает возможным последовательное их определение от более высокого к более низкому уровню.

Идентификация ископаемых костей осуществлялась при непосредственном их сравнении с соответствующими элементами современной остеологической коллекции, включающей скелеты следующих видов:

Семейство Bufonidae:

Bufo bufo (L.)

Bufo raddei Strauch

Bufo calamita Laurenti

Bufo verrucosissimus (Pallas)

Bufo gargarizans Cantor

Bufo viridis Laurenti

Семейство Discoglossidae:

Bombina bombina (L.)
Bombina orientalis (Boulenger)

Bombina variegata (L.)

Семейство Hylidae:

Hyla arborea (L.)

Hyla japonica (Gunther)

Семейство Pelobatidae:

Pelobates fuscus (Laurenti)

Pelobates syriacus (Boettger)

Семейство Pelodytidae:

Pelodytes caucasicus Boulenger

Семейство Ranidae:

Rana amurensis Boulenger
Rana arvalis Nilsson
Rana asiatica Bedriaga
Rana chensinensis David
Rana esculenta L.

Rana lessonae Camerano
Rana nigromaculata Hallowell
Rana ridibunda Pallas
Rana temporaria L.

Морфологические отличия костей бесхвостых амфибий различного ранга были выявлены и описывались нами в ряде публикаций [106, 107, 109, 113-121, 125, 127, 128, 229, 231, 233-235]. Некоторые материалы приводятся в данной работе впервые.

При описании костей мы использовали терминологию различных авторов [158, 186, 192, 200, 236, 237, 242, 245, 253], лишь добавив названия таких элементов, как вертикальные и горизонтальные пластины невральной дуги позвонка.

2.2. Семейство Discoglossidae Gunther, 1858

Диагноз. Верхняя челюсть с зубами. Лобнотеменная кость одинарная или парная. Восемь опистоцельных пресакральных позвонков. По крайней мере личинки имеют на втором-четвертом позвонках свободные одноголовчатые ребра. Крестцовый позвонок двояковыпуклый, обычно, с расширенными диапофизами. Уростиль всегда с поперечными отростками; он сочленяется с крестцовым позвонком непарным или парным мышцелком. Лопатка и коракоид не срастаются друг с другом. Грудина хрящевая. Дистальная головка плечевой кости в той или иной степени смешена книзу. В кисти восемь косточек.

Состав. Около двух десятков современных и вымерших родов. Нами встречены остатки представителей *Alytes* Wagler, 1830; *Bombina* Oken, 1816; *Latonia* v. Meyer, 1843; *Ranomorphus* Ratnikov, 1993.

Под Alytes Wagler, 1830

Alytes sp. (рис. 2)

Материал: Кузнецова – позвонок.

Описание. Опистоцельный туловищный позвонок (рис. 2) с коротким centrum, выделяющимся по всей длине и слабо сжатым дорсовентрально. Вертикальные пластины невральной дуги уплощенные, расходятся от тела позвонка под углом около 45°. Горизонтальная пластина слабо выпуклая, без неврального отростка, очень короткая; ее передний край плавно вогнут. Вентральная поверхность невральной дуги выступает из-под дорсальной, имеющей плавные симметричные выемки, между которыми образуется задний шип, не выходящий за край вентральной поверхности. Диапофизы тол-

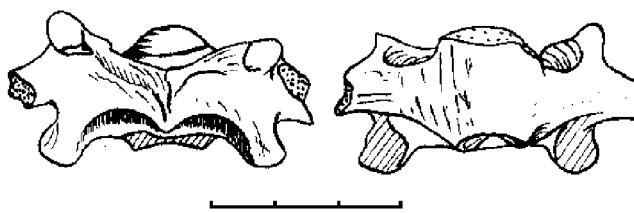


Рис. 2. *Alytes* sp., позвонок сверху и снизу, экз. ВГУ № 503/298, Кузнецова. Здесь и далее расстояние между штрихами на масштабной линейке соответствует 1 мм.

стые, отходящие от невральной дуги в стороны и назад. Своей морфологией образец существенно отличается от позвонков *Bombina* и *Discoglossus* и более близок таковым рода *Alytes* [225] и *Baleaphryne* [241]. Среди изображений позвонков, приведенных в последней работе, позвонок *Baleaphryne muletensis* наиболее близок описанному образцу, хотя его невральная дуга более короткая. В. Sanchiz [241] предлагает включить названную форму в род *Alytes*, в связи с чем образец из Кузнецовой также определен пока как *Alytes* sp. Видовая принадлежность его не ясна из-за отсутствия сравнимых образцов этого рода. Не исключено, что он может принадлежать и вымершему виду.

Геологическое и географическое распространение: миоцен?, поздний плиоцен-плейстоцен Европы [242]. Наш образец встречен в составе тираспольского фаунистического комплекса в бассейне Дона. Ныне представители рода обитают в Западной Европе [195].

Род *Bombina* Oken, 1816

Диагноз. Лобнотеменные кости парные, гладкие, обычно, разделены пожизненно сохраняющейся фонтанелью. Небные кости утрачены. Туловищные позвонки без ясновыраженных невральных отростков. Сакральный позвонок с расширенными диапофизами и непарным кондиллюсом для сочленения с уrostилем. Уростиль без дорсального гребня, с непарным котилюсом и широким невральным каналом. Надгрудинника нет. Плечевая кость относительно тонкая; дистальная головка и след олекранона смешены латерально, кубитальная ямка не выражена. Крыло подвздошной кости тонкое, слабо изогнутое, без дорсального гребня; верхний край acetabulum на одном уровне с дорсальным краем крыла; tuber superior (если имеется) лежит почти целиком позади переднего края ацетабулярной впадины. Рядом с отверстием для передней большеберцовой артерии на кости голени имеется очень короткая бороздка, а сама кость в вертикальной плоскости слабо S-образна, т.к. при прямом дорсальном крае с одной стороны от отверстия вентральный край слабо отклоняется вентрально, а с другой стороны от отверстия дорсальный край отклоняется дорсально.

Видовой состав. *Bombina bombina* (L., 1761); *B. variegata* (L., 1758); *B. orientalis* (Boulenger, 1890). Нами встречены остатки первых двух видов. Находки этого рода чрезвычайно редки, и в изученных материалах имеется всего несколько образцов. Это может быть связано с мелкими размерами животных, а также со специфичностью мест их обитания: мелкие, стоячие или медленно текущие водоемы, оказывающиеся вдалеке от области конечной аккумуляции. Виды этого рода обладают слабой межвидовой и сильной внутривидовой изменчивостью, что затрудняет их идентификацию.

Bombina bombina (L., 1761) – краснобрюхая жерлянка (рис. 3 а-б)

Материал: Кузнецова – плечевая и 3 подвздошные кости; Кролятник – плечевая и подвздошная кости.

Описание. Crista medialis и crista lateralis у плечевых костей короткие, не достигающие дистального конца crista ventralis, причем первый загнут вентрально (рис. 3 а).

M. Hodrova [207], вслед за B. Sanchiz, M. Mlynarski [243] и G. Böhme [188], указала ряд особенностей по которым возможно отличить *Bombina bombina* (L.) от *B. variegata* L.. Это более высокое tuber superior; более развитая pars descendens, что лучше заметно на junctura ilioischiadica; наличие шишечки (перегиба) на переднем крае нижнего ацетабулярного расширения. При этом ни один из признаков не является абсолютным, и рассматривать их надо только в совокупности. Сравнение описываемого материала с современным по указанным пунктам позволило полностью отвергнуть возможность отнесения его к виду *B. variegata*. Следует согласиться с М.Ходровой в том, что отсутствие или присутствие преацетабулярной ямки (признак, использовавшийся Б.Санчизом и М.Млынарским [243]) имеет небольшое систематическое значение, так как является неустойчивым. В нашем ископаемом материале преацетабулярная ямка имеется не на всех подвздошных костях. Сложнее обстоит дело при сравнении с третьим видом жерлянок, обитающих в России, - *Bombina orientalis* (Boulenger): все признаки, указанные выше для *B. bombina*, присутствуют и у *B. orientalis*, но при этом кажутся более четко выражеными. Таким образом, по этим признакам *B. bombina* занимает как бы промежуточное положение между *B. variegata* и *B. orientalis*. Последнее относится также и к описываемым остаткам (рис. 3 б), в силу чего предпочтительнее идентифицировать их с видом *B. bombina*.

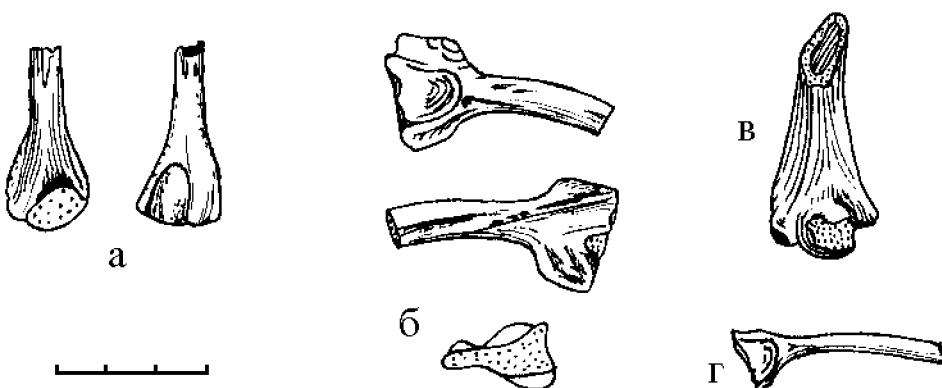


Рис. 3. Остатки жерлянок: а-б – *Bombina bombina*: а – плечевая кость снизу и сверху, экз. ВГУ № 503/98, Кузнецова; б – подвздошная кость сбоку, изнутри и *junctura ilioischiadica*, экз. ВГУ № 503/1, Кузнецова; в-г – *Bombina variegata*: в – плечевая кость снизу, экз. ВГУ № 561-1/20, Черный Яр; г – подвздошная кость сбоку, экз. ВГУ № 501-1/16, В.Вершина-1.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен-голоцен Европы [207, 210, 242, 244]. Наши материалы встречены в составе тираспольского фаунистического комплекса в бассейне Дона. Ныне обитает в Центральной и Восточной Европе. Граница распространения доходит на север примерно до 58° с.ш., на восток - до Урала, на юг - до Черного моря, Волгоградской области [17].

Bombina variegata L., 1758 – желтобрюхая жерлянка (рис. 3 в-г)

Материал: Вольная Вершина-1 – подвздошная кость; Градижск – плечевая кость; Черный Яр-Нижнее Займище – плечевая кость.

Размеры и форма *crista medialis* и *c.lateralis* плечевой кости очень изменчивы, но ни у одного из шести имеющихся сравнительных экземпляров *B.bombina* латеральный гребень не достигает такого размера, как у ископаемого образца (рис. 3 в). Зато максимальное сходство он демонстрирует с одним из трех сравнительных образцов *B.variegata*. У *B.orientalis* гребни развиты еще сильнее.

Подвздошная кость (рис. 3 г) принадлежит очень мелкой особи и составляет в длину около 5 мм. *Tuber superior* едва проявлено, *pars descendens* очень слабо развита и, наверное, без перегиба (нижняя часть *pars descendens* повреждена). По своей морфологии он сведен с рисунком подвздошной кости *Bombina variegata* [188].

Геологическое и географическое распространение. Верхний плиоцен-нижний плейстоцен?, верхний плейстоцен-голоцен Центральной Европы [207, 242]. Наши материалы встречены в составе тираспольского фаунистического комплекса в бассейнах Дона и Днепра и в составе хазарского комплекса на Нижней Волге. Ныне распространена в Центральной и Южной Европе, в том числе - в Закарпатской Украине [17].

Bombina sp.

Материал: Владимировка – уростиль; Вольная Вершина-1 – 2 плечевые и одна кость голени; Кролятник – 2 кости голени; Кузнецова – кость голени; Старая Калитва-2 – плечевая кость.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен? – плейстоцен Европы [217]. Наши остатки встречены в составе тираспольского и сингильского фаунистических комплексов в бассейне Дона. В настоящее время представители рода распространены в Европе и Азии [12].

Род *Latonia* H. v. Meyer, 1843

Latonia sp. (рис. 4 а)

Материал: Долинское – подвздошная кость.

Описание. Фрагмент подвздошной кости (рис. 4 а) составляет 10 мм в длину. Крыло слабо изогнуто, с дорсальным гребнем, который на образце почти полностью разрушен, за исключением самой задней части. *Tuber superior* вытянутой формы, широкое, наклонено вперед; в его передней части наблюдается довольно крупный валик, за которым заметна вытянутая уплощенная площадь

pars ascendens, часть acetabulum и pars descendens. Верхний край acetabulum на одном уровне с нижним краем ala. Преацетабулярная зона узкая, с преацетабулярной ямкой. На медиальной стороне согрессус наблюдается ясно выраженная депрессия. Наличие этой депрессии и отверстий перед tuber superior исключает отнесение образца к роду *Rana*. Сохранившиеся детали строения совпадают с описаниями и рисунками подвздошных костей рода *Latonia* [212, 213, 238]. Видовая идентификация образца пока невозможна.

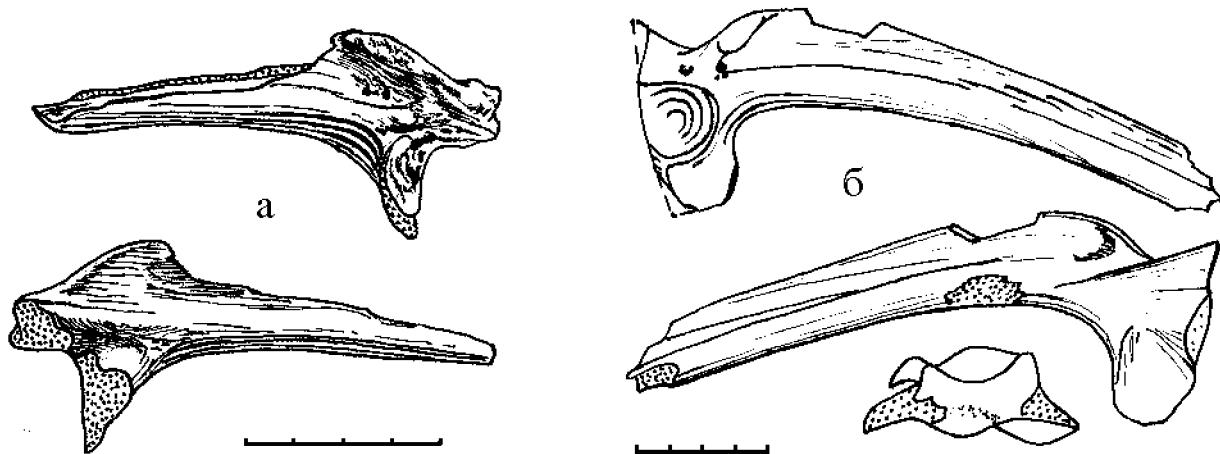


Рис. 4. Подвздошные кости ископаемых круглоязычных: а – *Latonia* sp., сбоку и изнутри, экз. ВГУ № 618/6, Долинское; б – *Ranomorphus similis*, сбоку, изнутри и *junctura illoischadica*, экз. ВГУ № 530/14, Коротояк.

Замечание. До сих пор не ясна систематическая принадлежность сакрального позвонка из местонахождения Урыв-2. Первоначально относя этот позвонок к роду *Rana* [102], мы, тем не менее, не исключали возможность принадлежности его к другому роду и даже семейству. Эта кость имеет много общего с крестцовыми позвонками лягушек: тело позвонка с выпуклым котилюсом и двойным выпуклым контилюсом; поперечные отростки цилиндрической формы с хорошо заметным гребнем, проходящим от одного отростка через невральную дугу до другого. Но этими же особенностями обладают и крестцовые позвонки рода *Latonia*, изображенные М.Млынарским [222]. Описанный в этой работе *Discoglossus giganteus* Wettstein-Westerheimb признан сейчас младшим синонимом *Latonia* [238, 243]. При этом, в отличие от большинства экземпляров *Rana*, у которых поперечный гребень наклонен вперед или вертикален, на нашем образце поперечный гребень наклонен назад, так же как и маленький отросток в месте слияния правой и левой ветвей этого гребня. У *Latonia kolebabi* Spinar, судя по схематическому изображению ее sacrum [246], по-видимому, имеет место подобное положение поперечного гребня. Поэтому позже [109] мы определили этот образец как *Latonia* sp.. Но недавно мы обнаружили похожую картину на одном или двух сакрумах *Rana temporaria*.

Геологическое и географическое распространение: верхний олигоцен-плиоцен Европы [238]. Остатки представителей этого рода найдены в среднемиоценовых-плиоценовых местонахождениях Ставропольского края и Украины [16, 173, 174, 238]. Наш материал встречен в составе уривского фаунистического комплекса в бассейне Дуная.

Род *Ranomorphus* Ratnikov, 1993

Диагноз. Крыло подвздошной кости цилиндрической формы, его дорсальный край на одном уровне с верхним краем acetabulum; дорсальный гребень высокий, его наивысшая точка находится чуть впереди tuber superior; pars ascendens умеренной длины; pars descendens широкая, ее передний край образует с ala угол менее 90°; субацетабулярная зона широкая, преацетабулярная – умеренной ширины, преацетабулярная ямка отсутствует; tuber superior выпуклое, четко ограничено от дорсального гребня, расположено над передним краем acetabulum и наклонено вперед, образуя с передним краем pars ascendens угол несколько больше 90°; в задней части согрессус ilii имеется утолщение (tuber interiliaca), располагающееся чуть выше центра acetabulum..

Из четырех европейских родов, объединяемых в семейство круглоязычных, данный род по строению подвздошной кости наиболее сильно отличается от *Bombina* и *Alytes* наличием высокого

дорсального гребня и хорошо развитым tuber superior. От *Latonia*, описание подвздошной кости которой приведено в нескольких работах [212, 213, 222, 243], отличается отсутствием депрессии на медиальной стороне сорпус, наличием tuber interiliaca и более выпуклым tuber superior, которое расположено над передним краем acetabulum, а не перед ним, как у *Discoglossus* [188, 195].

Видовой состав. Один вид – *Ranomorphus similis* Ratnikov, 1993.

Замечания. По наличию tuber interiliaca, свойственному подвздошным костям ряда родов Discoglossidae, описанный род также отнесен нами к этому семейству. В. Sanchiz [242] поместил его в состав семейства Rhacophoridae. Вместе с тем отмечается значительное сходство очертаний описанной подвздошной кости с таковыми у рода *Rana*. У одного из наших сравнительных образцов *Rana ridibunda* наблюдается интерилиакальный бугор; похожая структура наблюдается на одном из экземпляров *Rana arvalis* в коллекции Böhme из местонахождения Пизеде. Однако, в обоих случаях размеры этого бугра значительно меньше, чем у *Ranomorphus*.

Ranomorphus similis Ratnikov, 1993 (рис. 4 б)

Материал. Коротояк – одна целая и два обломка подвздошных костей.

Описание. См. диагноз рода (рис. 4 б).

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен, (урывский фаунистический комплекс) бассейна Дона.

2.3. Семейство Pelobatidae Bruch, 1861

Диагноз. Озубленные верхнечелюстные, носовые, лобнотеменные и чешуйчатые кости могут иметь бугорчатую или ямчатую скульптуру. Позвонки процельные. Крестцовый позвонок с одинарным кондиллюсом и сильно расширенными поперечными отростками, придающими ему вид бабочки. Уростиль свободный или срастается с сакрумом. Ключица сравнительно массивная, изогнутая в форме лука. Клейтрум имеет V-образную форму. Ширина уплощенной медиальной части коракоида чуть больше массивной латеральной; медиальный край кости округлый. Кубитальная ямка плечевой кости открывается с латеральной стороны, дистальная головка смешена латерально. Radioulna имеет несимметрично развитые срединные бороздки (на медиальной стороне глубже, чем на латеральной). Крыло подвздошной кости сравнительно тонкое, изогнутое, без дорсального гребня.

Состав. Десять современных и несколько вымерших родов, из которых нами в ископаемом состоянии на территории Восточно-Европейской равнины встречены *Eopelobates* Parker, 1929 и *Pelobates* Wagler, 1830.

Замечания. Следует отметить, что если опознание семейства чесночниц на ископаемом материале не вызывает затруднений, то намного более сложным является выделение его родов и видов. Остатки этих форм так близко похожи друг на друга, что для их идентификации пригодны лишь немногие кости.

Общие для обоих родов особенности скелета (насколько их удалось установить путем сравнения и по литературным данным) сводятся к следующим: позвонки с округлыми котилюсами и кондиллюсами; поперечные отростки грудных позвонков круглы и в той или иной степени искривлены, а брюшных - круглы и направлены вперед; головка лопатки разделена на pars acromialis и pars glenoidalis, перекрывающие друг друга; tuber superior на подвздошной кости отсутствует, на его месте имеется глубокая крациомедиальная борозда; сорпус ossis ilii на медиальной стороне несет симфизную площадку, которая расположена под углом к остальной медиальной поверхности кости.

Находок остатков рода *Eopelobates* немного, и почти все они фрагментарны. Преобладающая же часть костей пелобатид несомненно принадлежит роду *Pelobates*. Поэтому, ввиду отсутствия в нашем распоряжении достаточного количества сравнительных материалов по первому роду, я отнес ко второму большинство неоплайстоценовых остатков, не отличающихся морфологически от соответствующих эталонных образцов этого рода.

Род *Pelobates* Wagler, 1830

Диагноз. Боковая затылочная и переднеушная кости у взрослых особей всегда сросшиеся, с хорошо заметными следами присоединения парасфеноида, лобнотеменной и чешуйчатой костей; отверстие для V-VII нервов незамкнутое, имеет форму четырехугольника и относительно умень-

шается с увеличением размеров животного; condylus occipitalis, сравнительно широкий вверху, примерно с середины резко сужается книзу. *Sphenethmoideum* имеет сильно развитый, длинный и массивный передний отросток и длинные, тонкие боковые; дорсальная и вентральная поверхности несут следы контактов с парасфеноидом, лобнотеменными и носовыми костями. Верхнечелюстная, носовая, лобнотеменная и чешуйчатая кости со скульптурой, представленной мелкими бугорками, часто сливающимися в валики, разделенные желобками. Лобнотеменная кость непарная, более или менее изометрическая, толстая, выпуклая, с отпечатком (*incrassatio frontoparietalis*) на вентральной стороне, вытянутым в передне-заднем направлении; у самок скульптура в центральной части кости выражена значительно слабее, чем у самцов, или отсутствует. Ширина тела парасфеноида не больше ширины боковых отростков; задний отросток отсутствует или очень короткий. Крыловидная кость субтреугольной формы с несколько оттянутыми углами, возникшей благодаря сильному расширению *ramus anterior*. *Goniale* узкое и высокое; коронOIDНЫЙ отросток низкий; желоб для Меккелева хряща в заднем отделе занимает верхнюю часть кости, но затем быстро расширяется на всю ее высоту. Атлас с двумя раздельными котилюсами. Вертикальные пластины невральных дуг туловищных позвонков без отверстий для нервов; на горизонтальных пластинах присутствуют невысокие неврапофизы и заметны в той или иной степени развитые боковые гребни, что отличает род *Pelobates* от *Eopelobates* [212, 243]; медиальные части горизонтальных пластин оттянуты назад, а спереди имеются выемки. Уростиль срастается с сакральным позвонком. Ключица изогнута в форме лука. Клейтрум V-образной формы, причем *lamina marginalis cleithri* сильно расширена в проксимальной части. Лопатка удлиненной формы; *facies lunata* не развернута наружу, *crista longitudinalis* слабо выражена; имеется очень высокая *tenuitas cristaformis*, протягивающаяся вдоль *margo anterior* от начала *pars acromialis* почти до конца *corpus scapulae*. Ширина *extremitas lateralis* коракоида примерно равна ширине *extremitas medialis*; медиальный край закруглен. Дорсальная поверхность дистального конца плечевой кости выпуклая, ось следа олекранона совпадает с длинной осью кости или едва смешена книзу; на проксимальном конце развиты два гребня: *crista ventralis* и *crista ventralis secundaria*. *Radioulna* имеет несимметрично развитые срединные бороздки (на медиальной стороне глубже, чем на латеральной). Площадка на седалищной кости для прикрепления мускулов задней конечности узкая, в связи с чем кость сильно вытянута в дорсовентральном направлении, ее края образуют почти правильный эллипс; наибольшая ширина кости примерно на уровне ее середины. Бедренная кость умеренно массивная, без гребня, плавно расширяющаяся к концам, с округлыми эпифизами. *Crus* – короткое, быстро расширяющееся к концам, в средней части (в области *foramen nutritium*) округлого сечения; на медиальной стороне кости срединная борозда глубже с проксимального конца, на латеральной стороне – с дистального; диаметр сечения *tibia* меньше, чем *fibula*; эпифизы округлы; возле *foramen nutritium* имеется короткая бороздка. *Fibulare* и *tibiale* частично перекрываются своими эпифизами, в связи с чем у первой кости они сильно расширены и округлы в сечении, а у второй – сплюснуты и имеют в сечении форму клиньев. "Лопата" в виде широкой пластиинки сегментовидной формы.

Видовой состав. Четыре современных вида, из которых *P. fuscus* (Laur., 1768) и *P. syriacus* Boett., 1889 встречены нами в плиоцен-антропогеновых отложениях Восточно-Европейской равнины.

Pelobates fuscus (Laur., 1768) – обыкновенная чесночная (рис. 5)

Материал: большое количество различных костей скелета из местонахождений: Анцелович, Архиповка, Бессергеновка, Владимировка, Волчанска, Вольная Вершина, Гадяч, Гуньки, Змеевка-2, Козий овраг, Котловина, Кузнецова, Мастюжинка, Озерное, Перевоз, Посевкино, Посудичи, Репное, Россось, Рудный, Средняя Ахтуба, Старая Калитва, Холки, Черный Яр-Нижнее Займище.

Описание. Сфенэтмоид (рис. 5 а) удлиненной формы; ростральный отросток субтреугольный, с узким основанием и пережимом в передней части; на дорсальной поверхности кости видна треугольная возвышенная площадка, которая была окружена не контактировавшими в этом месте лобнотеменными и носовыми костями.

Верхнечелюстная кость (рис. 5 б) высокая; ее передний край чаще спрямлен; задний конец лицевой части закруглен или образует короткий отросток; задний конец небной части закруглен.

Передний и задний концы носовой кости (рис. 5 в) закруглены; передне-боковой край образует резкий уголообразный выступ.

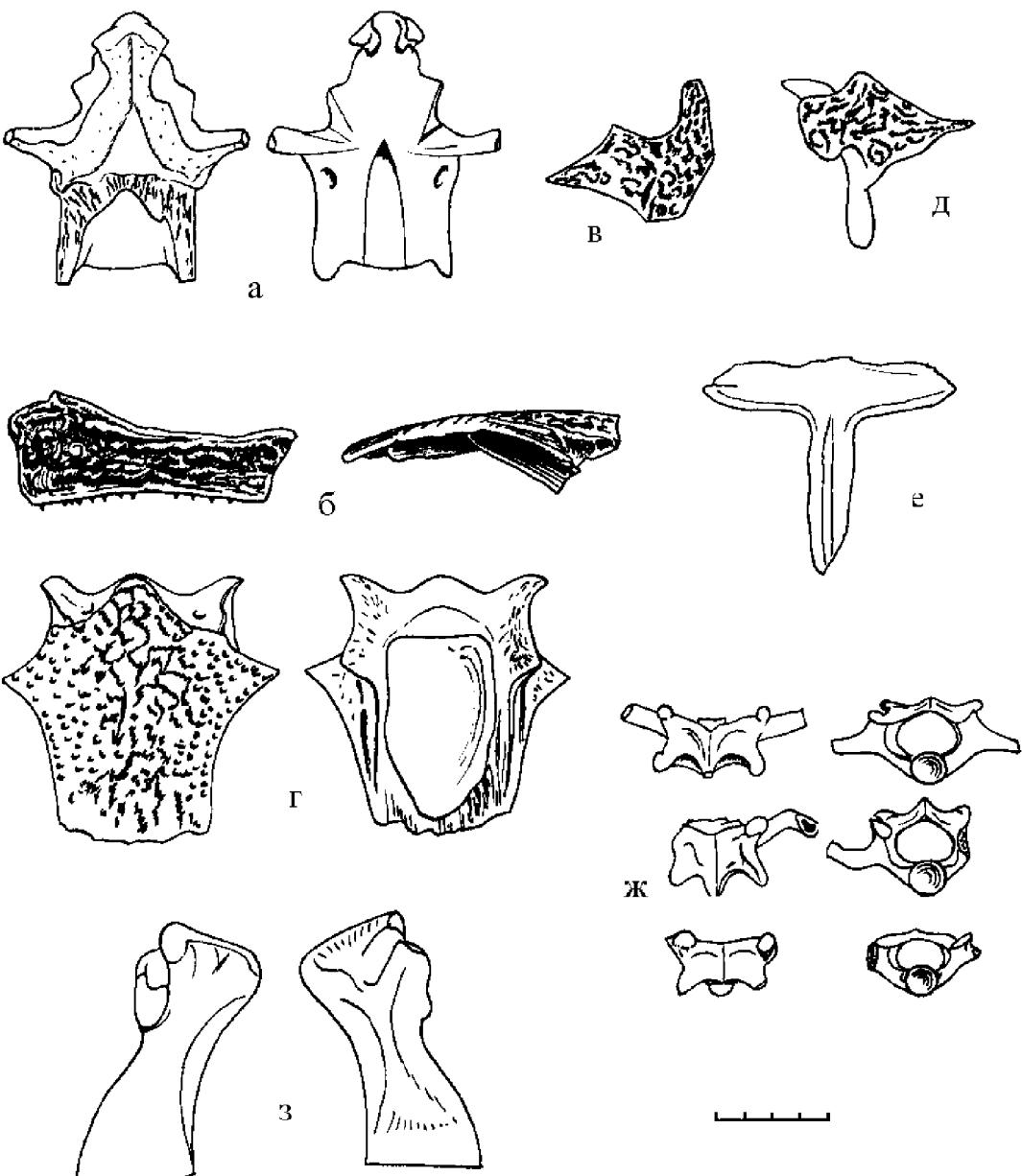


Рис. 5. Остатки *Pelobates fuscus*: а – сphenэтмоид сверху и снизу, экз. ВГУ № 559-2/1166, Змеевка-2; б – верхнечелюстная кость сбоку и сверху, экз. ВГУ № 561-3/32, Черный Яр; в – носовая кость сверху, экз. ВГУ № 559-2/885, Змеевка-2; г – лобнотеменная кость сверху и снизу, экз. ВГУ № 559-2/889, Змеевка-2; д – чешуйчатая кость сбоку, экз. ВГУ № 559-2/883, Змеевка-2; е – парасфеноид сверху, экз. ВГУ № 559-2/450, Змеевка-2; ж – туловищные позвонки сверху и спереди, экз. ВГУ № 503/121, 122, 123, Кузнецова; з – лопатка снаружи и изнутри, экз. ВГУ № 559-1/1167, Змеевка-2.

Лобнотеменная кость (рис. 5 г) выпуклая в центральной части; задний край дорсальной поверхности ограничен гребнем; передний край кости слабо зазубрен; контур *incrassatio frontoparietalis* замкнут, его задний край прямой или вогнут.

Pars horizontalis чешуйчатой кости (рис. 5 д) с невысоким округлым отростком в верхней части, ее высота значительно меньше длины.

Ширина тела парасфеноида (рис. 5 е) меньше или равна ширине боковых отростков; задний отросток отсутствует или заострен.

Горизонтальные пластины невральной дуги позвонков (рис. 5 ж) сравнительно короткие.

Медиальный край *pars acromialis* лопатки (рис. 5 з) примерно перпендикулярен удлинению кости; передний край почти прямой или слабо изогнут.

Геологическое и географическое распространение: Плиоцен - голоцен Европы [223, 242]. Южная половина Восточно-Европейской равнины; плиоцен - голоцен [145, 147-154, 174, а также наши материалы]; Северное Причерноморье, меотис и плиоцен [174]. Ныне ареал вида тянется на

восток до Западного Казахстана (примерно до 70° в.д.), на юг – до Аральского моря, Северного Кавказа, на север – до Ленинградской и Калининской областей (примерно до 60° с.ш.) [17].

Замечания. Сообщения о находках остатков *Pelobates fuscus* в голоценовых и верхненеоплейстоценовых отложениях Беларуси [53, 58] ошибочны.

В двух нижнеплейстоценовых местонахождениях (Посевкино и Перевоз Тамбовской области) встречены обломки лобнотеменных костей чесночницы, имеющие некоторые морфологические отличия от соответствующих костей номинативного подвида *P. fuscus fuscus*, доминирующего в наших ископаемых материалах. На основе этих остатков выделен новый подвид [106].

Pelobates fuscus dispar Ratnikov, 1993 (рис. 6 а)

Материал. Перевоз – два обломка лобнотеменных костей; Посевкино – лобнотеменная кость.

Описание. Каудальный край дорсальной поверхности лобнотеменной кости лежит позади каудального края вентральной поверхности; каудальный край *incrassatio parietalis* сильно выгнут в оральном направлении (рис. 6 а).

Геологическое и географическое распространение: нижний неоплейстоцен (тираспольский фаунистический комплекс) бассейна Верхнего Дона.

Замечания. Возможно, к этому же подвиду относится лобнотеменная кость чесночницы из местонахождения Озерное [121].

Pelobates syriacus Boett., 1889 – сирийская чесночница (рис. 6 б-ж)

Материал: Бессергеновка – парасфеноид; Дальняя – позвонок; Долинское – сфенэтмоид; Котловина-1 – 3 позвонка.

Описание. Сфенэтмоид сохранился не полностью: разрушена его передняя часть (рис. 6 б). В отличие от *P. fuscus*, возвышенная площадка на дорсальной поверхности кости пятиугольной формы.

Ширина тела парасфеноида (рис. 6 в) значительно меньше ширины боковых отростков, задний отросток широкий и тупой.

Горизонтальные пластины невральной дуги позвонков (рис. 6 г-ж) сравнительно длинные. Следует отметить большие размеры тела брюшного позвонка из Котловины по сравнению с современными аналогами *Pelobates syriacus*.

Геологическое и географическое распространение: верхний плейстоцен-голоцен, возможно верхний миоцен-верхний плейстоцен Израиля, Греции, Польши и Словакии [242]. Наши материалы встречены в составе молдавского, урывского и тираспольского фаунистических комплексов Украины и Молдовы.

Pelobates sp.

Материал: большое количество костей, представляющих почти все элементы скелета из местонахождений: Анцлович, Артемово, Архиповка, Бессергеновка, Березовка, Верхний Ольшан, Владимировка, Волчанская, Вольная Вершина, Гадяч, Гуньки, Долинское, Донская Негачевка, Змевка-1,-2, Ильинка, Карай-Дубина, Козий овраг, Коротояк-белогорье, Котловина-1,-2, Кролятник, Крыжановка, Кузнецова, Купино, Морозовка, Ниновка, Новотроицкое, Озерное, Перевоз, Посевкино, Репное, Россось, Средняя Ахтуба, Старая Калитва-1,-2, Тихоновка, Холки, Черный Яр-Нижнее Займище, Чигирин, Эльтиген, Яблочково.

Геологическое и географическое распространение: Верхний олигоцен Германии [193]; миоцен-голоцен Европы [155, 242]. Наш материал происходит из местонахождений, охватывающих весь район исследований в стратиграфическом интервале от плиоцена до голоцена. Ныне представители рода распространены в Европе, Азии и Африке [13].

Род *Eopelobates* Parker, 1929

Eopelobates sp. (рис. 6 з-к)

Материал: Долинское – верхнечелюстная, подвздошная и кость голени; Одесские катакомбы (Западная) – верхнечелюстная кость.

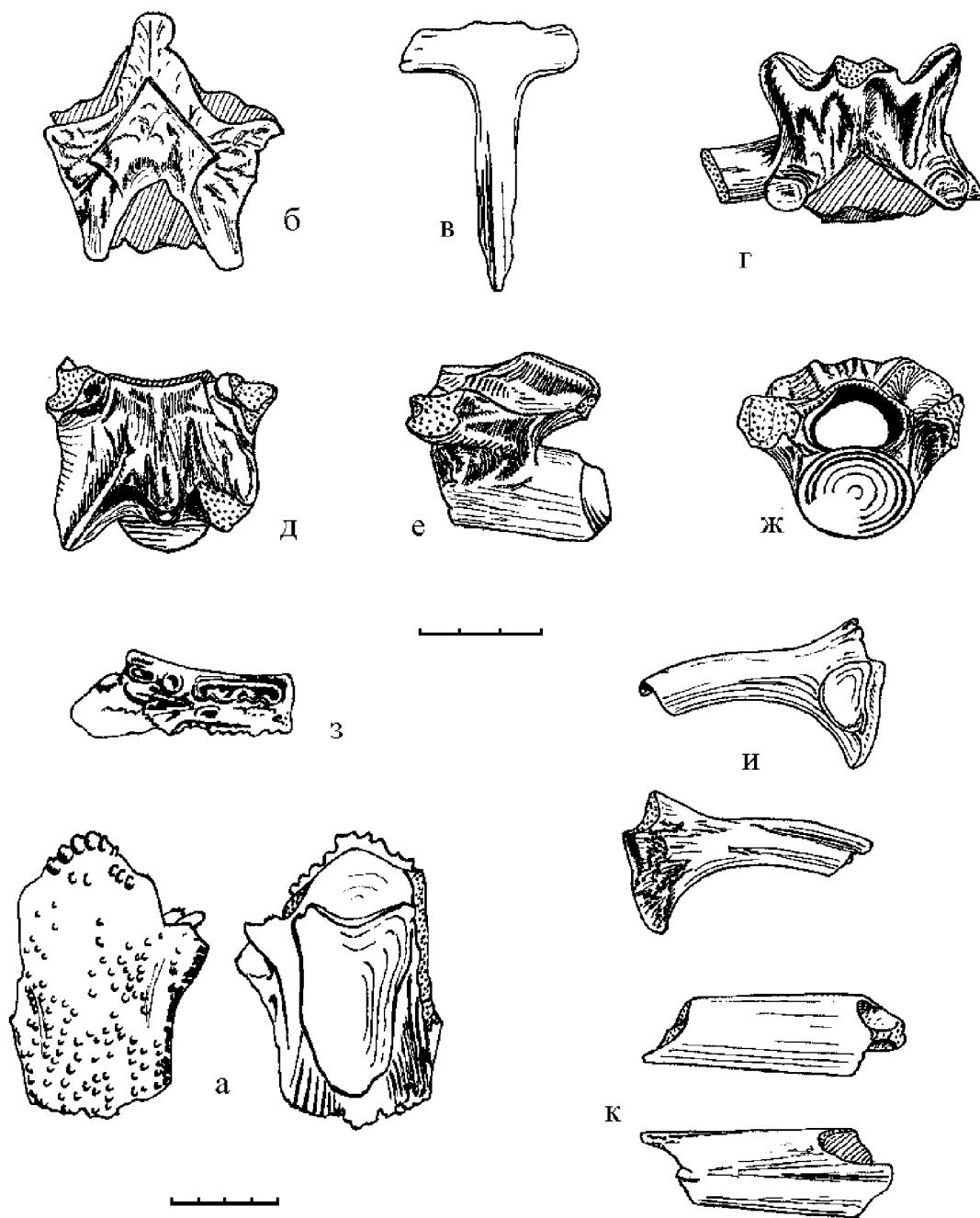


Рис. 6. Остатки чесночниц: а – *Pelobates fuscus dispar*, лобнотеменная кость сверху и снизу, экз. ВГУ № 515/56, Поревкино; б–ж – *Pelobates syriacus*: б – сphenэтмоид сверху, экз. ВГУ № 618/47, Долинское; в – парасфеноид снизу, экз. ВГУ № 624-1/3, Бессергеновка; г – грудной позвонок сверху, экз. ВГУ № 618/76, Котловина-1; д–ж – брюшной позвонок сверху, сбоку и спереди, экз. ВГУ № 618/77, Котловина-1; з–к – *Eopelobates* sp.: з – верхнечелюстная кость, экз. ВГУ № 540/15, Западная Пещера; и – подвздошная кость сбоку и изнутри, экз. ВГУ № 618/1, Долинское; к – кость голени сверху и снизу, экз. ВГУ № 618/36, Долинское.

Описание. Фрагменты верхнечелюстных костей (рис. 6 з) несут скульптуру, состоящую из ямок различного размера, ограниченных костными гребнями, в отличие от скульптуры видов рода *Pelobates* [207, 212, 243].

Разделение родов *Pelobates* и *Eopelobates* по подвздошным костям связано с трудностями, и этой проблеме было посвящено несколько работ. Б. Санчиз и М. Млынарский [243] указали на то, что идентификация может быть проведена по наличию или отсутствию бороздчатости на внутренней стороне pars descendens и на нижнем ацетабулярном уровне, то есть на площадке, где обе под-

вздошные соединяются вместе. М. Ходрова [207] считает, что этот признак не надежен, так как его присутствие зависит от размеров особей в пределах одного и того же вида. Наши наблюдения подтверждают этот вывод. С другой стороны, М.Ходрова разделила подвздошные кости по относительной ширине ацетабулярной области в сравнении с размерами *corpus ossis ilii*, но указала, что диагностическое значение этой дифференциации всё еще остается неопределенным. Позднее она [213] предложила другие критерии. Среди них – наличие хорошо заметной борозды на медиальной стороне *ala*, которая у корня крыла пересекает дорсальный край кости и видна с латеральной стороны у рода *Pelobates*, тогда как у *Eopelobates* она не пересекает дорсальный край и с латеральной стороны не видна. Другой признак – четко ограниченная симфизная площадка у *Pelobates*, особенно в области *pars descendens*, и нечеткая граница этой площадки у *Eopelobates*. Я проверил эти особенности на своем сравнительном материале, и они подтвердились. Описываемый ископаемый образец (рис. 6 и) имеет особенности, свойственные роду *Eopelobates*: борозда, не достигающая дорсального края кости и незаметная с латеральной стороны, а также наличие бороздок на симфизной площадке, некоторые из которых продолжаются за её границу, делая её нечеткой. Следует отметить очень ровную поверхность *pars ascendens*, что также может служить отличительной особенностью *Eopelobates*, поскольку все современные образцы *ilia* рода *Pelobates* в нашей сравнительной коллекции имеют волнистую поверхность этого элемента. М. Ходрова [213] указывала и третий критерий , а именно степень развития *pars ascendens* и *pars descendens*, который мы пытались применить, определив фрагменты подвздошных костей из Коротояка и Котловины как *Eopelobates* sp. [102, 109, 228]. Но сейчас кажется, что этот критерий не достаточно надежен, особенно в случаях сильных повреждений тела кости, и указанные образцы определяются как *Pelobates* sp. на основании двух первых критериев.

Кость голени сохранилась частично (рис. 6 к). Её ширина увеличивается постепенно, как у лягушек, но срединные бороздки развиты асимметрично, как у чесночниц: с одной стороны широкая, неглубокая борозда, а с другой – она отсутствует. Поперечные сечения *tibia* и *fibula* овальные, одно немного больше другого, с длинными осями, расположенными под тупым углом друг к другу. Наличие асимметрии срединных бороздок свидетельствует о близости к современным видам чесночниц, но у них расширение голени происходит заметно резче.

Геологическое и географическое распространение: Монголия, верхний мел [194]; Западная и Центральная Европа, верхний мел - верхний плиоцен [207, 213, 245]. Наши материалы встречены в составе молдавского и урывского фаунистических комплексов Украины и Молдовы.

2.4. Семейство *Palaeobatrachidae* Cope, 1865

Диагноз. Водные бесхвостые, сильно напоминающие род *Xenopus* по форме тела, но короче, достигающие длины более 120 мм. Череп закруглен спереди, обычно, ширина больше длины. Орбиты большие, сдвинутые вперед; верхняя челюсть с зубами; лобнотеменная кость одинарная; носовые кости изогнуты и разделены; переднеушная кость имеет выступающую слуховую капсулу; чешуйчатая кость с расширенной *pars lateralis* и коротким *processus columellaris*; парасфеноид кинжаловидный, без боковых отростков; крыловидная кость имеет три ветви, из которых *ramus medialis* заметно шире и длиннее; сошник и квадратноскуловая кость могут присутствовать. Позвоночник состоит из девяти процельных позвонков. Первый и второй, а так же седьмой, восьмой и девятый или только восьмой и девятый позвонки сросшиеся. Последние образуют, таким образом, сложный крестец. Поперечные отростки восьмого и девятого, а иногда и седьмого, позвонков также сросшиеся и образуют заметные сакральные крылья. В течение онтогенеза развиваются пять пар свободных ребер, которые на взрослой стадии срастаются с поперечными отростками второго-шестого позвонков. Уростиль присоединен к сакральному позвонку двумя кондилюсами. У молодых особей на уростиле наблюдаются до трех постсакральных позвонков, иногда с короткими поперечными отростками. Лопатка короткая, маленькая, нерасщепленная; коракоид клювовидный; *radius* и *ulna* сросшиеся. *Metacarpalia*, обычно, такой же длины, что и *antebrachium*; фаланговая формула четырехпалой передней конечности 2-2-3-3. Тазовый пояс образован тремя парами изолированных костей: двумя подвздошными, двумя седалищными и двумя лобковыми.

Состав. Роды *Albionbatrachus* Meszoely, Špinar et Ford, 1984; *Messelobatrachus* Wuttke, 1988; *Palaeobatrachus* Tschudi, 1839; *Pliobatrachus* Fejervary, 1917. На территории Восточной Европы нами встречены остатки рода *Pliobatrachus* Fejervary.

Род *Pliobatrachus* Fejervary, 1917

Диагноз. Геологически самый молодой, крупный палеобатрахид. Верхнечелюстная кость с небольшим количеством зубов (около 8) сзади и диастемой спереди. Предчелюстная кость озублена. Лобнотеменная кость толстая, гладкая. Goniale массивное, с двумя расположенными рядом коронOIDНЫМИ отростками, направленными соответственно дорсолатерально и дорсомедиально. Позвонки с сильно сдавленными дорсовентрально телами и месяцевидными котилюсами. Сакрум образован срастанием трех позвонков. Уростиль с processus intercondylicus, круглым невральным каналом и горизонтальной пластинкой. Radioulna с асимметрично развитыми sulcus longitudinalis и месяцевидной ямкой сверху у проксимального конца. Тело подвздошной кости утолщено в нижней части; pars descendens, дорсальный гребень и преацетабулярная ямка отсутствуют; tuber superior единичное, расположено дорсолатерально у основания крыла кости, несколько впереди переднего края acetabulum; на медиальной стороне крыла, несколько впереди tuber superior начинается неглубокий желоб, тянувшийся вдоль ala и придающий его сечению форму, напоминающую шестерку.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. К настоящему времени известно уже довольно значительное количество местонахождений, в которых обнаружены остатки представителей рода *Pliobatrachus*. Но, тем не менее, таксономический статус этих находок до сих пор остается окончательно не выясненным. Впервые вид *Pliobatrachus langhae* был описан [202] из местонахождения Бетфия в Румынии по сакруму и уростилю и помещен в семейство Bufonidae. Позднее этот вид был найден также в Польше, Венгрии, Германии, причем к нему были отнесены и другие элементы скелета. После ревизии всех известных скелетных остатков [254] род *Pliobatrachus* был помещен в семейство Palaeobatrachidae. Б. Санчиз и М. Млынарский [243] расширили диагноз рода описанием дополнительных скелетных элементов. Таким образом, *Pliobatrachus* оказался вторым родом в семействе Palaeobatrachidae, строением некоторых костей отличающимся от рода *Palaeobatrachus*, и включающим единственный вид *Pliobatrachus langhae* Fejervary. Его стратиграфическое распространение оценивалось в интервале от плиоцена до гюнц-миндельского межледниковых [223, 254], в отличие от рода *Palaeobatrachus*, существовавшего с верхнего палеоцене до миоцена [245, 254]. Такая возрастная привязка, видимо, способствовала отнесению всех плиоценовых остатков с признаками семейства палеобатрахид к одному виду *Pliobatrachus cf. langhae* [243]. Правда, М. Млынарский [223] замечает, что между некоторыми одноименными костями, происходящими из различных местонахождений Польши, имеются незначительные морфологические отличия, которые могут указывать на наличие разных форм, но и могут быть лишь популяционной изменчивостью.

Употребление "cf." было позднее объяснено [244]. Эти авторы отмечают, что элементы, по которым вид был описан первоначально, имеют низкое таксономическое значение из-за слабой морфологической изменчивости среди Palaeobatrachidae. В связи с этим они считают невозможным использование видового названия *Pliobatrachus langhae* для элементов, описанных не из типового местонахождения, без какого-либо ограничения, которым и является "cf." в видовом названии.

Находки новых местонахождений с плиобатрахусами еще более усложнили оценку таксономического статуса их остатков. М. Ходрова [208], изучив фауну местонахождения Ивановце, утверждает, что там находятся остатки по крайней мере двух форм. При этом они обнаруживают морфологическое сходство в строении лобнотеменных костей, уростилей и коракоидов с разными подродами рода *Palaeobatrachus*. Подвздошные кости обнаруживают очень большую изменчивость в форме tuber superior, от одинарного, как в диагнозе рода *Pliobatrachus* [243], до двураздельного, свойственного большинству видов *Palaeobatrachus* [254]. Она определяет находки плиобатрахусов лишь до рода [207, 208] и предлагает рассмотреть возможность происхождения различных форм этого рода от представителей разных подродов *Palaeobatrachus*. В противоположность ей, М. Млынарский и др. [224] определили две подвздошные кости Palaeobatrachidae из плиоценового местонахождения Венже-II как *Palaeobatrachus* sp. и *Pliobatrachus cf. langhae*.

Таким образом, мнения различных европейских специалистов о систематическом составе рода *Pliobatrachus* расходятся. Однако, стратиграфическое значение этой вымершей группы очень велико, что является дополнительным стимулом к ее изучению. В частности, необходимо выяснить, сколько видов палеобатрахид существовало в плиоцене-плейстоцене Европы. Несходство в морфологии одноименных костей в разных местонахождениях может иметь различную интерпре-

тацию, влекущую за собой довольно серьезные последствия. Если согласиться с существованием более, чем одного вида, то следует установить критерии их разделения. В этом случае становится необоснованной видовая идентификация большинства костных остатков *Pliobatrachus cf. langhae*, и не только потому, что многие кости вообще до вида не определимы (Sanchiz, Mlynarski, 1979), но и потому, что нужно решить, какие из элементов соответствуют первоначально описанному виду [202], а какие – новому.

Признание существования единственного вида с сильной внутривидовой изменчивостью ставит под сомнение правомерность выделения рода *Pliobatrachus* в связи со сходством морфологии его костей с родом *Palaeobatrachus* [208, 243, 254].

Этот вопрос вряд ли можно будет решить до получения достаточно представительных материалов, которых в настоящее время явно не достаточно.

Учитывая, что весь восточноевропейский материал происходит из молодых отложений, в которых остатки рода *Palaeobatrachus* еще не были найдены, а существование других видов *Pliobatrachus* не доказано, мы сочли возможным описать его под видовым названием *Pliobatrachus cf. langhae* [118].

Pliobatrachus cf. langhae Fejervary, 1917 (рис. 7, 8)

Материал: Апастово - сочленовая, плечевая кости и уростиль; Верхний Ольшан – 2 предплечевые и подвздошная кости; Козий овраг – сочленовая кость; Коротояк белогорский – сферонетмоид, лобнотеменная, 15 сочленовых, 6 плечевых, 10 предплечевых, 14 подвздошных костей, 6 тулowiщных позвонков, 1 сакрум, 4 лопатки, 2 коракоида, 8 костей голени и астрагал; Ливенцовка-5 - подвздошная кость; Подгоры – 2 подвздошные и кость голени; Старая Калитва-1 – 2 сочленовые, предплечевая, 5 подвздошных костей и фрагмент позвонка; Старая Калитва-2 – сочленовая кость; Урыв-1 – уростиль и две подвздошные кости; Яблоновец - позвонок и подвздошная кость

Описание. Сферонетмоид (рис. 7 а) сильно разрушен. Его дорсальная поверхность полностью отсутствует, но на сохранившейся передней части центральной поверхности заметны два продольных возвышения, тянувшихся вдоль обонятельных каналов, которые не оставляют сомнений в принадлежности образца к *Palaeobatrachidae* [см. 243, рис. 8]. Указанные авторы отмечают, что строение данного элемента идентично у *Pliobatrachus* и других палеобатрахид.

Фрагмент лобнотеменной кости (рис. 7 б), по нашему мнению, представляет собой правую половину её париетальной части, толстую и гладкую. На дорсальной поверхности имеется плоская площадка, ограниченная небольшим уступом, за которым кость утончается к краям. Сохранившаяся часть центрального утолщения сужается латерокaudально. Мы относим образец к роду *Pliobatrachus* на основании значительного сходства с рисунком frontoparietale этого рода [208, табл. I, рис. 1, 2] и совместного нахождения с другими элементами, несомненно принадлежащими *Pliobatrachus*. Ходрова указывает, что имеющиеся у нее лобнотеменные кости, вероятно, принадлежат двум формам, так как несколько отличаются морфологически, и все они отличны от фрагмента из Венже [243].

Goniale (рис. 7 в) – один из наиболее часто встречающихся элементов скелета, сходных по форме с рисунком соответствующей кости *Pliobatrachus*, приведенным М.Ходровой [207, табл. II, рис. 3]. Это очень массивная кость, слабо изогнутая S-образно. Задний конец расширен в виде ложки; перед ним на дорсомедиальной стороне имеются два отростка, направленные соответственно дорсолатерально (processus coronoideus lateralis) и дорсомедиально (processus coronoideus medialis). Разделяет коронOIDНЫЕ отростки субовальная площадка, несущая, как правило, две расположенные одна за другой ямки. Степень развития этих ямок различна у разных образцов: от широких и глубоких до почти незаметных. На латеральной поверхности кости напротив коронOIDНЫХ отростков наблюдается уплощение. Контуры его у отдельных образцов ясно выраженные, резкие, а у некоторых – практически не заметны. Изменчивость этой кости проявляется также в относительной величине площадки между коронOIDНЫМИ отростками. Выемка для Меккелева хряща, узкая под самым коронOIDНЫМ отростком, расширяется в переднем направлении на всю высоту кости.

С территории Восточной Европы пока известен лишь один почти полностью сохранившийся позвонок *Pliobatrachus cf. langhae* (рис. 7 г), который принадлежал особи, достигшей не менее 100 мм в длину [107]. Тело позвонка сплющено дорсовентрально и несколько выгнуто, что придает его поперечному сечению форму полумесяца; однако, латеральные края котилюса и кондилюса грубо

закруглены, так что это сходство довольно относительно. Вертикальные пластины невральной дуги очень толстые, их медиальные поверхности неровные, что нарушает округлую форму невральной дуги; спереди на них имеются глубокие и широкие выемки. Горизонтальная пластина невральной дуги уплощена, сильно расширена к каудальному концу, имеет очень неровную бугристую поверхность с продольными валикообразными структурами; низкий неврапофиз протягивается на всю длину невральной дуги; один частично сохранившийся поперечный отросток отходит от верхней части вертикальной пластины и направлен перпендикулярно продольной оси позвонка и слабо вверх. Остальные экземпляры представляют собой удлиненные, сдавленные дорсово-вентрально тела позвонков с глубоко вырезанными в горизонтальной плоскости котилюсами и выпуклыми кондилюсами и обломки горизонтальных частей невральных дуг с неровной дорсальной поверхностью, несущей длинные валикообразные структуры вдоль продольной оси позвонка.

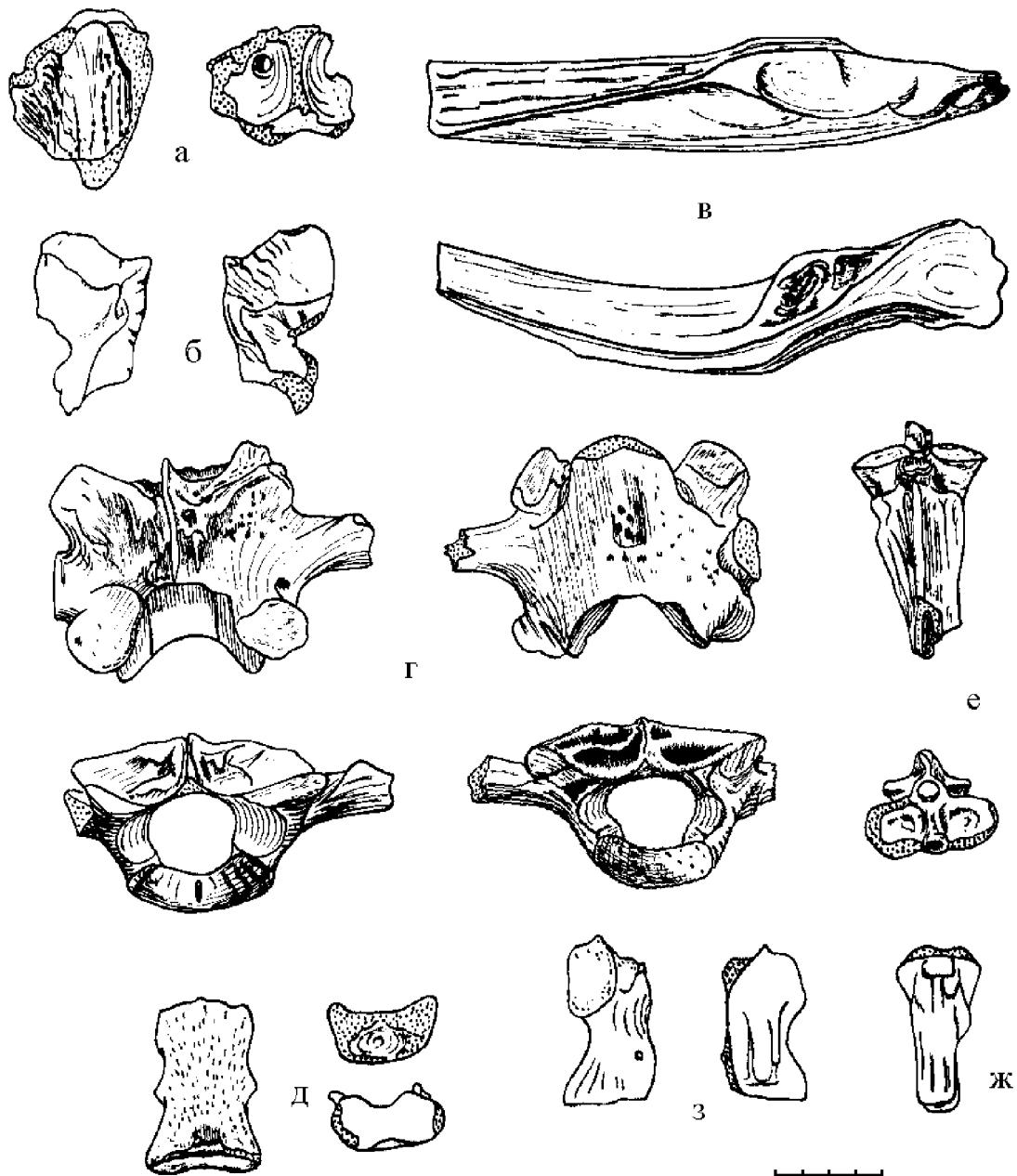


Рис. 7. Остатки *Pliobatrachus cf. langhae*: а – сфенэтмойд снизу и спереди, экз. ВГУ № 530/352, Коротояк; б – лобнотеменная кость сверху и снизу, экз. ВГУ № 530/103, Коротояк; в – сочленованная кость сбоку и сверху, экз. ВГУ № 567/10, Старая Калитва-1; г – позвонок сверху, снизу, спереди и сзади, экз. ВГУ № 505/9, Яблоновец; д – сакрум снизу, спереди и сзади, экз. ВГУ № 530/201, Коротояк; е-ж – уростили: е - экз. ВГУ № 539/52 сверху и спереди, Апастово; ж - экз. ВГУ № 531/3 сверху, Уриев-1; з – лопатка снаружи и изнутри, экз. ВГУ № 530/87, Коротояк.

Sacrum у плиобатрахуса всегда сложный, образованный срастанием трех (7, 8 и 9) позвонков [202, 208, 254]. Тела всех позвонков могут срастись без явных швов, так что вентральная сторона синсакрума гладкая. Седьмой позвонок процельный, а девятый соединяется с уrostилем посредством двух кондиллюсов. Один образец из местонахождения Коротояк соответствует этому описанию (рис. 7 д). К сожалению, невральные дуги сросшихся позвонков полностью разрушены. На вентральной поверхности тела последнего позвонка наблюдается короткая широкая депрессия, начинающаяся примерно с середины centrum и заканчивающаяся между кондиллюсами. Вероятно, в ней помещался processus intercondyllicus уrostиля. Форма образца сходна с соответствующими частями сакрума *Pliobatrachus langhae* [219, табл. XVII, рис. 5, а].

Два уростиля из наших коллекций могут быть достаточно уверенно отнесены к роду *Pliobatrachus*. Оба они представляют собой проксимальные части кости и имеют признаки палеоуростиляй, отмеченные в литературе [202]. Лучшей сохранностью отличается экземпляр из Апастово (рис. 7 е). Это довольно массивная кость, несколько расширенная у переднего конца. Кондиллюс двойной, причем его сочленовные поверхности слабо вогнуты, в отличие от жаб и лягушек, у которых они вогнуты сильнее. На его вентральной стороне находится ясно выраженный processus intercondyllicus грубоцилиндрической формы. Невральный канал узкий и круглый. Lamina horizontalis ясно выражена и видна из-за corpus urostyli при виде снизу. Crista neuralis хорошо развита и прослеживается на всю длину образца. Ходрова [208] указывает на наличие двух типов уростиляй, А и В. Образец из Апастово по своей форме сближается с типом А.

Экземпляр из Урыва-И сохранился хуже: его processus intercondyllicus отсутствует, края кондиллярных фасеток разрушены, а образец в целом несет следы окатанности (рис. 7 ж). Но круглая форма неврального канала, правда относительно большего диаметра, и остатки lamina horizontalis свидетельствуют о принадлежности к роду *Pliobatrachus*, тип уростиля - А. В отличие от предыдущего образца, у него crista neuralis практически не развита.

В своих прежних работах [102, 109] мы отнесли к роду *Pliobatrachus* уростили с разрушенными невральными дугами на основании наличия промежутка между двумя сочленовыми фасетками кондиллюса, что, вероятно, может иметь место [207, табл. 1, рис. 3; 243, рис. 5: 9]. Изучение дополнительного сравнительного материала по современным бесхвостым земноводным выявило, что такой промежуток иногда наблюдается у лягушек, и, таким образом, не является надежным основанием для идентификации с палеобатрахидами.

Четыре имеющиеся лопатки происходят из местонахождения Коротояк. Это массивные кости (рис. 7 з) с коротким corpus scapulae, видимо, с нерасщепленной головкой. Несмотря на разрушения, угадывается наличие tenuitas cranialis на передней стороне лопатки. По своей морфологии эти образцы соответствуют рисункам лопаток *Pliobatrachus cf. langhae* [243, рис. 7: 1-5]. Характерно наличие отверстия на наружной поверхности corpus scapulae.

Два коракоида найдены в том же местонахождении. У одного из них (рис. 8 а) полностью сохранилась pars scapularis, несущая массивный processus rostriformis, характерный для палеобатрахид [245], у второго этот отросток разрушен. Передний край кости острый, гребневидный. Facies scapularis, благодаря клювовидному отростку, напоминает по форме цифру 6 и сопоставим с формой В [208].

Санчиз и Млынэрский [243] отмечают, что морфология плечевой кости остается постоянной для всех Palaeobatrachidae, но, тем не менее, определяют свой материал до вида. Наши образцы совпадают с рисунками в их работе и характеризуются отсутствием кубитальной ямки (fossa cubitalis). Вентральный гребень очень длинный, тянется от проксимального конца до дистальной головки кости. Вторичный вентральный гребень, располагающийся медиальнее, короче, но также хорошо выражен. Epicondylus medialis развит немного сильнее epicondylus lateralis, и дистальная головка плечевой кости почти симметрична в плоскости сочленения. След олекранона очень короткий и не смешен в сторону. Наиболее полно сохранившийся образец (рис. 8 б) имеет наибольшие размеры: длина 27 мм, ширина дистальной головки 7 мм.

Считается, что кость предплечья имеет маленькое таксономическое значение. В палеонтологической литературе она, обычно, не приводится в списках материалов даже при описании семейств, а в обобщающих работах, таких как [245], приводится лишь общая схема строения этой кости. Между тем в ископаемом состоянии кости предплечий и их обломки встречаются очень часто. В местонахождении Коротояк также найдено большое количество этих элементов, среди которых наше внимание привлекла одна кость, явно выделяющаяся морфологически из основной

массы (рис. 8 в): в отличие от жаб и лягушек, имеющих овальное или близкое к таковому сечение в месте слияния radius и ulna, сечение у этого экземпляра более неправильно за счет дорсального сжатия, в центре которого находится ямка месяцевидной формы для прикрепления сухожилия. Форма ямки у жаб, лягушек и чесночниц, обычно, круглая или овальная, иногда она вовсе отсутствует или слабо выражена, иногда сопровождается гребнем, но не месяцевидна. Sulcus longitudinalis на медиальной стороне широкий и не глубокий, а на латеральной - лишь угадывается. Это также отличает образец от чесночниц, у которых данные структуры выражены сильнее, и тем более от жаб и лягушек, имеющих глубокие, симметрично расположенные продольные борозды. Отличия от современных форм и нахождение совместно с многочисленными остатками *Pliobatrachus*, дают основания идентифицировать ископаемую кость с последним.

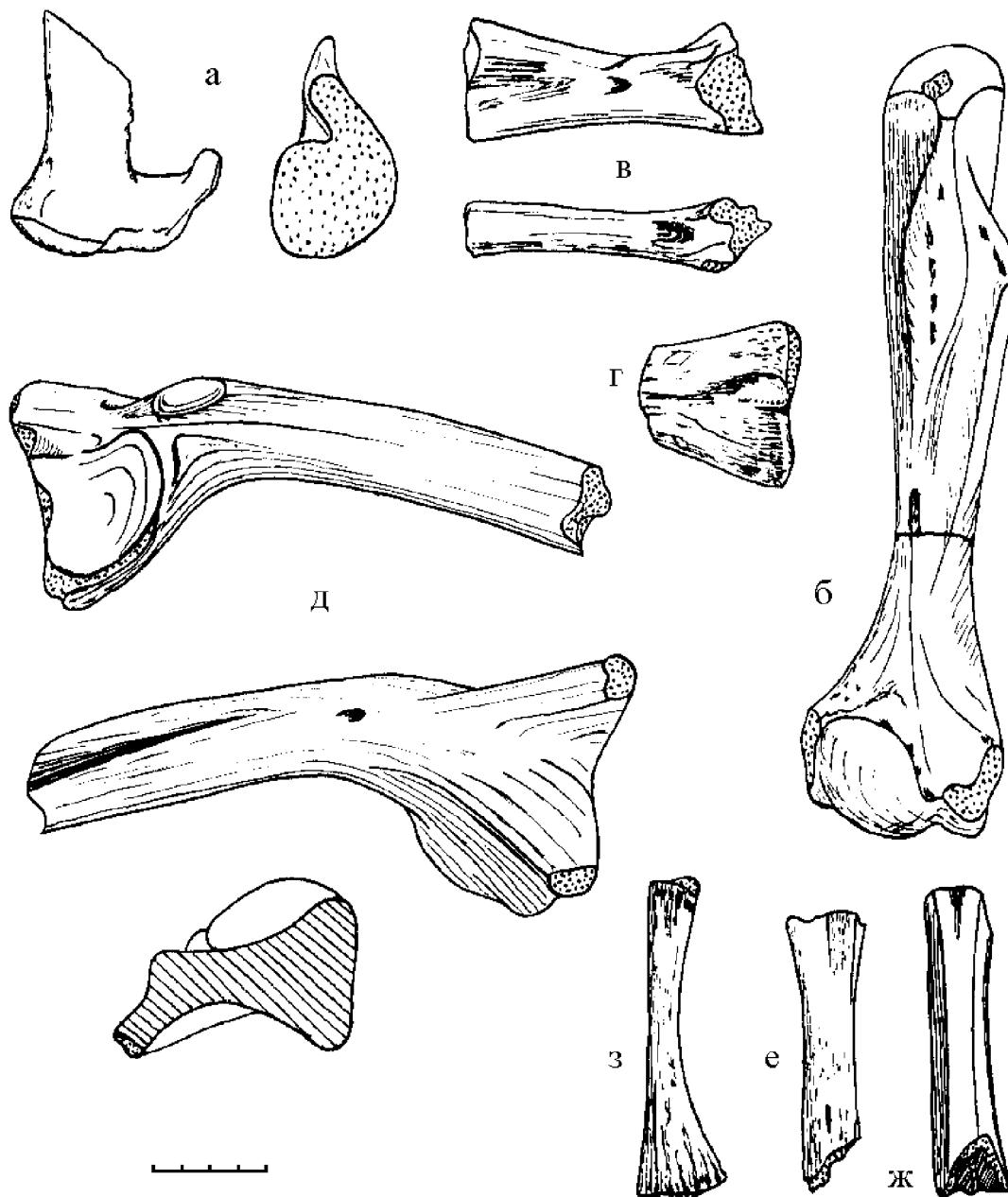


Рис. 8. Остатки *Pliobatrachus cf. langhae*: а – коракоид сверху и сбоку, экз. ВГУ № 530/94, Коротояк; б – плечевая кость снизу и немного снаружи, экз. ВГУ № 530/64, Коротояк; в-г – кости предплечья: в – экз. ВГУ № 530/359 сбоку и сверху, Коротояк; г – экз. ВГУ № 530/360 сбоку, Коротояк; д – подвздошная кость сбоку, изнутри и *junctura ilioischiadica*, экз. ВГУ № 505/5, Яблоновец; е-ж – кости голени, экз. ВГУ № 530/357, 358, Коротояк; з – астрагал, экз. ВГУ № 530/353, Коротояк.

Еще несколько дистальных и проксимальных фрагментов *radioulna* мы отнесли к роду *Pliobatrachus*. Дистальные фрагменты асимметричны, причем продольные борозды слабо развиты (рис. 8 г). На проксимальных фрагментах наблюдается месяцевидная ямка на дорсальной стороне. Следует отметить, что у них поперечное сечение представляет собой более правильный овал, а угол расхождения *ulna* и *radius* у некоторых образцов, видимо, меньше, чем у вышеописанного экземпляра. Это может быть как изменчивость, так и ошибка моего определения, что сейчас выяснить невозможно.

Судя по материалам из Восточной Европы, наиболее часто встречающимся фрагментом подвздошной кости является задняя часть крыла с *tuber superior*. Значительно реже обнаруживаются тела и крылья костей до *tuber superior*. Пока единственный почти полностью сохранившийся образец подвздошной кости обнаружен в местонахождении Яблоновец [107]. Среди характерных особенностей этого элемента скелета следует отметить: отсутствие дорсального гребня; сжатие крыла с боков при наличии лучше или хуже развитых продольных борозд на латеральной и медиальной сторонах крыла, придающих его сечению форму, близкую "6" или "8"; положение *tuber superior* почти полностью впереди *acetabulum*; отсутствие *pars descendens ilii*; сильное утолщение *corpus ilii* и наличие в его средней части широкого желоба (рис. 8 д). Раньше уже отмечалось [208] что *tuber superior* – очень изменчивая структура на подвздошных костях *Pliobatrachus*. Восточноевропейские материалы не являются исключением. Степень ее развития может быть различной: от плохо заметного латерального утолщения в задней части крыла перед *acetabulum* до довольно значительно выступающей шишкой. Большинство таких образований имеют гладкую поверхность, но на некоторых образцах наблюдаются неровности, мелкие желобки и бугорки.

К сожалению, в имеющейся у нас литературе отсутствует описание кости голени *Pliobatrachus*. Те экземпляры *tibiofibula*, которые мы относим к данному роду, фрагментарны: нет не только ни одного целого, но и ни одного с сохранившимся эпифизом. Тем не менее, на образцах видно срастание двух длинных костей (*tibia* и *fibula*), как у современных форм *Anura*. Но в отличие от них, эти кости как бы огранены, а не округлы или овальны в поперечном сечении. Ни на одном из образцов не обнаружено сквозного отверстия для передней большеберцовой артерии, свойственного всем восточноевропейским бесхвостым, хотя на одной стороне кости небольшое отверстие имеется. Сопоставление с рисунками *os cruris* *Palaeobatrachidae* [245] показало их значительное сходство (рис. 8 е, ж), что наряду с совместным нахождением их с другими многочисленными костями палеобатрахид позволило отнести их к роду *Pliobatrachus*.

Astragalus (=*tibiale*) (рис. 8 з), наиболее узкий в центральной части, расширяется к концам, причем его проксимальный конец заметно уже дистального; латеральный край кости практически прямой, тогда как медиальный изогнут очень сильно, что соответствует описанию астрагалов палеобатрахид [245]. Следует отметить также более сильное развитие губчатой ткани и мелкую складчатость на концах кости, что отличает ее от современных восточноевропейских форм *Anura*.

Геологическое и географическое распространение Европа; плиоцен – гюнц-миндельское межледникование [223, 254]; наши материалы встречены в составе молдавского, урывского и тиранпольского фаунистических комплексов бассейна Дона и Татарстана.

2.5. Семейство Bufonidae Gray, 1825

Диагноз. Верхнечелюстные зубы у большинства родов утрачены. Лобнотеменные кости гладкие или со скульптурой. Позвонки процестьные. Сакрум имеет цилиндрические или расширенные диапофизы, не срастается с уростилем и соединяется с ним двумя бугорками. Надгрудинник никогда не окостеневает, часто совсем не развит. Вставочных хрящей между фалангами пальцев нет.

Состав. Двадцать семь современных родов, из которых на территории России и сопредельных стран в ископаемом состоянии встречены в составе молдавского, уривского и тиранпольского фаунистических комплексов бассейна Дона и Татарстана.

Род *Bufo* Laurenti, 1768

Диагноз. *Condylus occipitalis* широкий, массивный, его боковые края в затылочной плоскости идут сначала параллельно, а затем быстро сходятся книзу; границы суставной ямки практически совпадают с границами яремного отверстия. *Prooticum* угловатых очертаний; передний полукружный канал очень короткий, его большое и малое отверстия располагаются очень близко друг к другу и сходны по размерам. Сфенэтмоид массивный, с коротким ростральным отростком и

широкими боковыми; вентральная поверхность ограничена двумя расходящимися вперед гребнями. Межчелюстная, верхнечелюстная кости и сошники не озублены, с гладкой наружной поверхностью. Носовая кость гладкая, субтреугольной формы или с небольшим S-образным изгибом, выпуклая. Лобнотеменная кость парная, удлиненная, с плоской дорсальной поверхностью, гладкой или покрытой мелкой скульптурой; на вентральной стороне имеются два утолщения в теменной и лобной частях [236]. Pars lateralis чешуйчатой кости расположена под острым углом к ramus zygomaticus. Ширина corpus paraspheenoidei больше ширины боковых отростков, длина кости меньше расстояния между концами боковых отростков. Две лопасти передней ветви крыловидной кости совпадают по ширине на большей части длины, причем на нижней лопасти имеется угловой выступ. Goniale относительно высокое, с низким короноидным отростком, отогнутым латерально; дорсальный край кости продолжается в виде гребня, который заканчивается под короноидным отростком; нижний край кости перед отростком делает резкий изгиб под тупым углом; вентральная часть кости под короноидным отростком сильно сжата, но не образует гребня; желоб для Меккелева хряща располагается в средней части кости. В позвоночнике 9 позвонков с очень крупными, сплюснутыми телами и скатыми дорсовентрально диапофизами; атлас с двумя раздельными котилюсами и утолщенной в верхней части невральной дугой; у грудных позвонков невральная дуга в верхней части толстая, невральный канал умеренного диаметра; у остальных позвонков невральная дуга уплощена сверху, располагаясь почти в одной плоскости с диапофизами, невральный канал узкий; поперечные отростки сакрума уплощены и сильно расширены. Уростиль с высоким дорсальным гребнем; невральный канал невысокий, в сечении у переднего конца имеет форму равностороннего треугольника; сочленовные ямки уrostия нераздельны. Ключица прямая, слаборасширяющаяся медиально и, обычно, с относительно большим расширением на латеральном конце. Клейтрум V-образной формы, причем lamina marginalis cleithri образует субтреугольное расширение вблизи margo scapularis. Лопатка удлиненной формы, ее головка разделена на pars acromialis и pars glenoidalis, не перекрывающие друг друга; facies lunata развернута наружу; crista longitudinalis очень слабо выражена. Ширина extremitas lateralis коракоида примерно равна ширине extremitas medialis; медиальный край прямой или слабо закруглен. След олекранона на плечевой кости смешен латерально относительно продольной оси кости, на проксимальной половине кости могут присутствовать до трех вентральных гребней. Крыло подвздошной кости изогнутое, без дорсального гребня; tuber superior лежит почти целиком позади переднего края acetabulum; борозда вдоль медиальной поверхности ala неглубокая, и поперечное сечение крыла кости близко к овальному. Седалищная кость овальная; ее наибольшая ширина примерно на средней линии; площадка для прикрепления мускулов задней конечности широкая. Бедренная кость сравнительно массивная, с хорошо развитой crista femoris. Кость голени короткая, быстро расширяющаяся к концам, в средней части (в районе отверстия для передней большеберцовой артерии) сплюснута, часто имеет киль со стороны tibia, реже - с обеих сторон; сечения tibia и fibula у дистального конца более или менее округлы, у проксимального - овальные; диаметр сечения tibia заметно меньше, чем fibula на дистальном конце, тогда как на проксимальном они примерно равны; у отверстия для передней большеберцовой артерии, приближенного к дистальному концу кости, имеется глубокая борозда, в дистальном направлении переходящая в sulcus intermedius. Дополнительной характеристикой большинства костей жаб является своеобразная «жабья» штриховка, отсутствующая у других современных Anura России.

Видовой состав. Более 200 современных и вымерших видов. Современные представители рода *Bufo* Евразии по ряду признаков объединяются зоологами в группы (комплексы). Жабы России и сопредельных стран образуют два комплекса: *Bufo (bufo)* sp. (комплекс серой жабы) и *Bufo (viridis)* sp. (комплекс зеленой жабы). Представители каждого комплекса имеют сходные черты в строении ряда костей скелета, отличающие их от представителей другого комплекса, и сходную экологическую приуроченность [231], что очень важно при реконструкции палеогеографических условий формирования местонахождений (см. гл. 6). На территории Восточно-Европейской равнины в позднекайнозойских отложениях нами встречены остатки представителей обоих комплексов, а также вымершие виды: *B.albus* Ratnikov, 1993; *B.belogoricus* Ratnikov, 1993 и *B.platus* Ratnikov, 1993 [106].

Bufo (bufo) sp.

Диагноз. *Condylus occipitalis* очень широкий; *torus terminalis* обычно узкий и высокий. *Elevatio prootici* хорошо выражено и располагается вдоль переднего края кости; *ramus lateralis prootici* почти не сужается латерально. Сфенэтмоид обычно с узкими задними отверстиями обонятельных каналов и слабо выраженным складками в их полостях. Передний конец *pars facialis* верхнечелюстной кости в виде отростка выступает вперед дальше переднего конца *pars dentalis*. *Nasale* имеет заметный S-образный изгиб. Латеральный край лобнотеменной кости резко загибается вниз. *Squamsum* с сильно расширенным *ramus retrozygomaticus*. Вентральная поверхность *corpus paraspheenoidei* образует резкий перегиб в области боковых отростков и имеет более резкий рельеф, чем у представителей комплекса зеленой жабы. *Atlas* массивный, с широкими котиллюсами и овальным кондиллюсом. Тела грудных позвонков массивные, овальные в поперечном сечении. У брюшных позвонков котиллюсы приобретают полулунную форму; задний край дорсальной плоскости невральной дуги, как правило, нависает над задним краем вентральной; диапофизы сильно расширены у основания и уплощены. Неврапофизы сакрума широко L-образной формы. *Humerus* имеет относительно более выпуклую дорсальную поверхность на дистальном конце и несколько более широкую головку кости, чем у представителей комплекса зеленой жабы. Подвздошная кость с телом субтреугольной формы, без преацетабулярной ямки, со сравнительно толстым крылом. Бедренный гребень сравнительно короткий.

Видовой состав. Прежде считалось, что на территории Европы и азиатской части бывшего СССР существует лишь один вид из группы серых жаб - собственно серая или обыкновенная жаба *Bufo bufo* (L.) с несколькими подвидами [17]. Поэтому остеологические критерии её идентификации, обнаруженные западноевропейскими специалистами [188, 206, 215, 217, 240], скорее являются критериями комплекса. Не так давно специалисты согласились с самостоятельностью дальневосточного подвида, который теперь входит в состав комплекса серой жабы под видовым названием *Bufo gargarizans* Cantor [13, 23]. Вопрос о статусе кавказского подвида решается неоднозначно. Одни специалисты склонны считать его самостоятельным видом [95], тогда как другие [195] придерживаются мнения о наличии в Европе лишь одного вида *Bufo bufo*. На существование отличий в остеологии и самостоятельность кавказской жабы указывал В.М. Чхиквадзе [174]. Изученные нами современные сравнительные материалы показывают, что уровень остеологических отличий между обыкновенной и дальневосточной жабами примерно такой же, что и между обыкновенной и кавказской, и поэтому последняя принималась нами в ранге вида [105, 108, 109]. В последнем определителе современных видов амфибий и рептилий [13] эта жаба также указана как вид. Таким образом, отличительные особенности обыкновенной жабы и других видов серых жаб оказываются тоньше, чем предполагалось западными специалистами [233]. В позднекайнозойских отложениях Восточно-Европейской равнины нами встречены остатки двух видов серых жаб: *Bufo bufo* (L., 1758) и *B. verrucosissimus* (Pall., 1814).

Bufo bufo (Linnaeus, 1758) – обыкновенная жаба (рис. 9)

Материал. Донская Негачевка – 5 плечевых и подвздошная кость; Еласы – верхнечелюстная, плечевая, 3 подвздошные и две бедренные кости; Жукевичи – подвздошная кость; Котловина-1 – сфенэтмоид; Лапшинка – три подвздошные кости; Лопатино – сфенэтмоид и лопатка; Лучинское – сфенэтмоид, лопатка, чешуйчатая и две подвздошные кости; Михайловка-5 – плечевая, подвздошная, бедренная кости и позвонок; Пашино – подвздошная кость; Пески-3 – лопатка и подвздошная кость; Пушки – подвздошная кость; Семеновичи – подвздошная кость; Тимошковичи – сфенэтмоид; Холки – подвздошная кость; Шкурлат – подвздошная кость; Яблоновец – лопатка.

Описание. Ширина сфенэтмоидов, больше длины; боковые отростки короткие, вентральные гребни на них слаженные (рис. 9 а).

У единственной в моих материалах чешуйчатой кости *ramus zygomaticus* короткий, края *ramus retrozygomaticus* параллельны (рис. 9 б).

Передний конец верхнечелюстной кости немного поврежден, но видно, что *pars facialis* выступает вперед дальше переднего конца *pars dentalis*. Задний отросток на *pars palatina* и складка на наружной стороне переднего конца кости отсутствуют [233].

Брюшной позвонок (вероятно, восьмой) отличается от позвонков дальневосточного вида *B. gargarizans* более расширенными у основания диапофизами, а от кавказского вида *B. verrucosissimus* – еще и значительно менее развитым processus spinosus (рис. 9 в).

Лопатки крупные, массивные, со сравнительно широкой головкой и узкой шейкой; передний край pars acromialis вытянут в tenuitas acromialis (рис. 9 г).

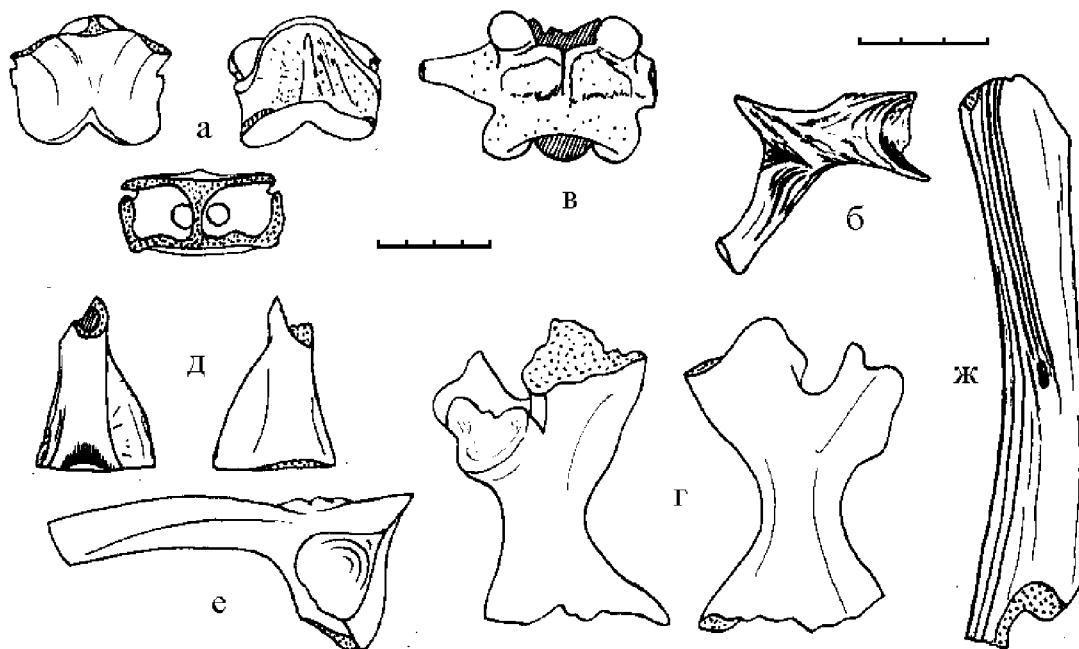


Рис. 9. Остатки *Bufo bufo*: а – сphenэтмоид снизу, сверху и спереди, экз. ВГУ № 543/8, Тимошковичи; б – чешуйчатая кость сбоку, экз. ВГУ № 566/163, Лучинское; в – позвонок сверху, экз. ВГУ № 534/28, Михайловка-5; г – лопатка снаружи и изнутри, экз. ВГУ № 505/10, Яблоновец; д – плечевая кость снизу и сверху, экз. ВГУ № 534/15, Михайловка-5; е – подвздошная кость сбоку, экз. ВГУ № 506/1, Донская Негачевка; ж – бедренная кость изнутри, экз. ВГУ № 534/60, Михайловка-5.

У плечевой кости самца проксимальная часть и дистальная головка разрушены; медиальный гребень короткий, широкий, округлый, слабо отогнут дорсально. По морфологии образец наименее близок виду *B. bufo*, хотя степень сохранности не дает полной уверенности в этом (рис. 9 д).

Подвздошные кости характеризуются длинным и низким tuber superior, на котором, обычно, располагается одна крупная шишечка, чаще сдвинутая вперед (рис. 9 е).

Бедренная кость с единичным гребнем (рис. 9 ж).

Геологическое и географическое распространение. Миоцен?, плиоцен-голоцен Европы [206, 242]; Восточно-Европейская равнина, верхний плиоцен, нижний неоплейстоцен-голоцен [150, 153, 154, 178], а также наши материалы). В настоящее время населяет северо-запад Африки, почти всю Европу, западную Турцию и часть Западной Сибири, немного не доходя до Байкала [13, 17].

Bufo verrucosissimus (Pallas, 1811) – кавказская жаба (рис. 10)

Материал. Апастово – две подвздошные кости; Березовка – сphenэтмоид и 4 подвздошные кости; Долинское – подвздошная кость; Лихвин – две подвздошные кости; Чигирин – плечевая и подвздошная кости; Яблоновец – позвонок и две подвздошные кости.

Описание. Сphenэтмоид (рис. 10 а) сильно поврежден, однако вентраль-ные гребни на нем резкие, а вентральная площадка между ними относительно уже, чем у *B. bufo* и *B. gargarizans*.

Позвонки серых жаб далеко не всегда можно идентифицировать до вида. У найденного в Яблоновце пресакрального позвонка (рис. 10 б) ширина диапофизов у основания относительно уже, чем у сравниваемых образцов *B. bufo*, и соответствует *B. verrucosissimus*.

Плечевая кость из Чигирина (рис. 10 в) сохранилась не полностью: разрушена её проксимальная половина и дистальная головка. Поэтому диагностика осуществлялась по форме медиаль-

ного гребня. Он сравнительно короткий, широкий, с округлым краем, не отогнут дорсально. Его форма наиболее близка сравнительным образцам *B. verrucosissimus*.

Подвздошные кости характеризуются длинным и высоким tuber superior с неровной латеральной поверхностью, на которой, обычно, наблюдается более одной, чаще – 2, мелкие шишки, иногда смутно различимые (рис. 10 г, д).

На бедренных костях (рис. 10 е) заметна раздвоенная crista femoris.

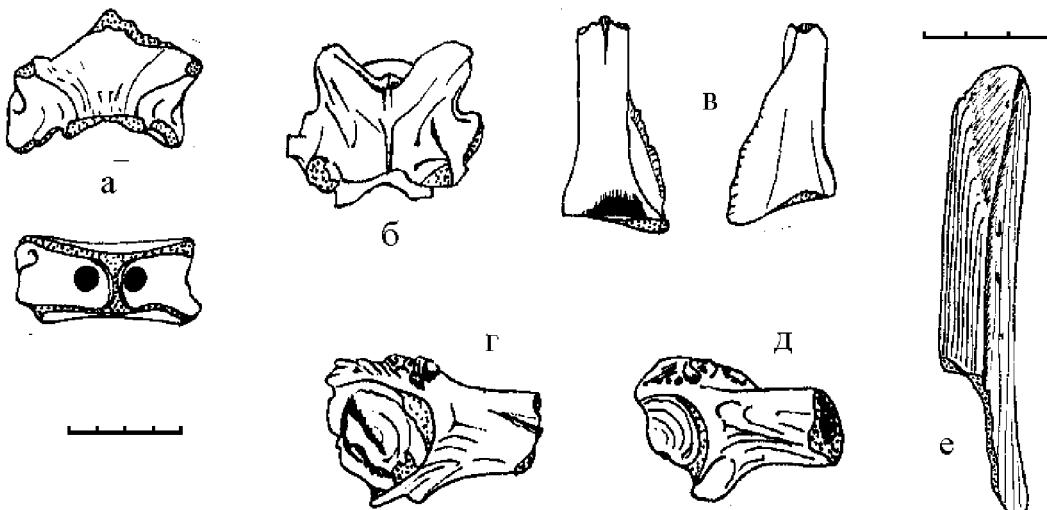


Рис. 10. Остатки *Bufo verrucosissimus*: а – сphenэтмоид снизу и спереди, экз. ВГУ № 502/94, Березовка; б – позвонок сверху, экз. ВГУ № 505/8, Яблоновец; в – плечевая кость снизу и сверху, экз. ВГУ № 513/8, Чигирин; г-д – подвздошные кости сбоку, экз. ВГУ № 539/7, 8, Апастово; е – бедренная кость изнутри, экз. ВГУ № 530/216, Коротояк.

Геологическое и географическое распространение. В.М. Чхиквадзе [174] сообщает о находке этого вида в верхнем неоплейстоцене Закавказья. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского и сингильского фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время обитает на Кавказе [13, 17].

Ближе не определимые остатки *Bufo (bufo) sp.*

Материал: различные части скелета из местонахождений Апастово, Березовка, Большие Тиганы, Веселовка, Владимировка, Волчанска, Воронча, Градижск, Долинское, Донская Негачевка, Дрозды, Еласы, Жерdevка, Кашпир, Кирово, Козий Овраг, Коротояк-белогорье, Котловина-1, Красная Лука, Кузнецова, Лапшинка, Лихвин, Лопатино, Лучинское, Михайловка-5, Морозовка, Пески-2, Пески-4, Пильнинское, Семеновичи, Средняя Ахтуба, Кролятник, Тимошковичи, Урыв-2, Холки, Черный Яр-Нижнее Займище, Ясаково-2.

Геологическое и географическое распространение. Миоцен-голоцен Европы [242]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины.

Bufo (viridis) sp.

Диагноз. Condylus occipitalis уже, чем у серых жаб; torus terminalis обычно высокий, но резко ограничен только с медиальной стороны, а с латеральной плавно переходит в стенку кости. Elevatio prootici плохо выражено, протягивается по диагонали через кость; ramus lateralis prootici довольно быстро сужается латерально. Сфенэтмоид обычно с широкими задними отверстиями обонятельных каналов и высокими складками в их полостях. Передний конец pars facialis верхнечелюстной кости не выступает вперед дальше переднего конца pars dentalis. Nasale имеет субтреугольную форму. Лобнотеменная кость с плавно отогнутым вниз латеральным краем, часто резко суженная спереди; на латеральном крае уплощенной париетальной части может быть хорошо выраженный гребень. Squamosum с узким ramus retrozygomaticus. Corpus parasphenoidei у большинства форм резко (уступом) сужается в передней половине; его вентральная поверхность в области боковых отростков уплощена и не имеет сильного перегиба. Atlas более тонкий, чем у серых

жаб, с более узкими котилюсами; кондилюс в виде сильно сжатого дорсовентрально овала. Сочленовые поверхности тел грудных позвонков очень широкие и сильно сплюснутые дорсовентрально; задний край вентральной поверхности невральной дуги брюшных позвонков, как правило, выступает из-под заднего края дорсальной; диапофизы не расширены или слабо расширены у основания. Неврапофизы сакрума W-образной формы; вдоль их латеральных краев расположены, как правило, глубокие желобки. Плечевая кость имеет слабо выпуклую дорсальную поверхность на дистальном конце и менее широкую головку, чем у представителей серых жаб. Подвздошная кость со сравнительно тонкой ala ossis ilii; обычно имеется преацетабулярная ямка (за исключением *B. calamita*); субтреугольная форма тела кости, обычно, искажена за счет дугообразных краев pars descendens. Бедренный гребень сравнительно длинный.

Видовой состав. В настоящее время на территории бывшего СССР обитает 5 видов зеленых жаб [13]. В позднекайнозойских отложениях Восточно-Европейской равнины встречены остатки трех видов: *B. calamita* Laur., 1768, *B. raddei* Str., 1876, *B. viridis* Laur., 1768.

Bufo calamita Laurenti, 1768 – камышовая жаба (рис. 11)

Материал. Кузнецова – две плечевые кости; Няравай – подвздошная кость; Пески-1 – подвздошная кость; Чишикиой – плечевая кость.

Описание. У плечевых костей (рис. 11 а) не сохранились проксимальные части, и идентификация основывалась прежде всего на форме медиального гребня: он умеренной ширины, с прямым краем на большей части своей длины, слегка отогнут дорсально.

Подвздошные кости (рис. 11 б) без преацетабулярной ямки; tuber superior высокое, короткое, узкое, осложненное неясно выраженным шишками в центральной части.

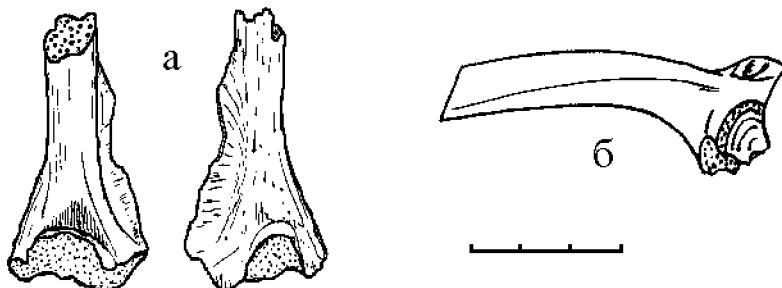


Рис. 11. Остатки *Bufo calamita*: а – плечевая кость снизу и сверху, экз. ВГУ № 503/239, Кузнецова; б – подвздошная кость сбоку, экз. ВГУ № 544/7, Пески-1.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен-голоцен Европы [242]. К.А. Татаринов [152] сообщает о находках этого вида в антропогеновых отложениях Украины. Наши материалы встречены в составе одесского, тираспольского, сингильского и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время спорадически распространена в Западной Европе до Южной Швеции и Англии на севере и до Северной Италии и Австрии на юге. На восток ареал простирается до Прибалтики, западной Белоруссии и северо-западной Украины [13, 17].

Bufo raddei Strauch, 1876 – монгольская жаба (рис. 12)

Материал. Вольная Вершина – лопатка, плечевая и подвздошная кости; Гуньки – две лопатки, плечевая, 3 подвздошные и две бедренные кости; Донская Негачевка – ключица; Карай-Дубина – подвздошная кость; Кашпир – две плечевые и подвздошная кость; Котловина-1,-2 – лопатка, лобнотеменная, 7 подвздошных и бедренная кость; Крыжановка – две подвздошные кости; Кузнецова – лобнотеменная, две плечевые и 5 подвздошных костей; Ливенцовка-2,-5 – плечевая и подвздошная кости; Мастюженка – позвонок; Морозовка – подвздошная кость; Новотроицкое – два позвонка и 3 подвздошные кости; Одесские катакомбы (Пещеры Дальняя и Западная) – чешуйчатая и 4 подвздошные кости; Озерное – подвздошная кость; Посевкино – позвонок, лопатка, чешуйчатая, 6 подвздошных и бедренная кость; Репное – лопатка и ключица; Согласие-Коростелево – подвздошная кость; Старая Калитва-2 – подвздошная кость; Тростнянка – подвздошная кость; Холки – лопатка; Черный Яр-Нижнее Займище – позвонок, плечевая и 4 подвздошные кости; Чигириин – ключица.

Описание. Сохранились лишь париетальные части лобнотеменных костей (рис. 12 а), не ограниченные гребнем латерально и несущие характерную для *B. raddei* ноздреватость.

Pars horizontalis чешуйчатой кости (рис. 12 б) не расширена в средней части.

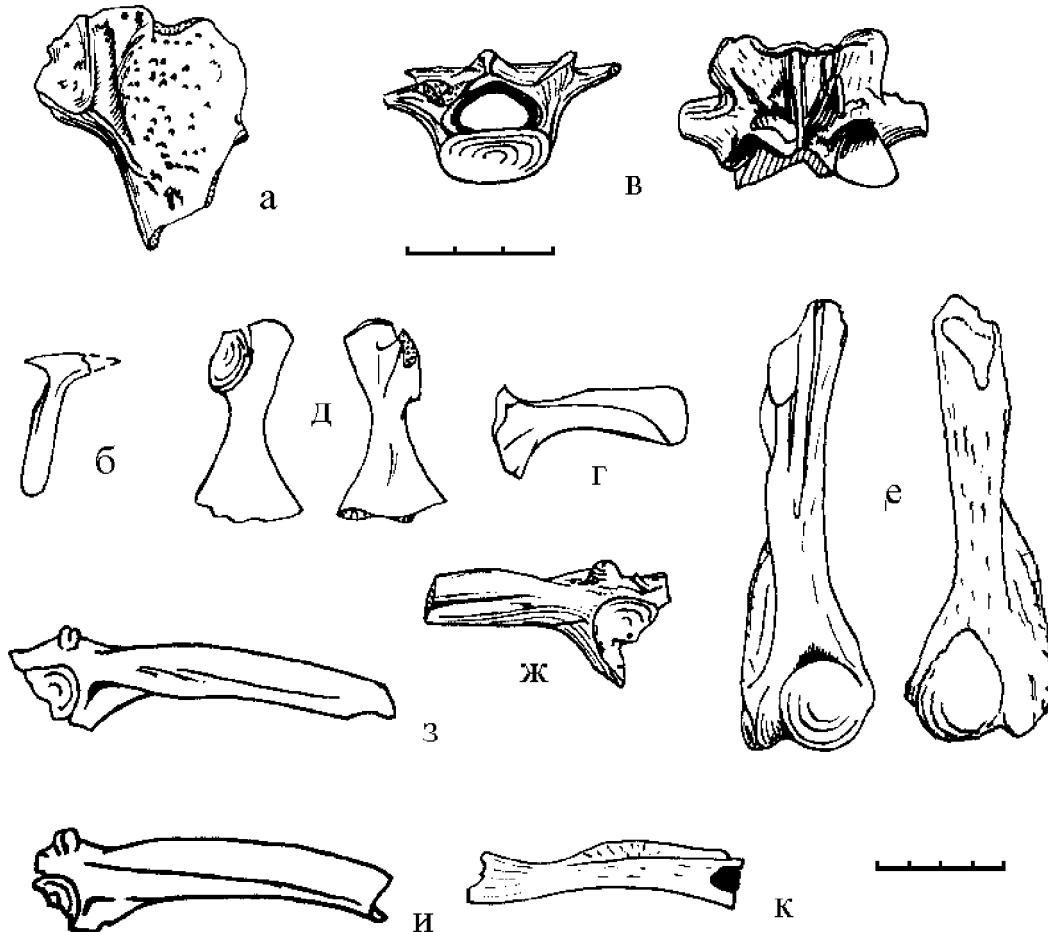


Рис. 12. Остатки *Bufo raddei*: а – лобнотеменная кость сверху, экз. ВГУ № 503/345, Кузнецовка; б – чешуйчатая кость сбоку, экз. ВГУ № 515/54, Посевкино; в – позвонок спереди и сверху, экз. ВГУ № 561-1/42, Черный Яр; г – ключица изнутри, экз. ВГУ № 513/12, Чигирин; д – лопатка снаружи и изнутри, экз. ВГУ № 516-6/21, Гуньки-2; е – плечевая кость снизу и сверху, экз. ВГУ № 501-2/1, Вольная Вершина; ж–и – подвздошные кости сбоку, экз. ВГУ № 561-1/1, Черный Яр, экз. ВГУ № 610/1, Озерное, экз. ВГУ № 510/2, Карай-Дубина; к – бедренная кость сверху, экз. ВГУ № 516б/20, Гуньки-2.

Позвонки не всегда определимы до вида. Однако, из современных видов зеленых жаб, только для позвонков *B. raddei* характерно наличие валикообразных структур на дорсальной поверхности нервальной дуги (рис. 12 в).

Ключицы короткие, массивные, с характерным расширением на медиальном конце (рис. 12 г).

Лопатки (рис. 12 д) длинные, с узкой шейкой; передний край pars acromialis вытянут в tenuitas acromialis.

Плечевые кости (рис. 12 е) массивные; медиальный гребень широкий, с округлым краем, отогнут дорсально; хорошо выражен второй вентральный гребень, на проксимальном конце резко переходящий в глубокую уступовидную депрессию.

Подвздошные кости (рис. 12 ж, з, и) характеризуются очень высоким, симметрично или почти симметрично поднимающимся tuber superior, с крупной шишкой в центральной части, расщепленной на две вершинки или с ямкой наверху, реже - гладкой.

Бедренный гребень длинный, высокий и тонкий (рис. 12 к).

Геологическое и географическое распространение. Верхний плиоцен Северной Монголии [211]; верхний миоцен Северо-Восточного Казахстана [16, 205]; верхний плиоцен- нижний неоплейстоцен Западного Забайкалья [123]. На Восточно-Европейской равнине наши материалы встречены в составе молдавского, урывского, хапровского, таманского, тираспольского, сингильского, хазарского и (?)верхнепалеолитического фаунистических комплексов. Ныне обитает на юге Прибайкалья, Забайкалья, Дальнего Востока и в Монголии [13, 17].

Bufo viridis Laurenti, 1768 – зеленая жаба (рис. 13)

Материал. Анцелович – 3 плечевые кости; Большие Тиганы – две плечевые кости; Брод – 3 плечевые кости; Воронча – плечевая кость; Гадяч – плечевая и бедренная кости; Долинское – плечевая кость; Змеевка-2 – более 100 различных костей скелета; Морозовка – плечевая кость; Средняя Ахтуба – плечевая кость; Старая Калитва-2 – плечевая кость; Чернянка – 8 лопаток, 4 чешуйчатые, 12 плечевых, 11 подвздошных, 6 бедренных костей.

Описание. Длина сферэнтмоида (рис. 13а) чуть меньше ширины; гребни, ограничивающие вентральную поверхность, слаженные; крыша короткая; задняя часть вентральной площадки широкая, боковые отростки умеренной длины.

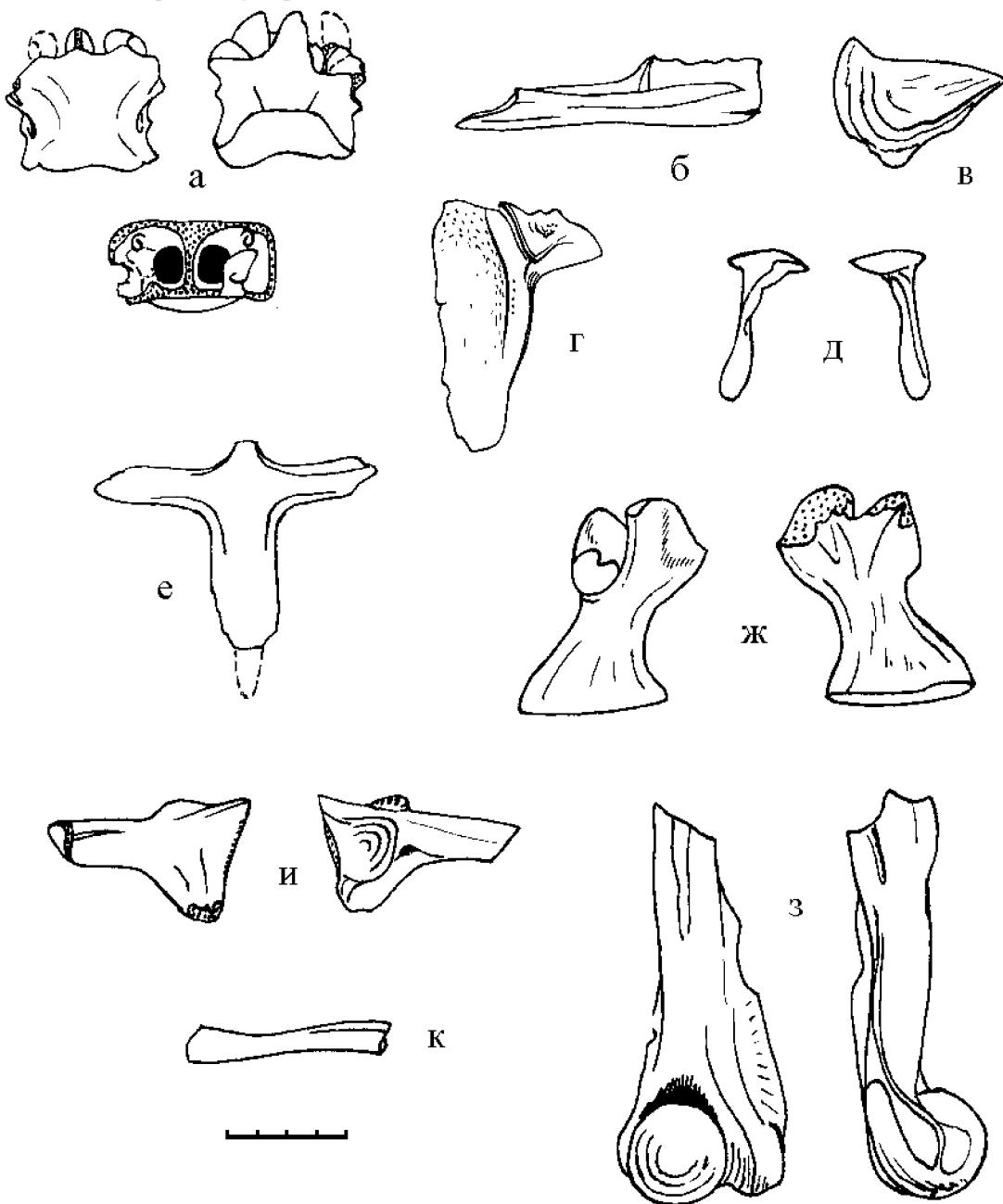


Рис. 13. *Bufo viridis*: а – сферэнтмоид снизу, сверху и спереди, экз. ВГУ № 559-1/2835, Змеевка-2; б – верхнечелюстная кость изнутри, экз. ВГУ № 559-1/2576, Змеевка-2; в – носовая кость сверху, экз. ВГУ № 559-1/2613, Змеевка-2; г – лобнотеменная кость, сросшаяся с переднеушной, сверху, экз. ВГУ № 559-1/2586, Змеевка-2; д – чешуйчатая кость изнутри и сбоку, экз. ВГУ № 559-1/2590, Змеевка-2; е – парасфеноид снизу, экз. ВГУ № 559-1/2598, Змеевка-2; ж – лопатка снаружи и изнутри, экз. ВГУ № 557-1/67, Чернянка; з – плечевая кость снизу и изнутри, экз. ВГУ № 557-1/1, Чернянка; и – подвздошная кость изнутри и сбоку, экз. ВГУ № 557-1/44, Чернянка; к – бедренная кость сверху, экз. ВГУ № 517/10, Гадяч.

Передний край лицевой части верхнечелюстной кости (рис. 13 б) достигает уровня переднего края её зубной части; на заднем конце небной части имеется заметный отросток.

Носовая кость широкая (рис. 13 в).

Лобнотеменная кость (рис. 13 г) постепенно сужается к переднему концу; на латеральном крае уплощенной париетальной части иногда присутствует невысокий гребень.

Pars horizontalis чешуйчатых костей (рис. 13 д) наиболее расширена в средней части.

Ширина тела парасфеноида (рис. 13 е) значительно больше ширины боковых отростков; уплощенная часть тела кости широкая.

Лопатки (рис. 13 ж) довольно короткие, массивные, с очень широкой шейкой и широкой акромиальной частью, передний край которой вытянут в tenuitas acromialis.

Плечевые кости (рис. 13 з) тонкие, с небольшими дистальными головками, благодаря чему иногда можно идентифицировать даже кости самок; медиальный гребень умеренной ширины, с прямым краем, слегка отогнут дорсально; второй вентральный гребень отсутствует.

Подвздошные кости (рис. 13 и) с высоким, длинным, асимметричным tuber superior (передний край кручё заднего), несущим различное число шишечек.

Бедренные кости (рис. 13 к) сравнительно тонкие, имеют наиболее короткий среди зеленых жаб бедренный гребень.

Геологическое и географическое распространение. Верхний миоцен-голоцен Европы [242]; верхний неоплейстоцен-голоцен Кавказа и Украины [150, 151, 153, 154, 174]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов. В настоящее время населяет Восточную Европу (к северу до 60° с.ш.), Крым, Кавказ, Среднюю Азию, Казахстан, Южную Сибирь на восток до Алтая и на север до 50° с.ш. [13, 17].

Ближе не определимые остатки *Bufo (viridis) sp.*

Материал: различные части скелета из местонахождений Анцелович, Вольная Вершина, Гадяч, Змеевка-2, Ильинка, Кашпир, Котловина-1,-2, Кролятник, Крыжановка, Кузнецова, Лиман, Одесские катакомбы (Пещера Западная), Посевкино, Согласие-Коростелево, Средняя Ахтуба, Чернянка, Чёрный Яр-Нижнее Займище, Чигирин.

Геологическое и географическое распространение. Миоцен-средний плейстоцен Европы [242]. Наши материалы встречены в составе молдавского, уривского, таманского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины.

Bufo belgoricus Ratnikov, 1993 (рис. 14 а-г)

Материал. Коротояк – две целые и один париетальный фрагмент лобнотеменной кости, верхнечелюстная и плечевая кости.

Описание. Лобно-теменные кости (рис. 14 а, б) массивные, со слабо выпуклой или плоской шероховатой дорсальной поверхностью, покрытой мелкой ноздреватостью; может наблюдаться более заметная скульптура в виде удлиненных валиков и борозд. Толщина костей увеличивается к латеральному перегибу, где достигает 1-1,5 мм. Длина наиболее крупного фрагмента- 13,5 мм, голотипа- 12,5 мм. В районе перехода pars frontalis в pars parietalis латеральный край горизонтальной пластины кости нависает в виде гребня над вертикальной. В этом месте ширина кости максимальна. Вентральная поверхность костей покрыта своеобразной штриховкой, характерной для костей жаб. Facies cerebralis posterior- в виде крупного заостренного латерально овала, вытянутого диагонально к удлинению кости. Из-за повреждений краев костей трудно судить об их точных очертаниях.

При описании голотипа [106] было указано, что лобнотеменная кость *B. belgoricus* отличается от соответствующей кости всех жаб России толщиной и нависанием латерального края над вертикальной пластиной. Сравнение второй ископаемой лобнотеменной кости с соответствующими сходными по размерам костями *B. verrucosissimus* (длина особей 95-112 мм) показало наличие сходства между этими видами. У последних появляется слабая скульптура в виде слабо выраженных бугорков и тонких желобков; у двух экземпляров сравнительной коллекции наблюдается нависание латерального края кости над её вертикальной пластиной; сходное строение имеет facies cerebralis posterior. Однако, толщина костей у *B. belgoricus* больше, шероховатость поверхности

выражена заметно сильнее, facies cerebralis posterior шире, нависание латерального края больше, чем у *B.verrucosissimus*, и для последнего не типично.

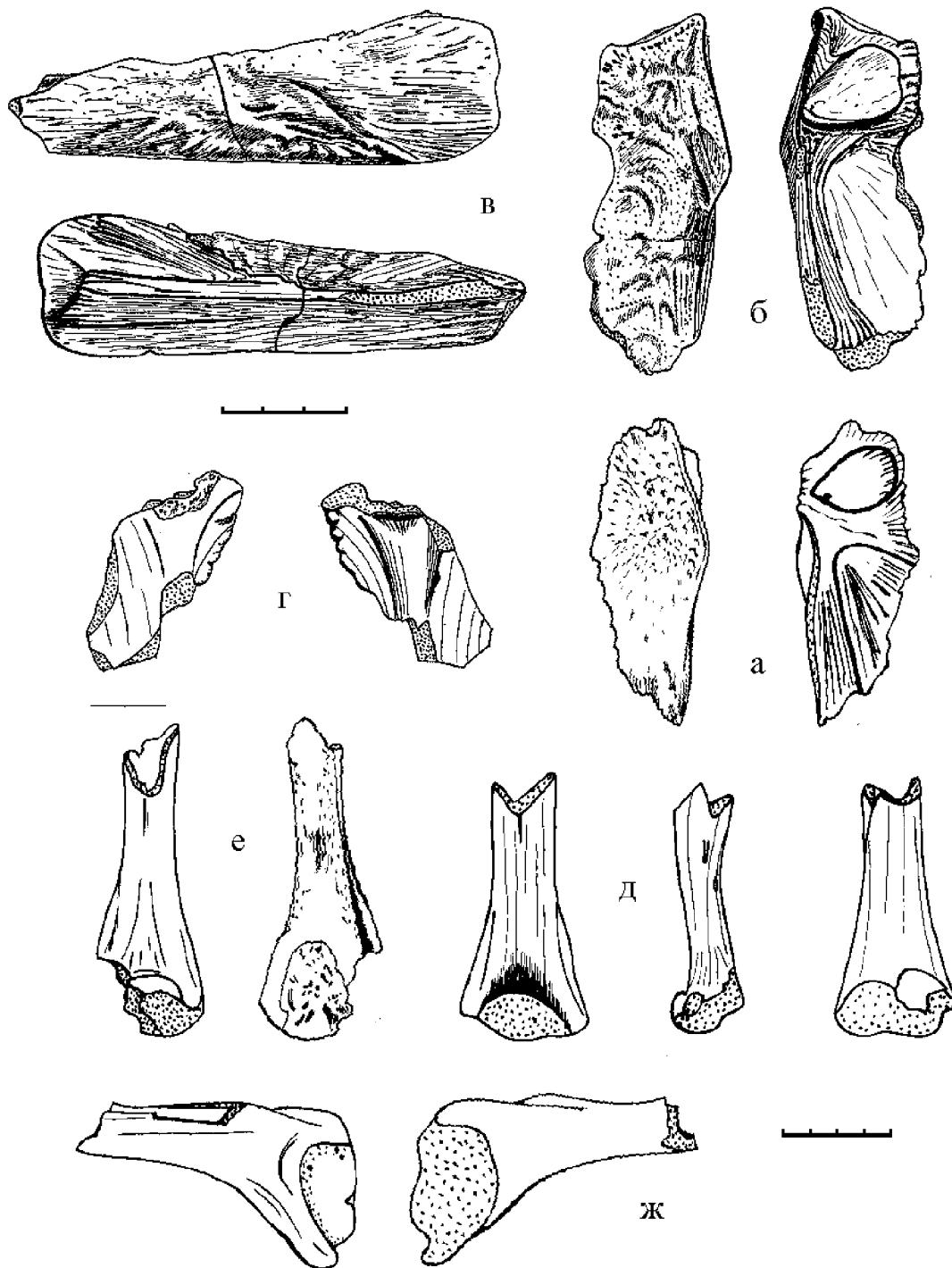


Рис. 14. Остатки жаб: а-г – *Bufo belgoricus*: а-б – лобнотеменные кости сверху и снизу, экз ВГУ № 530/102, 384, Коротояк; в – верхнечелюстная кость сбоку и изнутри, экз ВГУ № 530/347, Коротояк; г – плечевая кость сверху и снизу, экз ВГУ № 530/525, Коротояк; д – *Bufo planus*, плечевая кость снизу, сбоку и сверху, экз ГИН № 689Г/24, Котловина; е-ж – *Bufo albus*: е – плечевая кость снизу и сверху, экз ГИН № 825Г-2/4, Ливенцовка; ж – подвздошная кость сбоку и изнутри, экз ГИН № 825Г-2/1.

Maxillare принадлежала очень крупной особи, не менее 120 мм в длину (рис. 14 в). Это массивная кость с разрушенной задней частью, длиной 18 мм; её высота постепенно увеличивается к переднему концу, вблизи от которого достигает 5,4 мм. Латеральная поверхность неровная, бугристая, покрыта мелкой ноздреватостью и своеобразной струйчатой («ожабьей») штриховкой. Пе-

редний край pars *facialis* закруглен и слабо выступает за закругленный передний конец pars *dentalis*. Хотя задний конец pars *palatina* разрушен, очевидно, что он был хорошо развит и выступал над pars *facialis*. Нёбный (восходящий) отросток обломан на уровне верхнего края pars *facialis*, но при этом видно, что он был соединен с pars *palatina* пластинкой, идущей вдоль отростка с его внутренней стороны. Она резко расширяется на уровне медиального края небной пластины, соединяясь с ней. Это отличает описываемый образец от соответствующих костей всех жаб моей сравнительной коллекции: у них слияние внутренней пластины с pars *palatina* происходит вблизи от её основания. Другим отличием является форма переднего конца кости.

Плечевая кость (рис. 14 г) сильно повреждена: разрушены проксимальная половина и дистальная головка. Медиальный и латеральный гребни сильно развиты, имеют плавно закругленные боковые края. Ни у одного из моих сравнительных образцов жаб латеральные гребни не достигают такого развития.

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен бассейна Дона.

Bufo planus Ratnikov, 1993 (рис. 14 д)

Материал. Котловина-1 – две плечевые кости; Котловина-2 – плечевая кость; Одесские катакомбы (Пещера Западная) – плечевая кость.

Описание. Все четыре экземпляра сохранились не полностью: разрушены проксимальные части. Дистальные же элементы демонстрируют признаки плечевой кости, отраженные в диагнозе вида [106]: дорсальная поверхность необычно плоская, медиальный и латеральный гребни одинаково слабо развиты, их края почти прямые (рис. 14 д).

Геологическое и географическое распространение. Нижний -средний плиоцен Украины.

Bufo albus Ratnikov, 1993 (рис. 14 е-ж)

Материал. Ливенцовка – 4 плечевые и обломок подвздошной кости.

Описание. Плечевые кости стройные, с неглубокой кубитальной ямкой, с плавно изгибающимися, неширокими медиальным и латеральным гребнями, не развернутыми дорсально (рис. 14 е). Проксимальные части костей не сохранились ни на одном экземпляре.

Крыло подвздошной кости (рис. 14 ж) массивное, преацетабулярная ямка отсутствует, передний край acetabulum умеренной высоты, преацетабулярная зона сравнительно широкая, tuber superior длинное, невысокое, с гладкой, не осложненной шишечками поверхностью.

Геологическое и географическое распространение. Верхний плиоцен бассейна Дона.

Bufo sp.

Материал. Различные части скелета из местонахождений Анцелович, Апастово, Архиповка, Березовка, Бессергеновка, Большие Тиганы, Борисова Гора, Верхний Ольшан, Веселовка, Владимировка, Волчанска, Вольная Вершина, Воронча, Гадяч, Градижск, Гуньки, Долинское, Донская Негачевка, Еласы, Змеевка-1,-2, Кашпир, Козий Овраг, Коротояк-белогорье, Котловина-1,-2, Красная Лука, Кролятник, Крыжановка, Кузнецовка, Лапшинка, Ливенцовка-2,-4,-5, Лиман, Лопатино, Лучинское, Михайловка-5, Морозовка, Мусайд, Ниновка, Новотроицкое, Нятесос, Одесские катакомбы (Пещеры Дальняя и Западная), Пашино, Пески-2, Пильниковское, Посевкино, Семеновичи, Средняя Ахтуба, Старая Калитва-1,-2, Тимошковичи, Тихоновка, Холки, Чернянка, Чёрный Яр-Нижнее Займище, Чигириин, Чишмикий, Шкурат, Этулия, Яблоновец, Ясаково-1,-2.

Геологическое и географическое распространение. В Европе находки жаб известны с олигоцена, а в Северной Америке - с миоценом [155]. Имеются сообщения о находках остатков представителей этого рода в среднем миоцене Зайсанской впадины [175] и в среднем сармате Молдавии [178]. Наш материал происходит из местонахождений, охватывающих стратиграфический интервал от плиоцена до голоцена. Ныне населяет Европу, Азию, Малайский архипелаг, Африку, Северную, Центральную и Южную Америки [12].

2.6. Семейство Ranidae Gray, 1825

Диагноз. Верхняя челюсть с зубами. Лобнотеменные кости парные, гладкие. Туловищных позвонков девять, из них первые семь процельные, восьмой амфицельный, девятый (крестцовый) выпуклый спереди, а сзади с двойным мышцелком для сочленения с уrostилем. Поперечные от-

ростки крестцового позвонка цилиндрические или слегка расширенные. Грудина окостеневает. Вставочных хрящей между фалангами пальцев нет.

Состав. 37 современных родов. В ископаемом состоянии на территории России и смежных государств известны лишь представители рода *Rana* Linnaeus, 1758.

Род *Rana* Linnaeus, 1758

Диагноз. *Condylus occipitalis* узкий, постепенно уточняющийся вентромедиально; границы суставной ямки заметны, между ними и яремным отверстием имеется узкая полоска кости. *Prooticum* имеет плавные очертания; передний полукружный канал сравнительно длинный, валик над ним широкий, хорошо заметный; малое и большое отверстия переднего полукружного канала сильно отличаются размерами и располагаются сравнительно далеко друг от друга; отверстие для выхода V-VII нервов имеет вид субовальной вырезки в медиальной части передней стенки кости. Сфенетмоид имеет слабо выраженный рельеф вентральной поверхности; в деталях строения проявляет большую изменчивость, перекрывающуюся у различных видов. Межчелюстная, верхнечелюстная кости и сошники с зубами, гладкие. Носовая кость тонкая, удлиненная, слабовыпуклая. Лобнотеменная кость удлиненной формы, сужающаяся к переднему концу; на вентральной поверхности имеются два утолщения: округлое *facies cerebralis posterior* и удлиненно-треугольное *facies cerebralis anterior* [236]; на дорсальной стороне имеются в той или иной степени выраженные четыре низких гребня: *linea medialis*, *l.prooticalis*, *l.occipitalis* и *l.transversalis*, сходящиеся в одной точке, называемой *eminentia parietalis* [188]. *Pars lateralis* чешуйчатой кости расположена под острым углом к *ramus retrozygomaticus*. Парасфеноид тонкий; ширина *corgus parasphenoidei* примерно соответствует или несколько больше ширины боковых отростков; расстояние между концами боковых отростков меньше или равно длине кости. Две лопасти *ramus anterior* крыловидной кости различаются по ширине на всей длине. *Goniale* с относительно высоким короноидным отростком; желоб для Меккелева хряща располагается в верхней половине кости под этим отростком и расширяется вперед на всю ее высоту; высота кости в предкороноидной части небольшая. Сочлененные поверхности тел позвонков овальной формы. *Atlas* с двумя котилюсами, сообщающимися между собой; невральная дуга тонкая, в верхней части часто неокостеневшая, в связи с чем ее правая и левая ветви разделены по медиальной линии. Невральная дуга у всех туловищных позвонков примерно одинаковой толщины, возвышается над диапофизами; диаметр неврального канала уменьшается в каудальном направлении более постепенно, чем у жаб. Диапофизы крестцового позвонка утолщенной цилиндрической формы отклонены назад и вверх. Уростиль с высоким дорсальным гребнем; невральный канал высокий, в сечении у переднего конца напоминает равнобедренный треугольник. Ключица прямая, сравнительно тонкая, почти не расширяющаяся медиально, с умеренным расширением на латеральном конце. Клейтрум тонкий, четырехугольный. Лопатка удлиненной формы, ее головка разделена на акромиальный и гленоидальный отростки, перекрывающие друг друга; *facies lunata* не развернута наружу; *crista longitudinalis* хорошо выражена. Коракоид резко расширяется медиально, так что *extremitas medialis* значительно шире *e.lateralis*; медиальный край кости плавно закруглен и у самцов значительно массивнее, чем у самок. Кубитальная ямка плечевой кости ограничена с обеих сторон; дорсальная поверхность у дистального конца выпукла; след олекранона располагается на длиной оси кости. Подвздошная кость с изогнутым крылом, несущим дорсальный гребень; линия отхода гребня от крыла несколько смещена латерально, а сам он полого наклонен медиально; удлиненное *tuber superior* располагается у корня крыла в месте окончания дорсального гребня. Седалищная кость неправильно овальной формы; ее ширина максимальна в области верхнего конца ацетабулярного выступа; площадка для прикрепления мускулов задней конечности умеренной ширины. Бедренная кость длинная, тонкая, без бедренного гребня, на месте которого имеется лишь небольшой уступ, или с очень низким, тонким гребнем. Кость голени длинная, постепенно расширяющаяся к эпифизам; в средней части (в районе отверстия для передней большеберцовой артерии) более или менее округлого сечения, изредка со слабым кием; на проксимальном конце диаметры поперечных сечений *tibia* и *fibula* примерно одинаковы, и их длинные оси почти параллельны; на дистальном конце эти оси располагаются под острым углом друг к другу, и диаметр сечения *tibia* меньше, чем *fibula*; у отверстия для передней большеберцовой артерии может наблюдаться короткая борозда. Концевые фаланги пальцев заостренные.

Видовой состав. Более 350 современных и вымерших видов. Современные лягушки Евразии делятся на два комплекса: *Rana (esculenta) sp.* (зеленые лягушки) и *Rana (temporaria) sp.* (бурые лягушки). Кроме физиологических различий (и, как следствие, условий обитания) они отличаются между собой и особенностью строения некоторых костей скелета [233]. Нами на территории Восточно-Европейской равнины в позднекайнозойских отложениях встречены остатки представителей обоих комплексов, а также вымершие виды: *R. shechmaniensis* Ratnikov, 1993 и *R. yalpugiensis* Ratnikov, 1993.

Rana (esculenta) sp.

Диагноз. Вдоль всего наружного края ramus retrozygomaticus чешуйчатой кости тянется гребень, являющийся как бы продолжением верхнего края ramus zygomaticus. Тело парасфеноида относительно более узкое, чем у бурых лягушек. Горизонтальные пластины невральных дуг туловищных позвонков не имеют или имеют очень узкое уплощение на утолщенной части. Поперечный гребень на крестцовом позвонке наклонен вперед, правая и левая его ветви перед слиянием в центре невральной дуги загибаются назад. Медиальный и латеральный гребни плечевой кости не развернуты дорсально, на них обычно имеется характерная ноздреватость. Подвздошная кость с высоким дорсальным гребнем и удлиненным, уплощенным в верхней части tuber superior.

Видовой состав. В настоящее время на территории бывшего СССР обитает 4 вида зеленых лягушек [13]. В позднекайнозойских отложениях Восточно-Европейской равнины нами встречены остатки двух видов: *R. lessonae* Camerano, 1882 и *Rana ridibunda* Pallas, 1771.

Rana lessonae Camerano, 1882 – прудовая лягушка (рис. 15)

Материал. Брод - плечевая кость; Владимировка - 3 плечевые кости; Воронча - позвонок; Коротояк - 2 плечевые и 17 подвздошных костей; Котловина-1 - плечевая кость; Кузнецова - 4 плечевые кости; Пески-2 - два позвонка; Пески-3 - позвонок; Пески-4 - позвонок; Семёновичи - две плечевые кости; Средняя Ахтуба - плечевая кость; Черный Яр-Нижнее Займище - две плечевые кости; Яблоновец - позвонок; Ясаково-2 - плечевая кость.

Описание. Позвонки, отнесенные к этому виду (рис. 15 а), имеют короткую невральную дугу с оттянутой назад и вверх медиальной частью, не выступающей за уровень постзигапофизов. Вырезка невральной дуги спереди широкая и неглубокая.

Медиальный и латеральный гребни плечевой кости (рис. 15 б) довольно короткие, широкие, с плавно округлыми краями.

Дорсальный гребень подвздошных костей (рис. 15 в) высокий; tuber superior узкое, у некоторых образцов отклонено латерально, а уплощенная площадка на нем начинается высоко.

Геологическое и географическое распространение. Нижний плейстоцен-голоцен Европы [19, 151, 152, 242]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов. Ныне населяет центральные области европейской части России, на восток едва переходит Волгу в её среднем течении [17].

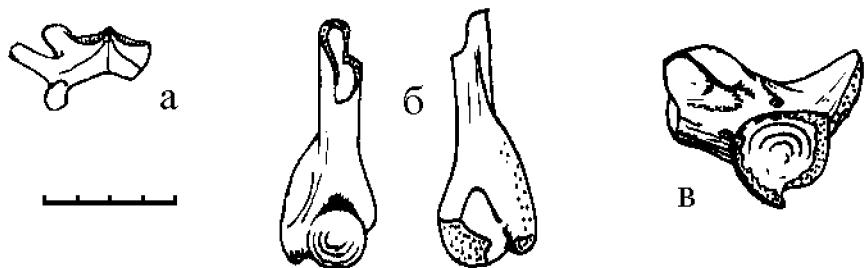


Рис. 15. Остатки *Rana lessonae*: а – позвонок сверху, экз. ВГУ № 505/6, Яблоновец; б – плечевая кость снизу и сверху, экз. ВГУ № 503/83, Кузнецова; в – подвздошная кость сбоку, экз. ВГУ № 530/18, Коротояк.

Rana ridibunda Pallas, 1771 – озерная лягушка (рис. 16)

Материал. Владимировка - 4 подвздошные кости; Волчанск - подвздошная кость; Градижск - подвздошная кость; Змеевка-2 - две переднеушные кости и две лопатки; Кашир - подвздошная кость; Котловина-2 - две подвздошные, Котловина-1 - плечевая и две подвздошные кости; Красная Лука - подвздошная кость; Кузнецова - подвздошная кость; Лиман - подвздошная кость; Ниновка - подвздошная кость; Озерное - две подвздошные кости; Пески-1 - подвздошная кость, Пески-2 -

переднеушная кость и лопатка; Средняя Ахтуба - две лобнотеменные, 10 подвздошных костей и 7 лопаток; Чигириин - подвздошная кость; Эльтиген - подвздошная кость; Яблочково - подвздошная кость.

Описание. Переднеушные кости обладают изменчивостью, не всегда позволяющей идентифицировать вид. Экземпляры, принадлежавшие озерным лягушкам (рис. 16 а), удлинены в латеральном направлении, с хорошо выраженной складкой на передней поверхности и сравнительно широкой субовальной вырезкой. У образцов *R.lessonae* из нашей сравнительной коллекции складки на передней поверхности не наблюдаются, у *R.nigromaculata* – более узкая субовальная вырезка, у бурых лягушек более изометрична форма кости.

Лобнотеменные кости принадлежали крупным особям, но сохранились не полностью (рис. 16 б). Рельеф на дорсальной поверхности хорошо развит: наблюдается не менее двух линий; processus occipitalis хорошо развит; p.prooticalis смешен назад; сагиттальный край довольно ровный; латеральный край фронтальной части кости круто поворачивает, переходя в передний край p.prooticalis.

Лопатки массивные, довольно толстые, с широкой шейкой (рис. 16 в); длина головки составляет около половины длины кости; margo anterior имеет два хорошо заметных перегиба: один – почти напротив поворота продольного гребня, второй – примерно в середине corpus scapularis.

Медиальный и латеральный гребни плечевой кости самца (рис. 16 г) сравнительно длинные и узкие, причем край медиального гребня прямой.

Дорсальный гребень у подвздошных костей (рис. 16 д) очень высокий; tuber superior широкое, сильно наклонено вперед, а уплощенная площадка на нем начинается низко.

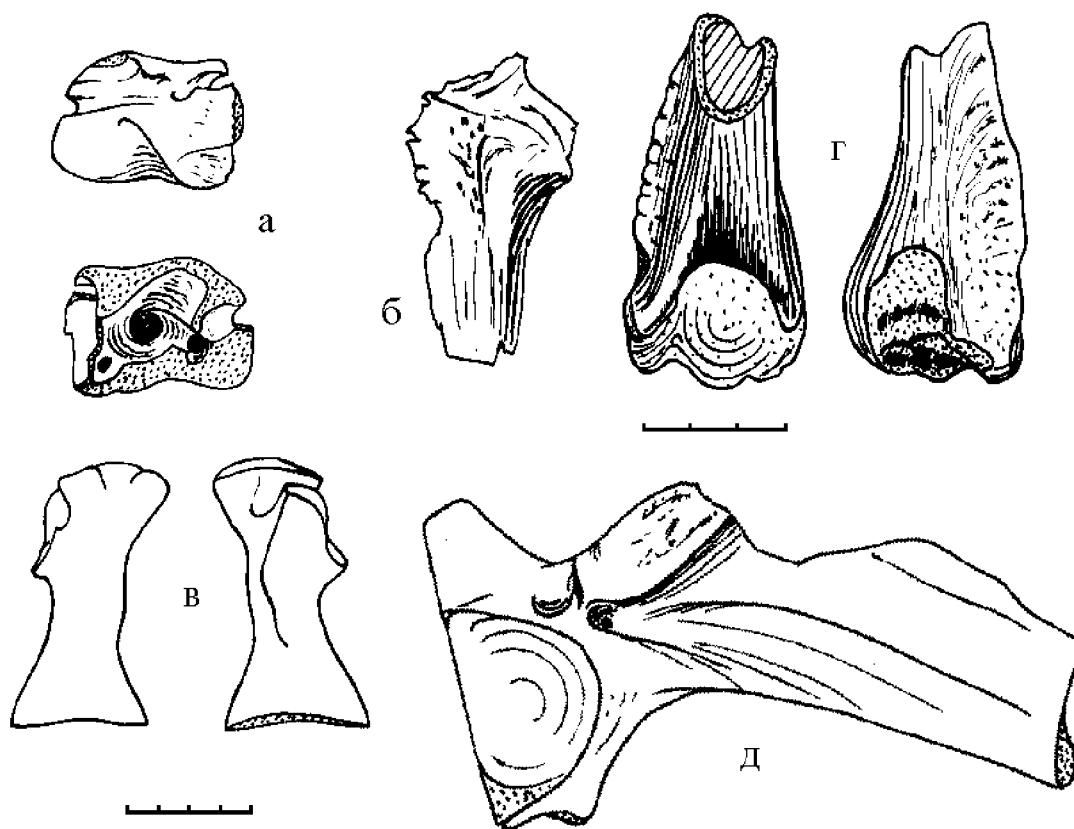


Рис. 16. Остатки *Rana ridibunda*: а – переднеушная кость сверху и снизу, экз. ВГУ № 545/40, Пески-2; б – лобнотеменная кость сверху, экз. ВГУ № 563/318, Средняя Ахтуба; в – лопатка снаружи и изнутри, экз. ВГУ № 545/24, Пески-2; г – плечевая кость снизу и сверху, экз. ГИАН № 689Г/33, Котловина; д – подвздошная кость сбоку, экз. ВГУ № 610/3, Озерное.

Геологическое и географическое распространение. Верхний плейстоцен- голоцен Центральной Европы [242]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, сингильского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-

Европейской равнины. В современной фауне встречается в европейской части до 60° с.ш., в Крыму, на Кавказе, в Казахстане и Средней Азии, на востоке до озера Балхаш [17].

Ближе не определимые остатки *Rana (esculenta) sp.*

Материал: различные части скелета из местонахождений Большие Тиганы, Владимировка, Донская Негачевка, Козий Овраг, Котловина-1, Красная Лука, Лопатино, Новонекрасовка, Озерное, Черный Яр-Нижнее Займище, Шкурлат.

Геологическое и географическое распространение. Нижний олигоцен-голоцен Европы [242]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины.

Rana (temporaria) sp.

Диагноз. На наружном крае ramus retrozygomaticus чешуйчатой кости, если присутствует гребень, то только в ее передней половине. Corpus paraspheenoidei относительно более широкий, чем у зеленых лягушек. Горизонтальные пластины невральной дуги туловищных позвонков имеют хорошо выраженное уплощение на утолщенной части. Поперечный гребень крестцового позвонка наклонен вперед или сильно расширен без наклона; правая и левая ветви гребня перед слиянием в центре невральной дуги не загибаются назад. Crista medialis и c.lateralis плечевой кости самцов развернуты дорсально. Tuber superior подвздошной кости выпуклое и у большинства форм осложнено мелкими шишечками (валиками); высота дорсального гребня, обычно, меньше, чем у зеленых лягушек.

Видовой состав. В настоящее время на территории бывшего СССР обитает 8 видов бурых лягушек [13]. В позднекайнозойских отложениях Восточно-Европейской равнины нами встречены остатки трех видов: *Rana arvalis* Nilsson, 1842; *R. dalmatina* Bonaparte, 1840 и *R. temporaria* L., 1758.

***Rana arvalis* Nilsson, 1842 – остромордая лягушка (рис. 17)**

Материал. Анцелович - плечевая кость; Березовка - плечевая кость; Вольная Вершина - подвздошная кость; Жердевка - плечевая кость; Змеевка – 2 - 14 позвонков и 3 подвздошные кости; Еласы – лопатка; Карай-Дубина - плечевая кость; Козий Овраг - лопатка; Коминтерн - 3 лопатки, две плечевые и подвздошная кость; Кролятник - лопатка; Кузнецова - 3 лопатки, 5 плечевых и 2 подвздошные кости; Лопатино - лопатка; Лучинское - два позвонка; Пески-1 - два позвонка; Пески-2 - подвздошная кость; Посудичи - плечевая кость; Рославль - плечевая кость; Рудный - две лопатки и две плечевые кости; Черный Яр-Нижнее Займище - лопатка, плечевая и 4 подвздошные кости; Чигирин - плечевая кость; Ясаково-1 - позвонок.

Описание. Позвонки остромордых лягушек имеют узкие вертикальные и от коротких до умеренной длины горизонтальные пластины невральной дуги. Вариации относительной длины невральной дуги частично перекрываются у нескольких современных видов бурых лягушек России, но наиболее короткие позвонки наблюдаются именно у *R. arvalis*, и в этих случаях могут быть идентифицированы (рис. 17 а). Особенно надежна такая идентификация для верхненеоплейстоценовых-голоценовых фоссилий, когда вероятность обнаружения удаленных от Восточной Европы в настоящее время видов минимальна.

Лопатки стройные; головка кости составляет половину ее длины; шейка узкая; передний край вогнут, с самым каудальным пунктом чуть дистальнее середины кости; продольный гребень хорошо развит (рис. 17 б).

Плечевые кости самцов остромордых лягушек хорошо отличаются от humeri других бурых лягушек почти одинаковой степенью развития медиального и латерального гребней; их проксимальные концы близко подходят друг к другу (рис. 17 в).

Дорсальный гребень подвздошных костей заметно выше ala; наивысшая точка гребня расположается над tuber superior; tuber superior выпуклое, вытянутое, с мелкими шишечками; pars descendens узкая (рис. 17 г, д).

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен-голоцен Европы [242]. Наши материалы встречены в составе таманского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. Южная граница нынешнего ареала тянется вдоль Адриатического моря, минуя Балканский п-ов, доходит до берегов Черного моря, но, не доходя до Крыма, поднимается севернее до нижнего те-

чения Днепра и далее на восток через низовья Дона, Среднее Поволжье и среднее течение р. Урал, через Северный Казахстан до верховьев Иртыша и Балхаша, через Алтай и Саяны доходит до Байкала и Забайкалья. Северная граница проходит по побережью Баренцева и Белого морей, через Полярный Урал проходит через Южный Ямал, Тазовский п-ов и достигает юга Гыданского п-ова, по Ангаре и Енисею встречается до Туруханска [17].

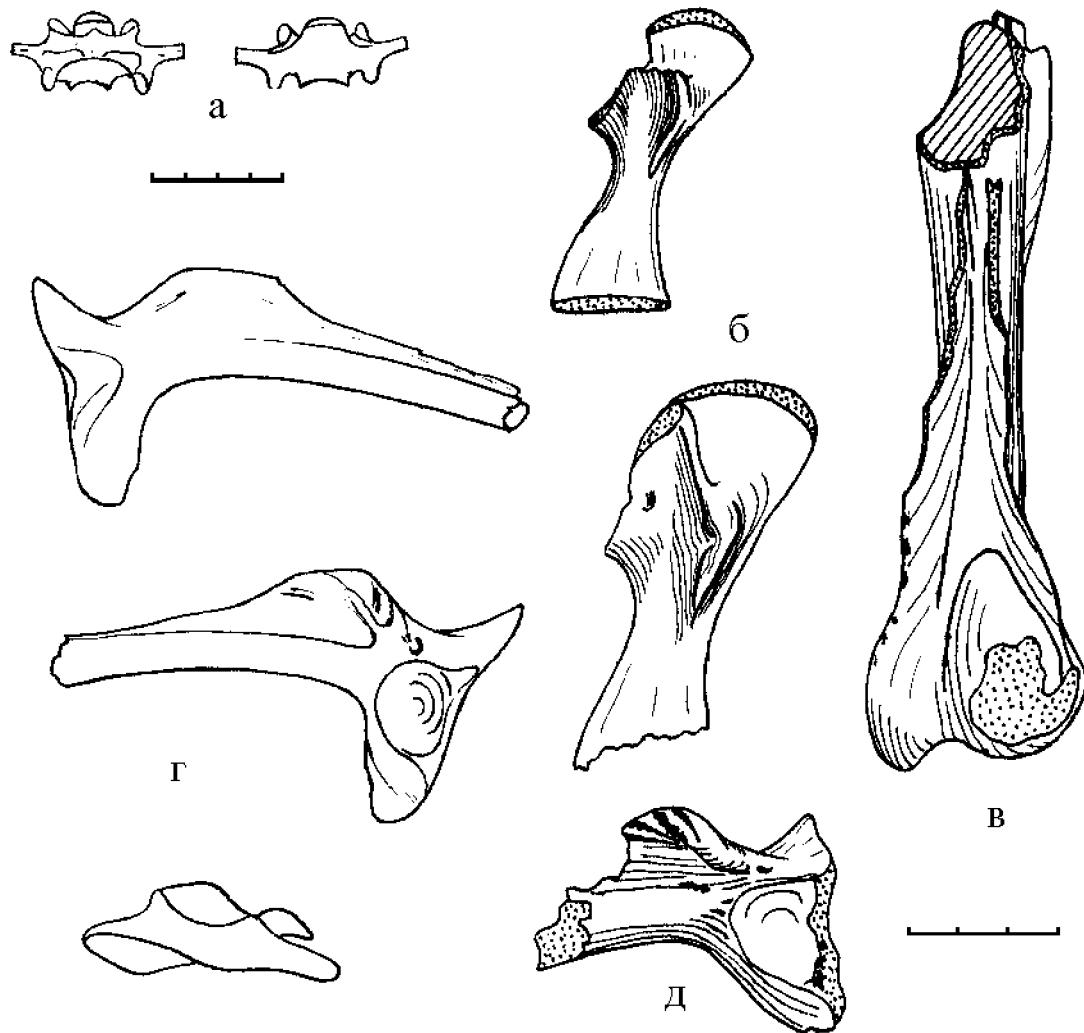


Рис. 17. Остатки *Rana arvalis*: а – позвонок сверху и снизу, экз. ВГУ № 559-1/194, Змеевка-2; б – лопатки изнутри, экз. ВГУ № 612/59, 60, Коминтерн; в – плечевая кость сверху, экз. ВГУ № 612/19, Коминтерн; г–д – подвздошные кости: г – экз. ВГУ № 545/2 изнутри, сбоку и junctura ilioischiadica, Пески-2; д – экз. ВГУ № 561-3/1, Черный Яр.

Rana dalmatina Bonaparte, 1840 – прыткая лягушка (рис. 18)

Материал. Тимошковичи – подвздошная кость.

Описание. Крыло подвздошной кости сужается к корню; дорсальный гребень высокий, с плавно изгибающимся задним краем; *tuber superior* длинное, с четырьмя мелкими бугорками; *pars descendens* узкая (рис. 18).

Геологическое и географ-



Рис 18. Подвздошная кость *Rana dalmatina* сбоку, изнутри и junctura ilioischiadica, экз. ВГУ № 543/2, Тимошковичи.

физическое распространение. Плиоцен-голоцен Европы [204, 210, 242]. Наш единственный экземпляр этого вида встречен в составе верхнепалеолитического комплекса Беларуси. Ныне распространена в Западной и Средней Европе [17, 195].

Rana temporaria Linnaeus, 1758 – травяная лягушка (рис. 19)

Материал. Брод - лопатка, 5 плечевых и 5 подвздошных костей; Воронча - 4 позвонка, лопатка, две лобнотеменные, две плечевые и 5 подвздошных костей; Донская Негачевка - лобнотеменная и двенадцать подвздошных костей; Дрозды - лопатка; Еласы – 32 позвонка, 19 лопаток, 1 лобнотеменная и 43 подвздошные кости; Жукевичи - подвздошная кость; Змеевка-2 - 14 позвонков, 7 лопаток, 14 подвздошных костей; Красная Лука - 3 позвонка, лопатка, плечевая и подвздошная кости; Лопатино - 3 позвонка и 3 лопатки; Лучинское - 113 определимых до вида костей скелета; Михайловка-5 - лопатка, две лобнотеменные и подвздошная кость; Пашино - плечевая кость; Пески-1 - две лопатки; Пески-2 - два позвонка, лопатка, плечевая и подвздошная кости; Пильниковское - подвздошная кость; Рудный - большое количество различных костей скелета; Семеновичи - лопатка и плечевая кость; Яблоновец - позвонок.

Описание. Фрагменты frontoparietale (рис. 19 а) имеют широкое уплощение дорсальной поверхности, ограниченное хорошо выраженным linea transversalis и l. medialis, причем последняя располагается над латеральным перегибом кости; часто присутствуют l.prooticalis и l.occipitalis; характерно наличие желоба между processus occipitalis и хорошо развитым p.prooticalis; сагиттальный край довольно ровный, реже – зазубренный.

Позвонки имеют широкие вертикальные и длинные горизонтальные пластины невральной дуги (рис. 19 б, в).

Лопатки толстые (рис. 19 г); головка составляет 2/3 длины кости; шейка широкая.

Медиальный гребень плечевой кости у самцов хорошо развит, латеральный – недоразвит. Кроме остромордой лягушки, это свойственно всем современным бурым лягушкам России. Но относительная длина медиального гребня у травяной лягушки достигает наибольших величин, а латеральный гребень – наоборот, бывает выражен лишь в виде ребра на поверхности кости (рис. 19 д). При идентификации верхненеоплейстоценовых-голоценовых фоссилий учитывается также незначительная вероятность обнаружения удаленных от Восточной Европы в настоящее время видов.

Дорсальный гребень подвздошных костей (рис. 19 е, ж, з) ниже ala; tuber superior удлиненное, с несколькими или одной шишечкой, заметно возвышается над дорсальным гребнем и даже нависает над ним; pars descendens, обычно, широкая.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен-голоцен Европы [242]. Наши материалы встречены в составе тираспольского, сингильского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. Ныне обитает по всей европейской части бывшего СССР: на север – до побережья Баренцева и Белого морей и Полярного Урала; восточная граница – Уральский хребет; южная граница проходит через среднее течение Днестра, Днепра, Дона и Волги, доходит до р. Урал в районе Оренбурга и Орска [17].

Замечания. Морфология костей *Rana temporaria* очень близка другому современному виду – *Rana chensinensis* – в связи с чем мы объединяем их в группу *Rana ex gr. temporaria*. Очень часто ископаемые кости морфологически определяются лишь до этого уровня. Остатки лягушек, определенных как *Rana ex gr. temporaria*, встречены в местонахождениях Большие Тиганы, Брод, Воронча, Гуньки, Донская Негачевка, Еласы, Жукевичи, Кузнецова, Лапшинка, Михайловка-5, Няравай, Пески-1, Слобода Двинская в составе тираспольского, сингильского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов.

Rana shechmaniensis Ratnikov, 1993 (рис. 20 а)

Материал. Яблоновец – две подвздошные кости.

Описание. Дорсальный гребень и junctura ilioischiadica подвздошных костей высокие; acetabulum, преacetабулярная и субактебулярная зоны узкие; tuber superior узкое, выпуклое, без осложняющих валиков и борозд.

Геологическое и географическое распространение. Нижний неоплейстоцен бассейна Дона.

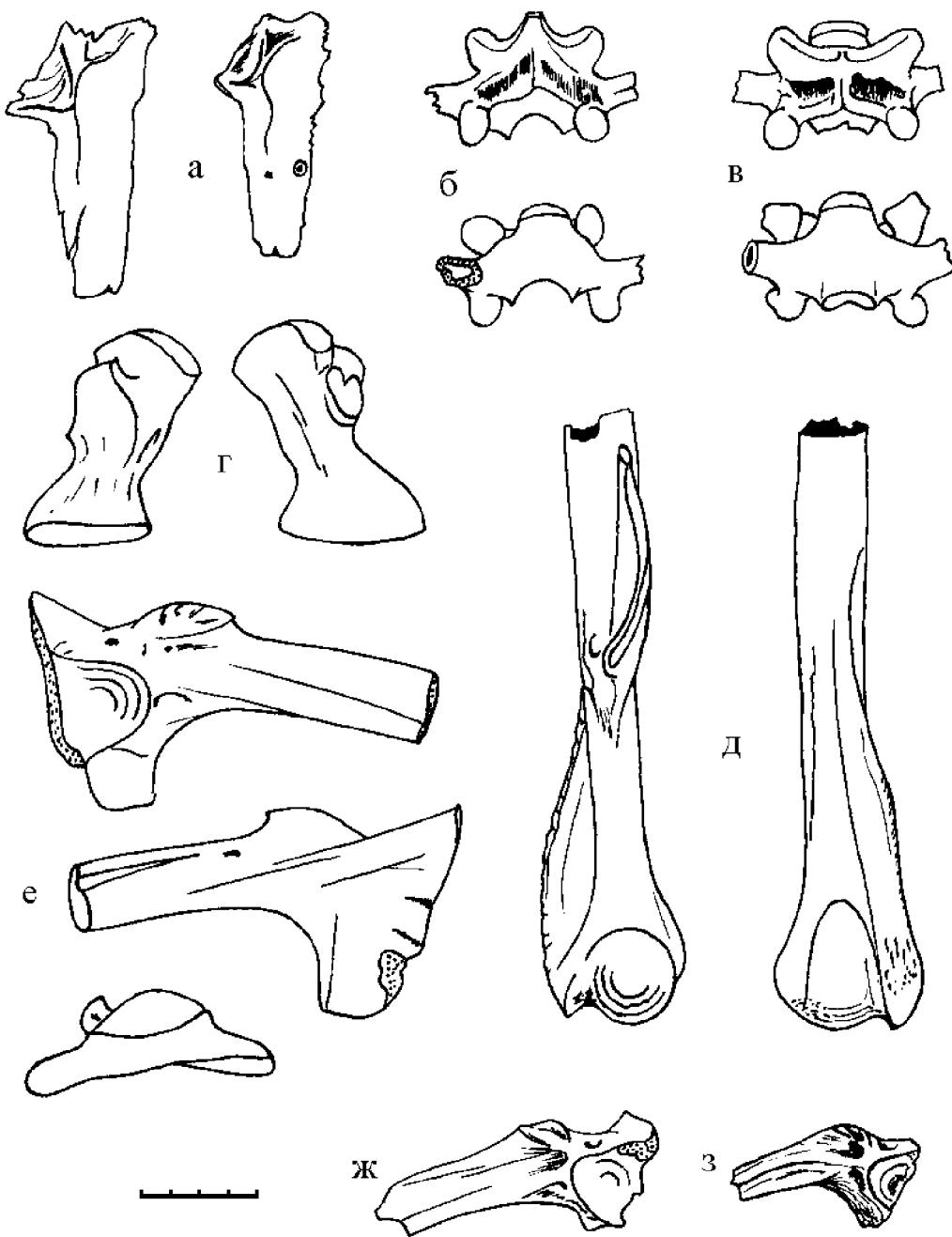


Рис. 19. Остатки *Rana temporaria*: а – лобнотеменные кости сверху, экз. ВГУ № 541/13, 14; б – грудной позвонок сверху и снизу, экз. ВГУ № 558-5/598, Рудный; в – брюшной позвонок сверху и снизу, экз. ВГУ № 558-5/599, Рудный; г – лопатка изнутри и снаружи, экз. ВГУ № 533/276, Еласы; д – плечевая кость снизу и сверху, экз. ВГУ № 533/28, Еласы; е-з – подвздошные кости: е – экз. ВГУ № 533/3 сбоку, изнутри и junctura ilioischiadica, Еласы; ж – экз. ВГУ № 534/8 сбоку, Михайловка-5; з – экз. ВГУ № 613/2 сбоку, Красная Лука.

Rana yalpugensis Ratnikov, 1993 (рис. 20 б)

Материал. Котловина - подвздошная кость.

Описание. Дорсальный гребень подвздошной кости высокий, junctura ilioischiadica умеренной высоты; ацетабулярная впадина широкая; преацетабулярная зона отсутствует, субацетабулярная зона, видимо, узкая; tuber superior несет хорошо заметную борозду, делящую его на валики, в нижней части оно сильно расширено и утолщено.

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен Украины.

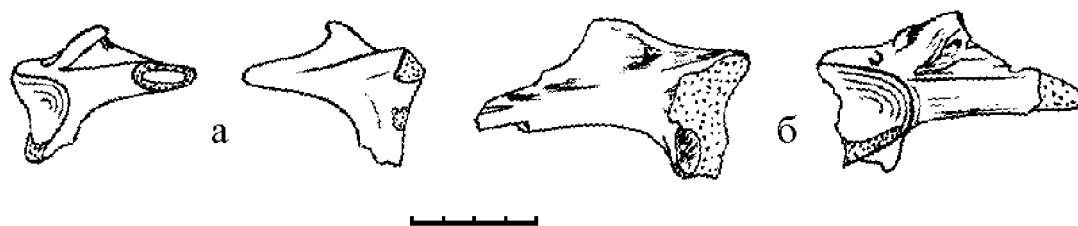


Рис. 20. Подвздошные кости лягушек: а – *Rana shechmaniensis*, экз. ВГУ № 505/3 сбоку и изнутри, Яблоновец; б – *Rana yalpugiensis*, экз. ГИН № 689Г/14 изнутри и сбоку, Котловина.

Rana sp.

Материал. различные части скелета из местонахождений Анцелович, Апастово, Артемово, Архиповка, Березовка, Большие Тиганы, Борисова Гора, Брод, Верхний Ольшан, Владимировка, Волчанска, Вольная Вершина, Воронча, Градижск, Гуньки, Долинское, Донская Негачевка, Еласы, Жукевичи, Змеевка-1,-2, Ильинка, Кашир, Козий Овраг, Коминтерн, Коротояк-белогорье, Котловина-1,-2, Красная Лука, Кролятник, Кузнецовка, Купино, Лапшинка, Ливенцовка-2, -6, Лиман, Лихвин, Лопатино, Лучинское, Михайловка-5, Морозовка, Ниновка, Новонекрасовка, Ниравай, Одесские катакомбы (Пещера Дальняя), Озерное, Пашино, Пески-1, -2, -3, -4, Пильниковое, Посевкино, Посудичи, Рудный, Семеновичи, Сергеевка-2, Слобода Двинская, Средняя Ахтуба, Старая Калитва-1,-2, Тимошковичи, Урыв-2, Холки, Чёрный Яр-Нижнее Займище, Чигирин, Чишмикий, Шкурлат, Яблочково, Ясаково-1,-2.

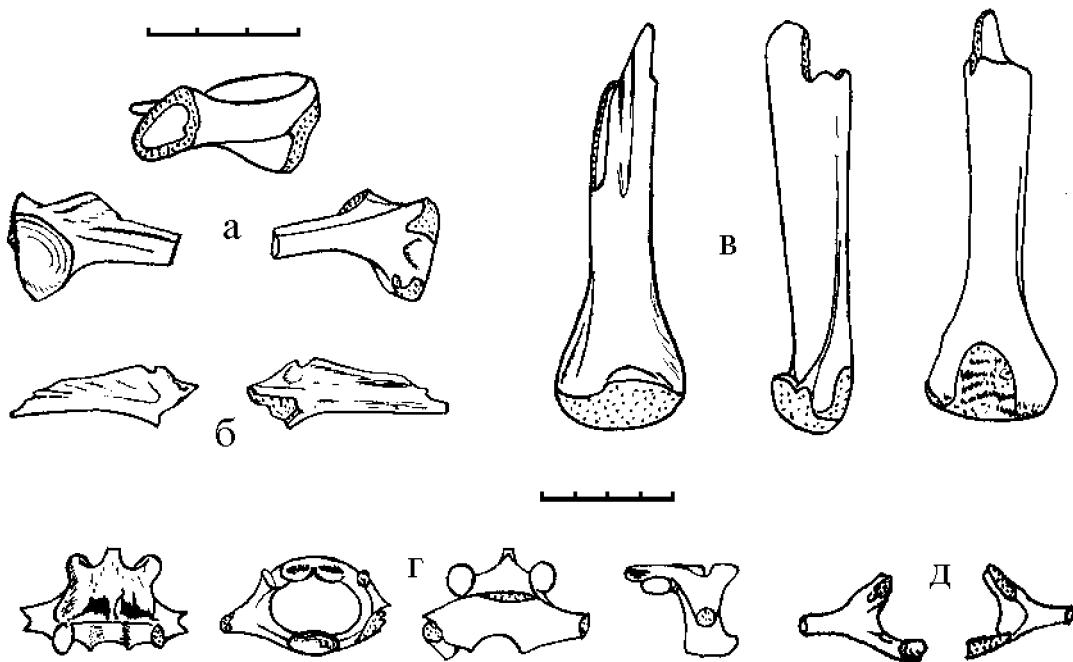


Рис. 21. Остатки бесхвостых неизвестных семейств: а-б – подвздошные кости *Novooscolia cristata*: а – экз. ВГУ № 519/1 сбоку, изнутри и *junctura ilioischadica*, Холки; б – экз. ВГУ № 519/2 сбоку и изнутри, Холки; в – плечевая кость *Liventsovka jucunda* снизу, сбоку и сверху, экз. ГИН № 825Г-2/7, Ливенцовка; г-д – позвонки *Negatchevkia donensis*: г – экз. ВГУ № 506/11 сверху, спереди, снизу и сбоку, Донская Негачевка; д – экз. ВГУ № 506/141 спереди и сзади, Донская Негачевка.

Геологическое и географическое распространение. Эоцен?, Олигоцен-голоцен Европы, миоцен-голоцен Америки и Азии [155, 242]. Наш материал происходит из местонахождений, охва-

тывающих весь район исследований в стратиграфическом интервале от плиоцена до голоцен. Ныне населяет практически все материки, кроме Антарктиды [12].

2.7. Семейство *Incerta* Род *Novooskolia* Ratnikov, 1993

Диагноз. Крыло подвздошной кости несет дорсальный гребень, который поднимается вертикально, не загибаясь внутрь, и оканчивается позади *tuber superior*; наивысшая точка гребня находится над *tuber superior*, в крациальному направлении его высота убывает. *Tuber superior* удлиненной формы, наклонено вперед, но очень слабо выпукло, почти сливаяющееся с дорсальным гребнем, задний край которого образует с передним краем верхнего ацетабулярного расширения тупой угол. Ацетабулярная впадина очень широкая, ее дорсальный край находится на одном уровне с дорсальным краем крыла кости. *Pars descendens*, вероятно, отсутствует или слабо развито. С медиальной стороны тела кости в средней части имеется депрессия.

Наличием дорсального гребня описываемый род сближается с *Rana* и *Discoglossus*, но отличается от них формой этого гребня, отсутствием нижнего ацетабулярного расширения и наличием депрессии на медиальной стороне *surgis ilii*.

Видовой состав. *Novooskolia cristata* Ratnikov, 1993.

Novooskolia cristata Ratnikov, 1993 (рис. 21 а-б)

Материал. Холки – две подвздошные кости.

Описание. См. диагноз рода (рис. 21 а-б).

Геологическое и географическое распространение. Нижний неоплейстоцен бассейна р. Оскол.

Род *Liventsovka* Ratnikov, 1993

Диагноз. Плечевые кости исключительно прямые, с почти не изменяющейся шириной диафиза; дорсальная поверхность уплощена, ось следа олекранона почти совпадает с продольной осью кости. Медиальный и латеральный гребни практически не развиты, их края плавно изогнуты.

Общие очертания и положение следа олекранона сближают описываемый род с *Rana*, от которого отличается исключительной прямотой кости.

Видовой состав. *Liventsovka jucunda* Ratnikov, 1993.

Liventsovka jucunda Ratnikov, 1993 (рис. 21 в)

Материал. Веселовка – две плечевые кости; Ливенцовка - две плечевые кости.

Описание. См. диагноз рода (рис. 21 в).

Геологическое и географическое распространение. Средний-верхний плиоцен юга Восточно-Европейской равнины.

Род *Negatchevka* Ratnikov, 1993

Диагноз. Тулowiщные позвонки процельные, с телами овального сечения, относительно небольшого диаметра; невральный канал широкий; вертикальные пластины невральной дуги расходятся от тел позвонков почти горизонтально, а затем плавно закругляются кверху; горизонтальная пластина располагается почти горизонтально, в ее передней части имеются две симметрично расположенные выемки, разделенные небольшим гребнем; невральный отросток отсутствует.

По строению позвонка описываемый род наиболее близок к *Bufo* и *Rana*, от которых отличается сплюснутым дорсовентрально телом позвонка и горизонтальным расположением горизонтальной пластины невральной дуги.

Видовой состав. *Negatchevka donensis* Ratnikov, 1993.

Negatchevka donensis Ratnikov, 1993 (рис. 21 г-д)

Материал. Донская Негачевка – два позвонка.

Описание. См. диагноз рода (рис. 21 г-д).

Геологическое и географическое распространение. Средний неоплейстоцен бассейна Дона.

Глава 3 URODELA – ХВОСТАТЫЕ ЗЕМНОВОДНЫЕ

3.1. Характеристика материала

Хвостатые земноводные играют в настоящее время, да и, видимо, играли в прошлом значительно меньшую роль в биоценозах, чем бесхвостые. Небольшое количество видов, относительная малочисленность особей, мелкие размеры и ажурность скелета большинства из этих животных обусловливают чрезвычайную редкость их в ископаемом состоянии, несмотря на то, что они, как и бесхвостые, тесно связаны в своей жизни с водоемами. Местонахождений, где найдены остатки *Urodea*, очень мало, и нигде их кости не содержатся в массовом количестве. Из элементов скелета наиболее часто встречаются позвонки, значительно реже – трубчатые кости конечностей и челюсти.

Для идентификации ископаемого материала использовалась современная остеологическая коллекция, включающая следующие виды:

Семейство *Ambystomatidae*:

Ambystoma tigrinum (Green)

Семейство *Hynobiidae*:

Onychodactylus fischeri (Boulenger)
Ranodon sibiricus Kessler

Salamandrella keyserlingii Dybowski

Семейство *Salamandridae*:

Mertensiella caucasica (Waga)
Pleurodeles waltl (Michahelles)
Salamandra salamandra (L.)
Triturus alpestris (Laurenti)

Triturus cristatus (Laurenti)
Triturus montandoni (Boulenger)
Triturus vittatus (Gray)
Triturus vulgaris (L.)

3.2. Семейство *Hynobiidae* Cope, 1859

Диагноз. Небольшие примитивные хвостатые до 18 см в длину. Лобновисочной дуги нет; есть слезная кость. Позвонки амфицельные, с суживающимися в средней части телами; невральная дуга довольно низкая, немного приподнимающаяся и утолщающаяся сзади; неврапофизы отсутствуют или слабо выражены; зигапофизы овальной или округлой формы.

Состав. 10 современных родов, из которых нами встречены остатки *Salamandrella* Dybowski, 1870.

Род *Salamandrella* Dybowski, 1870

Диагноз. Небные зубы изогнуты под углом. Невральная дуга позвонков без неврапофиза; поперечные отростки довольно сильно (до 45°) отклонены каудально; основания нижних отростков прободены крупными отверстиями параллельно оси позвонка, а также маленькие отверстия могут быть на центральной поверхности centrum в месте отхода поперечных отростков; передний край невральной дуги вогнутый, реже – прямой, достигающий середины презигапофизов; пре- и постзигапофизы сильно вытянуты в передне-заднем направлении, скорее каплевидной формы; верхний и нижний поперечные отростки плотно прижаты друг к другу, причем диаметр нижнего заметно больше диаметра верхнего. На задних ногах по 4 пальца.

Видовой состав. *Salamandrella keyserlingii* Dybowski, 1870.

Salamandrella keyserlingii Dybowski, 1870 – сибирский углозуб (рис. 22)

Материал: Кузнецова – две плечевые кости; Купино – хвостовой позвонок; Сергеевка-2 – туловищный позвонок.

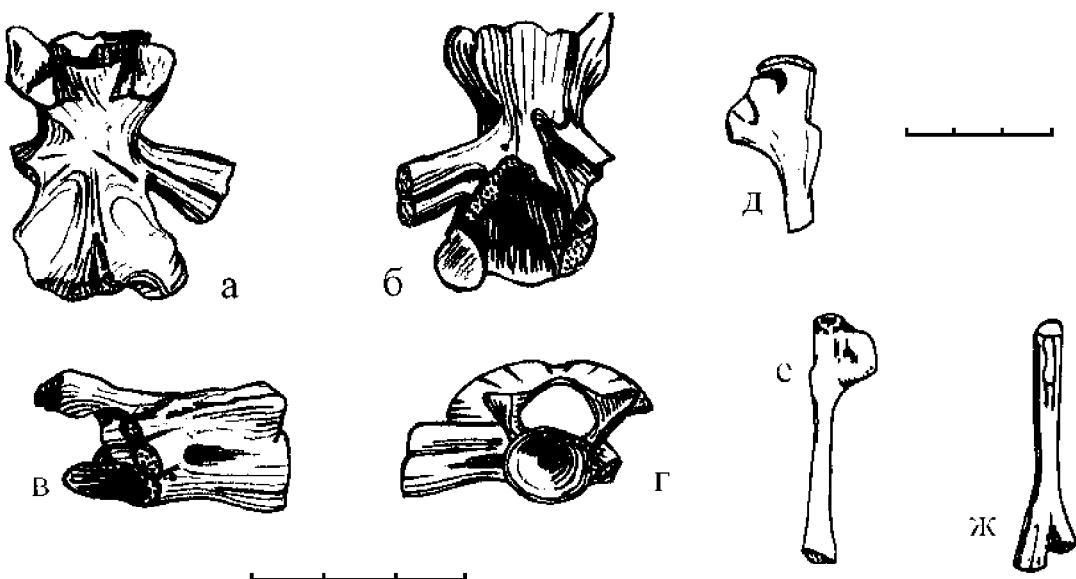


Рис. 22. *Salamandrella keyserlingii*: а-г – туловищный позвонок сверху, снизу, сбоку и спереди, экз. ВГУ № 599/1, Сергеевка-2; д-ж – плечевые кости: д – экз. ВГУ № 503/377 сбоку; е-ж – экз. ВГУ № 503/378 сбоку и снизу.

Описание. Строение позвонков (рис. 22 а-г) полностью соответствует диагнозу рода и сравнительным образцам *Salamandrella keyserlingii*. Некоторые сомнения вызывают разрушения в задней части хвостового позвонка, в связи с чем он определен как *Salamandrella cf. keyserlingii*.

Из двух плечевых костей одна, от более крупной особи, представляет собой проксимальную часть humerus, второй - почти целую кость более мелкой особи (рис. 22 д-ж). Проксимальные части обеих костей несколько отличаются формами центральных гребней, а также степенью выраженности дорсального гребня: у первого он довольно высокий, массивный, вытянутый вдоль продольной оси кости, а у второго - в виде слабо возвышающегося, почти не заметного гребня. Дистальный конец второго образца сильно расширен и при жизни животного нес два сустава для присоединения лучевой и локтевой костей. На его центральной стороне наблюдается слабовыраженная fossa cubitalis ventralis, а на дорсальной - столь же слабо выраженная ямка олекранона. Просмотр сравнительного современного материала обнаружил наибольшее сходство более крупного образца с *Salamandrella keyserlingii*. В отличие от него, представители европейских родов *Triturus*, *Salamandra*, *Mertensiella* и *Pleurodeles* имеют тонкий отросток на дорсальном гребне. Из-за разрушения дистальной части кости она определена как *Salamandrella cf. keyserlingii*. Второй образец мы тоже относим к этому же виду, считая, что невыраженность дорсального гребня связана с мелкими размерами особи.

Геологическое и географическое распространение. Наши материалы встречены в составе тирапольского фаунистического комплекса Восточно-Европейской равнины. В настоящее время обитает на огромной территории: на севере достигает полярного Урала и почти побережья Северного Ледовитого океана в Якутии и Магаданской области; южная граница ареала проходит на севере Японии, Китая и Монголии; на западе вид обитает на северо-востоке европейской части России от Архангельской области до Поволжья; на восток доходит до побережья Тихого Океана [13].

3.3. Семейство Proteidae Tschudi, 1839

Диагноз. Хвостатые земноводные с постоянными жабрами, удлиненным телом и слабыми конечностями. Челюстное сочленение отнесено далеко вперед от затылочного. Maxillare не окостеневает. Глаза маленькие, сдвинуты вперед. Позвонки амфицельные, туловищных – до 40.

Состав. Два современных и несколько ископаемых родов, из которых на территории России и соседних государств встречен *Mioproteus* Estes et Darevsky, 1977.

Род *Mioproteus* Estes et Darevsky, 1977*Mioproteus* sp. (рис. 23)

Материал. Веселовка – 3 позвонка, Мусайд – позвонок.

Описание. Материал представлен исключительно обломками амфицельных тел позвонков, вероятно, достигавших в длину 6 мм. Centra двух наиболее полно сохранившихся экземпляров (рис. 23) демонстрируют снизу форму «песочных часов» благодаря глубоким латеральным выемкам в районе поперечных отростков. На вентральной поверхности позвонков наблюдаются крупные парные отверстия, а сбоку в основании невральной дуги наблюдаются остатки горизонтальной и наклонной пластинок. На образце из Веселовки наблюдается хорошо развитый вентромедиальный киль. Морфологически описываемые экземпляры имеют сходство с позвонками *Mioproteus caucasicus* [199], однако их фрагментарность не позволяет оценить их видовую принадлежность. Не исключено, что остатки принадлежат двум разным видам.

Геологическое и географическое распространение. Неоген Украины, Молдавии, Северного Кавказа и Казахстана [16, 44, 173–176, 199], плиоцен Польши [224]. Наши материалы встречены в составе молдавского и урывского фаунистических комплексов Краснодарского края и Молдовы.

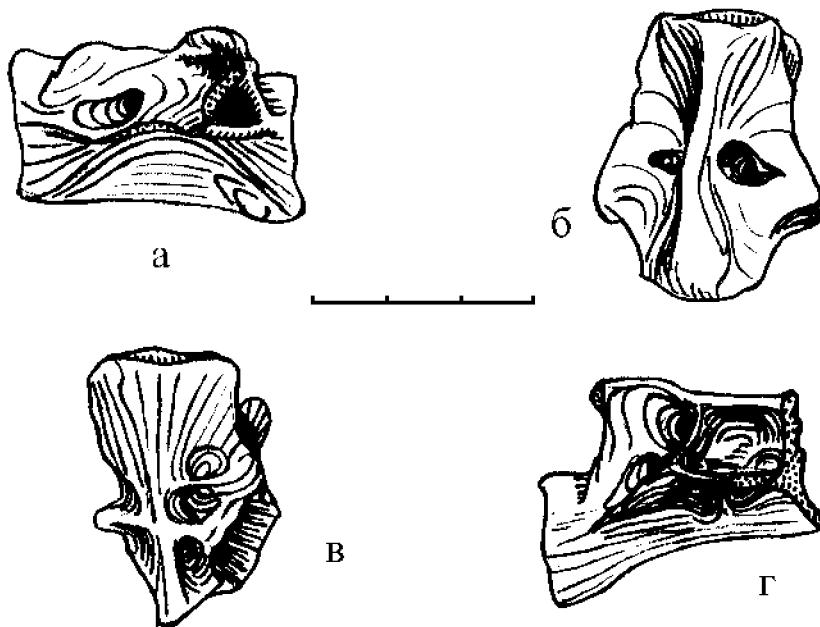


Рис. 23. Позвонки *Mioproteus* sp.: а-б - экз. ВГУ № 619/15 сбоку и снизу, Веселовка; в-г - экз. ВГУ № 620/2 снизу и сбоку, Мусайд.

3.4. Семейство Salamandridae Gray, 1825

Диагноз. Некрупные (не более 30 см) хвостатые со сравнительно коротким туловищем. Крыловидные кости соприкасаются с задне-боковыми углами парасфеноида или не достигают его вообще. Сросшиеся небные кости и сошники образуют длинные, направленные назад отростки, которые протягиваются по краям парасфеноида и несут расположенные в ряд зубы. Заднеушная кость отсутствует. Позвонки опистоцельные (до 20 туловищных и до 40 хвостовых) с более или менее суженным в средней части телом; невральная дуга с хорошо выраженным неврапофизом.

Состав. Более 30 современных и вымерших родов, из которых нами встречены остатки *Triturus* Rafinesque, 1815.

Род *Triturus* Rafinesque, 1815

Диагноз. Некрупные (до 18 см) саламандры. Верхнечелюстная кость не достигает квадратной, крыловидная не достигает верхнечелюстной. Лобная и теменная кости прямоугольные, примерно равной длины. Предчелюстные кости сросшиеся. Задние отростки небно-сошниковых костей почти прямые, достигают ушных капсул. Позвонки с уплощенными спереди кондилусами и хорошо заметными субцентральными отверстиями; костные пластинки развиты между вентраль-

ными и дорсальными поперечными отростками и между вентральными поперечными отростками и телом позвонка; зигапофизы овальной формы.

Видовой состав. Двенадцать современных видов, из которых нами встречены остатки *Triturus vulgaris* (L., 1758), *T. cf. alpestris* (Laur., 1768) и *T. cf. cristatus* (Laur., 1768).

Triturus vulgaris (L., 1758) – обыкновенный тритон (рис. 24)

Материал: Владимировка – позвонок, Кузнецова – позвонок.

Описание. Мелкие частично разрушенные позвонки (рис. 24) суженным в средней части телом и длиной 1,7 и 2,0 мм; субцентральные отверстия крупные; костная пластинка развита между телом позвонка и вентральным поперечным отростком как спереди, так и сзади от него; невральная дуга высокая, поднимающаяся в её задней трети; невральный гребень тонкий и высокий, в задней трети раздвоенный; передний край невральной дуги прямой, чуть позади передних концов презигапофизов. Своей морфологией образцы сходны как с описаниями ископаемых позвонков *T. vulgaris* [209, 210], так и с современными сравнительными образцами.

Геологическое и географическое распространение. Поздний плиоцен-плейстоцен Европы [239]. Наши материалы встречены в составе тираспольского и сингильского фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время населяет большую часть Европы, Западную Сибирь на восток до Алтайского края (90° в.д.); на Кавказе населяет районы к югу от линии Новороссийск-Краснодар-Северная Осетия-Ставрополь, встречается в Ленкорани [13, 17].

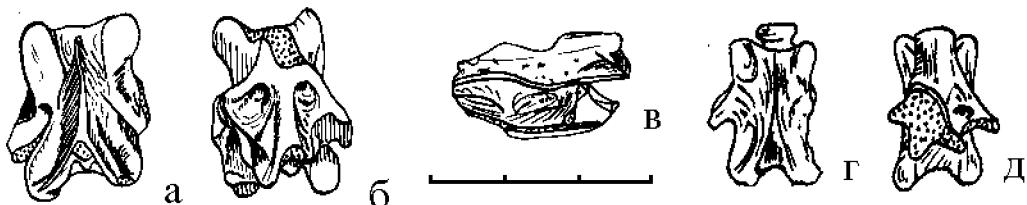


Рис. 24. Туловищные позвонки *Triturus vulgaris*: а-в – экз. ВГУ № 589/218 сверху, снизу и сбоку, Владимировка; г-д – экз. ВГУ № 503/376 сверху и снизу, Кузнецова.

Triturus cf. cristatus (Laur., 1768) – гребенчатый тритон (рис. 25)

Материал: Владимировка – позвонок; Змеевка-1 – позвонок.

Описание. Позвонки до 2,7 мм в длину, суженным в центральной части телом (рис. 25). Кроме небольших субцентральных отверстий наблюдается ясно выраженная ноздреватость kostей. Невральная дуга слегка поднята в каудальной части, а ее задний край волнистый, без глубокого выреза в середине. Неврапофиз в виде очень низкого гребня. Передний край невральной дуги вогнут. Оба позвонка имеют повреждения, но их сохранившиеся части соответствуют описаниям позвонков *Triturus cristatus* [209, 210] и современным сравнительным образцам. Поэтому они определены как *Triturus cf. cristatus*.

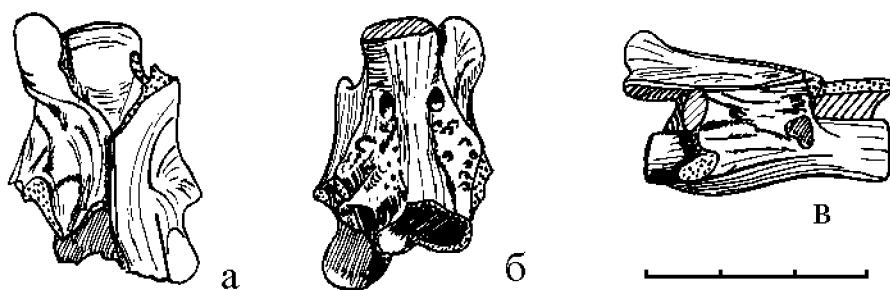


Рис. 25. Туловищный позвонок *Triturus cf. cristatus* сверху, снизу и сбоку, экз. ВГУ № 589/217, Владимировка.

Геологическое и географическое распространение. Верхний плиоцен Европы [239]. Имеются сообщения о находке остатков этой формы в отложениях среднего неоплейстоцена местонахождения Красный Бор в Башкирии [174, 179]. Наши материалы встречены в составе тираспольского и сингильского фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. Ареал гребенчатого тритона в настоящее время охватывает центральные районы Европы, на север до юга Скандинавии, на юг до Альп и Балкан, от Франции на западе до Урала на востоке [13].

Triturus cf. alpestris (Laur., 1768) – альпийский тритон (рис. 26)

Материал: Владимировка – позвонок; Коротояк – позвонок.

Описание. Позвонки с длиной centrum до 2.5 мм, оба имеют значительные повреждения. У позвонка из Владимировки (рис. 26) нижняя часть тела позвонка, задняя часть невральной дуги и поперечные отростки разрушены, однако наблюдается довольно крупное субцентральное отверстие с правой стороны и маленькое – с левой. Уплощенная поверхность кондилюса ясно наклонена вперед. Неврапофиз высокий. Передний край невральной дуги вогнут, располагается позади передних концов презигапофизов. У позвонка из Коротояка тело сильно сжато с боков в середине своей длины, кондилюс немного сдавлен сверху. Невральная дуга имеет разрушения сзади и спереди, но видно, что высокая, с хорошо развитым неврапофизом. Поперечные отростки слева полностью разрушены, справа осталась часть дорсального отростка, сильно отклоняющегося назад.

Костные пластинки развиты и спереди и сзади от него. Субцентральные отверстия были крупными. Передний край невральной дуги прямой, располагается на уровне середины сильно вытянутых презигапофизов, передние края которых располагаются на уровне переднего края кондилюса. Морфологией сохранившихся частей позвонки соответствует виду *Triturus alpestris*, отличаясь от других современных восточноевропейских видов, но из-за повреждений они определены как *Triturus cf. alpestris*.

Геологическое и географическое распространение. Верхний плиоцен Европы [239]. Наши материалы встречены в составе уривского и сингильского фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. Ареал альпийского тритона в настоящее время охватывает средние широты от Франции и Голландии на западе до Карпатских гор на востоке, на юг заходит в Италию и на Балканы, на север до Дании [13].

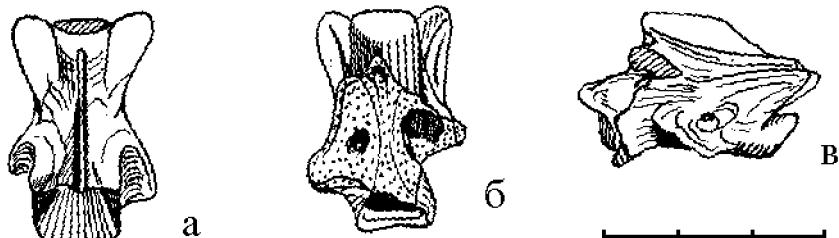


Рис. 26. Туловищный позвонок *Triturus cf. alpestris* сверху, снизу и сбоку, экз. ВГУ № 589/219, Владимировка.

Глава 4

SAURIA – ЯЩЕРИЦЫ

4.1. Характеристика материала

Ящерицы, из которых наибольшее распространение в Восточной Европе в позднем кайнозое и в настоящее время имеют представители семейства настоящих ящериц (Lacertidae), считаются группой, весьма трудной для идентификации ископаемых остатков. Обломки челюстей, наиболее часто встречающиеся в плейстоценовых отложениях, не имеют характерных видовых особенностей. Поэтому прежние исследователи отождествляли ископаемые остатки настоящих ящериц с видом *Lacerta agilis*, руководствуясь сходством их размеров [174]. По нашему мнению, такой подход справедлив, но частично. На территории Восточно-Европейской равнины ныне обитает два рода из семейства Lacertidae: *Eremias* и *Lacerta*. Представители этих родов имеют отличия в строении челюстей, и если удается доказать, что ископаемый фрагмент челюсти принадлежит именно роду *Lacerta*, то сопоставление размеров ископаемых образцов с современными пока что имеет смысл: на Русской равнине сейчас обитает три вида этого рода (*L.vivipara*, *L.agilis* и *L.viridis*), различающиеся друг от друга максимальными размерами в 1,5-2 раза [17]. Вероятно, такая методика будет приемлема до тех пор, пока в данном регионе не будут найдены достоверные остатки иного вида со сходными размерами.

Другими элементами скелета ящериц, часто встречающимися в позднекайнозойских осадках, являются позвонки. Они сильно изменяют пропорции в пределах позвоночного столба от шейных к хвостовым. Однако, в них есть элементы, по совокупности которых можно диагностировать виды. Это – форма центральной поверхности centrum, высота неврапофиза, степень оттянутости назад и вверх центральной части невральной дуги и форма ее переднего края, размеры кондиллярной головки. К сожалению, не удалось обнаружить надежные признаки, по которым можно было бы различить роды настоящих ящериц. Поэтому, идентифицируя ископаемые позвонки, приходится сравнивать их с соответствующими позвонками особей всех видов, имеющимися в коллекции.

Изредка в ископаемое состояние попадают трубчатые кости конечностей и обломки крыши черепа. Если последние можно идентифицировать по особенностям очертаний и скульптуры, то критерии для идентификации костей конечностей нами пока не выявлены. Иногда среди костных остатков попадаются остеодермы (чешуи) панцирных ящериц, которые возможно определить до вида.

Хотя в ископаемом состоянии нами найдено небольшое количество форм ящериц, состав использованной нами сравнительной коллекции значительно шире и включает следующие формы:

Семейство Gekkonidae:

Alsophylax pipiens (Pallas)

Teratoscincus przewalskii Strauch

Cyrtopodion caspius (Eichwald)

Teratoscincus scincus (Schlegel)

Семейство Agamidae:

Laudakia caucasicus (Eichwald)

Phrynocephalus guttatus (Gmelin)

Laudakia lehmanni (Nikolskij)

Trapezus sanguinolentus (Pallas)

Phrynocephalus mystaceus (Pallas)

Семейство Varanidae:

Varanus griseus (Daudin)

Семейство Anguidae:

Anguis fragilis L.

Pseudopus apodus Pallas

Семейство Lacertidae:

Eremias argus Peters

Eremias grammica Lichtenstein

Eremias arguta (Pallas)

Eremias lineolata (Nikolsky)

Eremias przewalski Strauch
Eremias regeli Bedriaga
Eremias strauchi Kessler
Eremias velox (Pallas)
Lacerta agilis L.
Lacerta caucasia Mehely
Lacerta lepida Daudin
Lacerta media Lantz et Cyren
Lacerta mixta Mehely

Lacerta praticola Eversmann
Lacerta rufa Bedriaga
Lacerta saxicola Eversmann
Lacerta strigata Eichwald
Lacerta vivipara Jacquin
Lacerta viridis Laurenti
Mesalina guttulata (Lichtenstein)
Ophisops elegans Menetries
Podarcis taurica (Pallas)

4.2. Семейство Varanidae Gray, 1827

Диагноз. Довольно крупные наземные и полуводные ящерицы. Лобные кости разделены. Верхнечелюстная кость короткая. Зубная и пластинчатая кости отделены от задних костей нижней челюсти вертикальным швом. Челюстные зубы немногочисленные, плевроподонтные. Тела позвонков процельные, короткие, сжатые посередине и образуют боковые отростки перед сочленовными мышцелками. Иногда развиваются зигосфены и зигантры. Мыщелки позвонков очень большие, скошенные. Не способны к автотомии хвоста. Гемальные дуги срастаются с телами позвонков и расположены на специальных отростках. Парные конечности всегда хорошо развиты. Костные чешуи развиты слабо или отсутствуют [172].

Состав. Единственный современный род *Varanus* Merrem, 1820, остатки представителей которого встречены нами в плиоценовых отложениях Восточно-Европейской равнины.

Род *Varanus* Merrem, 1820 *Varanus* sp. (рис. 27)

Материал: Котловина-1 – туловищный и два хвостовых позвонка; Котловина-2 – хвостовой позвонок.

Описание. Туловищный позвонок сохранился частично: невральная дуга практически полностью разрушена (рис. 27 а-б). Centrum субтреугольной формы, с выпуклойентральной поверхностью, длиной около 10 мм. Мыщелки крупные, сильно скошенные. Наблюдается ясно выраженное предкондиллярное сжатие. Сохранившаяся левая презигапофизальная сочленовная грань крупная, полукруглой формы. Синапофиз под ней разрушен, но видно, что он был соединен с котилярным ободом коротким гребнем. Хвостовые позвонки (рис. 27 в-е) имеют сжатое тело с выпуклойентральной поверхностью, на которой наблюдаются два невысоких гребня, начинающиеся от нижнего края котилярного обода и тянувшиеся назад, где переходят в гемапофизы, к которым присоединялась гемальная дуга. Невральный канал узкий, треугольного сечения. Неврапофиз длинный, начинающийся примерно на уровне задних краев презигапофизов; от его заднего конца к невральному каналу вдоль сагиттальной плоскости тянется невысокий гребень. Своей морфологией позвонки соответствуют образцам *Varanus* из моей сравнительной коллекции, однако, видовая идентификация пока затруднительна.

Геологическое и географическое распространение: миоцен и плейстоцен Западной Европы, плиоцен Южной Азии [172]. Миоцен-плиоцен Молдавии, плиоцен Украины, Таджикистана и Туркмении [46]. Наши материалы встречены в плиоценовых отложениях местонахождения Котловина. В настоящее время 35 видов этого рода распространены в Азии, Африке, Австралии, Малайском архипелаге, Новой Гвинее и Океании [12].

4.3. Семейство Anguidae Gray, 1825

Диагноз. Предчелюстная и теменная кости непарные, бывает непарной и лобная кость. Нижняя челюсть с самостоятельной угловой и очень длинной пластинчатой костью; меккелев желобок впереди пластинчатой кости не замкнут. Зубы плевроподонтные, очень изменчивы по строению: они могут быть простыми коническими, уплощенными или редко посаженными, построеными наподобие клыков. Позвонки процельные, их тела не сужены посередине и сильно уплощены вентрально; кондиллюсы расширены, но предкондиллярное сжатие отсутствует; зигосфено-зигантральное сочленение отсутствует; гемальные дуги обычно сидят на телах позвонков и часто срастаются с последними. Способны к автотомии хвоста: хвостовые позвонки разделены надвое поперечной соединительной перегородкой. Парные конечности часто редуцированы. Кожные окостенения (остеодермы) хорошо развиты [156].

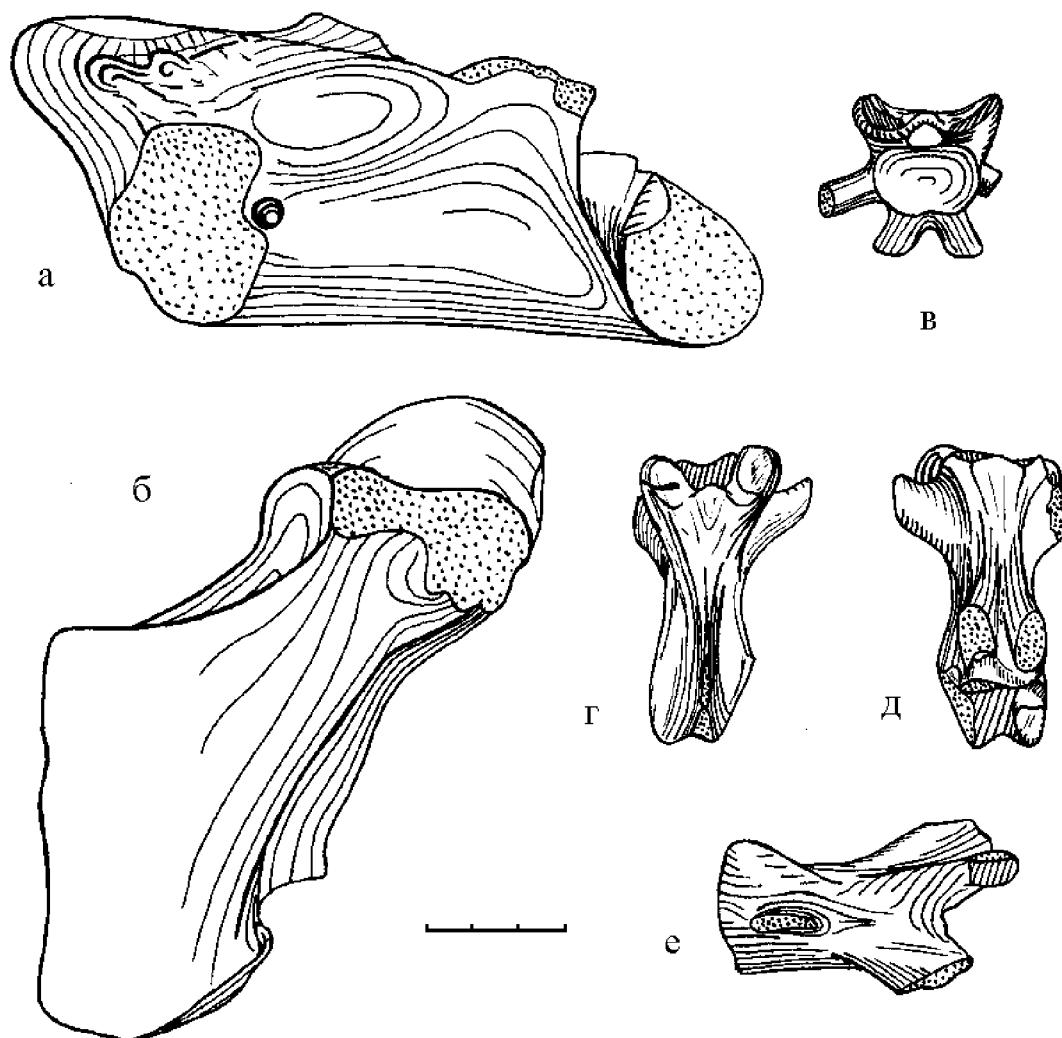


Рис. 27. Позвонки *Varanus* sp.: а-б – туловищный позвонок сбоку и снизу, экз. ГИН № 689Г/114, Котловина; в-е – хвостовой позвонок спереди, сверху, снизу и сбоку, экз. ГИН № 689Г/115, Котловина.

Состав. Более 10 современных и несколько ископаемых родов. Нами на территории Восточно-Европейской равнины встречены остатки представителей *Anguis* Linnaeus, 1758 и *Pseudopus* Merrem, 1820.

Род *Pseudopus* Merrem, 1820

Диагноз. Крупные (длиной до 1 м) безногие ящерицы. Зубы конические, тупые, приспособленные к раздавливанию. Тела позвонков расширяются впереди, с очень широким и склоненным вверх мышцелком. Гемальные отростки срастаются с телами позвонков. Остеодермы крупные (до 5 мм), прямоугольные, ребристые; латерально они соединены друг с другом швом, а спереди и сзади налегают черепицеобразно.

Видовой состав. Единственный современный вид *Pseudopus apodus* (Pallas, 1775).

Pseudopus apodus (Pallas, 1775) – желтопузик (рис. 28)

Материал: Котловина-1 – 2 туловищных, 2 клоакальных и хвостовой позвонки; Котловина-2 – туловищный позвонок; Валены – хвостовой позвонок.

Описание. Туловищные позвонки (рис. 28 а-г) имеют centrum субтреугольной формы, слабо выпуклый с вентральной стороны, с двумя субцентральными отверстиями в передней части, размером до 7 мм. Котиллюс и кондиллюс крупные, наклоненные вперед. Синапофизы разрушены, но

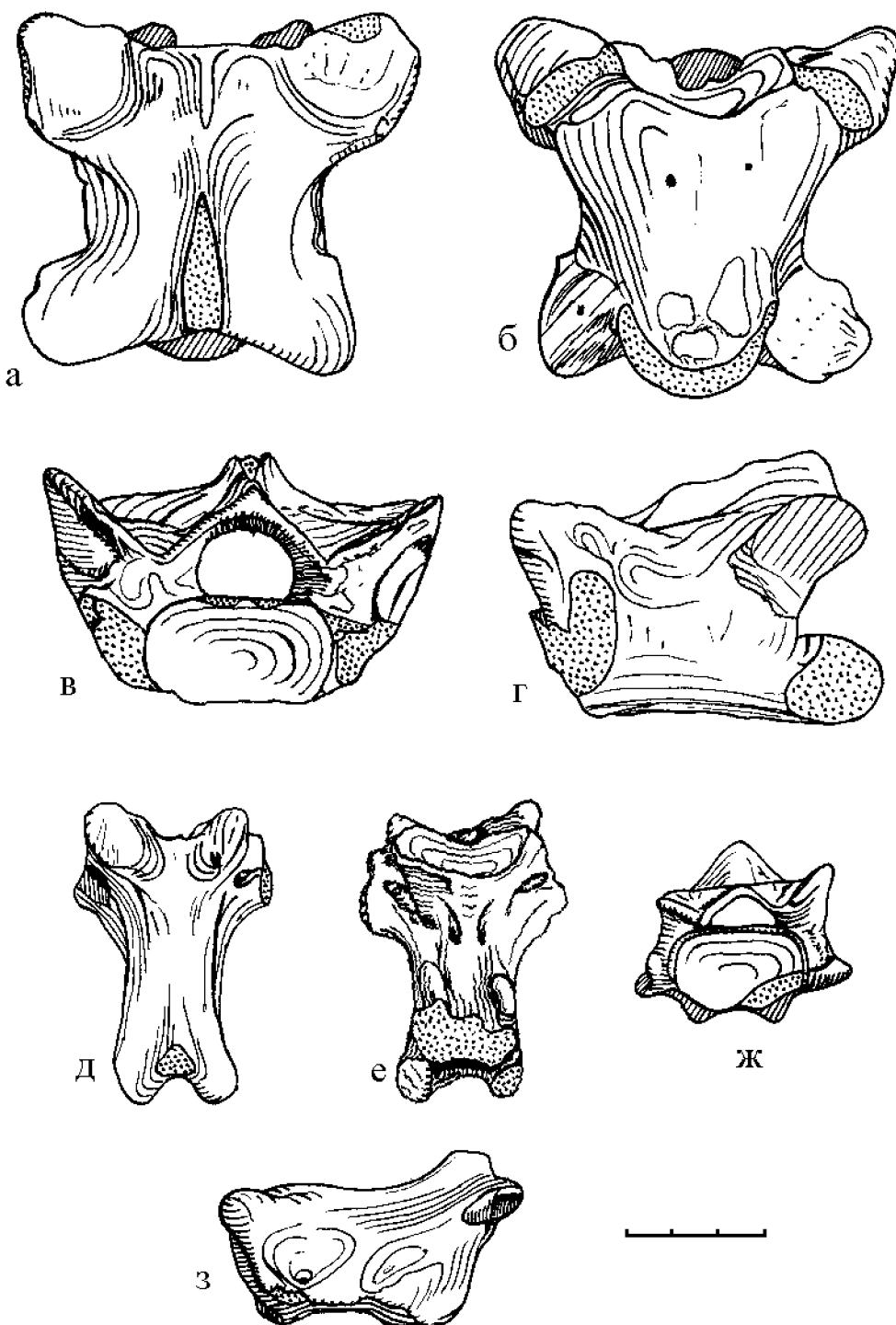


Рис. 28. Позвонки *Pseudopus apodus*: а-г – туловищный позвонок сверху, снизу, спереди и сбоку, экз. ГИН № 689Г/117, Котловина; д-з – клоакальный позвонок сверху, снизу, спереди и сбоку, экз. ГИН № 689Г/119, Котловина.

были соединены короткими гребнями с боковыми краями котилярного обода. Невральный канал спереди субтреугольной формы и значительно уже котилюса. Пре- и постзигапофизы овальные, широко расходятся в стороны и наклонены к горизонтальной плоскости под углом около 45°. Неврапофизы высокие, утолщающиеся спереди назад, протягиваются примерно на 2/3 длины невральной дуги. Неврапофизы клоакальных (рис. 28 д-з) и хвостовых позвонков расположены на заднем крае невральной дуги и, в отличие от варанов, не имеют гребня между задним концом неврапофиза и невральным каналом. Морфология ископаемых позвонков соответствует современным сравнительным образцам.

Геологическое и географическое распространение: Верхний плиоцен-нижний плейстоцен Центральной Европы [217]; средний-верхний плиоцен Украины и Молдовы; верхний плейстоцен Азербайджана [46]. Наши материалы встречены в плиоценовых отложениях Украины и Молдовы. В настоящее время распространен от Балканского полуострова и Малой и Передней Азии на западе до Ирака и Ирана на востоке, в том числе на южном берегу Крыма, черноморском побережье Краснодарского края и на Кавказе [13, 17].

Род *Anguis* Linnaeus, 1758

Диагноз. Небольшие (длиной до 45 см) безногие ящерицы. Челюстные зубы заостренные, загнутые назад. Тела позвонков сдавленные дорсовентрально, с параллельными боковыми краями, сильно расширенные спереди за счет выступающих синапофизов. Невральный канал узкий. Остеодермы с округлыми краями, без ребер, подвижно соединенные друг с другом и расположенные косыми рядами.

Видовой состав. Единственный вид *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758.

Anguis fragilis Linnaeus, 1758 – веретеница ломкая (рис. 29)

Материал: Березовка – 3 позвонка; Большие Тиганы – 4 позвонка; Воронча – позвонок; Донская Негачевка – позвонок и остеодерма; Еласы – 9 позвонков; Котловина-1 – позвонок; Лапшинка – позвонок; Лучинское – 3 позвонка; Михайловка-5 – 26 позвонков; Рудный – 4 позвонка.

Описание. Тела позвонков (рис. 29 а-д) длиной до 3,5 мм, уплощены снизу и не имеют перекима с боков. Иногда наблюдаются маленькие субцентральные отверстия. Котилюс и кондилюс в виде горизонтальных овалов, невральный канал спереди субтреугольной формы и значительно уже котилюса. Пре- и постзигапофизы овальные, широко расходятся в стороны, придавая позвонку сверху вид песочных часов. Неврапофизы хорошо выраженные, утолщающиеся спереди назад. Морфология ископаемых позвонков соответствует современным сравнительным образцам.

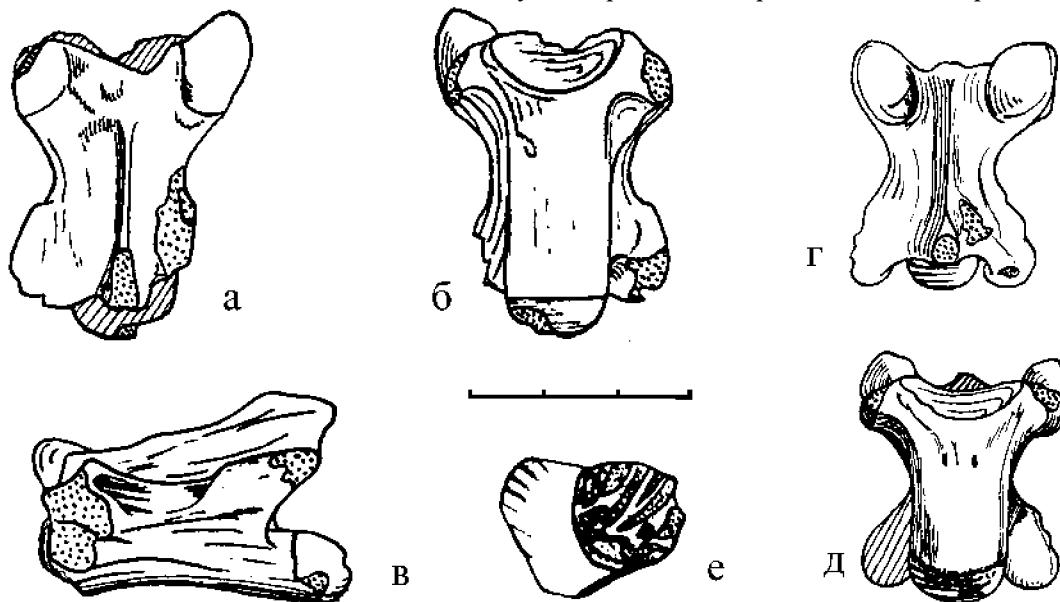


Рис. 29. Остатки *Anguis fragilis*: а-д – туловищные позвонки: а-в – экз. ВГУ № 502/119 сверху, снизу и сбоку, Березовка; г-д – экз. ВГУ № 565/38 сверху и снизу, Большие Тиганы; е – остеодерма сверху, экз. ВГУ № 506/380, Донская Негачевка.

Остеодерма (рис. 29 е) овальной формы, размером 1.5×2.0 мм, разделена на две зоны: скульптированную и гладкую. Первая – округлой формы, несет скульптуру, состоящую из валиков, разделенных глубокими желобами, расходящимися от края этой зоны. Вторая, занимающая расширенный край остеодермы, скульптуры не имеет. Размеры образца и форма его поверхности позволяют идентифицировать его с видом *Anguis fragilis*.

Геологическое и географическое распространение: Плейстоцен Европы [217]. Наши материалы встречены в составе тираспольского, сингильского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины и в плиоценовых отложениях Украины. В настоящее время широко распространена в южной, центральной и восточной Европе, Малой Азии, на Кавказе и в северном Иране, проникая на восток до долины реки Тобол в Западной Сибири [13, 17].

Anguis sp.

Материал: Донская Негачевка – 3 позвонка; Рудный – 1 позвонок.

Геологическое и географическое распространение: В Европе находки веретениц известны с миоцена (? эоцена) [156]. Имеются сообщения о находках остатков представителей этого рода в сармате Молдавии и плейстоцене Украины и Башкирии [46]. Наши материалы встречены вместе с остатками *Anguis fragilis* в составе сингильского и верхнепалеолитического фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины.

4.4. Семейство Lacertidae Bonaparte, 1831

Диагноз. Верхнее височное окно часто редуцируется и перекрывается заднелобной костью, которая срастается с заднеглазничной. Лобная кость иногда парная, теменная- непарная, с теменным отверстием. Зубная кость сравнительно короткая. Зубы цилиндрические, двух или трехвершинные. Костные чешуи развиты только на голове. Позвонки процельные, с большими мышцелками; у многих развиваются зигосфены и зигантры; гемальные дуги расположены между телами позвонков или несколько смещены назад. Обычно способны к автотомии хвоста. Парные конечности обычно хорошо развиты [171].

Состав. 28 современных и несколько ископаемых родов. Нами на территории Восточно-Европейской равнины встречены остатки представителей *Lacerta* Linnaeus, 1758 и *Eremias* Wiegmann, 1834.

Род *Lacerta* Linnaeus, 1758

Диагноз. Палеарктические ящерицы длиной 35-210 мм. Теменное отверстие присутствует. Лобные кости всегда парные. Заднеглазничные и заднелобные кости почти всегда разделены. Ключицы сильно расширены медиально. все пресакральные позвонки, кроме трех первых, с ребрами [198]. Хвостовые позвонки обычно типа А или В [201].

Видовой состав. 45 современных видов [13], из которых нами встречены остатки *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 и *L. viridis* Laurenti 1768.

Lacerta agilis Linnaeus, 1758 – прыткая ящерица (рис. 30)

Материал: Анцелович – 208 различных костей скелета, в том числе - верхнечелюстные, зубные, позвонки, кости конечностей и их поясов; Большие Тиганы – 4 позвонка; Волчанск – позвонок; Долинское – 3 зубные кости; Змеевка-1 – зубная кость; Змеевка-2 – 42 различные кости скелета, в том числе - верхнечелюстные, зубные, позвонки, кости конечностей и их поясов; Кашипир – 6 позвонков; Котловина – верхнечелюстная и 3 зубные кости ; Красная Лука – лобная и две верхнечелюстные кости; Кузнецова – 4 позвонка; Новотроицкое – 23 различные кости скелета, в том числе - верхнечелюстные, зубные, позвонки, кости конечностей и их поясов; Средняя Ахтуба – зубная кость и позвонок; Черный Яр-Нижнее Займище – 3 верхнечелюстные и 10 зубных костей; Чишмикий – зубная кость; Шкурлат – верхнечелюстная кость.

Описание. Лобная кость из Красной Луки (рис. 30 а-б) удлиненная, с ямчатой скульптурой и бороздами в местах контакта роговых чешуй, покрывающих череп. Морфологически и по размерам образец сходен с лобными костями крупных экземпляров *L. agilis*.

Верхнечелюстные кости (рис. 30 в) с двувершинными зубами; передний край, ограничивающий ноздрю, высокий, крутоподнимающийся; вдоль верхнего края кости наблюдается скульптированная полоска. Зубные кости (рис. 30 г) с двувершинными зубами и глубокой выемкой для spleniale, доходящей до переднего конца кости, что свидетельствует о принадлежности их к семейству Lacertidae. Передний конец кости массивный. Указанные признаки отличают maxillaria и dentalia рода *Lacerta* от соответствующих костей представителей *Eremias*. Размеры костей меньше, чем у *L. viridis* и больше, чем у *L. vivipara*.

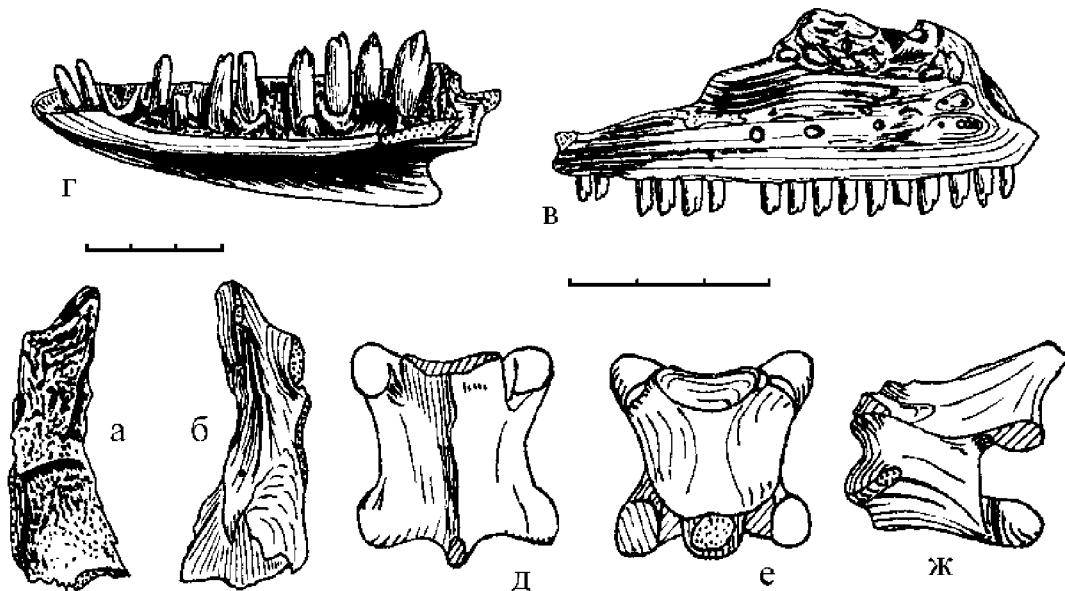


Рис. 30. Остатки *Lacerta agilis*: а-б – лобная кость сверху и снизу, экз. ВГУ № 613/50, Красная Лука; в – верхнечелюстная кость сбоку, экз. ВГУ № 561-3/57, Черный Яр; г – зубная кость изнутри, экз. ВГУ № 562-2/5, Нижнее Займище; д-ж – туловищный позвонок сверху, снизу и сбоку, экз. ВГУ № 503/405, Кузнецова.

Позвонки (рис. 30 д-ж) характеризуются сжатой с боков вентральной поверхностью centrum, образующей вентральный киль от умеренной ширины до узкого; на его боках располагаются маленькие субцентральные отверстия; кондиллярная головка крупная, котилос довольно глубокий; средняя часть невральной дуги сильно оттянута назад и вверх, образуя сзади хорошо заметный медиальный отросток; неврапофиз не высокий но хорошо выраженный; спереди невральная дуга имеет неглубокий полукруглый вырез. Длина позвонков до 3 мм.

Пока не удалось найти надежных критериев видовой идентификации костей конечностей и их поясов. Эти элементы из заполнений нор местонахождений Анцелович, Змеевка-2 и Новотроицкое отнесены к виду *L. agilis* на основании совместного нахождения с другими костями этого вида и сходства размеров.

Геологическое и географическое распространение: Плейстоцен-голоцен Европы [217]; эоплейстоцен Молдовы [138]. Наши материалы встречены в составе одесского, тираспольского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины и в плиоценовых отложениях Украины. В настоящее время широко распространена на большей части Европы от западной Франции и севера Балканского полуострова до Восточной Сибири, северо-западной Монголии и западного Китая [13, 17].

Lacerta aff. agilis Linnaeus, 1758 (рис. 31)

Материал: Одесские катакомбы (Западная пещера) – позвонок.

Описание. Морфология образца близка крупным позвонкам *L. agilis*, от которых отличается менее направленным вверх медиальным отростком (рис. 31).

Геологическое и географическое распространение: нижний плиоцен (MN 15) Украины.

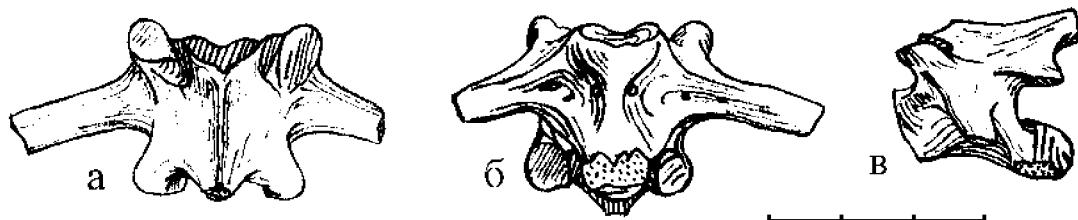


Рис. 31. Туловищный позвонок *Lacerta aff. agilis* сверху, снизу и сбоку, экз. ВГУ № 540/23, Одесские катакомбы (Западная Пещера).

Lacerta viridis (Laurenti, 1768) – зеленая ящерица (рис. 32)

Материал: Долинское – зубная кость; Котловина – верхнечелюстная, 6 зубных костей и крестцовый позвонок; Эльтиген – маленький обломок челюсти с зубами.

Описание. Обломки челюстей несут плевродонтические конические зубы с двумя заостренными вершинками и по размерам заметно крупнее образцов *L. agilis*. Крестцовый позвонок (рис. 32), кроме крупных размеров, отличается от позвонков прыткой ящерицы менее сжатым посередине телом.

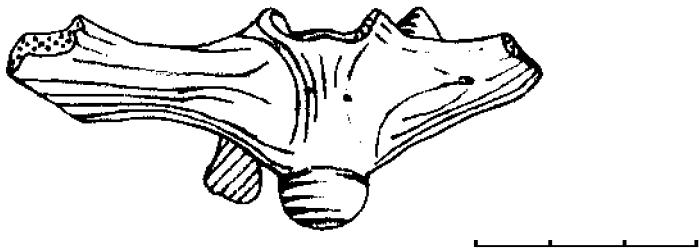


Рис. 32. Крестцовый позвонок *Lacerta cf. viridis* снизу, экз. ГИН № 689-1/123, Котловина-1.

Геологическое и географическое распространение: Плейстоцен-голоцен Европы [217]; эоплейстоцен Молдовы [138]. Наши материалы встречены в составе уривского и верхнепалеолитического фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время распространена в средней и южной Европе, в северо-западной части Малой Азии, на большей части Молдовы и юго-западе правобережной Украины [13, 17].

Lacerta sp.

Материал: Неопределенные до вида различные кости скелета из местонахождений Артёмово, Березовка, Большие Тиганы, Воронча, Змеевка-2, Котловина, Кузнецова, Лучинское, Мастюженка, Морозовка, Новотроицкое, Рудный, Средняя Ахтуба, Старая Калитва-2.

Геологическое и географическое распространение: Нижний миоцен Франции, плиоцен-голоцен Европы [198]; средний-верхний миоцен, нижний плеистоцен Кавказа, плиоцен-плистоцен Молдовы и Украины, средний плеистоцен Башкирии [46]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, сингильского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время населяет Европу, Азию и Африку [12].

Род *Eremias* Wiegmann, 1834

Диагноз. Лацертиды, сходные с *Lacerta*, но характеризующиеся присутствием зигосфена на позвонках [198]. Лобные кости сросшиеся [46].

Видовой состав. 24 современных вида [13], из которых нами встречены остатки *Eremias arguta* (Pallas, 1773).

Eremias arguta (Pallas, 1773) – разноцветная ящурка (рис. 33)

Материал: Еласы – туловищный позвонок.

Описание. Длина позвонка (рис. 33) составляет 1,9 мм. Невральный гребень практически неразвит. Задний край невральной дуги образует короткий отросток. Передняя вырезка невральной дуги немного повреждена в середине и выглядит угловатой. Центральный киль умеренной ширины, слабо расширяющийся каудально.

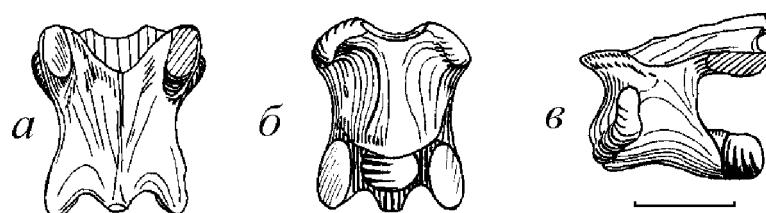


Рис. 33. Позвонок *Eremias arguta* сверху, снизу и сбоку, экз. ВГУ № 533/766, Еласы.

Геологическое и географическое распространение: Образец встречен в составе верхнепалеолитического фаунистического комплекса Восточно-Европейской равнины. В настоящее время распространена от северо-восточной Румынии на западе до юго-западной Монголии на востоке, включая степные зоны Молдовы, Украины и Европейской части России, Казахстан, республики Средней Азии, Северный Кавказ [13].

Eremias aff. arguta (Pallas, 1773) (рис. 34)

Материал: Вольная Вершина-I – тулowiщный позвонок.

Описание. Невральный гребень очень низкий; задний край невральной дуги практически не вытянут в отросток; передняя вырезка невральной дуги округлая; ясно выраженный вентральный киль умеренной ширины, слабо расширяющийся каудально, уплощенный вентрально (рис. 34). Сравнение этого позвонка с образцами Восточно-Европейских видов нашей сравнительной коллекции настоящих ящериц показало его наибольшее сходство с позвонками *Eremias arguta*, от которых он отличается большим удлинением, уплощением вентрального киля и почти

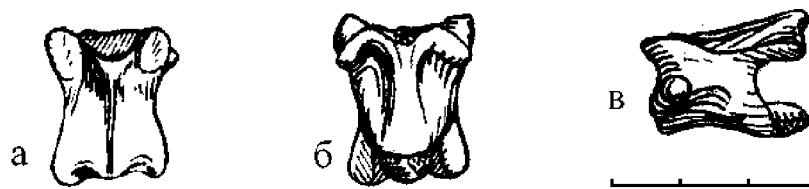


Рис. 34. Тулowiщный позвонок *Eremias aff. arguta* сверху, снизу и сбоку, экз. ВГУ № 501-1/20, Вольная Вершина.

полным отсутствием заднего отростка невральной дуги. Возможно, это позвонок вымершего вида. Однако, следует отметить, что ввиду отсутствия сравнительного материала не удалось сопоставить образец с позвонками *Lacerta trilineata*. Менее вероятна, но не исключается возможность сходства описанного позвонка с позвонками некоторых западноевропейских или азиатских ящериц, отсутствующих в моих сравнительных коллекциях.

Геологическое и географическое распространение: Образец встречен в составе тираспольского фаунистического комплекса Восточно-Европейской равнины.

Eremias sp. aut Lacerta sp.

Материал: Рославль – хвостовой позвонок.

Описание. Процельный позвонок с большим мыщелком и хорошо выраженным зигосфеном, что, согласно R. Estes [198], свидетельствует о принадлежности образца к роду *Eremias*. Однако, изучение нашего сравнительного материала показало, что хвостовые позвонки ящериц рода *Lacerta* также имеют хорошо заметный зигосфен. Удлинением и размерами сходен с несколькими видами.

Геологическое и географическое распространение: Образец встречен в составе тираспольского фаунистического комплекса Восточно-Европейской равнины.

4.5. *Sauria incerta sedis* (рис. 35)

Материал: Одесские катакомбы (Западная пещера) – верхнечелюстная кость.

Описание. Фрагмент (рис. 35) представляет собой заднюю часть maxillare с плевродонтными зубами, по размерам соответствующую нашим ящерицам. Однако, зубы конические с закругленными вершинками. Ясно, что это не Agamidae или Chamaeleonidae, у которых зубы акродонтические, и не Varanidae, с редкими острыми зубами. В моей сравнительной коллекции не нашлось образца со сходными зубами (проверены представители родов *Teratoscincus*, *Alsophylax*, *Gymnodactylus* и *Gekko* из семейства Gekkonidae; *Ablepharus* из Scincidae; *Tachidromus* и *Ophisops* из Lacertidae). M.Mlynarski [218] сообщает о фрагменте челюсти с зубами, который может относиться к семейству Gekkonidae. Мы не исключаем такую возможность и для нашего образца, но это может быть и Scincidae.

Геологическое и географическое распространение: Нижний плиоцен Украины.

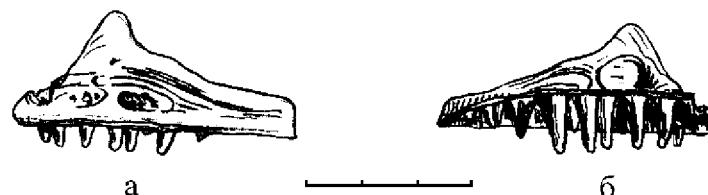


Рис. 35. Верхнечелюстная кость *Sauria incerta sedis* сбоку и изнутри, экз. ВГУ № 540/24, Одесские катакомбы (Западная Пещера).

Глава 5 SERPENTES – ЗМЕИ

5.1. Характеристика материала

Остатки змей, составляющие в плейстоценовых и голоценовых отложениях вторую по численности группу ископаемых холоднокровных наземных позвоночных, представлены исключительно позвонками. Это обусловлено особенностями их скелета: очень тонкие и хрупкие кости черепа быстро разрушаются, тогда как массивность позвонков при огромном их количестве, составляющем несколько сотен, способствует их захоронению даже в русловых отложениях. Однако, при общей массивности, позвонки змей имеют множество мелких выступающих элементов строения, важных для видовой диагностики, которые обычно разрушаются. В связи с этим большая часть позвонков не допускает надежное видовое определение.

Позвонки из различных отделов тела не одинаковы по своей диагностической значимости. Наиболее диагностичны туловищные позвонки, которые и использовались мною для идентификации. Однако, в некоторых случаях для видовой диагностики могут быть использованы шейные и хвостовые позвонки [45, 248, 252].

Z. Szynalar [247] указывает, что определение видов змей по позвонкам не надежно и должно корректироваться с определениями по костям черепа. Это замечание, видимо, справедливо для местонахождений Польши, связанных с заполнением карстовых полостей: в них, кроме позвонков, захороняются различные кости черепов, причем велика вероятность того, что позвонки и черепные кости могут принадлежать одним и тем же особям.

В восточноевропейских же местонахождениях, большая часть которых аллювиального генезиса, кости черепа практически не сохраняются. Кроме того, очень мала вероятность того, что в местонахождениях, собравших остатки различных животных с большой площади путем плоскостного смысла, окажутся кости, принадлежавшие одной и той же особи. Поэтому корректировки между костями здесь весьма относительны. В то же время, необходимость получения геологической информации требует, по возможности, больше видовых определений. Поэтому большое количество змеиных позвонков определяется в открытой номенклатуре, с использованием “cf.” в видовом названии.

Для идентификации ископаемых позвонков осуществлялось их сравнение с образцами современной остеологической коллекции, включающей скелеты следующих видов:

Семейство Boidae:

Eryx jaculus (L.)
Eryx miliaris (Pallas)

Eryx tataricus (Lichtenstein)

Семейство Colubridae:

Ahaetula nasuta (Lacepede)
Amphiesma vibacari (Boie)
Boiga dendrophila (Boie)
Boiga trigonatum (Schneider)
Coluber caspius Gmelin
Coluber karelini Brandt
Coluber najadum (Eichwald)
Coluber nummifer Reuss
Coluber ravergeri Menetries
Coronella austriaca Laurenti
Dinodon semicarinatum (Cope)
Eirenis modestus (Martin)
Elaphe climacophora (Boie)
Elaphe dione (Pallas)

Elaphe flavirufa (Cope)
Elaphe guttata (L.)
Elaphe helena (Daudin)
Elaphe longissima (Laurenti)
Elaphe mandarina (Cantor)
Elaphe persica (Werner)
Elaphe quatuorlineata (Lacepede)
Elaphe radiata (Schlegel)
Elaphe rufodorsata (Cantor)
Elaphe schrencki (Strauch)
Elaphe situla (L.)
Imantodes cenchoa (L.)
Lycophidion sp.
Malpolon monspessulanus (Hermann)

Natrix natrix (L.)
Natrix tessellata (Laurenti)
Oxibelis sp.
Psammophis lineolatum (Brandt)

Rhabdophis tigrinus (Boie)
Spalerosophis diadema (Schlegel)
Spilotes pullatus (L.)
Telescopus fallax (Fleischmann)

Семейство Crotalidae:

Agkistrodon halys (Pallas)
Agkistrodon blomhoffi (Boie)
Agkistrodon saxatilis (Emelianov)

Agkistrodon piscivorus (Lacepede)
Crotalus molossus Baird et Girard

Семейство Elapidae:

Naja melanoleuca Hallowell

Naja oxiana (Eichwald)

Семейство Viperidae:

Atheris squamiger (Hallowell)
Cerastes vipera (L.)
Echis carinatus (Schneider)
Echis coloratus Günther
Echis multisquamatus (Cherlin)

Vipera ammodytes (L.)
Vipera berus (L.)
Vipera lebetina (L.)
Vipera ursini (Bonaparte)

Семейство Xenopeltidae:

Xenopeltis unicolor Reinwardt

При описании позвонков мы использовали терминологию и индексы [185, 247]. Поскольку все имеющиеся остатки змей представлены только позвонками, в списках материалов будет указываться только количество образцов.

5.2. Семейство Boidae Gray, 1825

Диагноз. Позвонки укороченные, массивные; гипапофизы иногда развиты на всех тулowiщных позвонках; хвостовые позвонки иногда утрачивают зигосфены и зигантры и несут дополнительные отростки [157].

Состав. Пять подсемейств, из которых мною в ископаемом состоянии встречены представители Erycinae.

5.2.1. Подсемейство Erycinae Bonaparte, 1831

Диагноз. Предхвостовые позвонки короткие и широкие ($CL/NAW < 1$), с редуцированными презигапофизальными отростками и без паракотилярных отверстий. Тулowiщные позвонки без гипапофизов, с толстыми, уплощенными невральными дугами и низкими неврапофизами. Хвостовые позвонки построены очень сложно, и именно по ним производится различение родов и видов [248], тогда как тулowiщные позвонки слабо изменчивы.

Состав. В ископаемом состоянии в Европе известно 4 рода: *Bransateryx* Hoffstetter et Rage 1972, *Albaneryx* Hoffstetter et Rage 1972, *Gongylophys* Wagler 1830 и *Eryx* Daudin 1803. Нами встречены только остатки рода *Eryx*.

Род *Eryx* Daudin 1803

Eryx sp. (рис. 36)

Материал. Долинское – 1; Котловина-1 – 18; Котловина 2 – 6; Старая Калитва – 1; Чишмикий – 1.

Описание. Centrum тулowiщных позвонков (рис. 36 в-ж) широкий, напоминающий снизу трапецию ($CL/NAW=0.74-0.98$). Гемальный киль высокий и широкий, его передний конец непосредственно переходит в котилярный обод. Субцентральные гребни почти не развиты. Котилюс крупный (шире неврального канала), округлой формы, иногда - с вырезанными вентролатеральными частями, что связано с формой гемального киля. Невральный канал спереди трапециевидной формы. Зигосфен выпуклый на виде спереди, чаще - вогнутый на виде сверху, с сильно выступающими вперед боковыми долями. Презигапофизальные и постзигапофизальные сочленовные

грани овальной формы, презигапофизальные отростки очень короткие и тупые. Невральный отросток короткий (около 2/3 длины невральной дуги) и толстый. В передних углах зигантра имеются крупные отверстия. Кондилюс круглый, иногда слабо наклонен. Интерзигапофизальные гребни хорошо развиты.

Сходное строение, за исключением наличия гипапофиза, имеют и заднешейные позвонки (рис. 36 а-б).

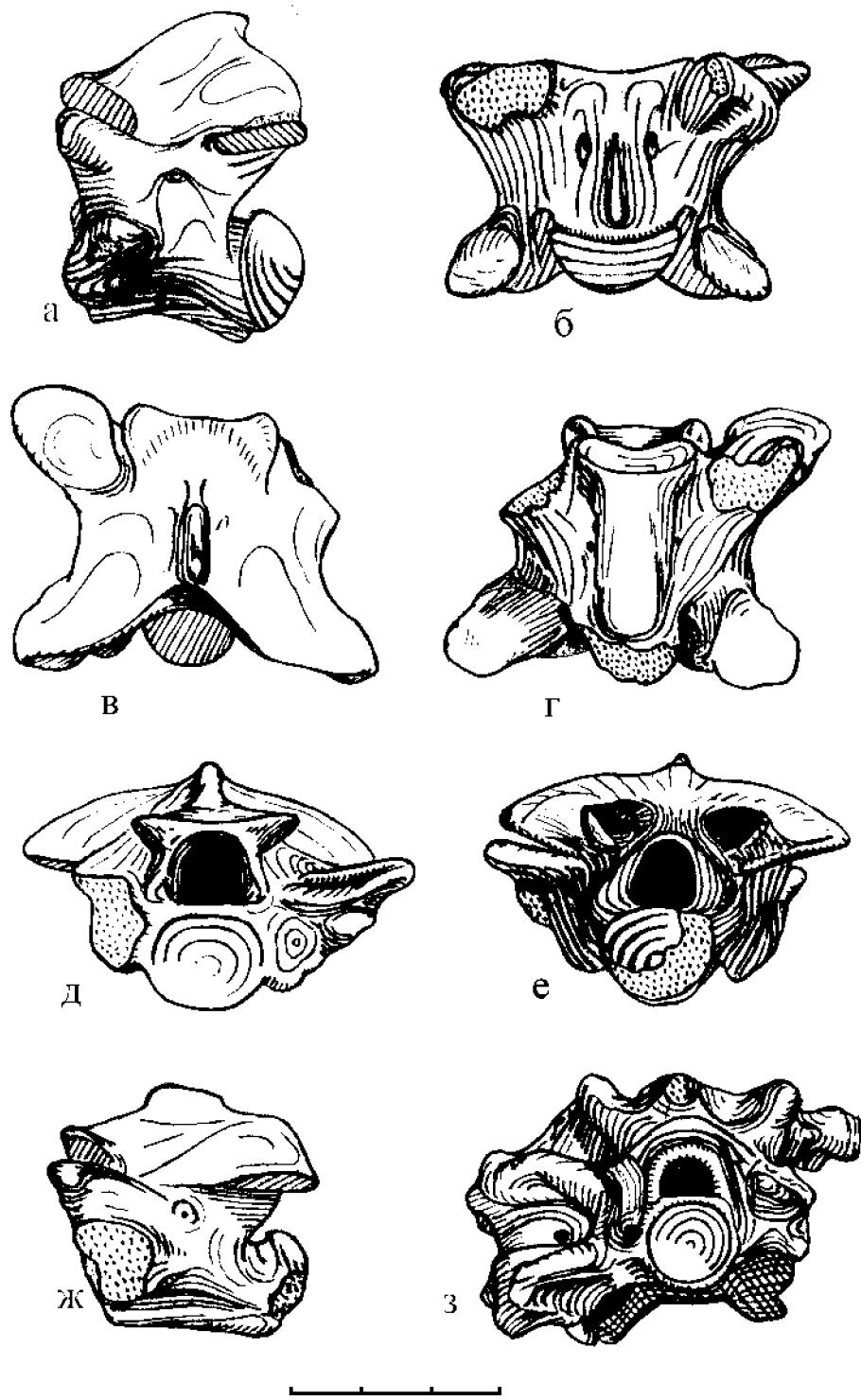


Рис. 36. *Eryx* sp., Котловина: а-б – заднешейный позвонок сбоку и снизу, экз. ГИН № 689Г/140; в-ж – туловищный позвонок сверху, снизу, спереди и сбоку, экз. ГИН № 689Г/125; з – хвостовой позвонок спереди, экз. ГИН № 689Г/124.

Хвостовые позвонки из Котловины и Чишикиоа сохранились плохо (рис. 36 з), но количество отростков позволяет сопоставить их с родами *Eryx* и *Bransateryx*.

Замечания. Сходство позвонков, в том числе и хвостовых, у разных родов [248] сильно затрудняет их идентификацию. Мы отнесли описанные образцы к роду *Eryx*, во-первых, на основании морфологического сходства со сравнительными образцами этого рода. Во-вторых, форма зигосфена и гемального киля тулowiщных позвонков отличает их от позвонков рода *Gongylophis* и *Bransateryx*, а число отростков хвостовых позвонков - от *Albaneryx*. В-третьих, отнесение образцов к роду *Eryx*, известному в Европе с миоценом по настоящее время, более целесообразно, чем к *Bransateryx* или *Albaneryx*, известных лишь из олигоцен-миоценовых отложений. О находках *Eryx* в местонахождении Котловина сообщалось в печати ранее [248].

Геологическое и географическое распространение. Миоцен-голоцен Европы [217, 248]. Наши материалы встречены в составе уривского и одесского фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время распространен в юго-восточной Европе, западной и южной Азии, северной и северо-восточной Африке [12].

5.3. Семейство Colubridae

Диагноз. Позвонки легко построены; обычно, длина больше ширины или равна ей; неврапофиз относительно тонкий, его длина чаще больше высоты или равна ей; centrum, обычно, с выступающими субцентральными гребнями и сравнительно тонким вентральным килем; ясные ямки или отверстия наблюдаются по бокам от котилиуса и на нижней стороне centrum [217].

Состав. Семейство объединяет около 290 родов.

Замечания. Традиционно палеонтологи разделяют его на два подсемейства: *Colubrinae* и *Natricinae*. Основой деления служит единственный критерий: наличие или отсутствие гипапофизов на тулowiщных позвонках. Однако, следует заметить, что это деление немного отличается от систематики неогерпетологов.

5.3.1. Подсемейство Colubrinae

Диагноз. Гипапофизы на тулowiщных позвонках отсутствуют.

Состав. Большая часть родов семейства Colubridae принадлежит этому подсемейству. Нами встречены остатки представителей родов: *Coluber* L., 1758; *Coronella* Laurenti, 1768; *Elaphe* Fitzinger, 1833; *Psammophis* Fitzinger, 1826; *Telescopus* Wagler, 1830.

Замечания. Идентификация родов и видов внутри подсемейства имеет ряд трудностей. Современные роды колубрин отличаются между собой на основании краиальной морфологии, но, к сожалению, критерии родовой диагностики по позвонкам отсутствуют. К примеру, невозможно отделить полностью два наиболее обычных рода Европы, *Coluber* и *Elaphe*, основываясь только на позвонках [248]. Поэтому при определении ископаемых позвонков приходится сравнивать их со всеми имеющимися видами сравнительной коллекции, выходя сразу на видовой уровень. В случае же обнаружения позвонков, морфологически отличающихся от всех имеющихся в коллекции образцов, их оказывается сложно привязать к какому-то роду. Поскольку подсемейство весьма многочисленно, а имеющийся сравнительный материал далеко не полон, то невозможно однозначно решить, является ли эта форма вымершей или это – отсутствующий в сравнительной коллекции современный вид. Такие образцы описаны нами под названиями «*Colubrinae, forma*». Не исключено при этом, что некоторые из описанных форм происходят из различных отделов позвоночника одного и того же вида.

Coluber aff. ravergeri Menetries, 1832 (рис. 37)

Материал. Котловина-1 – 3.

Описание. Крупные позвонки (рис. 37) с телами до 7.6 мм длины. Centrum узкий, слабо расширяющийся к переднему концу. Субцентральные гребни очень короткие, слабо выраженные. Очень маленькие субцентральные отверстия расположены на уровне передней трети гемального киля. Гемальный киль высокий, расширенный ближе к заднему концу (шпателеобразный), где его боковые края сливаются с поверхностью centrum. Его задний конец ограничен округлым уступом, который может быть раздвоен неглубоким желобком. Передний конец гемального киля расширяется перед котилиусом, делая его нижний край прямым. Субкотилярные шишечки очень широкие, незаметные. Маленькие паракотилярные отверстия расположены в депрессиях. Зигосфен немного

шире котилюса, выпуклый спереди, сверху разделен на четыре доли, из которых крайние развиты немного сильнее. Презигапофизы удлиненной, скорее каплевидной формы. Презигапофизальные отростки не сохранились. Невральная дуга сзади умеренной высоты, с почти прямыми ламинами, несущими небольшие эпизигапофизальные шипы. В передних углах зигантра наблюдаются крупные отверстия. Неврапофиз не был низким. Постзигапофизы скорее овальной формы. Интерзигапофизальный гребень тянется под небольшим углом к оси centrum. Диапофизы немного больше парапофизов. Латеральные отверстия маленькие. Кондиллюс немного наклонен вперед.

Своей морфологией образцы наиболее близки *Coluber ravergieri*, от позвонков которого отличаются более крупными размерами, почти прямыми сзади ламинами и формой зигосфена.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

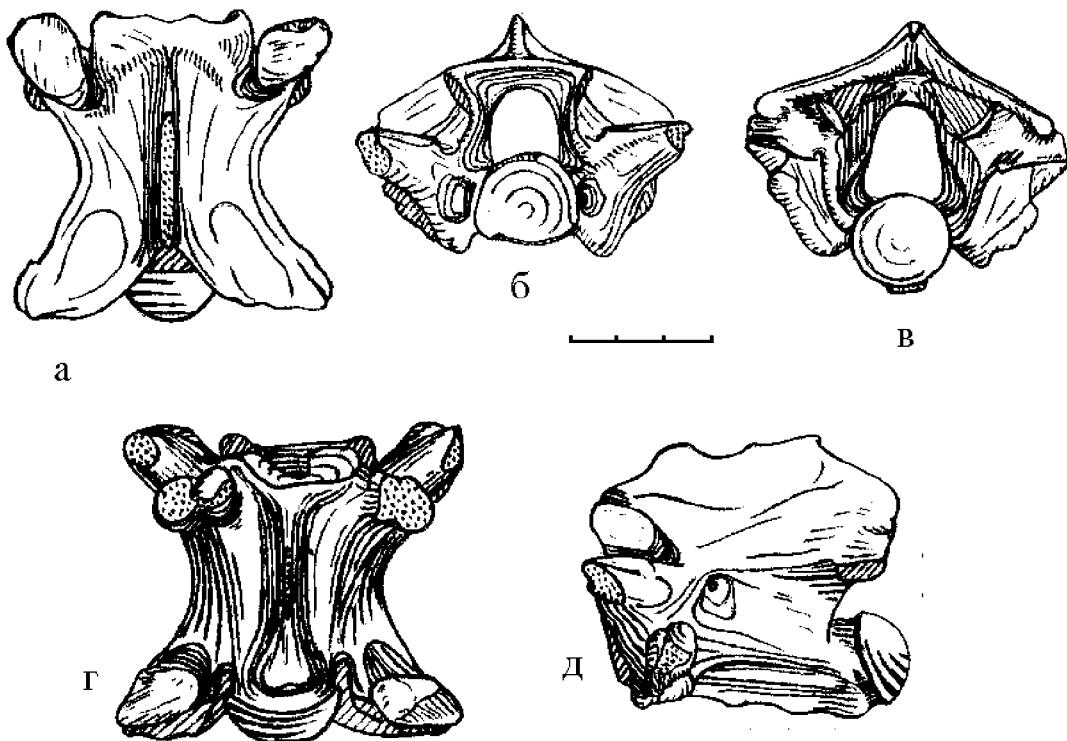


Рис. 37. Тулowiцкий позвонок *Coluber aff. ravergieri* сверху (а), спереди (б), сзади (в), снизу (г) и сбоку (д), экз. ГИН № 689Г-1/144, Котловина.

Coluber cf. viridiflavus Lacepede, 1789 (рис. 38)

Материал. Коротояк – 1.

Описание. Позвонок небольшой змеи (CL=2.7 мм) с широким телом (CL/NAW=1.06), слабо расширяющимся спереди, округлым снизу (рис. 38). Субцентральных гребней и желобов нет. Гемальный киль низкий, уплощенный, расширяющийся к кондиллюсу. Котиллюс горизонтальноовальной формы, относительно крупный. Маленькие паракотилярные отверстия располагаются в нешироких депрессиях. Зигосфен, презигапофизы и парадиапофизы полностью разрушены. Неврапофиз, видимо, не был низким. Невральная дуга сзади несколько

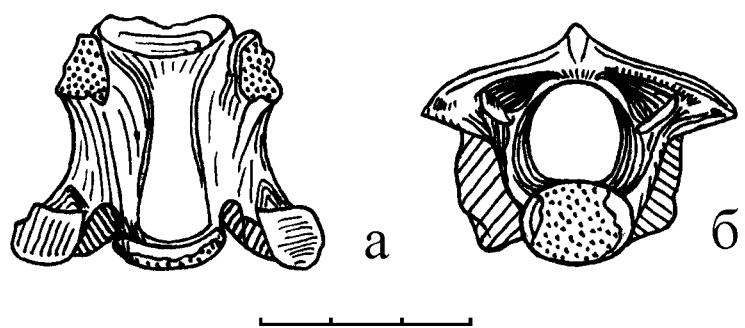


Рис. 38. Тулowiцкий позвонок *Coluber cf. viridiflavus* снизу (а) и сзади (б), экз. ВГУ № 530/495, Коротояк.

сжата дорсовентрально, со слабо выпуклыми ламинами. Кондилюс слабо наклонен вперед. Интерзигапофизальный гребень ясно выражен. Латеральные отверстия сравнительно крупные. Постзигапофизальные сочленовные грани каплевидной формы, удлиненные перпендикулярно оси позвонка и несколько наклонные к горизонтальной плоскости. Морфология позвонка не соответствует никакому виду моей сравнительной коллекции. Z. Szyndlar [248] отмечает, что уплощенный гемальный киль, расширяющийся назад, является характерным признаком *Coluber viridiflavus* и не встречается у других европейских *Colubrinae*. Поэтому мы сопоставляем описанный позвонок с указанным видом, имея в виду отсутствие части элементов.

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен (урывский фаунистический комплекс) бассейна верхнего Дона.

Coronella austriaca Laurenti, 1768 – медянка (рис. 39)

Материал. Большие Тиганы – 1; Шкурлат – 1.

Описание. Позвонки маленьких размеров (рис. 39) с длиной тела до 3 мм, довольно широкие. Centrum цилиндрический, практически без субцентральных гребней, несет низкий, широкий, закругленный сзади гемальный киль. Невральная дуга сильно уплощена, без эпизигапофизальных шипов; постзигапофизальная область невральной дуги очень слабо выгнута. Невральный канал спереди чуть уже сжатого дорсовентрально котилюса. Неврапофиз полностью не сохранился ни на одном из образцов, но, вероятно, был низким. Зигосфен выгнут спереди, немнога шире котилюса, ясно трехраздельный сверху с одинаково развитыми долями. Постзигапофизальные сочленовные грани окружной формы, презигапофизальные – овальные. Презигапофизальные отростки короткие, сужающиеся к концу, направлены почти строго горизонтально в сторону. Интерзигапофизальные гребни хорошо заметны. Латеральные и паракотилярные отверстия очень маленькие, располагаются в углублениях, субцентральные отверстия могут отсутствовать. Парадиапофизы нерезко разделены на пара- и диапофизальную части. Кондилюс наклонный, отделен от centrum шейкой. Морфология образцов соответствует сравнительным образцам *Coronella austriaca* и описанию позвонков этого вида [247].

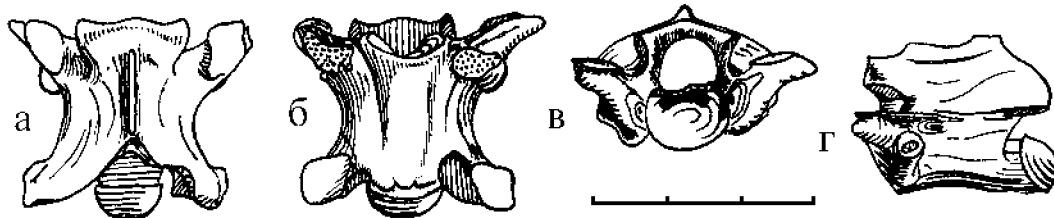


Рис. 39. Тулowiщный позвонок *Coronella austriaca* сверху (а), снизу (б), спереди (в) и сбоку (г), экз. ВГУ № 565/43, Большие Тиганы.

Геологическое и географическое распространение. Плейстоцен Европы [217], верхний плиоцен Молдовы [138]. Наши материалы встречены в составе верхнепалеолитического фаунистического комплекса Восточно-Европейской равнины. В настоящее время распространена почти на всей территории Европы, доходя на север в Скандинавии до 62° с.ш. На восток медянка доходит до западного Казахстана, на юго-востоке – до северной половины Малой Азии и Кавказа, а также до северного Ирана [13].

Coronella aff. austriaca Laurenti, 1768

Материал. Котловина-1 – 1.

Описание. Позвонок небольшой змеи с телом длиной 3 мм. Centrum цилиндрической формы, слабо расширяющийся спереди. Субцентральные гребни отсутствуют. Гемальный киль низкий, широкий, расширяющийся назад, слабо выделяющийся на теле позвонка. Котилюс заметно сжат дорсовентрально, со слабо выступающими субкотилярными шишечками. Паракотилярные отверстия расположены у медиальных краев широких депрессий. Невральный канал спереди заметно шире котилюса, аркообразной формы. Зигосфен спереди выпуклый, его форма сверху неясна из-за разрушения. Презигапофизы овальной формы. Правый презигапофизальный отросток не сохранился, левый – короткий, с тупым закругленным концом, направлен в сторону. Зигапофи-

зы широко расставлены, что придает позвонку сверху вид буквы "x". Невральная дуга сжата дорсовентрально, ламины выпуклы сзади, без эпизигапофизальных шипов. Постзигапофизы разрушены, но были, видимо, близкой к округлой формы с вырезом спереди. Неврапофиз не высокий. Интерзигапофизальные гребни не резкие, направлены под небольшим углом к оси centrum. Латеральные отверстия хорошо заметны и расположены в слабо выраженных депрессиях под интерзигапофизальными гребнями. Кондилюс слабо наклонен вперед. Парадиапофизы частично разрушены, диапофизы больше парапофизов. Индекс CL/NAW=1.28. Морфология позвонка близка *C. austriaca*, от которой отличается широким невральным каналом. Пока не ясно, не является ли указанное отличие вариантом изменчивости позвонков *C. austriaca*, и нет возможности сравнения описанного образца с позвонками другого вида – *C. girondica*.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

Elaphe dione (Pallas, 1773) – узорчатый полоз (рис. 40)

Материал. Березовка – 12.

Описание. Centrum изящно удлиненной формы, плавно расширяющийся от кондилюса к котилису (рис. 40). Гемальный киль снизу округлый, обычно, расширяющийся к кондилюсу (cinate по Auffenberg [185]) и иногда сливающийся с телом позвонка в задней части. У позвонков из заднего туловищного отдела гемальный киль более высокий, не расширяющийся назад и резко очерченный. Задний конец гемального киля закруглен или, реже, образует тупой угол, а его передний конец резко расширяется в стороны, охватывая котилярный обод. Субцентральные гребни развиты слабо и заметны позади парапофизов. По бокам от гемального киля в передней трети centrum могут присутствовать маленькие субцентральные отверстия. Эпизигапофизальный шип отсутствует. Неврапофиз не сохранился ни у одного из позвонков. На переднем крае зигосфена четко выражены боковые доли; центральная доля или достигает уровня боковых или не выражена, спрятана. При виде спереди край зигосфена чаще выпуклый, но может быть и почти прямой; сочленовные грани могут возвышаться над краем зигосфена. Постзигапофизальные сочленовые грани овальные или округлые, презигапофизальные – овальные. Презигапофизальные отростки умеренной длины, сужающиеся, с закругленными концами, направлены в стороны и вперед. Интерзигапофизальные гребни ясно выражены, почти параллельны оси centrum. Латеральные отверстия хорошо заметны. Парадиапофизы хорошо развиты; разделение между парапофизами и диапофизами неясное. Парапофизы несколько шире диапофизов и с менее выпуклой поверхностью. Котилиус окружлый или слегка сдавленный дорсовентрально. Паракотилярные отверстия, если есть, очень маленькие, располагаются в углублениях по бокам котилиуса. Кондилюс наклонный, ясно отделен от centrum шейкой. Описанные позвонки по морфологии соответствуют современным сравнительным образцам *Elaphe dione*.

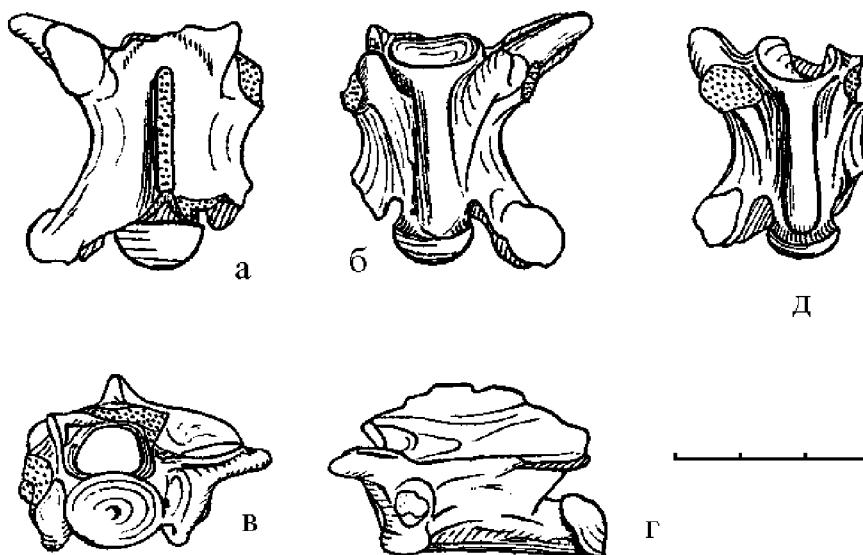


Рис. 40. *Elaphe dione* из Березовки: а-г – среднетуловищный позвонок сверху, снизу, спереди и сбоку, экз. ВГУ № 502/163; д – заднетуловищный позвонок снизу, экз. ВГУ № 502/173.

Геологическое и географическое распространение. Плейстоцен Крыма [46]. Наши материалы встречены в составе тираспольского фаунистического комплекса Восточно-Европейской

равнины. В настоящее время распространен от левобережной Украины до южной Сибири и Дальнего Востока [13].

Elaphe aff. dione (Pallas, 1773) (рис. 41)

Материал. Котловина-1 – 4; Котловина-2 – 3.

Описание. Позвонки широкие, длиной до 5 мм (рис. 41). Centrum удлиненный, со слабо расходящимися в стороны краями, с уплощенной вентральной поверхностью. Субцентральные гребни слабо выражены или практически отсутствуют. Гемальный киль от довольно низкого до высокого, что связано с положением позвонка в позвоночнике. Он слабо расширяется к заднему концу или с параллельными боковыми краями (у одного экземпляра он слабо суживается). Задний конец киля не достигает кондилюса, закруглен или резко ограничен; его вентральная поверхность выпуклая, а передний конец сливается с котилярным ободом. Субцентральные отверстия или очень маленькие, расположенные по сторонам гемального киля на уровне передней трети, или отсутствуют. Котилюс крупный, круглый или слабо сжатый дорсовентрально; на его нижнем крае могут присутствовать очень слабо развитые шишечки. Паракотилярные отверстия, чаще маленькие, расположены в небольших депрессиях. Зигосфен немного шире котилюса, выпуклый спереди и трехраздельный сверху. Презигапофизальные и постзигапофизальные сочленовные грани овальной формы; презигапофизальные отростки массивные, умеренной длины (короче сочленовых граней), с тупыми концами, направлены практически в сторону. Неврапофиз длинный, близко подходящий к переднему краю зигосфена, умеренной высоты. Невральная дуга сзади массивная, довольно высокая, с прямыми или слабо выпуклыми ламинами; эпизигапофизальные шипы не заметны. В передних углах зигантра наблюдаются крупные отверстия. Интерзигапофизальный гребень нечеткий, расположен под углом к оси centrum. Латеральные отверстия крупные. Диапофизы нерезко отделены от парапофизов, они уже и выпуклее последних. Парадиапофизальные отростки отсутствуют. Кондиллюс слабо наклонен вперед. Морфологически описываемые позвонки наиболее близки позвонкам *Elaphe dione*, от которых отличаются более крупными размерами, относительно более крупным котилюсом, формой ламин.

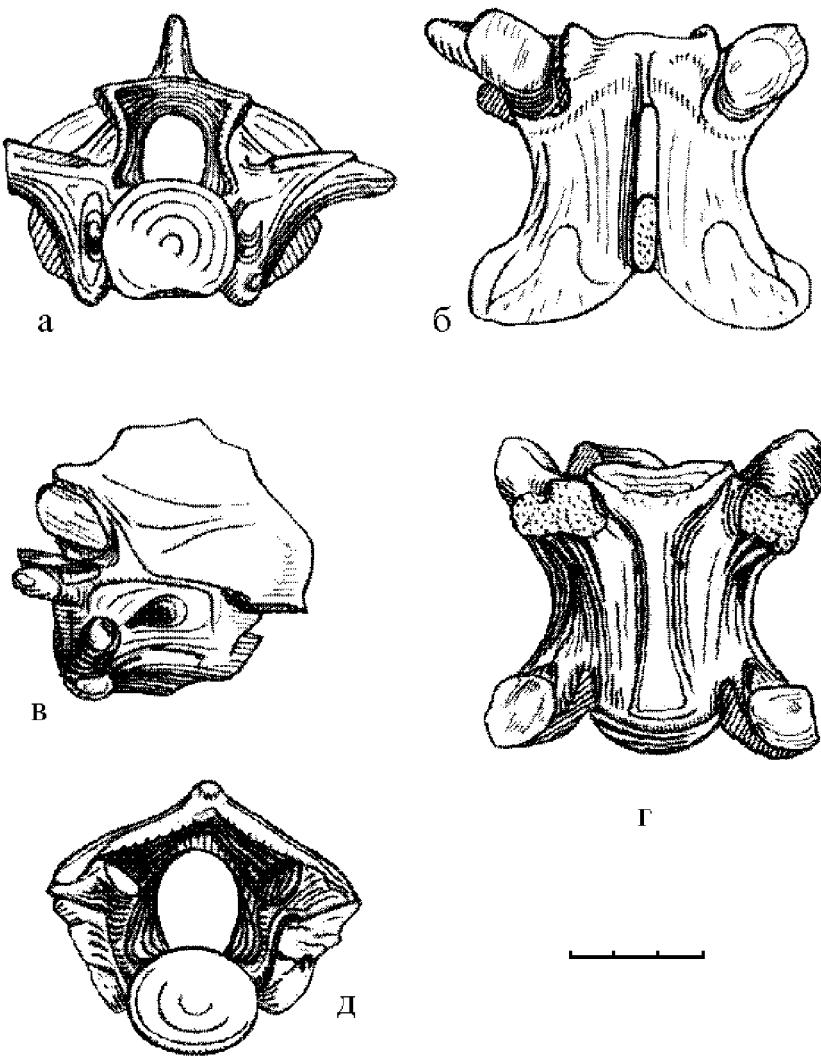


Рис. 41. Тулowiщные позвонки *Elaphe aff. dione* из Котловины: а-в – экз. ГИН № 689Г-2/65 спереди, сверху и сбоку; г-д – экз. ГИН № 689Г-2/66 снизу и сзади.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

Elaphe longissima (Laurenti, 1768) – эскулапов полоз (рис. 42)

Материал. Котловина-1 – 2, Котловина-2 – 3; Красная Лука – 1; Крыжановка – 1; Мусайд – 2; Черный Яр-Нижнее Займище – 11.

Описание. Centrum уплощенный, заметно расширяющийся от кондилюса вперед, без субцентальных гребней (рис. 42). Гемальный киль высокий, шпателеобразной формы, причем расширенная его часть сливается с поверхностью centrum; задний конец киля ограничен уступом в виде тупого угла или полукруга, передний конец сливается с котилярным ободом. Субцентральные отверстия маленькие, располагаются по бокам гемального киля на уровне передней четверти его длины, но иногда могут отсутствовать. Кондилюс несколько сжат дорсовентрально, его ширина немного меньше ширины зигосфена. На нижней части кондилюса наблюдаются парные бугорки, спрямляющие его нижний край. Паракотилярные отверстия маленькие, расположены в небольших депрессиях. Зигосфен выпуклый спереди и почти прямой сверху. Пре- и постзигапофизальные сочленовые грани удлиненной, чаще овальной формы, у крупных образцов могут быть ориентированы латерально. Презигапофизальные отростки сравнительно длинные, тупо закругленные. Неврапофиз умеренной высоты, длинный, его передний край немного не достигает переднего края зигосфена. Невральная дуга довольно массивная, эпизигапофизальные шипы не наблюдаются. В передних углах зигантра имеются отверстия. Интерзигапофизальные гребни слабо выражены, протягиваются параллельно оси centrum. Маленькие латеральные отверстия помещаются в депрессиях под интерзигапофизальными гребнями. Кондилюс слабо наклонен вперед. Граница между пара- и диапофизами трудно различима; парапофизы больше диапофизов.

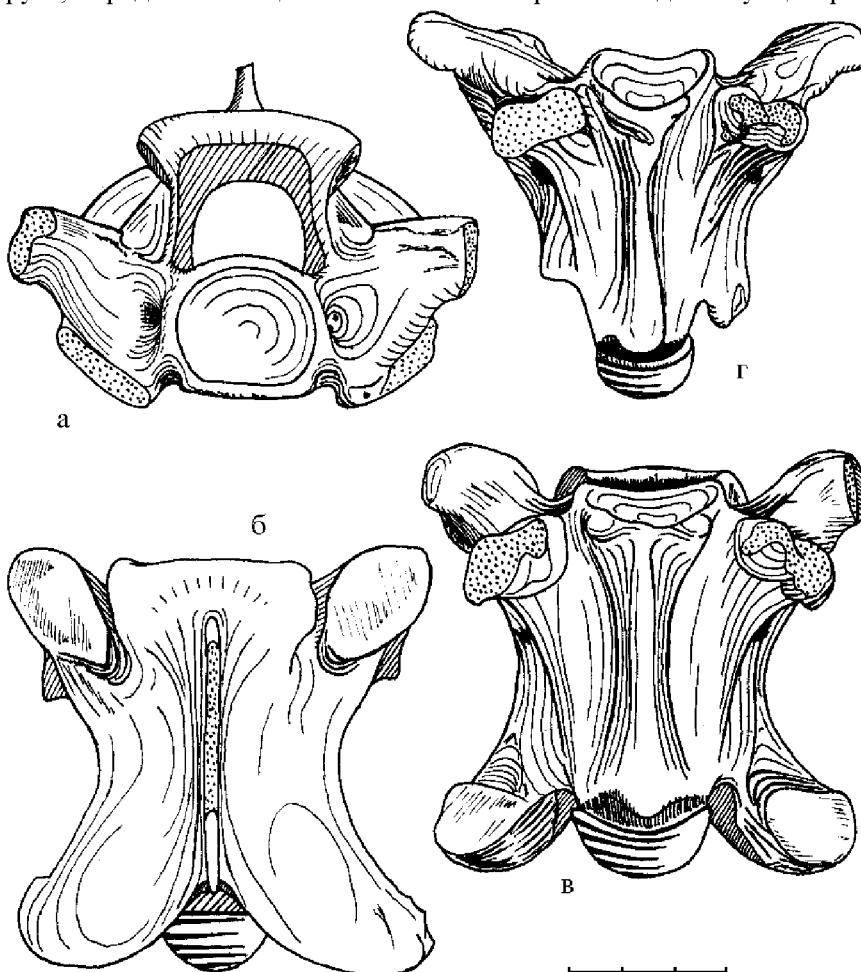


Рис. 42. Тулowiщные позвонки *Elaphe longissima*, Нижнее Займище:
а-в – экз. ВГУ № 562-1/5 спереди, сверху и снизу; экз. ВГУ № 562-1/9 снизу.

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен-голоцен Европы [217, 248]. Наши материалы встречены в составе молдавского, урывского, таманского, хазарского и верхнепалеолитического фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время ареал вида простирается от северо-восточной и восточной Испании через центральную и южную Европу до северной половины Малой Азии и Кавказа [13].

Elaphe cf. rufodorsata (Cantor, 1842) – красноспинный полоз (рис. 43)

Материал. Котловина-1 – 1.

Описание. Позвонок небольшого размера, CL=3.0 мм (рис. 43). Тело позвонка цилиндрической формы, слабо расширяющееся вперед. Субцентральные гребни очень короткие, развитые

непосредственно за парапофизами. Гемальный киль низкий, широкий, с практически параллельными боковыми краями, немного расходящимися спереди и сзади. Очень маленькие, практически незаметные субцентральные отверстия немного смещены от центра вперед. Котилюс спереди несколько сжат дорсовентрально; его нижний край вырезан, и он выглядит наклоненным вперед. Субкотилярные бугорки не заметны. Паракотилярные отверстия расположены в округлых депрессиях. Презигапофизальные сочленовные грани овальной формы. Презигапофизальные отростки не сохранились, но их основания были широкими и сжатыми дорсовентрально. Зигосфен и задняя часть невральной дуги не сохранились. Неврапофиз низкий, не расширенный сверху. Небольшие латеральные отверстия располагаются у верхних краев неглубоких депрессий под интерзигапофизальными гребнями, протягивающимися под небольшим углом к оси centrum. Кондилюс заметно наклонен вперед. Левый парадиапофиз разрушен; с правой стороны сохранились неясно разделенные выпуклый –диапофиз и прилежащая часть парапофиза. Сохранившимися деталями строения образец соответствует позвонкам *Elaphe rufodorsata*, но из-за повреждений он определен как *Elaphe cf. rufodorsata*.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины. В настоящее время обитает на Дальнем Востоке, северо-восточном и восточном Китае и Корее.

Psammophis sp. (рис. 44)

Материал. Котловина-1 – 2; Котловина-2 – 4; Одесские катакомбы (Пещера Западная) – 1.

Описание. Все образцы сильно повреждены. Сохранившиеся части представляют следующую суммарную характеристику (рис. 44). Позвонки не крупные (CL до 3.3 мм). Centrum узкий и длинный, с окружлой вентральной поверхностью или ограниченной с боков неясным перегибом, идущим от парапофизов до середины тела позвонка. Субцентральные гребни не развиты. Гемальный киль низкий, узкий или умеренной ширины; в задней части его боковые края расходятся в стороны, и вентральная поверхность киля сливается с поверхностью centrum; задний конец киля ограничен закругленным или углообразным уступом, передний – сливается с котилярным ободом. Субцентральные отверстия, обычно, отсутствуют.

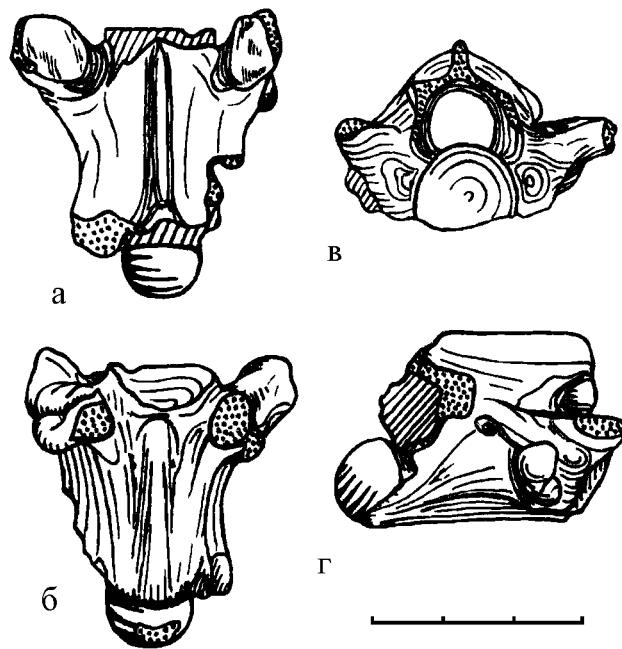


Рис. 43. Тулowiцкий позвонок *Elaphe cf. rufodorsata* сверху (а), снизу (б), спереди (в) и сбоку (г), экз. ГИН № 689Г-1/156, Котловина.

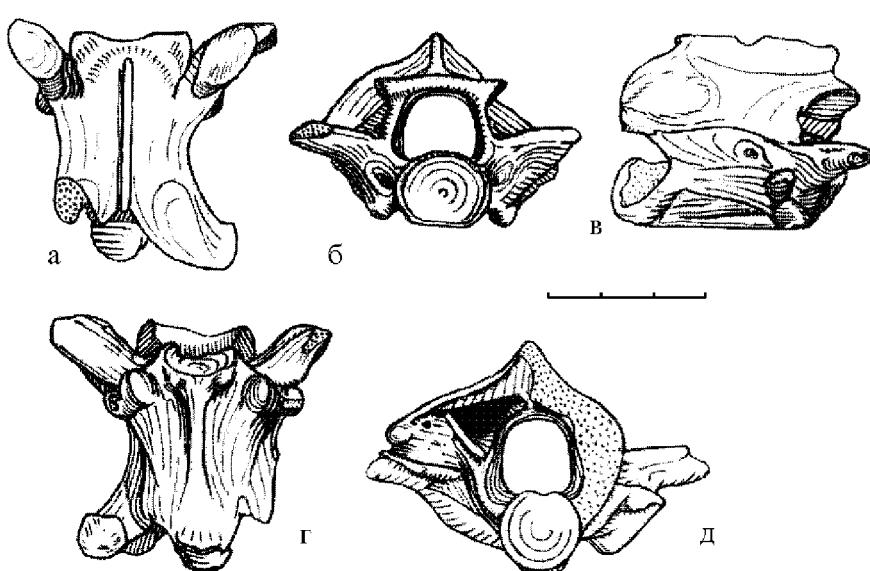


Рис. 44. Тулowiцкий позвонок *Psammophis* sp. сверху (а), спереди (б), сбоку (в), снизу (г) и сзади (д), экз. ГИН № 689Г-2/60, Котловина.

вуют или очень маленькие, расположенные немного впереди середины centrum рядом с гемальными килем. Котилюс круглой формы, уже неврального канала, на его нижнем крае имеется пара более или менее развитых бугорков. Паракотилярные отверстия маленькие, расположены в небольших депрессиях. Зигосфен слабо выпуклый спереди, вогнутый сверху. Презигапофизальные сочленовные грани вытянутой (овальной) формы, презигапофизальные отростки не сохранились, но, видимо, были не широкими. Неврапофиз тонкий, длинный и невысокий. Невральная дуга сзади с выгнутыми или прямыми ламинами. В передних зигантральных углах имеются довольно крупные отверстия. Кондилюс круглый, почти ненаклонный. Интерзигапофизальные гребни нерезкие. Латеральные отверстия маленькие, расположены в небольших депрессиях. Выпуклый диа-пофиз не крупнее уплощенного парапофиза, не несущего парапофизальный отросток. Своей морфологией описанные образцы сходны с позвонками *Psammophis lineolatum*, за исключением того, что в сравнительном материале обычно наблюдается хорошо выраженная центральная доля зигосфена, а тела позвонков немного уже. К сожалению, мы не имеем возможности сравнить ископаемые образцы с позвонками *Psammophis schokari*, отсутствующим в нашей сравнительной коллекции, и определяем их только до рода.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины. В настоящее время населяет Азию и Африку [12].

Telescopus sp. (рис. 45)

Материал. Красная Лука – 1.

Описание. Позвонок (рис. 45) длиной около 3,5 мм. Тело длинное, с уплощеннойентральной поверхностью и сравнительно крупными котилюсом и кондилюсом. Гемальный киль довольно высокий, широкий и уплощенный снизу; его передний конец плавно расширяется и сливается с котилярным ободом. Маленькие субцентральные отверстия немного смешены от центра к переднему концу. Котилюс несколько сжат дорсовентрально и наклонен вперед. Паракотилярные отверстия имеются по бокам котилюса. Невральная дуга сзади сильно сжата, без зигапофизальных шипов. Неврапофиз низкий, частично разрушен. Латеральные отверстия хорошо заметны под интерзигапофизальным гребнем, протягивающимся под острым углом к оси centrum. Зигосфен выпуклый спереди, со слегка приподнятыми сочленовными гранями; из-за разрушения плохо видна форма зигосфена сверху, но кажется, он имел широкую выпуклую центральную долю. В передних углах зигантра имеются крупные отверстия. Презигапофизальные сочленовные грани скорее округлой формы. Правый презигапофизальный отросток короткий, сужающийся к концу, сжатый дорсовентрально, направлен латерально. Левый презигапофизальный отросток и оба парадиапофиза разрушены. Кондилюс наклонен вперед и отделен от centrum шейкой. Своей формой описанный образец сходен с позвонками *Telescopus fallax*, однако, из-за отсутствия в нашей сравнительной коллекции образцов других видов этого рода и имея в виду замечание Z. Szyndlar [248], что виды рода *Telescopus* близки по морфологии, мы определяем его только до рода.

Геологическое и географическое распространение. Средний плейстоцен Болгарии [248]. Верхний или средний неоплейстоцен Восточно-Европейской равнины. В настоящее время представители рода распространены в южной Европе, юго-западной Азии и Африке [12].

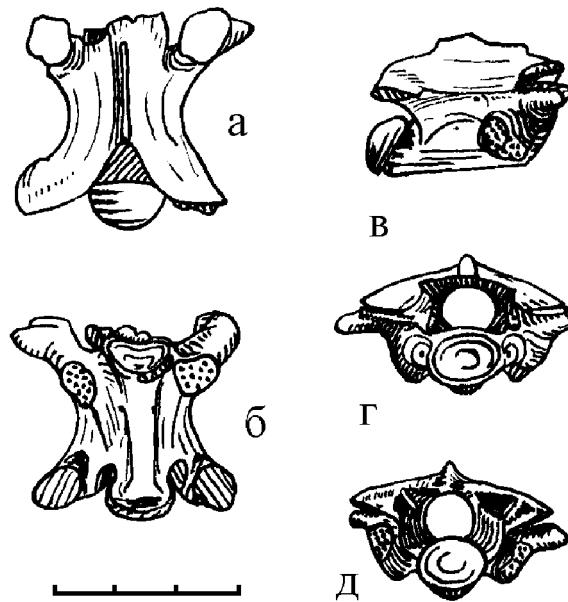


Рис. 45. Туловищный позвонок *Telescopus* sp. сверху (а), снизу (б), сбоку (в), спереди (г) и сзади (д), экз. ВГУ № 613/45, Красная Лука.

Colubrinae, forma A (рис. 46)

Материал. Котловина-1 – 3; Котловина-2 – 1.

Описание. Позвонки (рис. 46) довольно крупные (CL до 6.2 мм), с телами субтреугольной формы. У двух из них наблюдаются нерезкие субцентральные гребни, протягивающиеся от парадиапофизов почти до кондиллюсов и отделенные от гемального киля неглубокими субцентральными желобами. У третьего позвонка субцентральные гребни очень короткие, не достигающие середины centrum. Гемальный киль высокий, уплощенный снизу, резко расширенный спереди и сливающийся с котилярным ободом и очень медленно, почти незаметно расширяющийся назад; его задний край закруглен. Субцентральные отверстия отсутствуют. Кондиллюс практически круглый, крупный. Субкотилярные шишечки слабо выражены. Паракотилярные отверстия очень маленькие. Зигосфен немножко шире котилюса, выпуклый или прямой спереди. Форма зигосфена сверху не ясна из-за повреждений, но, вероятно, почти прямой, со слабо выраженным долями. Презигапофизальные сочленовные грани овальной или каплевидной формы. Презигапофизальные отростки не сохранились. Невральная дуга сзади высокая, с S-образно изогнутыми ламинами. В передних углах зигантра наблюдаются отверстия. Постзигапофизальные сочленовные грани овальной или округлой формы. Интерзигапофизальные гребни расположены под небольшим углом или параллельно оси centrum. Парадиапофизы разрушены. Кондиллюс слабо наклонен вперед. Латеральные отверстия крупные, располагаются в узких глубоких депрессиях. Морфологически описанные образцы наиболее сходны с заднетуловищными позвонками *Coluber nymifer*, от которых отличаются более крупными размерами, формой невральной дуги и зигосфена.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

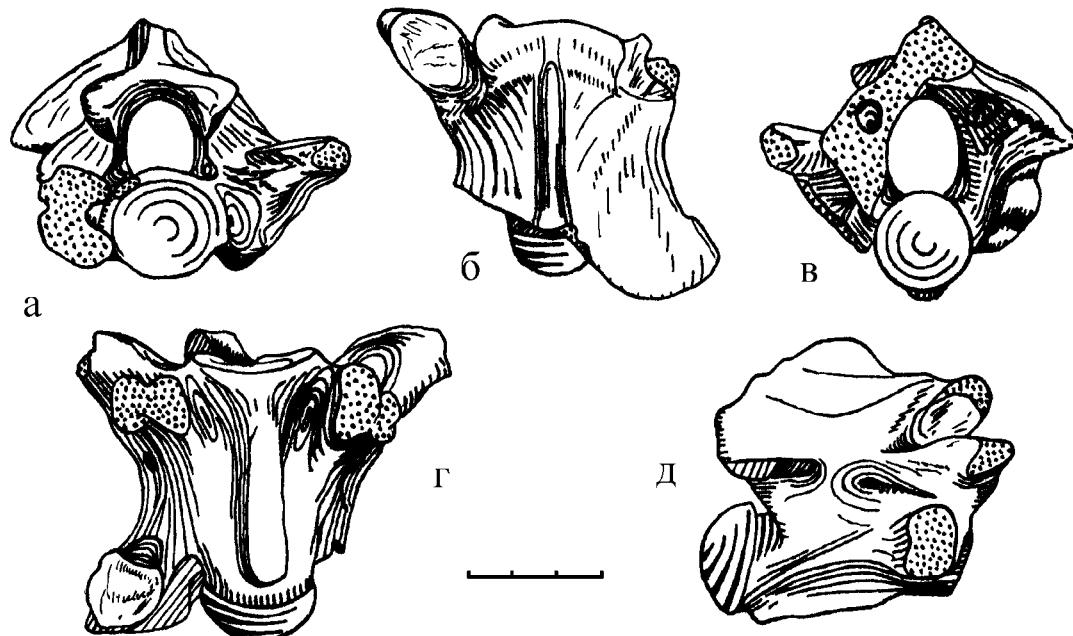


Рис. 46. Тулowiщные позвонки Colubrinae, forma A, из Котловины: а-в – экз. ГИН № 689Г-1/147 спереди, сверху и сзади; г-д – экз. ГИН № 689Г-1/148 снизу и сбоку.

Colubrinae, forma B (рис. 47)

Материал. Котловина-1 – 1.

Описание. Небольшая змея с CL=2.6 мм. Тело позвонка (рис. 47) удлиненное, слабо расширяющееся вперед и уплощенное снизу. Субцентральные гребни отсутствуют. Гемальный киль довольно высокий, субтреугольный в поперечном сечении, в плане мечевидный (gladiate sensu Auffenberg [185]), с закругленным задним концом, далеко отстоящим от кондиллюса. Очень маленькие субцентральные отверстия немножко смещены вперед от середины centrum. Форма котилюса не ясна из-за повреждения. Субкотилярные шишечки отсутствуют. Довольно большое правое паракотилярное отверстие расположено у медиального края глубокой депрессии. Левый презигапофиз и парадиапофиз с частью котилярного обода разрушены. Зигосфен выпуклый спереди,

вероятно, трехраздельный сверху, с широкой центральной долей. Правый презигапофиз вытянутой (овальной) формы. Презигапофизальный отросток умеренной длины (примерно равной длине презигапофизальной грани), сжатый дорсовентрально, на виде сверху сужающийся, с закругленным концом, направлен больше в сторону, чем вперед. Невральная дуга довольно сжатая дорсоВентрально, с почти прямыми сзади ламинами. В передних углах зигантра наблюдаются отверстия. Интерзигапофизальный гребень не выражен. Крупное латеральное отверстие наблюдается у основания правого презигапофиза. Диапофиз и парапофиз четко не разделены. Парапофизальный отросток отсутствует. Кондилюс слабо наклонен вперед. Неврапофиз разрушен. Образец не соответствует ни одному из видов нашей сравнительной коллекции. Его форма наиболее близка позвонкам *Coluber karelini*, от которых отличается более коротким и уплощенным centrum и более короткими и толстыми презигапофизальными отростками.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

Colubrinae, forma C (рис. 48)

Материал. Котловина-1 – 1.

Описание. Позвонок (рис. 48) небольшой змеи с CL около 2.8 мм. Centrum толстый, слабо расширяющийся вперед, уплощенный снизу. Гемальный киль массивный, широкий, достигающий кондилюса, постепенно сужающийся от середины и заостренный на конце. Субцентральные гребни отсутствуют. Крупные субцентральные отверстия расположены у основания гемального киля несколько впереди от его середины. Кондилюс разрушен, но был, видимо, крупным, не меньше ширины неврального канала. Зигосфен спереди выпуклый, сверху прямой, со слабо выступающими вперед боковыми долями. Презигапофизы и их отростки разрушены. Невральная дуга сжата дорсовентрально со слабо выпуклыми ламинами. Кондилюс крупный, сзади сжат дорсовентрально, слабо наклонен вперед. Интерзигапофизальный гребень не развит. Латеральные отверстия помещаются в узких депрессиях позади оснований пре-

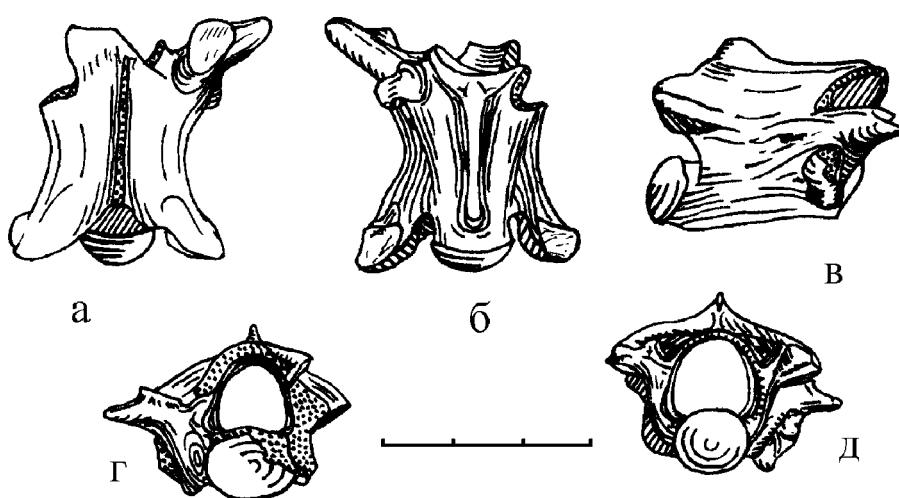


Рис. 47. Туловищный позвонок *Colubrinae, forma B* сверху (а), снизу (б), сбоку (в), спереди (г) и сзади (д), экз. ГИН № 689Г-1/185, Котловина.

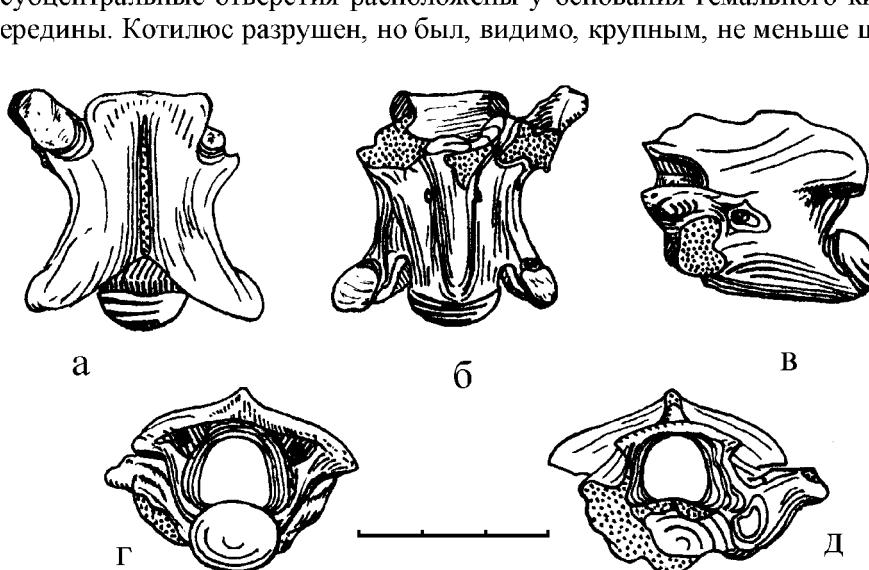


Рис. 48. Туловищный позвонок *Colubrinae, forma C* сверху (а), снизу (б), сбоку (в), сзади (г) и спереди (д), экз. ГИН № 689Г-1/186, Котловина.

зигапофизов. Неврапофиз разрушен, но, видимо, был низким. Постзигапофизы вытянутой (эллиптической или каплевидной) формы. Такая морфология позвонка и, прежде всего, гемального киля не наблюдается ни у одного из видов нашей современной сравнительной коллекции.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

Colubrinae, forma D (рис. 49)

Материал. Котловина-1 – 1.

Описание. Небольшая змея, CL<3 мм. Тело позвонка (рис. 49) удлиненное, плавно расширяющееся к переднему концу. Субцентральные гребни хорошо выраженные, но короткие, тянущиеся примерно до середины centrum, и отделенные от гемального киля субцентральными желобами. Гемальный киль высокий, узкий, мечевидный, с округло заостренным концом. Котилиос, видимо, округлой формы. Зигосфен шире котилиоса, выпуклый спереди; его форма сверху не ясна из-за повреждений. Презигапофизы, неврапофиз и постзигапофизальная часть невральной дуги разрушены. Интерзигапофизальные гребни не развиты. Кондилюс небольшой, слабо наклоненный вперед. Выпуклые диапофизы ясно отделены от почти плоских, более широких парапофизов, не несущих отростков. Позвонок отличается своей морфологией от позвонков всех видов нашей сравнительной коллекции.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

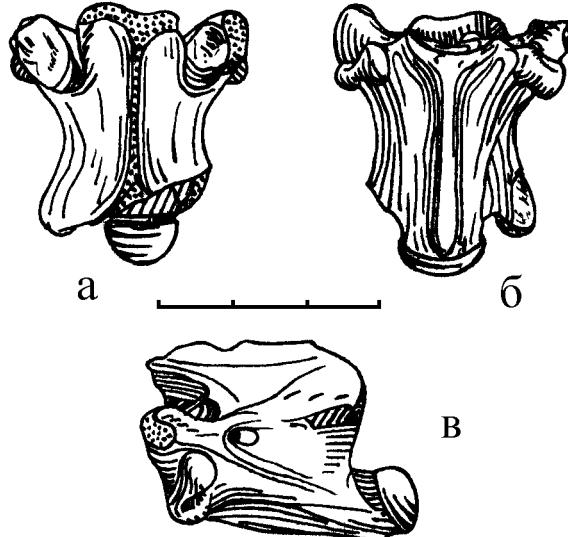


Рис. 49. Туловищный позвонок *Colubrinae, forma D* сверху (а), снизу (б) и сбоку (в), экз. ГИН № 689Г-1/187, Котловина.

Colubrinae, forma E (рис. 50)

Материал. Котловина-1 – 1; Котловина-2 – 1.

Описание. Позвонки (рис. 50) широкие ($CL/NAW=1.19$). Centrum удлиненный, с уплощенной вентральной поверхностью. Гемальный киль довольно высокий, уплощенный снизу, постепенно расширяющийся в задней половине (шпателобразный) и достигающий кондилюса. Его передний конец сливается с котилярным ободом. Два маленьких субцентральных отверстия расположены в средней части centrum по обоим сторонам гемального киля. Субцентральные гребни отсутствуют. В нижней части котилиоса наблюдается пара хорошо развитых шишечек. Котилиос слабо сжат дорсовентрально ($CTW/CTH=1.20$). Паракотилярные отверстия маленькие, расположены в довольно глубоких депрессиях. Зигосфен шире котилиоса ($ZW/CTW=1.36$), выпуклый спереди и трехраздельный сверху, причем все три доли слабо развиты. Пре- и постзигапофизальные сочленовые грани удлиненной (овальной) формы. Презигапофизальные отростки массивные, направлены почти строго в стороны, их концы обломаны. Неврапофиз длинный, близко подходящий к переднему краю зигосфена, умеренной высоты. Невральная дуга сзади невысокая, массивная, с ясно выраженным эпизигапофизальным шипом. В передних зигантральных углах имеются отверстия. Кондилюс круглый, слабонаклонный. Интерзигапофизальные гребни прерываются между пре- и постзигапофизами. Латеральные отверстия расположены в глубоких депрессиях. Шейка между кондилюсом и телом позвонка практически не выражена. Парадиапофизы разрушены. От всех имеющихся в нашей сравнительной коллекции позвонков *Colubrinae* отличается прежде всего отсутствием ясно выраженной шейки, в связи с чем гемальный киль достигает кондилюса.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен Украины.

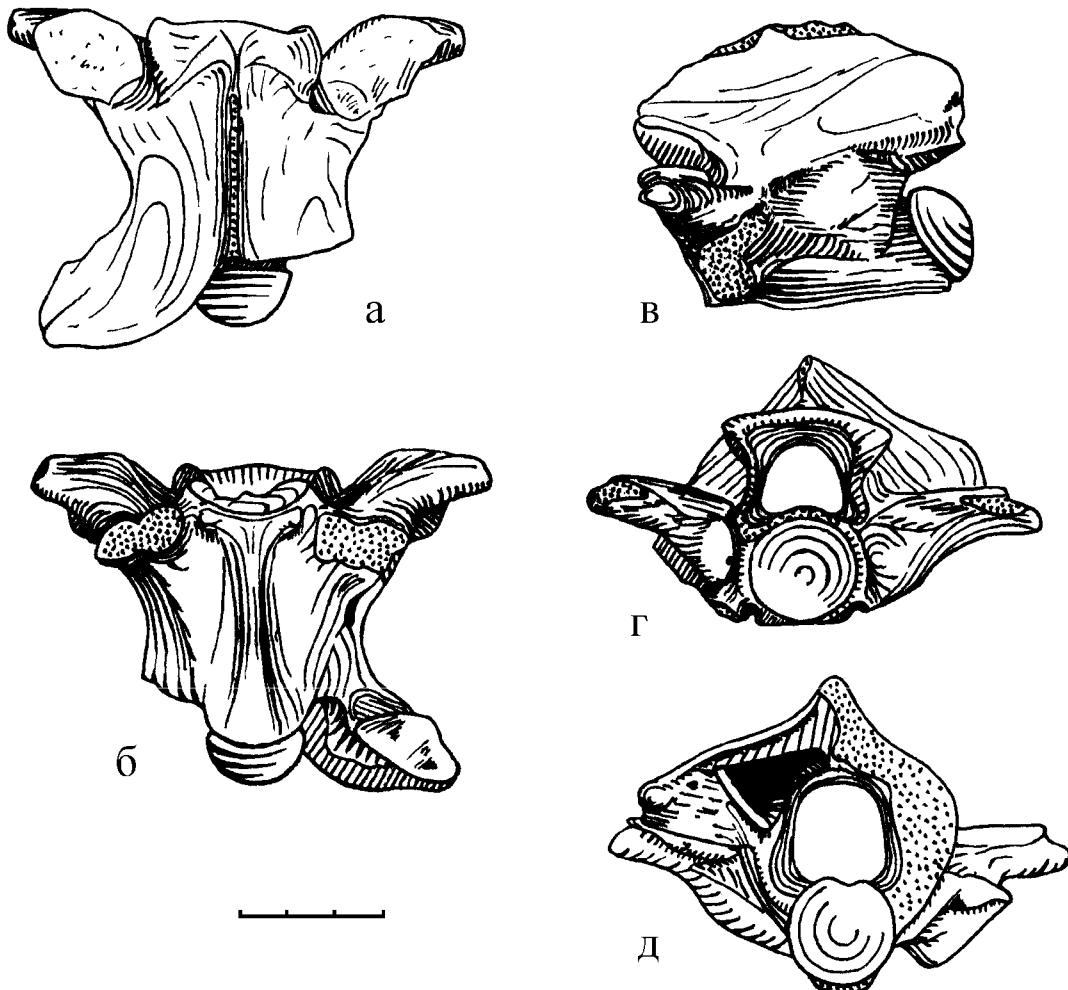


Рис. 50. Тулowiщный позвонок *Colubrinae*, *forma E* сверху (а), снизу (б), сбоку (в), спереди (г) и сзади (д), экз. ГИН № 689Г-2/64, Котловина.

Colubrinae, forma F (рис. 51)

Материал. Долинское – 1.

Описание. Позвонок (рис. 51) короткий ($CL=3.0$ мм), чуть больше ширины: $CL/NAW=1.09$. Centrum округлый в сечении, субцентральные гребни практически не развиты. Гемальный киль широкий, с закругленной вентральной поверхностью, постепенно расширяющийся к переднему концу и незаметно переходящий в котилярный обод; задний конец киля закруглен. Субцентральные отверстия очень маленькие, сдвинуты от середины тела вперед и располагаются на краях гемального киля. Два маленьких отверстия наблюдаются также на самом его конце. Котилюс сжат дорсо-вентрально, без субкотилярных шишечек. Паракотилярные отверстия отсутствуют, хотя есть паракотилярные углубления. Зигосфен разрушен. Презигапофизальные сочленовные грани каплевидной формы, узкие, презигапофизальные отростки разрушены. Неврапофиз тонкий, его верхний край разрушен. Сбоку невральная дуга в заднем направлении поднимается. Латеральные отверстия крупные, расположены под интерзигапофизальными гребнями. Парадиапофизы разрушены. Сзади невральная дуга довольно высокая, с прямыми ламинами, выпуклыми у латеральных концов. В передних углах зигантра наблюдаются крупные отверстия. Правая сохранившаяся постзигапофизальная сочленовная грань каплевидной формы, с закругленным переднемедиальным концом. Кондилюс слабо наклонен вперед. Позвонок отличается своей морфологией от позвонков всех видов нашей сравнительной коллекции.

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен (урывский фаунистический комплекс) Молдовы.

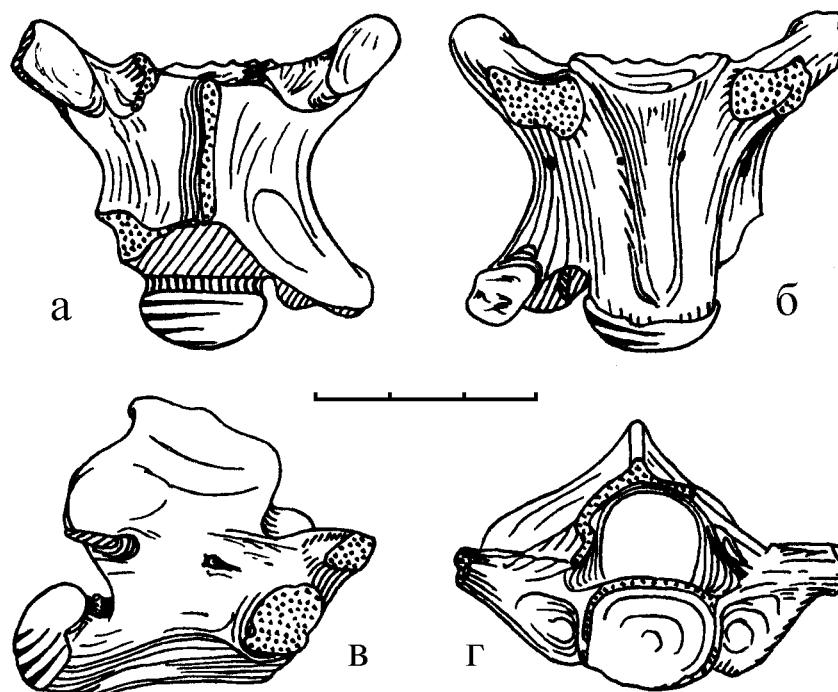


Рис. 51. Туловищный позвонок *Colubrinae*, *forma F* сверху (а), снизу (б), сбоку (в) и спереди (г), экз. ВГУ № 618/76, Долинское.

Colubrinae, forma G (рис. 52)

Материал. Долинское – 3.

Описание. Позвонки с CL до 4.3 мм. Centrum длинный и узкий, с уплощенной вентральной поверхностью (рис. 52). Гемальный киль не одинаков у описываемых образцов: у первого он высокий, узкий, снизу скорее мечевидной формы, начинающийся почти от котилярного обода; у второго он более широкий, на переднем конце плавно сливающийся с котилярным ободом; у третьего гемальный киль в виде широкого, расширяющегося к кондилусу и постепенно сливающегося с centrum валика, на котором располагается тонкий шпательобразный гребень с заостренным задним концом. Субцентральные гребни и желоба не развиты. Субцентральные отверстия маленькие, почти незаметны и несколько сдвинуты вперед от середины centrum. Котилюс слабо сжат дорсовентрально, без субкотилярных шишечек. Зигосфен несколько шире котилюса, его передний край сильно выгнут спереди и прямой сверху, с выступающими вперед боковыми долями. Невральная арка от высокой до сравнительно низкой, массивная, с прямыми ламинами или выгибающимися над постзигапофизами. В передних углах зигантра имеются отверстия. Интерзигапофизальные гребни рас-

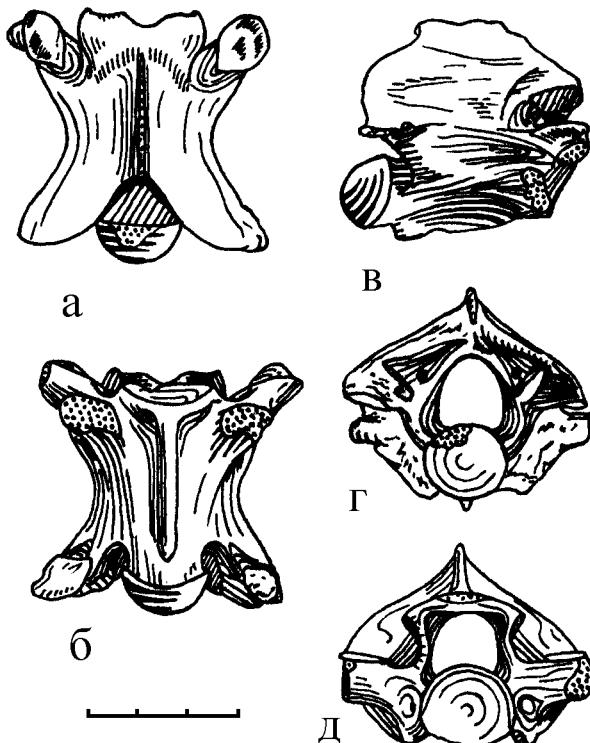


Рис. 52. Туловищный позвонок *Colubrinae*, *forma G* сверху (а), снизу (б), сбоку (в), сзади (г) и спереди (д), экз. ВГУ № 618/76, Долинское.

положены под небольшим углом к продольной оси centrum . Латеральные отверстия довольно крупные, расположены под интерзигапофизальными гребнями. Презигапофизальные сочленовные грани каплевидной формы, с длинной осью, направленной антеролатерально, и ясным углом на постеромедиальном конце. Постзигапофизальные сочленовные грани также каплевидной формы (ovovate sensu Auffenberg [185]), но с закругленными краями. Парадиапофизы и презигапофизальные отростки разрушены. Кондилюс слабо наклонен и отделен от centrum довольно длинной шейкой.

Геологическое и географическое распространение. Средний плиоцен (урывский фаунистический комплекс) Молдовы.

5.3.2. Подсемейство Natricinae

Диагноз. Гипапофизы на тулowiщных позвонках имеются.

Состав. Это подсемейство не столь многочисленно, как Colubrinae. Кроме современного рода *Natrix* Laurenti, 1768, включающего четыре современных [13] и несколько вымерших видов, в Европе описано еще два вымерших рода – *Palaeonatrix* Szyndlar, 1982 и *Neonatrix* Holman, 1973 [249].

Замечания. Не так давно Z. Szyndlar и H. Schleich [251] указали на недостаточную обоснованность выделения родов *Palaeonatrix* и *Neonatrix*. По их мнению, *Palaeonatrix* может оказаться одним из современных родов, а *Neonatrix* включает в себя несколько различных родов. Z. Szyndlar [250] указывает на невозможность родовой диагностики позвонков с разрушенными неврапофизами. По нашему мнению, диагностические особенности видов, относимых к различным родам, настолько перекрываются, а внутривидовая изменчивость столь велика, что выделение родов только по морфологии позвонков невозможно. То есть, ситуация здесь сходна с ситуацией в подсемействе Colubrinae, когда нельзя указать признаки, отличающие позвонки *Coluber* от *Elaphe*. Поскольку роды *Palaeonatrix* и *Neonatrix* выделены только на основании ископаемых остатков, причем ряд видов – только по позвонкам, мы считаем целесообразным, пока не установлены четкие родовые критерии, все ископаемые позвонки относить к роду *Natrix*.

Идентификация видов внутри рода также затруднена в связи с широкой внутривидовой изменчивостью, перекрывающейся у различных видов. В этом случае до вида могут быть определены лишь образцы с типичными видовыми признаками, а остальные определяются только до рода. Нами встречены остатки *Natrix natrix* (L., 1758), *Natrix tessellata* (Laur., 1768) и двух, вероятно, вымерших форм.

Natrix natrix (L., 1758) – обыкновенный уж (рис. 53)

Материал. Березовка – 15; Большие Тиганы – 3; Веселовка – 1; Волчанская – 1; Долинское – 7; Донская Негачевка – 9; Дрозды – 1; Еласы – 1; Козий Овраг – 3; Котловина-1 – 36; Котловина-2 – 14; Красная Лука – 1; Кузнецова – 7; Лопатино – 1; Лучинское – 4; Михайловка-5 – 1; Новонекрасовка – 1; Перевоз – 4; Пушкири – 1; Черный Яр-Нижнее Займище – 5; Чигирин – 1; Яблоневец – 1.

Описание. Морфологические особенности позвонков этого вида из местонахождений Восточной Европы соответствуют описанию, данному Z. Szyndlar [247]. Centrum (рис. 53) длинный и узкий, с уплощеннойентральной поверхностью. Гипапофиз хорошо развит, обычно сигмоидной формы; дистальный конец закруглен и достигает уровня конца кондилюса. Передний киль уплощен. Часто наблюдаются острые субцентральные гребни, протягивающиеся от парадиапофизов к основанию кондилюса; в этих случаях между субцентральными гребнями и передним килем наблюдаются желоба, в которых располагаются субцентральные отверстия. Эти желоба, протягивающиеся между котилиосом и парапофизом, могут достигать паракотилярных депрессий, в которых помещаются паракотилярные отверстия. С противоположной стороны, сверху, паракотилярной депрессии могут достигать узкие синусы, являющиеся продолжением вентролатеральных углов неврального канала. Невральная дуга довольно высокая, умеренно выпнутая, иногда с небольшими эпизигапофизальными шипами. Длина неврапофиза больше высоты; его передний и задний концы заметно выдаются вперед и назад. Зигосфен отчетливо трехраздельный сверху, прямой спереди; его сочленовные грани часто возвышаются над уровнем его переднего края. В передних углах зигантра наблюдаются крупные отверстия. Постзигапофизальные сочленовные грани овальной или каплевидной формы, презигапофизальные – овальны. Презигапофизальные отростки

длинные, сильно сжатые дорсо-вентрально, с закругленными и часто немного расширенными концами. Интерзигапофизальные гребни хорошо развиты, обычно параллельны оси centrum. Латеральные отверстия хорошо заметны и помещаются в латеральных депрессиях. Парадиапофизы с двумя хорошо разделенными сочленовыми гранями; диафизы более выпуклы. Парапофизальные отростки массивные, часто сжаты дорсовентрально, выступающие вперед. Вентральный край котилярного обода с двумя маленькими субкотилярными шишечками. Индекс CL/NAW по данным Szyndlar [247, 249] и замерам нашего сравнительного материала колебается в пределах 1.45-2.07.

Геологическое и географическое распространение.

Верхний миоцен-голоцен Европы [217, 249]. Наши материалы встречены в составе урывского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнинны.

В настоящее время ареал охватывает почти всю Европу, Северную Африку и значительную часть Азии (включая районы Северной Монголии и Северного Китая) [13, 94].

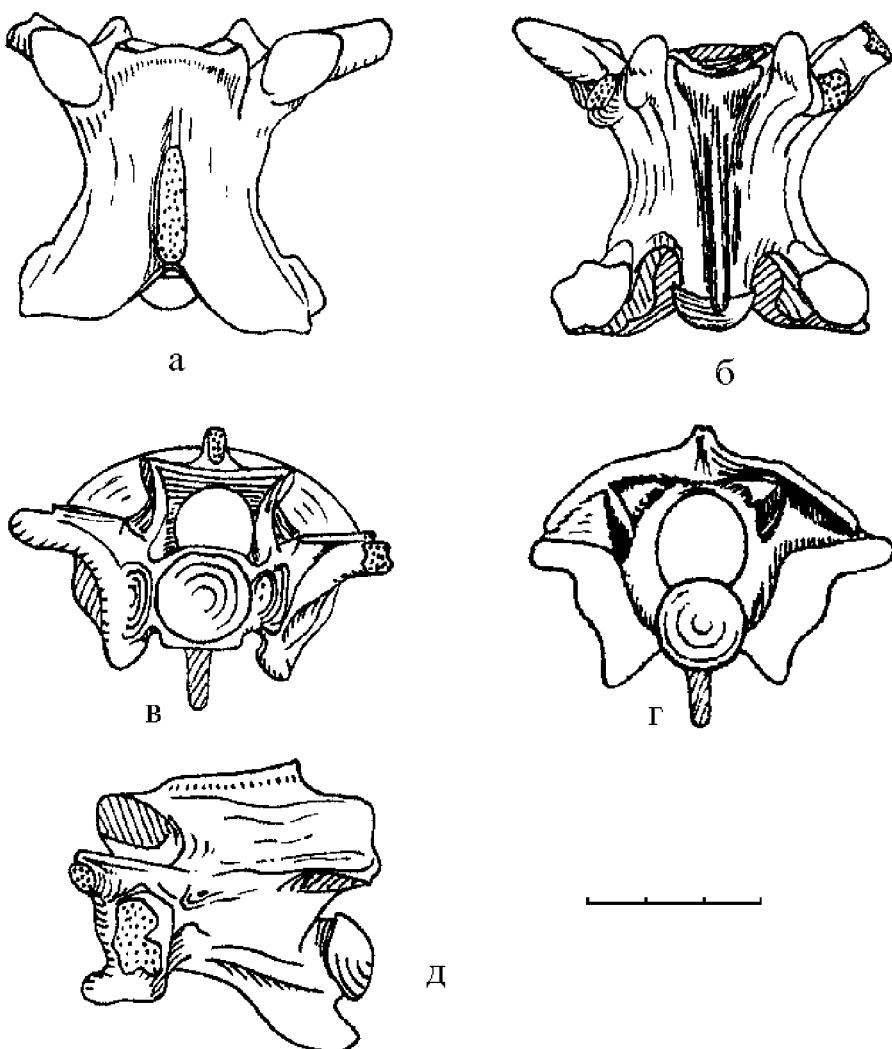


Рис. 53. Тулowiщный позвонок *Natrix natrix* сверху (а), снизу (б), спереди (в), сзади (г) и сбоку (д), экз. ВГУ № 503/379, Кузнецова.

Natrix tessellata (Laurenti, 1768) – водяной уж (рис. 54)

Материал. Градижск - 1; Дрозды – 1; Змеевка-2 – 3; Котловина-1 – 5; Лопатино – 1; Морозовка – 1; Озерное – 2; Средняя Ахтуба – 25; Черный Яр-Нижнее Займище – 7.

Описание. Centrum (рис. 54) довольно узкий, с уплощенной вентральной поверхностью. Гипапофиз хорошо развит, обычно сигмоидной формы; дистальный конец заострен и достигает уровня конца кондилюса. Передний киль уплощен. Часто наблюдаются острые субцентральные гребни, протягивающиеся от парадиапофизов к основанию кондилюса; в этих случаях между субцентральными гребнями и передним килем наблюдаются желоба, в которых располагаются субцентральные отверстия. Невральная дуга довольно высокая, с прямыми или выгнутыми ламинами, иногда с плохо выраженным эпизигапофизальными шипами. Длина неврапофиза больше высоты; его передний и задний концы заметно выдаются вперед и назад. Зигосфен отчетливо трехраздельный сверху, прямой или выпуклый спереди. В передних углах зигантра наблюдаются крупные отверстия. Постзигапофизальные сочленовые грани овальной или каплевидной формы, презигапо-

физальные – овальны. Презигапофизальные отростки длинные, сильно сжатые дорсовентрально, с закругленными и часто немного расширенными концами. Интерзигапофизальные гребни хорошо развиты, обычно параллельны оси centrum. Латеральные отверстия хорошо заметны и помещаются в латеральных депрессиях. Парадиапофизы с двумя хорошо разделенными сочленовыми гранями; диапофизы более выпуклы. Парапофизальные отростки массивные, часто сжаты дорсовентрально, выступающие вперед. Вентральный край котилярного обода с двумя маленькими субкотилярными шишечками. Индекс CL/NAW по замерам нашего сравнительного материала колеблется в пределах 1.08 - 1.44.

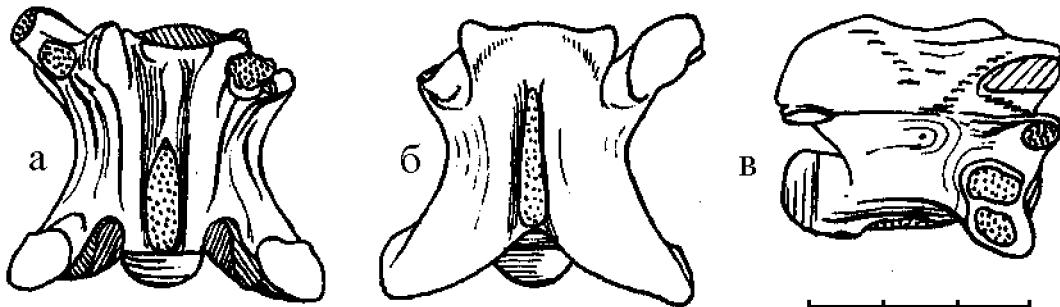


Рис. 54. Туловищный позвонок *Natrix tessellata* снизу (а), сверху (б) и сбоку (в), экз. ВГУ № 610/18, Озерное.

Геологическое и географическое распространение. Верхний миоцен, верхний плиоцен-голоцен Европы [217, 249]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время широко распространен от юго-западной Франции, долины Рейна и восточной части северной Африки на западе через центральную и южную Европу, Малую, Переднюю и Среднюю Азию до Персидского залива и Пакистана юге центральной Азии на востоке [13].

Natrix sp., forma A (рис. 55)

Материал. Котловина-1 - 2; Котловина-2 – 1; Согласие-Коростелево – 1.

Описание. Centrum длинный и узкий (наиболее крупный позвонок достигает длины 4.4 мм, индекс CL/NAW=1.62-1.66) (рис. 55). Задняя часть гипапофиза разрушена у всех экземпляров, но видно, что он хорошо развит и сопровождается высоким передним килем, слабо расширяющимся и слегка уплощенным спереди. На передних углах этого расширения могут сформироваться субкотилярные шишечки. Высокие субцентральные гребни простираются от парадиапофизов до середины centrum и далее. Между передним килем и субцентральными гребнями наблюдаются глубокие субцентральные желоба, достигающие латеровентральных краев котилюса. Субцентральные отверстия не наблюдаются. Невральная дуга тонкая, слабо выгнута, без эпизигапофизальных шипов. Невральный отросток полностью не сохранился ни на одном из образцов, но, видимо, не был низким, и его задний конец нависал над задним краем невральной дуги. Латеральные отверстия маленькие, расположены в мелких депрессиях. Зигосфен выпуклый спереди, трехраздельный сверху, с широкой средней долей. В передних углах зигантра имеются отверстия. Презигапофизальные сочленовные грани вытянутые, скорее овальные, постзигапофизальные – овальные или округлые, располагаются под углом к горизонтальной плоскости. Презигапофизальные отростки короткие, заостренные, направлены антеролатерально и слабо вверх. Хорошо заметные интерзигапофизальные гребни чаще под небольшим углом к оси centrum. Парадиапофизы с двумя хорошо определимыми сочленовыми гранями выступают под нижним краем котилюса. Только у одного экземпляра сохранился правый парапофизальный отросток. Он хорошо развит, простирается вперед и вниз, постепенно сужаясь, сильно повернут медиально и сжат дорсо-вентрально; его дистальный конец притуплен. Между округлым котилюсом и презигапофизами имеются пара-

котилярные депрессии, в которых наблюдаются паракотилярные отверстия, иногда очень крупные. Кондилюс отделен от centrum короткой шейкой и слабо наклонен вперед.

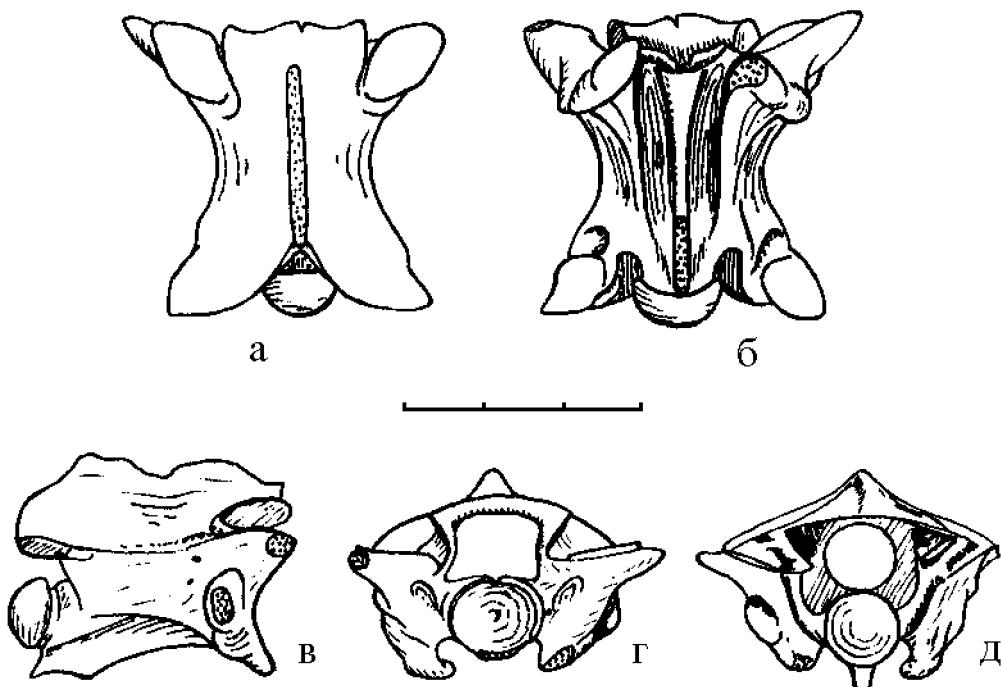


Рис. 55. Туловищный позвонок *Natrix* sp., forma A сверху (а), снизу (б), сбоку (в), спереди (г) и сзади (д), экз. ВГУ № 508/3, Согласие-Коростелево.

Замечание. Первый, наиболее полный экземпляр этой формы ужа был описан нами [129] под названием *Natrix* aff. *natrix*. Позже мы обнаружили в своих коллекциях еще несколько экземпляров со сходной морфологией. Заметные морфологические отличия от современных видов ужей дают основание рассматривать эту форму, как ископаемый вид.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен-нижний неоплейстоцен Восточно-Европейской равнины.

Natrix sp., forma B (рис. 56)

Материал. Апастово – 1; Вольная Вершина-2 – 1; Градижск – 1; Долинское – 8; Коротояк – 1; Котловина-1 – 12; Котловина-2 – 2.

Описание. Змеи среднего и довольно крупного размера с CL достигающим 5,1 мм (рис. 56). Centrum вытянутой или субтреугольной формы. Его вентральная поверхность ограничена по бокам высокими, острыми или округлыми субцентральными гребнями, тянувшимися от парапофизов до середины centrum и далее и отделенными от гипапофиза субцентраль-

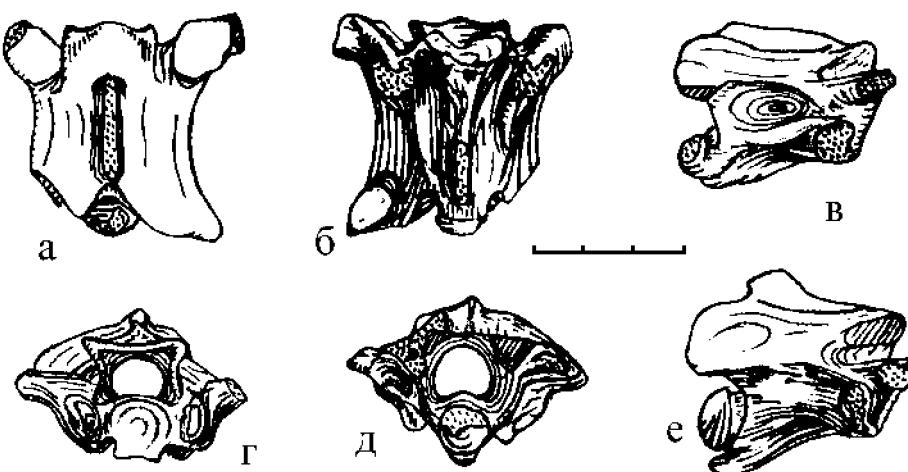


Рис. 56. Туловищные позвонки *Natrix* sp., forma B: а-д – экз. ГИН № 689-1/190 сверху, снизу, сбоку, спереди и сзади, Котловина; экз. ВГУ № 618/87 сбоку, Долинское.

ными желобами, впереди подходящими к котилиюсу. Гипапофизы сигмоидной формы, иногда не превышающие высоты переднего киля; их длина различна: от коротких, заканчивающихся у кондиллярной шейки, до длинных, заходящих за край кондилюса. Передний киль высокий, уплощенный, треугольной формы, несущий в передних углах субкотиллярные шишечки. Котилиюс округлый, обычно, шире неврального канала, имеющего спереди трапециевидную форму с ясными синусами в латеровентральных углах. Зигосфен спереди чаще вогнут, но бывает выпуклым; его ширина больше высоты, сверху он ясно трехраздельный с одинаково развитыми долями. Презигапофизальные сочленовные грани скорее овальной формы. Презигапофизальные отростки разрушены почти у всех экземпляров, но их основания сильно сжаты дорсовентрально. У одного экземпляра сохранился довольно длинный презигапофизальный отросток типичной для ужей формы: сжатый дорсовентрально, закругленный на конце и направлен в сторону. Неврапофизы не сохранились полностью ни на одном экземпляре, но были короткими (начинались на сравнительно большом расстоянии от переднего края зигосфена), их высота уменьшалась спереди назад, а передний конец нависал над основанием. Невральная дуга сзади довольно массивная, сжатая дорсовентрально, со слабо выпуклыми ламинами. В передних углах зигантра наблюдаются крупные отверстия. Интерзигапофизальные гребни, расположенные под углом к оси centrum, развиты очень сильно. Латеральные отверстия расположены в глубоких депрессиях, ограниченных интерзигапофизальным и субцентральным гребнями. Таким образом, невральная дуга в средней части позвонка образует козырек над centrum. Парадиапофизы разрушены. Кондилюс слабо наклонен вперед. Индекс CL/NAW колеблется в пределах 1.07-1.62.

Замечание. Возможно, к этой же форме принадлежат хвостовые позвонки из местонахождений Долинское, Котловина-1, Котловина-2 и Чишмикиой, имеющие сильно развитые интерзигапофизальные гребни, глубокие латеральные депрессии и сильно развитые плеврапофизы, основания которых протягиваются по всей длине centrum, лишь немного не достигая кондилюса.

Морфологические особенности, указанные в описании, отличают описанные остатки от современных видов ужей, а так же от формы А, что дает основание рассматривать и эту форму как ископаемый вид.

Геологическое и географическое распространение. Плиоцен-нижний неоплейстоцен Восточно-Европейской равнины.

Natrix sp.

Материал. Березовка – 16; Большие Тиганы – 5; Веретье – 2; Веселовка – 2; Владимировка – 5; Волчанск – 9; Вольная Вершина – 1; Градижск – 1; Гуньки – 1; Долинское – 16; Донская Нагачевка – 13; Змеевка-2 – 2; Козий Овраг – 1; Котловина – 11; Красная Лука – 1; Крыжановка – 1; Кузнецова – 3; Лиман – 1; Лучинское – 7; Морозовка – 1; Озерное – 4; Перевоз – 6; Пласковцы – 1; Сергеевка-2 – 1; Смоленский Брод – 1; Средняя Ахтуба – 13; Тихоновка – 1; Черный Яр-Нижнее Займище – 1; Чигирин – 3; Этулия – 1.

Геологическое и географическое распространение. Ископаемые остатки ужей (включая роды *Paleonatrix* и *Neonatrix*) известны в Европе с миоцена [249]. Наши материалы встречены в составе молдавского, урывского, хапровского, тираспольского, сингильского, хазарского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время представители рода *Natrix* распространены в Европе, Африке и Азии [12].

5.4. Семейство Viperidae

Диагноз. Все предклоакальные позвонки гадюковых змей несут гипапофизы, аналогично позвонкам *Natricinae*. Их отличие от последних заключается в следующем: гипапофизы почти прямые (не сигмоидные); невральная дуга ската дорсовентрально; более короткие тела позвонков [249] или, иными словами, относительно более крупные котилиюс и кондилюс.

Состав. Включает десять современных родов, из которых ныне на территории Восточной Европы обитает один род *Vipera*. В ископаемом состоянии нами встречены остатки представителей этого же рода.

Род *Vipera* Laurenti, 1768

Диагноз. См. диагноз семейства.

Видовой состав. Полтора десятка современных [12] и несколько ископаемых видов [249], которые формируют несколько различных групп (комплексов). Различные специалисты оценивают эти группировки по-разному, иногда придавая им ранг рода [177]. Z. Szyndlar [249] выделяет три комплекса: “oriental vipers” (восточные гадюки) включают наиболее крупные виды рода *V. lebetina*, *V. xanthina* и др.; “aspis” group (=*Vipera (aspis)* sp.) включает *V. ammodytes*, *V. latastei* и *V. aspis*; “berus” group (=*Vipera (berus)* sp.) включает наиболее мелких представителей *V. berus*, *V. ursinii* и др.. Последние две группы объединяются иногда под названием “европейские гадюки”. В изученных нами материалах все остатки принадлежат представителям третьего комплекса: *Vipera berus* (L., 1758), *V. aff. berus* (L., 1758) и *V. ursini* (Bonaparte, 1835).

Замечания. Систематика гадюк в последнее время сильно усложнилась: описаны новые виды, прежние подвиды переведены в виды [13]. Статус некоторых форм до сих пор вызывает разногласия [14, 15, 23]. Скелеты этих форм тем более не изучены. В данной работе мы придерживаемся прежней систематики [17]. Даже в её рамках видовая идентификация позвонков крайне сложна. Два наших современных вида змей имеют в их строении очень тонкие отличия, которые трудно обнаружить на фоне внутривидовой изменчивости. Особенно это касается поврежденных ископаемых экземпляров. Поэтому видовые определения гадюк в той или иной мере сомнительны.

Vipera berus (L., 1758) – обыкновенная гадюка (рис. 57)

Материал. Анцелович – 5; Гуньки – 1; Дрозды – 1; Змеевка-1 – 2; Кузнецова - 2.

Описание. Морфологические особенности позвонков этого вида из местонахождений Восточной Европы (рис. 57) соответствуют описанию, данному Szyndlar [247]. Centrum цилиндрической формы, удлиненный. Гипапофизы загнуты назад, могут несколько выдаваться за уровень кондилюса. Передний киль сильно расширяется перед котилярным ободом, иногда уплощен. Субцентральные гребни и желоба могут присутствовать только в передней части centrum. Невральная дуга сильно сдавлена дорсовентрально. Неврапофиз низкий, однако, на имеющихся ископаемых образцах разрушен. Зигосфин слабо выпуклый или прямой спереди и трехраздельный сверху. Постзигапофизальные сочленовные грани округлой формы, презигапофизальные – овальные. Презигапофизальные отростки короткие, уплощенные дорсовентрально, суживающиеся к концу, направлены вперед и в сторону. Пара- и диапофизы не отделены друг от друга. Парапофизальные отростки на виде сбоку больше направлены вперед, чем вниз. Котилюс слегка сжат дорсовентрально. Все позвонковые отверстия хорошо заметны. Индекс CL/NAW по нашим замерам современных экземпляров колеблется в пределах 1.68 – 2.08 (до 2.3 у ископаемых экземпляров по данным Szyndlar [247]).

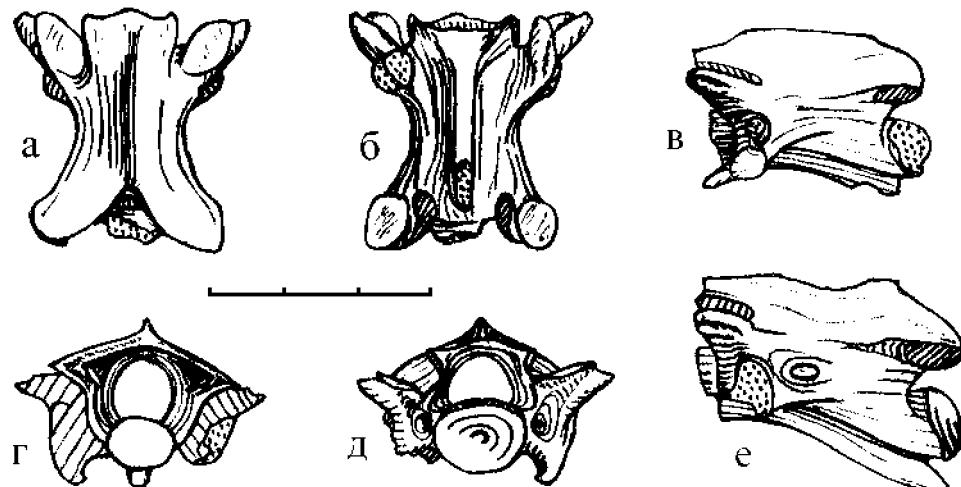


Рис. 57. Тулowiщные позвонки *Vipera berus* из Анцеловича: а-д – экз. ВГУ № 601/491 сверху, снизу, сбоку, сзади и спереди; е – экз. ВГУ № 601/492 сбоку.

Замечания. Позвонки из Кузнецовой были описаны [119] как *Vipera aff. berus*. Указанные отличия от образцов нашей сравнительной коллекции все-таки могут быть вариантом внутривидовой изменчивости.

Геологическое и географическое распространение. Плейстоцен-голоцен Европы [217, 249], верхний плиоцен Франции [187]. Находки этого вида указываются также для верхнего миоцена Украины [249]. Наши материалы встречены в составе тираспольского, сингильского и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время распро-

странена в Европе на север до 67° с.ш., на юг примерно до 40° с.ш.; на восток ареал простирается до Восточной Сибири и Дальнего Востока [17].

Vipera aff. berus (L., 1758) (рис. 58)

Материал. Владимировка – 1.

Описание. Образец (рис. 58) имеет ряд существенных повреждений: разрушены правый парамиапофиз, правая половина задней части невральной дуги, презигапофизальные отростки, неврапофиз и задняя часть гипапофиза. Своей морфологией он наиболее близок виду *Vipera berus*, от которого отличается меньшим значением индекса $CL/NAW=1.44$. Позвонки с таким индексом имеются в шейном отделе позвоночника обыкновенной гадюки, но у них гипапофиз направлен сильнее вниз, чем у ископаемого позвонка. Кроме того, передний край его неврального отростка отодвинут дальше от переднего края зигосфена. Котилюс несколько сжат дорсовентрально и имеет спрямленный нижний край обода, хотя уплощения вентрального киля, как у ужей, не наблюдается. Высота невральной дуги сзади меньше, чем у ужей, но несколько больше, чем типично для тулowiщных позвонков наших видов гадюк *Vipera berus* и *V. ursini*.

Геологическое и географическое распространение. Лихвинский горизонт среднего плейстоцена (сингильский фаунистический комплекс) бассейна Дона.

Vipera ursini (Bonaparte, 1835) – степная гадюка (рис. 59)

Материал. Большие Тиганы – 8; Котловина – 7; Новотроицкое – 1; Перевоз – 3; Средняя Ахтуба – 1; Черный Яр-Нижнее Займище – 2; Чернянка – 1.

Описание. Морфология позвонков этого вида очень близка *V.berus*, включая индексы, что крайне затрудняет их различение. Отличия между ними проявляются лишь в мелких деталях строения. Centrum цилиндрической формы, удлиненный (рис. 59). Гипапофизы загнуты назад, несколько выдаются за уровень кондилюса. Выпуклый передний киль постепенно расширяется к переднему концу и поэтому кажется узким. Субцентральные гребни и желоба могут присутствовать только в передней части centrum. Невральная дуга сильно сдавлена дорсовентрально. Неврапофиз низкий, однако, на имеющихся образцах разрушен. Зигосфен слабо выпуклый или прямой спереди и трехраздельный сверху. Постзигапофизальные сочленовые грани округлой формы, презигапофизальные – овальные. Презигапофизальные отростки сравнительно тонкие, заостренные. Пара- и диапофизы не отделены друг от друга. Парапофизальные отростки на виде сбоку, обычно, больше направлены вниз, чем вперед. Котилюс слегка сжат дорсовентрально. Все позвонковые отверстия хорошо заметны. Индекс CL/NAW по нашим замерам колеблется в пределах 1.45 – 1.9 (до 2.3 у ископаемых экземпляров по данным Szyndlar [247]).

Геологическое и географическое распространение. Нижний-средний плейстоцен Европы [187, 217]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, хазарского, верхне-палеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. В настоящее время распространена в Средней и Восточной Европе, северо-западной части Средней Азии, где встречается в степных и лесостепных районах [17].

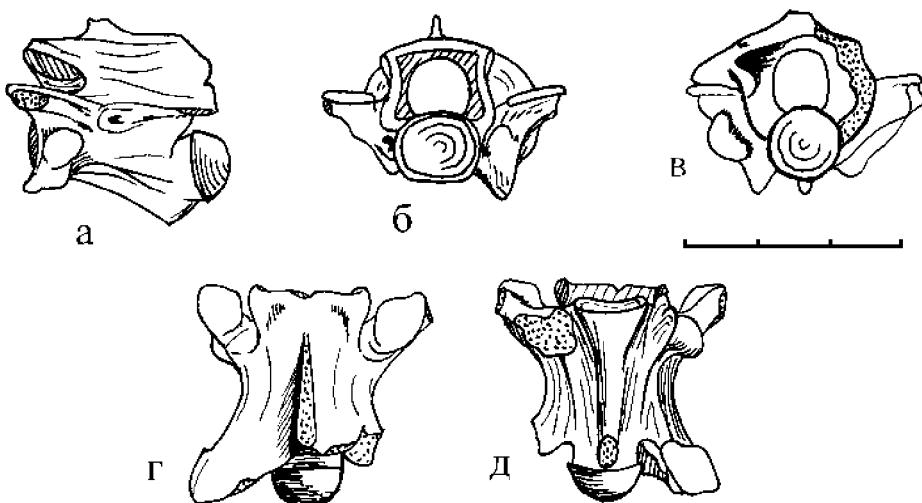


Рис. 58. Тулowiщный позвонок *Vipera aff. berus* сбоку (а), спереди (б), сзади (в), сверху (г) и снизу (д), экз. ВГУ № 589/225, Владимировка.

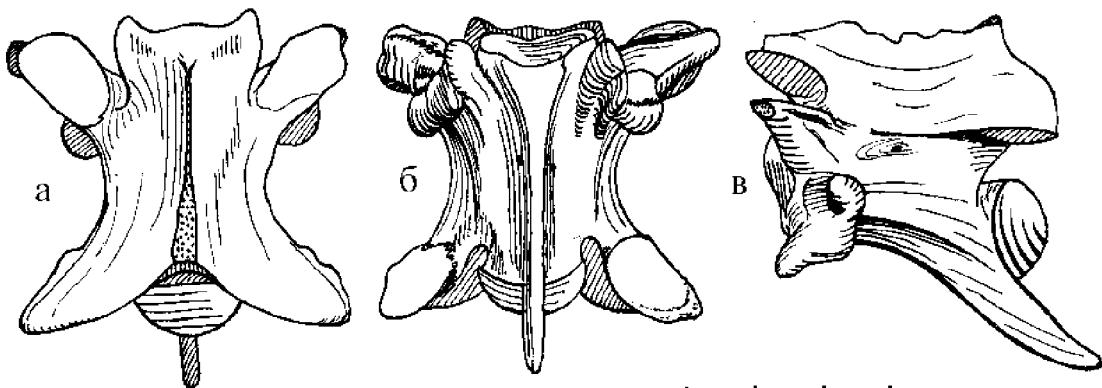


Рис. 59. Тулowiщный позвонок *Vipera ursini* сверху (а), снизу (б) и сбоку (в), экз. ВГУ № 565/56, Большие Тиганы.

Vipera sp.

Материал. Березовка – 4; Бессергеновка – 1; Большие Тиганы – 3; Валены – 1; Гуньки – 1; Змееvка-1 – 3; Ильинка – 2; Котловина-1 – 5; Котловина 2 – 5; Красная Лука – 1; Кролятник – 3; Купино – 1; Морозовка – 1; Новотроицкое – 1; Озерное – 1; Средняя Ахтуба – 7.

Геологическое и географическое распространение. В Европе остатки рода известны с миоцена [249]. Наши материалы встречены в составе уривского, тираспольского, сингильского, верхнепалеолитического и современного фаунистических комплексов Восточно-Европейской равнины. Ныне настоящие гадюки населяют Европу, Азию, Африку и Малайский архипелаг [12].

Глава 6

К МЕТОДИКЕ ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ ПО ОСТАТКАМ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ

A. Holman [217] изложил основы используемой в Европе методики реконструкции палеоусловий по остаткам амфибий и рептилий. Эти животные не способны переносить значительные климатические изменения, поэтому каждый вид амфибий и рептилий может жить только в определенном климате. Хотя многие средиземноморские и европейские виды обитают в условиях теплых температур, несколько таксонов имеют очень широкий ареал и способны существовать как в теплом, так и в холодном климате (*Rana arvalis*, *R. temporaria*, *Lacerta vivipara*, *Vipera berus*). С другой стороны, наличие определенных плейстоценовых рептилий, нуждающихся в продолжительном периоде теплой погоды для успешной инкубации яиц, может свидетельствовать, по крайней мере, о наличии теплого летнего сезона.

Таким образом, европейская методика реконструкции палеообстановок во время формирования местонахождений опирается на состав видов в захоронениях. При этом не учитываются ни численность остатков, ни тафономия местонахождения. Поэтому в статьях, где проводятся реконструкции палеосреды, указываются лишь виды, определенные в захоронении [203, 207, 210, 214, 217, 220, 221, 223 и др.], а сам анализ сводится к перечню возможных местообитаний указанных форм и предположению о возможном температурном режиме. Между тем, совместное захоронение, к примеру, двух видов жаб, обыкновенной и зеленой, могло происходить в различных палеогеографических условиях и климатических режимах, которые поддаются уточнению при использовании другой методики.

По нашему мнению [98, 12], 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. Реконструкция природной зоны уже несет в себе информацию о ландшафтной и климатической обстановке. Подобной методикой уже давно пользуются специалисты по мелким млекопитающим [81]. Остановимся подробнее на основных её аспектах.

Большая часть ископаемых остатков амфибий и рептилий позднего кайнозоя Восточно-Европейской равнины относится к современным видам, что позволяет судить об условиях их обитания 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 [17, 31]. Северные границы распространения холоднокровных наземных позвоночных (рис. 60) 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 природных зон. С другой стороны, каждая зона

характеризуется определенным набором видов (таблица 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 большие расстояния, то рептилии эту зависимость утратили. Поэтому ископаемая ассоциация амфибий характеризует обстановку преимущественно в долинах, а рептилий – преимущественно на пла��ах, и в случае совместного нахождения они должны рассматриваться параллельно, как бы дополняя друг друга.

Среди современных видов земноводных и пресмыкающихся умеренных широт Восточно-Европейской равнины 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 temporaria* 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 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 [17, 18, 29, 96].

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.

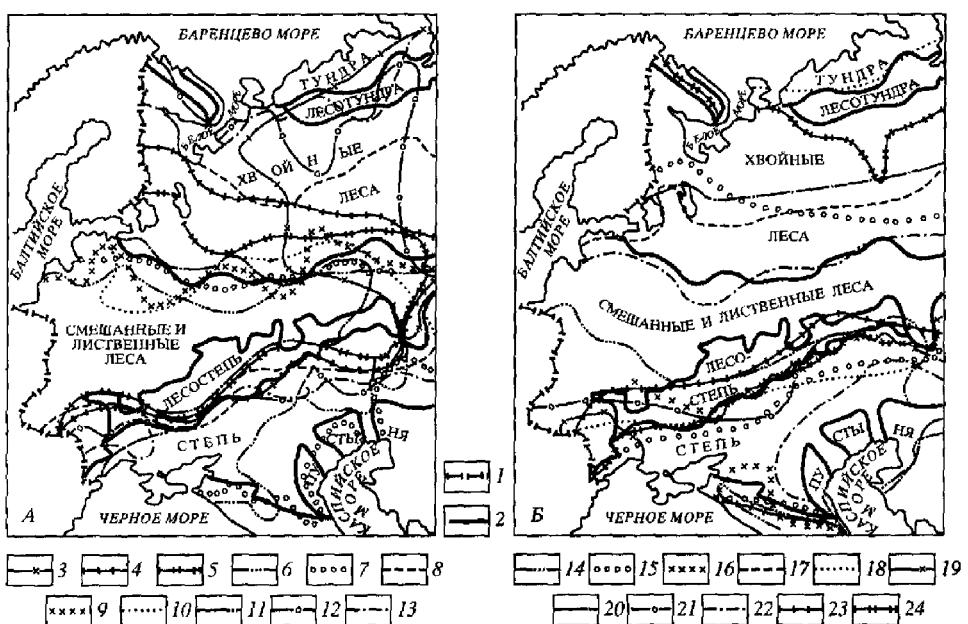


Рис. 60. Границы природных зон (с упрощениями) и границы ареалов современных видов: А – земноводных, Б – пресмыкающихся. Условные обозначения: 1 – границы бывшего СССР; 2 – границы природных зон; 3-13 – границы ареалов земноводных: 3 – *Salamandrella keyserlingii*, 4 – *Triturus vulgaris*, 5 – *T. cristatus*, 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*.

Таблица 1.

Распространение современных видов амфибий и рептилий по различным зонам:

++ - вид обычен, + - редок.

Вид	Тундры	Лесотундры и хвойные леса	Смешанные и листвен. леса	Лесостепь	Степь	Пустыня
<i>Salamandrella keyserlingii</i>	+	++	++	+		
<i>Triturus vulgaris</i>		+	++	+		
<i>Triturus cristatus</i>		+	++	+		
<i>Bombina bombina</i>			++	++	++	
<i>Pelobates fuscus</i>			+	++	++	
<i>Bufo bufo</i>		++	++	++		
<i>Bufo viridis</i>			+	++	++	++
<i>Rana ridibunda</i>			+	++	++	++
<i>Rana lessonae</i>			++	++		
<i>Rana temporaria</i>		++	++	++		
<i>Rana arvalis</i>	+	++	++	++	+	
<i>Emys orbicularis</i>			++	++	++	
<i>Anguis fragilis</i>		+	++	++	+	
<i>Eremias arguta</i>				++	++	++
<i>Lacerta agilis</i>		+	+	++	++	
<i>Lacerta vivipara</i>	+	++	++			
<i>Lacerta viridis</i>			++	++	+	
<i>Natrix natrix</i>		++	++	++	+	
<i>Natrix tessellata</i>				+	++	+
<i>Coronella austriaca</i>			++	++	+	
<i>Vipera berus</i>		++	++	++		
<i>Vipera ursini</i>				++	++	+

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 остатков могут не соответствовать действительным соотношениям видов, 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 [98, 104, 112].

Наибольшее количество местонахождений на Восточно-Европейской равнине 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, т.к. 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 заморов, как, например, в верхнеплейстоценовом местонахождении Рудный Белгородской области [100]. 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 характеризует, таким образом, обстановку ближайших окрестностей. В составе ориктоценоза отсутствуют типично водные формы (например, зеленые лягушки).

Захоронения в покровных отложениях по классификации А.К.Агаджаняна [2], 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 [100], 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 [35], составляют вместе со скоплениями в отложениях речного аллювия большую часть известных местонахождений. Однако, все они приурочены к горным районам, и на территории Восточно-Европейской равнины 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. А.К.Агаджанян [2] отмечает, что скорость разрушения органических остатков в условиях леса значительно выше, чем в условиях степи, благодаря более медленному темпу плоскостного смыва, обилию здесь животных-падальедов 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 определимых до вида элементов в скелетах найденных форм, прежде всего - зубов [81], и 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 определимых 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. К примеру, представители комплекса *Bufo bufo* и группа видов лягушек *Rana ex gr. temporaria* являются обитателями закрытых, а представители комплекса *Bufo viridis* - открытых биотопов.

Количество остатков амфибий и рептилий в большинстве местонахождений не велико по сравнению с остатками мелких млекопитающих. Однако, число видов земноводных и пресмыкающихся, населяющих Восточно-Европейскую равнину, также не велико, 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 [100].

В Европе осуществлялись неоднократные попытки оценки палеоклимата на основании измерения роста костей, которые дали разнородные результаты [217]. Предполагалось, что рост костной ткани зависит от времени, и что кость прекращает рост при чрезмерно низких (или высоких) температурах, т.е. на костях образуются годичные кольца. Таким образом, линии перерыва роста могли бы позволить измерения возраста животных. Более того, сравнение костей опреде-

ленных возрастных классов из различных местонахождений помогло бы оценить изменения размеров отдельных особей, связанные с климатом. M. Esteban и B. Sanchiz [196] сравнили размеры костей одновозрастных особей из трех популяций Европы, в результате чего был сделан вывод о невозможности надежной реконструкции климата по размерам ископаемых остатков.

По нашему мнению, ошибка заключается в неверном подходе: ведь даже в сходных условиях различные особи растут с разной скоростью. Анализироваться должны не размеры костей отдельных особей, а размеры особей в популяциях!

Размеры особей действительно изменяются на протяжении ареала в зависимости от перемены условий обитания [30, 159]. Теоретически, если возможно определить по ископаемым костям размеры погребенных особей, то это дает дополнительные возможности для реконструкции палеосреды. Необходимо только, чтобы размеры определимых до вида костей были достаточно крупными по сравнению с размерами тела, иначе погрешность в определении будет слишком большой. Из наземных позвоночных этим требованиям удовлетворяют только бесхвостые земноводные. Длина погибших животных очень легко определяется по формуле: $L^* = L l^*/l$, где L^* - длина ископаемого животного, L - длина особи соответствующего вида эталонной коллекции, l^* - длина ископаемой кости, l - длина соответствующей кости эталона. У бесхвостых земноводных наиболее удобны для расчетов подвздошные кости: они определимы до вида у большинства наших семейств, а их длина составляет около трети длины животного.

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. 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 [17, 49].

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 [42, 43], не типичные по размерам особи так же не будут захороняться. То есть, под максимальными размерами понимаются те 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 местонахождение Рудный (см. гл. 7).

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 климата в сравнении с нынешним. Примером может служить нижнеплейстоценовое местонахождение Холки Белгородской области [229], где встречены остатки особей жаб, достигавших длины 110-115 мм, против 85 мм у современных представителей этого рода, живущих в том же регионе [17].

Вымершие формы амфибий и рептилий немногочисленны 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.

Глава 7

ОБЗОР ИЗУЧЕННЫХ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ И ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ

В данном обзоре приведена информация об изученных местонахождениях, включающая географическую привязку, генезис, геологический возраст, систематический состав земноводных и пресмыкающихся. Иногда оценка возраста фауны по мелким млекопитающим вызывала сомнение, которое мы позволили себе высказать в графе «Замечания». Здесь же для подавляющего большинства местонахождений приведены палеогеографические реконструкции по остаткам амфибий и рептилий в соответствии с описанной в главе 3 методикой, для чего использовалась справочная литература по распространению и условиям обитания современных видов [13, 17, 18, 29, 94, 96]. Сведения о географическом положении, геологическом строении и ранее изученной фауне местонахождений можно посмотреть в литературе, приведенной в графе «Библиография».

АНЦЕЛОВИЧ

Местоположение: у дороги Анцелович – свх. им. Ворошилова, в бульдозерном карьере, под насыпью дороги и плотины, в Россонском районе Воронежской области.

Возраст: верхний неоплейстоцен-голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: норное.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 270, *Pelobates* sp. – 94, *Bufo viridis* Laur. – 3, *Bufo (viridis)* sp. – 3, *Bufo* sp. – 2, *Rana arvalis* Nilsson – 1, Anura indet. – 28; *Lacerta agilis* L. – 208, *Vipera berus* (L.) – 5, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 615.

Замечания. Местонахождение открыто Б.В. Глушковым. Коллекция весьма многочисленная и представленная только видами, обитающими ныне на данной территории. При этом сохранность костей не одинакова: наряду с сильно поврежденными, есть кости с хорошо сохранившимися мелкими деталями строения. Костное вещество в большинстве остатков лишено коллагена, но еще не минерализовано и поэтому очень хрупкое; такие кости окрашены в светло-коричневый цвет. Небольшое количество костей бледно-желтого цвета (они еще не лишены жира и прочнее остальных костей). На костной поверхности часто наблюдаются пятна от сгнивших мягких тканей. Такая сохранность костного материала характерна для молодых норных захоронений (не древнее верхнего неоплейстоцена, а скорее всего- голоцена).

Подавляющее количество остатков принадлежит типичным представителям открытых биотопов – обычновенной чесночкице и зеленой жабе, что свидетельствует о наличии в окрестностях местонахождения степных пространств при небольшом развитии лесных или кустарниковых массивов и влажных лугов. Возможно, что ландшафтная обстановка во время захоронения фауны примерно соответствовала нынешней.

АПАСТОВО

Местоположение: карьер у с.Апастово Апастовского района Татарстана.

Возраст: средний плиоцен (MN 16); урывский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 3, *Bufo verrucosissimus* Pallas – 2, *Bufo (bufo)* sp. – 7, *Bufo* sp. – 19, *Rana* sp. – 18, Anura indet. – 29; *Natrix natrix* (L.) – 2, *Natrix cf. natrix* (L.) – 2, *Natrix* sp., forma B - 1. **Всего костей** – 83.

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. Несмотря на значительное количество костей, видовых определений мало. При этом не менее половины определенных видов в настоящее время на данной территории не обитает. Вымершие бесхвостые земноводные – плиобатрахусы - обитали в Европе до конца раннего неоплейстоцена. В составе герпетофауны присутствуют только формы закрытых биотопов, что свидетельствует о распространении лесов в бассейне палеореки. Остатки земноводных крупных размеров (кроме плиобатрахусов - жабы не менее 90 мм в длину) свидетельствуют о более теплом, чем в настоящее время, климате.

Библиография: [109, 118, 234].

АРТЕМОВО

Местоположение: в небольшом карьере в борту долины р. Черная Калитва, в 1 км к юго-востоку от южной окраины с. Артемово Россосанского района Воронежской области.

Возраст: средний неоплейстоцен, среднерусский надгоризонт; хазарский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 2, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 3, *Anura* indet. – 4; *Testudines* indet. – 1, *Lacerta* sp. – 1. **Всего костей** – 12.

Замечания. Сборы – автора. Сохранность материала очень плохая: видовых определений нет. В связи с этим, реконструкция палеобстановки затруднена. Ареал чесночниц в настоящее время включает на севере зону смешанных лесов, но их распространение связано не с развитием определенных биотопов, а с наличием мягких почв. Ареал черепах в настоящее время достигает лесной зоны. Скорее всего, в то время климатическая и ландшафтная обстановка соответствовали существующим на этой территории в настоящее время.

АРХИПОВКА

Местоположение: в заброшенном карьере в правом борту долины р. Черная Калитва, в 200 м к западу от западной окраины д. Архиповка Ольховатского района Воронежской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт; тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 3, *Pelobates* sp. – 3, *Bufo* sp. – 4, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 1, *Anura* indet. – 2, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 15.

Замечания. Сборы – автора. До вида определена только обыкновенная чесночница, и в настоящее время обитающая на данной территории. Относительно большое количество остатков чесночниц делает наиболее вероятным существование степной или лесостепной обстановки в бассейне палеореки.

БЕРЕЗОВКА

Местоположение: на левом берегу р. Теша, у д. Березовка Арзамасского района Нижегородской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 5, *Pelobatidae* indet. – 3, *Bufo verrucosissimus* Pallas – 5, *Bufo (bufo)* sp. – 5, *Bufo* sp. – 54, *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 12, *Anura* indet. – 32; *Anguis fragilis* L. – 3, *Lacerta* sp. – 1, *Lacertilia* indet. – 1, *Elaphe dione* (Pallas) – 12, *Natrix natrix* (L.) – 13, *Natrix cf. natrix* (L.) – 2, *Natrix* sp. – 16, *Vipera* sp. – 4, *Serpentes* indet. – 8. **Всего костей** – 178.

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. Состав герпетокомплекса разнообразен и насчитывает не менее восьми видов земноводных и пресмыкающихся, причем кавказская жаба и узорчатый полоз в настоящее время обитают значительно южнее. Все определенные виды связаны с лесными биотопами, что позволяет предположить лесную обстановку в бассейне реки во время захоронения фауны. Наличие ломкой веретеницы и небольшое количество чесночниц говорит о том, что лес был лиственным или смешанным. Не определенные до вида остатки настоящих ящериц, по размерам сходных с *Lacerta agilis*, связаны с редколесьями, хорошо освещенными сухими полянами. Наличие остатков крупных жаб, достигающих 110–115 мм, а также южных форм, вероятно, указывает на более теплые, чем нынешние, климатические условия.

Библиография: [4, 33, 105, 109, 124].

БЕССЕРГЕНОВКА

Местоположение: у станицы Бессергеновской к востоку от г. Таганрог Украины (Приазовье)

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт; тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: лиманные отложения.

Герпетофауна: Проба 1 – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 4, *Pelobates cf. fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates syriacus* Boettger – 1, *Pelobates* sp. – 4, Anura indet. – 1; *Vipera* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 1. Всего костей – 13.

Проба 2 – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 4, *Bufo* sp. – 1, Anura indet. – 1; *Lacertidae* indet. – 2. Всего костей – 9.

Замечания. Материал получен от Л.П. Александровой. Возраст вмещающих отложений не достаточно ясен. На этикетке к одной из проб указано: палюдиновые слои, сл. 3 (снизу). В описании Н.А. Лебедевой [78] палюдиновые слои, которые она сопоставляет с тираспольским фаунистическим комплексом, значатся под номером 1. Слой 3 в её описании – более молодая погребенная почва. По моему мнению, фауна происходит скорее всего из песчаной палюдиновой толщи.

Состав герпетофауны в обоих пробах сравнительно однообразен: большинство найденных костей принадлежит чесночницам. Остальные остатки свидетельствуют о существовании в то время каких-то жаб, настоящих ящериц и змей (в том числе гадюк). Вероятнее всего, захоронение фауны происходило в степной обстановке. Сирийская чесночница, остатки которой обнаружены в первой пробе, в настоящее время распространена в засушливых местах и в окрестностях местонахождения не обитает. Возможно, это говорит о несколько более засушливом климате по сравнению с нынешним.

Библиография: [78].

БОЛЬШИЕ ТИГАНЫ

Местоположение: на левом берегу р. Тиганки у с. Большие Тиганы Алексеевского района Татарстана.

Возраст: верхний неоплейстоцен, валдайский надгоризонт, средневалдайский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo cf. viridis* Laur. – 2, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 7, *Rana ex gr. temporaria* L. – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 4, *Rana (esculenta)* sp. – 1, *Rana* sp. – 9, Anura indet. – 8; *Anguis fragilis* L. – 4, *Lacerta agilis* L. – 4 (один переотложен), *Lacerta* sp. – 4, *Coronella austriaca* Laur. – 1, *Natrix cf. natrix* (L.) – 3, *Natrix* sp. – 5, *Vipera ursini* (Bonaparte) – 8, *Vipera* sp. – 3, *Serpentes* indet. – 1. Всего костей – 66.

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. Герпетофауна сравнительно разнообразна и включает не менее 9 видов земноводных и пресмыкающихся. Из амфибий до вида определена только зеленая жаба, но имеются остатки серых жаб и представителей обоих комплексов лягушек. Рептилии представлены двумя видами ящериц и тремя видами змей. Два вида (зеленая жаба и степная гадюка) ныне в окрестностях местонахождения не обитают. В целом в герпетофауне присутствуют как лесные, так и степные формы, причем количество остатков последних почти в два раза превышает количество остатков лесных форм. Это позволяет предположить существование лесостепной обстановки во время формирования местонахождения.

Библиография: [4, 125].

БОРИСОВА ГОРА

Местоположение: в обрыве правого берега Западной Двины, примерно в 1 км выше по течению реки от окраины п.г.т. Суража Витебской области Беларусь.

Возраст: верхний неоплейстоцен, валдайский надгоризонт, средневалдайский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: пойменный аллювий.

Герпетофауна: *Bufo* sp. – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 3, Anura indet. – 1. Всего костей – 6.

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Малочисленный сбор, в котором видовых определений нет. Палеогеографическую обстановку можно предположить лишь на основе сохранности костей. Они бурого цвета и очень хрупкие, что свидетельствует о высоком содержании гуминовых кислот. Это наблюдается в условиях болота или заболоченного леса.

Библиография: [52, 109].

БРОД

Местоположение: в урочище Туронково у д. Брод Хохловского сельсовета Молодечненского района Минской области Беларусь, в излучине Зап. Березины, в 50 м ниже моста по дороге с Молодечно на Воложин через Сутвозды, на левом берегу реки, в уступе высокой пойменной террасы.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo viridis* Laur. – 3, *Rana temporaria* L. – 10, *Rana cf. temporaria* L. – 1, *Rana ex gr. temporaria* L. – 5, *Rana lessonae* Camerano – 1, *Rana* sp. – 45, Anura indet. – 28. **Всего костей – 93.**

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. В ископаемой герпетофауне определены виды, обитающие и ныне в окрестностях местонахождения. Подавляющее большинство костей, определенных ближе, чем до рода, принадлежит лесным формам. Немногочисленные остатки зеленой жабы и прудовой лягушки свидетельствуют, что лес во время формирования местонахождения был лиственным или смешанным.

Библиография: [53, 54, 58, 109].

ВАЛЕНЫ

Местоположение: в долине р. Прут, в 1 км южнее с. Валены, в овраге между с. Валены и с. Брынза Вулканештского района Молдовы.

Возраст: средний плиоцен (MN 16), уривский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pseudopus apodus* (Pallas) – 1, *Vipera* sp. – 1. **Всего костей – 2.**

Замечания. Материалы получены от Л.П. Александровой. В нашем распоряжении оказалось лишь 2 кости из этого местонахождения, но обе принадлежат животным, не обитающим ныне на территории Молдовы. Желтопузик в Европе встречается только на Балканском полуострове и в Крыму. Его основной ареал охватывает Малую Азию, Ближний Восток, Среднюю Азию и юг Казахстана. Эта безногая ящерица предпочитает сухие и солнечные биотопы, что свидетельствует о соответствующей обстановке во время захоронения фауны. Позвонок гадюки отличается от обоих видов гадюк, обитающих ныне на территории Молдовы. Возможно, он принадлежит представителю группы *Vipera (aspis)* sp..

Библиография: [11, 32, 60, 61].

ВЕРХНИЙ ОЛЬШАН

Местоположение: в 300 м от северо-западной окраины с. Веретье Острогожского района Воронежской области, в небольшом карьере на левом берегу р. Ольшанки.

Возраст: средний плиоцен (MN 16), уривский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 3, *Pelobates* sp. – 1, Pelobatidae indet. – 5, *Bufo* sp. – 4, *Rana* sp. – 6, Anura indet. – 9; Testudines indet. – 17, Lacertidae indet. – 2, *Natrix* sp. – 2, Serpentes – 3. **Всего костей – 52.**

Замечания. Местонахождение открыто Ю.И. Иосифовой и Р.В. Красненковым. Сборы Р.В. Красненкова и Е.А. Длусской. Несмотря на довольно большую численность найденных костей, видовых определений почти нет. Тем не менее, состав герпетофауны отличался разнообразием: здесь встречены остатки четырех семейств бесхвостых земноводных и трех групп пресмыкающихся, что свидетельствует о достаточно благоприятных условиях того времени. Остатки плиобатрахусов говорят об относительной древности всей фауны. Находки остатков черепах, которые здесь довольно многочисленны, всегда связывались с теплым климатом. Как черепахи, так и чесночницы в настоящее время не заходят севернее зоны лиственных и смешанных лесов, однако наличие плиобатрахуса, признаваемого специалистами водной лесной формой, предполагает существование лесных биотопов в бассейне палеореки. Таким образом, лесостепной ландшафт представляется наиболее вероятным во время формирования местонахождения.

Библиография: [234].

ВЕСЕЛОВКА

Местоположение: у с. Веселовка на Таманском полуострове (Краснодарский край).

Возраст: средний плиоцен (MN 16); уривский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Mioproteus* sp. – 3, *Liventsovka jucunda* Ratnikov – 2, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 1, *Anura* indet. – 3; *Natrix cf. natrix* (L.) – 1, *Natrix* sp. – 2, *Natricinae* indet. – 4, *Colubridae* indet. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 19.

Замечания. Материалы получены от Л.П. Александровой. В составе герпетофауны наблюдаются остатки четырех семейств. Хотя многие кости до вида не определены, их морфология показывает, что они отличаются от соответствующих костей современных видов, имеющихся в моей сравнительной коллекции. Из современных видов определен только обыкновенный уж. Один сакральный позвонок принадлежит какой-то серой жабе, что говорит о наличии закрытых биотопов в бассейне палеореки.

Библиография: [11, 160, 234].

ВЛАДИМИРОВКА

Местоположение: на левом берегу р. Дон в Павловском районе Воронежской области, в 1,4 км северо-восточнее юго восточной окраины с. Владимировка и в 1,5 км юго западнее исчезнувшего в настоящее время хутора Александровка.

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт, сингильский фаунистический комплекс.

Генезис: озерные отложения

Герпетофауна: *Triturus vulgaris* (L.) – 1, *Triturus* cf. *cristatus* (Laur.) – 1, *Triturus* cf. *alpestris* (Laur.) – 1, *Bombina* sp. – 1, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 6, *Pelobates* sp. – 47, *Bufo (bufo)* sp. – 1 (переотложен), *Bufo* sp. – 1, *Rana ridibunda* Pallas – 4, *Rana lessonae* Camerano – 3, *Rana (esculenta)* sp. – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 57, *Anura* indet. – 94; *Emys orbicularis* (L.) – 2, *Testudines* indet. – 170, *Lacertidae* indet. – 2, *Natrix* sp. – 5, *Vipera aff. berus* (L.) – 1, *Serpentes* indet. – 10. **Всего костей** – 409.

Замечания. Местонахождение открыто при геологической съемке в 1960 г.. Зубы млекопитающих впервые были обнаружены здесь Р.В. Красненковым. Коллекция амфибий и рептилий собрана автором. В этом обильном сборе содержатся остатки не менее 13 видов земноводных и пресмыкающихся. Среди них надо отметить позвонок альпийского тритона, ныне обитающего в Западной Европе, и позвонок гадюки, морфологически отличающийся от позвонков современных представителей. Большое количество видов, соотношение остатков степных и лесных форм, а также громадное количество остатков черепах позволяют предположить, что захоронение фауны происходило в очень благоприятной климатической обстановке в условиях лесостепного ландшафта.

Библиография: [63, 70, 120, 184].

ВОЛЧАНСК

Местоположение: в песчаном карьере у шоссе в левом борту балки Безрукова при слиянии ур. Зайчик и б. Безрукова, на северной окраине г. Волчанска Харьковской области Украины.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 2, *Pelobates* sp. – 7, *Pelobatidae* indet. – 22, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 4, *Rana* cf. *ridibunda* Pallas – 1, *Rana* sp. – 10, *Anura* indet. – 30; *Laceerta* cf. *agilis* L. – 1, *Colubrinae* indet. – 1, *Natrix* cf. *natrix* (L.) – 1, *Natrix* sp. – 9, *Serpentes* indet. – 3. **Всего костей** – 92.

Замечания. Сборы – Б.В. Глушкова и автора. Сохранность материала очень плохая, однако видно, что герпетофауна довольно разнообразна и содержит не менее 6 видов. Третья часть костей приходится на долю чесночниц. Кроме них имеются находки серой жабы, озерной лягушки, прыткой ящерицы и довольно большого количества ужей. Такая ассоциация холоднокровных наземных позвоночных могла существовать в условиях обширных открытых пространств с лесными массивами в долине палеореки.

Библиография: [108, 109, 169].

ВОЛЬНАЯ ВЕРШИНА

Местоположение: в овраге Вольный в 4 км юго-восточнее д. Вольная Вершина Мучкапского района Тамбовской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна.

Вольная Вершина-1 – *Bombina variegata* (L.) – 1, *Bombina* sp. – 3, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 1, *Bufo* sp. – 3, *Rana (temporaria)* sp. – 2, *Rana* sp. – 4, Anura indet. – 3; *Eremias aff. arguta* (Pallas) – 1, *Natrix* sp. – 1. **Всего костей** – 20.

Вольная Вершина-2 – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 2, *Bufo raddei* Str. – 3, *Bufo (viridis)* sp. – 3, *Bufo* sp. – 1, *Rana arvalis* Nilsson – 3, *Rana* sp. – 10, Anura indet. – 4, *Emys orbicularis* (L.) – 1, *Natrix* sp., forma B – 1. **Всего костей** – 29.

Замечания. Сборы – Р.В. Красненкова, А.К. Агаджаняна, Е.А. Длусской и автора. Обе коллекции собирались в одном местонахождении и происходят соответственно из нижней и верхней части мучкапской аллювиальной толщи. Несмотря на существенные отличия между фаунами в систематическом составе, обе они свидетельствуют о степном характере ландшафта, только для Вольной Вершины-II это более очевидно. Чрезвычайно интересен набор видов в местонахождениях: лишь *Pelobates fuscus*, *Rana arvalis* и *Emys orbicularis* обитают ныне на юге Тамбовской области. Ареал желтобрюхой жерлянки *Bombina variegata* находится ныне значительно западнее (Западная Украина), монгольская жаба *Bufo raddei* – житель Забайкалья. Чешуйчатые пресмыкающиеся, хотя и близки современным Восточно-Европейским видам, но не идентичны им, и, возможно, являются вымершими формами.

Библиография: [71, 75, 105, 109, 114].

ВОРОНЧА

Местоположение: у д. Воронча Кореличского района Гродненской области Беларусь.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo viridis* Laur. – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 4, *Bufo* sp. – 8, *Rana temporaria* L. – 14, *Rana ex gr. temporaria* L. – 4, *Rana (temporaria)* sp. – 2, *Rana lessonae* Camerano – 1, *Rana* sp. – 57, Anura indet. – 54; *Anguis fragilis* L. – 1, *Lacerta* sp. – 2. **Всего костей** – 148.

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Подавляющее количество костей в этой коллекции принадлежит формам закрытых биотопов, что свидетельствует о лесной обстановке в бассейне палеореки. Нахodka единичных остатков зеленой жабы и настоящих ящериц, сравнимых по размерам с *L. agilis*, позволяет предположить, что лес был лиственного или смешанного типа с рединами и полянами. Максимальные размеры особей популяции травяной лягушки составляли примерно 70 мм, что соответствует максимальным размерам этих лягушек, обитающих ныне на территории Беларусь. Вероятно, климатическая обстановка во время формирования местонахождения не отличалась от нынешней.

Библиография: [53, 58, 109, 112].

ГАДЯЧ

Местоположение: на правобережье р.Псел при впадении в него р.Грунь на северной окраине г.Гадяч в карьере с.Хитцы Полтавской области Украины.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: норное.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 4, *Pelobates* sp. – 2, *Bufo viridis* Laur. – 2, *Bufo (viridis)* sp. – 2, *Bufo* sp. – 3. **Всего костей** – 13.

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Находки зеленой жабы в сочетании с чесночницами говорят о существовании открытого пространства в окрестностях местонахождения.

Библиография: [82, 85, 86, 105, 109].

ГРАДИЖСК

Местоположение: в наиболее высокой части горы Пивиха, в правом борту Монастырского оврага, выходящего к Кременчугскому водохранилищу, у г.Градижск Полтавской области Украины.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bombina cf. variegata* (L., 1758) – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 3, *Rana cf. ridibunda* Pall. – 1, *Rana* sp. – 4, Anura indet. – 4; *Natrix* sp., forma B – 1, *Natrix cf. tessellata* (Laur., 1768) – 1, *Natrix* sp. – 1, *Colubrinae* indet. – 1, *Colubridae* indet. – 1. **Всего костей – 19.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. В составе герпетофауны имеются представители четырех семейств: жерлянки, жабы, лягушки, ужевые змеи. Среди них встречены как представители закрытых (*Bufo (bufo)* sp.) так и открытых (*Rana cf. ridibunda*, *Natrix cf. tessellata*) биотопов. Таким образом, наиболее вероятной в то время представляется обстановка лесостепи. Ареал желтобрюхой жерлянки в настоящее время располагается значительно западнее местонахождения (Карпаты).

Библиография: [85, 109].

ГУНЬКИ

Местоположение: у с.Гуньки в обрыве правого берега р.Псел в Полтавской области Украины.

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт, сингильский фаунистический комплекс.

Слой 16 (Гуньки-1):

Генезис: озерно-старичные отложения.

Герпетофауна – *Rana* sp. – 1.

Слой 14 (Гуньки-2):

Генезис: осадки болота старичного типа.

Герпетофауна – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 6, *Bufo raddei* Str. – 7, *Bufo* sp. – 9, *Rana ex gr. temporaria* L. – 1, *Rana* sp. – 2, Anura indet. – 5; *Natrix* sp. – 1, *Vipera berus* (L.) – 1, *Vipera* sp. – 1. **Всего костей – 34.**

Слой 13 (Гуньки-3):

Генезис: пойменно старичный аллювий.

Герпетофауна – *Pelobatidae* indet. – 1, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo* sp. – 1. **Всего костей – 3.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Костеносными в этом местонахождении оказались три слоя, из которых фауна отбиралась отдельно [85]. Эти слои отвечают заключительным этапам формирования лежащей ниже аллювиальной толщи. Наиболее информативная герпетофауна собрана в слое 14. Большинство остатков принадлежит жителю открытых биотопов, монгольской жабе. Также многочисленны остатки чесночниц, что свидетельствует о широком развитии открытых пространств. Вместе с тем, в коллекции имеются остатки видов закрытых биотопов: *Rana ex gr. temporaria* и *Vipera berus*. Это предполагает наличие древесных или кустарниковых массивов, которые, вероятно занимали пониженные участки рельефа. В слое 13 в весьма малочисленной коллекции формы закрытых биотопов не обнаружены. Следует отметить, что монгольская жаба в настоящее время на территории Восточной Европы не обитает.

Библиография: [83, 85, 105, 109].

ДОЛИНСКОЕ

Местоположение: в 2,5 км к северо востоку от г.Рени в песчано-гравийных карьерах у с.Долинское Ренийского района Одесской области Украины.

Возраст: средний плиоцен (MN 16); уривский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Latonia* sp. – 1, *Eopelobates* sp. – 3, *Pelobates syriacus* Boettger – 1, *Pelobates* sp. – 9, *Pelobatidae* indet. – 15, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo viridis* Laur. – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. –

17, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 1, *Anura* indet. – 15; *Lacerta* cf. *agilis* L. – 3, *Lacerta* cf. *viridis* (Laur.) – 1, *Eryx* sp. – 1, *Elaphe* cf. *longissima* (Laur.) – 2, *Colubrinae*, forma F – 3, *Colubrinae*, forma G – 1, *Colubrinae* indet. – 5, *Natrix* cf. *natrix* (L.) – 9, *Natrix* sp., forma B – 8, *Natrix* sp. – 11, *Serpentes* indet. – 11. **Всего костей – 127.**

Замечания. Материалы получены от Л.П. Александровой, И.А. Дуброво и К.В. Капелист [41] для этого местонахождения указывают находку черепахи *Clemmys* sp.. Костные остатки, хоть и многочисленны, но плохой сохранности – видовых определений мало. Тем не менее, очевидно большое разнообразие герпетофауны, представленной пятью родами бесхвостых земноводных и не менее, чем четырьмя родами пресмыкающихся. Весьма своеобразен систематический состав: подавляющее количество остатков принадлежит формам, не обитающим ныне в окрестностях местонахождения. Это свидетельствует о древнем (неогеновом) возрасте местонахождения. Однако, весьма удивительна находка зеленой жабы, которая становится обычным Восточно-Европейским видом лишь в позднем плейстоцене. Экологическая обстановка представляется соответствующей зоне лесостепи, климатическая – могла соответствовать нынешней.

Библиография: [8, 11, 41, 60, 61, 234].

ДОНСКАЯ НЕГАЧЕВКА

Местоположение: правобережье р.Дон, в левом борту верховья балки южнее села Донская Негачевка Липецкой области.

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт, сингильский фаунистический комплекс.

Генезис: озерные осадки.

Герпетофауна: *Negatchevka donensis* Ratnikov – 2, *Pelobates* sp. – 3, *Bufo bufo* (L.) – 6, *Bufo (bufo)* sp. – 23, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo* sp. – 60, *Rana temporaria* L. – 13, *Rana* ex gr. *temporaria* L. – 5, *Rana (temporaria)* sp. – 23, *Rana (esculenta)* sp. 1, *Rana* sp. – 116, *Anura* indet. – 122; *Anguis fragilis* L. – 2, *Anguis* sp. – 3, *Natrix natrix* (L.) – 9, *Natrix* sp. – 13, *Serpentes* indet. – 4. **Всего костей – 406.**

Замечания. Захоронение позвоночных открыто Ю.И. Иосифовой. Сборы Р.В. Красненкова, Н.Е. Казанцевой, Е.А. Длусской и автора. Сохранность костей плохая, несмотря на то, что накапливались они в очень тонких осадках, и видовых определений сравнительно немного. Кроме вымершего вида *Negatchevka donensis*, остальные идентифицированные формы живут в настоящее время, но *Bufo raddei* – в Забайкалье, Монголии и Приморье. Подавляющее количество остатков видов закрытых биотопов не оставляет сомнения в существовании лесной ландшафтной обстановки во время формирования местонахождения. При этом находки чесночниц, монгольской жабы, зеленой лягушки и ломкой веретеницы свидетельствуют о том, что лес был листвененный или смешанный.

Библиография: [34, 105, 106, 109, 116].

ДРОЗДЫ

Местоположение: в 1,5 км от северной окраины поселка Пионерский (микрорайон Дрозды) Минского района Беларуси, на правом берегу р.Свислочь.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo (bufo)* sp. – 2, *Rana temporaria* L. – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 3, *Anura* indet. – 2; *Natrix* cf. *natrix* (L.) – 1, *Natrix* cf. *tesselata* (Laur.) – 1, *Vipera berus* (L.) – 1. **Всего костей – 11.**

Замечания. Материалы получены от А.Н. Мотузко. Из всех определенных в местонахождении форм только водяной уж является жителем водоемов, связанных с открытыми пространствами. Поэтому можно предположить во время формирования местонахождения существование обстановки лиственных или смешанных лесов, т.е. аналогичной существующей ныне на территории Беларуси.

ЕЛАСЫ

Местоположение: левый берег р.Юнга у д.Юнга-Кушерга Горно-Марийского района Марийской Республики.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: озерные или пойменные отложения.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 7, *Bufo (bufo)* sp. – 2, *Bufo* sp. – 5, *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana temporaria* L. – 95, *Rana ex gr. temporaria* – 10, *Rana (temporaria)* sp. – 67, *Rana* sp. – 364, *Anura* indet. – 203; *Anguis fragilis* L. – 9, *Eremias arguta* (Pall.) – 1, *Lacertidae* indet. – 1, *Natrix natrix* (L.) – 1, *Natrix* sp. – 1, *Vipera* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 769.**

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. Подавляющее количество остатков форм закрытых биотопов свидетельствует о существовании лесной обстановки в окрестностях формировавшегося местонахождения. Наличие же степных форм пресмыкающихся позволяет предположить, что лес был скорее всего смешанный или лиственный, с рединами и полянами.

Библиография: [109, 131].

ЖЕРДЕВКА

Местоположение: в 2 км северо-западнее пос. Жердевка Жердевского района Тамбовской области, на левом склоне балки, по которой протекает р. Осиповка, правый приток р. Савалы.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: руслоевой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Rana arvalis* Nilsson – 1. **Всего костей – 2.**

Замечания. Сборы – Р.В. Красненкова и Н.Е. Казанцевой. Найдены всего две кости бесхвостых амфибий, которые свидетельствуют о существовании лесной обстановки в бассейне палеореки.

Библиография: [73, 105, 109].

ЖУКЕВИЧИ

Местоположение: на правом берегу р. Горница, в 0,3 км от впадения её в Неман возле д. Жукевичи Гродненского района Беларуси.

Возраст: средний неоплейстоцен, среднерусский надгоризонт, верхи московского горизонта.

Генезис: озерное или озерно-ледниковое.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 1, *Rana temporaria* L. – 1, *Rana ex gr. temporaria* L. – 1, *Rana* sp. – 2. **Всего костей – 5.**

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Обыкновенная жаба и травяная лягушка являются обитателями и живут на территории Беларуси в настоящее время.

Библиография: [52, 109].

ЗМЕЕВКА

Местоположение: в песчаном карьере левобережной балки р. Грязная Потудань к северо-востоку от д. Змеевка Старооскольского района Белгородской области.

Змеевка-1:

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: руслоевой аллювий.

Герпетофауна: *Triturus cf. cristatus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 3, *Bufo* sp. – 2, *Rana* sp. – 1, *Anura* indet. – 4; *Lacerta cf. agilis* L. – 1, *Vipera cf. berus* (L.) – 1, *Vipera* sp. – 3, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 16.**

Замечания. Сборы – Б.В. Глушкова и автора. Сохранность материала плохая, однако, два позвонка и зубную кость удалось определить до вида. Гребенчатый тритон и обыкновенная гадюка являются обитателями закрытых биотопов. Наличие чесночниц и прыткой ящерицы позволяет предположить зону лиственных и смешанных лесов или лесостепи.

Библиография: [109, 169].

Змеевка-2:

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: смешанный (делювий и заполнение нор).

Герпетофауна. Проба 1 – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 763, *Pelobates* sp. – 1870, *Bufo viridis* Laur. – 102, *Bufo (viridis)* sp. – 172, *Bufo* sp. – 430, *Rana temporaria* L. – 35, *Rana arvalis* Nilsson – 16, *Rana ridibunda* Pallas – 4, *Rana* sp. – 48, Anura indet. – 1613; *Lacerta* cf. *agilis* L. – 36, *Lacerta* sp. – 1, *Lacertidae* 24, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 5160.**

Проба-2 – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 606, *Pelobates* sp. – 918, *Bufo viridis* Laur. – 14, *Bufo (viridis)* sp. – 8, *Bufo* sp. – 23, *Rana arvalis* Nilsson – 1, Anura indet. – 124; *Lacerta* cf. *agilis* L. – 5, *Lacerta* sp. – 3, *Lacertidae* indet. – 8, *Natrix tessellata* (Laur.) – 3, *Natrix* sp. – 2, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 1716.**

Проба-3 – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 21, *Bufo viridis* Laur. – 1, *Bufo* sp. – 1, *Rana* sp. – 1, Anura indet. – 2; *Lacerta* cf. *agilis* L. – 1. **Всего костей – 27.**

Замечания. Сборы – автора. Все три коллекции близки по возрасту, хотя и собирались из разных мест [100], и содержат остатки животных, и ныне обитающих в окрестностях местонахождения. Сохранность костей и многочисленные остатки жесткокрылых в норах, изученные В.И. Назаровым, свидетельствуют о значительно более молодом возрасте захоронения, чем указывалось в прежних публикациях. Экологические условия обитания фаун также аналогичны современным – степные. Наличие остатков травяных лягушек в пробе 1 позволяет предположить существование лесных или кустарниковых массивов в понижениях рельефа.

Библиография: [100, 109].

ИЛЬИНКА

Местоположение: в Калачеевском районе Воронежской области, южнее с.Ильинка, в правом борту приусьевой части лога Промышленный, открывающегося в долину о.Подгорный на восточной окраине г.Калача.

Возраст: нижний неоплейстоцен, петропавловский горизонт; тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 7, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Rana* sp. – 3; *Testudines* indet. – 1, *Lacertidae* indet. – 1, *Vipera* sp. – 2. **Всего костей – 15.**

Замечания. Сборы – Р.В. Красненкова. В местонахождении вскрыто несколько костесодержащих слоев. Данная герпетофауна происходит из захоронения Ильинка-4. Остатки черепахи, зеленой жабы и большое количество чесночниц позволяют предположить, что накопление вмещающих осадков происходило в теплой климатической обстановке в условиях степного ландшафта.

Библиография: [64, 68].

КАРАЙ-ДУБИНА

Местоположение: нижняя часть обрыва к Каховскому водохранилищу у с.Карай-Дубина Херсонской области Украины.

Возраст: верхний эоплейстоцен, таманский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 1, *Pelobatidae* indet. – 2, *Bufo raddei* Str. – 1, *Rana* cf. *arvalis* Nilsson – 1, Anura indet. – 2. **Всего костей – 7.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Находка монгольской жабы в сочетании с довольно большим количеством чесночниц свидетельствует о степном палеоландшафте. Остромордая лягушка при этом указывает на наличие влажных высокотравных лугов. Из трех указанных форм монгольская жаба ныне на территории Восточной Европы не обитает.

Библиография: [24, 85, 105, 109].

КАШПИР

Местоположение: у пос.Кашпир Сергачского района Нижегородской области.

Возраст: ?средний неоплейстоцен.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo* cf. *raddei* Str. – 2, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 3, *Bufo* sp. – 7, *Rana* cf. *ridibunda* Pallas – 1, *Rana* cf. *arvalis* Nilsson – 1, *Rana* sp. – 8, Anura indet. – 17; *Lacerta agilis* L. – 6, *Lacertidae* indet. – 7. **Всего костей – 54.**

Замечания. Сборы А.К.Агаджаняна, который оценил по мелким млекопитающим возраст этого местонахождения как верхненеоплейстоценовый. Но в составе герпетофауны обнаружено несколько костей монгольской жабы, которая до сих пор не встречалась на Восточно-Европейской равнине в отложениях, моложе средненеоплейстоценовых. Остальные животные и ныне обитают в Восточной Европе. Сочетание форм открытых и закрытых биотопов свидетельствует о лесостепной обстановке формирования местонахождения.

КИРОВО

Местоположение: на правом берегу р.Случь, у д.Кирово Слуцкого района Минской области, в 50 м вниз по течению от моста по дороге Слуцк-Исерно.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 5. **Всего костей – 6.**

Замечания. Материалы получены от А.Н. Мотузко. Нахodka представителя серых жаб при отсутствии видов открытых биотопов свидетельствует о лесной обстановке во время накопления вмещающих отложений.

КОЗИЙ ОВРАГ

Местоположение: в крутоисклонном овраге, открывающемся к пойме р.Тихая Сосна у разрушенной школы Коротояк-Покровка, в 100 м выше сада в с.Коротояк Острогожского района Воронежской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 1, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 2, *Pelobates* sp. – 3, *Bufo (bufo)* sp. – 3, *Bufo* sp. – 3, *Rana cf. arvalis* Nilsson – 1, *Rana (esculenta)* sp. – 1, *Rana* sp. – 3; *Emys orbicularis* (L.) – 1, *Testudines* indet. – 1, *Lacertidae* indet. – 1, *Colubrinae* indet. – 1, *Natrix cf. natrix* (L.) – 3, *Natrix* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 27.**

Замечания. Местонахождение открыто Ю.И. Иосифовой и Р.В. Красненковым. Сборы – автора. Несмотря на относительную немногочисленность остатков амфибий и рептилий из Козьего Оврага, совершенно очевидно видовое многообразие здешней герпетофауны. Здесь собраны костные фрагменты представителей четырех семейств земноводных и трех семейств пресмыкающихся, что свидетельствует о благоприятной климатической обстановке того времени. Наиболее интересными являются находки *Pliobatrachus cf. langhae* и *Colubrinae* - форм, ныне в окрестностях местонахождения не обитающих. Палеобатрахиды - вымершее семейство, последние представители которого дожили до раннего плейстоцена. Здешняя находка - одна из наиболее молодых на Русской равнине. Колубрины в настоящее время обитают значительно южнее. Ранее [117] позвонок полоза был описан под названием *Coluber* aff. *karelini*. Новые, пока не опубликованные материалы из этого местонахождения вынуждают пересмотреть это определение.

В этой фаунистической ассоциации часть амфибий (*Pliobatrachus cf. langhae* и *Bufo (bufo)* sp.) являются жителями закрытых биотопов, а остальные могут существовать как в лесных, так и в степных условиях, что свидетельствует о существовании лесных массивов в бассейне реки. Из пресмыкающихся *Emys orbicularis* и *Natrix cf. natrix* - водные формы, причем обыкновенный уж более приурочен к лесной обстановке. О наличии открытых пространств свидетельствует обломок челюсти ящерицы, по размерам сопоставимый со степным жителем *Lacerta agilis* или с крупными представителями рода *Eremias*. Таким образом, ландшафтная обстановка того времени представляется как лесные (смешанные или лиственые) массивы с высокотравными влажными лугами в долине реки, разделенные степными пространствами на плакорах. Кроме этого, можно предположить существование более теплого, чем в настоящее время, климата, о чем свидетельствует обнаружение южной формы пресмыкающегося (*Colubrinae*) и необычно крупного для здешних мест земноводного (*Pliobatrachus cf. langhae*).

Библиография: [72, 117].

КОМИНТЕРН

Местоположение: в Куйбышевском районе Татарстана на междуречье р.Кама и М.Черемшана.

Возраст: средний неоплейстоцен.

Генезис: аллювиальные отложения.

Герпетофауна.

Суглинки – *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 5, *Rana* sp. – 5, Anura indet. – 7. Всего костей – 18.

Подстилающие пески – *Rana arvalis* Nilsson – 4, *Rana cf. arvalis* Nilsson – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 12, *Rana* sp. – 27, Anura indet. – 9. Всего костей – 53.

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. Остатки позвоночных происходят из двух слоев: горизонтально-косослоистых светло-желтых и желтовато-серых песков и коричневых суглинков, содержащих раковины мелких гастропод. Это обуславливает различную окраску костей: соответственно темно-желтую и бурую. Возраст местонахождения вызывает разногласия: осадки, вмещающие кости, по почвам отвечают первой половине лихвина, тогда как сообщество мелких млекопитающих свидетельствует о более позднем (конец среднего неоплейстоцена) времени их захоронения (А.К.Агаджанян – личное сообщение). Систематический состав батрахофаяны в обоих слоях одинаков, что свидетельствует об их накоплении в сходных палеогеографических условиях. Единственный достоверно определенный вид *Rana arvalis* в настоящее время распространен весьма широко. Однако, если в достаточно многочисленной коллекции определен только данный вид, мы считаем это показателем лесной обстановки, причем, скорее всего, зоны хвойных лесов (тайги). Таким образом, климатические условия во время захоронения фауны были довольно прохладными. Морфология некоторых костей лягушек, определенных как *Rana (temporaria)* sp., свидетельствуют о том, что в то время здесь существовал как минимум еще один вид. Вероятно, это была травяная лягушка *Rana temporaria* L., являющаяся типичным лесным жителем.

Библиография: [4, 33, 127, 141].

КОРОТОЯК-БЕЛОГОРЬЕ

Местоположение: на высоком коренном берегу р.Дон у дороги между селами Коротояк и Покровка Острогожского района Воронежской области.

Возраст: средний плиоцен (MN 16), урывский фаунистический комплекс.

Генезис: пойменно-старичные отложения.

Герпетофауна: *Triturus cf. alpestris* (Laur.) – 1, *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 69, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 8, *Pelobatidae* indet. – 5, *Ranomorphus similis* Ratnikov – 1, *Ranomorphus* sp. – 2, *Bufo verrucosissimus* Pallas – 5, *Bufo (bufo)* sp. – 18, *Bufo (viridis)* sp. – 2, *Bufo belgoricus* Ratnikov – 5, *Bufo* sp. – 61, *Rana lessonae* Camerano – 19, *Rana ridibunda* Pallas – 1, *Rana (esculenta)* sp. – 22, *Rana (temporaria)* sp. – 3, *Rana* sp. – 165, Anura indet. – 94; Testudines indet. – 41, *Anguis fragilis* L. – 7, *Lacerta cf. agilis* L. – 9, *Lacertidae* indet. – 2, *Sauria* indet. – 1, *Eryx* sp. – 1, *Coluber cf. viridiflavus* Lacepede - 1, *Colubrinae* indet. – 1, *Natrix cf. natrix* (L.) – 8, *Natrix* sp., forma B – 1, *Natrix* sp. – 7, *Vipera* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 10. Всего костей – 531.

Замечания. Местонахождение открыто Ю.И. Иосифовой и Р.В. Красненковым. Сборы – Н.Е. Казанцевой и автора. Коллекция весьма богата как костными остатками, так и видами: здесь захоронилось более полутора десятков форм земноводных и пресмыкающихся. Обращает на себя внимание обилие вымерших и современных видов, не обитающих ныне на Восточно-Европейской равнине, что является показателем относительной древности фауны. Особенно многочисленны остатки плиобатрахуса - крупной лесной водной формы, дожившей на Русской равнине до мучкапского времени. В составе герпетофауны содержатся как лесные формы, так и виды открытых биотопов, только количество остатков первых на порядок больше, чем вторых. Это позволяет предположить обстановку широколиственного или смешанного леса с рединами, полянами, влажными лугами в окрестностях крупного водоема. Видовое многообразие говорит о весьма благоприятных климатических условиях. По моему мнению климат в то время был теплее нынешнего, о чем свидетельствуют многочисленные остатки крупных особей земноводных и наличие нескольких южных форм, таких как удавчики и полозы.

Библиография: [102, 106, 109, 228, 234].

КОТЛОВИНА

Местоположение: на западном берегу оз. Ялпуг у с. Котловина Ренийского района Одесской области Украины.

Возраст: плиоцен, молдавский-хапровский фаунистические комплексы.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна.

Проба-1 – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 5, *Pelobates syriacus* Boettger – 3, *Pelobates* sp. – 8, Pelobatidae – 12, *Bufo bufo* (L.) – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 2, *Bufo raddei* Str. – 4, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Bufo planus* Ratnikov – 2, *Bufo* sp. – 18, *Rana yalpugiensis* Ratnikov – 1, *Rana ridibunda* Pallas – 4, *Rana (esculenta)* sp. – 1, *Rana* sp. – 11, Anura indet. – 24; Testudines indet. – 5, *Lacerta* cf. *agilis* L. – 4, *Lacerta* cf. *viridis* (Laur.) – 8, *Lacerta* sp. – 1, Lacertidae indet. – 4, *Pseudopus apodus* (Pallas) – 5, *Anguis* cf. *fragilis* L. – 1, *Varanus* sp. – 3, *Eryx* sp. – 18, *Coluber* aff. *ravergieri* Menetries – 3, *Coronella* aff. *austriaca* Laur. – 1, *Elaphe* aff. *dione* (Pallas) – 4; *Elaphe* cf. *longissima* (Laur.) – 2, *Elaphe* cf. *rufodorsata* (Cantor) – 1, *Psammophis* sp. – 2, Colubrinae, forma A – 3, Colubrinae, forma B – 1, Colubrinae, forma C – 1, Colubrinae, forma D – 1, Colubrinae, forma E – 1, Colubrinae indet. – 27, *Natrix natrix* (L.) – 36, *Natrix tessellata* (Laur.) – 5, *Natrix* sp., forma A – 2, *Natrix* sp., forma B – 12, *Natrix* sp. – 29, Colubridae indet. – 19, *Vipera* cf. *ursini* (Bonaparte) – 7, *Vipera* sp. – 5, Serpentes indet. – 35. **Всего костей** – 343.

Проба-2 – *Pelobates* sp. – 5, Pelobatidae indet. – 5, *Bufo raddei* Str. – 6, *Bufo (viridis)* sp. – 2, *Bufo planus* Ratnikov – 1, *Bufo* sp. – 10, *Rana ridibunda* Pallas – 2, *Rana* sp. – 5, Anura indet. – 14; Testudines indet. – 7, *Pseudopus apodus* (Pallas) – 1, *Varanus* sp. – 1, Lacertidae indet. – 1, *Eryx* sp. – 6, *Elaphe* cf. *longissima* (Laur.) – 3, *Elaphe* aff. *dione* (Pallas) – 3, *Psammophis* sp. – 4, Colubrinae forma A – 1, Colubrinae, forma E – 1, Colubrinae indet. – 9, *Natrix natrix* (L.) – 14, *Natrix* sp., forma A – 1, *Natrix* sp., forma B – 2, *Natrix* sp. – 11, *Vipera* sp. – 5, Serpentes indet. – 22. **Всего костей** – 142.

Замечания. Материалы получены от Л.П. Александровой. В пробах смешана фауна из двух или трех горизонтов: MN 15b (мало), MN 16 (около 70%) и MN 17 (около 30%) (А.С. Тесаков, личное сообщение). В составе герпетофаун наблюдаются остатки как лесных, так и степных форм, что свидетельствует о существовании в то время лесостепной обстановки. Герпетофауны в обеих пробах очень богаты, причем большое число остатков принадлежит формам, не обитающим ныне в окрестностях местонахождения. Богатство видового состава и находки остатков крупных видов позволяют предположить весьма благоприятные, более теплые, чем нынешние, климатические условия.

Библиография: [11, 41, 60, 61, 106, 109, 160, 234].

КРАСНАЯ ЛУКА

Местоположение: у с. Красная Лука Лысковского района Нижегородской области, на р. Сундовик (правый приток Волги).

Возраст: ?средний неоплейстоцен.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo (bufo)* sp. – 3, *Bufo* sp. – 1, *Rana temporaria* L. – 2, *Rana* cf. *temporaria* L. – 4, *Rana* cf. *ridibunda* Pallas – 1, *Rana (esculenta)* sp. – 1, *Rana* sp. – 15, Anura indet. – 13; Testudines indet. – 1, *Lacerta* cf. *agilis* L. – 3, *Natrix natrix* (L.) – 1, *Natrix* sp. – 1, *Elaphe* cf. *longissima* (Laur.) – 1, *Telescopus* sp. – 1, *Vipera* sp. – 1, Serpentes indet. – 2. **Всего костей** – 51.

Замечания. Автор сборов А.К. Агаджанян, изучивший фауну мелких млекопитающих из этого местонахождения, оценил её возраст как микулинский. Здешняя герпетофауна весьма богата: есть серые жабы, бурые и зеленые лягушки, черепахи, ящерицы, ужовые змеи и гадюки. Из них черепахи, эскулапов полоз и кошачья змея ныне на территории Нижегородской области не обитают. Более того, ареалы двух последних располагаются ныне на Кавказе. Наличие в герпетофауне Красной Луки двух форм, так далеко живущих ныне от местонахождения, заставляет усомниться в верхненеоплейстоценовом возрасте костеносных отложений (по нашему мнению, он может быть древнее), т.к. до сих пор в фаунах верхнего неоплейстоцена встречались лишь живущие ныне поблизости виды. Разнообразие герпетофауны свидетельствует о весьма благоприятных условиях обитания. Количество костей обитателей закрытых биотопов (серые жабы, травяная лягушка, эскулапов полоз) в два раза превышает количество костей форм открытых пространств (озерная лягушка, прыткая ящерица, кошачья змея), что позволяет предположить в бассейне реки обстановку

широколиственного или смешанного леса с рединами и полянами. Вероятно, климат в то время был теплее нынешнего, о чем говорят находки южных форм - черепахи, эскулапова полоза и кошачьей змеи.

Библиография: [128].

КРОЛЯТНИК

Местоположение: в приусьевой части ур.Кролятник, в его левом борту, в 200 м от южной окраины бывшего села Малый Лиман Россошанского района Воронежской области, в действующем карьере.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна.

Проба-1 – *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 1, *Bombina bombina* (L.) – 2, *Pelobates* sp. – 1, *Pelobatidae* indet. – 2, *Bufo* sp. – 3, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Anura* indet. – 4. **Всего костей** – 14.

Проба-2 – *Rana* sp. – 1; *Testudines* indet. – 1, *Vipera* sp. – 1. **Всего костей** – 3.

Проба-3 – *Pelobates* sp. – 3, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Anura* indet. – 1; *Lacertidae* indet. – 1. **Всего костей** – 6.

Проба-4 – *Bombina* sp. – 2, *Pelobates* sp. – 13, *Bufo (viridis)* sp. – 4, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 2, *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana* sp. – 4, *Anura* indet. – 5; *Testudines* indet. – 1, *Lacertidae* indet. – 2, *Vipera* sp. – 2. **Всего костей** – 32.

Замечания. Сборы – автора. Четыре фаунистические коллекции собирались в течение двух полевых сезонов из различных мест в пределах одной аллювиальной пачки, в связи с чем имеют одинаковый возраст и могут быть охарактеризованы вместе. Сохранность костей во всех коллекциях плохое, и видовых определений мало. Нахodka плиобатрахуса в одной из проб говорит об относительной древности фауны: мучкапское время – последний этап существования этого вида на Русской равнине. Кроме плиобатрахуса из лесных форм встречена лишь одна кость какой-то серой жабы, что свидетельствует о слабом развитии лесной и кустарниковой растительности в то время. Наличие остатков представителей зеленых жаб на фоне сравнительно большого количества чесночниц позволяет предположить наличие открытых пространств на плакорах. Вероятно, палеогеографическая обстановка соответствовала южной части лесостепной зоны.

КРЫЖАНОВКА

Местоположение: на берегу Черного моря у с.Крыжановка Коминтерновского района Одесской области Украины.

Возраст: верхний эоплейстоцен, таманский фаунистический комплекс.

Генезис: лиманные отложения.

Герпетофауна: *Bufo raddei* Str. – 2; *Elaphe* cf. *longissima* (Laur.) – 1, *Natrix* sp. – 1. **Всего костей** – 4.

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Оба определенные в местонахождении вида в настоящее время на территории Одесской области не обитають: монгольская жаба живет в Забайкалье, Монголии и Приморье, а эскулапов полоз – в Центральной и Южной Европе, Малой Азии и на Кавказе. *Bufo raddei* – вид открытых биотопов, предполагающий наличие степных пространств в окрестностях местонахождения. Эскулапов полоз – наоборот, лесной вид, который, однако, может заходить в более открытые биотопы: влажные луга и кустарники. Малочисленность герпетофауны не позволяет сделать более точное предположение о ландшафте: лесостепь или степь с участками влажных лугов и кустарников.

Библиография: [41, 61, 105, 109, 180].

КУЗНЕЦОВКА

Местоположение: в левом борту балки Подгорный буерак близ д.Кузнецовка Уваровского района Тамбовской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: пойменно-старичный аллювий.

Герпетофауна: *Salamandrella cf. keyserlingii* Dybowski – 2, *Triturus vulgaris* (L.) – 1, *Alytes* sp. – 1, *Bombina bombina* (L.) – 4, *Bombina* sp. – 1, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 11, *Pelobates* sp. – 91, *Bufo raddei* Str. – 5, *Bufo* cf. *raddei* Str. – 3, *Bufo calamita* Laur. – 2, *Bufo (viridis)* sp. – 7, *Bufo* cf. *bufo* (L.) – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 3, *Bufo* sp. – 13, *Rana arvalis* Nilsson – 10, *Rana ex gr. temporaria* L. – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 14, *Rana lessonae* Camerano – 4, *Rana ridibunda* Pallas – 1, *Rana (esculenta)* sp. – 3, *Rana* sp. – 108, Anura indet. – 91; *Emys orbicularis* (L.) – 14, Testudines indet. – 80, *Lacerta agilis* L. – 4, *Lacerta* sp. – 8, Lacertidae indet. – 18, *Natrix natrix* (L.) – 1, *Natrix* cf. *natrix* (L.) – 6, *Natrix* sp. – 3, *Vipera berus* (L.) – 2, Serpentes indet. – 2. **Всего костей – 515.**

Замечания. Местонахождение открыто Ю.И. Иосифовой. Сборы – А.К. Агаджаняна, Н.Е. Казанцевой и автора. Коллекция весьма многочисленная. К сожалению, сохранность материала не достаточно хорошая, тем не менее, до вида удалось определить значительное число костей. Герпетофауна Кузнецковки очень интересна тем, что, кроме видов, обитающих ныне в окрестностях местаонахождения и составляющих большую часть ископаемых остатков, здесь встречены современные формы, ареал которых в настоящее время значительно удален от данной местности. Это *Salamandrella cf. keyserlingii*, *Alytes* sp., *Bufo raddei* и *B. calamita*. В составе амфибий и рептилий имеются жители и закрытых (хвостатые земноводные, серые жабы, травяная и прудовая лягушки, обыкновенная гадюка) и открытых (представители зеленых жаб, озерная лягушка, прыткая ящерица) биотопов, причем их количество примерно одинаково. Отмечается при этом большое количество чесночниц и черепах. По моему мнению, лесные массивы в долинах были разделены степными пространствами на плакорах в условиях теплого и достаточно влажного климата.

Библиография: [79, 105, 109, 112, 119].

КУПИНО

Местоположение: в песчаном карьере в правом борту балки Стрижков Лог непосредственно у полотна шоссе на с.Нежеголь Шебекинского района Белгородской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Salamandrella cf. keyserlingii* Dybowski – 1, *Pelobates* sp. – 3, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 3, Anura indet. – 5; Lacertidae indet. – 1, *Vipera* sp. – 1, Serpentes indet. – 2. **Всего костей – 17.**

Замечания. Сборы Б.В. Глушкова и автора. Материал очень плохой сохранности: лишь один позвонок удалось определить до уровня вида. Это, видимо, сибирский углозуб. В настоящее время юго-западная граница ареала этого вида проходит примерно в 850 км северо-восточнее местаонахождения. Он – типичный лесной житель, что позволяет предположить существование лесных массивов в бассейне палеореки.

Библиография: [108, 109, 169].

ЛАПШИНКА

Местоположение: на пойме р.Ликва к юго-западу от Москвы у д.Лапшинка Московской области.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: болотные отложения.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 3, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 5, *Rana ex gr. temporaria* L. – 1, *Rana* sp. – 5, Anura indet. – 2; *Anguis fragilis* L. – 1. **Всего костей – 17.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Агаджаняна. Герпетофауна местаонахождения представлена только жителями закрытых биотопов, что позволяет говорить о лесной палеообстановке. По находке веретеницы можно заключить, что лес был широколиственный или смешанный.

Библиография: [109].

ЛИВЕНЦОВКА

Местоположение: в карьере у с.Ливенцовка близ г.Ростов-на-Дону.

Генезис: русловой аллювий.

Возраст: верхний плиоцен (MN 17), хапровский фаунистический комплекс.

Герпетофауна:

Проба-1 – *Bufo albus* Ratnikov - 1.

Проба-2 – Pelobatidae indet. – 2, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo albus* Ratnikov – 4, *Bufo* sp. – 7, *Liventsovka jucunda* Ratnikov – 2, *Rana* sp. – 4, Anura indet. – 5; *Lacerta* cf. *viridis* Laur. – 1, *Natrix* cf. *natrix* (L.) – 1, *Vipera* sp. – 1, Serpentes indet - 1. Всего костей – 29.

Проба-3 – *Lacerta* sp. – 1, Serpentes indet. – 1. Всего костей – 2.

Проба-4 – *Bufo* sp. – 1.

Возраст: средний плиоцен (MN 16), урывский фаунистический комплекс.

Герпетофауна:

Проба-5 – *Pliobatrachus* cf. *langhae* Fejervary – 1, Pelobatidae indet. – 2, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo* sp. – 4, Anura indet. – 4. Всего костей – 12.

Проба-6 – *Rana* sp. – 2; *Lacerta* sp. – 1, Serpentes indet. - 1. Всего костей – 4.

Замечания. Материалы получены от Л.П. Александровой. Коллекции амфибий и рептилий отбирались из нескольких мест и могут быть объединены по возрастному признаку. Количество остатков в большинстве коллекций незначительно. Наиболее представительны вторая и пятая пробы. Между фаунами уривского и хапровского фаунистических комплексов есть как сходства, так и отличия. Сходство заключается в отсутствии видов, ныне обитающих в Ростовской области, наличии вымерших форм и в присутствии жителей открытых биотопов. Хапровская фауна более разнообразна, содержит большее число вымерших видов. Следует отметить, что вымершие формы в разновозрастных фаунах разные. Реконструировать палеогеографическую обстановку не просто, поскольку условия обитания большинства вымерших форм нам не известны. Найдки монгольских жаб говорят о наличии открытых пространств и в уривское и в хапровское время. Поскольку плиобатрахусы признаются европейскими специалистами водными лесными формами, то наличие лесов можно предполагать в уривское время. В коллекциях хапровского возраста остатки плиобатрахусов отсутствуют, что может быть связано с более сухим климатом.

Библиография: [9, 10, 78, 106, 109, 160, 234].

ЛИМАН

Местоположение: на восточной окраине г. Россось Воронежской области, в 200 м к северу от х.Малый Лиман, во второй снизу правой промоине, впадающей в овраг севернее хутора, в её левом борту.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт; тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 2, *Pelobates* sp. – 10, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 3, *Rana* cf. *ridibunda* Pallas – 1, *Rana* sp. – 7, Anura indet. – 4; *Lacertidae* indet. – 2, *Natrix* sp. – 1. Всего костей – 31.

Замечания. Сборы – автора. В ассоциации земноводных и пресмыкающихся при отсутствии лесных видов определены степные формы и большое количество чесночниц, что позволяет предположить существование степной обстановки во время формирования местонахождения. Все определенные виды обитают в настоящее время в Воронежской области.

ЛИХВИН

Местоположение: в высоком левом берегу р.Оки у г.Чекалин (бывший Лихвин) Суворовского района Тульской области.

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт, сингильский фаунистический комплекс.

Генезис: озерные отложения.

Герпетофауна: *Bufo verrucosissimus* Pallas – 1, *Bufo* cf. *verrucosissimus* Pallas – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Rana* sp. – 1; *Natrix* sp. - 1. Всего костей – 5.

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. В составе батрахофуны встречены только виды закрытых биотопов, что позволяет предположить существование лесной обстановки во время формирования местонахождения

Библиография: [4, 87, 105, 109].

ЛОПАТИНО

Местоположение: в 300 м от северо-восточной окраины д.Лопатино Мстиславского района Могилевской области Беларуси, в высокой пойме р.Белая Натопа (правый приток второго порядка Сожа).

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo cf. bufo* (L.) – 2, *Bufo (bufo)* sp. – 8, *Bufo* sp. – 2, *Rana temporaria* L. – 6, *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 2, *Rana (esculenta)* sp. – 2, *Rana* sp. – 2, *Anura* indet. – 8; *Natrix cf. natrix* (L.) – 1, *Natrix cf. tessellata* (Laur.) – 1. **Всего костей – 35.**

Замечания. Материалы получены от А.Н. Мотузко. Подавляющее большинство костей принадлежит жителям закрытых биотопов. Лишь ареал водяного ужа в настоящее время не простирается на север дальше южной окраины лесной зоны. Из этого следует, что местонахождение формировалось в условиях широколиственного или смешанного леса.

ЛУЧИНСКОЕ

Местоположение: у с. Лучинское в Истринском районе Московской области.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: отложения заболоченной поймы

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 5, *Bufo (bufo)* sp. – 13, *Bufo* sp. – 11, *Rana temporaria* L. – 113, *Rana arvalis* Nilsson – 2, *Rana (temporaria)* sp. – 12, *Rana* sp. – 88, *Anura* indet. – 72; *Anguis fragilis* L. – 3, *Lacerta* sp. – 3, *Natrix natrix* (L.) – 4, *Natrix* sp. – 7. **Всего костей – 333.**

Замечания. Сборы А.С. Тесакова. В этой многочисленной коллекции холоднокровные наземные позвоночные представлены только лесными видами, причем *Anguis fragilis* обитает в настоящее время лишь в смешанных и лиственных лесах. Максимальные размеры травяных лягушек составляют около 75 мм. В настоящее время лягушки таких размеров населяют южные части лесной зоны Беларуси. Вероятно, накопление вмещающих осадков происходило в аналогичных палеогеографических условиях.

Библиография: [161].

МАСТЮЖЕНКА

Местоположение: на левом борту балки Мастюженка в 4 км выше её устья, в 5 км к западу от с.Средний Икорец Лискинского района Воронежской области.

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт; сингильский фаунистический комплекс.

Генезис: аллювиальные отложения.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Bufo raddei* Str. – 1; *Lacerta* sp. – 1. **Всего костей – 3.**

Замечания. Материалы получены от Н.Е. Казанцевой. Несмотря на малочисленность, герпетофауна местонахождения однозначно указывает на существование открытых пространств в бассейне реки. Монгольская жаба ныне обитает в Забайкалье, Монголии и Приморье.

Библиография: [74].

МИХАЙЛОВКА

Местоположение: Михайловский карьер КМА в Железногорском районе Курской области.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: озерные отложения.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 3, *Bufo cf. bufo* (L.) – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 4, *Bufo* sp. – 19, *Rana temporaria* L. – 4, *Rana ex gr. temporaria* L. – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 5, *Rana* sp. – 31, *Anura* indet. – 26; *Anguis fragilis* L. – 26, *Natrix cf. natrix* (L.) – 1. **Всего костей – 121.**

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. В карьере обнаружено несколько захоронений позвоночных. Данная герпетофауна происходит из захоронения Михайловка-5. Как амфибии, так и рептилии этой ископаемой ассоциации представлены лишь лесными формами, причем остатки ломкой веретеницы предполагают обстановку лиственных или смешанных лесов, не исключая существование отдельных лугов и редколесий.

Библиография: [4, 5, 109, 115].

МОРОЗОВКА

Местоположение: на правом берегу р.Черная Калитва, в 700 м к северо-востоку от северо-восточной окраины с.Анцелович и в 500 м западнее северной окраины с.Морозовка Россонского района Воронежской области, на левом борту б.Анцелович (Богоносово) в песчаном карьере.

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт; сингильский фаунистический комплекс или верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: пойменно-русловой аллювий.

Герпетофауна.

Проба-1 – *Pelobates* sp. – 1, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo viridis* Laur. – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 3, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 7, Anura indet. – 4; Testudines indet. – 7, *Lacerta* sp. – 2, *Natrix* sp. – 1. **Всего костей** – 29.

Проба-2 – *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 3, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp. – 3, Anura indet. – 4; *Natrix cf. tessellata* (Laur.) – 1, *Vipera* sp. – 1. **Всего костей** – 14.

Замечания. Сборы – автора. Возраст вмещающих отложений оценивается неоднозначно: Е.А.Длусская по зубам грызунов датировала местонахождение средним плейстоценом, тогда как по геологическим соображениям оно моложе – микулинское. В составе герпетофауны из нижней части аллювиальной толщи (проба-1) обнаружены подвздошная кость монгольской жабы, существовавшей на Восточно-Европейской равнине до среднего неоплейстоцена, и плечевая кость зеленой жабы, которая сменила монгольскую в позднем неоплейстоцене. Объяснение этого факта может быть двояким: или кость монгольской жабы переотложена, или оба вида жаб одновременно существовали в среднем плейстоцене в бассейне Среднего Дона. Мы полагаем, что все-таки имело место переотложение. Лесные и степные формы земноводных присутствуют в равных количествах, имеются остатки черепах и ящериц, близких по размерам *L. agilis*. Поэтому наиболее вероятна лесостепная обстановка. Из верхней части аллювиальной толщи собрана более бедная коллекция амфибий и рептилий, но их захоронение происходило в сходных палеогеографических условиях.

МУСАИД

Местоположение: на правом берегу р.Большой Сальчи, в оврагах напротив с.Мусайд Вулканештского района Молдовы.

Возраст: нижний плиоцен (MN 15), молдавский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Mioproteus* sp. – 1, *Bufo* sp. – 1, *Elaphe longissima* (Laur.) – 1, *Elaphe cf. longissima* (Laur.) – 1, *Colubrinae* indet. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 6.

Замечания. Материалы получены от Л.П. Александровой. Небольшая коллекция содержит необычные для современной Молдовы формы: крупную вымершую хвостатую амфибию рода *Mioproteus* и эскулапова полоза. Вероятно, накопление вмещающих осадков происходило в лесных условиях.

Библиография: [11, 60, 61].

НИНОВКА

Местоположение: на южной окраине д.Ниновка Новооскольского района Белгородской области, в правом борту долины р.Оскол, в обрыве у полотна старой дороги.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 3, *Bufo* sp. – 1, *Rana cf. ridibunda* Pallas – 1, *Rana* sp. – 6, Anura indet. – 11. **Всего костей** – 22.

Замечания. Сборы – Б.В. Глушкова и автора. Сохранность материала очень плохая: лишь одна кость определена до вида. Озерная лягушка в настоящее время распространена в пределах степной и лесостепной природных зон. Сходная обстановка, вероятно, существовала и во время формирования местонахождения.

Библиография: [105, 109, 169].

НОВОНЕКРАСОВКА

Местоположение: во второй террасе Дуная в береговых обрывах оз. Ялпуг у с. Новонекрасовка Ренийского района Одесской области (Украина).

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: лиманные отложения.

Герпетофауна: *Rana (esculenta) sp.* – 2, *Rana sp.* – 3, *Anura indet.* – 1; *Emys cf. orbicularis* (L.) – 1, *Testudines indet.* – 1, *Natrix cf. natrix* (L.) – 1, *Serpentes indet.* – 1. **Всего костей** – 10.

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. В составе герпетофауны определены лишь водные формы: зеленые лягушки, болотная черепаха и обыкновенный уж. Скорее всего, накопление костеносных отложений происходило в условиях открытого (степного) ландшафта.

Библиография: [87, 88].

НОВОТРОИЦКОЕ (ТРОИЦКОЕ)

Местоположение: на правобережье р.Савалы, на северо-западной окраине с.Новотроицкое (Троицкое) Новохопёрского района Воронежской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, петропавловский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: заполнения нор.

Герпетофауна: *Pelobates sp.* – 2, *Bufo raddei* Str. – 5, *Bufo sp.* – 12, *Anura indet.* – 9; *Lacerta cf. agilis* L. – 23, *Lacerta sp.* – 8, *Vipera ursini* (Bonaparte) – 1, *Vipera sp.* – 1. **Всего костей** – 61.

Замечания. Материалы получены от А.К. Агаджаняна. В составе герпетофауны обнаружены только виды открытых биотопов, что подразумевает существование степной обстановки во время формирования местонахождения. Монгольская жаба в настоящее время на территории Восточной Европы не обитает.

Библиография: [66, 68, 105, 109, 112].

НЯРАВАЙ

Местоположение: на правом берегу Нямунаса в 2 км вниз по течению от моста у д.Няравай возле г.Друскининкай (Литва).

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт, сингильский фаунистический комплекс.

Генезис: болотно-старичные отложения.

Герпетофауна: *Bufo cf. calamita* Laur. – 1, *Rana ex gr. temporaria* L. – 1, *Rana sp.* – 2, *Anura indet.* – 1. **Всего костей** – 5.

Замечания. Возраст местонахождения оценивается разными специалистами по-разному. А.Н. Мотузко и О.П. Кондратене полагают, что их материалы характеризуют оптимальную фазу лихвинского межледникового [28]. Ф.Ю. Величкович [26] и П.Ф. Калиновский [51] считают, формирование этого местонахождения произошло в начале межледникового.

Материалы по амфибиям получены от П.Ф. Калиновского. Они очень незначительны, что не позволяет уверенно определить экологическую обстановку. Камышовая жаба является видом, обитающим на открытых пространствах, песчаных дюнах и редколесьях, причем её современный ареал находится в пределах лесной зоны. Вероятно, в аналогичных условиях происходило формирование этого захоронения. На существование лесных или кустарниковых массивов указывает и находка лягушки из группы травяной.

Библиография: [26, 28, 51, 53, 58, 109].

ОДЕССКИЕ КАТАКОМБЫ

Местоположение: катакомбы у г.Одесса на Украине.

Генезис: заполнения карстовых полостей.

Коллекции получены от А.С. Тесакова.

Дальняя Пещера

Возраст: нижний плиоцен (MN 15), молдавский фаунистический комплекс.

Герпетофауна: *Pelobates syriacus* Boettger – 1, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo* sp. – 1, *Rana* sp. – 1; *Lacertidae* indet. – 1. **Всего костей – 5.**

Замечания. Ни сирийская чесночница, ни монгольская жаба в настоящее время на территории Восточно-Европейской равнины не обитают. Сочетание же этих видов говорит о распространении в прошлом открытых пространств.

Библиография: [234].

Западная Пещера

Возраст: нижний плиоцен (MN 15), молдавский фаунистический комплекс.

Герпетофауна: *Eopelobates* sp. – 1, *Bufo raddei* Str. – 4, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Bufo planus* Ratnikov – 1, *Bufo* sp. – 7, *Anura* indet. – 1; *Lacerta* aff. *agilis* L. – 1, *Sauria incerta sedis* – 1, *Psammophis* sp. – 1, *Colubridae* – 2, *Vipera* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 4. **Всего костей – 25.**

Замечания. Виды этой герпетофауны являются вымершими или не обитающими ныне на территории Восточной Европы, что является показателем относительной древности местонахождения. Из современных форм монгольская жаба и песочная змея являются жителями открытых пространств. Вероятно, захоронение фауны происходило в степной палеогеографической обстановке.

Библиография: [41, 109, 234].

Пещера Мудрости

Возраст: нижний эоплейстоцен, одесский фаунистический комплекс.

Герпетофауна: *Serpentes* indet. – 2.

ОЗЕРНОЕ

Местоположение: на восточном берегу оз. Ялпуг у с. Озерное Ренийского района Одесской области (Украина).

Возраст: средний неоплейстоцен.

Генезис: лиманные отложения.

Герпетофауна.

Нижняя толща (Озерное-2) – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 3, *Rana ridibunda* Pallas – 2, *Rana (esculenta)* sp. – 1, *Rana* sp. – 1, *Anura* indet. – 2; *Lacertidae* indet. – 3, *Elaphe* sp. – 1, *Colubrinae* indet. – 1, *Natrix tessellata* (Laur.) – 2, *Natrix* sp. – 3, *Vipera* sp. – 1. **Всего костей – 21.**

Верхняя толща (Озерное-1) – *Bufo raddei* Str. – 1, *Rana* sp. – 2, *Natrix* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 5.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Они происходят из двух костеносных толщ. Если возраст нижней толщи оценивается микротериологами однозначно, как лихвинский, то в отношении верхней имеются разногласия. А.К. Маркова [91] и Л.И. Рековец [140] относят её к сингильскому фаунистическому комплексу, тогда как А.И. Крохмаль [77] – к хазарскому.

Состав амфибий и рептилий в нижней толще заметно разнообразнее, чем в верхней, хотя это различие может зависеть от немногочисленности сбора из последней. Прежде всего следует отметить монгольскую жабу *Bufo raddei*, в настоящее время обитающую в Забайкалье, Монголии и на Дальнем Востоке. Сохранность лобнотеменной кости чесночницы не дает утверждать с уверенностью, но позволяет предположить наличие подвида *Pelobates fuscus dispar*, известного из мучкапских отложений в бассейне Дона. Видовая принадлежность лазающего полоза рода *Elaphe* не ясна, однако, его морфология отлична от позвонков полозов, обитающих ныне в окрестностях местонахождения.

Библиография: [61, 77, 90, 91, 121, 140].

ПАШИНО

Местоположение: в первой надпойменной террасе Днепра у д. Пашино Оршанского района Витебской области Беларусь.

Возраст: верхний неоплейстоцен, верхи верхневалдайского горизонта, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 1, *Bufo* sp. – 1, *Rana temporaria* L. – 1, *Rana* sp. – 7, *Anura* indet. – 1. **Всего костей – 11.**

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Оба вида, определенных в местонахождении, являются обитателями закрытых биотопов. Это свидетельствует о распространении лесов в бассейне палеореки.

Библиография: [52, 109].

ПЕРЕВОЗ

Местоположение: на правом берегу р.Вороны в 500 м вверх по течению от с.Перевоз, в 15 км вверх по течению от г.Уварова Тамбовской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: заполнения нор.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus dispar* Ratnikov – 2, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 11, *Pelobates* sp. – 20, Pelobatidae indet. – 2, Anura indet. – 8; Lacertidae indet. – 2, *Natrix natrix* (L.) – 4, *Natrix* sp. – 6, Colubridae indet. – 1, *Vipera ursini* (Bonaparte) – 3, Serpentes indet. – 2. **Всего костей – 61.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. В местонахождении из земноводных найдены остатки только чесночниц, причем вымершего подвида. В настоящее время их максимальная численность связана с лесостепной и степной природными зонами, однако ареал заходит и в зону смешанных и лиственных лесов. Из пресмыкающихся найдены два вида змей: степная гадюка – типичный обитатель степей, и обыкновенный уж, широко распространенная водная форма. Кроме них, встречены остатки ящериц, размером соответствующие прыткой ящерице. Такой набор форм несомненно свидетельствует о широком развитии открытых степных пространств, что не исключает существование лесных массивов в долинах рек.

Библиография: [85, 87, 105, 109, 141].

ПЕСКИ-1

Местоположение: на левом берегу р.Зельянки у бывшей мельницы на юго-восточной окраине д.Пески Мостовского района Гродненской области Беларусь.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo calamita* Laur. – 1, *Rana temporaria* L. – 2, *Rana ex gr. temporaria* L. – 5, *Rana arvalis* Nilsson – 2, *Rana (temporaria)* sp. – 2, *Rana ridibunda* Pallas – 1, *Rana* sp. – 7, Anura indet. – 16. **Всего костей – 36.**

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Все определенные виды в настоящее время обитают на территории Беларусь. Большинство остатков принадлежит лесным формам. Найдки камышовой жабы и озерной лягушки позволяют предположить, что лес был широколиственный или смешанный, светлый, с полянами и рединами.

Библиография: [53, 58, 109, 162].

ПЕСКИ-2

Местоположение: на левом берегу р.Зельянки у д.Пески Мостовского района Гродненской области Беларусь.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 3, *Rana temporaria* L. – 5, *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana ridibunda* Pallas – 2, *Rana lessonae* Camerano – 2, *Rana* sp. – 30, Anura indet. – 25. **Всего костей – 69.**

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Нахodka пары костей озерной лягушки среди лесных представителей говорит о формировании местонахождения в пределах зоны смешанных и лиственных лесов.

Библиография: [53, 58, 109].

ПЕСКИ-3

Местоположение: в 1 км вниз по течению р.Зельянки от моста у северной окраины д.Пески Мостовского района Гродненской области Беларусь.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 2, *Rana lessonae* Camerano – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 2, *Rana* sp. – 1, *Anura* indet. – 3. **Всего костей – 9.**

Замечания. Материалы получены от А.Н. Мотузко. В этом местонахождении остатки степных видов отсутствуют, что свидетельствует о лесной палеообстановке.

ПЕСКИ-4

Местоположение: на левом берегу р.Зельянки, в 100 м вверх по течению от местонахождения Пески-3 в Мостовском районе Гродненской области Беларуси.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo (bufo)* sp. – 2, *Rana cf. lessonae* Camerano – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 2, *Rana* sp. – 1. **Всего костей – 6.**

Замечания. Материалы получены от А.Н. Мотузко. Батрахофауна представлена только видами закрытых биотопов, свидетельствующих о лесной палеообстановки в бассейне реки.

ПИЛЬНИНСКОЕ

Местоположение: у с.Пильнинское Сергачского района Нижегородской области.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo (bufo)* sp. – 2, *Bufo* sp. – 1, *Rana temporaria* L. – 1, *Rana* sp. – 7, *Anura* indet. – 6. **Всего костей – 17.**

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. Остатки серых жаб и травяной лягушки свидетельствуют о лесной палеообстановке в бассейне реки.

ПЛАСКОВЦЫ

Местоположение: на правом берегу Немана напротив д.Пласковцы Гродненского района Беларуси.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Natrix cf. natrix* (L.) – 1.

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Ареал обыкновенного ужа весьма обширен и охватывает несколько природных зон. Однако отсутствие степных форм делает более вероятной лесную обстановку.

Библиография: [52].

ПОДГОРЫ

Местоположение: в верховьях промоины длиной около 200 м в правом борту устьевой части долины р.Битюг у бывшего с.Подгоры, в 2,75 км к юго-востоку от с.Черкасское Воронежской области.

Возраст: нижний плиоцен (MN 15), молдавский фаунистический комплекс.

Генезис: аллювиальные отложения.

Герпетофауна: *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 3, *Pelobatidae* indet. – 1, *Anura* indet. – 1; *Testudines* indet. – 4, *Lacertidae* indet. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 11.**

Замечания. Сборы – автора. Сохранность костей плохая, хотя даже на таком материале видно, что герпетофауна достаточно богата: есть палеобатрахиды, чесночницы, жабы или лягушки, черепахи, ящерицы и змеи. Остатки плиобатрахусов свидетельствуют о достаточно древнем возрасте местонахождения. Палеогеографическая обстановка не достаточно ясна, однако, сочетание плиобатрахусов с черепахами свидетельствует, скорее всего, о лесостепном ландшафте и теплом климате.

Библиография: [234].

ПОСЕВКИНО

Местоположение: на р.Ворона у с.Посевкино Уваровского района Тамбовской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: заполнения нор.

Герпетофауна: *Hynobiidae* indet. – 1, *Pelobates fuscus dispar* Ratnikov – 1, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 6, *Pelobatidae* indet. – 5, *Bufo raddei* Str. – 10, *Bufo (viridis)* sp. – 5, *Bufo* sp. – 30, *Rana* sp. – 6, *Anura* indet. – 20. **Всего костей** – 85.

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Довольно многочисленная коллекция включает остатки лишь двух достоверных видов, причем подвид чесночкины, *Pelobates fuscus* *dispar*, вероятно, является вымершим, а монгольская жаба в настоящее время обитает намного восточнее Восточной Европы. Обилие остатков обоих видов говорит о развитии открытых пространств в окрестностях местонахождения. Нахodka хвостатого земноводного, единственного обитателя лесов, выглядит странно, но, тем не менее, свидетельствует о наличии закрытых биотопов поблизости от местонахождения.

Библиография: [83, 85, 87, 105, 106, 109, 141].

ПОСУДИЧИ

Местоположение: на правом берегу р. Судость у д.Посудичи Погарского района Брянской области.

Возраст: верхний неоплейстоцен, валдайский надгоризонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana* sp. – 1. **Всего костей** – 3.

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна. Оба определенных вида и ныне обитают в окрестностях местонахождения. Их ареалы охватывают несколько природных зон, в связи с чем точная реконструкция палеогеографической обстановки не возможна. Могла быть любая из зон от лесов до степей.

Библиография: [4].

ПУШКАРИ

Местоположение: высокая пойма р.Десны у с.Пушкири Брянской области.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 1; *Natrix natrix* (L.) – 1. **Всего костей** – 2.

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Идентифицированные современные виды свидетельствуют о распространении лесов в бассейне реки.

Библиография: [109].

РЕПНОЕ

Местоположение: в овраге, проходящем через с.Репное, у пересекающего овраг шоссе на с. Купино Шебекинского района Белгородской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 17, *Pelobatidae* indet. – 8, *Bufo* cf. *raddei* Str. – 2, *Bufo* sp. – 5, *Anura* indet. – 6. **Всего костей** – 39.

Замечания. Сборы Б.В. Глушкова и автора. Сочетание большого количества остатков чесночкин с монгольской жабой указывает на степные условия во время формирования местонахождения. В настоящее время монгольская жаба на территории Восточной Европы не обитает.

Библиография: [108, 109, 169].

РОСЛАВЛЬ

Местоположение: скв. 279 у г.Рославль Смоленской области, на глубине 16,0-18,3 м.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: аллювиальные отложения.

Герпетофауна: *Rana arvalis* Nilsson – 1; *Lacerta* sp. aut *Eremias* sp. – 1. **Всего костей – 2.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Агаджаняна. Отсутствие типичных лесных форм делает более вероятной обстановку степи или лесостепи.

РУДНЫЙ

Местоположение: на окраине г.Новый Оскол Белгородской области, у пос.Рудный, в песчаном карьере непосредственно за базой Новооскольской ГРП.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Сборы – автора.

Проба-3-4:

Генезис: пойменно-старичные отложения.

Герпетофауна – *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Rana temporaria* L. – 3, *Rana (temporaria)* sp. – 2, *Rana* sp. – 9, Anura indet. – 9; *Anguis fragilis* L. – 3, *Lacerta* sp. – 3, *Lacertidae* indet. - 1. **Всего костей – 31.**

Замечания. Травяные лягушки, веретеницы, чесночницы и ящерицы в таких соотношениях могли существовать в условиях смешанного или широколиственного леса.

Проба-5:

Генезис: пойменные или озерные отложения.

Герпетофауна – *Rana temporaria* L. - >2800; *Anguis fragilis* L. – 1, Sauria indet. – 1. **Всего костей – >2800.**

Замечания. В коллекции отсутствуют остатки степных видов, что указывает на лесную обстановку в окрестностях местонахождения, причем веретеница обитает в широколиственных и смешанных лесах. Максимальные размеры особей травяной лягушки из этой популяции составляют 78-81 мм. В настоящее время травяные лягушки такого размера обитают в зоне смешанных лесов южнее С-Петербурга. Возможно, сходные климатические условия существовали во время захоронения герпетофауны.

Проба-10:

Генезис: пойменные или озерные отложения.

Герпетофауна – *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana cf. arvalis* Nilsson – 3, *Rana (temporaria)* sp. – 4, *Rana* sp. – 12, Anura indet. – 5; *Anguis* sp. – 1. **Всего костей – 26.**

Замечания. Сочетание большого количества остромордой лягушки с веретеницей указывает на существование смешанного или лиственного леса в окрестностях местонахождения.

Библиография: [100, 109, 168, 169].

СЕМЕНОВИЧИ

Местоположение: в 5 км к западу от г.п.Узда Минской области Беларуси на правом берегу р.Усы (правый приток Немана), в 100 м вверх по течению от моста по дороге Узда-Могильно у д.Семеновичи

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo cf. bufo* (L.) – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 2, *Bufo* sp. – 1, *Rana temporaria* L. – 2, *Rana lessonae* Camerano – 2, *Rana* sp. – 11, Anura indet. – 16. **Всего костей – 35.**

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. В этой коллекции нет остатков степных видов, что говорит о лесной палеообстановке в бассейне реки.

Библиография: [52, 53, 55, 58, 109].

СЕРГЕЕВКА-2

Местоположение: скв. 218 у с.Сергеевка Рославльского района Смоленской области, на глубине 13,0-16,0 м.

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: аллювиальные отложения.

Герпетофауна: *Salamandrella keyserlingii* Dybowski – 1, *Rana* sp. – 3, Anura indet. – 1; *Natrix* sp. – 1. **Всего костей – 6.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Агаджаняна. Единственный определенный вид, сибирский углозуб, является типичным лесным обитателем.

СЛОБОДА ДВИНСКАЯ

Местоположение: на правом берегу Западной Двины в 250 м ниже по течению от окраины д. Слобода Витебского района Беларуси, в 1,5 км выше устья Усвячи.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Rana* ex gr. *temporaria* L. – 1, *Rana* sp. – 3, Anura indet. – 1. **Всего костей – 5.**

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. Лягушки из группы травяной являются типичными лесными обитателями.

Библиография: [52, 53, 56, 58, 109].

СОГЛАСИЕ-КОРОСТЕЛЕВО

Местоположение: правый берег р. Вороны, в промоине между хутором Согласие и д. Коростелево в 3 км ниже по течению от ж/д моста близ пос. Мучкапский Уваровского района Тамбовской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Natrix* sp., forma A – 1. **Всего костей – 3.**

Замечания. Местонахождение открыто Р.В. Красненковым. Сборы – А.К. Агаджаняна. В коллекции отсутствуют виды, обитающие ныне на Восточно-Европейской равнине, при этом уж-вымершая форма, а монгольская жаба ныне распространена за Байкалом. Найдки зеленых жаб указывают на развитие степных ландшафтов в бассейне реки.

Библиография: [65, 105, 109, 129].

СРЕДНЯЯ АХТУБА

Местоположение: у пос. Средняя Ахтуба Астраханской области.

Возраст: голоцен, современный фаунистический комплекс.

Генезис: заполнение нор

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 23, *Pelobates* sp. – 133, *Bufo viridis* Laur. – 1, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 22, *Rana ridibunda* Pallas – 19, *Rana* cf. *lessonae* Camerano – 1, *Rana* sp. – 158, Anura indet. – 145; *Lacerta agilis* L. – 1, *Lacerta* cf. *agilis* L. – 1, *Lacerta* sp. – 5, *Sauria* indet. – 3, *Natrix tessellata* (Laur.) – 25, *Natrix* sp. – 13, *Vipera ursini* (Bonaparte) – 1, *Vipera* sp. – 7, *Serpentes* indet. – 67. **Всего костей – 627.**

Замечания. Сборы – И.В. Кирилловой. Подавляющее большинство составляют кости представителей открытых биотопов. Вероятно во время существования этой фауны в окрестностях местаонахождения были распространены степные пространства. Процент остатков форм закрытых биотопов, к которым относятся серая жаба и прудовая лягушка, невелик, но они указывают на существование лесных или кустарниковых массивов.

СТАРАЯ КАЛИТВА

Местоположение: в левом борту левого самого восточного крупного отвершка (200 м от его устья), впадающего в овраг Липовый западнее северной окраины с. Старая Калитва Россоншанского района Воронежской области.

Генезис: русловой аллювий.

Проба-1:

Возраст: средний плиоцен (MN 16), уривский фаунистический комплекс.

Герпетофауна – *Pliobatrachus* cf. *langhae* Fejervary – 9, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 4, *Bufo* sp. – 9, *Rana* sp. – 3, Anura indet. – 4; *Testudines* indet. – 48, *Eryx* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 2. **Всего костей – 81.**

Проба-2:

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Герпетофауна – *Pliobatrachus* cf. *langhae* Fejervary – 1, *Bombina* sp. – 1, *Pelobates fuscus* (Laur.) – 1, *Pelobates* sp. – 13, *Bufo* cf. *raddei* Str. – 1, *Bufo viridis* Laur. – 1, *Bufo* sp. – 2, *Anura* indet. – 7; *Testudines* indet. – 20, *Lacerta* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 49.

Замечания. Сбор фауны производился автором из двух слоев, существенно отличающихся по геологическому возрасту. В обеих коллекциях сохранность костей очень плохая, видовых определений очень мало, присутствуют формы, ныне на территории Восточной Европы не обитающие. Из-за небольшого количества видовых определений реконструкция палеообстановки весьма затруднена. Остатки плиобатрахусов, считающихся водными лесными формами, и количество которых в пробе-1 особенно велико, свидетельствуют о существовании лесных массивов по берегам водоемов. О благоприятной обстановке говорят также остатки черепах, многочисленных в обеих коллекциях. Нахodka песчаного удавчика в первой пробе свидетельствует о наличии открытых пространств и более теплом, а возможно – и более сухом, чем сейчас, климате. На наличие открытых пространств в ильинское время указывают находки жаб из группы зеленой и настоящих ящериц. Возможно, что в это время на этой территории монгольская и зеленая жабы существовали вместе. Наличие открытых и закрытых биотопов свидетельствует о лесостепной ландшафтной обстановке и в позднеплиоценовое, и в ильинское время.

Библиография: [118, 234].

ТИМОШКОВИЧИ

Местоположение: у д.Барановичи (бывш.Тимошковичи) Кареличского района Гродненской области Беларусь, в средней части оврага, устье которого выходит в долину р.Невды (бассейн Немана).

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: болотные осадки.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 2, *Bufo* sp. – 3, *Rana dalmatina* Bonaparte – 1, *Rana* sp. – 4, *Anura* indet. – 12. **Всего костей** – 23.

Замечания. Материалы получены от П.Ф. Калиновского. В этой батрахофауне представлены лишь лесные формы, причем прыткая лягушка является обитателем широколиственных лесов. Вероятно, аналогичная обстановка существовала в окрестностях местонахождения во время его формирования.

Библиография: [52, 53, 56, 58, 109].

ТИХОНОВКА

Местоположение: в карьере на правом берегу р.Арапки (приток р.Молочной) у с.Тихоновка Запорожской области Украины.

Возраст: нижний неоплейстоцен, петропавловский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: аллювиальные отложения.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 5, *Bufo* sp. – 1, *Anura* indet. – 4; *Natrix* sp. – 1. **Всего костей** – 11.

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Палеогеографическая обстановка не может быть надежно определена из-за отсутствия видовых определений. Однако большое количество чесночниц делает наиболее вероятным степной-лесостепной ландшафт.

Библиография: [85, 87].

ТРОСТНЯНКА

Местоположение: на левом коренном берегу р.Хопер, на западной окраине с.Тростнянка, в 10 км от г.Балашов Саратовской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: заполнение нор.

Герпетофауна: *Bufo raddei* Str. – 1.

Замечания. Сборы – Н.Е. Казанцевой. Единственная кость вида открытых биотопов указывает на существование степных пространств в окрестностях местонахождения. Монгольская жаба в настоящее время на территории Восточной Европы не обитает.

Библиография: [76, 109].

УРЫВ

Местоположение: на правом обрывистом берегу р.Дон, в 300 м выше по течению от пристани парома с.Урыв Воронежской области.

Проба-1:

Возраст: средний плиоцен (MN 16), уривский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна – *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 3, *Anura* indet. – 3; *Testudines* indet. – 11, *Lacertidae* indet. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 19.

Проба-2:

Возраст: средний плиоцен (MN 16), уривский фаунистический комплекс.

Генезис: осадки заболоченной поймы.

Герпетофауна – *Urodela* indet. – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Rana* sp. – 2, *Anura* indet. – 5. **Всего костей** – 9.

Замечания. Местонахождение открыто Р.В. Красненковым. Сборы – А.К. Агаджаняна и автора. Сохранность материала в обеих пробах очень плохая, видовых определений почти нет, но при этом наблюдается присутствие вымерших форм. Для реконструкции палеообстановки данных не хватает, однако наличие форм закрытых биотопов позволяет предположить наличие лесных массивов в бассейне реки.

Библиография: [67, 69, 102, 109, 118, 234].

ХОЛКИ

Местоположение: на окраине с.Холки Чернянского района Белгородской области, непосредственно выше устья р.Холок, в стенке мелового карьера.

Возраст: нижний неоплейстоцен, ильинский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates fuscus* (Laur.) – 4, *Pelobates* sp. – 10, *Bufo bufo* (L.) – 1, *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo* sp. – 1, *Rana* sp. – 3, *Novooskolia cristata* Ratnikov – 2, *Novooskolia* sp. – 1, *Anura* indet. – 3; *Lacerta* sp. – 8, *Natrix* sp. – 1, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 37.

Замечания. Сборы Б.В. Глушкова и автора. Сохранность костей плохая, тем не менее имеются видовые определения и видно, что фауна была достаточно разнообразна. Кроме современных восточно-европейских представителей имются остатки вымершей формы, а также монгольской жабы, ныне обитающей в Забайкалье, Монголии и Приморье. В составе герпетофауны имеются и лесные и степные виды, что в сочетании с большим количеством чесночниц свидетельствует о лесостепной обстановке в бассейне реки. Остатки крупных жаб, достигших длины 110–115 мм, вероятно, связаны с более теплым климатом, чем в настоящее время.

Библиография: [106, 108, 109, 169, 229].

ЧЕРНЯНКА

Местоположение: правый борт р.Оскол, напротив южной окраины с.Чернянка Белгородской области, в карьере кирпичного завода.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: делювиально-солифлюкционные отложения.

Герпетофауна.

Проба-3 – *Bufo viridis* Laur. – 5, *Bufo (viridis)* sp. – 14, *Bufo* sp. – 28, *Anura* indet. – 58. **Всего костей** – 105.

Проба-5 – *Bufo viridis* Laur. – 6, *Bufo (viridis)* sp. – 1, *Bufo* sp. – 30, *Anura* indet. – 21; *Vipera* sp. – 1. **Всего костей** – 59.

**Проба 5д – *Bufo viridis* Laur. – 30, *Bufo (viridis)* sp. – 32, *Bufo* sp. – 136, Anura indet. – 195.
Всего костей – 393.**

Замечания. Сборы – автора. Все пробы одновозрастны и содержат остатки только степных жителей.

Библиография: [86, 87, 109, 169, 170].

ЧЕРНЫЙ ЯР-НИЖНЕЕ ЗАЙМИЩЕ

Местоположение: на правом берегу р. Волги от с. Черный Яр до Нижнего Займища Ахтубинского района Астраханской области.

Возраст: средний неоплейстоцен, среднерусский надгоризонт, хазарский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bombina variegata* (L.)- 1, *Pelobates fuscus* (Laur.)- 4, *Pelobates* cf. *fuscus* (Laur.)- 1, *Pelobates* sp.- 9, *Bufo raddei* Str.- 5, *Bufo* cf. *raddei* Str.- 1, *Bufo (viridis)* sp.- 4, *Bufo (bufo)* sp.- 2, *Bufo* sp.- 9, *Rana lessonae* Camerano- 2, *Rana (esculenta)* sp.- 2, *Rana arvalis* Nilsson- 6, *Rana (temporaria)* sp.- 1, *Rana* sp.- 24, Anura indet.- 17; *Lacerta agilis* L.- 9, *Lacerta* cf. *agilis* L.- 4, *Lacertidae* indet.- 1, *Natrix natrix* (L.)- 5, *Natrix* cf. *tesselata* (Laur.)- 7, *Natrix* sp.- 1, *Elaphe longissima* (Laur.)- 10, *Elaphe* cf. *longissima* (Laur.)- 1, *Elaphe* sp. - 1, *Colubrinae* indet.- 10, *Vipera ursini* (Bonaparte) - 2, *Serpentes* indet.- 4. **Всего костей – 143.**

Замечания. Сборы – А.К. Агаджаняна, Л.П. Александровой и И.В. Кирилловой. Костные остатки происходят из различных мест на протяжении разреза, но из одного стратиграфического уровня. Систематический состав герпетофауны весьма разнообразен и включает представителей семи семейств: круглоязычные, чесночницы, жабы, лягушки, ящерицы, ужевые и гадюковые змеи. Ряд видов из этого списка обитает ныне на значительном расстоянии от местонахождения, причем среди них есть и восточные (*Bufo raddei*), и южные (*Colubrinae*), и западные (*Bombina variegata*, *Elaphe longissima*) формы. Большинство остатков земноводных и пресмыкающихся принадлежит видам открытых пространств (зеленые жабы, ящерицы, водяной уж и степная гадюка), количество которых почти в два раза превышает количество остатков видов закрытых биотопов (серые жабы, прудовая и остромордая лягушки, эскулапов полоз). Учитывая то, что скорость разрушения органических остатков в условиях леса значительно выше, чем в условиях степи [2], можно предположить лесостепную обстановку во время формирования местонахождения. Этому не противоречит большое количество остатков чесночниц. Вероятно, развитие получили и влажные высокотравные луга.

Библиография: [8, 10, 59, 93, 130, 141].

ЧИГИРИН

Местоположение: в старом карьере кирпичного завода у г. Чигирин Черкасской области Украины на левом берегу р. Сокиндривки в правобережье Среднего Днепра.

Возраст: средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт, сингильский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 2, *Bufo verrucosissimus* Pallas – 2, *Bufo raddei* Str. – 1, *Bufo (viridis)* sp. – 2, *Bufo* sp. – 4, *Rana* cf. *ridibunda* Pallas – 1, *Rana arvalis* Nilsson – 1, *Rana* sp. – 13, Anura indet.- 7; *Natrix natrix* (L.) – 1, *Natrix* sp. – 3, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей – 38.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. В захоронении присутствуют как виды, живущие ныне в бассейне среднего Днепра, так и виды, ареал которых сейчас расположен за пределами Восточно-Европейской равнины (*B. verrucosissimus*, *B. raddei*). Лесные и степные формы содержатся в примерно одинаковых количествах, что позволяет предположить лесостепную обстановку.

Библиография: [83, 85, 105, 109].

ЧИШМИКОЙ

Местоположение: на восточной окраине с. Чишмикой справа от дороги, ведущей на ж/д станцию Этулия Вулканештского района Молдовы.

Возраст: нижний эоплейстоцен, одесский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Bufo cf. calamita* Laur. – 1, *Bufo* sp. – 1, *Rana* sp. – 2, *Lacerta cf. agilis* L. – 1, *Eryx* sp. – 1, *Colubrinae* indet. – 3, *Serpentes* indet. – 1. **Всего костей** – 10.

Замечания. Материалы получены от Л.П. Александровой. Сохранность костей плохая, тем не менее наблюдается большое количество форм, морфологически отличающихся от современных. Такие формы, как *Bufo cf. calamita*, *Lacerta cf. agilis* и *Eryx* связаны с развитием открытых пространств, но условия обитания *Colubrinae* не известны. Таким образом, в бассейне реки могли существовать степные или лесостепные условия.

Библиография: [32, 60, 61, 135, 139].

ШКУРЛАТ

Местоположение: в юго-западной стенке Павловского гранитного карьера вблизи д.Шкурлат Павловского района Воронежской области.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: осадки заболоченной поймы.

Герпетофауна: *Bufo bufo* (L.) – 1, *Bufo* sp. – 1, *Rana (esculenta)* sp. – 2, *Rana* sp. – 15, *Anura* indet. – 4; *Emys orbicularis* – 16, *Testudines* – 12, *Lacerta agilis* L. – 1, *Coronella austriaca* Laur. – 1.

Всего костей – 25.

Замечания. Местонахождение открыто Л.Т. Шевыревым. Сборы – автора. Из определенных видов два (обыкновенная жаба и медянка) – обитатели закрытых биотопов. Прыткая ящерица распространена очень широко. Это позволяет предположить существование лесной обстановки в окрестностях местонахождения.

Библиография: [86, 87, 109, 181, 182].

ЭЛЬТИГЕН

Местоположение: карангатская терраса Черного моря у с. Эльтиген Молдовы.

Возраст: верхний неоплейстоцен, микулинский горизонт, верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: лагунное.

Герпетофауна: *Pelobates* sp. – 1, *Rana cf. ridibunda* Pallas – 1; *Lacerta cf. viridis* (Laur.) – 1. **Всего костей** – 3.

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. В составе герпетофауны отсутствуют лесные виды, что говорит о широком развитии открытых пространств во время формирования местонахождения.

Библиография: [87, 90].

ЭТУЛИЯ

Местоположение: в долине р.Кагул, в овраге между с.Этулия и с.Новая Этулия Вулканештского района Молдовы.

Возраст: нижний плиоцен (MN 15), молдавский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobatidae* indet. – 1, *Bufo* sp. – 1, *Natrix* sp. – 1. **Всего костей** – 3.

Сборы – Л.П. Александровой.

Библиография: [11, 32, 60, 61, 183].

ЯБЛОНОВЕЦ

Местоположение: на северной окраине с.Яблоновец, в обрыве правого берега р.Матыра в Тамбовской области

Возраст: нижний неоплейстоцен, мучкапский горизонт, тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: озерные осадки.

Герпетофауна: *Pliobatrachus cf. langhae* Fejervary – 2, *Bufo verrucosissimus* Pallas – 3, *Bufo bufo* (L.) – 1, *Bufo* sp. – 4, *Rana schechmaniensis* Ratnikov – 2, *Rana cf. temporaria* L. – 1, *Rana cf.*

lessonae Camerano – 1, Anura indet.- 4, *Emys* cf. *orbicularis* (L.) – 1, Testudines indet.- 2, *Natrix* cf. *natrix* (L.) – 1. **Всего костей – 22.**

Замечания. Сборы – Р.В. Красненкова и Н.Е. Казанцевой. Фауна довольно разнообразна в видовом отношении, что уже является показателем благоприятной климатической обстановки. В её составе есть и вымершие формы (*Pliobatrachus* cf. *langhae*, *Rana schechmaniensis*), и современный вид, ныне обитающий на Кавказе (*Bufo verrucosissimus*), и нынешние жители Тамбовской области. Большинство костей принадлежит лесным формам. Нахodka болотной черепахи ограничивает палеогеографические условия зоной лиственного или смешанного леса. Большое количество остатков крупных особей бесхвостых земноводных связано, вероятно, с более теплым климатом, чем ныне.

Библиография: [80, 107, 109, 118].

ЯБЛОЧКОВО

Местоположение: в песчаном карьере в 2,5 км от устья балки Озерецкий Лог, впадающей в долину р.Короча, у с.Яблочково Шебекинского района Белгородской области.

Возраст: нижний неоплейстоцен, петропавловский горизонт; тираспольский фаунистический комплекс.

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна: *Pelobates* sp.- 3, *Pelobatidae* indet.- 1, *Rana* cf. *ridibunda* Pallas – 1, *Rana* sp.- 3, Anura indet.- 2. **Всего костей – 10.**

Замечания. Сборы – Б.В. Глушкова и автора. Сохранность материала плохая. Единственный определенный вид, озерная лягушка, является обитателем степной и лесостепной зон.

Библиография: [108, 109, 169].

ЯСАКОВО (ТРОИЦА)

Местоположение: у с.Троица на правом берегу р.Оки, в 40 км ниже по течению от Рязани

Проба-1.

Возраст: нижний неоплейстоцен, донской горизонт; тираспольский фаунистический комплекс .

Генезис: русловой аллювий.

Герпетофауна – *Bufo* sp.- 2, *Rana* cf. *arvalis* Nilsson – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp.- 11, Anura indet.- 5. **Всего костей – 20.**

Проба-2.

Возраст: верхний неоплейстоцен, средневалдайский горизонт; верхнепалеолитический фаунистический комплекс.

Генезис: стариично-болотные отложения.

Герпетофауна – *Bufo (bufo)* sp. – 1, *Bufo* sp.- 2, *Rana* cf. *lessonae* Camerano – 1, *Rana (temporaria)* sp. – 1, *Rana* sp.- 5, Anura indet.- 1. **Всего костей – 11.**

Замечания. Материалы получены от А.К. Марковой. Обе коллекции представлены костями плохой сохранности и включают только современные формы закрытых биотопов.

Библиография: [84, 85, 87].

Глава 8

ДИНАМИКА ГЕРПЕТОФАУНЫ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ РАВНИНЫ И ЕЁ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Признаваемое европейскими палеогерпетологами постоянство герпетофауны в позднем кайнозое, очевидно, исключает её стратиграфическое использование. Однако, некоторые попытки в этом направлении предпринимались. G. Böhme [191] обратил внимание на последовательное появление некоторых видов в течение межледниковых и предложил схему, согласно которой возможно по ископаемым ассоциациям земноводных и пресмыкающихся определить стадию климатического цикла:

1. В течение всей холодной стадии на свободных от льда территориях присутствует единственный вид – *Rana temporaria*.
2. В течение последней фазы холодной стадии появляются *Bufo bufo*, *Rana arvalis* и *Vipera berus*.
3. В течение ранней фазы теплой стадии появляются *Rana dalmatina*, *Rana lessonae*, *Triturus cristatus*, *Triturus vulgaris*, *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *Coronella austriaca* и *Natrix natrix*.
4. Следующие виды характеризуют теплый климатический оптимум: *Salamandra salamandra*, *Bombina bombina*, *Hyla arborea*, *Pelobates fuscus*, *Rana ridibunda*, *Lacerta viridis*, *Elaphe longissima* и *Emys orbicularis*.
5. В начале поздней фазы теплой стадии появляются *Bufo calamita* и *Bufo viridis*.
6. Видовая характеристика конца теплой стадии и начала холодной следующая: *Rana temporaria*, *Bufo viridis*, *Lacerta vivipara* и *Vipera berus*.

J.A.Holman [217] отмечает, что эта схема до сих пор хорошо работала в Британии, не отзываюсь о её применении в континентальной Европе. Нам же хотелось бы отметить, что эта схема и не сможет работать в большинстве регионов, так как привязана именно к видам, которые не могут появляться одновременно на большой территории. Состав видов, к примеру, в оптимуме межледниковых сильно зависит от конкретного положения изучаемого местонахождения в пространстве, которому в эти промежутки времени была свойственна географическая зональность, и следовательно – от природной обстановки в том месте. Кроме этого, выпадение тех или иных видов из захоронения по тафономическим или экологическим причинам в данной схеме никак не учитывается и, следовательно, ведет к ошибкам в интерпретации.

Фазы межледниковых гораздо надежнее определяются в связи с направленной и последовательной сменой природных зон, наблюдающейся в каждом ритме [25]. Конечный этап оледенения и начальный этап межледниковых отличаются большей сухостью, чем конечный этап межледниковых и начальный оледенения. Таким образом, смена природных условий в пределах климатического ритма происходила в следующей последовательности: ксероморфные степи – лесостепи – леса широколиственные и смешанные – темнохвойные (таежные) леса – холодные лесостепи (тундры). Эта последовательность так или иначе могла быть упрощена в зависимости от географического положения местности.

Накопленные к настоящему времени материалы по земноводным и пресмыкающимся, происходящие более чем из 88 разновозрастных местонахождений южной половины Восточно-Европейской равнины, позволяют рассмотреть распределение амфибий и рептилий во времени и проследить динамику герпетофауны региона в позднем кайнозое. При этом совместное захоронение различных групп позвоночных в континентальных отложениях даёт возможность опереться на данные о геологическом возрасте местонахождений в рамках биостратиграфической схемы, разработанной по остаткам млекопитающих. Такая работа, касающаяся только бесхвостых земноводных, уже проводилась нами [103, 104, 109, 111, 227].

На таблице 2 показано распределение изученных местонахождений во времени и пространстве. Числа соответствуют нумерации местонахождений на рис. 1. Они расположены по горизонтали в соответствии с положением в пределах нынешних природных зон. Вертикальное расположение в пределах горизонта или зоны Мейна отражает реконструированный палеоландшафт: снизу вверх степь, лесостепь или лес. Как видно, некоторые стратиграфические горизонты оказались

Таблица 2.

Местонахождения и этапы развития герпетофауны

Плиоцен	Эоплейстоцен	Неоплейстоцен	Раздел, надраздел, отдель	Звено	Фаунистические комплексы	Горизонты, надгоризонты и зоны Мейна	Местоположение фаун			Характеристика герпетофауны
							Современная лесная зона	Современная лесо-степная зона	Современная степная зона	
Плиоцен	Неоплейстоцен	Верхнепалеолитический	Современный	Современное	Современный	Голоцен	9,16,22,30,40,44, 45,58,60,64,68,70	1 26/2	72	Виды, обитающие ныне на Восточно-Европейской равнине. Находки <i>Bufo viridis</i> многочисленны.
					Хазарский	Голоценовый	8,56 7,63	88/2		
			Среднее	Среднее	Микулинский	Валдайский	23,47,59,74,35?	67,83 48?,50 17,79	51,84	
					Лихвинский	Среднерусский	32,35?	25 3	80	Современные виды, включая <i>B. raddei</i> и др.. Редкие находки вымерших форм.
					Окский					
		Тираспольский	Нижнее	Нижнее	Мучкапский	Мучкапский	69,86 66	24 31,36,38,39,62 15,57		Преобладание современных форм, включая не обитающих ныне на Восточно-Европейской равнине (<i>Bufo raddei</i> и др.). Много вымерших форм, в том числе <i>Pliobatrachus cf. langhae</i> .
					Донской			88/1		
			Ильинский	Среднее	Ильинский		5	26/1 4,14,18,73/2,78 42,65,71,76	6	
					Покровский					
					Петропавловский					
							27,52,87		75	
			Таманский	Верхнее						Малочисленные современные виды, в том числе <i>Bufo raddei</i> и <i>Eryx</i> sp..
									28,37	
									82	
Плиоцен	Эоплейстоцен	Хапровский	Нижнее	Нижнее	Хапровский	MN 17			41/в	Подавляющее количество вымерших видов. Большая часть современных ныне не обитает на изучаемой территории
					Уривский	MN 16	2	33,77/1,77/2 11,61,73/1	12, 20,34,41/н 10,54	
					Молдавский	MN 15		61	49 85? 54	

не охарактеризованными герпетофауной, тогда как другие (ильинский, мучкапский, лихвинский, микулинский и голоценовый) охарактеризованы большим количеством местонахождений. Подавляющее большинство плиоценовых и все эоплейстоценовые местонахождения расположены в пределах нынешнего распространения зоны степей, большинство нижне- и средненеоплейстоце-

новых – в пределах зоны лесостепей, а большинство верхненеоплейстоценовых-голоценовых – зоны лесостепей и лесов.

Наиболее древние коллекции амфибий и рептилий происходят из четырех местонахождений зоны MN 15. Герпетофауна Этулии очень малочисленна и плохой сохранности, позволяющая лишь признать существование в то время чесночниц, жаб и ужей. Но фауна из Мусаида гораздо более интересна: здесь обнаружены остатки крупного хвостатого земноводного (*Mioproteus* sp.) и эскулапова полоза *Elaphe longissima*, позволяющих реконструировать лесной ландшафт. В местонахождении Подгоры встречены кости *Pliobatrachus* cf. *langhae* и ближе не определимые остатки чесночниц, черепах, ящериц и змей. Наиболее многочисленные сборы получены в двух пещерах Одесских катакомб, откуда определены чесночницы *Eopelobates* sp. и *Pelobates syriacus*, жабы *Bufo raddei* и *Bufo planus*, ящерица *Lacerta* aff. *agilis*, а также змеи *Psammophis* sp. и *Vipera* sp.

Зона Мейна MN 16 охарактеризована большим количеством местонахождений, причем в расположенных в пределах нынешней зоны степи реконструируются как степные, так и лесостепные обстановки, в расположенных в лесостепной зоне – лесостепные и лесные. Большинство форм сейчас не обитает в данной местности. Видовой состав степной ассоциации местонахождения Балены – *Pseudopus apodus* и *Vipera* sp.. В лесных герпетокомплексах встречены *Triturus* cf. *alpestris*, *Pliobatrachus* cf. *langhae*, *Pelobates fuscus*, *Ranomorphus similis*, *Bufo verrucosissimus*, *Bufo belogoricus*, *Rana lessonae*, *R. ridibunda*, *Anguis fragilis*, *Lacerta* cf. *agilis*, *Eryx* sp., *Coluber* cf. *viridiflavus*, *Natrix natrix*, *Natrix* sp. forma B, а также неопределенные зеленые жабы, бурые лягушки и гадюки.. Состав лесостепных ассоциаций значительно многообразнее: кроме большинства уже указанных форм здесь найдены *Mioproteus* sp., *Latonia* sp., *Liventsovka jucunda*, *Eopelobates* sp., *Pelobates syriacus*, *Bufo bufo*, *Bufo raddei*, *Bufo viridis* (единственная кость), *Bufo albus*, *Bufo planus*, *Rana yalpugiensis*, *Varanus* sp., *Lacerta agilis*, *L. viridis*, *Coluber* aff. *ravergieri*, *Coronella* aff. *austriaca*, *Eryx* sp., *Elaphe* aff. *dione*, *E. longissima*, *E. cf. rufodorsata*, *Psammophis* sp., *Colubrinae* forma A-G, *Natrix tessellata*, *Natrix* sp. forma A, *Vipera ursini*. Большинство из этих видов не обитает ныне на изучаемой территории.

Герпетофауна харковского фаунистического комплекса (MN 17) охарактеризована только одним местонахождением (Ливенцовка, верх), где встречены *Bufo albus*, *Bufo raddei*, *Liventsovka jucunda*, *Lacerta* cf. *viridis*, *Natrix* cf. *natrix*, а также неопределенные чесночницы, лягушки, ящерицы и гадюки. Наиболее вероятен здесь степной палеоландшафт.

Если рассмотреть реконструируемые палеогеографические обстановки в местонахождениях, расположенных в пределах степной зоны, в целом по плиоцену, то вверх по стратиграфической шкале наблюдается увеличение роли степных биотопов, что, вероятно, свидетельствует о постепенном иссушении климата к концу плиоцена. Правда, в пределах лесостепной зоны такая тенденция не прослеживается.

Информация об эоплейстоценовых герпетофаунах исходит из трех местонахождений, расположенных в пределах степной зоны. Во всех трех местонахождениях реконструируются открытые степные пространства. Наиболее древнее из них (Чишикиой) характеризует одесский фаунистический комплекс и содержит остатки *Bufo* cf. *calamita*, *Lacerta* cf. *agilis*, *Eryx* sp., неопределенных лягушек и ужовых змей. Два других местонахождения (Карай-Дубина и Крыжановка) характеризуют таманский фаунистический комплекс. Из них определены *Pelobates* sp., *Bufo raddei*, *Rana* cf. *arvalis*, *Elaphe* cf. *longissima* и *Natrix* sp..

К петропавловскому горизонту нижнего неоплейстоцена отнесены герпетофауны четырех местонахождений, располагающихся в пределах степной и лесостепной зон. Все они формировались в условиях широкого развития степных пространств и содержат остатки современных форм: *Pelobates* sp., *Bufo raddei*, *Rana* cf. *ridibunda*, *Lacerta* cf. *agilis*, *Natrix* sp., *Vipera ursini*.

Большинство местонахождений ильинского возраста сосредоточено в пределах лесостепной зоны, и формирование их происходило в условиях степного, лесостепного и лесного ландшафта. Только одно местонахождение расположено сейчас в пределах степной зоны, и одно – в пределах лесной. Образование последнего также происходило в условиях леса. Степные герпетокомплексы содержат следующий набор форм: *Pelobates fuscus*, *Pelobates syriacus*, *Bufo raddei*, *Rana* cf. *ridibunda*, *Natrix* sp. forma A, а также неопределенные остатки ящериц и гадюк. В лесных ассоциациях обнаружены *Triturus* cf. *cristatus*, *Bufo verrucosissimus*, *Rana arvalis*, *Anguis fragilis*, *Lacerta* cf. *agilis*, *Elaphe dione*, *Natrix natrix*, *Vipera* cf. *berus* и неопределенные до вида чесночницы. Лесостепные герпетокомплексы значительно более богаты видами и, кроме перечисленных форм, содержат

вымершие *Pliobatrachus cf. langhae*, *Novooskolia cristata*, *Natrix* sp. forma B и современные *Bombina* cf. *variegata*, *Bufo bufo*, *Bufo viridis* (единственная кость), *Lacerta* cf. *agilis*, *Natrix* cf. *tesselata*.

Герпетофауна, датируемая донским временем, найдена в единственном местонахождении в пределах лесостепной зоны, и по ней предполагается лесной ландшафт. Здесь встречены *Rana* cf. *arvalis* и не определимые до вида жабы и бурые лягушки (скорее всего, травяные).

Большое количество местонахождений приурочено к мучкапскому горизонту. Большинство из них расположено в пределах современной лесостепной зоны, и в них реконструируются степные, лесостепные и лесные обстановки. Три местонахождения находятся в пределах лесной зоны. В составе степных герпетокомплексов встречены *Bombina variegata*, *Pelobates fuscus*, *Pelobates fuscus dispar*, *Bufo raddei*, *Rana arvalis*, *Eremias* aff. *arguta*, *Natrix natrix*, *Natrix* sp. forma B, *Vipera ursini*. В лесных ассоциациях найдены *Salamandrella keyserlingii*, *Pliobatrachus* cf. *langhae*, *Bufo bufo*, *Bufo verrucosissimus*, *Rana temporaria*, *Rana arvalis*, *Rana schechmaniensis*, *Rana lessonae*, *Natrix natrix*. В лесостепных герпетокомплексах данный список дополняется следующими формами: *Triturus vulgaris*, *Alytes* sp., *Bombina bombina*, *Bufo calamita*, *Rana ridibunda*, *Lacerta agilis*, *Vipera berus*.

Местонахождения лихвинского возраста сосредоточены в пределах лесостепной и лесной зон. Лишь одно находится в современной степной зоне. В них также реконструируются три типа палеоландшафтов. Ассоциации степного облика включают *Pelobates fuscus*, *Bufo raddei*, *Rana ridibunda*, *Natrix tessellata*, а также неопределенных ящериц, полоза и гадюку. В составе лесных ассоциаций найдены *Negatchevkia donensis*, *Bufo bufo*, *B. verrucosissimus*, *Bufo raddei*, *Bufo* cf. *calamita*, *Rana temporaria*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix*. В лесостепных встречаются дополнительно *Triturus vulgaris*, *T. cristatus*, *Triturus* cf. *alpestris*, *Bombina* sp., *Rana lessonae*, *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *Vipera* aff. *berus*.

Со среднерусским надгоризонтом связаны серия местонахождений Черный Яр-Нижнее Займище в степной зоне на Волге и три местонахождения в пределах лесостепной и лесной зон. Этим же зонам соответствуют реконструемые палеообстановки. Встреченная здесь герпетофауна включает следующие формы: *Bombina variegata*, *Pelobates fuscus*, *Bufo raddei*, *Bufo bufo*, *Rana lessonae*, *R. arvalis*, *R. temporaria*, *Lacerta agilis*, *Elaphe longissima*, *Natrix natrix*, *Natrix* cf. *tesselata*, *Vipera ursini*.

Большая часть местонахождений микулинского возраста расположена в пределах современной лесостепной зоны. В них реконструируются степные, лесостепные и лесные ландшафты. Несколько местонахождений находятся в лесной и два – в степной зоне, и их формирование происходило в сходных условиях. Степные ассоциации включают *Pelobates fuscus*, *Bufo viridis*, *Rana* cf. *ridibunda*, *Emys* cf. *orbicularis*, *Lacerta* cf. *viridis*, *Natrix* cf. *natrix*, *Vipera* sp.. В лесных ассоциациях встречаются *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Rana* (*esculenta*) sp., *Rana arvalis*, *R. dalmatina*, *R. temporaria*, *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *Coronella austriaca*, *Natrix* cf. *natrix*.

Несколько местонахождений сформировались в валдайское время, правда или в течение теплого межстадиала, или после отступания ледника. В них реконструируются лесные или лесостепные обстановки. Состав герпетофауны в них следующий: *Pelobates fuscus*, *Bufo bufo*, *Bufo* cf. *viridis*, *Rana* cf. *lessonae*, *R. arvalis*, *R. temporaria*, *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *Coronella austriaca*, *Natrix* cf. *natrix*, *Vipera ursini*.

Почти все изученные голоценовые герпетофауны расположены в зоне лесов и в них реконструируется сходная палеообстановка. Лишь три местонахождения приурочены к зонам степи и лесостепи с аналогичными условиями во время их формирования. Лесные ассоциации имеют следующий систематический состав: *Bufo bufo*, *B. viridis*, *B. calamita*, *Rana lessonae*, *R. ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria*, *Anguis fragilis*, *Natrix natrix*, *N. tessellata*, *Vipera berus*. К этому списку из степной и лесостепной ассоциаций добавляются еще *Pelobates fuscus*, *Lacerta agilis* и *Vipera ursini*.

Следует особо обсудить герпетофауны местонахождений Кашпир, Красная Лука и Морозовка, где оценка геологического возраста вызывает разногласия. Возраст фауны Кашпира был оценен по мелким млекопитающим как поздненеоплейстоценовый. При этом в составе герпетофауны мы наблюдаем несколько костей монгольской жабы *Bufo raddei*, обитающей в настоящее время за Байкалом. Как видно из предыдущего текста, эти находки не характерны для данного возраста: в верхнем неоплейстоцене становятся массовыми остатки зеленой жабы *Bufo viridis*, и мы рассматриваем это местонахождение среди средненеоплейстоценовых. Кроме монгольской жабы здесь встречены также остатки *Rana* cf. *ridibunda*, *Rana* cf. *arvalis* и *Lacerta agilis*.

В герпетофауне местонахождения Красная Лука Нижегородской области, датированного по мелким млекопитающим верхним неоплейстоценом, встретились остатки двух змей: эскулапова полоза *Elaphe longissima*, ныне обитающего в южной Молдавии, юго-западной Украине и на Кавказе [17], и кошачьей змеи *Telescopus* sp., различные виды которой населяют ныне южную Европу, юго-западную Азию и Африку [17]. Хотя находки мигрантов возможны и в последнем межледниковых, мы не исключаем возможности отнесения и этой фауны к среднему неоплейстоцену, т. к. все изученные до сих пор верхненеоплейстоценовые коллекции содержали остатки только видов, обитающих недалеко от местонахождений [126, 232]. В ассоциации амфибий и рептилий здесь присутствуют также *Rana temporaria*, *Rana* cf. *ridibunda*, *Lacerta* cf. *agilis*, *Natrix natrix*.

В местонахождении Морозовка встречены одновременно по одной кости монгольской и зеленой жаб. Эти находки не противоречат возрасту, определенному по мелким млекопитающим как средненеоплейстоценовый, т. к. единичные находки зеленых жаб встречались и в более древних отложениях. Но по геологическим соображениям это местонахождение все-таки помещается в верхний неоплейстоцен. В связи с этим мы склонны рассматривать кость монгольской жабы как переотложенную. Кроме этих жаб в местонахождении найдены остатки серых жаб, бурых лягушек, ящериц, *Natrix* cf. *tesselata* и *Vipera* sp.

Говоря о тенденциях развития ландшафтов, реконструируемых по остаткам амфибий и рептилий, можно констатировать, что в неоплейстоцене происходила постоянная смена зональности в течение всех межледниковых этапов. Это заключение, как и тенденция иссушения климата в течение позднего плиоцена, не противоречит данным палинологических исследований.

Холоднокровных наземных позвоночных, встречающихся в составе ископаемых герпетокомплексов, можно подразделить на три группы: 1 — современные виды, обитающие и ныне на изучаемой территории; 2 — современные виды, ареалы которых не включают в настоящее время рассматриваемую территорию; 3 — вымершие формы. Как видно из вышеописанного, многие современные формы появились сравнительно давно. Такие виды, как обыкновенная и сирийская чесночницы, обыкновенная и зеленая жабы, озерная и прудовая лягушки, ломкая веретеница, обыкновенный и водяной ужи и другие обитали на Восточно-Европейской равнине с позднего плиоцена. Согласно европейским данным многие формы еще древнее: например, имеются упоминания о находках серой жабы *Bufo bufo* (L.) в миоцене [206]. Такая продолжительность существования говорит о том, что темпы эволюции амфибий и рептилий значительно уступают скорости эволюции млекопитающих. Поэтому обнаружение в позднем кайнозое герпетокомплекса, представленного только современными видами, не всегда является свидетельством молодого возраста местонахождения и может быть объяснено тафономическими или экологическими причинами. Определяющим для заключения о конкретном возрасте является находка тех или иных форм, не обитающих в настоящее время на данной территории, современные же виды уточняют положение фауны в пределах климатического ритма.

Роль представителей трёх групп в герпетофаунах с течением времени менялась, что находило свое отражение как в изменении количества существовавших таксонов, так и в соотношении числа современных видов, обитающих или не обитающих ныне на изучаемой территории (таблицы 3 и 4). Если исключить из рассмотрения слабо охарактеризованный эоплейстоценовый этап истории, то от плиоцена к современности наблюдается тенденция к уменьшению числа существовавших форм. Так в верхнем плиоцене встречено 45 видов амфибий и рептилий, в нижнем неоплейстоцене — 32, в среднем неоплейстоцене — 23, в верхнем — 16. При этом, если в плиоцене подавляющее большинство (более 50%) составляли вымершие таксоны, а из современных на долю не обитающих и обитающих ныне на Восточно-Европейской равнине приходилось соответственно 27% и 22%, то в нижнем неоплейстоцене это соотношение было 22% — 28% — 50%, в среднем — 9% — 30% — 61%, а в верхнем неоплейстоцене практически вся герпетофауна приняла современный облик. Таким образом, в прошлом герпетофауна была значительно многообразнее нынешней, и это многообразие постепенно уменьшалось за счет вымирания одних видов и изменения очертаний ареалов у других. Рубежи исчезновения различных форм с территории Восточно-Европейской равнины могут использоваться для стратиграфических корреляций.

Большая часть вымерших и современных, но изменивших ареал форм, встречена лишь в виде единичных находок, и их стратиграфическое распространение еще предстоит выяснить. Но ряд форм уже может использоваться как стратиграфический репер. Находки *Mioproteus* sp., *Eopelobates* sp., *Liventsovka jucunda*, *Bufo planus*, и большое количество колубрин связано с плиоценовы-

Таблица 3.

Стратиграфическая приуроченность ископаемых остатков земноводных

Формы Этапы	Стратиграфическая приуроченность ископаемых остатков земноводных				
	Поздний неоплей- стоцен - голоцен	Средний неоплей- стоцен	Ранний неоплей- стоцен	Эоплейстоцен	Плиоцен
<i>Salamandrela keyserlingii</i>					
<i>Triturus cf. alpestris</i>					
<i>Triturus cf. cristatus</i>					
<i>Mlioprotelus sp.</i>					
<i>Thriturus vulgaris</i>					
<i>Alytes sp.</i>					
<i>Bombina bombina</i>					
<i>Bombina variegata</i>					
<i>Latonia sp.</i>					
<i>Ranomorphus similis</i>					
<i>Pelobates fuscus</i>					
<i>Pelobates fuscus disper</i>					
<i>Pelobates syriacus</i>					
<i>Eopelobates sp.</i>					
<i>Pliobatrachus cf. langehae</i>					
<i>Bufo bufo</i>					
<i>Bufo vermicosissimus</i>					
<i>Bufo viridis</i>					
<i>Bufo raddei</i>					
<i>Bufo calamita</i>					
<i>Bufo belogorticus</i>					
<i>Bufo planus</i>					
<i>Bufo albus</i>					
<i>Rana ridibunda</i>					
<i>Rana lessonae</i>					
<i>Rana temporaria</i>					
<i>Rana arvalis</i>					
<i>Rana dalmatina</i>					
<i>Rana schechtmaeniensis</i>					
<i>Rana yalpugensis</i>					
<i>Negachekvia donensis</i>					
<i>Novoskolia cristata</i>					
<i>Ivlevitavskia ivlevi</i>					

Таблица 4.
Стратиграфическая приуроченность ископаемых остатков пресмыкающихся

ми отложениями. *Pliobatrachus cf. langhae* существовал в Европе вплоть до мучкапского межледниковья. До раннего неоплейстоцена также дожили ужи *Natrix sp. forma A* и *B*. Несколько находок *Salamandrella keyserlingii* приурочены только к мучкапскому межледниковью. Монгольская жаба была обычным видом в степных и лесостепных сообществах до лихвинского межледникова. В позднем неоплейстоцене её как бы сменяет зеленая жаба, находки которой в более древних отложениях носят спорадический характер.

Основываясь на имеющихся материалах мы выделяем пять этапов развития герпетофауны на Восточно-Европейской равнине. Продолжительность этих этапов, как правило, дольше времени существования комплексов крупных млекопитающих и обычно соответствует двум таким комплексам (таблица 2).

Плиоценовый этап. Охватывает время существования молдавского и хапровского комплексов млекопитающих. Характеризуется подавляющим количеством вымерших форм, в том числе *Mioproteus sp.*, *Latonia sp.*, *Eopelobates sp.*, *Liventsovka jucunda*, *Pliobatrachus cf. langhae*, *Bufo planus*, *Natrix sp.*, *forma A* и *B* и несколько форм *Colubrinae*. Большая часть современных видов ныне не обитает на изучаемой территории. Среди них *Bufo raddei* и *Bufo verrucosissimus*.

Эоплейстоценовый этап объединяет время существования одесского и таманского комплексов млекопитающих и в наших материалах отражен очень слабо. Земноводные и пресмыкающиеся представлены только малочисленными современными видами, в том числе *Bufo raddei*. Кроме них показательно наличие *Eryx sp.*. Присутствие в эоплейстоценовых местонахождениях остатков родов *Latonia* и *Eopelobates*, обитавших в Центральной Европе до конца плиоцена [213], маловероятно.

Ранненеоплейстоценовый этап. Соответствует времени существования тираспольского фаунистического комплекса. В составе герпетофаун этого этапа постоянно присутствуют современные виды, причём определены почти все формы, живущие ныне на изучаемой территории. Вместе с ними существуют современные виды, ныне не обитающие здесь, в том числе *Salamandrella keyserlingii*, *Bufo verrucosissimus* и *Bufo raddei*. Вымершие формы также довольно многочисленны. Среди них прежде всего нужно отметить *Pliobatrachus cf. langhae* и *Natrix sp. forma A* и *B*.

Средненеоплейстоценовый этап. Объединяет время существования сингильского и хазарского фаунистических комплексов. Герпетофауны этого этапа представлены в основном современными формами, причём в их составе продолжают оставаться виды, ныне не обитающие на изучаемой территории, прежде всего *Bufo raddei* и *Bufo verrucosissimus*. Имеются находки вымерших форм.

Поздненеоплейстоценовый – голоценовый этап. Соответствует верхнепалеолитическому комплексу и формированию фаун млекопитающих современных ландшафтов. Ассоциации земноводных и пресмыкающихся почти во всех местонахождениях этого этапа состоят лишь из видов, обитающих ныне на изучаемой территории. Находки *Bufo viridis* становятся массовыми, тогда как в предыдущие этапы они были весьма редки.

Характеристики выделяемых этапов развития герпетофауны Восточно-Европейской равнины при сегодняшнем уровне знаний остаются неравноценными. Наиболее чётко обособляется I этап, характеризующийся множеством вымерших видов. Напротив, II этап охарактеризован наиболее слабо как в систематическом смысле, так и по количеству местонахождений. На сегодняшний день его выделение обусловлено главным образом наличием соответствующего ему крупного интервала между временем существования двух сильно различающихся герпетокомплексов I и III. Важнейшей характеристикой III и IV этапов является доминирование современных видов при сохранении среди них форм, ныне не обитающих на исследуемой территории. Между собой герпетокомплексы этих этапов отличаются наличием специфических форм, стратиграфическое распространение которых требует уточнения. V этап характеризуется только видами, обитающими ныне на изучаемой территории.

Состав ископаемых герпетокомплексов сильно зависит от экологических и тафономических условий. Благодаря этому, ни в одном из местонахождений не были встречены одновременно все формы, характеризующие тот или иной этап. В связи с неизученностью интервалов стратиграфического распространения большинства видов, в настоящее время возможно, как правило, лишь определение возрастного интервала, по длительности превышающего этап. При этом наиболее информативными являются лесостепные герпетокомплексы, т.к. содержат максимальное число видов.

Обобщая приведённые данные, можно констатировать, что герпетофауна имеет и недостатки и преимущества по сравнению с мелкими млекопитающими. Медленные темпы эволюции не позволяют такое же дробное стратиграфическое расчленение позднекайнозойских осадков (хотя сравниться в этом с микромаммалиями не способна никакая другая группа). Но при этом амфибии и рептилии в силу своей холоднокровности являются хорошими индикаторами палеогеографических условий даже по немногочисленным остаткам. Это особенно важно для тех интервалов, в которых современных видов млекопитающих еще не было, а земноводные и пресмыкающиеся уже появились.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование ископаемых остатков земноводных и пресмыкающихся для стратиграфических корреляций позднекайнозойских отложений в Западной Европе до настоящего времени весьма ограничено: имеются лишь попытки определить стадию климатического ритма. Это связано с традиционным представлением о том, что герпетофауна Европы не изменялась в течение последних 1.64 млн лет, и следовательно она не имеет стратиграфического значения.

Автором исследования обосновывается другая точка зрения: герпетофауна изменялась в течение всего позднего кайнозоя, что должно было проявляться в вымирании ряда ископаемых и в изменении очертаний ареалов современных форм. Изменение систематического состава фауны во времени обуславливает возможность её использования для стратиграфических корреляций.

В составе ископаемых герпетофаун позднего плиоцена-квартера обнаружено и описано 66 форм (видов и подвидов) амфибий и чешуйчатых рептилий, относящихся к 29 родам не менее чем 16 семейств. Из них 38 видов – современные, 16 – вымершие. Остальные формы могут быть как вымершими, так и современными, но отсутствующими в использованной сравнительной остеологической коллекции. Основанием для различия форм явились морфологические отличия в скелетных элементах. Автор не согласен с широко распространенным мнением о громадной внутривидовой изменчивости современных видов и отнесением к её вариантам всех отличий в позднекайнозойских материалах. Заключение о принадлежности ископаемых костей к современным или ископаемым видам должно учитывать законы тафономии.

Ископаемых земноводных и пресмыкающихся в позднем кайнозое Восточно-Европейской равнины можно подразделить на три группы: вымершие формы; современные виды, ареалы которых в настоящее время не включают рассматриваемую территорию; и современные виды, обитающие здесь и ныне. Роль представителей трёх групп в герпетофаунах с течением времени менялась, что находило свое отражение как в изменении количества существовавших таксонов, так и в соотношении числа видов, обитающих и не обитающих ныне на изучаемой территории. От плиоцена к современности наблюдается тенденция к уменьшению числа существовавших форм. То есть в прошлом герпетофауна была значительно многообразнее нынешней, и это многообразие постепенно уменьшалось за счет вымирания одних видов и изменения очертаний ареалов у других. Эти виды являются наиболее важными для выделения крупных этапов существования герпетофауны.

По имеющимся в настоящее время материалам удалось выделить пять последовательных этапов развития герпетофауны, характеризующихся соответствующими комплексами земноводных и пресмыкающихся.

1. Плиоценовый этап характеризуется обилием вымерших форм: *Mioproteus* sp., *Latonia* sp., *Ranomorphus similis*, *Eopelobates* sp., *Pliobatrachus* cf. *langhae*, *Liventsovka jucunda*, *Bufo albus*, *B. belgoricus*, *B. planus*, *Rana yalpugiensis*, *Sauria* indet., *Coluber* aff. *ravergieri*, *Elaphe* aff. *dione*, *Colubrinae A-G*, *Natrix* sp. А и В. Половина современных видов в настоящее время обитает за пределами Восточно-Европейской равнины или на её окраинах. Это *Triturus* cf. *alpestris*, *Pelobates syriacus*, *Bufo raddei*, *Bufo verrucosissimus*, *Varanus* sp., *Pseudopus apodus*, *Eryx* sp., *Elaphe longissima*, *Elaphe* cf. *rufodorsata*, *Coluber* cf. *viridiflavus*, *Psammophis* sp..

2. Эоплейстоценовый этап охарактеризован слабо как в систематическом отношении, так и по количеству местонахождений. Его выделение обусловлено, главным образом, наличием соответствующего ему крупного интервала между временем существования двух сильно различающихся герпетокомплексов 1 и 3.

3. Ранненеоплейстоценовый этап характеризуется комплексом, включающим ряд вымерших форм: *Pliobatrachus* cf. *langhae*, *Novoskolia cristata*, *Pelobates fuscus dispar*, *Rana schechmaniensis*, *Natrix* sp. forma А и В. Необычные для данной территории recentные виды включают *Bombina variegata*, *Pelobates syriacus*, *Bufo verrucosissimus*, *B. raddei*, *Eremias* aff. *arguta*. Кроме них здесь обычны находки видов, обитающих ныне на Восточно-Европейской равнине.

4. В течение средненеоплейстоценового этапа, кроме видов, обитающих ныне на изучаемой территории, существовали специфичные вымершие формы (*Negatchevkia donensis*) и recentные

виды, нынешние ареалы которых не включают территорию Восточно-Европейской равнины (*Triturus cf. alpestris*, *Bombina variegata*, *Bufo raddei*, *Bufo verrucosissimus*, *Elaphe longissima*).

5. Поздненеоплейстоценовый-голоценовый этап характеризуется видами, обитающими ныне на Восточно-Европейской равнине, в том числе *Bufo viridis*, которая в предыдущих герпетокомплексах встречалась исключительно редко.

Общей особенностью всех этапов, предшествовавших поздненеоплейстоценовому, является присутствие рецентных форм, ныне не обитающих на изучаемой территории. Долгое историческое существование здесь *Bufo raddei* (монгольской жабы) представляет особый интерес, т.к. ныне она известна лишь в Забайкалье, Монголии и на Дальнем Востоке. Ранее известные ископаемые находки этого вида не выходили за пределы ее современного ареала [22, 211]. Полученные нами данные о распространении монгольской жабы в позднем кайнозое Восточной Европы не подтверждают существующие гипотезы появления современных видов и изменений их ареалов во времени [21]. Найдки других подобных форм не столь часты, но не менее интересны, и требуют дальнейшего всестороннего изучения.

Палеогеографическая обстановка для отдельных эпизодов внутри этапов восстанавливается на основе количественных соотношений между остатками лесных и степных форм. При этом необходимо учитывать тафономический тип местонахождения, от которого зависит состав ископаемой ассоциации и размеры характеризуемой ею территории.

Еще одним критерием для оценки климатической обстановки являются максимальные размеры встреченных здесь особей отдельных видов бесхвостых земноводных. Эти размеры могут быть реконструированы по ряду изолированных костей, в первую очередь по подвздошным и плечевым костям самцов, и сопоставлены с географическими вариациями максимальных размеров у ныне живущих представителей тех же видов.

Оценка изменения во времени палеогеографических обстановок, реконструированных по герпетофаунам, позволяет отметить постепенное иссушение климата в течение позднего плиоцена, а в неоплейстоцене – постоянную смену зональности в течение всех межледниковых этапов. Эти выводы не противоречат данным палинологических исследований..

Сравнивая между собой изучаемые группы позднекайнозойских наземных позвоночных, нужно заметить, что наиболее удобной и информативной из них являются бесхвостые земноводные. Это обусловлено как образом жизни, вынуждающим их находиться поблизости от водоемов, так и строением скелета: ряд крупных, массивных костей бесхвостых, труднее поддающихся разрушению при захоронениях по сравнению с мелкими и тонкими костями, определимы до вида. Они же, составляя значительную часть от длины животного, способствуют достаточно точному определению размеров погибших особей, что может быть использовано при палеогеографических реконструкциях. Вторая по практичности группа – это змеи, сохранение остатков которых обусловлено большим количеством позвонков в их скелете. Но, к сожалению, их виды различаются по очень тонким элементам, как правило, при захоронении разрушающимся. Наши виды хвостатых земноводных имеют очень мелкие, хрупкие кости, и их находки в местонахождениях Восточно-Европейской равнины редки. Ящерицы попадают в ископаемое состояние чаще *Urodela*, но наиболее прочные элементы скелета *Lacertidae* очень похожи у различных видов.

Оценка результатов работы намечает возможные направления дальнейших исследований. Прежде всего необходимо уточнить палеогеографическое и стратиграфическое распространение как вымерших, так и современных форм земноводных и пресмыкающихся. Подобные исследования неотрывно связаны с изучением остеологии современных видов, поисками морфологических критерий их отличий в рамках обновляющейся систематики. Возможно, дополнительные возможности откроются при применении компьютерных программ, первая попытка использования которых была осуществлена нами [132].

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А.К. Лемминговые фауны среднего и позднего плейстоцена // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. - 1972. - №39. - С. 67-81.
2. Агаджанян А.К. Изучение истории мелких млекопитающих // Частные методы изучения истории современных экосистем. - М., 1979. С. - 164-193.
3. Агаджанян А.К. Этапы развития мелких млекопитающих плейстоцена Центральных районов Русской равнины // Стратиграфия и палеогеография четвертичного периода Восточной Европы. - М., 1992. - С. 37-49.
4. Агаджанян А.К., Глушанкова Н.И. Стратиграфия и палеогеография плейстоцена бассейнов Днепра, Дона и Волги // Четвертичный период. Стратиграфия. - М., 1989. - С. 103-113.
5. Агаджанян А.К., Глушанкова Н.И. Плиоцен-плейстоценовая история внетропической зоны Среднерусской возвышенности // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода. - 1990. - №59. - С. 66-80.
6. Агаджанян А.К., Калуцкая С.А. Раннеголоценовая фауна полевок в бассейне Верхнего Днепра // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. - 1976. - № 46. - С. 61-72.
7. Агаджанян А.К., Маркова А.К. Желтые пеструшки *Eolagurus* (Rodentia, Mammalia) плейстоцена Русской равнины // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. - 1984. - №53. - С. 75-85.
8. Александрова Л.П. Грызуны из хазарских отложений Низового Поволжья (Черный Яр) // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. - М., 1965. - С. 149-157.
9. Александрова Л.П. Грызуны хапровского фаунистического комплекса // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. - 1967. - №34. - С. 87-98.
10. Александрова Л.П. Грызуны антропогена Европейской части СССР. - М.: Наука, 1976. - 100 с.
11. Александрова Л.П. О дробном стратиграфическом расчленении средне-верхнеплиоценовых аллювиальных отложений Южной Молдавии (по мелким млекопитающим) // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода. - 1989. - № 58. - С. 97-104.
12. Ананьев Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Пятиязычный словарь названий животных. Амфибии и рептилии. Латинский – русский – английский – немецкий – французский. - М.: Русский язык, 1988. - 560 с.
13. Ананьев Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России - М.: АВФ, 1998. - 576 с.
14. Бакиев А.Г., Крендлев В.В. Сравнение топографии внутренних органов гадюк обыкновенной и Никольского // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборник научных трудов. - Тольятти, 1999. - Вып. 3. - С. 60-62.
15. Бакиев А.Г., Маленев А.А. К обоснованию перечня пресмыкающихся для занесения в Красную книгу Самарской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборник научных трудов. - Тольятти, 1999. - Вып. 3. - С. 62-70.
16. Бакрадзе М.А., Чхиквадзе В.М. Материалы к третичной истории герпетофауны Кавказа и сопредельных регионов // Вестник государственного музея Грузии им. акад. С.Н.Джанашиа.- 1988.- Т. 34 - А. - С. 176-193.
17. Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г., Рустамов А.К., Щербак Н.Н. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. Учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов - М.: Просвещение, 1977. - 415 с.
18. Банников А.Г., Денисова М.Н. Очерки по биологии земноводных. - М.: Учпедгиз, 1956. - 166 с.
19. Банников А.Г., Лебедев В.Д. Отпечатокископаемой лягушки // Природа. - 1965. - № 12. - С. 123-124.
20. Бендукидзе О.Г., Чхиквадзе В.М. Предварительные результаты изученияископаемых амфибий, рептилий и птиц Тургая и Устюрта // Бюлл. МОИП. Отд. геол. - 1976. - № 5. - С. 156.
21. Боркин Л.Я. Европейско-Дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Труды Зоологического ин-та АН СССР. - 1984. - Т. 124. - С. 55-88.
22. Боркин Л.Я. Общая характеристика распространения земноводных Монголии // Земноводные и пресмыкающиеся МНР. Общие вопросы. Земноводные. - М.: Наука, 1988. - С. 213-229.
23. Боркин Л.Я., Даревский И.С. Список амфибий и рептилий фауны СССР // Амфибии и рептилии заповедных территорий. - Москва, 1987. - С. 128-141.
24. Васильев Ю.М., Александрова Л.П. Новые находкиископаемых грызунов (Rodentia, Microtinae) в раннеантропогеновых отложениях бассейнов Днепра и Дона // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. - М., 1965. - С. 141-148.
25. Величко А.А. Природный процесс в плейстоцене. - М.: Наука, 1973. - 256 с..
26. Величкович Ф.Ю. Александрийская (лихвинская) межледниковая флора разрезов Гайлонай-Няравай на р. Неман // Стратиграфия и палеогеография антропогена. - Минск, 1975. - С. 100-109.
27. Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. - М.: Изд-во АН СССР, 1959. - 704 с.
28. Вознячук Л.Н., Кондратене О.П., Мотузко А.Н. О находке первой лихвинской фауны мелких млекопитающих на западе ледниковой области Восточно-Европейской равнины // Палеогеография и стратиграфия четвертичного периода Прибалтики и сопред. районов.- Вильнюс, 1984. - С. 105-121.
29. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. - М.: Наука, 1983. - 175 с.
30. Гептнер В.Г. Общая зоогеография. - М-Л.: Биомедгиз, 1936. - С. 546 с.
31. Географический атлас СССР для седьмого класса. / Под ред. А.С.Николаевой. - М.: ГУГК, 1986. - 32 с.
32. Година А.Я., Давид А.И. Неогеновые местонахождения позвоночных на территории Молдавской ССР. - Кишинев: Штиинца, 1973. - 108 с.
33. Глушанкова Н.И., Агаджанян А.К. Новые данные по палеогеографии и стратиграфии новейших отложений бассейна Средней Волги // Вестн. Моск. ун-та, Сер. 5, география. - 1992. - №5. - С. 59-69.
34. Грищенко М.Н. Плейстоцен и голоцен бассейна Верхнего Дона. - М.: Наука, 1976. - 228 с.
35. Громов И.М. Об особенностях накопления костных остатков в пещерных местонахождениях // Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. - 1955. - № 20. - С. 88-92.

36. Губин Ю.М. Первая находка пелобатид (*Anura*) в палеогене Монголии // Палеонт. журн. – 1996. - № 4. – С. 73-76.
37. Гутиева Н.В. О систематическом положении современных квакш Закавказья // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. VII Всесоюзн. герпетол. конф. - Киев, 1989. - С. 71-72.
38. Гутиева Н.В., Чхиквадзе В.М. Гигантская лягушка из плейстоцена пещеры Окладникова (Горный Алтай) // Хроностратиграфия палеолита Северной, Центральной и Восточной Азии и Америки: Доклады международного симпозиума. - Новосибирск, 1990. - С.132-134.
39. Давид А.И., Шушпанов К.И., Редкозубов О.И. Фауна среднеплиоценового местонахождения у села Татаренцы // Фауна и флора мезозоя и кайнозоя южных окраин Русской платформы. - Кишинев: Штиинца, 1989. - С. 59-69.
40. Даревский И.С. Земноводные и пресмыкающиеся из пещеры Кударо-I // Кударск. пещерн. палеолитич. стоянки в Юго-Осетии. Вопр. стратигр., экол., хронол. - М.,1980. - С. 125-127.
41. Дуброво И.А., Капелист К.В. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. - М.: Наука, 1979. - 160 с.
42. Ефремов И.А. Выпадение переходных форм в условиях захоронения древнейших четвероногих // Труды Палеозоологического ин-та. - 1935. - Т.4. - С. 281-288.
43. 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.
44. Зерова Г.А. Предварительные результаты изучения среднесарматской герпетофауны Украины // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов VI Всесоюзной герпетологической конференции, Ташкент, 18-20 сентября 1985 г.; Под ред. Даревского И.С. - Л., 1985. - С. 78-79.
45. Зерова Г.А. Первая находка ископаемого удавчика рода *Albanerix* (Reptilia, Boidae) в СССР // Вестн. зоологии. - 1989. - № 5. - С. 30-35.
46. Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. - 1984. - Т. 10, № 5 - С. 319-326.
47. Иваньев Л.И., Хозацкий Л.И. Остатки неогеновых пресмыкающихся и земноводных острова Ольхон на озере Байкал // Изв. Вост.-Сиб. отд. геогр. о-ва СССР. - 1970. - Т. 67. - С. 153-158.
48. Исакова К.И. Ископаемые земноводные Прииртышья // Изв. АН Каз.ССР. Сер. биол. -1969. - № 1. - С. 48-52.
49. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек. - М.: Наука, 1978. - 147 с..
50. Казанцева Н.Е. Палеогеографические условия обитания нижнеплейстоценовых фаун мелких млекопитающих бассейна Среднего Дона: Автoref. дис. ... кандидата геогр. наук. - М., 1987. - 22 с.
51. Калиновский П.Ф. О первых находках плейстоценовых грызунов на территории Литвы // Геол. исслед. кайнозоя Белоруссии. - Минск, 1981. - С. 134-139.
52. Калиновский П.Ф. Териофауна позднего антропогена и голоцен Белоруссии. - Минск: Наука и техника, 1983. - 154 с.
53. Калиновский П.Ф. Первые находки ископаемой герпетофауны в Белоруссии и смежных областях. Доклады Академии наук БССР - 1987. - Т. 31, № 12. - С. 1114-1117.
54. Калиновский П.Ф., Вальчик М.А. Новая находка ископаемых мелких млекопитающих в Центральной Белоруссии // Докл. АН БССР. -1986. - Т. 30, № 1. - С. 77-79.
55. Калиновский П.Ф., Литвинок Г.И. О фауне и флоре разреза Семеновичи на р.Усе // Докл. АН БССР.- 1979.- Т. 23, № 8. - С. 734-736.
56. Калиновский П.Ф., Назаров В.И. Фауна мелких млекопитающих и жестокрылых из отложений среднего голоцена бассейна Западной Двины // Докл. АН БССР.- 1982. - Т. 26, № 10. - С. 932-934.
57. Калиновский П.Ф., Назаров В.И. Муравинская териофауна и энтомофауна разреза Тимошковичи // Литология, геохимия и стратиграфия континентальных кайнозойских отложений Белоруссии. - Минск, 1988. - С. 191-197.
58. Калиновский П.Ф., Ратников В.Ю. Первые находки ископаемой герпетофауны в Белоруссии и смежных областях и её палеогеографическое значение // Новые представители ископаемой фауны и флоры Белоруссии и других районов СССР / Под ред. Величкевича Ф.Ю. - Минск: Навука і тэхніка, 1990. - С. 91-99.
59. Кириллова И.В., Свиточ А.А. Новые находки среднеплейстоценовых мелких млекопитающих в разрезе Черный Яр (Нижнее Поволжье) и их стратиграфическое значение // Доклады Академии Наук. - 1994. - Т. 334, № 6. - С. 731-734.
60. Константинова Н.А. Геологические условия местонахождения мелких млекопитающих в эоплейстоцене Южной Молдавии и Юго-Западной Украины // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. - М., 1965. - С. 60-97.
61. Константинова Н.А. Антропоген южной Молдавии и юго-западной Украины // Тр. ГИН АН СССР. - М.: Наука, 1967. - Вып. 173. - 140 с.
62. Коробков И.А. Палеонтологические описания. - Л.: Недра, 1978. - 208 с.
63. Красненков Р.В. Владимировка // Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. - Воронеж, 1984. - С. 153-155.
64. Красненков Р.В. Ильинка // Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. - Воронеж, 1984. - С. 18-22.
65. Красненков Р.В. Согласие-Коростелево // Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. - Воронеж, 1984. - С. 108-116.
66. Красненков Р.В. Троицкое // Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. - Воронеж, 1984. - С. 78-81.
67. Красненков Р.В. Урывский стратотипический район // Верхний плиоцен бассейна Верхнего Дона. - Воронеж: Изд-во ВГУ, 1985. - С. 11-28.
68. Красненков Р.В., Агаджанян А.К. Нижний плейстоцен Среднего Дона // Бюл. Комис. по изучению четвертич. периода. - 1975. - № 44. - С. 69-83.
69. Красненков Р.В., Агаджанян А.К. Плиоценовые мелкие млекопитающие Урыва на Дону // Докл. АН СССР. - 1976. - Т. 226, № 2. - С. 413-416.

70. Красненков Р.В., Александрова Л.П., Щербакова Л.А., Чепалыга А.Л. Новые палеонтологически охарактеризованные разрезы антропогеновых отложений в бассейне Верхнего и Среднего Дона // Материалы по геологии и полезным ископаемым центральных районов европейской части СССР. - М., 1970. - Вып. 6. - С. 276-284.
71. Красненков Р.В., Иосифова Ю.И., Либерман Ю.Н. Вольная Вершина // Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. - Воронеж, 1984. - С. 81-87.
72. Красненков Р.В., Иосифова Ю.И., Семенов В.В., Вирина Е.И., Фаустов С.С. Эпилейстоцен, нижний и средний плейстоцен бассейна Верхнего Дона - М., 1995. - 186 с. - Деп. в ВИНТИ 28.12.95, № 3500-В95.
73. Красненков Р.В., Казанцева Н.Е. Жердевка // Опорные разрезы нижнего плейстоцена бассейна Верхнего Дона. - Воронеж, 1984. - С. 103-108.
74. Красненков Р.В., Казанцева Н.Е. Открытие раннеднепровского аллювия в составе террас Верхнего Дона // Бюллетеин Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. - М., 1993. - Вып.2. - С. 153-162.
75. Красненков Р.В., Либерман Ю.Н. Разрез 5. Вольная Вершина // Краевые образования материковых оледенений: Путеводитель экскурсий VII Всесоюзного совещания. - М., 1985. - С. 31-35.
76. Красненков Р.В., Семенов В.В., Казанцева Н.Е., Щепетнов В.Е. О положении палеомагнитной инверсии Брюнес-Матумя в субаэральной формации европейской России // Бюллетеин Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. - М., 1993. - Вып.2. - С. 138-143.
77. Крохмаль А.И. Стратиграфия и корреляция древнеэвксинских отложений Северо-Западного Причерноморья по микротериологическим данным // Геол. журн. - 1999. - С. 81-86.
78. Лебедева Н.А. Геологические условия местонахождения мелких млекопитающих в антропогене Приазовья // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. - М., 1965. - С. 111-140.
79. Либерман Ю.Н., Агаджанян А.К. Разрез 8. Кузнецовая // Краевые образования материковых оледенений: Путеводитель экскурсий VII Всесоюзного совещания. - М., 1985. - С. 46-48.
80. Либерман Ю.Н., Шулепкина Е.А., Валуева М.Н. Опорный разрез нижнего и среднего плейстоцена у с.Шехмань Тамбовской области // Геология, полезные ископаемые и инженерно-геологические условия Центральных районов Европейской части СССР. - М., 1984. - С. 71-86.
81. Малеева А.Г. К методике палеоэкологического анализа териофаун позднего кайнозоя // История и эволюция современной фауны грызунов. - М.: Наука, 1983. - С. 146-178.
82. Маркова А.К. Ископаемые грызуны из почв мезинского комплекса // Изв. АН СССР. Сер. географ. - 1975. - № 5. - С. 82-89.
83. Маркова А.К. Раннеплейстоценовая микротериофауна бассейна Дона и её сравнение с мелкими млекопитающими Приднепровья // Возраст и распространение максимального оледенения максимального оледенения Восточной Европы. - М., 1980. - С. 107-139.
84. Маркова А.К. Изменение морфологии зубов водяных полевок на протяжении плейстоцена // Вопросы палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей. - М., 1981. - С. 110-128.
85. Маркова А.К. Плейстоценовые грызуны Русской равнины. - М.: Наука, 1982. - 186 с.
86. Маркова А.К. Микротериофауна микулинского межледниковья (по материалам Русской равнины) // Докл. АН СССР. - 1985. - Т. 284, № 3. - С. 718-721.
87. Маркова А.К. Плейстоценовые ландшафты Русской равнины по фауне мелких млекопитающих // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. - 1994. - Т. 69, № 1. - С. 64-69.
88. Маркова А.К., Михайлеску К.Д. Новое местонахождение терио- и малакофауны в микулинских отложениях низовьев Дуная // Бюл. комис. по изучению четвертичного периода. - 1990. - №59. - С. 94-101.
89. Мелик-Адамян Г.У. Новые данные о плиоценовых наземных позвоночных Армянской ССР // Докл. АН АрмССР. - 1986. - Т. 83, № 3. - С. 135-139.
90. Михайлеску К.Д. Стратиграфия и корреляция аллювиальных, лиманных и морских отложений низовьев Дуная // Четвертичный период. Стратиграфия. - М., 1989. - С. 81-88.
91. Михайлеску К.Д., Маркова А.К., Чепалыга А.Л., Арап Р.Я., Коваленко А.Л. Биостратиграфия опорного разреза (лектостратотипа) древнеэвксинских отложений у с.Озерное // Бюл. Комис. по изучению четвертич. периода. - 1991. - № 60. - С. 29-40.
92. Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология. Ч. 1: Учебник. - М.: Изд-во МГУ, 1997. - 448 с..
93. Москвитин А.Н. Плейстоцен Нижнего Поволжья. - М.: Изд-во АН СССР, 1962. - 263 с.
94. Орлова В.Ф., Семенов Д.В. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. - М.: ООО Фирма «Издательство АСТ», 1999. - 480 с.
95. Орлова В.Ф., Туниев Б.С. К систематике Кавказских серых жаб группы *Bufo bufo verrucosissimus* (Pallas) (Amphibia, Anura, Bufonidae) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. - 1989. - Т. 94, вып.3. - С. 13-24.
96. Пикулик М.М. Земноводные Белоруссии. - Минск: Наука и техника, 1985. - 191 с.
97. Ратников В.Ю. О значении герпетофауны для палеогеографии и стратиграфии четвертичного периода // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии: Тезисы докладов XXXIII сессии Всесоюзного палеонтологического общества. - Ленинград, 1987. - С. 59-60.
98. Ратников В.Ю. О палеогеографических реконструкциях по ископаемым остаткам современных видов бесхвостых земноводных. - Воронеж, 1987. - 8 с. - Деп. в ВИНТИ 18.11.87, № 8125-В87.
99. Ратников В.Ю. Об использовании ископаемых остатков современных видов бесхвостых земноводных для реконструкции четвертичных палеобиот Восточно-Европейской платформы // Бюл. МОИП. Отд. геол. - 1987в. - Т. 62, № 3. - С. 113.
100. Ратников В.Ю. Верхнечетвертичные герпетофауны Белгородской области // Палеонт. журн. - 1988. - № 3. - С. 119-122.

101. Ратников В.Ю. Некоторые замечания о находках герпетофауны в четвертичных отложениях Восточной Европы. // Вопросы герпетологии. Авторефераты докладов VII Всесоюзной герпетологической конференции, Киев, 26-29 сентября 1989 г. – Киев, 1989. - С. 208-209.
102. Ратников В.Ю. Верхнеплиоценовые бесхвостые земноводные бассейна Верхнего Дона - Воронеж, 1990. - 17 с. - Деп. в ВИНИТИ 22.05.90, № 2791-В90.
103. Ратников В.Ю. Возможности региональной биостратиграфической корреляции позднекайнозойских толщ Восточно-Европейской платформы по остаткам амфибий // Предельы точности биостратиграфической корреляции: Тезисы докладов XXXVI сессии Всесоюзного палеонтологического общества. – Сыктывкар, 1990. – С. 56-57.
104. Ратников В.Ю. О стратиграфическом расчленении позднекайнозойских отложений Восточной Европы по остаткам бесхвостых земноводных, типы их местонахождений // Четвертичный период: методы исследования, стратиграфия и экология: Тезисы докладов VII Всесоюзного совещания. Таллинн, 1990. – Т. 3. – С. 68-69.
105. Ратников В.Ю. Эоплейстоценовые и плейстоценовые фауны бесхвостых земноводных Восточно-Европейской платформы // Палеонт. журн. – 1992. - № 1. – С. 89-100.
106. Ратников В.Ю. Новые представители Anura из верхнего неогена и плейстоцена Восточно-Европейской платформы // Палеонт. журн. - 1993. - № 2. - С. 79-86.
107. Ратников В.Ю. Первая находка *Pliobatrachus* (Anura, Palaeobatrachidae) в мучкапских отложениях бассейна Верхнего Дона // Палеонт. журн. - 1993. - № 4. - С. 130-132.
108. Ратников В.Ю. Обзор ископаемых остатков земноводных и пресмыкающихся из четвертичных аллювиальных отложений Белгородской и Харьковской областей // Стратиграфия и палеонтология фанерозоя Воронежской антеклизы и смежных регионов. / Под ред. Холмового Г.В. – Воронеж, 1994. - С. 129-138. - Деп. в ВИНИТИ 25.04.94, № 988-В94.-
109. Ратников В.Ю. Бесхвостые амфибии позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы и их стратиграфическое и палеогеографическое значение. - Воронеж, 1994. - 140 с. - Деп. в ВИНИТИ 18.05.94, № 1248-В94.
110. Ратников В. Ю. Пресмыкающиеся и хвостатые земноводные – новые группы фауны в геологических исследованиях Восточно-Европейской платформы // Всероссийское совещание по изучению четвертичного периода: Тезисы докладов. – М., 1994. – С. 199.
111. Ратников В. Ю. Этапы развития батрахофаяны позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 1995 - Т. 70, Вып. 5. - С. 98-103.
112. Ратников В. Ю. К методике палеогеографических реконструкций по ископаемым остаткам амфибий и рептилий позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы // Палеонт. журн. - 1996. - № 1. - С. 77-83.
113. Ратников В. Ю. О находках зеленых жаб (*Bufo viridis complex*) в позднем кайнозое Восточно-Европейской платформы // Палеонт. журн. - 1996 - № 2 - С. 100-106.
114. Ратников В. Ю. Герпетофауна нижнеплейстоценового местонахождения Вольная Вершина в бассейне Верхнего Дона // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. - 1996. - № 1. - С. 90-93.
115. Ратников В. Ю. Верхнеплейстоценовая герпетофауна из Михайловского карьера КМА // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. - 1996. - № 2. - С. 63-65.
116. Ратников В. Ю. Ископаемая (лихвинская) герпетофауна местонахождения Донская Негачевка в Липецкой области // Изв. вузов. Геология и разведка. - 1996. - № 1. - С. 34-38.
117. Ратников В. Ю. Раннеплейстоценовая герпетофауна из местонахождения Козий Овраг в бассейне Верхнего Дона // Изв. вузов. Геология и разведка. - 1996. - № 6. - С. 16-19.
118. Ратников В. Ю. О находках *Pliobatrachus* (Anura, Palaeobatrachidae) в Восточной Европе // Палеонт. журн. - 1997. - № 4. - С. 70-76.
119. Ратников В. Ю. Новые данные о герпетофауне местонахождения Кузнецова в Тамбовской области // Изв. вузов. Геология и разведка. - 1997. - № 1. - С. 26-32.
120. Ратников В. Ю. Среднеплейстоценовая герпетофауна местонахождения Владимировка в Воронежской области // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. - 1997. - № 3. - С. 88-91.
121. Ратников В.Ю. Герпетофауна из древнеэвксинских отложений у сел. Озерное (р. Дунай) // Изв. вузов. Геология и разведка. - 1997. - № 6. - С. 33-37.
122. Ратников В.Ю. Пресмыкающиеся и хвостатые земноводные – новые группы фауны в геологических исследованиях Восточно-Европейской платформы // Четвертичная геология и палеогеография России. - М.: ГЕОС, 1997. - С. 134-135.
123. Ратников В.Ю. Бесхвостые земноводные и ландшафтные обстановки позднего кайнозоя Западного Забайкалья // Геология и геофизика. - 1997. - Т. 38, № 9. - С. 1458-1464.
124. Ратников В.Ю. Остатки пресмыкающихся из нижнеплейстоценового местонахождения Березовка Нижегородской области // Палеонт. журн. - 1998. - № 3. - С. 74-76.
125. Ратников В.Ю. Позднеплейстоценовая герпетофауна из местонахождения Большие Тиганы на левобережье Камы // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. - 1998. - № 5. - С. 229-232.
126. Ратников В. Ю. Особенности позднеплейстоцен-голоценовой герпетофауны Восточно-Европейской платформы // Главнейшие итоги в изучении четвертичного периода и основные направления исследований в XXI веке: Тезисы докладов Всероссийского совещания 14-19 сентября 1998 г., Санкт-Петербург. – Санкт-Петербург, 1998. - С. 239-240.
127. Ратников В.Ю. Ископаемые лягушки из местонахождения Коминтерн (Татарстан) // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. - 1999. - № 7. - С. 232-235.
128. Ратников В.Ю. Герпетофауна из местонахождения Красная Лука Нижегородской области // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. геологическая. - 1999. - № 8. - С. 57-60.
129. Ратников В.Ю. Позвонок ужа (Serpentes, Colubridae) из нижнего неоплейстоцена бассейна Верхнего Дона // Палеонт. журн. - 2000. - № 5. - С. 75-77.

130. Ратников В.Ю. Герпетофауна из черноярских песков разреза Черный Яр-Нижнее Займище (Нижнее Поволжье) // Палеонт. журн. – 2001 - № 6. – С. 72-77.
131. Ратников В.Ю. Герпетофауна верхнеплейстоценового местонахождения Еласы в бассейне Волги // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборник научных трудов. - Тольятти, 2001. - Вып. 5. - С..
132. Ратников В.Ю., Иванов Ю.В. Биометрические параметры костей бурых лягушек и возможности их использования для идентификации ископаемых остатков // Зоолог. журн. - 1999. - Том 78, № 5. - С. 613-621.
133. Редкозубов О.И. Находки остатков холоднокровных позвоночных в плиоцене Молдавии // Фаунистические комплексы, биостратиграфия плиоцена и плейстоцена Молдавии. - Кишинев, 1982. - С. 20-21.
134. Редкозубов О.И. Находки неогеновой герпетофауны в Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. - 1983. - № 1. - С. 53-55.
135. Редкозубов О.И. Чипикийский палеонтологический памятник природы // Молодежь, наука, производство. - Кишинев, 1984. - С. 112.
136. Редкозубов О.И. Новые сведения о змеях плиоцена Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. - 1987. - № 6. - С. 71.
137. Редкозубов О.И. Ископаемые остатки рептилий из верхнеплиоценового местонахождения у с. Салчия // Вопросы герпетологии. - Киев, 1989. - С. 209.
138. Редкозубов О.И. Неогеновые рептилии Молдовы: Автореф. дисс... канд. биол. наук. - Москва, 1991. - 20 с.
139. Редкозубов О.И., Шушпанов К.И. Черепаха рода *Emyd* из верхнеплиоценового местонахождения Чипикий // Фауна и флора позднего кайнозоя Молдавии. - Кишинев, 1985. - С. 50-58.
140. Рековец Л.И. Мелкие млекопитающие антропогена юга Восточной Европы. - Киев: Наукова думка, 1994. - 372 с.
141. Решение семинара по мелким млекопитающим среднего плейстоцена от 5 февраля 1993 г. // Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. - М., 1993. - Вып.2. - С. 32-39.
142. Рябинин А.Н. Ископаемая лягушка из Закавказья // Ежегодник Русск. палеонтол. о-ва. - 1928. - Т. 7. - С. 87-98.
143. Степанов Д.Л., Мессежников М.С. Общая стратиграфия (Принципы и методы стратиграфических исследований). - Л.: Недра, 1979. - 423 с..
144. Сухов В.П. Мелкие позвоночные плиоценена и плейстоцена Предуралья // Стратиграфия плиоценовых и плейстоценовых отложений Предуралья. - Уфа, 1975. - С. 44-59.
145. Тарапцук В.І. Решетки часничниц с ранньоантропогенових відкладів Чорткова // Збірн. праць зоол. муз. АН УРСР.- 1956.- № 27. - С. 175-176.
146. Тарапцук В.І. Матеріали до вивчення прісноводних риб з неогенових та антропогенових відкладів в Україні // Збірн. праць зоол. муз. АН УССР. - 1962. - № 31. - С. 3-27.
147. Тарапцук В.І. Холоднокровные позвоночные из плиоценовых отложений Запорожской области // Природн. обстановка и фауны прошлого. - Киев, 1965. - Вып. 2. - С. 74-101.
148. Татаринов К.А. Решетки часничниц (*Pelobatidae, Amphibia*) у четвертичних відкладах Західного Поділля // Наук. зап. / Наук.-природозн. музей АН УССР. - 1959. - Т. 7. - С.32-55.
149. Татаринов К.А. Плейстоценовые позвоночные Подолии и Прикарпатья // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода АН СССР. - 1966. - № 32. - С. 51-62.
150. Татаринов К.А. Плиоцен - антропогеновая и рецентная фауна земноводных и пресмыкающихся Волынского Полесья, Подолии и Восточного Прикарпатья // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. III Всесоюзн. герпетол. конф. - Л., 1973. - С. 176-177.
151. Татаринов К.А. Методы сбора и изучения костей амфибий и рептилий // Частные методы изучения истории современных экосистем. - М., 1979. - С. 141-151.
152. Татаринов К.А. Новые материалы об ископаемых антропогеновых амфибиях и рептилиях Волынского Полесья // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. V Всесоюзн. герпетол. конф. - Л., 1981. - С. 130-131.
153. Татаринов К.А., Бачинский Г.А. Пещерные захоронения плиоценовых и антропогеновых позвоночных в западных областях Украины // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. - 1968. - Т.73, № 5.- С. 114-122.
154. Татаринов К.А., Марисова И.В. Земноводні з антропогенових відкладів околиць Кременеця // Наук. зап. / Кременецьк. держ. пед. ін-т. - 1962. - Т.7. - С. 77-88.
155. Татаринов Л.П. Надотряд Salientia, прыгающие или бесхвостые // Основы палеонтологии. - М., 1964. - Т. 12. - С. 125-133.
156. Татаринов Л.П. Надсемейство *Anguinoidea*. Змеи. // Основы палеонтологии. - М., 1964. - Т. 12. - С. 469-472.
157. Татаринов Л.П. Отряд Ophidia. Змеи. // Основы палеонтологии. - М., 1964. - Т. 12. - С. 484-493.
158. Терентьев П.В. Лягушка. - М.: Советская наука, 1950.- 346 с.
159. Терентьев П.В. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых амфибий // Бюл. МОИП. Отд. биол. - 1951. - Т. 56, № 2. - С. 14-23.
160. Тесаков А.С. Позднеплиоценовые и раннеплейстоценовые мелкие млекопитающие юга Восточной Европы // Стратиграфия. Геологическая корреляция. - 1993. - Т. 1, № 3. - С. 92-96.
161. Тесаков А.С., Габлина С.С., Симакова А.Н., Ратников В.Ю. Местонахождение фауны и флоры позднего голоцену у с. Лучинское в Истринском районе Московской области // Бюллетень региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. - М., 1993. - Вып. 2. - С. 174-178.
162. Федея В.М., Калиновский П.Ф., Назаров В.И. Геологические и палеозоологические исследования у д.Пески на р.Зельянке // Докл. АН БССР. - 1985. - Т. 29, № 3. - С. 260-262.
163. Хозапкий Л.И. Земноводные // Четвертичная система. - М., 1982. - Т. 1. - С. 248-252.
164. Хозапкий Л.И. Новый вид чесночниц из плиоцена Молдавии // Фауна и флора позд. кайнозоя Молдавии. - Кишинев, 1985. - С. 59-72.

165. Хозапкий Л.И., Редкозубов О.И. Челость каймановой черепахи из плиоцена Молдавии // Плиоцен-антропогеновая фауна Днестровско-Прутского междуречья. - Кишинев: Штиинца, 1986. С. 51-62.
166. Хозапкий Л.И., Редкозубов О.И. Новый вид пресноводной черепахи из плиоцена Молдавии // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. - 1986. - № 6. - С. 74.
167. Хозапкий Л.И., Редкозубов О.И. Неогеновые черепахи Молдавии. - Кишинев: Штиинца, 1989. - 93 с.
168. Холмовой Г.В. Разрез у пос. Рудный – опорный разрез микулинского аллювия р. Оскол // Бюл. РМСК по центру и югу Русской платформы. - М., 1992. - Вып. 1. - С. 156-161.
169. Холмовой Г.В., Глушков Б.В. Неогеновые и четвертичные отложения Среднерусской возвышенности // Труды научно-исследовательского института геологии Воронежского государственного университета. - Воронеж: Изд-во ВГУ, 2001. - Вып. 1. - 220 с.
170. Холмовой Г.В., Глушков Б.В., Ратников В.Ю. Геологическое строение Чернянского месторождения кирпичного сырья в Белгородской области // Геология и неметаллические полезные ископаемые ЦЧЭР. - Воронеж, 1987. - С. 119-126.
171. Чудинов П.К. Надсемейство Lacertoidea. Ящерицеобразные // Основы палеонтологии. - М., 1964. - Т. 12. - С. 468-469.
172. Чудинов П.К. Надсемейство Varanoidea. Варанообразные. Семейство Varanidae // Основы палеонтологии. - М., 1964. - Т. 12. - С. 473-474.
173. Чхиквадзе В.М. Обзор сведений об ископаемых остатках амфибий и рептилий из неогеновых отложений Северного Причерноморья // Вопросы герпетологии: Автoref. докл. V Всесоюзн. герпетол. конф. - Л., 1981. - С. 151-152.
174. Чхиквадзе В.М. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. - 1984. - Т. 10, № 1 - С. 5-13.
175. Чхиквадзе В.М. Предварительные результаты изучения третичных амфибий и чешуйчатых рептилий Зайсанской впадины // Вопросы герпетологии. Автorefераты докладов VI Всесоюзной герпетологической конференции, Ташкент, 18 - 20 сентября 1985 г./ Под ред. Даревского И.С. - Л., 1985. - С. 234-235.
176. Чхиквадзе В.М. Современное представление об ископаемых амфибиях и рептилиях с территории Северного Кавказа // Проблемы региональной фауны и экологии животных. - Ставрополь, 1987. - С. 84-90.
177. Чхиквадзе В.М., Зерова Г.А. Морфология тулowiщных позвонков и систематическое положение некоторых гадоковых змей // Сообщ. АН ГССР. - 1983. - Е. 112, № 3. - С. 653-656.
178. Чхиквадзе В.М., Лунгу А.Н. Новые данные о миоценовой герпетофауне Молдавии и Кавказа // Палеобиогеографические исследования мезозоя и кайнозоя Днестровско-Прутского междуречья / Под ред. Лунгу А.Н. - Кишинев, 1984. - С. 72-86.
179. Чхиквадзе В.М., Сухов В.П. Земноводные и пресмыкающиеся из четвертичных отложений Красного Бора (р.Кама) // Вопросы герпетологии: Автoref. докл. IV Всесоюзн. герпетол. конф.- Л., 1977. -С. 227-228.
180. Шевченко А.И. Опорные комплексы мелких млекопитающих плиоценена и нижнего антропогена юго-западной части Русской равнины // Стратиграфическое значение антропогеновой фауны мелких млекопитающих. - М., 1965. - С. 7-59.
181. Шевырев Л.Т., Алексеева Л.И., Спиридонова Е.А. Новые данные о позднем плейстоцене Среднего Дона // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода.-1985. - № 54. - С. 22-39.
182. Шевырев Л.Т., Раскатов Г.И., Алексеева Л.И. Шкурлатовское местонахождение фауны млекопитающих микулинского времени (Воронежская область) // Бюл. комис. по изуч. четвертич. периода.-1979. - № 49. - С. 39-48.
183. Шупшанов К.И., Медяник С.И. Грызуны и растительность среднего и верхнего плиоцена у с. Етулия // Плиоцен-антропогеновая фауна Днепровско-Прутского междуречья. - Кишинев, 1986. - С. 34-42.
184. Agadjanian A. Quartate Kleinsauger aus der Russischen Ebene // Quartar. Jahrb. Erforsch. Eiszeitalters und Steinzeit. - 1977. - Bd.27-28. - S. 111-145.
185. Auffenberg W. The fossil Snakes of Florida // Tulane studies in zoology.- 1963.- V.10, №.3.- P. 131-216.
186. Bailon S. Los anfibios y los reptiles del yacimiento de Cueva Hora (Darro, Granada) // Antropol. e paleoecol. hum. - 1986. - № 4.- P. 131-155.
187. Bailon S., Bour R., Rage J-C. Quand les especes de l'herpetofaune Française sont-elles apparues? // Bull. Soc. Herp. Fr. - 1988. - V. 45. - P. 1-8.
188. Böhme G. Zur Bestimmung Quatarer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat.- 1977. - V. 26, № 3. - P. 283-300.
189. Böhme G. Skelettreste von Amphibien (Urodela, Salientia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pischede bei Malchin. Teil 1: Taxonomie und Biostratonomie // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. R.- 1983.- V. 32, № 6.- P. 657-670.
190. Böhme G. Skelettreste von Amphibien (Urodela, Salientia) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pischede bei Malchin. Teil 2: Palaeoziologische und faunengeschichtliche Auswertung // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin. Math.-Nat.R. - 1983.- V. 32, № 6.- P. 671-680.
191. Böhme G. Zur historischen Entwicklung der Herpetofaunen Mitteleuropas im Eiszeitalter (Quartär) // Die Amphibien und Reptilien Deutschlands. - Stuttgart, 1996. - S. 30-39.
192. Böhme G., Günther R. Osteological studies in the European water frogs *Rana ridibunda*, *R. lessonae* and *R."esculenta"* (Anura, Ranidae)// Mitt. Zool. Mus. Berlin. - 1979.- V.55, № 1.- P. 203-215.
193. Böhme W., Roček Z., Spinar Z. On Pelobates decheni Troschel, 1861, and Zaphrissa eurytelis Cope, 1866 (Amphibia: Salientia: Pelobatidae) from the early miocene of Rott near Bonn, West Germany // Journal of Vertebrate Paleontology. - 1982. - V. 2, № 1. - P. 1-7.
194. Borsuk-Bialynicka M. Eopelobates leptocolaptus sp. n. - the first Upper Cretaceous pelobatid frog from Asia // Paleontologica Polonica. - 1978. - V. 38. - P. 57-63.
195. Engelmann W-E., Fritzsche J., Günther R., Obst F.J. Lurche und Kriechtiere Europas. - Neumann Verlag; Leipzig, 1985. - 420 s.

196. Esteban M., Sanchiz B. Paleoclimatic inferences based on fossil ranids // Studies in Herpetology. Proc. Europ. Herpet. Meeting. - Prague, 1986. - P. 379-382.
197. Estes R. Encyclopedia of paleoherpetology. Part. 2. Gymnophiona, Caudata. - Stuttgart; New-York: Gustav Fischer Verlag, 1981. - 115 p.
198. Estes R. Encyclopedia of paleoherpetology. Part. 10. Sauria terrestria, Amphisbaenia. - Stuttgart; New-York: Gustav Fischer Verlag, 1983. - 249 p.
199. Estes R., Darevsky I. Fossil amphibians from the miocene of the North Caucasus, USSR // J. Pal. Soc. India. - 1977. - vol. 20. - P. 164-169.
200. Estes R., Sanchiz B. New discoglossid and palaeobatrachid frogs from the Late Cretaceous of Wyoming and Montana, and a review of other frogs from the Lance and Hell Creek Formations // J. Vertebrate Paleontol. - 1982. - V. 2, № 1. - P. 9-20.
201. Etheridge R. Lizard caudal vertebrae // Copeia. - 1967. - № 4. - P. 669-721.
202. Fejervary G.J. Anoures fossiles do couches preglaciaires de Puspokfurdo en Hongrie // Foldt. Kozlony. - 1917. - T. 47. - S. 141-172.
203. Gleed-Owen C.P. The palaeoclimatic and biostratigraphic significance of herpetofaunal remains from the British Quaternary // Late Cenozoic Environments and Hominid Evolution: a tribute to Bill Bishop / Ed. Andrews P., Banham P. - London, 1999. - P. 201-215.
204. Gleed-Owen C.P. Subfossil records of *Rana* cf. *lessonae*, *Rana arvalis* and *Rana* cf. *dalmatina* from Middle Saxon (c. 600-950 AD) deposits in eastern England: evidence for native status // Amphibia-Reptilia. - 2000. - V. 21. - P. 57-65.
205. Gutieva N.V. *Bufo raddei* from the late Miocene Pavlodar (North-Eastern Kazakhstan) // Abstracts 6th Meeting Societas Europaea Herpetologica / ed. Z.Korsos, I.Kiss. - Budapest, 1991. - P. 40.
206. Hodrova M. A toad from the Middle Miocene at Devinska Nova Ves near Bratislava // Vestn. Ustred. ustavu geol. - 1980. - V. 55, № 5. - P. 311-316.
207. Hodrova M. Plio-Pleistocene frog fauna from Hajnacka and Ivanovce, Czechoslovakia // Vestn. Ustred. ustavu geol. - 1981. - V. 56, N4. - P. 215-224.
208. Hodrova M. The genus *Pliobatrachus* from the Upper Pliocene of Czechoslovakia // Čas. pro miner. a geol. - 1982. - V. 27, № 1. - P. 37-49.
209. Hodrova M. Salamandridae of the Upper Pliocene Ivanovce locality (Czechoslovakia) // Acta Univ. Carol. Geol. - 1984. - № 4. - P. 331-352.
210. Hodrova M. Amphibia of Pliocene and Pleistocene Včelar localities (Slovakia) // Čas. pro miner. a geol. - 1985. - V.30, № 2. - P. 145-161.
211. Hodrova M. Find of *Bufo raddei* in the upper pliocene Bural-Obo locality (Mongolia) // Acta Univ. Carol. Geol. - 1986. - № 2. - P. 171-186.
212. Hodrova M. Amphibians from the Miocene sediments of the Bohemian karst // Čas. miner. a geol.- 1987.- V. 32, № 4. - P. 345-356.
213. Hodrova M. Lower Miocene frogs from the Dolnice locality in the Cheb Basin (Czechoslovakia)// Acta Univ. Carol. Geol.- 1987. - № 2. - P. 97-115.
214. Holman J.A. Herpetofauna of the Egelhoff site (Miocene, Barstovian) of North-Central Nebraska // J. Vertebr. Paleontol. - 1987. - V.7, № 2. - P. 109-120.
215. Holman J.A. Identification of *Bufo calamita* and *Bufo bufo* on the basis of skeletal elements // British Herpetological Society Bulletin. - 1989. - V. 29. - P. 54-55.
216. Holman J.A. North American Pleistocene Herpetofaunal Stability and Its Impact on the Interpretation of Modern Herpetofaunas: An Overview // Beamers, Bobwhites, and Blue-Points: Tributes to the Career of Paul W.Parmalee. - 1991. - V. 23. - P. 227-235.
217. Holman J.A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. - New York-Oxford: Oxford University Press, 1998. - 254 p.
218. Mlynarski M. Lizards from the Pliocene of Poland. Study on the tertiary bone-breccia fauna from Weze near Dzialoszyn in Poland // Acta palaeontol. polon. - 1956. - V.1, № 2. - P. 135-152.
219. Mlynarski M. Pliocene Amphibians and Reptiles from Rebielice Krolewskie (Poland) // Acta zool. cracov. - 1960.- V. 5, № 4. - P. 131-152.
220. Mlynarski M. Plezy (Amphibia) z pliocenu Polski. Cz.15 // Acta palaeontol. polon.- 1961.- V. 6, № 3.- P. 261-282.
221. 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.
222. Mlynarski M. *Discoglossus giganteus* Wettstein-Westerheimb, 1955 (Discoglossidae, Anura) from the miocene of Przeworno in Silesia (Poland) //Acta zool. cracov.- 1976.- V. 21, № 1.- P. 1-12.
223. 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.
224. Mlynarski M., Szyndlar Z., Estes R., Sanchiz B. Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Dzialoszyn (Poland) // Acta palaeontol. pol.- 1984.- V. 29, № 3-4. - P. 209-227.
225. Rage J.-C. Les batraciens des gisements quaternaires europeens. Determination osteologique // Bull. mens. Soc. linn. Lyon. - 1974. - V.43, № 8. - P. 276-289.
226. Rage J.-C. Encyclopedia of paleoherpetology. Part. 11. Serpentes. - Stuttgart; New-York: Gustav Fischer Verlag, 1984. - 80 p.
227. Ratnikov V.Yu. The role of amphibian remains in quaternary stratigraphy in Russian Plane, Russia // International union for Quarternary research: XIV international congress. August 3-10, 1995, Freie Universität Berlin. - Berlin, 1995. - S. 226.
228. Ratnikov V.Yu. The Late Pliocene herpetofauna of the Korotoyak site the Voronezh region and the contemporary landscape // The down of the Quaternary: Abstracts of the INQUA-SEQS symposium, 16-21 June 1996, Kerkrade, The Netherlands. - Kerkrade, 1996. - P. 79.

229. Ratnikov V.Yu. Herpetofauna from the Pleistocene (Cromerian) locality Kholki (Belgorod region, Russia) // Cranium. - 1997. - jrg. 14, № 1. - P. 55-58.
230. Ratnikov V.Yu. Modern amphibian species in the Late Cenozoic of the East-European Platform // Herpetology'97: Abstracts of the Third World Congress of Herpetology, 2-10 August 1997, Prague, Czech Republic. - Prague, 1997. - P. 169.
231. Ratnikov V.Yu. Osteological differences between grey and green toads of Russia // Third Asian Herpetological Meeting: Abstracts, Almaty, 1-5 september 1998. - Almaty, 1998. - P. 32-33.
232. Ratnikov V.Yu. Peculiarities of the Last interglacial herpetofauna from Easterneurope // The eemian, Local sequences, global perspectives: Abstracts of the INQUA-SEQS symposium, 6-11 September 1998, Kerkrade, The Netherlands. - Kerkrade, 1998. - P. 66.
233. Ratnikov V.Yu. Osteology of Russian toads and frogs for palaeontological researches // Acta zool. Cracov. 2001. - V. 44, № 1. - P. 1-23.
234. Ratnikov V.Yu. Pliocene anurans of East-European platform // Russian journal of herpetology. - 2001. - V.8, № 3. - P. 171-176.
235. Ratnikov V.Yu. Osteological differences between green and brown frogs of Russia // Abstracts of Sixth International Congress of Vertebrate Morphology, 21-26 July 2001, Jena (Germany). - 2001. - V. 248, № 3. - P. 274.
236. Roček Z. A contribution to the systematics of European ranid frogs (Amphibia, Ranidae) on the basis of the incrassatio frontoparietalis // Vestn. cs. spolec. zool. - 1980.- V. 44, № 3. - P. 219-229.
237. Roček Z. Cranial anatomy of frogs of the family Pelobatidae Stannius, 1856, with outlines of their phylogeny and systematics // Acta Univ. Carol. Biol. - 1980 (1981). - № 1-2. - P. 1-164.
238. Roček Z. Taxonomy and distribution of Tertiary Discoglossids (Anura) of the Genus *Latonia* v.Meyer, 1843. // Geobios. - 1994. - V. 27, № 6. - P. 717-751.
239. Roček Z. A Review of the fossil Caudata of Europe // Abhandlungen und Berichte fur Naturkunde. - 1994. - V.17. - S. 51-56.
240. Sanchiz B. La familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario europeo // Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario CSIC. - 1977. - № 8. - P. 75-111.
241. Sanchiz B. Analisis filogenetico de la tribu Alytini (Anura, Discoglossidae) mediante el estudio de su morfoestructura osea // Historia Biologica del Ferreret. Ciutat de Mallorca. - Editorial Moll, 1984. - P. 61-108.
242. Sanchiz B. Encyclopedia of Paleoherpetology. Part 4. Salientia. - München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1998. - 276 p.
243. Sanchiz B., Mlynarski M. Remarks on the fossil anurans from the Polish Neogene // Acta zool. cracov. - 1979. - V. 24, № 1-4. - P. 153-173.
244. Sanchiz B., Szyndlar Z. Pleistocene amphibian fauna from Kozi Grzbiet in the Holy Cross Mts // Acta Geol. Polon. - 1984. - V. 34, № 1-2. - P. 51-62.
245. Špinar Z. Tertiary frogs from Central Europe. - Prague: Academia, 1972. - 286 p.
246. Špinar Z. *Latonia kolebabi* Spinar, 1976 (Amphibia) and remarks on the "genus *Miopelobates*" // Paleontol. Conf. Dep. Paleontol. Fac. Natur. Sci. Charles Univ., Praha, 1977. - Praha, 1978. - P. 289-303.
247. Szyndlar Z. Fossil snakes from Poland // Acta zool. cracov. - 1984. - V. 28, № 1. - P. 1-156.
248. Szyndlar Z. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part I: Scolecophidia, Boidae, Colubrinae // Estudios geol. - 1991. - V. 47. - P. 103-126.
249. Szyndlar Z. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae // Estudios geol. - 1991. - V.47. - P. 237-266.
250. Szyndlar Z. The vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscian Boundary (Neogene). 4. Serpentes (Squamata, Reptilia) // Münchner Geowiss. Abh. (A). - 1995. - V. 28. - S. 39-42.
251. Szyndlar Z., Schleich H.H. Description of Miocene Snakes from Petersbuch 2 with Comments on the Lower and Middle Miocene Ophidian Faunas of Southern Germany // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B. - 1993. - № 192. - P. 1-47.
252. Szyndlar Z., Schleich H.H. Two species of the genus *Eryx* (Serpentes; Boidae; Erycinae) from the Spanish Neogene with comments on the past distribution of the genus in Europe // Amphibia-Reptilia. - 1994. - V. 15. - P. 233-248.
253. Tyler M. Comparative osteology of the pelvic girdle of australian frogs and description of a new fossil genus // Trans. Roy. Soc. S. Austral. - 1976. - V. 100, № 1. - P. 3-14.
254. Vergnaud-Grazzini C., Mlynarski M. Position systematique du genre *Pliobatrachus* Fejervary, 1917 // C.R.Acad. sci. - 1969. - V. D268, № 20. - P. 2399-2402.
255. Zerova G.A., Chikin Yu.A. Polymorphism of the structure of the separate skull-bones in *Vipera (Daboia) lebetina*. // Proc. 6th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica, Budapest, 19-23 August 1991. - Budapest, 1992. - P. 497-500.