

ДАНИЛОВ

Игорь Геннадьевич

**ИСКОПАЕМЫЕ ЧЕРЕПАХИ СЕМЕЙСТВА LINDHOLMEMYDIDAE
И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ В ГРУППЕ
СКРЫТОШЕЙНЫХ ЧЕРЕПАХ (CRYPTODIRA)**

Специальность 03.00.08 – Зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2001

Работа выполнена в Лаборатории орнитологии и герпетологии Зоологического института РАН

Научные руководители:

доктор биологических наук **В. Б. Суханов**
доктор биологических наук **Н. Б. Ананьева**

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор **П. П. Гамбарян**
кандидат биологических наук, доцент **Г. О. Черепанов**

Ведущее учреждение: Институт проблем эволюции и экологии животных РАН

Защита состоится 5 декабря 2001 г. в 14 часов на заседании специализированного совета Д002.223.02 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биологических наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб. д. 1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан 4 ноября 2001 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук

Т. Г. Лукина

Общая характеристика работы

Актуальность исследования. Скрытошейные черепахи (Cryptodira) объединяют большинство современных видов черепах, относящихся к 11 из 13 ныне живущих семейств. Система Cryptodira в настоящее время находится в крайне нестабильном состоянии. Выработанные в последнюю четверть века ее принципы, основанные на использовании краниологических признаков и формально-кладистическом подходе к анализу родственных отношений, оказываются малопригодными для объяснения всего многообразия морфологических форм черепах, описываемых в последние годы из мезозоя Азии. В результате филогенетические отношения в этой группе не разрешены даже на уровне ныне живущих надсемейств (Chelonioidea, Chelydroidea, Trionychoidea, Testudinoidea), представители которых в морфологическом отношении считались хорошо изученными. Данные об исходной для современных надсемейств морфологии, основанные на реальных ископаемых формах, до последнего времени практически отсутствовали. Особенно важным в данном отношении оказывается информация об исходном плане строения для надсемейства Testudinoidea, представители которого доминируют в современной фауне. Ревизия именно этой группы привела в свое время к перестройке всей системы черепах от ее классического варианта к нынешнему состоянию. Поэтому изучение ископаемого семейства Lindholmemydidae¹, которое в последнее время все чаще рассматривается в качестве наиболее примитивных Testudinoidea, является чрезвычайно актуальным для выяснения филогенетических отношений в группе скрытошейных черепах в целом.

Цель и задачи исследования. Целью работы является изучение морфологии, родственных связей и таксономической структуры семейства Lindholmemydidae.

В рамках данной работы необходимо было решить следующие задачи:

- создание морфологической характеристики изучаемой группы на основе описания нового материала и литературных данных;
- выяснение родственных связей Lindholmemydidae с другими скрытошейными черепахами;
- анализ современных представлений о филогенетических отношениях в группе скрытошейных черепах в свете новых данных по морфологии Lindholmemydidae;
- разработка таксономической структуры семейства Lindholmemydidae;
- реконструкция образа жизни отдельных представителей Lindholmemydidae.

¹ Семейство основано на роде, названном в честь сотрудника Зоологического института, специалиста по моллюскам и черепахам В. А. Линдхольма.

Научная новизна. Впервые проведено детальное исследование морфологии черепов семейства Lindholmemydidae. Получены новые данные по строению черепа, панциря, позвоночника, конечностей и их поясов в этой группе, подтверждающие ее принадлежность к надсемейству Testudinoidea. Выявлена большая, чем считалось прежде, примитивность организации тестудиноидных черепов. В свете новых данных проведена критика ряда современных концепций филогенетических отношений внутри Cryptodira и показана их несостоятельность. Предложена новая схема родственных связей в группе скрытошейных черепах. Разработана новая таксономическая структура семейства Lindholmemydidae, согласно которой оно объединяет 2 подсемейства, 11 родов и 18 видов. Предлагается подразделение Testudinoidea на две грады в ранге эписемейств.

Практическое значение. Результаты проведенного исследования важны для разработки естественной системы черепов. Они могут быть использованы в университетских курсах по зоологии позвоночных, сравнительной анатомии и герпетологии. Кроме того, полученные данные необходимо учитывать при корреляции континентальных отложений а также для реконструкции ландшафтов мела и палеогена Азии.

Апробация работы. Основные положения работы были представлены на двух Отчетных сессиях Зоологического института РАН (Санкт-Петербург, 1998, 1999), III и IV Азиатских герпетологических конференциях (Алма-Ата, 1998; Ченду, 2000); совместной конференции Герпетологического общества им. А. М. Никольского и Общества охраны амфибий и рептилий (Пущино на Оке, 2000), 61-м ежегодном съезде Общества палеонтологии позвоночных (Боземан, США, 2001), на семинарах лаборатории орнитологии и герпетологии ЗИН РАН, кафедры зоологии позвоночных Санкт-Петербургского государственного университета, лаборатории палеонтологии позвоночных Калифорнийского университета (Беркли, США, 2001).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из разделов «Введение», «Материал и методы», «Благодарности», 5 глав, «Выводов», списка литературы и приложений. Общий объем диссертации - 299 страниц, основная часть изложена на 105 страницах. Работа проиллюстрирована 6 текстовыми рисунками и 52 фототаблицами. Список литературы включает 116 названий, из них 75 на иностранных языках.

Благодарности. В первую очередь хочу выразить свою благодарность моим учителям Л. И. Хозацкому и Л. А. Несову, общение с которыми во многом предопределило мое занятие ископаемыми черепахами. Возможностью изучения уникального материала по ископаемым черепахам Монголии и специализации в этой области я обязан своему научному руководителю доктору биологических наук В. Б. Суханову (Палеонтологический институт РАН). Я благодарен ему также за постоянное внимание к моей работе, обсуждение результатов и ценные замечания. Хочу

особо поблагодарить моего второго научного руководителя доктора биологических наук, заведующую лабораторией орнитологии и герпетологии ЗИН РАН Н. Б. Ананьеву за чуткое отношение к моим интересам, приобщение меня к герпетологии, участие и поддержку, создание прекрасных условий для выполнения данной работы в стенах Зоологического института. Я признателен доктору биологических наук, заведующему лабораторией млекопитающих ЗИН РАН А. О. Аверьянову за ценные рекомендации и советы в процессе работы над диссертацией, за предоставление дополнительных материалов и за предоставленную возможность участия в полевых исследованиях. Выражаю свою благодарность кандидату биологических наук, заведующему кафедрой зоологии позвоночных СПбГУ Г. О. Черепанову и кандидату биологических наук, ведущему научному сотруднику ЗИН РАН Л. Я. Боркину за обсуждение результатов, ценные замечания и предоставление материалов по ископаемым и современным черепакам. Я благодарен директору Тульского зооэкологического музея С. А. Рябову и младшему научному сотруднику ЗИН РАН Н. Л. Орлову за предоставление ценных материалов по современным черепакам. Хочу поблагодарить иностранных коллег, оказавших мне помощь в посещении и получении доступа к зарубежным коллекциям: это профессор Д. Арчибальд (Калифорнийский университет Сан-Диего), Дж. Пархам и Х. Хатчисон (Калифорнийский университет Беркли), Б. Стирнс и Дж. Виндум (Лаборатория герпетологии Калифорнийской АН, Сан-Франциско) Ли Жинлинг (Институт палеонтологии позвоночных и палеоантропологии Китайской АН, Пекин), М. Борсук-Бялыницка (Институт палеобиологии Польской АН, Варшава), Д. Вард, С. Чапман и К. Маккафи (Британский музей естественной истории, Лондон), Р. Хираяма (Институт информации, Чiba, Япония). Я признателен всем сотрудникам отделения герпетологии ЗИН РАН за поддержку и внимание к моей работе.

Материал и методы

Изученный материал происходит из верхнемеловых и палеоценовых местонахождений Монголии, Китая и Средней Азии (Узбекистан, Казахстан, Таджикистан) и охватывает большинство известных таксонов *Lindholmemydidae*. По характеру материал представлен не только панцирями, но для отдельных форм также черепами, позвонками, костями конечностей и их поясов. Сохранность материала в ряде случаев позволяет изучить морфологию этих ископаемых черепах на уровне современных форм.

Для сравнения использовались остеологические материалы по современным и ископаемым черепакам, включающие представителей всех современных семейств, большинства родов семейств *Emydidae* и *Bataguridae*, а также отдельных представителей ископаемых семейств *Plesiochelyidae*, *Xinjiangchelyidae*, *Macrobaenidae* и *Adocidae*.

Использование формально-кладистического подхода к анализу родственных отношений в группе скрытошейных черепах, а также неполнота данных по ископаемым формам привели к формированию большого количества гипотез, рассмотрению которых посвящен особый раздел работы. В нашем исследовании при реконструкции родственных связей мы опирались не на формальное определение состояний признаков по отработанному списку, как это практикуется при формально-кладистическом подходе, а на детальный сравнительно-морфологический анализ материала, нацеленный на поиск признаков, фиксирующих направления филогенетических преобразований. При этом делалась попытка понять их биологический смысл.

Ископаемый материал в большинстве случаев подвергался препаровке (очищался от породы и склеивался). Описание и измерение панцирей осуществлялось по стандартной методике (Хозацкий, Суханов, 1972; Суханов, Нармандах, 1983).

Глава 1. Современные проблемы изучения скрытошейных черепах

1.1. История изучения и проблемы филогенетических отношений среди скрытошейных черепах

Существуют два принципиально различных взгляда на взаимоотношения современных групп скрытошейных черепах:

1) сближение Testudinoidea с Chelydridae и Platysternidae, при удаленном или неопределенном положении Trionychoidea, что в общем виде соответствует традиционным взглядам (Williams, 1950; McDowell, 1961; Albrecht, 1967, 1976);

2) сближение Testudinoidea и Trionychoidea при удаленном положении Chelydridae и Platysternidae, что соответствует формально-кладистической системе Ю. Гэффни и его последователей (Gaffney, 1975; Gaffney, Meylan, 1988; Schaffer et al., 1997; Brinkman, Wu, 1999).

Различное понимание объема современных надсемейств скрытошейных черепах и характера их взаимоотношений определяется, главным образом, представлениями об исходном для современных Cryptodira строении артериальных каналов головы (артериальный паттерн) и ряда посткраниальных структур (позвоночник, панцирь), а также о путях их преобразования в эволюции черепах. Эти представления могут быть основаны на изучении морфологии как современных, так и ископаемых черепах. Однако особую ценность в этом отношении приобретают данные, основанные на предполагаемых предковых формах.

Для решения проблем взаимоотношений скрытошейных черепах большое значение имеют данные об исходной морфологии Testudinoidea,

группы, ревизия которой в свое время привела к перестройке системы черепах от ее классического варианта к нынешнему состоянию.

1.2. История изучения и проблемы филогенетических отношений среди тестудиноидных черепах

Анализ литературы позволяет выделить следующие проблемы, связанные с надсемейством Testudinoidea. Первая из них касается представлений об исходной морфологии тестудиноидей. Прежние исследователи ориентировались либо на *Dermatemys* - подобного предка (McDowell, 1964), либо на наиболее древнего из известных представителей группы – *Echmatemys* (Hirayama, 1985; Gaffney, Meylan, 1988). Недостатком в первом случае было использование морфологии современного рода, относимого к тому же к другому надсемейству (Trionychoidea), а во втором, - использование формы, морфология которой недостаточно изучена. Кроме того, по уровню преобразования панциря *Echmatemys* может относиться к современному семейству или даже подсемейству. Ключом к разрешению данной проблемы может быть поиск более древней и примитивной формы, чем *Echmatemys*. В качестве таковой могут выступать представители Lindholmemydidae, которые в последнее время рассматриваются в качестве анцестральной группы для остальных тестудиноидей (Шувалов, Чхиквадзе, 1975; Meylan, Gaffney, 1989; Shaffer et al., 1997; Danilov, 1998; Sukhanov, 2000).

Понимание исходной морфологии тестудиноидей может способствовать определению основных направлений морфологических преобразований в этой группе от примитивных форм к продвинутым, что позволит приблизиться к пониманию взаимоотношений семейств тестудиноидных черепах. Важным здесь является оценка взглядов на проблему монофилии или полифилии современных тестудиноидей.

1.3. Проблемы изучения черепах семейства Lindholmemydidae

Изучение Lindholmemydidae требует решения следующих вопросов. Несмотря на то, что большинство исследователей склоняются к помещению этой группы в состав Testudinoidea (Шувалов, Чхиквадзе, 1975; Суханов, Нармандах, 1976; Meylan, Gaffney, 1989; Shaffer et al., 1997; Danilov, 1998; Hirayama, 2000; Sukhanov, 2000), существует также точка зрения о их связях с Dermatemyidae (Несов, 1977; Nessov, 1986). Кроме того, высказаны различные мнения о взаимоотношениях Lindholmemydidae и Platysternidae (Чхиквадзе, 1977, 1981; Sukhanov, 2000). Отдельными авторами предлагается сближение Lindholmemydidae с позднеюрскими Plesiochelyidae (Чхиквадзе, 1981, 1990). Рассмотрение Lindholmemydidae среди тестудиноидных черепах требует решения вопроса о характере их взаимоотношений с современными семействами Testudinoidea. В литературе высказаны точки зрения как о

происхождении современных семейств от различных представителей Lindholmemydidae (Чхиквадзе, 1983, 1990; Čkhikvadze, 1984; 1987), так и о монофилии современных тестудиноидей (Hirayama, 2000). Решение этих вопросов тормозится тем, что опубликованные данные по морфологии этой группы черепах малочисленны и касаются, главным образом, строения панциря. Таксономические проблемы Lindholmemydidae включают вопросы о структуре этой группы и взаимоотношениях внутри семейства, что требует более четкого определения его границ. Необходимо провести ревизию родов *Mongolemys* и *Lindholmemydidae* на основе всего имеющегося материала.

Глава 2. Морфология Lindholmemydidae

В данной главе приводится обобщенная морфологическая характеристика Lindholmemydidae, где основное внимание уделено особенностям, важным для понимания специфики этой группы по сравнению с другими скрытошейными черепаками.

2.1. Череп. Рассматривая в целом строение черепа Lindholmemydidae можно отметить его значительное сходство по уровню преобразований с черепом ископаемого семейства Macrobaenidae - группой черепах, возможно, являющейся исходной для ряда современных надсемейств Cryptodira (Brinkman, Wu, 1999; Sukhanov, 2000). Это сходство особенно сильно проявляется с таким представителем этой группы, как *Hangaiemys*. По ряду черт Macrobaenidae демонстрируют более примитивную организацию, чем Lindholmemydidae, что выражается в наличии у первых носовых костей и в сохранении контакта теменной и чешуйчатой костей. Обе группы сохраняют крупные foramina basisphenoidalia, ямки на вентральной поверхности базисфеноида, имеют примерно равный диаметр ветвей внутренних сонных артерий, пластинчатые кости в нижней челюсти. Сходство *Hangaiemys* и Lindholmemydidae дополняется одинаковым расположением канала внутренней сонной артерии относительно шва между базисфеноидом и птеригоидом.

Testudinoidea не имеют продвинутых черт в строении черепа. Некоторые Emydidae (Emydinae) и Bataguridae (Batagurinae) продвинуты по сравнению с Lindholmemydidae в строении височных дуг, тогда как другие Emydidae (Deirochelyinae) – в строении мозговой коробки.

Сравнение морфологии черепа Lindholmemydidae с примитивными Trionyuchoidea (Adocidae) показывает их серьезные различия как в общих его пропорциях (размер слуховых капсул, степень развития височных вырезок), так и в деталях (строение мозговой коробки, каналов внутренних сонных артерий, нижней челюсти).

2.2. Подъязычный аппарат. По строению подъязычного аппарата *Mongolemys* сходен с Emydidae (*Emys*). Обращает на себя внимание хорошее развитие окостенений подъязычного аппарата.

2.3. Панцирь. Конструкция панциря Lindholmemydidae такая же, как у других Testudinoidea и характеризуется шовной связью пластрона с карапаксом, усиленной вертикально ориентированными подпорками пластрона, контактирующими с реберными пластинками карапакса. Такое строение позволяет панцирю принимать более выпуклые очертания и одновременно освобождает дополнительное место для втягиваемых конечностей. Вместе с тем Lindholmemydidae демонстрируют конструктивно исходный для тестудиноидей план строения панциря, характеризуемый узкими долями пластрона и сохранением полного ряда подкраевых щитков. Последующие изменения конструкции панциря тестудиноидей заключались в расширении долей пластрона, захождении роговых щитков на внутреннюю поверхность панциря и в редукции подкраевых щитков. Среди современных групп тестудиноидей наиболее приближенными к исходному состоянию в строении панциря оказываются некоторые Bataguridae (Batagurinae) и Emydidae (Deirochelyinae).

2.4. Шейные позвонки. Шейная формула *Mongolemys*: (2(, (3(, (4),)5),)6),)7(, (8), при этом сочленовные поверхности в суставах между VI и VII, VII и VIII позвонками типично двойные (Sukhanov, 2000). Такая формула, с двумя двояковыпуклыми шейными позвонками (IV и VIII), характерна среди современных черепах только для Platysternidae и Testudinoidea (Williams, 1950).

2.5. Туловищные позвонки. IX и X туловищные позвонки контактируют с реберными головками VIII costale, как у других Testudinoidea. У Trionchoidea обычно отсутствует контакт реберных пластинок с X или даже IX (Kinosternidae) туловищными позвонками (Meylan, Gaffney, 1989).

2.6. Хвостовые позвонки. Строение хвостовых позвонков Lindholmemydidae характеризуется наличием амфицельного позвонка в основании хвоста и длинных гемальных отростков на передних позвонках («опистоцельно-процельный» хвост). Такое же строение хвоста имеют Chelydridae, *Platysternon* и Macrobaenidae (Brinkman, Wu, 1999). Для современных Testudinoidea характерен «процельный» хвост, состоящий только из процельных позвонков.

2.7. Пояс передних конечностей. Строение пояса передних конечностей Lindholmemydidae такое же, как у Emydidae и Bataguridae.

2.8. Пояс задних конечностей. В строении тазового пояса Lindholmemydidae демонстрируют характерную черту Testudinoidea (Gaffney, Meylan, 1988): наличие s-образного изгиба дорзальной пластины подвздошной кости. Такое строение подвздошной кости связывают с двойным креплением мышцы m. ilio-tibialis (Zug, 1971), участвующей в ретракции задней конечности (Walker, 1973). Более примитивное строение таза (неизогнутая пластина ilium и одинарное крепление мускула) свойственно для Chelydridae и *Platysternon*.

2.9. Конечности. Общий план строения конечностей *Mongolemys* сходен с таковым Emydidae (*Emys*).

Глава 3. Lindholmemydidae и взаимоотношения скрытошейных черепах

Данная глава посвящена обсуждению проблем взаимоотношений отдельных групп скрытошейных черепах и тестудиноидей в свете новых данных по морфологии Lindholmemydidae.

3.1. Критика современных представлений о филогенетических отношениях среди скрытошейных черепах

Данные по морфологии Lindholmemydidae позволяют отвергнуть ряд гипотез о филогенетических отношениях среди скрытошейных черепах.

Представления об исходном типе артериального паттерна. В основу современной системы скрытошейных черепах было положено представление о том, что примитивный для Cryptodira артериальный паттерн характеризуется редуцированной небной артерией, как у ныне живущих Testudinoidea, Chelydridae и Platysternidae (Gaffney, 1975). Однако последние данные по морфологии Adocidae (Meylan, Gaffney, 1989), Macrobaenidae (Brinkman, Wu, 1999; Sukhanov, 2000) и Lindholmemydidae свидетельствуют о том, что примитивное состояние характеризуется примерно равным диаметром ветвей внутренних сонных артерий, тем самым подтверждая точку зрения Ф. Альбрехта (Albrecht, 1967, 1976).

Концепция Chelydroidea. Ю. Гэффни (Gaffney, 1984; Gaffney, Meylan, 1988) объединяет Chelydridae и *Platysternon* в надсемействе Chelydroidea, для которого предлагает следующие синапоморфии: 1) сильно развитые реброобразные отростки загривковой пластинки; 2) «опистоцельно-процельный» хвост; 3) связочное соединение пластрона с карапаксом; 4) замкнутая ушная вырезка. По нашим данным, признаки 1 и 4 приобретены Chelydridae и *Platysternon* независимо, а признаки 2 и 3 примитивны. Другие синапоморфии Chelydroidea, предложены недавно Д. Бринкманом и Х. Ву (Brinkman, Wu, 1999): это - полностью закрытые каналы внутренних сонных артерий (отсутствие foramina basisphenoidalia); удлинённый лицевой отдел черепа; клюв на предчелюстных костях; контакт предлобных и заглазничных костей. Все эти признаки могли быть легко приобретены независимо: в частности, развитие трех последних, по-видимому, связано с мегацефалией. Изложенные соображения позволяют отказаться от рассмотренных вариантов сближения Chelydridae и Platysternidae и предложить иную схему родственных отношений этих групп (см. ниже).

Концепция Procoelocryptodira. Данный таксон был предложен для объединения надсемейств Chelonioidea, Trionychoidea и Testudinoidea (Gaffney,

1984; Gaffney, Meylan, 1988). В качестве синапоморфии использовался единственный признак – «процельный» хвост. Наши данные свидетельствуют, что, по крайней мере, у Testudinoidea формирование «процельного» хвоста проходило независимо от других Cryptodira. Этого факта оказывается достаточно, чтобы отказаться от рассматриваемой концепции.

Концепция Chelomacryptodira. Объединение надсемейств Trionychoidea и Testudinoidea в таксоне Chelomacryptodira первоначально основывалось также на единственной синапоморфии - сильное развитие верхней височной вырезки, препятствующей контакту заглазничной и чешуйчатой костей (Gaffney, 1984; Gaffney, Meylan, 1988). Однако данные по морфологии Lindholmemydidae показывают, что это состояние вторично для Testudinoidea, а примитивно - наличие контакта заглазничной и чешуйчатой костей, который сохраняется и у многих современных представителей этой группы. Еще два признака (шовное соединение пластрона с карапаксом и длинные мосты пластрона), предложенные в качестве синапоморфии Chelomacryptodira (Brinkman, Wu, 1999), по-видимому, развились независимо, о чем свидетельствуют существенные различия в конструкции панциря Testudinoidea и Trionychoidea.

Происхождение Lindholmemydidae от Plesiochelyidae или Xinjiangchelyidae. Такие особенности черепа Plesiochelyidae, как отсутствие нависания dorsum sellae над sellae turcica, иное строение каналов внутренних сонных артерий (Gaffney, 1976; Gaffney, Meylan, 1988), препятствуют их сближению с Lindholmemydidae. Ряд признаков Xinjiangchelyidae (захождение маргинальных щитков на реберные пластинки и захождение феморо-анальной борозды на гипо-ксифипластральный шов) препятствует выведению Lindholmemydidae непосредственно от этой группы. Более того, попытки связать современные надсемейства скрытошейных черепах с позднеюрскими формами (Чхиквадзе, 1990), имеющими очень примитивное строение черепа, позвонков и панциря, подразумевают независимое развитие многих морфологических структур, имеющих сходное строение у представителей современных групп, что пока не подтверждается фактами.

Происхождение Platysternidae от Lindholmemydidae. Гипотеза В. М. Чхиквадзе (1977, 1981) о происхождении Platysternidae от Lindholmemydidae требует допущения вторичности конструкции панциря первой группы. Однако морфология панциря Platysternidae (отсутствие шарниров в пластроне при укороченных мостах; связь пластрона с карапаксом по типу Chelydridae) свидетельствует о первичности данной конструкции. Кроме того, против гипотезы В. М. Чхиквадзе говорит примитивное строение таза Platysternidae.

Lindholmemydinae как азиатская ветвь Dermatemydidae. Представление о Lindholmemydidae как о трионихоидных черепахах было основано на предполагавшейся редукции у них стапедального канала (синапоморфия Trionychoidea sensu Gaffney, 1975), а определение их в состав Dermatemydidae – на общем сходстве конструкции панциря этих групп (Несов,

1977). В частности, имелось в виду сильное развитие подпорок пластрона и сохранение полного ряда подкраевых щитков.

Наше исследование показывает, что стапедиальное отверстие у Lindholmemydidae не несет следов уменьшения или редукции. Более того, череп Lindholmemydidae отличается от трионихоидного еще по целому ряду важных признаков (см. главу 2). Сходство в строении панциря также оказывается переоцененным и основано либо на примитивных (полный ряд подкраевых щитков), либо на параллельно возникших особенностях (развитие подпорок). Таким образом, можно заключить, что сближение Lindholmemydidae с Dermatemydidae (или с другими группами Trionychoidea), было основано на ошибочных представлениях, обусловленных неполнотой данных.

3.2. Филогенетические построения, предлагаемые в данной работе

Lindholmemydidae как примитивные Testudinoidea. Наличие у черепах семейства Lindholmemydidae двух синапоморфий Testudinoidea (контакт обеих подпорок пластрона с ребренными пластинками карапакса и латеральный изгиб дорзальной пластины подвздошной кости) однозначно свидетельствует в пользу принадлежности Lindholmemydidae к этому надсемейству скрытошейных черепах. Другие признаки, обычно рассматриваемые в качестве синапоморфий Testudinoidea (Gaffney, Meylan, 1988), характеризуют либо кладу Platysternidae + Testudinoidea (двояковыпуклый VIII шейный позвонок), либо только продвинутых тестудиноидей (отсутствие полного ряда подкраевых щитков).

Lindholmemydidae сохраняют ряд примитивных черт в строении черепа, панциря и позвоночника, утраченных другими представителями Testudinoidea, но лишены собственных продвинутых признаков, что позволяет рассматривать их в качестве парафилетической группы, занимающей примитивное положение по отношению к остальным Testudinoidea.

Platysternidae + Testudinoidea. Данная кладка может характеризоваться следующими синапоморфиями: 1) двояковыпуклый VIII шейный позвонок; 2) расширенные доли пластрона. Рассмотрение первого признака в качестве синапоморфии этой клады, а не как примитивного признака основано на фактической идентичности строения всех шейных позвонков Platysternidae и Testudinoidea, тогда как базальные Centrocryptodira (Sinemydidae/Macrobaenidae), также имеющие двояковыпуклый VIII шейный позвонок, демонстрируют значительные отличия в других частях шейного отдела (Brinkman, Wu, 1999).

Конструкция панциря Platysternidae, по-видимому, фиксирует переходное состояние от черепах макробэнидного уровня (типа *Hangaitemys*) к Testudinoidea.

***Hangaemys* + Chelydridae + Platysternidae + Testudinoidea.** Данная клада пока может быть охарактеризована лишь одной синапоморфией – птеригоиды значительно перекрывают снаружи боковые части базисфеноида, в результате чего канал внутренней сонной артерии заметно удален от шва между базисфеноидом и птеригоидом при виде снизу. Таким образом, предполагается, что макробэниды типа *Hangaemys* могут быть близки к предкам Chelydridae, Platysternidae и Testudinoidea. Внутри рассматриваемой клады Chelydridae, Platysternidae и Testudinoidea могут характеризоваться укороченным VIII шейным позвонком, который уступает по длине VII, тогда как у *Hangaemys* длины этих позвонков почти равны.

Надсемейства Chelonioidea и Trionychoidea помещаются нами вне рассматриваемой клады. Для выяснения их более точного филогенетического положения требуется детальное изучение базальных представителей этих надсемейств, а также группы черепах Macrobaenidae/Sinemydidae.

Представленный взгляд на характер взаимоотношений современных групп скрытошейных черепах согласуется с построениями ряда исследователей в отношении сближения Chelydridae и Platysternidae с Testudinoidea и независимости формирования черт сходства первых двух групп (Williams, 1950; Albrecht, 1967, 1976; Whetstone, 1978; Hirayama, 1985), а также в части систематического положения Lindholmemydidae (Суханов, Нармандах, 1976; Shaffer et al., 1997; Danilov, 1998; Sukhanov, 2000; Hirayama 2000). Новым результатом является попытка сближения Testudinoidea с отдельными представителями группы черепах макробэнидного уровня.

3.3. Эволюция тестудиноидных черепах

Морфологическая организация ранних тестудиноидей. Изучение морфологии Lindholmemydidae показывает, что организация тестудиноидей в целом значительно примитивнее, чем считалось прежде и, видимо, уходит корнями к раннемеловым Macrobaenidae. Становление тестудиноидей было связано в первую очередь с формированием прогрессивной конструкции панциря и, видимо, нового механизма движения (ретракции) задних конечностей которые, по-видимому, обеспечили возможность успешной радиации этой группы. Остальные структуры скелета сохраняли исходную организацию макробэнидного уровня.

Разнообразие Lindholmemydidae. Lindholmemydidae демонстрируют значительное морфологическое разнообразие, которое, по-видимому, отражает и их филогенетическую неоднородность. Это проявляется в форме панциря, пропорциях отдельных его частей, степени развития подпорок и в характере щиткования. Однако имеющихся данных пока не достаточно для выделения четких филогенетических ветвей ранних тестудиноидей.

Основные направления морфологических преобразований тестудиноидей. Данные по морфологии примитивных тестудиноидей (*Lindholmemydidae*) позволяют более точно определить направления морфологических преобразований тестудиноидных черепах в целом. Эти преобразования затронули череп, панцирь и позвоночник и проходили неравномерно в разных группах.

Изменение черепа включало такие тенденции, как зарастание *foramina basisphenoidale*, редукцию небных артерий, утрату пластинчатой кости в нижней челюсти, ослабление височной дуги. Интересно, что первые три из отмеченных тенденций независимо реализовались также у *Chelydridae* и *Platysternidae*, а четвертая - у *Trionyochoidea*. Ряд трансформаций был связан со специализацией челюстного аппарата, которая наблюдалась уже у некоторых ранних форм.

Помимо уже упоминавшейся редукции подкраевых щитков, в преобразовании панциря тестудиноидей можно выделить два основных направления. Первое связано со значительным усилением подпорок, при этом доли пластрона остаются относительно узкими, с незначительным захождением роговых щитков на внутреннюю поверхность пластрона. Второе направление характеризуется расширением долей пластрона и интенсивным захождением роговых щитков на его внутреннюю поверхность; подпорки, как правило, развиты слабо, а в пределе редуцируются, позволяя развиваться шарнирам в пластроне; гумеро-пекторальная борозда смещается на энтопластрон. Первое направление реализуется уже среди *Lindholmemydidae* (*Lindholmemyd*) и характерно также для *Echmatemys* и современных *Bataguridae*. Тенденции развития во втором направлении демонстрирует *Elkemyd* среди *Lindholmemydidae*, *Emydinae* среди *Emydidae* и *Geoemydinae* среди *Bataguridae*. Можно предположить, что два рассмотренных направления развития панциря тестудиноидных черепах соответствуют двум стратегическим адаптациям: первая в ответ на пресс крокодилов, которые раскусывали панцири мощными челюстями, а вторая в ответ на пресс млекопитающих (типа выдры), которые откусывали части тела, не защищенные панцирем.

Преобразования в шейном отделе включали развитие двумышечкового сочленения между пятым и шестым шейными позвонками, позволявшего ограничить возможность горизонтальных движений шеи и, возможно, обеспечившего более совершенное втягивание головы внутрь панциря (McDowell, 1964). Этот процесс был осуществлен *Emydinae*.

Изменения в строении хвоста касались его укорочения и изменения формы тел позвонков на позвоночную.

Связь примитивных и продвинутых тестудиноидей. Имеющиеся данные пока не позволяют установить характер взаимоотношений примитивных и продвинутых тестудиноидей со всей определенностью. Для решения этого вопроса необходимо более детальное изучение палеоценовых

форм. В данной работе предлагается представить эти взаимоотношения в виде двух град (в понимании Несов, 1989), допуская возможность независимых переходов с одного уровня на другой (см. главу 5).

Глава 4. Распространение и образ жизни *Lindholmemydidae*

4.1. Геологическое и географическое распространение *Lindholmemydidae*. Достоверные находки черепах, причисляемых к *Lindholmemydidae*, известны только в Азии. Наибольшее количество видов (10) известно с территории Монголии, 4 вида из Китая и 3 из Средней Азии. Временное распространение семейства ограничено промежутком ранний мел – поздний палеоцен. Наибольшее разнообразие *Lindholmemydidae* наблюдается в позднем мелу и палеоцене Монголии. Род *Lindholmemyd* является общим для Средней Азии и Монголии на протяжении позднетурон-кампанского интервала. Род *Gravemys* является общим для позднего мела Монголии и Китая. Распространение рода *Mongolemys* ограничено самым концом позднего мела (маастрихтом) Монголии.

4.2. Условия обитания и образ жизни *Lindholmemydidae*. При анализе образа жизни *Lindholmemydidae* целесообразно обратиться к поиску аналогов среди современных черепах. Для рода *Lindholmemyd* такими аналогами могут быть современные черепахи типа *Hardella*, *Batagur*, *Callagur*, *Kachuga*, имеющие сходную с *Lindholmemyd* конструкцию панциря с сильно развитыми подпорками. Такие черепахи обитают в крупных реках и эстуариях и являются хорошими пловцами и «ныряльщиками». С этой точки зрения, следует отвергнуть представление о *Lindholmemyd* как о малоподвижной и чуть ли не сухопутной черепахе (Несов, Хоцацкий, 1980). Выпуклый толстостойкий панцирь, укрепленный мощными подпорками, по-видимому, является эффективной защитой от крокодилов. Предположение о бентофагии линдхольмемисов (Несов, 1997) не находит подтверждения в строении их челюстей, которые характеризуются узкими альвеолярными поверхностями, что предполагает всеядность.

Наибольшее сходство с *Mongolemys* в конструкции панциря среди современных черепах демонстрируют представители змеиношеих черепах (*Chelidae*) родов *Chelodina*, *Emydura* и *Elseya*. Эти черепахи сильно связаны с водой, которую они покидают только для откладки яиц, а загорают на суше очень редко (Legler, Georges, 1993). Некоторые из них живут во временных, мелких хорошо прогреваемых водоемах, а периоды засухи проводят, зарывшись в дно водоема. Для *Mongolemys* предполагается сходный образ жизни, что согласуется с представлениями об условиях существования в Монголии в нэмэгтинскую эпоху (Osmolska, 1980; Jerzykiewicz, 1995), допускающими существование временных водоемов, и позволяет объяснить массовый характер захоронений монголемисов, которые, видимо, гибли в

результате затянувшейся или непредсказуемой засухи. Неспециализированный челюстной аппарат *Mongolemys* свидетельствует о всеядности этих черепах.

Глава 5. Систематический обзор семейства *Lindholmemydidae*

Данная глава содержит характеристики всех известных таксонов *Lindholmemydidae*. По нашим данным, оно включает 2 подсемейства, 11 родов и 18 видов, из которых 1 подсемейство, 4 рода и 3 вида новые для науки. Кроме того, в связи с рассмотрением положения *Lindholmemydidae* среди *Testudinoidea* предлагается подразделение последних на две грады в ранге эписемейств.

Надсемейство (ветвь) *Testudinoidea* Batsch, 1788

Характеристика. Скрытошейные черепахи с мета-или неохелидным панцирем (Zangerl, 1969), имеющие контакт подмышечных и паховых подпорок пластрона с реберными пластинками карапакса (Gaffney, Meylan, 1988) и латеральный изгиб дорзальной пластины подвздошной кости (Zug, 1971).

Состав. Два эписемейства (грады): *Lindholmemydoidae* Čkhikvadze, 1975 и *Testudinoidae* Batsch, 1788.

Замечания. Разделение тестудиноидей на две грады основано на различиях в уровнях преобразования панциря. *Lindholmemydoidae* сохраняют дополнительные пары подкраевых щитков, кроме подмышечного и пахового (метахелидный панцирь - Zangerl, 1969), а *Testudinoidae* утрачивают дополнительные подкраевые щитки (неохелидный панцирь - Zangerl, 1969).

Эписемейство (града) *Lindholmemydoidae* Čkhikvadze, 1975

Характеристика. Тестудиноидеи с метахелидным панцирем (Zangerl, 1969).

Состав. Одно семейство *Lindholmemydidae* Čkhikvadze, 1975.

Замечания. Возможно к данной группе принадлежит также семейство *Peishanemydidae* Nessov, 1981 (Несов, Верзилин, 1981; Чхиквадзе, 1985).

Семейство (града) *Lindholmemydidae* Čkhikvadze, 1975

Характеристика. Тестудиноидеи с одной парой горловых щитков. Строение черепа и позвоночника, как правило, сохраняет черты “макробэнидного” уровня: контакт птеригоидов с основной затылочной костью; контакт заглазничной и чешуйчатой костей; хорошо развитые *foramina basisphenoidale*; равный диаметр каналов небной и внутренней сонной артерий; «опистоцельно-процельный» хвост.

Состав. Два подсемейства (грады): *Gravemydinae* subfam. nov. и *Lindholmemydinae* Čkhikvadze, 1975.

Распространение. Мел – палеоцен; Центральная Азия.

Подсемейство (града) Gravemydinae subfam. nov.

Типовой род – *Gravemys* Sukhanov et Narmandakh, 1983.

Характеристика. Lindholmemydidae с четырьмя парами подкраевых щитков.

Состав. Пять родов: *Gravemys* Sukhanov et Narmandakh, 1983; *Tsaotanemys* Bohlin, 1953; *Paragravemys* Sukhanov, Danilov et Narmandakh, 1999; *Naranemys* gen. nov.; *Elkemys* Čkhikvadze, 1976.

Род *Gravemys* Sukhanov et Narmandakh, 1983

Типовой вид – *Mongolemys barsboldi* Sukhanov et Narmandakh, 1974; верхний мел, верхи барунгойотской (?) и нэмэгэтинская свиты; Монголия, Южная Гоби.

Характеристика. Подкраевые щитки в виде четырехугольников, широкие, заходят на краевые пластинки. XII пара маргинальных щитков заходит на супрапигальную пластинку. Нухальная вырезка крупная.

Состав. Два вида: *Gravemys barsboldi* Sukhanov et Narmandakh, 1983 и *Gravemys yehi* sp. nov.

Распространение. Верхний мел, Центральная Азия.

***Gravemys barsboldi* (Sukhanov et Narmandakh, 1974)**

Замечания. Изучен новый экземпляр, позволивший существенно дополнить характеристику этого вида и рода в целом.

Распространение. Верхний мел, верхи барунгойотской (?) и нэмэгэтинская свиты; Монголия, Южная Гоби.

***Gravemys yehi* sp. nov.**

Замечания. Новый вид основан на экземпляре, который фигурировал в качестве паратипа *Mongolemys trufanensis* Yeh, 1974.

Распространение. Верхний мел, Турфанская впадина, Синцзянь, Китай.

Род *Tsaotanemys* Bohlin, 1953

Характеристика. Подкраевые щитки узкие, не заходят на краевые пластинки, нухальная вырезка небольшая, анальная вырезка глубокая.

Состав. Описано четыре вида: *T. rugosus* Bohlin, 1953; *T. compressus* Bohlin, 1953; *T. parvulus* Bohlin, 1953; *T. undulatus* Bohlin, 1953.

Замечания. Требуется переизучение материалов по этому роду. Однако уже сейчас ясно, что предположение об идентичности родов *Tsaotanemys* и *Mongolemys* (Чхиквадзе, 1976), не находит оснований в связи с новым пониманием рода *Mongolemys*, предлагаемым в данной работе.

Материалы, из местонахождения Улан-Булак, определенные как *Tsaotanemys cf. rugosa* (Khosatzky, Mlynarski, 1971), относятся к *Mongolemys elegans*.

Распространение. Нижний мел (? альб); Xinminbao [=Hui-Hui-Pu] Group, Chijinbao Formation, местонахождение Jaiyuguan [=Chia-yu-kuan], Ганьсу, Китай (Dong, 1995).

Род *Paragravemys* Sukhanov, Danilov et Narmandakh, 1999

Типовой вид - *Paragravemys erratica* Sukhanov, Danilov et Narmandakh, 1999, Верхний мел (сеноман - турон), нижняя часть баинширэинской свиты; Шине-Ус-Худук, Восточная Гоби, Монголия.

Характеристика. Для рода характерно сужение двух средних подкраевых щитков.

Состав. Два вида: *P. erratica* Sukhanov, Danilov et Narmandakh, 1999 и *P. trufanensis* (Yeh, 1974).

Распространение. Верхний мел – палеоцен Центральной Азии.

***Paragravemys erratica* Sukhanov, Danilov et Narmandakh, 1999**

Распространение. Верхний мел (сеноман - турон), нижняя часть баинширэинской свиты; Шине-Ус-Худук, Восточная Гоби, Монголия.

***Paragravemys trufanensis* (Yeh, 1974)**

Замечания. Этот вид первоначально был помещен в род *Mongolemys* (Yeh, 1974), от которого он отличается наличием четырех пар подкраевых щитков, более длинными мостами и широкими долями пластрона. Отнесение данного вида к роду *Paragravemys* основано на сходстве в конфигурации подкраевых щитков и пропорциях частей пластрона.

Распространение. Палеоцен, Шаньшань, Синцзянь, Китай.

Род *Naranemys* gen. nov.

Типовой вид - *Mongolemys tatarinovi* Sukhanov et Narmandakh, 1976; верхний палеоцен, наранбулакская свита; местонахождение Наран-Булак, Южная Гоби, Монголия.

Характеристика. Род характеризуется суженными подкраевыми щитками, не заходящими на краевые пластинки. Вклад гиопластрона в длину моста больше, чем гиопластрона.

Состав. Один вид .

Замечания. Ревизия материалов, описанных как *Mongolemys tatarinovi* (Суханов, Нармандах, 1976) показала их принадлежность к двум самостоятельным формам. Одна из них (представлена только голотипом) сохраняет видовое название и выделяется нами в самостоятельный род *Naranemys*, а вторая относится к новому виду и роду черепах *Paramongolemys khosatzkyi* gen. et sp. nov.

Распространение. Верхний палеоцен, Наран-Булак, Монголия.

Род *Elkemys* Čkhikvadze, 1976

Типовой вид. *Mongolemys australis* Yeh, 1974, Lofochai Formation (палеоцен), Chishapai, Hukou, Nanxiong, провинция Гуандун, Китай.

Характеристика. Род характеризуется энтопластроном, пересеченным гумеро-пекторальной бороздой, и сильным захождением роговых щитков на внутреннюю поверхность пластрона.

Состав. Один вид.

Замечания. Переизучение материалов по этому роду подтвердило присутствию у него четырех пар подкраевых щитков (Yeh, 1974), что ставилось под сомнение (Čkhikvadze, 1987). Выявлены ошибки в опубликованной реконструкции пластрона (Yeh, 1994, fig. 17).

Распространение. Палеоцен, Китай.

Подсемейство (града) *Lindholmemydinae* Čkhikvadze, 1975

Характеристика. *Lindholmemydidae* с тремя парами подкраевых щитков.

Состав. Четыре рода: *Lindholmemyx* Riabinin, 1935; *Mongolemys* Khosatzky et Mlynarski, 1971; *Paramongolemys* gen. nov.; *Pseudochrysemys* Sukhanov et Narmandakh, 1976.

Род *Mongolemys* Khosatzky et Mlynarski, 1971

(=*Haichemys* Sukhanov et Narmandakh, 2000)

Типовой вид – *Mongolemys elegans* Khosatzky et Mlynarski, 1971; верхний мел, нэмэгэтинская свита; местонахождение Цаган-Хушу, Гоби, Монголия.

Характеристика. Род характеризуется слабо развитыми подпорками, отсутствием нухальной вырезки и широкими подкраевыми щитками.

Состав. Два вида: *M. elegans* Khosatzky et Mlynarski, 1971; *Mongolemys ulensis* (Sukhanov et Narmandakh, 2000).

Замечания. Остальные шесть видов, относимых к этому роду (Sukhanov, 2000), размещаются по другим родам. Материалы, указанные как *Mongolemys* sp. из нижнего мела местонахождения Хобур (Суханов, Нармандах, 1974), идентичны *Mongolemys elegans*, что, видимо, свидетельствует об их происхождении из верхнемелового местонахождения, а не из Хобура. Род *Haichemys* (Sukhanov, 2000) рассматривается как младший синоним *Mongolemys*.

Распространение. Верхний мел, нэмэгэтинская свита (маастрихт), Монголия.

***Mongolemys elegans* Khosatzky et Mlynarski, 1971**

Характеристика. Вид характеризуется узкой и длинной долей пластрона, ранним зарастанием фонтанелей и развитием скульптуры только на карапаксе.

Замечания. Показаны многочисленные ошибки в опубликованных изображениях этого вида. На основе новых материалов уточнена характеристика панциря. Обсуждаются возрастные изменения в строении панциря.

Распространение. Верхний мел, нэмэгэтинская свита (маастрихт), Монголия.

***Mongolemys ulensis* (Sukhanov et Narmandakh, 2000)**

Характеристика. Вид характеризуется укороченной задней долей пластрона, более поздним зарастанием фонтанелей и развитием скульптуры на карапаксе и пластроне.

Замечания. Голотип этого вида (Sukhanov, 2000), по нашим данным, принадлежит молодому экземпляру.

Распространение. Верхний мел, нэмэгэтинская свита (маастрихт), Монголия.

Род *Paramongolemys* gen. nov.

Типовой вид – *Paramongolemys khosatzkyi* sp. nov.; верхний палеоцен, наранбулакская свита; местонахождение Хайчин-Ула II, Южная Гоби, Монголия.

Характеристика. Род характеризуется умеренно развитыми подпорками, отсутствием нухальной вырезки и суженными подкраевыми щитками.

Состав. Два вида: *P. khosatzkyi* sp. nov. и *P. reshetovi* (Sukhanov et Narmandakh, 1976).

Распространение. Верхний палеоцен, Монголия.

***Paramongolemys khosatzkyi* sp. nov.**

Замечания. К этому виду относится часть материалов, первоначально причисленных к *Mongolemys tatarinovi* (Суханов, Нармандах, 1976).

Распространение. Верхний палеоцен, Монголия.

***Paramongolemys reshetovi* (Sukhanov et Narmandakh, 1976)**

Замечания. Помещение этого вида в состав рода *Paramongolemys* в достаточной степени условно и основано на наличии трех пар суженных подкраевых щитков.

Распространение. ?Нижний палеоцен, Монголия.

Род *Lindholmemys Riabinin, 1935*

(=*Hongilemys* Sukhanov et Narmandakh, 2000)

Типовой вид – *Lindholmemys elegans* Riabinin, 1935, поздний мел, верхний турон – коньяк; Центральные Кызылкумы.

Характеристика. Род характеризуется сильно развитыми подпорками, слабой нухальной вырезкой и суженными подкраевыми щитками.

Состав. Четыре вида: *L. elegans* Riabinin, 1935; *L. gravis* Nesselov et Khosatzky, 1980; *L. martinsoni* Škřihvadze, 1975; *L. kurzanovi* (Sukhanov, 2000).

Замечания. Уточнены характеристики панциря *Lindholmemys*. Установлено присутствие двух супрапигальных пластинок, а не одной, как считалось ранее (Рябинин, 1935; Несов, Хозацкий, 1980; Sukhanov, 2000). Показано, что отличия монгольских и среднеазиатских видов сводятся лишь к форме панциря и времени зарастания фонтанелей (более позднего у *L. elegans*), что, по нашему мнению, не является достаточным для выделения монгольских форм в самостоятельный род *Hongilemys* (Sukhanov, 2000).

Череп черепахи, отнесенный к *Lindholmemys* (Nesselov, 1986), на самом деле принадлежит другому семейству черепах – Adocidae (Danilov, in preparation). С другой стороны, мозговая коробка, определенная как *Anatolemys maximus* (Nesselov, 1986), принадлежит роду *Lindholmemys*.

Распространение. Верхний мел (верхний турон – кампан) Средней Азии и Монголии.

Lindholmemys elegans Riabinin, 1935

Диагноз. Вид характеризуется сильно выпуклым панцирем, толстыми пластинками и длительным сохранением фонтанелей.

Замечания. Уточнена характеристика вида. Показана изменчивость большинства признаков, предложенных ранее для его диагностики (Несов, Хозацкий, 1980). Составлена новая реконструкция панциря.

Распространение. Верхний мел, биссектинская свита (поздний турон – коньяк), местонахождение Джаракудук, Узбекистан.

Lindholmemys gravis Nesselov et Khosatzky, 1980

Характеристика. Пластинки панциря тонкие. Полная характеристика вида не ясна из-за бедности материалов.

Замечания. Этот вид фактически укладывается в рамки морфологической изменчивости *L. elegans*, однако желательно сохранить его видовую самостоятельность до исследования более полных материалов.

Распространение. Верхний мел, яловачская свита (нижний сантон), Таджикистан, западная Фергана; бостобинская свита (сантон – нижний кампан), Казахстан, северное Приаралье (Несов, 1997).

Lindholmemys martinsoni Čkhikvadze, 1975

Характеристика. Вид характеризуется менее выпуклым панцирем, ранним зарастанием фонтанелей и широкой пигальной пластинкой.

Замечания. Наши исследования (Danilov, Sukhanov, 2001) показали, что к этому виду относится панцирь, описанный как *Mongolemys sp.* из местонахождения Ширегин Гашун (Mynarski, Narmandach, 1972). Новый экземпляр позволил уточнить характеристику вида.

Распространение. Верхний мел, верхняя часть баинширэнской свиты, поздний турон – сантон, Заалтайская и Восточная Гоби, Монголия.

Lindholmemys kurzanovi (Sukhanov, 2000)

Характеристика. Вид характеризуется более сильно развитой нухальной вырезкой и уменьшенным пятым центральным щитком.

Распространение. Верхний мел, барунгойотская свита (кампан), Монголия.

Род *Pseudochrysemys* Sukhanov et Narmandakh, 1976

Типовой вид – *Pseudochrysemys gobiensis* Sukhanov et Narmandakh, 1976; верхний палеоцен, наранбулакская свита; Монголия.

Характеристика. Род характеризуется прерванным рядом подкраевых щитков (второй щиток отделен от первого и третьего) и значительным захождением роговых щитков на внутреннюю поверхность пластрона.

Состав. Один вид.

Распространение. Верхний палеоцен, Монголия.

Lindholmemydidae incertae sedis

В этот раздел помещены формы *Lindholmemydidae*, у которых не известно количество подкраевых щитков.

Род *Khodzhakulemys* Danilov, 1999

Типовой вид – *Mongolemys occidentalis* Nessov, 1984.

Характеристика. Выделение *Mongolemys occidentalis* в самостоятельный род основано на более сильном развитии подпорок и наличие нухальной вырезки, не характерной для *Mongolemys*. Однако бедность материала не позволяет дать полную характеристику этой формы и определить ее связи с другими родами *Lindholmemydidae*.

Состав. Один вид.

Распространение. Верхний мел, ходжакульская свита (нижний сеноман), Узбекистан.

"*Mongolemys*" planicostata (Riabinin, 1930)

Характеристика. Этот вид отличается от *Mongolemys* более сильно развитыми подпорками и более толстыми пластинками панциря. Для определения систематического положения необходимо изучение дополнительных материалов.

Распространение. Верхний мел, бассейн реки Амур, Амурская область.

Эписемейство (града) Testudinoidea Batsch, 1788

Характеристика. Тестудиноидеи с неохелидным панцирем (Zangerl, 1969), "процельным" хвостом и уменьшенным каналом небной артерии по сравнению с каналом внутренней сонной артерии.

Состав. Три семейства: Emydidae Rafinesque, 1815 (Emydinae, Deirochelyinae); Bataguridae Gray, 1869 (Batagurinae, Geoemydinae); Testudinidae Batsch, 1788.

Эти группы в диссертации не рассматриваются.

Выводы

1. Семейство Lindholmemydidae относится к надсемейству Testudinoidea, так как обладает двумя синапоморфиями этой группы (контакт подпорок пластрона с реберными пластинками карапакса; s-образный изгиб дорзальной пластины подвздошной кости).

2. Lindholmemydidae отличаются от других тестудиноидей сохранением многих примитивных признаков, свойственных черепахам уровня Macrobaenidae (foramina basisphenoidale, равный диаметр ветвей внутренних сонных артерий, ямки на вентральной поверхности базисфеноида, пластинчатая кость в нижней челюсти, "опистоцельно-процельный" хвост, наличие дополнительных пар подкраевых щитков), что определяет их примитивное положение среди тестудиноидей.

3. Организация Testudinoidea (включая Lindholmemydidae) оказывается значительно примитивнее, чем считалось прежде, и уходит своими корнями к раннемеловым Macrobaenidae.

4. Наши данные и анализ литературы позволяют отвергнуть следующие филогенетические гипотезы: а) представление о том что примитивный для Cryptodira артериальный паттерн характеризуется уменьшенным диаметром небного канала по сравнению с мозговым; б) объединение Chelydridae и Platysternidae в надсемействе Chelydroidea; в) объединение Chelonoidea, Trionychoidea и Testudinoidea в таксоне Procoelocryptodira; г) объединение Trionychoidea и Testudinoidea в таксоне Chelomacryptodira; д) происхождение Lindholmemydidae от Plesiochelyidae (или Xinjiangchelyidae); е) происхождение Platysternidae от Lindholmemydidae; ж) помещение Lindholmemydidae в состав Dermatemydidae.

5. Сравнение Testudinoidea (включая Lindholmemydidae) с другими группами скрытошейных черепах позволяет предложить следующие филогенетические построения:

а) Platysternidae образуют сестринскую группу для Testudinoidea. Общими продвинутыми признаками этой клады являются двояковыпуклый VIII шейный позвонок и широкие доли пластрона. Существовавший прежде морфологический разрыв между Platysternidae и Testudinoidea значительно сократился благодаря Lindholmemydidae.

б) *Hangaiemys* (Macrobaenidae), Chelydridae, Platysternidae и Testudinoidea образуют кладу, характеризующуюся одной синапоморфией – птеригоиды значительно перекрывают снаружи боковые части базисфеноида, в результате чего канал внутренней сонной артерии заметно удален от шва между базисфеноидом и птеригоидом при виде снизу. Взаимоотношения внутри этой клады представляются следующим образом (*Hangaiemys* (Chelydridae (Platysternidae (Testudinoidea)))). Trionychoidea и Chelonioidea занимают неопределенное внешнее положение по отношению к данной кладе.

6. Семейство Lindholmemydidae не имеет собственных продвинутых признаков, что позволяет считать его парафилетическим таксоном, с точки зрения кладистической систематики, или примитивной группой тестудиноидей, с точки зрения эволюционной систематики. Для выяснения связей примитивных и продвинутых тестудиноидей требуются дополнительные исследования материалов из палеоцена.

7. На основании таксономической ревизии Testudinoidea предлагаются следующие изменения системы:

а) в составе надсемейства Testudinoidea выделяются две группы в ранге эписемейств: Lindholmemydoidae, к которой относится семейство Lindholmemydidae, и Testudinoidae, объединяющая современных тестудиноидей;

б) в составе семейства Lindholmemydidae рассматриваются 2 подсемейства, 11 родов и 18 видов, из которых 1 подсемейство, 4 рода и 3 вида новые.

в) в составе рода *Mongolemys* предлагается только два вида, ограниченных в своем распространении концом позднего мела (маастрихт) Монголии. Остальные 6 видов, прежде относимые к этому роду, помещаются в состав родов *Elkemys*, *Gravemys*, *Naranemys*, *Paramongolemys*, *Paragravemys*, *Khodzhakulemys* или рассматриваются как Lindholmemydidae incertae sedis (“*Mongolemys*” *planicostata*).

г) *Tsaotanemys* представляет собой самостоятельный род, а не является старшим синонимом *Mongolemys*, как считали ранее.

д) род *Lindholmemy*s включает как среднеазиатские, так и монгольские виды, распространение которых ограничено интервалом поздний турон – кампан.

8. По образу жизни среди Lindholmemydidae можно различить, по крайней мере, две жизненные формы: одна населяла крупные реки (*Lindholmemys*), а вторая обитала в небольших, возможно, временных водоемах (*Mongolemys*).

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Danilov I. G. 1998. Phylogenetic relationships of lindholmemydid turtles (Testudines: Lindholmemydidae). // Programme and Abstracts 9th Ord. Gen. Meet. Soc. Europ. Herp., Chambéry, France, 25-29 August 1998 (сборник без нумерации страниц, объем тезисов – 1 страница).
2. Danilov I. G. 1998. Phylogenetic relationships of platysternid turtles. // Abstr. Third Asian Herp. Meet., Almaty, 1-5 September, 1998. P. 14.
3. Danilov I. G. 1999. A new lindholmemydid genus (Testudines: Lindholmemydidae) from the mid-Cretaceous of Uzbekistan. // Russian Journal of Herpetology, vol. 6, No. 1, pp. 63 – 71.
4. Sukhanov V. B., Danilov I. G. and Narmandakh P. 1999. A new lindholmemydid turtle (Testudines: Lindholmemydidae) from the Bayn Shire Formation (Late Cretaceous) of Mongolia. // Russian Journal of Herpetology, vol. 6, No. 2, pp. 147 – 152.
5. Данилов И. Г. 1999. Жизненные формы черепах позднего мела Азии. // Тезисы докладов. Отчетная научная сессия по итогам работ 1998 года. Зоологический институт. Санкт-Петербург, с. 20 – 22.
6. Danilov I. G. 1999. The ecological types of turtles in the Late Cretaceous of Asia. // Zoological Sessions. Annual Reports 1998. Proc. Zool. Inst., vol. 281, pp. 107-112.
7. Danilov I. G., Sukhanov V. B. 2001. New data on lindholmemydid turtle *Lindholmemys* from the late Cretaceous of Mongolia. // Acta Paleontologica Polonica, vol. 46, No. 1, pp. 125-131.
8. Danilov I. G. 2001. Morphology of early testudinoids and relationships of cryptodiran turtles. // Journal of Vertebrate Paleontology, vol. 21, Supplement to No. 3. Abstracts. P. 43A.
9. Данилов И. Г. 2001. Морфология примитивных тестудиноидей (Testudines: Cryptodira: Testudinoidea) и проблема взаимоотношений скрытошейных черепах. // Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического об-ва им. А. М. Никольского 4 – 7 декабря 2000 г. Пушкино – Москва, с. 81 - 83.