

УДК 567.6+568.1:551.77(1-924.8)

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОЗДНЕКАЙНОЗОЙСКОЙ ИСТОРИИ ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ПАЛЕОНТОЛОГА

В. Ю. Ратников

*Воронежский государственный университет
Россия, 394006, Воронеж, Университетская пл., 1
E-mail: vratnik@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.03.2016 г.

При изучении позднекайнозойской истории амфибий и рептилий возникает ряд проблем, связанных с получением и интерпретацией фактического материала. Прежде всего, автор рассматривает особенности получения и идентификации ископаемого материала, которые сильно влияют на количество и качество палеонтологических данных. Большинство биологов с ними не знакомо. Это проблемы тафономические, востребованности, экономические, кадровые, коллекционные и систематические. Кроме этого, автор отмечает несколько проблем, связанных с интерпретацией фактических данных: филогеографическая, узкой специализации, относительного геологического времени.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, позднекайнозойская история видов, проблемы изучения.

DOI: 10.18500/1814-6090-2016-16-3-4-135-141

ВВЕДЕНИЕ

Эволюция жизни и, в частности, история современных видов, может изучаться с использованием многих методов (Иорданский, 1981; Яблоков, Юсуфов, 2006), которые могут быть сгруппированы в два подхода – неонтологический и палеонтологический. Различие между ними заключается в характере используемых фактов и способе их получения. Оба подхода имеют преимущества и недостатки, связанные как с проблемами получения информации о прошлом, так и с ее интерпретацией (Рауп, Стэнли, 1974; Михайлова, Бондаренко, 2006; Ратников, 2004, 2009, 2013 а). Некоторые проблемы появились уже давно, а со временем их количество постепенно увеличивается по мере появления новых методов исследования.

Поскольку сам я – палеонтолог, то сначала хотелось бы ознакомить неонтологов с палеонтологическими проблемами, о которых многие биологи представления не имеют.

ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА

У этого подхода очень много ограничений, но есть одно неоспоримое большое преимущество: это оперирование реальными фактами прошлого – ископаемыми остатками, сохранившимися в осадочных породах. Ограничения обусловлены рядом проблем, влияющих на эффективность поиска этих остатков, массовость извлечения их из породы и качество идентификации. Перечисленные ниже проблемы – результат наблюдений авто-

ра, в течение более 30 лет занимающегося сбором и обработкой ископаемых остатков земноводных и пресмыкающихся.

Тафономические проблемы приводят к невозможности повсеместного получения ископаемого материала даже теоретически. Прежде всего, это связано с тем, что значительные водораздельные площади обитания видов, как правило, оказываются исключенными из мест возможного захоронения их остатков из-за отсутствия осадконакопления. Далеко не все осадки являются потенциально костеносными, а лишь те, которые формируются в особых гидродинамических условиях, способствующих выпадению переносимых водой костей в осадок и быстрому их погребению (Ратников, 2009). Но и не во всех таких осадках действительно происходит захоронение и сохранение остатков: большая их часть костей не содержит (Агаджанян, 1976; Иосифова и др., 2009; Попова, 2006; Ратников, Крохмаль, 2005 и др.).

С поисками и извлечением ископаемых из породы связаны несколько проблем, обусловленных состоянием дел в геологии.

Проблема востребованности. Обнаруживают ископаемые остатки, как правило, геологи во время геологических съемок. Местонахождения ископаемых описываются как геологический разрез, получают географическую и стратиграфическую привязку. После этого, если остатки в местонахождении собраны не полностью, их может собирать кто угодно при условии, что повторно сможет найти это местонахождение. Мы знаем довольно много примеров «долгоживущих» место-

нахождений древних мегафаун, таких как Котельнич, Тихвинское или Ливенцовка, в которых собирают фауну десятилетиями (Титов, 2008; Сысоев, 2009; Хлюпин, 2010). Есть и четвертичные местонахождения мелких позвоночных, в которых сбор остатков проводился неоднократно (Кириллова, Свиточ, 1994; Ратников, 2002 а, 2003; Иосифова и др., 2009 и др.), однако чаще всего они оказываются разовыми. Это связано с тем, что в подавляющем большинстве случаев кости в разрезе не видны. Кроме того, мощность и протяженность этих местонахождений настолько малы, что найти их повторно представляет большую проблему даже для первооткрывателей местонахождения: если костеносная линза и не была уничтожена эрозией, следующая расчистка может пройти уже через пустую породу. Например, протяженность местонахождения земноводных Рудный-5 составляет около 70 см при мощности не более 20 см (Ратников, 1988).

Очевидно, что количество местонахождений зависит в первую очередь от внимательности геологов. Но это еще не всё. Собирать найденные костные остатки они станут лишь в том случае, если будут видеть в этом пользу для геологической съемки. То есть, если по данной группе фауны можно определить геологический возраст или хотя бы палеогеографические условия накопления осадков, геологи будут ее собирать, а если нет, или они об этом не знают, то и собирать не будут. Редкие остатки представителей этой группы могут попасть в сборы только благодаря оригинальности формы и выдающимся размерам или по ошибке. А нет сборов – нет и местонахождения. Для геологов-четвертичников наиболее важными находками являются зубы грызунов, по которым можно выделить наименьшие стратиграфические подразделения. Именно зубы геологи учились искать, когда выяснили их непревзойденную ничем иным ценность. Кости всех других позвоночных оказывались в их сборах лишь случайно и специально собирать их начинают при появлении промывальщика-палеонтолога, заинтересованного в их сборе и заинтересовавшего геологов получаемой от этого информацией.

Экономические проблемы. Хотя и появляются заинтересованные специалисты, геология по-прежнему остается ориентированной на поиск, прежде всего, зубов мелких млекопитающих. Поэтому после отбора необходимого количества зубов промывка прекращается. Как определяется этот необходимый минимум? График

зависимости информативности и достоверности определения геологического возраста от количества зубов напоминает собой гиперболу, по которой видно, что вначале, при небольших сборах, информативность и достоверность сильно возрастают при увеличении количества изученного материала, а потом, после перегиба этой кривой, даже большое увеличение коллекции приводит к незначительному их увеличению. Считается, что при сборе 300 зубов достоверность определения возраста уже достаточна, а после 500 ее рост уже практически не ощутим. В моей практике случалось неоднократно, когда мы наталкивались на интересный герпетологический материал, но прекращали промывку, так как нужное количество зубов уже было собрано и тратить время на перевозку и промывку дополнительных мешков породы, с точки зрения геологов, было нерентабельно. Мешают полноценным сборам и такие факторы, как поломка транспорта, план геолого-съёмочных работ, дефицит времени и т.д. В большинстве геологически привязанных местонахождений найдено лишь несколько костей земноводных и пресмыкающихся, а иногда – и единственная кость (Ратников, 2002 б).

Кадровые проблемы. Поскольку до 80-х гг. прошлого века у нас в стране не было специалиста, который целенаправленно занимался бы именно четвертичными земноводными и чешуйчатыми пресмыкающимися, то изучение их проходило от случая к случаю. Ископаемые остатки специально не разыскивались, а собранные попутно при поисках мелких млекопитающих или найденные случайно определялись специалистами другого профиля. Например, ряд работ по антропогенным земноводным и пресмыкающимся опубликовал специалист по четвертичным мелким млекопитающим К. А. Татаринов (Татаринов, 1959, 1966, 1973, 1979, 1981; Татаринов, Марисова, 1962; Татаринов, Бачинский, 1968).

Обзор находок ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся, известных к началу 1980-х гг., был сделан в статьях В. М. Чхиквадзе (1984) и Г. А. Зеровой, В. М. Чхиквадзе (1984). В них приведены сведения о находках различного возраста, из которых видно, что количество позднекайнозойских местонахождений было небольшим. Их геологический возраст определялся в сравнительно больших временных интервалах, а часть из них опубликована лишь с приблизи-

тельной географической привязкой (Татаринов, Марисова, 1962; Татаринов, 1973, 1981).

К началу 1980-х гг. возрос интерес к четвертичным отложениям, была разработана методика поиска в них остатков мелких позвоночных, геологи стали заинтересованы в их поиске, поскольку геологические карты требовали палеонтологического обоснования, а в моем лице появился специалист из геологов, заинтересованный в сборе именно земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся. Кости амфибий и рептилий стали целенаправленно собираться при геологических съемках, были просмотрены уже собранные коллекции у некоторых специалистов по ископаемым мелким млекопитающим с целью определения в них костей холоднокровных наземных позвоночных. В результате значительно увеличилось количество находок плейстоценовых герпетофаун, появилась геологически привязанная фактическая основа, с помощью которой стало возможно проверять достоверность выдвинутых герпетологами эволюционных гипотез. Дальнейшее сотрудничество с геологами должно было бы способствовать расширению этой основы, увеличению количества палеонтологических находок.

Однако этим надеждам, видимо, не суждено сбыться. Связано это с тем, что в начале 90-х годов прошлого века была существенно сокращена геологическая служба. Большинство геологоразведочных экспедиций, осуществлявших геологическую съемку, были сокращены, и перспективы открытия новых местонахождений существенно снизилась. В настоящее время такие работы проводятся тематическими академическими группами и при университетах. Во всяком случае, мечты о распространении методики и опыта получения остатков мелких позвоночных среди геологов-съемщиков сейчас почти неосуществимы.

Коллекционная проблема. Как известно, для идентификации современных видов палеонтолог нуждается в сравнительном материале. Причем, чем обширнее этот материал, тем достовернее определение ископаемых костей. Самостоятельно собрать достойную коллекцию весьма сложно. Постоянно приходится взывать к помощи коллег-герпетологов. При этом наличие остеологических коллекций в некоторых музеях проблему не разрешит: они должны быть под рукой у палеонтолога. Палеогерпетологи, описывая четвертичные ископаемые кости, сравнивают их, прежде всего, с соответствующими

костями видов, живущих ныне в изучаемом регионе или описанными в публикациях коллег (Böhme, 1977; Sanchiz, 1977; Hodrova, 1981, 1985; Młynarski et al., 1984; Holman, 1992, 1996; Blain et al., 2007; Szentesi, 2014 и др.). Сравнение с удаленными видами по разным причинам проводят не всегда (Blain et al., 2014 и др.). Однако ареалы современных видов в прошлом могли очень сильно отличаться от нынешних (Ратников, 2009), и отсутствие сравнительного материала или описания остеологии «нездешних» видов может привести к неточному или даже неверному определению ископаемых остатков.

Систематическая проблема. Она появилась после добавления хромосомного набора и нескрещиваемости в качестве критериев выделения вида, а также начавшимся в связи с этим процессом перевода подвидов в виды. Даже «прежние» виды было сложно различать по костям. Теперь же, когда многие «новые» виды имеют еще более незначительные морфологические различия (если вообще имеют), эта задача существенно усложнится. То есть уровень определения ископаемого материала древнее голоценового может стать надвидовым, по крайней мере, до тех пор, пока не будет изучена морфология и найдены таксономически значимые различия костей всех «новых» видов.

ПРОБЛЕМЫ НЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ПОДХОДА

Неонтологический подход располагает большим арсеналом методов изучения истории современных форм (Яблоков, Юсуфов, 2006; Гельфанд, 2009). Но все эти методы имеют один общий недостаток: они являются интерпретациями современных фактов, т. е. результатов эволюции организмов, конечной стадии этой эволюции, будь то нуклеотидная последовательность в молекуле цитохрома или очертания ареала. Любые интерпретации нуждаются в гипотезах, на основе которых они должны будут производиться, а гипотезы могут оказаться неверными.

Я не буду рассматривать все неонтологические проблемы: неонтологам они известны лучше, чем мне. Но хотелось бы остановиться на некоторых пунктах, которые, ввиду сложившихся традиций, неонтологи проблемами не считают.

Филогеографическая проблема. Филогеография является серьезным подспорьем при изучении истории видов. Но именно подспорьем, а не полным описанием этой истории. На основе

анализа последовательностей нуклеотидов в молекулах ДНК можно сделать предположение о времени происхождения тех или иных таксонов. Но вот представления о месте их происхождения нуклеотидная последовательность не дает. Между тем, реконструируя историю европейских видов, мало кто сомневается, что все современные гаплотипы появились в плейстоцене в южных рефугиумах, в частности на Кавказе, а затем колонизировали равнинную часть Европы (Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Туниев и др., 2009; Ратников и др., 2015 и др.). В течение плейстоцена происходили неоднократные перемещения равнинной фауны из мест своего обитания в южные рефугиумы в периоды оледенений, а в периоды межледниковий – обратно. Современное распределение ареалов – результат реколонизации из южных рефугиумов после последнего оледенения (Хабибуллин, 2002; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Hewitt, 1999; Ursenbacher et al., 2006; Joger et al., 2007; Schmitt, 2007; Sommer et al., 2009; Schmitt, Varga, 2012 и др.). Но действительно ли это так? Подобные представления основываются на гипотезах, появившихся в начале прошлого века, о реакции животных на похолодания во время оледенений. С этими гипотезами не согласуются появившиеся в последние десятилетия факты (Ратников, 2014), но основанные на них филогеографические реконструкции истории видов продолжают выдвигаться.

Проблема узкой специализации, разобщенности специалистов разного профиля, в том числе «оторванность» биологов от геологов. При усиливающейся специализации науки и громадном количестве публикаций очевидно, что любой специалист не в состоянии уследить за всеми научными новшествами. Однако столь же очевидно, что история видов протекает не в пустом пространстве, а связана с историей Земли, которую изучают геологи. Таким образом, любой биолог, занимающийся историей видов, должен успевать знакомиться не только с биологической, но и с палеонтологической и новейшей геологической литературой. В частности, в последнее время существенно поменялись представления о характере и смене палеогеографических обстановок Евразии в течение плейстоцена (Барышников, Маркова, 2002; Рековец, Надаховский, 2007; Маркова и др., 2008; Ратников, 2013 б, 2014).

Проблема относительного времени. Геологи, даже если пользуются абсолютными цифрами, всегда стараются перевести их на профес-

сиональный язык относительного геологического времени. Это связано с тем, что любое относительное подразделение означает определенный этап истории Земли, ассоциирующийся с конкретными событиями. Абсолютная же цифра безлика, она ни о чем не говорит. Кроме того, любой способ определения абсолютного времени обладает погрешностью измерения, которая часто превышает продолжительность относительных подразделений, которые возможно здесь выделить (Еськов, 2000).

Время происхождения тех или иных таксонов определяется по молекулярным данным в тысячах или миллионах лет назад, что также имеет погрешность измерения. Тем не менее, биологи стремятся установить именно абсолютную цифру. Но любая цифра – это мгновение, а процесс дивергенции вряд ли происходил мгновенно: он занимал какой-то промежуток времени. И этот процесс должен был проходить в подходящих палеогеографических условиях, способствовавших этой дивергенции и существовавших на протяжении какого-то относительно отрезка времени.

Некоторые герпетологи используют эту абсолютную цифру, чтобы сказать, что вид появился в какой-то относительный возрастной интервал довольно длительной протяженности (например, поздний миоцен, плиоцен). Может быть, для дочетвертичных этапов истории этого и достаточно: тогда климатическая и палеогеографическая обстановка менялась медленно. Четвертичная же история, особенно неоплейстоценовая, требует большей детальности. Неоплейстоценом у нас в России называется отрезок времени, в течение которого в северном полушарии развивались и вновь отступали материковые льды, и разделяется он не только на ранний, средний и поздний, но и на более мелкие подразделения, соответствующие ледниковым и межледниковым эпохам, а также стадиям потеплений и похолоданий (Шик, 2014). Утверждение, что подвид появился в среднем плейстоцене (300000 лет назад по молекулярным данным), по моему мнению, слишком генерализовано. Как минимум, стоит уточнить, в холодный или теплый интервал среднего плейстоцена это могло произойти (учитывая, что средний плейстоцен западноевропейской шкалы охватывает ранний и средний неоплейстоцен в странах бывшего СССР). А поскольку выстраиваются определенные пути расселения, то без палеогеографических данных не обойтись, и, если удастся пред-

положить, в какой или даже какие конкретно относительные интервалы могло произойти это событие, то это будет значительно более точно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К сожалению, мы не в состоянии разрешить все обозначенные проблемы, поскольку большинство из них от нашей работы не зависят. Но кое-что можно попытаться сделать.

1. Палеогерпетологам изучать возможности использования остатков амфибий и рептилий для определения геологического возраста и реконструкции палеогеографической обстановки, чтобы стимулировать сбор этих групп ископаемых организмов геологами.

2. Для обеспечения более точного определения ископаемых остатков нужно помогать палеогерпетологам в сборе сравнительных коллекций, предоставляя привязанные к местности трупы современных амфибий и рептилий.

3. Герпетологам, занимающимся историей современных видов, следует разобраться с новейшими достижениями четвертичной геологии и палеогеографии и связывать свои гипотезы с реконструируемыми палеогеографическими обстановками. Следует перейти на профессиональный язык с использованием подразделений шкал относительного геологического времени.

Благодарности

Автор благодарит двух анонимных рецензентов за прочтение рукописи и сделанные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А. К. 1976. Раннетаманская фауна полевок в бассейне Верхнего Днепра // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. № 46. С. 61 – 72.

Барышников Г. А., Маркова А. К. 2002. Глава 7. Животный мир (териокомплексы позднего плейстоцена) // Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. М. : ГЕОС. С. 123 – 138.

Гельфанд М. С. 2009. Геномы и эволюция // Вестн. РАН. Т. 79, № 5. С. 411 – 418.

Зерова Г. А., Чхикадзе В. М. 1984. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН Грузинской ССР. Сер. биол. Т. 10, № 5. С. 319 – 326.

Еськов К. Ю. 2000. История Земли и жизни на ней : учеб. пособие для старших классов. М. : Наука/Интерпериодика. 352 с.

Иорданский Н. Н. 1981. Развитие жизни на Земле : пособие для учителей. М. : Просвещение. 191 с.

Иосифова Ю. И., Агаджанян А. К., Ратников В. Ю., Сычева С. А. 2009. Об икорецкой свите и горизонте в верхах нижнего неоплейстоцена в разрезе Мастюженка (Воронежская область) // Бюл. региональной межведомственной стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. М. Вып. 4. С. 89 – 104.

Калябина-Хауф С. А., Ананьева Н. Б. 2004. Филогенез и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b) / Зоол. ин-т РАН. СПб. 108 с.

Кириллова И. В., Свиточ А. А. 1994. Новые находки среднеплейстоценовых мелких млекопитающих в разрезе Черный Яр (Нижнее Поволжье) и их стратиграфическое значение // Докл. РАН. Т. 334, № 6. С. 731 – 734.

Маркова А. К., Кольфсхотен Т. ван, Бохнкке Ш., Косинцев П. А., Мол И., Пузаченко А. Ю., Симакова А. Н., Смирнов Н. Г., Верпоорте А., Головачев И. Б. 2008. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.). М. : Т-во науч. изд. КМК. 556 с.

Михайлова И. А., Бондаренко О. Б. 2006. Палеонтология : учебник для студентов вузов, обучающихся по направлению и специальности «Геология». М. : Изд-во МГУ. 592 с.

Попова Л. В. 2006. Котловка, позднеплейстоценовое местонахождение позвоночных // Динамика современных экосистем в голоцене : материалы Рос. науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК. С. 188 – 192.

Ратников В. Ю. 1988. Верхнечетвертичные герпетофауны Белгородской области // Палеонтологический журн. № 3. С. 119 – 122.

Ратников В. Ю. 2002 а. Новые находки земноводных и пресмыкающихся в опорных мучкапских местонахождениях бассейна Верхнего Дона // Вестн. Воронеж. ун-та. Геология. № 1. С. 73 – 79.

Ратников В. Ю. 2002 б. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та. Вып. 10. 138 с.

Ратников В. Ю. 2003. Новые находки земноводных и пресмыкающихся из нижнеоплейстоценового местонахождения Ильинка // Вестн. Воронеж. ун-та. Геология. № 1. С. 36 – 39.

Ратников В. Ю. 2004. К истории фауны ящериц Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : сб. науч. тр. Тольятти. Вып. 7. С. 103 – 111.

Ратников В. Ю. 2009. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов // Тр. науч.-исслед. ин-та геологии Воронеж. гос. ун-та. Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та. Вып. 59. 91 с.

- Ратников В. Ю. 2013 а. Происхождение и расселение : а если было не так? // Принципы экологии. Т. 2, № 3. С. 78 – 84.
- Ратников В. Ю. 2013 б. Динамика палеогеографической обстановки на территории Восточной Европы в плейстоцене // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. Геология. № 2. С. 188 – 190.
- Ратников В. Ю. 2014. Некоторые соображения о формообразовании и динамике ареалов у земноводных и пресмыкающихся Европы в плейстоцене // Амурский зоол. журн. Т. 6, № 3. С. 308 – 316.
- Ратников В. Ю., Крохмаль А. И. 2005. Среднеплейстоценовые мелкие наземные позвоночные разрезы Нагорное-1 и Нагорное-2 // Геол. журн. № 4. С. 97 – 105.
- Ратников В. Ю., Зиненко А. И., Бакиев А. Г., Яковлева Т. И. 2015. К истории формирования фауны гадюк Волжского бассейна // Гадюки (Reptilia : Serpentes : Viperidae : Vipera) Волжского бассейна. Тольятти : Кассандра. Ч. 1. С. 43 – 54.
- Раун Д., Стэнли С. 1974. Основы палеонтологии. М. : Мир. 390 с.
- Рековец Л. И., Надаховский А. 2007. Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы // Vestnik zoologii. Vol. 41, № 3. P. 197 – 206.
- Сысоев А. 2009. Парк Триасового периода // Турбина.ру [Электрон. ресурс]. Химки. URL: <http://turbina.ru/guide/Rybinsk-Rossiya-88892/Zametki/Park-Triasovogo-perioda-2268/> (дата обращения: 26.07.2016).
- Татаринов К. А. 1959. Решетки часничниц (Relebatidae, Amphibia) у четвертичных відкладах Західного Поділля // Наук. зап. / Наук.-природозн. музей АН УССР. Т. 7. С.32 – 55.
- Татаринов К. А. 1966. Плейстоценовые позвоночные Подолии и Прикарпатья // Бюл. комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР. № 32. С. 51 – 62.
- Татаринов К. А. 1973. Плиоцен-антропогеновая и рецентная фауна земноводных и пресмыкающихся Волынского Полесья, Подолии и Восточного Прикарпатья // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 3-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 176 – 177.
- Татаринов К. А. 1979. Методы сбора и изучения костей амфибий и рептилий // Частные методы изучения истории современных экосистем. М. : Наука. С. 141 – 151.
- Татаринов К. А. 1981. Новые материалы об ископаемых антропогеновых амфибиях и рептилиях Волынского Полесья // Вопросы герпетологии : автореф. докл. V Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 130 – 131.
- Татаринов К. А., Бачинский Г. А. 1968. Пещерные захоронения плиоценовых и антропогеновых позвоночных в западных областях Украины // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73, № 5. С. 114 – 122.
- Татаринов К. А., Марисова И. В. 1962. Земноводні з антропогенових відкладів околиць Кременця // Наук. зап. / Кременецьк. держ. пед. ін-т. Т. 7. С. 77 – 88.
- Титов В. В. 2008. Крупные млекопитающие позднего плиоцена Северо-Восточного Приазовья. Ростов н/Д : Изд-во Южного науч. центра РАН. 264 с.
- Туниев Б. С., Орлова Н. Л., Ананьева Н. Б., Агасян А. Л. 2009. Змеи Кавказа : таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК. 223 с.
- Хабибуллин В. Ф. 2002. К истории формирования современной фауны пресмыкающихся Башкирии // Зоол. журн. Т. 81, № 3. С. 342 – 349.
- Хлюпин А. Ю. 2010. История изучения Котельничского местонахождения парейазавров // Вятский палеонтологический музей [Электрон. ресурс]. Киров. URL: <http://suminia.com/news/57/73/istoriya-izucheniya-kotelnichskogo-mestonahozhdeniya-parejazav-rov.htm> (дата обращения: 26.07.2016).
- Чиквадзе В. М. 1984. Обзор ископаемых хвостатых и бесхвостых земноводных СССР // Изв. АН Грузинской ССР. Сер. биол. Т. 10, № 1. С. 5 – 13.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. 2006. Эволюционное учение : учебник для биол. спец. вузов. 6-е изд. М. : Высш. шк. 310 с.
- Шук С. М. 2014. Неоплейстоцен центра Европейской России : современные представления о стратиграфии и палеогеографии // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 22, № 2. С. 108 – 120.
- Blain H.-A., Bailon S., Agusti J. 2007. Anurans and squamate reptiles from the latest early Pleistocene of Almenara-Casablanca-3 (Castellon, East of Spain). Systematic, climatic and environmental considerations // Geodiversitas. Vol. 29, № 2. P. 269 – 295.
- Blain H.-A., Agusti J., Lordkipanidze D., Rook L., Delfino M. 2014. Paleoclimatic and paleoenvironmental context of the Early Pleistocene hominins from Dmanisi (Georgia, Lesser Caucasus) inferred from the herpetofaunal assemblage // Quaternary Science Reviews. Vol. 105. P. 136 – 150.
- Böhme G. 1977. Zur Bestimmung Quatarer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen // Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin, Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe. Bd. 26, № 3. S. 283 – 300.
- Hewitt G. M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota // Biological J. of the Linnean Society. Vol. 68. P. 87 – 112.
- Hodrova M. 1981. Plio-Pleistocene frog fauna from Hajnacka and Ivanovce, Czechoslovakia // Vestnik Ustredniho Ustavu Geologickeho. Vol. 56, № 4. P. 215 – 224.
- Hodrova M. 1985. Amphibia of Pliocene and Pleistocene Včelar localities (Slovakia) // Časopis pro mineralogii a geologii. Vol. 30, № 2. P. 145 – 161.
- Holman J. A. 1992. The Boxgrove, England, Middle Pleistocene herpetofauna : paleogeographic, evolutio-

nary, stratigraphic, and paleoecological relationships // *Historical Biology*. Vol. 6. P. 263 – 279.

Holman J. A. 1996. Amphibians and reptiles from Late Pleistocene Glacial and Interglacial age deposits near Shropham, Norfolk, England // *Cranium*. Vol. 13, № 2. P. 131 – 138.

Joger U., Fritz U., Guicking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z. T., Wink M., 2007. Phylogeography of western Palaearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns // *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 246. P. 293 – 313.

Młynarski M., Szyndlar Z., Estes R., Sanchiz B. 1984. Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Działoszyn (Poland) // *Acta Palaeontologica Polonica*. Vol. 29, № 3 – 4. P. 209 – 227.

Sanchiz B. 1977. La familia Bufonidae (Amphibia, Anura) en el Terciario europeo // *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario CSIC*. № 8. P. 75 – 111.

Schmitt T. 2007. Molecular biogeography of Europe : Pleistocene cycles and postglacial trends // *Frontiers in Zoology*. Vol. 4, № 11. P. 1 – 13.

Schmitt T., Varga Z. 2012. Extra-Mediterranean refugia : The rule and not the exception // *Frontiers in Zoology*. Vol. 9, № 22. P. 1 – 12.

Sommer R. S., Indqvist C. L., Persson A., Bringsoe H., Rhodin A. G. J., Schneeweiss N., Široký P., Bachmann L., Fritz U. 2009. Unexpected early extinction of the European pond turtle (*Emys orbicularis*) in Sweden and climatic impact on its Holocene range // *Molecular Ecology*. Vol. 18, № 6. P. 1252 – 1262.

Szentesi Z. 2014. Előzetes eredmények a késői kora-pleisztocén Somssich-hegy 2 (Villányi-hegység) ösgerinces-lelőhely kételtűinek vizsgálatában // *Földtani Közlöny*. Vol. 144, № 2. P. 165 – 174.

Venczel M., Sen S. 1994. Pleistocene amphibians and reptiles from Emirkaya-2, Turkey // *Herpetological J.* Vol. 4. P. 159 – 165.

Ursenbacher S., Carlsson M., Helfer H., Tegelström H., Fumagalli L. 2006. Phylogeography and Pleistocene refugia of the adder (*Vipera berus*) as inferred from mitochondrial DNA sequence data // *Molecular Ecology*. Vol. 15, № 11. P. 3425 – 3437.

CURRENT PROBLEMS OF STUDYING THE LATE CENOZOIC HISTORY OF AMPHIBIANS AND REPTILES FROM THE PALEONTOLOGICAL VIEWPOINT

V. Yu. Ratnikov

*Voronezh State University
1 University sq., Voronezh 394006, Russia
E-mail: vratnik@yandex.ru*

When studying the late Cenozoic history of amphibians and reptiles, a number of problems arise, associated with obtaining and interpretation of factual material. First of all, the author considers peculiarities of obtaining and identifying fossil material, which strongly affects the amount and quality of paleontological data. Most biologists are not familiar with them. These are problems of taphonomy, demand, economy, personnel, collection and systematic problems. In addition, the author indicates several problems regarding factual data interpretation, namely: phylogeographic, particular specialization, and relative geological time.

Key words: amphibians, reptiles, Late Cenozoic history of species, problems of study.