

УДК 568.132:551.781.3

НОВАЯ БАЗАЛЬНАЯ ТЕСТУДИНОИДНАЯ ЧЕРЕПАХА (TESTUDINOIDEA: “LINDHOLMEMYDIDAE”) ИЗ ВЕРХНЕГО ПАЛЕОЦЕНА МОНГОЛИИ

© 2013 г. И. Г. Данилов*, В. Б. Суханов**

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
e-mail: igordanilov72@gmail.com

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
e-mail: sukhanovturtle@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.02.2012 г.
Принята к печати 28.03.2012 г.

В статье описывается новый род и вид базальных тестудиноидных черепах семейства “Lindholmemydidae” — *Paramongolemys khosatzkyi* gen. et sp. nov., основанный на панцирных материалах из наранбулакской свиты (верхний палеоцен) местонахождений Наран-Булак и Хайчин-Ула ІЕ (Монголия). К этому виду относится часть материалов, первоначально описанных как *Mongolemys tatarinovi*.

DOI: 10.7868/S0031031X13010042

Тестудиноидные черепахи, или тестудиноидеи (надсемейство Testudinoidea Batsch, 1788) — наиболее крупная группа среди современных скрытошейных черепах (Cryptodira Cope, 1868), объединяющая около 170 ныне живущих видов (Rhodin et al., 2008). Традиционно в составе Testudinoidea объединяют три рецентных семейства: Emydidae Rafinesque, 1815, Geoemydidae Theobald, 1868 (=Bataguridae Gray, 1869) и Testudinidae Batsch, 1788. Большую часть базальных (стволовых) тестудиноидей, известных из мела и палеоцена Азии, обычно помещают в семейство “Lindholmemydidae” Chkhikvadze in Shuvalov et Chkhikvadze, 1975 (см. Sukhanov, 2000), парафилетическую группу, которая характеризуется (в составе Testudinoidea) лишь примитивными признаками, главные из которых — контакт подпорок пластрона с костальными пластинками карапакса (синапоморфия Testudinoidea) и сохранение полных рядов инфрамаргинальных щитков (подробнее см. Данилов, 2001). Связи “Lindholmemydidae” с другими группами тестудиноидей до конца не ясны (Данилов, 2005; см. Обсуждение).

Из палеоцена Азии всего известно пять видов “Lindholmemydidae”. Четыре из них первоначально были установлены в составе рода *Mongolemys* Khosatzky et Młynarski, 1971 (Yeh, 1974a, b; Суханов, Нармандах, 1976): *M. australis* Yeh, 1974 (нижний палеоцен Китая), *M. reshetovi* Sukhanov et Narmandakh, 1976 (?нижний палеоцен Монголии), *M. tatarinovi* Sukhanov et Narmandakh, 1976 (верхний палеоцен Монголии) и *M. trufanensis* Yeh, 1974 (палеоцен Китая; материал из верхнего мела Китая, первоначально относившийся к данному виду,

описан как самостоятельный вид — *Gravemys hutchisoni* Danilov, 2003; Danilov, 2003). Пятый вид (*Hokouchelys chenshuensis* Yeh, 1974 из палеоцена Китая) был установлен в составе монотипического рода *Hokouchelys* Yeh, 1974 (Yeh, 1974a). Позднее *M. australis* был помещен в самостоятельный род *Elkemys* Chkhikvadze, 1976 (Чхиквадзе, 1976), а родовая принадлежность остальных палеоценовых видов *Mongolemys* была поставлена под сомнение (Danilov, 1999, 2003; Sukhanov et al., 1999). Ниже эти виды рассматриваются как “*Mongolemys*” spp., а собственно *Mongolemys* (типовой вид — *M. elegans* Khosatzky et Młynarski, 1971 из верхнего мела Монголии) рассматривается как *Mongolemys* s.s.

В данной статье описывается новый род и вид “Lindholmemydidae” (*Paramongolemys khosatzkyi* gen. et sp. nov.) на основе панцирных материалов из наранбулакской свиты (верхний палеоцен) Монголии (местонахождения Наран-Булак и Хайчин-Ула ІЕ), собранных Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией в 1976 г. Изучение этих материалов позволяет по-новому оценить статус некоторых палеоценовых видов “Lindholmemydidae”.

Изученный материал хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), Москва.

Для сравнения использованы данные о морфологии отдельных таксонов “Lindholmemydidae”, взятые из следующих источников: *Elkemys*: Yeh, 1974a; Danilov et al., 2012; *Gravemys* Sukhanov et Narmandakh, 1983; Суханов, Нармандах, 1983; Danilov, 2003; *Lindholmemydidae* *Riabinin*, 1935 (включая *Hongilemys* Sukhanov et Narmandakh, 2006): Ряби-

нин, 1935; Шувалов, Чхиквадзе, 1975, 1979; Sukhanov, 2000; Danilov, Sukhanov, 2001; Sukhanov, Narmandakh, 2006; Mongolemys s.s.: Khosatzky, Młynarski, 1971; Sukhanov, 2000; неопубликованные данные ИГД; “М.” tatarinovi: Суханов, Нармандах, 1976; “М.” trufanensis: Yeh, 1974b; Danilov, 2003.

Работа выполнена при поддержке грантов Президента России МК-330.2006.5 и НШ-6560.2012.4.

СЕМЕЙСТВО “LINDHOLMEMYDIDAE” ШКНИКВАДЗЕ
IN SHUVALOV ET ШКНИКВАДЗЕ, 1975

Род *Paramongolemys Danilov et Sukhanov, gen. nov.*

Название рода от пага *греч.* — около и *Mongolemys*.

Типовой вид — *Paramongolemys khosatzkyi sp. nov.*

Диагноз. Длина панциря до 30 см. Высота панциря составляет около трети его ширины (1). Карапакс при виде сверху овальный, но слегка расширенный сзади (2). Нухальная вырезка отсутствует (3). Нухальная пластинка относительно небольшая, ее ширина составляет около 20% ширины панциря (4). Задние невральные пластинки (VII и VIII) относительно слабо укорочены (5). Контакт I костальной и IV периферальной пластинок отсутствует (6). I спинное ребро укороченное (7). Подпорки пластрона слабо развитые, достигают латеральных третей I и V костальных пластинок (8). Минимальная длина мостов 60–65% ширины пластрона (9). Вклад гио-и гипопластрона в длину мостов примерно равный (10). Передняя доля пластрона не укорочена, около 27% длины пластрона (11). Задняя доля пластрона умеренной длины, около 35% длины пластрона (12), относительно широкая в основании и сильно суженная сзади (13), с прямыми боковыми краями (14). Анальная вырезка маленькая (15). Энтопластрон шестиугольный, его длина больше ширины (16). Прецентральный щиток узкий и прямоугольный, покрывает около 1/6 длины нухальной пластинки (17). I центральный щиток сильно расширен спереди и контактирует со II маргинальными щитками (18). XI маргинальный щиток не заходит на VIII костальную пластинку (19). XII пара маргинальных щитков не заходит на II супрапигальную пластинку (20). Пекторальные щитки не заходят на энтопластрон (21). Инфрамаргинальных щитков три пары (22), они суженные (23) и лишь слабо заходят или не заходят на периферальные пластинки (24). Кожно-роговая борозда на пластроне расположена близко к свободному краю долей (25). Поверхность панциря гладкая (26).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение (табл. 1). Отличается от всех остальных “Lindholmemydidae” признаками 4, 5, 17. Помимо этого, отличается от *Elkemys* признаками 2, 3, 10, 13, 14, 16, 18, 21–25; от *Gravemys* —

признаками 2, 3, 6, 8, 10, 11, 12, 16, 18, 20, 22–24, 26; от *Lindholmemydidae* — признаками 3, 8, 13, 14, 18; от *Mongolemys s.s.* — признаками 7, 9, 13, 15, 23. Сравнение с другими родами “Lindholmemydidae” не приводится, так как они известны по менее полным материалам и имеют спорный статус.

Paramongolemys khosatzkyi Danilov et Sukhanov, sp. nov.

Mongolemys tatarinovi (part.): Суханов, Нармандах, 1976, с. 116, рис. 4, табл. III, фиг. 3, табл. V, фиг. 1–3.

Название вида в честь Л.И. Хозацкого, известного отечественного специалиста по черепахам.

Голотип — ПИН, № 5464/1, неполный панцирь (отсутствуют правая задняя часть карапакса, фрагменты карапакса в области нухальной и I костальных пластинок, левая мостовая часть пластрона и фрагменты передней доли пластрона); Монголия, Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула IЕ; верхний палеоцен, наранбулакская свита, нижняя часть пачки наран.

Описание (рис. 1, 2). Панцирь при виде сверху овальный, расширенный в задней части (здесь и далее, если специально не указано, описание основано на голотипе). Нухальная вырезка отсутствует. Ширина панциря составляет около 75% его длины, а высота — около трети ширины. Карапакс уплощенный сверху с прогибом вдоль средней линии. Карапакс и пластрон соединены швом и слабо развитыми подпорками, проходящими через III (касаясь II) и VII (касаясь VIII) периферальные пластинки к I и V костальным пластинкам, достигая их латеральных третей. Ширина пластрона составляет 67% его длины. Спереди пластрон достигает переднего края панциря, а сзади заметно не доходит до его конца. Мосты относительно длинные (минимальная длина мостов у голотипа составляет 60% ширины пластрона и 40% его длины; максимальная длина мостов составляет около 58% длины пластрона; минимальная длина мостов у экз. ПИН, №№ 5464/2 и 3102/101 составляет 63.5 и 64% ширины пластрона соответственно). Основная часть пластрона плоская снизу. Мостовые части пластрона отгибаются вверх, делая заметный вклад (около 1/4) в высоту панциря. Длина передней доли пластрона составляет около 27% длины пластрона и 60% ширины передней доли в основании (расстояние между центрами аксиллярных вырезок). Ширина передней доли в эпи-гиопластральном шве составляет 70% от ее ширины в гумеро-пекторальной борозде. Задняя доля пластрона немного длиннее передней (около 35% длины пластрона), а ее ширина в основании (в абдомино-феморальной борозде) такая же, как и у передней доли. Однако задняя доля сильнее сужается дистально, чем передняя: ее ширина в гипо-ксифипластральном шве и на дистальном крае составляет 85% и 37% от ширины в основании соответ-

Таблица 1. Сравнение основных родов "Lindholmemydidae" по признакам панциря

Признаки	Paramongolemys	Mongolemys s.s.	Lindholmemydidae	Gravemys	Elkemys
Высота панциря	Около 1/3 ширины	Около 1/3 ширины	До 55% ширины	Не более 1/2 ширины	?
Карапакс (вид сверху)	Овальный, слегка расширенный сзади	Овальный, слегка расширенный сзади	Овальный, слегка расширенный сзади	Овальный, усеченный спереди	Овальный, усеченный спереди
Нухальная вырезка	Отсутствует	Отсутствует	Маленькая	Большая	Большая
Ширина nuchale	Около 20% ширины панциря	Около 30% ширины панциря	Около 30% ширины панциря	Около 25% ширины панциря	Около 35% ширины панциря
VII и VIII neuralia	Слабо укорочены	Сильно укорочены	Сильно укорочены	Сильно укорочены	Сильно укорочены
Контакт I costale с IV peripherale	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует	Имеется	Имеется или отсутствует
I спинное ребро	Укороченное	Неукороченное	Укороченное	Укороченное	?
Подпорки	Слабо развитые	Слабо развитые	Сильно развитые	Умеренно или сильно развитые	Умеренно или слабо развитые
Минимальная длина мостов	60–65% ширины пластрона	50–57% ширины пластрона	Около 65% ширины пластрона	60–72.5% ширины пластрона	60–70% ширины пластрона
Вклад гио- и гипопластронов в длину мостов	Примерно равный	Примерно равный	Примерно равный	У гиопластронов больше	У гиопластронов больше
Длина передней доли пластрона	Около 27% длины пластрона	Около 30% длины пластрона	Около 25% длины пластрона	22–24% длины пластрона	Около 25% длины пластрона
Длина задней доли пластрона	Около 35% длины пластрона	Около 35% длины пластрона	Около 35% длины пластрона	Около 40% длины пластрона	Около 30% длины пластрона
Форма задней доли пластрона	Широкая в основании и сильно суженная сзади	Узкая в основании и слабо суженная сзади	Узкая в основании и слабо суженная сзади	Широкая в основании и сильно суженная сзади	Широкая в основании и сильно суженная сзади
Боковые края задней доли пластрона	Прямые	Прямые	Выпуклые в феморальной части, прямые в анальной части	Прямые	Выпуклые в феморальной части, прямые в анальной части
Анальная вырезка	Маленькая	Маленькая или отсутствует	Маленькая	Большая или маленькая	Большая
Энтопластрон	Шестиугольный, длина больше ширины	Ромбовидный, длина больше или равна ширине	Ромбовидный или шестиугольный, длина больше или равна ширине	Шестиугольный, ширина больше длины	Шестиугольный, ширина больше длины
Praecentrale	Узкое и прямоугольное, покрывает около 1/6 длины nuchale	Широкое и прямоугольное, покрывает не более 1/4 длины nuchale	Широкое и трапециевидное, покрывает 1/4 – 1/3 длины nuchale	Квадратное, покрывает не менее 1/3 длины nuchale	Широкое и трапециевидное, покрывает около 1/4 длины nuchale
I centrale	Сильно расширено спереди, контактирует со II marginalia	Сильно расширено спереди, контактирует со II marginalia	Сужено или слабо расширено спереди, не контактирует со II marginalia	Почти квадратное, не контактирует со II marginalia	Сужено спереди, не контактирует со II marginalia
XI marginale	Не заходит на VIII costale	Не заходит на VIII costale	Заходит или не заходит на VIII costale	Заходит на VIII costale	Не заходит на VIII costale
XII marginalia	Не заходят на II suprapyale	Не заходят на II suprapyale	Не заходят на II suprapyale	Заходят на II suprapyale	Не заходят на II suprapyale

Таблица 1. Окончание

Признаки	Paramongolemys	Mongolemys s.s.	Lindholmemys	Gravemys	Elkemys
Захождение <i>rectoralia</i> на энтопластрон	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует	Имеется
Количество <i>inframarginalia</i>	3 пары	3 пары	3 пары	4 пары	4 или 5 пар
<i>Inframarginalia</i>	Суженные	Широкие	Суженные	Широкие	Широкие
Захождение <i>inframarginalia</i> на <i>peripheralia</i>	Слабое или отсутствует	Слабое или отсутствует	Слабое или отсутствует	Сильное	Сильное
Кожно-роговая борозда на пластроне	Расположена близко к свободному краю	Расположена близко к свободному краю	Расположена близко к свободному краю	Расположена близко к свободному краю	Отдалена от свободного края
Поверхность панциря	Гладкая	Гладкая или со скульптурой из бугорков и гребней	Гладкая или со скульптурой из бугорков и гребней	Со скульптурой в виде бугорков и гребней	Гладкая

ственно. Боковые края задней доли почти прямые. Имеется слабая анальная вырезка. Свободные края долей пластрона в сечении приостренные.

Поверхность панциря лишена скульптуры, гладкая. На карапаксе местами (на костальных и периферальных пластинках) заметны тонкие ветвящиеся желобки – следы кровеносных сосудов.

Нухальная пластинка (*nuchale*) частично разрушена в задней части. Пластинка относительно небольшая, ее ширина составляет около 20% ширины панциря. Ширина пластинки, по-видимому, больше длины. Передний ее край слегка выпуклый, переднебоковые стороны почти параллельны друг другу.

Невральных пластинок (*neuralia*) восемь. I невральная пластинка в виде вытянутого эллипса (условно – четырехугольная); остальные – шестиугольные с короткими переднебоковыми сторонами. У I–V невральных пластинок длина больше ширины, у VI – длина равна ширине, а у VII–VIII длина меньше ширины. При этом VII–VIII невральные пластинки относительно слабо укорочены (отношение длины к ширине – 0.76 и 0.78 соответственно).

Супрапигальных пластинок (*suprapygalia*) две. I супрапигальная пластинка в виде трапеции с узким передним и широким задним основаниями (отношение длины пластинки к ширине у голотипа – 0.4, у экз. ПИН, № 5464/2 – 0.6). II супрапигальная пластинка шире, чем I, имеет форму шестиугольника с сильно укороченными переднебоковыми сторонами, приближаясь по виду к перевернутой трапеции.

Пигальная пластинка (*pygale*) прямоугольная, ее ширина почти в два раза превышает длину. На заднем крае пигальной пластинки имеется неглу-

бокая вырезка, сильнее развитая у экз. ПИН, № 5464/2.

Костальных пластинок (*costalia*) восемь пар. Все костальные пластинки, кроме II и VI, более или менее расширены латерально и приобретают клиновидную форму. Контакт I костальной и IV периферальной пластинок отсутствует. Реберный валик на внутренней поверхности I костальной пластинки образует мощный гребень, спереди от которого в медиальной части располагается I спинное ребро; латеральная часть гребня переходит в аксиллярную подпорку, занимающую латеральную треть пластинки. I спинное ребро относительно короткое (около 30% ширины пластинки), с широким основанием. На внутренней поверхности V костальной пластинки в ее латеральной трети у заднего края крепится ингвинальная подпорка. На внутренней поверхности VIII костальной пластинки имеется мощное утолщение, от медиального края которого отходят головки IX и X спинных ребер, а в его латеральной части расположена овальная депрессия – след крепления подвздошных костей таза.

Периферальных пластинок (*peripheralia*) 11 пар. II–III периферальные пластинки со слегка отогнутым свободным краем, образующим подобие канта, который хуже выражен на IV и VI (мостовых) периферальных пластинках и переходит в приостренный свободный край задних периферальных пластинок. У I–VI периферальных пластинок длина по свободному краю превосходит ширину, начиная с VII, пластинки становятся более широкими, а у IX–XI ширина больше длины. Вентральные лопасти мостовых периферальных пластинок уступают по ширине дорсальным лопастям. X и XI периферальные с небольшими вырезками по свободному краю (в интермаргинальных бороздах). На внутренней поверхности задних перифе-

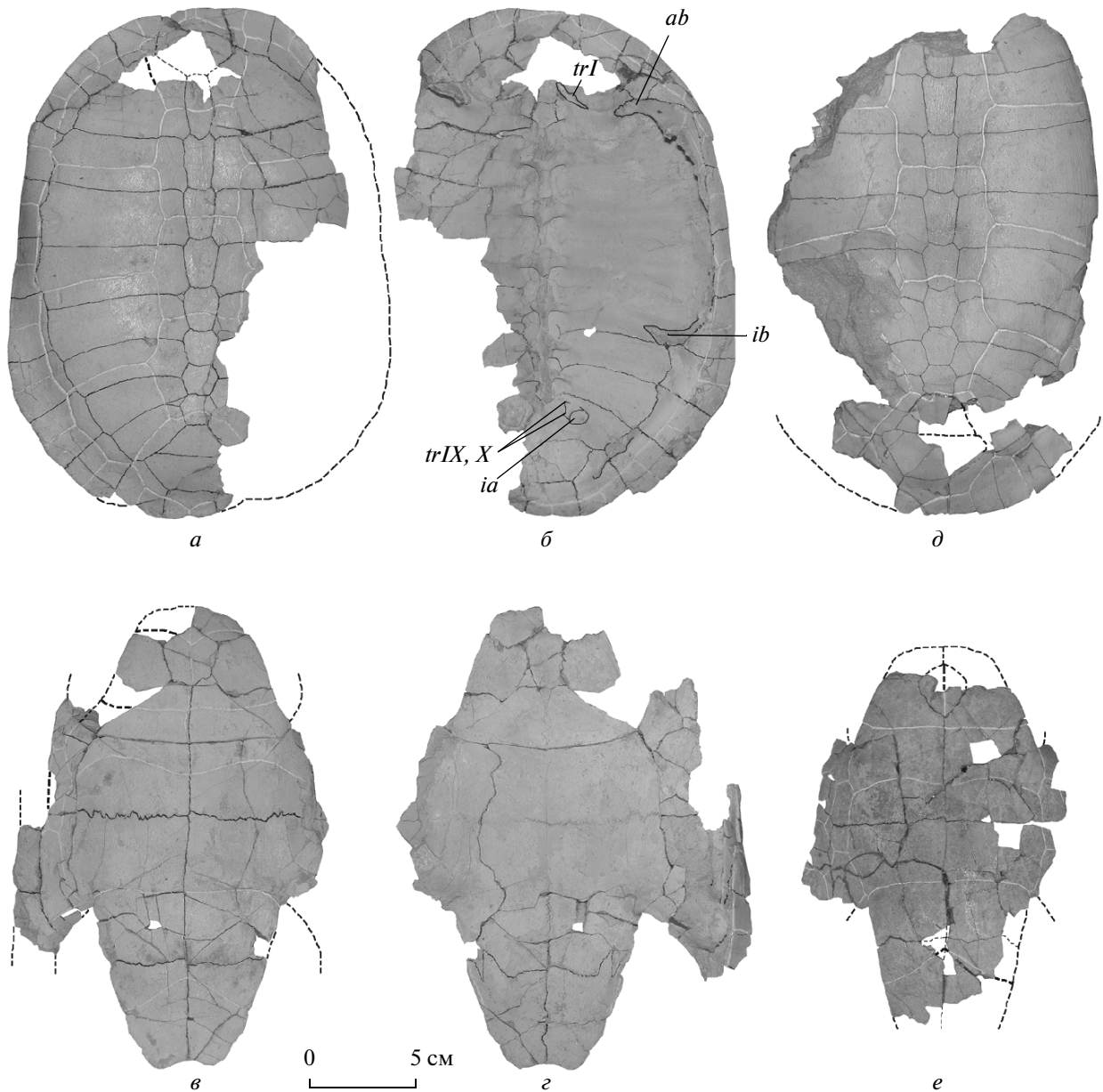


Рис. 1. *Paramongolemys khosatzkyi* sp. nov.: *a–г* – голотип ПИН, № 5464/1, неполный панцирь: *a, б* – карапакс сверху (*a*) и снизу (*б*); *в, г* – пластрон снизу (*в*) и сверху (*г*); *д* – экз. ПИН, № 5464/2, неполный панцирь сверху; *е* – экз. ПИН, № 3102/101, неполный пластрон снизу; Южно-Гобийский аймак, местонахождение Хайчин-Ула 1Е (экз. ПИН, №№ 5464/1, 2) и Наран-Булак (экз. ПИН, № 3102/101); наранбулакская свита, верхний палеоцен. Обозначения: *ab* – аксиллярная подпорка; *ia* – след крепления подвздошной кости; *ib* – ингвинальная подпорка; *trI, trIX, trX* – I, IX и X спинные ребра.

ральных пластинок, в их медиальной трети, располагается ребро жесткости, медиальнее которого пластинка резко утончается, а латеральнее утончается к свободному краю более плавно. Мускусные протоки в III и VII периферальных пластинках отсутствуют.

Эпипластрон (*epiplastron*; сохранился только левый) при виде снизу относительно небольшой и короткий (спереди – назад), слабо вклинивается между энтопластроном и гиопластроном. При ви-

де сверху эпипластрон более крупный, так как налегает своей заднебоковой частью на гиопластрон. Верхняя поверхность эпипластрона вогнута. Свободный его край в сечении приострен, а латеральные части слегка отогнуты вверх.

Энтопластрон (*entoplastron*) шестиугольный, с короткими заднебоковыми сторонами (у экз. ПИН, № 3102/101 энтопластрон реконструируется как ромбовидный). Задний край энтопластрона заметно отстоит от уровня аксиллярных вырезов.

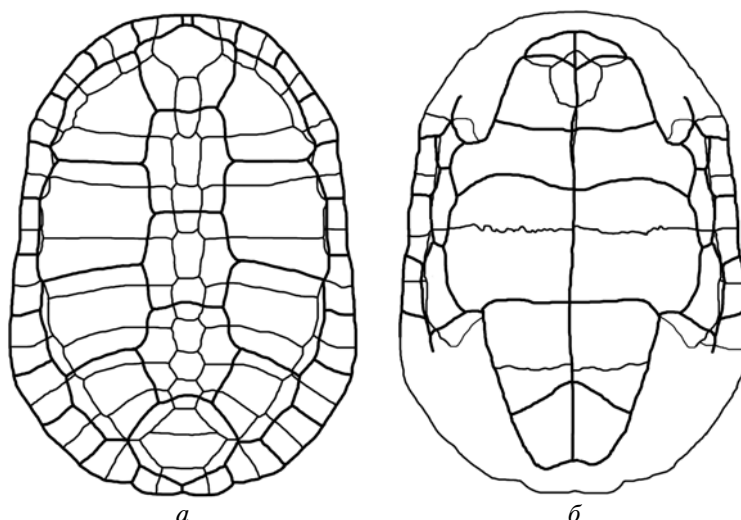


Рис. 2. *Paramongolemys khosatzkyi* sp. nov., реконструкция панциря: *a* — вид сверху, *б* — вид снизу.

При виде сверху энтопластрон имеет форму более узкого неправильного ромба с сильно вытянутой задней частью и укороченной передней, направленного вершиной назад.

Вклад гиопластронов (*hyoplastra*) и гипопластронов (*hypoplastra*) в длину мостов примерно равный. Поперечное ребро жесткости гиопластронов между основаниями аксиллярных подпорок не выражено. Аналогичное ребро жесткости на гипопластронах имеется. Утолщение вдоль свободного края гипопластронов слабо выражено. Гипоксифипластральный шов снаружи почти прямой, перпендикулярен средней линии, а изнутри с зигзагообразными изгибами в латеральных частях. На дорсальной поверхности ксифипластронов (*xiphiplastra*) видны овальные следы крепления таза.

Прецентральный щиток (*praescentrale*) маленький, прямоугольный, его длина составляет около 1/6 длины нухальной пластинки и немного превышает ширину, а ширина составляет около 1/7 ширины нухальной пластинки по свободному краю.

Центральных щитков (*centralia*) пять. I центральный щиток шире спереди, чем сзади и немного контактирует со II маргинальными щитками. Передний и боковые края щитка выпуклые. Отношение длины центральных щитков к ширине: 0.90 (I), 1.07 (II), 0.98 (III), 0.90 (IV), 0.87 (V) (эти же отношения у экз. ПИН, № 5464/2: 1.18 (II), 1.00 (III), 1.00 (IV), 1.02 (V), то есть щитки относительно более длинные, что можно объяснить большими размерами данного экземпляра). II и III центральные щитки почти прямоугольные, IV — шестиугольный, а V имеет почти округлые очертания. Интерцентральные борозды проходят по I, III, V и VIII невральным пластинкам.

Плевральных щитков (*pleuralia*) четыре пары. II плевральный щиток самый крупный. Все плев-

ральные щитки более или менее расширены латерально. II плевральный щиток контактирует с V–VII маргинальными щитками.

Маргинальных щитков (*marginalia*) 12 пар. I–III маргинальные щитки доходят до середины ширины периферальных пластинок, а начиная с IV до VII приближаются к косто-периферальному шву и могут слегка заходить на костальные пластинки в местах соединения с интерплевральными бороздами (V и VII маргинальные щитки). VIII–X маргинальные щитки достигают медиальной трети периферальных пластинок. XI маргинальный щиток снова поднимается к косто-периферальному шву, но не заходит на VIII костальную пластинку. XII маргинальный щиток не заходит на II супрапигальную пластинку, становится уже к средней линии, подпуская V центральный щиток близко к заднему краю панциря. Захождение маргинальных щитков на внутреннюю поверхность карапакса осуществляется примерно в той же степени, что и на внешней. Вентрально граница маргинальных и инфрамаргинальных щитков почти совпадает со швом между карапаксом и пластроном.

Формула пластральных щитков: $Gul\langle Hum \rangle = Pect\langle Abd \rangle Fem = An$. Гулярные щитки (*gularia*) относительно большие, заходят на переднюю четверть энтопластрона. Медиальная длина гумеральных щитков (*humeralia*) немного меньше их длины по свободному краю. Гумеро-пекторальная борозда почти прямая, проходит заметно позади заднего края энтопластрона и впереди уровня аксиллярных вырезов. Пекторальные щитки (*pectoralia*) слегка перетянуты (сужены) в своих средних частях. Абдоминальные щитки (*abdominalia*) самые крупные из щитков пластрона. Медиальная длина феморальных щитков (*femoralia*) меньше их

длины вдоль свободного края, так как феморо-анальная борозда направлена от средней линии постеролатерально. Анальные щитки (analia) покрывают около 2/3 нижней поверхности ксифипластронов. Инфрамаргинальные щитки (inframarginalia) занимают латеральную четверть гио- и гипопластронов, лежат латеральнее линии, соединяющей центры аксиллярной и ингвинальной вырезок (у экз. ПИН, № 3102/101 инфрамаргинальные щитки располагаются немного медиальнее, чем у голотипа), не несут следов редукции и полностью отделяют собственно пластральные щитки (пекторальные и абдоминальные) от маргинальных. I инфрамаргинальный щиток небольшой, пятиугольной формы, занимает переднюю треть мостовой части гиопластрона, немного заходит на IV периферальную пластинку. II инфрамаргинальный щиток в виде вытянутого шестиугольника, отношение его ширины к длине около 0.4 (это же отношение у экз. ПИН, № 5464/2 – около 0.3, а у экз. ПИН, № 3102/101 – 0.5). Большая часть II инфрамаргинального щитка лежит на гиопластроне, а задняя четверть заходит на гипопластрон. III инфрамаргинальный щиток самый крупный, контактирует латерально с VI–VIII маргинальными щитками и почти не заходит на периферальные пластинки. Кожно-роговая борозда на пластроне располагается вдоль свободного края долей пластрона.

Размеры см. табл. 2.

Сравнение. В роде *Paramongolemys* один вид.

Материал. Помимо голотипа, неполный панцирь (экз. ПИН, № 5464/2) из типового местонахождения, неполный пластрон из местонахождения Наран-Булак (экз. ПИН, № 3102/101), а также, по-видимому, весь материал, ранее отнесенный к “*Mongolemys*” *tatarinovi*, кроме голотипа (Суханов, Нармандах, 1976): неполная передняя половина пластрона (экз. ПИН, № 3102/79); часть карапакса с III и IV невральными пластинками, II–V и частично I костальными пластинками, III, V, VI периферальными пластинками, несколькими шейными позвонками и костями конечностей (экз. ПИН, № 3102/80); часть карапакса, включающая I–IV невральные пластинки, I левую костальную пластинку, I левую периферальную пластинку, часть нухальной пластинки и проксимальные части костальных пластинок, примыкающих к I–IV невральным пластинкам (экз. ПИН, № 3104/20); целый ряд разрозненных костных пластинок карапакса и пластрона, фрагмент черепа и кости конечностей (колл. ПИН, №№ 3102 и 3104); местонахождения Наран-Булак (колл. ПИН, № 3102) и Цаган-Хушу (колл. ПИН, № 3104).

ОБСУЖДЕНИЕ

Paramongolemys gen. nov. относится к “*Lindholmemydidae*” на основании наличия контакта подпорок пластрона с костальными пластинками карапакса и сохранения полных рядов инфрамаргинальных щитков. В составе “*Lindholmemydidae*” новый род демонстрирует наибольшее количество общих признаков с родами *Lindholmemydidae* и *Mongolemys* s.s. Среди этих признаков, в частности, такие, как низкая XII пара маргинальных щитков, не заходящая на II супрапигальную пластинку, и три пары инфрамаргинальных щитков. Помимо этого, с *Lindholmemydidae* его сближают укороченное I спинное ребро и суженные инфрамаргинальные щитки, а с *Mongolemys* s.s. – отсутствие нухальной вырезки, слабо развитые подпорки пластрона и расширенный спереди I центральный щиток, контактирующий со II маргинальными щитками.

К *Paramongolemys khosatzkyi* sp. nov. относится, по-видимому, весь материал, ранее отнесенный к “*Mongolemys*” *tatarinovi*, кроме голотипа (Суханов, Нармандах, 1976; см. выше). При этом собственно “*M.*” *tatarinovi* представлен только голотипом (фрагмент пластрона) и отличается от *P. khosatzkyi* sp. nov. более крупными размерами, более длинными мостами, неравным вкладом гио- и гипопластронов в длину мостов и наличием четырех пар инфрамаргинальных щитков. Ранее некоторые из этих различий рассматривались в рамках индивидуальной изменчивости (Суханов, Нармандах, 1976). Родовая принадлежность “*M.*” *tatarinovi* не ясна.

Заметное сходство с *Paramongolemys khosatzkyi* sp. nov. проявляет “*Mongolemys*” *trufanensis*, имеющий идентичную морфологию передней части карапакса (отсутствие нухальной вырезки, небольшой относительный размер нухальной пластинки, маленький прецентральный щиток, расширенный спереди I центральный щиток, контактирующий со II маргинальными щитками) и относительно узкие инфрамаргинальные щитки. С другой стороны, “*M.*” *trufanensis* имеет и ряд существенных отличий от *Paramongolemys khosatzkyi* sp. nov.: укороченный энтопластрон, четыре пары инфрамаргинальных щитков, более широкие I и IV инфрамаргинальные щитки, извилистая срединная борозда пластрона. Конфигурация инфрамаргинальных щитков (четыре пары, из которых II и III более узкие) сближает “*M.*” *trufanensis* с *Paragravemys erratica* Sukhanov et al., 1999 из верхнего мела Монголии (Danilov, 2003). Таким образом, родовая принадлежность “*M.*” *trufanensis* пока также остается неясной.

По предварительным данным И.Г. Данилова (2005), филогенетические связи “*Lindholmemydidae*” с другими группами тестудиноидей представляются следующим образом: 1) роды *Elkemys*, *Gravemys* и *Hokouchelys* объединяются в одну кла-

Таблица 2. Измерения панцирей *Paramongolemys khosatzkyi* gen. et sp. nov.; местонахождения Хайчин-Ула IЕ (экз. ПИН, №№ 5464/1, 5464/2) и Наран-Булак (экз. ПИН, № 3102/101), Южно-Гобийский аймак, Монголия; наран-булакская свита, верхний палеоцен. Сокращения: L – длина; L_{lat} – длина латеральная; L_{max} – длина максимальная; L_{min} – длина минимальная; L_{med} – длина медиальная; “s” – измерения слева; W – ширина; W_{max} – ширина максимальная; “~” – приблизительное измерение; “?” – измерение невозможно; “–” – элемент отсутствует

Параметры	Экз. ПИН, № 5464/1	Экз. ПИН, № 5464/2	Экз. ПИН, № 3102/101
Карапакс, L/W	243/~180	~290/?	–
Nuchale, L/W	?/~38.0	–	–
Neuralia (L/W)			
Neurale I	~30.0/13.5	?	–
Neurale II	23.0/15.0	28.0/17.2	–
Neurale III	23.5/14.8	29.0/17.6	–
Neurale IV	22.5/16.6	26.0/17.6	–
Neurale V	20.0/16.5	22.5/18.4	–
Neurale VI	16.2/16.2	18.0/17.4	–
Neurale VII	13.0/17.0	18.0/18.6	–
Neurale VIII	13.2/17.0	14.7/17.7	–
Suprapygale I, L/W	14.8/~37.0	~24.0/~40.0	–
Suprapygale II, L/W	20.8/~48.0	~25.0/~53.0	–
Pygale, L/W(сзади)	14.0/26.6	21.8/28.3	–
Costalia, W/L _{med} /L _{lat}			
Costale I	51.5/?/42.5	?	–
Costale II	62.8/24.5/27.2	72.2/30.0/33.5	–
Costale III	68.4/24.5/30.3	78.0/29.5/40.5	–
Costale IV	70.6/25.4/30.0	78.3/26.0/36.0	–
Costale V	64.5/18.5/25.2	~72.0/26.3/~31.5	–
Costale VI	56.2/17.0/19.4	~64.0/19.0/26.0	–
Costale VII	45.7/13.1/22.0	~55.0/17.0/?	–
Costale VIII	34.5/9.0/19.3	?	–
Peripheralia, W/L (по свободному краю)			
Peripherale I	23.4/26.5	–	–
Peripherale II	22.5/27.5	–	–
Peripherale III	19.8/26.5	–	–
Peripherale IV	18.6/27.0	–	–
Peripherale V	19.2/29.8	–	–
Peripherale VI	20.8/28.8	–	–
Peripherale VII	24.6/31.0	–	–
Peripherale VIII	30.0/30.3	–	–
Peripherale IX	31.5/27.0	–	–
Peripherale X	28.5/26.0	33.0/31.0	–
Peripherale XI	~27.0/~26.5	34.8/30.0	–
Praecentrale, L/W	6.5/5.3	–	–
Centralia, L/W			
Centrale I	45.5/50.5	–	–
Centrale II	48.3/45.0	~62.0/52.5	–
Centrale III	45.3/46.2	53.5/53.2	–
Centrale IV	44.8/49.6	57.0/56.5	–
Centrale V	50.7/~58.0	65.0/63.6	–

Таблица 2. Окончание

Параметры	Экз. ПИН, № 5464/1	Экз. ПИН, № 5464/2	Экз. ПИН, № 3102/101
Pleuralia, W/L _{med} /L _{lat}			
Pleurale I	46.5/58.6/?	?	—
Pleurale II	59.5/48.2/60.5	~69.5/58.0/~76.5	—
Pleurale III	57.8/41.8/48.2	~65.3/51.7/~58.0	—
Pleurale IV	42.2/28.2/45.5	~54.5/33.3/59.0	—
Marginalia, W/L (по свободному краю)			
Marginale I	11.8/23.7	—	—
Marginale II	14.4/27.2	—	—
Marginale III	10.6/27.0	—	—
Marginale IV	13.0/27.0	—	—
Marginale V	27.9/27.6	—	—
Marginale VI	27.9/30.0	—	—
Marginale VII	21.4/30.6	—	—
Marginale VIII	20.7/30.5	—	—
Marginale IX	23.4/28.8	—	—
Marginale X	19.8/26.5	26.0/~21.5	—
Marginale XI	~24.0/~27.7	29.0/30.5	—
Marginale XII	~12.3/~21.0	12.0/29.5	—
Пластрон, L _{max} /L _{med} /W	204/202/~136	?/?/~165	?/114
Мосты, L _{min} (правый/левый)	~82.0/?	104.6/?	73.5/?
Передняя доля, L/W (в гумеро-пекторальной борозде)	47.5/~77.0	56.0/~94.0	?/79.6
Задняя доля, L/W (в основании)	~65.0/82.0	?/~99.0	?/76.8
Eriplastron, L _{med} /W _{max}	10.0/24.5	12.6/33.0	?
Entoplastron, L/W	27.0/24.5	28.0/31.7	?/~23.0
Huoplastron, L _{med}	55.0 s	72.0	49.0 s
Hypoplastron, L _{med}	67.0 s	77.3	54.0 s
Xiphiplastron, L _{med}	42.7 s	?	?
Gularia, L _{med} /W _{max}	18.5/24.0	21.5/?	?
Humeralia, L _{med}	29.0	34.5	?
Pectoralia, L _{med}	28.0	36.0	27.0
Abdominalia, L _{med}	51.0	60.5	45.0
Femoralia, L _{med}	37.2	44.5	32.5
Analia, L _{med}	36.7	?	?
Inframarginalia, L (по контакту с маргинальными щитками)/W			
Inframarginale I	24.4/~17.0	~36.0/20.0	25.0/17.5
Inframarginale II	37.0/~16.5	44.5/14.2	32.5/16.0
Inframarginale III	45.0/21.5	~52.0/~22.0	?/25.5

ду (без названия) на основе наличия сильного захождения инфрамаргинальных щитков на периферальные пластинки; эта клада, вероятно, относится к стволу группы Geomydidae + Testudinidae на основании наличия таких синапоморфий, как сужение центральных щитков и появление аналь-

ной вырезки; 2) роды Lindholmemys, Mongolemys и Pseudochrysemys Sukhanov et Narmandakh, 1976 (верхний палеоцен Монголии) относятся к стволу группы семейства Emydidae; синапоморфией этой клады (Emydidae s.l.) является наличие трех или менее пар инфрамаргинальных щитков; 3) род

Mongolemys рассматривается как родоначальник особой ветви тестудиноидных черепах, доживающей до миоцена, в которой происходит ослабление связи пластрона с карапаксом; эта ветвь соответствует семейству *Haichemydidae* Sukhanov et Narmandakh, 2006 или части семейства *Platysternidae* Gray, 1869 (Sukhanov, 2000; Sukhanov, Narmandakh, 2006). Если следовать логике данной гипотезы, *Paramongolemys* gen. nov. должен относиться к стволовой группе *Emydidae*. Однако для более надежного обоснования филогенетического положения этого и других родов “*Lindholmemydidae*” необходимо проведение кладиического анализа основных групп тестудиноидей, включая их базальных представителей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Данилов И.Г. Морфология примитивных тестудиноидей (Testudines: Cryptodira: Testudinoidea) и проблема взаимоотношений скрытошейных черепах // Вопросы герпетологии. Матер. I съезда Герпетол. об-ва им. А.М. Никольского. Москва, Пушино-на-Оке, 2001. С. 81–83.
- Данилов И.Г. Ранние тестудиноидные черепахи Азии и их положение в системе // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. II Всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2005. С. 23–24.
- Рябинин А.Н. Остатки черепахи из верхнемеловых отложений пустыни Кызыл-Кум // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 4. С. 69–77.
- Суханов В.Б., Нармандах П. Палеоценовые черепахи Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1976. Вып. 3. С. 107–133.
- Суханов В.Б., Нармандах П. Новый род позднемеловых черепах Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1983. Вып. 24. С. 44–66.
- Чхиквадзе В.М. Новые данные об ископаемых черепахах Монголии, Китая и Восточного Казахстана // Сообщ. АН Груз. ССР. 1976. Т. 82. № 3. С. 745–748.
- Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. Новые данные о поздне-меловых черепахах Южной Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1975. Вып. 2. С. 209–224.
- Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. О стратиграфическом и систематическом положении некоторых пресноводных черепах из новых меловых местонахождений Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. 1979. Вып. 8. С. 58–76.
- Danilov I.G. A new lindholmemydid genus (Testudines: Lindholmemydidae) from the mid-Cretaceous of Uzbekistan // Russ. J. Herpetol. 1999. V. 6. № 1. P. 63–71.
- Danilov I.G. Gravemys Sukhanov et Narmandakh, 1983 (Testudinoidea: Lindholmemydidae) from the Late Cretaceous of Asia: new data // Paleobios. 2003. V. 23. № 3. P. 9–19.
- Danilov I.G., Claude J., Sukhanov V.B. A redescription of *Elkemys australis* (Yeh, 1974), a poorly known basal testudinoid turtle from the Paleocene of China // Proc. Zool. Inst. RAS. 2012. V. 316. № 3. P. 223–238.
- Danilov I.G., Sukhanov V.B. New data on lindholmemydid turtle *Lindholmemyd* from the late Cretaceous of Mongolia // Acta Palaeontol. Pol. 2001. V. 46. № 1. P. 125–131.
- Khosatzky L.I., Młynarski M. Chelonians from the Upper Cretaceous of Gobi Desert, Mongolia // Palaeontol. Pol. 1971. V. 25. P. 131–144.
- Rhodin A.G.J., van Dijk P.P., Parham J.F. Turtles of the world: annotated checklist of taxonomy and synonymy // Chelonian Research Monogr. 2008. № 5. P. 000.1–000.38.
- Sukhanov V.B. Mesozoic turtles of Middle and Central Asia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 309–367.
- Sukhanov V.B., Danilov I.G., Narmandakh P. A new lindholmemydid turtle (Testudines: Lindholmemydidae) from the Bayn Shire Formation (Late Cretaceous) of Mongolia // Russ. J. Herpetol. 1999. V. 6. № 2. P. 147–152.
- Sukhanov V.B., Narmandakh P. New taxa of Mesozoic turtles from Mongolia // Fossil Turtle Research / Eds. I.G. Danilov, J.F. Parham. St. Petersburg, 2006. P. 104–111.
- Yeh H.-K. Cenozoic chelonian fossils from Nanhsiung, Kwangtung // Vertebr. Palasiat. 1974a. V. 12. № 1. P. 26–37.
- Yeh H.-K. A new dermatemydid from Sinkiang // Vertebr. Palasiat. 1974b. V. 12. № 4. P. 257–261.

A New Basal Testudinoid Turtle (Testudinoidea: “*Lindholmemydidae*”) from the Upper Paleocene of Mongolia

I. G. Danilov, V. B. Sukhanov

A new genus and species of a basal testudinoid turtles of the family “*Lindholmemydidae*,” *Paramongolemys khosatzkyi* gen. et sp. nov., is described based on shell material from the Naranbulak Formation (Upper Paleocene) of the Naran Bulak and Khaychin-Ula IE localities (Mongolia). The type series includes specimens previously described as *Mongolemys tatarinovi*.

Keywords: “*Lindholmemydidae*”, Testudinoidea, turtles, Paleocene, Mongolia