

СИМПОЗИУМ ПО ЭВОЛЮЦИИ ЧЕРЕПАХ (ТЮБИНГЕН, ГЕРМАНИЯ)

DOI: 10.7868/S0031031X13020049

Очередной симпозиум, посвященный проблемам эволюции черепах (Symposium on Turtle Evolution), прошел в Университете Тюбингена (Германия) с 1 по 4 июня 2012 г. Предыдущий подобный симпозиум (Gaffney Turtle Symposium; Драмхеллер, Канада, 2009), к сожалению, пока не был освещен в отечественной и мировой научной хронике; доступен только том с его программой и тезисами (Braman, 2009). Еще раньше состоялся Симпозиум по происхождению, эволюции и систематике черепах (Symposium on Turtle Origins, Evolution and Systematics; Санкт-Петербург, 2003), которому было посвящено несколько публикаций (Данилов и др., 2004; Danilov et al., 2004, 2006). В этих публикациях можно также найти краткую информацию о предыдущих подобных мероприятиях. Высокая частота проведения симпозиумов по эволюции черепах (три мероприятия за десять лет) отражает активизацию исследований в этой области. В последние годы опубликованы многочисленные палеонтологические описания черепах, разного масштаба морфо- и молекулярно-филогенетические и Evo-Devo исследования этой группы, вновь оживилась дискуссия по проблеме происхождения черепах. Хорошие обзоры и оригинальные публикации по этим и другим темам, связанным с черепахами, можно найти в специальных сборниках (Danilov, Parham, 2006; Wyneken et al., 2008; Brinkman et al., 2012).

Среди организаторов тюбингенского симпозиума – У. Джойс (W.G. Joyce), Дж. Корзини (J.A. Corsini), И. Вернебург (I. Werneburg) и М. Раби (M. Rabi). Все они, за исключением Джойса, на счету которого несколько десятков ярких публикаций по палеонтологии и систематике черепах, начинающие специалисты в этой области. За несколько дней до начала симпозиума участники имели возможность ознакомиться с коллекциями ископаемых черепах, хранящихся (постоянно или временно) в Университете Тюбингена. Среди них голотип *Proganochelys quenstedti* (ядро панциря) – одной из древнейших черепах из позднего триаса Германии; материалы по позднеюрским и раннемеловым черепахам Китая, собранные Китайско-Германскими экспедициями в начале 2000-х гг. и др. К началу симпозиума организаторами были подготовлены две брошюры: “Программа и тезисы” и “Путеводитель по Золенгофе-

ну” (Joyce et al., 2012a, b; см. ниже). В симпозиуме приняли участие 85 человек, представлявших 20 стран: Австралию (2), Австрию (2), Аргентину (3), Бразилию (10), Великобританию (2), Венгрию (1), Германию (13), Грецию (1), Испанию (3), Италию (2), Канаду (1), Китай (5), Польшу (2), Россию (3), Румынию (2), США (13), Таиланд (4), Швейцарию (9), Францию (3), Японию (5). По возрастному составу явно преобладало молодое поколение.

Научная программа симпозиума включала 39 сообщений, представленных в восьми сессиях.

Первая сессия “Происхождение черепах и стволовые черепахи” открывалась докладом Т. Л а й с о н а (T.R. Lyson) с соавторами, название которого можно перевести как “Эволюционно-эмбриологическая (Evolutionary Developmental) модель происхождения панциря черепах”. В этом докладе автор развивает ранее высказанную идею о близости к черепахам *Eunotosaurus africanus*, проблематичной рептилии из средней перми Южной Африки, в последнее время рассматриваемой в качестве стволовой черепахи. В числе признаков, поддерживающих положение *E. africanus* среди стволовых черепах, указываются 10 или менее удлиненных спинных позвонков, 9 пар расширенных в передне-заднем направлении ребер, утрата межреберных мышц, прикрепление мускулов к вентральной поверхности спинных ребер и субдермальное разрастание кости от перихондральной манжетки спинных ребер. Т. Су л е й (T. Sulej) и Т. Щ и г е л ь с к и й (T. Szczygielski) рассказали о находках черепах в верхнем триасе Польши. Эти находки относятся к *Proterochersis robusta* – виду, описанному почти 100 лет назад из одновозрастных отложений Германии, но до сих пор недостаточно изученному и со спорным филогенетическим положением (среди базальных или среди бокошейных черепах, плевродир). Поэтому новые материалы, включающие два почти целых панциря и многочисленные изолированные кости скелета, имеют большое значение. Джойс с соавторами доложили новые данные по строению плечевого и тазового поясов *Proterochersis robusta*, выявленные в результате препаровки одного немецкого экземпляра. В целом их строение у *Proterochersis robusta* оказалось сходно с *Proganochelys quenstedti*. Х. С т е р л и (J. Sterli)

рассказала о новых находках черепах семейства *Meolaniidae* и сходных с ними форм в Аргентине. Здесь эти черепахи представлены шестью видами (*Chubutemys copelloi*, *Niolamia argentina*, *Patagoniaemys gasparinae* и три неназванных вида) в интервале ранний мел – средний эоцен. Включение их в филогенетический анализ черепах показывает, что к той же кладе принадлежат виды из мела Австралии (*Otwayemys cunicularis*), Европы (*Kallokibotibion bajazidi*) и Азии (*Mongolochelys efremovi*).

На второй сессии “Панплевродиды” (от *Panpleurodiga* – название клады, объединяющей стволовую и кроновую группы плевродид) были представлены четыре доклада. М. Времир (M. Vremir) с соавторами (доклад делал М. Раби) рассказали о новой черепахе семейства *Dortokidae* из маастрихта Румынии. *Dortokidae* – это сравнительно недавно описанное загадочное семейство стволовых плевродид, известных из мела и палеогена Европы. И. Маннел (I.J. Maniel) с соавторами сообщили о новых материалах по *Hydromedusa casamayorensis* (*Chelidae*) из среднего эоцена Аргентины. По результатам кладистического анализа этот вид является сестринским к современному виду этого рода, а сестринским таксоном для рода *Hydromedusa* является род *Yaminiuchelys* (поздний мел – палеоцен Аргентины). Последний факт позволяет предполагать, что диверсификация рода *Hydromedusa* произошла в конце мела – начале палеоцена. П. Романо (P.S.R. Romano) и В. Галло (V. Gallo) рассказали о новой бокошейной черепахе из раннего мела (поздний баррем) Бразилии, являющейся древнейшим известным представителем группы *Pelomedusoides*. Доклад Ф. Диантони (F.O. Deantoni) с соавторами был посвящен анализу внутренних структур черепа пеломедузоидных черепах (*Pelomedusoides*) на основе трехмерной томографии. Авторы сделали вывод, что меловые представители изучаемой группы имели большее морфологическое разнообразие по анализируемым структурам, а также, по-видимому, демонстрировали более широкий поведенческий и экологический репертуар.

На третьей сессии “Азиатские мезозойские эукриптоиды” (от названия клады *Eucryptodiga*, объединяющей всех современных скрытошейных черепах, или криптодид, и родственные им группы мезокайнозойских черепах) было представлено пять докладов. Доклад И.Г. Данилова (в соавторстве с С.А. Краснолуцким) был посвящен новой черепахе семейства *Xinjiangchelyidae* из средней юры Сибири (Красноярский край). Эта черепаха проявляет наибольшее сходство с видами рода *Annemys*, известного из поздней юры Монголии и Китая. Вместе с тем, это одна из древнейших и наиболее северная находка представителя данного семейства черепах в Азии. Д. Бринкман (D. Brinkman) с соавторами рас-

сказали о новом роде группы *Sinemydidae*/*Macrobaenidae* из раннего мела Китая (Ганьсу). Этот род характеризуется сравнительно крупным панцирем (до 35 см в длину) с косто-периферальными фонтанелями, а по строению черепа сходен с *Kirgizemys*. Раби и Джойс представили свой взгляд на эволюцию черепных структур, связанных с сонной артерией, у эукриптодид. Здесь отмечены такие преобразования, как закрытие межптеригонидной щели, редукция каротидных окон (=foramina basisphenoidalia) и уменьшение расстояния между *foramen posterius canalis caroticus cerebralis* и *foramen posterius canalis caroticus lateralis*. Закрытие каротидных окон проходило независимо в трех ветвях кроновых криптодид: *Trionychia*, *Testudinoidea* и *Chelonioidea*/*Kinosternoidea*. Согласно этим авторам, все азиатские стволовые криптодиды (*Xinjiangchelyidae*, *Sinemydidae*/*Macrobaenidae*) сохраняют редуцированные базиптеригонидные отростки базисфеноида. Доклад Р. Хираямы (R. Hirayama) и Т. Соноды (T. Sonoda) был посвящен морфологии и эволюции *Nanhsiungchelyidae* – семейству, известному только из мела Азии и Северной Америки. Изучение нового экземпляра (почти целого скелета) *Hanbogdemys jaganchobili* из верхнего мела Монголии и включение данных по нему в кладистический анализ показало сестринское положение *Hanbogdemys* по отношению к кладе, объединяющей *Anomalochelys* и *Nanhsiungchelys*, на основе таких признаков как глубокая нухальная вырезка в панцире и слабо развитая нижняя височная вырезка в черепе. Авторы предположили, что необычная морфология *Anomalochelys* и *Nanhsiungchelys* (очень глубокая нухальная вырезка, приводящая к формированию своеобразных “рогов” в передней части панциря, и относительно небольшой размер головы), по-видимому, связана с половым диморфизмом, а не с пищевыми или защитными адаптациями. Х. Тонг (H. Tong) и Х. Уян (H. Ouyang) ревизовали материал по *Sinaspideretes wimani*, проблематичной черепахе из поздней юры Китая. Эта черепаха первоначально была описана в составе *Trionychidae* и рассматривалась как древнейший представитель этой группы, а позднее была отнесена к *Carettochelyidae*. Новые наблюдения и препаровка позволили авторам установить идентичность этого вида с *Yehguia tatsuensis* (поздняя юра Китая) – таксоном, помещаемым среди базальных *Trionychoidea* или *Adocidae*.

На четвертой сессии “Европейские фауны черепах” было представлено четыре доклада. А. Перес-Гарсиа (A. Pérez-García) с соавторами рассказали о последних результатах изучения мезозойских черепах Пиренейского полуострова. В поздней юре здесь известны семейства *Platychochelyidae*, *Plesiochelyidae* и *Pleurosternidae*, в раннем мелу – семейства *Dortokidae*, *Solemydidae*

и панкриптоиды, а в позднем мелу – семейства *Bothremydidae*, *Dortokidae* и *Solemydidae*. Интересно, что среди панкриптоид отмечаются формы, близкие к азиатским группам *Xinjiangchelyidae* и *Sinemydidae*/Macrobaenidae, что подтверждает наличие связи между Азией и Европой в раннем мелу. Доклад Т. Шейера (T. Scheyer) с соавторами был посвящен гистологии костей панциря отдельных представителей *Dortokidae* и *Solemydidae* из мела Испании. Для первой группы характерна сильная васкуляризация костей панциря, что согласуется с их водным образом жизни. Вторая группа характеризуется особой орнаментацией внешней поверхности пластинок панциря, хорошо развитой губчатой тканью и высокой степенью компактности пластинок, что согласуется с предполагаемой наземностью этих черепах. Х. Мейер (Ch. Meyer) с соавторами анализировали содержание изотопа кислорода в костях прибрежно-морских черепах (базальных эукриптоид) из верхней юры Германии и Швейцарии. Данный метод позволил оценить степень солёности и температуру вод в местах обитания этих черепах. В частности, показано, что черепахи рода *Plesiochelys* обитали в разнообразных условиях как в отношении солёности, так и температуры вод. М. Дженсен (M. Jansen) и Н. Кляйн (N. Klein) изучили комплекс черепах из верхней юры Германии (Нижняя Саксония), включающий представителей *Plesiochelyidae*, *Thalassemydidae* и еще один пока не описанный таксон базальных эукриптоид.

Пятая сессия “Тестудиноидеи” (от названия надсемейства *Testudinoidea*) включала шесть сообщений. Ж. Клод (J. Claude) и Х. Тонг анализировали морфологию панциря доэоценовых тестудиноидеи методами геометрической морфометрии. Несмотря на противоречивость полученных результатов, это исследование важно с точки зрения поиска новых признаков для анализа филогенетических отношений тестудиноидеи. В. Наксри (W. Naksri) с соавторами изучили новый комплекс черепах из позднего олигоцена Таиланда, включающий два таксона *Geoemydidae*. Черепахи данного комплекса имеют черты сходства с черепахами ранее описанного комплекса бассейна Краби в Таиланде, возраст которого оценивается как поздний эоцен – ранний олигоцен. Корзини с соавторами изучили исторический материал (10 экземпляров) по *Testudo antiqua* из среднего миоцена Германии. Включение этого вида в кладистический анализ показало его положение в базальной политомии внутри клады *Testudo sensu lato*. Доклад Е.В. Сыромятниковой с соавторами был посвящен черепахам рода *Baicalemys* (*Emydidae*). Изучение ранее не описанных материалов по *Baicalemys gracilis* (типовой вид рода) из среднего – позднего миоцена Байкала (о. Ольхон) позволило дополнить характеристику этого

вида и впервые включить его в кладистический анализ. По результатам этого анализа *B. gracilis* оказался в кладе *Emydinae*. Уникальной особенностью этого вида является сохранение трех пар инфрамаргинальных щитков. Авторы предположили, что предки *B. gracilis* пришли из Северной Америки через Берингию в миоцене, тогда же, когда и предки рода *Emys*. Доклад Н. Витек (N.S. Vitek) и Р. Барроуза (R. Burroughs) был посвящен анализу эволюционной истории современного североамериканского вида *Terrapene carolina* (*Emydidae*). В составе этого вида различают шесть современных подвидов; известно также множество находок из плейстоцена Северной Америки. Результаты исследования показали, что характер эволюции *T. carolina* в плейстоцене сложнее, чем считалось ранее. Е. Влахос (E. Vlachos) рассказал о новых находках гигантских сухопутных черепах рода *Cheirogaster* в плиоцене Греции. Строение задней конечности, включая расположение остеодерм, впервые изученное для этого рода, сходно с таковым современного вида *Centrochelys sulcata*, что свидетельствует в пользу близости *Cheirogaster* и *Centrochelys*.

Шестая, стендовая, сессия включала восемь сообщений (указаны только первые авторы): 1) находка нового экземпляра *Puppigerus camperti* (*Cheloniidae*) в Лондонских глинах (нижний эоцен) Великобритании (S. Chapman); 2) новые экземпляры, переописание и филогенетическое положение *Bauruemys elegans* (*Podocnemoidae*; *Pleurodira*) из позднего мела Бразилии (G. Ferreira); 3) находка черепахи подсемейства *Carettochelyinae* (*Carettochelyidae*) в нижнем миоцене Ливии (P. Havlik); 4) первые остатки панциря *Rhinochelys cantabrigiensis* (*Protostegidae*) из верхнего мела Северо-Западной Германии (H.-V. Karl); 5) яйца и эмбрионы черепах из верхнего мела формации Джудит-Ривер Монтаны (D. Lawver); 6) череп *Podocnemis* из верхнего миоцена Бразилии (G. Oliveira); 7) таксономия и филогения рода *Tropidemys* (*Eucryptodira*) на основе новых экземпляров из кимериджа Швейцарии (C. Puentner); 8) *Ocadia* (*Geoemydidae*) из среднего миоцена о. Танегашима, Юго-Западная Япония, и ее палеобиогеографическое значение (A. Takahashi).

Седьмая сессия “Разное” включала пять докладов. Барроуз анализировал влияние различных групп морфологических признаков (черепных и панцирных) на результаты различных филогенетических анализов на примере семейства *Emydidae*. Показано что филогенетические гипотезы, сгенерированные на основе различных групп признаков, не совпадают, независимо от выбранного метода, а разрешение полученных деревьев уменьшается при использовании только черепных признаков. М. Дельфино (M. Delfino) с соавторами изучали строение эпитекальных окостенений *Psephophorus polygonus* (*Dermoche-*

lyidae) из среднего миоцена Словакии. Авторы отметили большее, чем считалось прежде, морфологическое разнообразие эпитекальных окостенений у этого вида, что позволило провести ревизию других форм, близких к *Psephophorus*. Кроме того, *P. polygonus* демонстрирует значительное сходство в строении эпитекальных окостенений с *Dermochelys coriacea* (современная кожистая черепаха). Крупный размер *P. polygonus* согласуется с предполагаемой адаптацией к гигантотерии и, следовательно, с пелагическим образом жизни и космополитным распространением этих черепах. Доклад М. Ламберца (M. Lambertz) и С. Перри (S. Perry) был посвящен эволюции респираторного аппарата криптодир. Авторы отметили значительное разнообразие в строении легких, дыхательных путей и плевральной полости у этой группы черепах. Эти данные будут иметь большое значение для филогенетических исследований. Вернебург с соавторами представили результаты комплексного исследования анатомии и развития так называемой крючковидной V метатарзалии в стопе черепах. Сходная структура имеется в стопе лепидозавров, что нередко используется как аргумент в пользу родства этих двух групп. Другие авторы гомотизируют крючковидный элемент в стопе черепах с дистальной V тарзалией. Критический анализ всех данных по этому вопросу, включая факт комбинированного эндохондрально-перихондрального окостенения крючковидного элемента, свидетельствует в пользу того, что он произошел в результате слияния дистальной V тарзалии и V метатарзалии. Интересно, что у криптодир в этом слиянии доминирует перихондральная метатарзалия, тогда как у плевродир — эндохондральная дистальная тарзалия. Несмотря на очевидные различия в строении крючковидного элемента у черепах и лепидозавров (в деталях крепления мышц и ориентации в пространстве), большая часть данных свидетельствует о первичной гомологии крючковидного элемента у этих групп, но о независимом приобретении “крюка”. Натчев (N. Natchev) и Вернебург представили результаты исследования эволюции способов питания у черепах. Аппарат захвата пищи изучался у 14 видов черепах с использованием различных классических методов (анатомия, гистология и пр.), а также с применением высокоскоростной рентгеновской съемки. Результаты исследования позволили авторам предложить гипотетический эволюционный сценарий развития конструкции аппарата захвата пищи и пищевого поведения у черепах. Согласно этому сценарию, триасовые черепахи питались на суше, захватывая пищу челюстями (jaw prehension) и транспортируя ее с использованием языка; в то же время или несколько позднее появились черепахи, питавшиеся в воде с использованием компенсаторного всасывающего

механизма (предковое состояние для кроновой группы черепах); довольно поздно в эволюции черепах (с появлением тестудиноидей) вторично возникают формы, питающиеся на суше; захват пищи языком (lingual prehension) — аберрантный способ питания, характерный только для продвинутых сухопутных черепах (Testudinidae).

Восьмая сессия “Тафономия” включала три доклада. М. Кнелл (M.J. Knell) рассказал об истории исследований и последних достижениях в области тафономии черепах. Первые исследования по этой теме были выполнены еще в 1920-е гг. немецким исследователем И. Вейгельтом (J. Weigelt), который изучал процесс разложения трупов черепах в природных условиях. Им, в частности, было показано, что черепахи обычно захороняются карапаксом вверх и с расправленными головой и конечностями. В дальнейшем проводились как полевые наблюдения, так и лабораторные эксперименты, которые позволили выявить дополнительные характеристики разложения и расчленения черепах перед захоронением. При захоронении в речных условиях панцири черепах ориентируются определенным образом, что позволяет использовать их в качестве индикаторов палеотечений при реконструкции древних обстановок. Б. Роач (B. Roach) с соавторами привели результаты исследований нескольких массовых захоронений черепах в верхнемеловых отложениях (формация Хелл-Крик, маастрихт) США. Показано, что во всех случаях такие захоронения формировались в периоды сильных засух. Дж.-П. Биллон-Браят (J.-P. Billon Bruyat) с соавторами рассказали о находке панциря черепахи (*Craspedochelys, Plesiochelyidae*; верхняя юра Швейцарии), раздавленного завроподным динозавром вскоре после захоронения. Эта находка доказывает, что завроподы заходили в прибрежные морские воды — места обитания упомянутых черепах.

На следующий день после завершения симпозиума состоялся выезд его участников в знаменитый юрский Золенгофенский карьер. В тот же день состоялась посещение Музея Юры (Jura-Museum) в Айхштете. В составе палеонтологической коллекции музея в основном юрские ископаемые из Золенгофенского карьера — беспозвоночные, рыбы, черепахи, морские рептилии, птерозавры, динозавры и один экземпляр археоптерикса. “Путеводитель по Золенгофену”, подготовленный организаторами, содержит две статьи: “Золенгофенские известняки”, авторы Дж. Небелсик (J.H. Nebelsick) и Джойс; и “Золенгофенские черепахи”, автор Джойс. Первая статья представляет собой обзор геологии и палеонтологии Золенгофена, а вторая — довольно подробный обзор золенгофенских черепах. Путеводитель прекрасно иллюстрирован историческими рисунками и цветны-

ми фотографиями и представляет самостоятельную научную ценность.

Подводя итог, хочется отметить, помимо высокого научного уровня симпозиума, его прекрасную организацию, внимание организаторов к каждому участнику, теплую и дружественную атмосферу. Следующий симпозиум по эволюции черепах планируется к проведению в Рио-де-Жанейро в 2015 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Данилов И.Г., Черепанов Г.О., Хираяма Р., Пархам Дж. Международный симпозиум по происхождению, эволюции и систематике черепах // Палеонтол. журн. 2004. № 4. С. 110–112.

Braman D. (ed.). Gaffney Turtle Symposium. Abstr. Vol. Royal Tyrell Museum, 2009. 202 p.

Brinkman D., Holroyd P., Gardner J. (eds.). Morphology and Evolution of Turtles. Vertebrate paleobiology and paleoanthropology series. Dordrecht: Springer, 2012. 596 p.

Danilov I.G., Cherepanov G.O., Hirayama R., Parham J.F. A report on the Symposium on Turtle Origins, Evolution

and Systematics held August 2003 in St. Petersburg, Russia // Herpetol. Rev. 2004. V. 35. № 2. P. 99–100.

Danilov I.G., Parham J.F. (eds.). Fossil Turtle Research. St. Petersburg, 2006. 128 p.

Danilov I.G., Parham J.F., Hirayama R., Cherepanov G.O. Report on the 3 Symposium on Turtle Origins, Evolution and Systematics, St. Petersburg, Russia, 2003 // Fossil turtle research / Eds. I.G. Danilov, J.F. Parham. St. Petersburg, 2006. P. 5–10.

Joyce W.G., Corsini J., Werneburg I., Rabi M. (eds.). Symposium on Turtle Evolution 2012. Program and Abstracts. TOBIAS-lib Hochschulserver der Universität Tübingen. Tübingen, 2012a. 48 p.

Joyce W.G., Corsini J., Werneburg I., Rabi M. (eds.). Symposium on Turtle Evolution 2012. Solenhofen Excursion Guide. TOBIAS-lib Hochschulserver der Universität Tübingen. Tübingen, 2012b. 19 p.

Wyneken J., Godfrey M.H., Bels. V. (eds.). Biology of Turtles. Boca Raton, L., N.Y.: CRC Press, Taylor & Francis Group, 2008. 389 p.

И.Г. Данилов

Сдано в набор 08.11.2012 г.	Подписано к печати 22.01.2013 г.	Формат 60 × 88 ^{1/8}
Цифровая печать	Усл. печ. л. 14.0 + 6 вкл.	Уч.-изд. л. 14.1
	Тираж 186 экз.	Зак. 1048

Учредитель: Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

Издатель: Российская академия наук. Издательство “Наука”, 117997 Москва, Профсоюзная ул., 90
 Оригинал-макет подготовлен МАИК “Наука/Интерпериодика”
 Отпечатано в ППП «Типография “Наука”», 121099 Москва, Шубинский пер., 6