

**СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ:  
КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2006**

ISBN 5-201-15411-5

Утверждено к печати Ученым советом Палеонтологического института РАН

СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2006. Российская академия наук, Палеонтологический институт; под ред. А.Ю. Розанова, А.В. Лопатина, П.Ю. Пархаева. М.: ПИН РАН, 2006. 128 с. (40 илл., 8 таблиц, 8 фототаблиц).

В сборнике представлены статьи молодых палеонтологов, посвященные различным аспектам и методам современной палеонтологии – материалы II Всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (Москва, 3–5 октября 2005 г.).

ISBN 5-201-15411-5

Научный руководитель школы А.Ю. Розанов

Научный совет школы: А.С. Алексеев  
И.С. Барсков  
А.В. Лопатин  
П.Ю. Пархаев  
С.В. Рожнов

ISBN 5-201-15411-5

© Коллектив авторов, 2006  
© ПИН РАН, 2006  
© А.А. Ермаков (обложка)

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
КАФЕДРА ПАЛЕОНТОЛОГИИ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА  
МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА им. М.В. ЛОМОНОСОВА  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО при РАН  
СЕКЦИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ МОСКОВСКОГО ОБЩЕСТВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ  
ПРОГРАММЫ ПРЕЗИДИУМА РАН «ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ»,  
«БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА ГЕНОФОНДОВ»,  
«ПОДДЕРЖКА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ»  
ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ-ПАЛЕОНТОЛОГОВ

# **СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2006**

**II ВСЕРОССИЙСКАЯ ШКОЛА – 2005**

**Ответственные редакторы:**

**А.Ю. Розанов, А.В. Лопатин, П.Ю. Пархаев**



МОСКВА 2006

PALEONTOLOGICAL INSTITUTE  
OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
DEPARTMENT OF PALEONTOLOGY OF THE GEOLOGICAL FACULTY,  
MOSCOW STATE UNIVERSITY AFTER M.V. LOMONOSOV  
PALEONTOLOGICAL SOCIETY, RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
PALEONTOLOGICAL SECTION OF THE MOSCOW SOCIETY OF NATURALISTS (MOIP)  
PROGRAMS OF THE PRESIDUM OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES:  
«ORIGIN AND EVOLUTION OF BIOSPHERE»,  
«BIODIVERSITY AND DYNAMICS OF GENE POOLS»,  
«SUPPORT OF YOUNG SCIENTISTS»  
ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC SCHOOL FOR YOUNG SCIENTISTS IN PALEONTOLOGY

# **MODERN PALEONTOLOGY: CLASSICAL AND NEW METHODS – 2006**

**SECOND ALL-RUSSIAN SCHOOL – 2005**

**Editors: A.Yu. Rozanov, A.V. Lopatin, P.Yu. Parkhaev**

MOSCOW 2006



УДК 567.9+568+569:551.762.2+763.1(571.1)

## БИОСТРАТИГРАФИЯ КОМПЛЕКСОВ ТЕТРАПОД ПОЗДНЕГО МЕЗОЗОЯ СИБИРИ

© 2006 г. П.П. Скучас

*Санкт-Петербургский государственный университет*  
*e-mail: skutchas@mail.ru*

Для выяснения относительного стратиграфического положения комплексов тетрапод из пяти местонахождений Сибири [Никольское (Березовский разрез), средняя юра; Могойто, Красный Яр, Большой Кемчуг 3 и Шестаково, ранний мел] были выбраны наиболее таксономически разнообразные юрские и меловые комплексы других регионов Азии и проведен парсимонический фаунистический анализ при помощи программы PAUP 4.0. В результате для юры Азии выделен новый (синьцзянхелидный) биохрон, характеризующийся доминированием в составах комплексов тетрапод черепах рода *Xinjiangchelys*, крокодилов *Goniopholididae*, темноспондильных лабиринтодонтов, тероморф *Tritylodontidae*, млекопитающих *Docodonta*. Раннемеловые азиатские комплексы разделены на две возрастные группы: первая группа объединяет более древние (берриас–аптские) комплексы формаций Куваджима и Окурадани (Япония), Исянь (Китай), местонахождений Могойто (Россия), Хурен-Дух (Монголия), вторая – более молодые (апт–альбские) комплексы местонахождений Большой Кемчуг 3, Шестаково (Россия), Хобур (Монголия) и Ходжакуль (Узбекистан).

### ВВЕДЕНИЕ

Поздний мезозой (юрский и меловой периоды) – время, когда появились многие современные группы тетрапод. Это, прежде всего, хвостатые (*Caudata*) и бесхвостые (*Anura*) амфибии, современные надсемейства черепах, ящерицы (*Lacertilia*), змеи (*Serpentes*), птицы (*Aves*), однопроходные (*Monotremata*), сумчатые (*Metatheria*) и плацентарные (*Eutheria*) млекопитающие. Очень важными для познания ранних этапов эволюции ряда указанных групп являются находки, сделанные в позднемезозойских континентальных отложениях Азии. Именно на территории Азии впервые в палеонтологической летописи обнаружены хвостатые амфибии кроновой группы (*Urodela*) (Gao, Shubin, 2003), тестудиноидные (*Testudinoidea*) и трионихоидные (*Trionychoidea*) черепахи (Hirayama et al., 2000, 2003), некоторые представители кроновой группы ящериц, такие как *Gekkota* и *Anguimorpha* (Evans, 2003), а также

плацентарные и сумчатые млекопитающие (Ji et al., 2002; Luo et al., 2003). Большой интерес представляют находки «пернатых» динозавров в раннем мелу Китая, являющиеся ключевыми для решения вопроса о родственных связях птиц (Xu et al., 1999a, b, 2003; Smith et al., 2001; Prum, 2003; Zhou et al., 2003).

За последние 20 лет были открыты разнообразные мезозойские фауны тетрапод в Киргизии, Узбекистане, Монголии, Китае, Таиланде, Южной Корее и Японии (Jerzykiewicz, Russell, 1991; Несов, 1997; Buffetaut, Suteethorn, 1998, 1999; Lucas, Estep, 1998; Lee et al., 2001; Tang et al., 2001; Matsuoka et al., 2002). Было выявлено, что Азия в позднем мезозое представляла собой не только важнейшую для тетрапод «арену эволюции», но в то же время и рефугиум для многих реликтовых групп, таких как средне- и позднеюрские амфибии-лабиринтодонты (Dong, 1985; Nessov, 1988; Несов, 1990; Шишкин, 1991; Milner, 1994; Warren, 2000),



Рис. 1. Позднемезозойские местонахождения тетрапод Сибири: 1 – Шестаково (ранний мел); 2 – Никольское (=Березовский разрез; средняя юра); 3 – Большой Кемчуг 3 (ранний мел); 4 – Могойто (ранний мел); 5 – Красный Яр (ранний мел).

раннемеловые птерозавры-рамфоринхи (Ji et al., 1999; Luo, 1999; Zhou et al., 2003), тероморфы-трилодонтиды (Татаринов, Мащенко, 1999; Matsuoka et al., 2002), а также млекопитающие – докодонты и перамуриды (Мащенко и др., 2002; Maschenko et al., 2003). Изучение комплексов тетрапод из местонахождений Центральной и Юго-Восточной Азии позволило сделать некоторые заключения относительно причин существования на территории Азии указанных рефугиумов (Zhou et al., 2003), а также высказать предположения об основных путях расселения тетрапод. Однако полноценные палеобиогеографические и биостратиграфические реконструкции для позднего мезозоя Азии невозможны без привлечения данных о комплексах тетрапод юры–мела такого крупного азиатского региона, как Сибирь.

Долгое время Сибирь являлась своеобразной палеонтологической «terra incognita» по сравнению с другими азиатскими территориями. За последние 10 лет ситуация существенно изменилась. В Сибири сотрудниками Зоологического и Палеонтологического институтов РАН, Санкт-Петербургского и Томского государственных университетов были проведены работы на нескольких открытых еще в 1950–1960-х гг. местонахождениях (Могойто, Красный Яр и Шестаково), а также исследованы вновь обнаруженные местонахождения, содержащие комплек-

сы тетрапод (Большой Кемчуг, Никольское) (рис. 1). Впервые для сбора остатков позвоночных была применена массовая промывка костеносной породы. Это позволило собрать разнообразный и значительный по объему материал, на основе которого были уточнены или установлены составы основных позднемезозойских комплексов тетрапод Сибири (см. прил. 1, 2).

Основной целью данной работы является выяснение относительного стратиграфического положения комплексов тетрапод из пяти местонахождений Сибири: Никольское (= Березовский разрез; средняя юра), Могойто, Красный Яр, Большой Кемчуг 3 и Шестаково (ранний мел). Для этого в дополнение к исследуемым комплексам были выбраны наиболее таксономически разнообразные юрские и меловые комплексы других регионов Азии и проведен парсимонический фаунистический анализ при помощи программы PAUP 4.0. При составлении матрицы для парсимонического анализа были отобраны монофилитические таксоны различного ранга. Наличие таксона в комплексе кодировалось как «1», отсутствие – «0». На основе данной матрицы было построено согласованное дерево (consensus tree) с применением правила большинства (Majority Rule). Список таксонов, а также матрица таксонов и комплексов приведены в прил. 1 и 2.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На дендрограмме, полученной на основе парсимонического анализа (рис. 2), имеются две крупных группы комплексов, в одну из которых попадают все юрские комплексы, а в другую – все раннемеловые. Азиатские раннемеловые комплексы тетрапод характеризуются присутствием динозавров Psittacosauridae, Iguanodontidae, Troodontidae, Dromaeosauridae, Therizinosauridae, Ornithomimosauria и Tyrannosauridae, ящериц Xenosauridae, Gekkota, птеродактилоидных птерозавров Ornithocheiridae и плацентарных млекопитающих.

Среди юрских комплексов в одну группу попадают комплексы местонахождений Никольское (Россия), Шар-Тэг (Монголия), комплекс балабансайской свиты (Фергана,

Киргизия), комплексы формаций Тоутунхе, Кигу и верхней части формации Шаксимиао (Китай), в другую – комплексы формации Вукайван и нижней части формации Шаксимиао (Китай). Такое разделение, в первую очередь, обусловлено наличием в первой группе комплексов черепах семейства Xinjiangchelyidae. Эту группу местонахождений мы выделяем в синьцзянхелидный биохран, характеризующийся доминированием в комплексах черепах Xinjiangchelyidae, а также присутствием крокодилов Goniopholididae, темноспондильных лабиринтодонт, тероморф Tritylodontidae и млекопитающих Docodonta. Данный биохран приходится на позднюю часть средней и, возможно, раннюю часть поздней юры, однако более точные его временные грани-

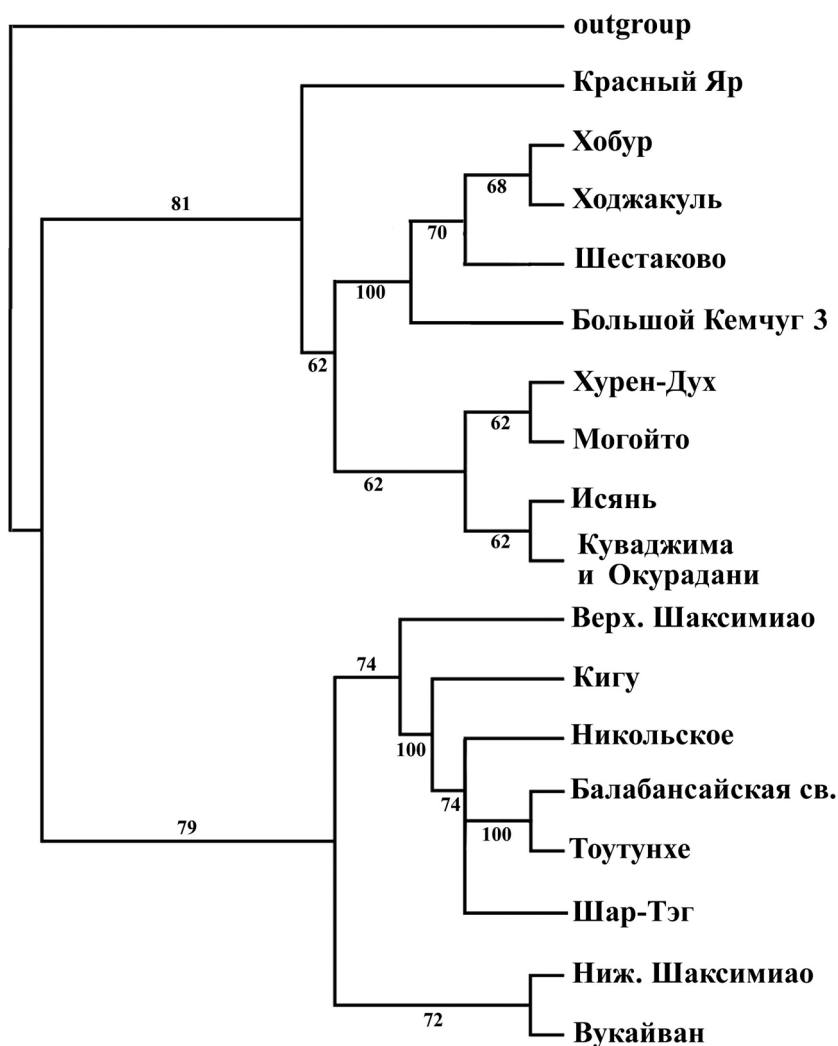


Рис. 2. Дендрограмма сходства комплексов тетрапод Азии, полученная с помощью парсимонического анализа.

цы определить пока невозможно. В первую очередь это связано с отсутствием достоверных датировок большинства юрских комплексов тетрапод Азии.

Местонахождение Шар-Тэг (Монголия) датировалось поздней юрой (Gubin, Sinitza, 1996). По комплексу тетрапод Шар-Тэг объединяется с юрскими местонахождениями, имеющими в составе комплексов черепах *Xinjiangchelyidae*, и, следовательно, относится к синьцзянхелидному биохрону. Сходство состава комплекса тетрапод Шар-Тэга с комплексами местонахождения Никольское, балабансайской свиты и формации Тоутунхе, которые датируются средней юрой, указывает на среднеюрский возраст данного местонахождения. Сходная датировка была получена при изучении харофитов из Шар-Тэга (Gubin, Sinitza, 1996).

Для раннего мела Азии по результатам палинологического анализа можно выделить две группы комплексов тетрапод. Первая группа объединяет комплексы формаций Куваджима и Окурадани (Япония), Исянь (Китай), местонахождений Могойто (Россия), Хурен-Дух (Монголия), вторая – комплексы местонахождений Большой Кемчуг 3, Шестаково (Россия), Хобур (Монголия) и Ходжакуль (Узбекистан).

Среди раннемеловых комплексов первой группы абсолютную датировку имеет комплекс средней и верхней частей формации Исянь. Абсолютный возраст базальтов, подстилающих среднюю часть формации Исянь –  $128.4 \pm 0.2$  млн. лет, а возраст эффузивных отложений, перекрывающих верхнюю часть формации –  $121.1 \pm 0.2$  млн. лет. Таким образом, средняя и верхняя части формации Исянь датируются барремом (Zhou et al., 2003).

Возраст формаций Куваджима и Окурадани, согласно абсолютной датировке вулканических отложений и на основании биостратиграфических корреляций – неом (берриас–готерив) (Isaji, 2000; Barrett et al., 2002; Kusuhashi et al., 2002; Hirayama et al., 2003). Важной особенностью комплексов формаций Куваджима и Окурадани является отсутствие примитивных рогатых динозавров *Psittacosaurus*, возможно, обусловленное сравнительно древним возрастом.

На сегодняшний день древнейшие находки *Psittacosaurus* были сделаны в готериве Китая (Zhou et al., 2003).

В одну группу с комплексом формации Исянь попадают сходные по составу комплексы местонахождений Могойто и Хурен-Дух. Местонахождение Могойто датируется поздним барремом – средним аптом, а Хурен-Дух – аптом (Каландадзе, Курзанов, 1974; Несов, Старков, 1992; Averianov, Skutschas, 2000). Данные датировки согласуются с нашими результатами и возраст первой группы раннемеловых комплексов, объединяющей комплексы формаций Куваджима и Окурадани, Исянь, местонахождений Могойто (Россия) и Хурен-Дух (Монголия), оценивается интервалом берриас – апт.

Среди раннемеловых комплексов второй группы комплекс местонахождения Ходжакуль датируется поздним альбом (Несов, 1997). Данная датировка была сделана, в первую очередь, на основании таксономического состава акул (Несов, 1997). Она объясняет отсутствие в комплексе примитивных рогатых динозавров *Psittacosaurus*. Самые поздние находки представителей этого рода приходятся на ранний альб (Jerzykiewicz, Russell, 1991; Lucas, Estep, 1998; Averianov, Skutschas, 2000; Averianov et al., 2006); скорее всего, в конце альба пситтакозавры полностью вымирают.

Сходство в составе комплексов Ходжакуля и Хобура (например, присутствие ящериц *Hodzhakulia*), а также наличие в них групп тетрапод, характерных для второй половины мела (*Hadrosauridae*, *Neoceratopsia*), указывает на сравнительно близкий возраст данных местонахождений (см. Несов, 1997; Алифанов, 2000). Местонахождение Хобур датируется аптом–альбом (Каландадзе, Курзанов, 1974; Jerzykiewicz, Russell, 1991; Wible et al., 1995), либо ранним альбом (Averianov, Skutschas, 2000). Наиболее вероятно, что возраст Хобура не выходит за границы альба.

Комплексы местонахождений Шестаково и Большой Кемчуг 3, имеющие сравнительно сходный состав, по результатам анализа объединяются с комплексами Ходжакуля и Хобура. Однако в комплексах Шестаково и Большой Кемчуг 3 отсутствуют гадрозав-



ры и неоцератопсии, что, вероятно, указывает на более древний возраст этих местонахождений. Наиболее приемлемая на сегодняшний день датировка данных комплексов – апт–альб.

Комплекс местонахождения Красный Яр по результатам парсимонического анализа остается за рамками обеих групп раннемеловых комплексов. Это можно объяснить, в первую очередь, слабой изученностью данного комплекса. Возраст костеносных осадочных пород хилокской свиты, выходящих в местонахождении Красный Яр, согласно абсолютной датировке вулканических пород той же свиты – апт (Гордиенко и др., 1999).

Присутствие в местонахождениях Могойто, Красный Яр, Большой Кемчуг и Шестаково примитивных рогатых динозавров *Psittacosaurus* sp. указывает на их принадлежность к так называемому «пситтакозавровому биохрону» Азии – интервалу (готерив–альб), характеризующемуся наличием динозавров этого рода в континентальных комплексах тетрапод (Jerzykiewicz, Russell, 1991; Lucas, Estep, 1998; Averianov, Skutschas, 2000; Averianov et al., 2006). Для местонахождений Могойто, Большой Кемчуг и Шестаково характерно также присутствие птеродактилоидных птерозавров *Ornithocheiridae*. Представители этого семейства появляются в валанжине–готериве на территории Азии, в барреме–апте они присутствуют в большинстве азиатских комплексов тетрапод, в альбе они имеют практически всесветное распространение (Аверьянов и др., 2003; Buffetaut et al., 2003, Аверьянов, 2004). Для некоторых раннемеловых комплексов Монголии и Китая также характерно присутствие примитивных птеродактилоидных птерозавров *Dsungaripteridae* (Bakhurina, Unwin, 1995; Lucas, Estep, 1998; Maisch et al., 2004; Andres, Norell, 2005).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для юры Азии нами выделен синьцзянхелидный биохрон, характерными представителями которого являются черепахи рода *Xinjiangchelys*, крокодилы *Goniopholididae*, темноспондильные лабиринтодонты, тероморфы *Tritylodontidae*, млекопитающие *Docodonta*. К этому биохрону относятся комплексы тетрапод местонахождений Никольское (Россия), Шар-Тэг (Монголия), балабансайской свиты (Киргизия), формаций Тоутунхе, Кигу и верхней части формации Шаксимиао (Китай). Данный биохрон приходится на верхнюю часть средней и, вероятно, нижнюю часть верхней юры.

Для раннего мела Азии установлено наличие двух разновозрастных групп комплексов тетрапод. Первая группа – берриас-аптские комплексы формаций Куваджима и Окурадани (Япония), Исянь (Китай), местонахождений Могойто (Россия), Хурен-Дух (Монголия), вторая – апт-альбские комплексы местонахождений Большой Кемчуг 3, Шестаково (Россия), Хобур (Монголия) и Ходжакуль (Узбекистан).

Наиболее приемлемыми датировками позднемеозойских местонахождений тетрапод Сибири являются: Никольское – средняя юра, бат; Могойто – ранний мел, поздний баррем – средний апт; Красный Яр – ранний мел, апт; Большой Кемчуг 3 и Шестаково – ранний мел, апт-альб.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Г.О. Черепанову (Санкт-Петербургский государственный университет) за разностороннюю помощь и поддержку при проведении исследования, а также А.О. Аверьянову (Зоологический институт РАН) за ценные замечания, рекомендации и консультации. Работа поддержана грантами РФФИ №№ 02-04-48458, 04-04-49113, 04-04-49637, 04-05-64805 и НШ-1808.2003.4.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О. Новые данные о меловых летающих ящерах (Pterosauria) России, Казахстана и Киргизии // Палеонтол. журн. 2004. № 4. С. 73–83.
- Аверьянов А.О., Лецинский С.В., Скучас П.П., Резвый А.С. Зубы птерозавров из нижнего мела России и Узбекистана // Совр. герпетол. 2003. Т. 2. С. 5–11.
- Алифанов В.Р. Макроцефалозавры и ранние этапы эволюции ящериц Центральной Азии // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2000. Т. 272. С. 1–126.
- Гордиенко И.В., Баянов В.Д., Климук В.С. и др. Состав и возраст (39Ar/40Ar) вулканогенных пород чикой-хилокской рифтогенной впадины в Забайкалье // Геол. и геофиз. 1999. Т. 40. № 4. С. 583–591.
- Каландадзе Н.Н., Курзанов С.М. Нижнемеловые местонахождения наземных позвоночных Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1974. Вып. 1. С. 288–296.
- Мащенко Е.Н., Лопатин А.В., Воронкевич А.В. Новое раннемеловое млекопитающее из Западной Сибири // Докл. АН. 2002. Т. 386. № 5. С. 715–717.
- Несов Л.А. Позднеюрский лабиринтодонт (Amphibia, Labyrinthodontia) среди других реликтовых групп позвоночных Северной Ферганы // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 82–90.
- Несов Л.А. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. СПб: СПбГУ, НИИ Земной коры. 1997. 218 с.
- Несов Л.А., Старков А.И. Меловые позвоночные из Гусиноозерной котловины Забайкалья и их значение для определения возраста и условий образования отложений // Геол. и геофиз. 1992. № 6. С. 10–18.
- Татаринов Л.П., Мащенко Е.Н. Находка аберрантного тритилодонта (Reptilia, Synodontia) в нижнем мелу Кемеровской области // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 85–92.
- Шишкин М.А. Лабиринтодонт из поздней юры Монголии // Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 81–95.
- Andres B., Norell M.A. The first record of a pterosaur from the Early Cretaceous strata of Öösh (Övörkhangaï; Mongolia) // Amer. Museum Novit. 2005. □ 3149. P. 1–6.
- Averianov A.O., Skutschas P.P. A eutherian mammal from the Early Cretaceous of Russia and biostratigraphy of the Asian Early Cretaceous vertebrate assemblages // Lethaia. 2000. V. 33. № 4. P. 330–340.
- Averianov A.O., Voronkevich A.V., Leshchinskiy S.V., Fayngertz A.V. A ceratopsian dinosaur Psittacosaurus sibiricus from the Early Cretaceous of West Siberia, Russia // J. Syst. Palaeontol. 2006 (in press).
- Bakhurina N.N., Unwin D.M. A survey of pterosaurs from the Jurassic and Cretaceous of the former Soviet Union and Mongolia // Histor. Biol. 1995. V. 10. № 1. P. 197–245.
- Barrett P.M., Hasegawa Y., Manabe M. et al. Sauropod dinosaurs from the Lower Cretaceous of eastern Asia: taxonomic and biogeographical implications // Palaeontology. 2002. V. 45. P. 1197–1217.
- Buffetaut E., Suteethorn V. Early Cretaceous dinosaurs from Thailand and their bearing on the early evolution and biogeographical history of some groups of Cretaceous dinosaurs // New Mexico Museum Natur. History and Sci. Bull. 1998. № 14. P. 205–210.
- Buffetaut E., Suteethorn V. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1999. V. 150. № 1–2. P. 13–23.
- Buffetaut E., Suteethorn V., Tong H. et al. A pterodactyloid tooth from the Sao Khua Formation (Early Cretaceous) of Thailand // Mahasarakham Univ. J. 2003. V. 22. Spec. Issue. P. 92–98.
- Dong Z. The Dashanpu dinosaur fauna of Zigong Sichuan. Short report V – labyrinthodont Amphibia // Vertebr. Palasiat. 1985. V. 23. № 4. P. 301–306.
- Evans S.E. At the feet of dinosaurs: the early history and radiation of lizards // Biol. Rev. 2003. V. 78. P. 513–551.
- Gao K.-Q., Shubin N.H. Earliest known crown-group salamanders // Nature. 2003. V. 422. P. 424–428.
- Gubin Y.M., Sinitza S.M. Shar Teg: a unique Mesozoic locality of Asia // Museum North. Arizona Bull. 1996. № 60. P. 311–318.
- Hirayama R., Brinkman D.B., Danilov I.G. Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles // Russ. J. Herpetol. 2000. V. 7. № 3. P. 181–198.
- Hirayama R., Manabe M., Isaji S. et al. Vertebrate fauna from the Early Cretaceous Kuwajima Formation of Shiramine Village, Ishikawa Prefecture, Central Japan // Mem. Fukui Prefect. Dinosaur Museum. 2003. V. 2. P. 15–16.
- Isaji S. Geological setting of the Kuwajima «Kaseki-Kabe», the Kuwajima Formation // Fossils of the Kuwajima «Kaseki-kabe» (fossil-bluff). Scientific report on a Neocomian (Early Cretaceous) fossil assemblage from the Kuwajima Formation, Tetori Group, Shiramine, Ishikawa, Japan / Ed. H. Matsuoka. Shiramine Village Board of Education, 2000. P. 14–16.
- Jerzykiewicz T., Russell D.A. Late Mesozoic stratigraphy and vertebrates of the Gobi Basin // Cret. Res. 1991. V. 12. P. 345–377.
- Ji S.-A., Ji Q., Padian K. Biostratigraphy of new pterosaurs from China // Nature. 1999. V. 398. P. 573–574.

- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X. et al.* The earliest known eutherian mammal // *Nature*. 2002. V. 416. P. 816–822.
- Kusuhashi N., Matsuoka H., Kamiya H., Setoguchi T.* Stratigraphy of the Late Mesozoic Tetori Group in the Hakusan Region, central Japan: an overview // *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. Mineral.* 2002. V. 59. № 1. P. 9–31.
- Lee Y.-N., You K.-M., Wood C.B.* A review of vertebrate faunas from the Gyeongsang Supergroup (Cretaceous) in South Korea // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2001. V. 165. P. 357–373.
- Lucas S.G., Estep J.W.* Vertebrate biostratigraphy and biochronology of the Cretaceous of China // *New Mexico Museum Natur. History and Sci. Bull.* 1998. № 14. P. 1–20.
- Luo Z.-X.* A refugium for relicts // *Nature*. 1999. V. 400. P. 24–25.
- Luo Z.-X., Ji Q., Wible J.R., Yuan C.-X.* An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution // *Science*. 2003. V. 302. P. 1934–1940.
- Maisch M.W., Matzke A.T., Sun G.* A new dsungaripteroid pterosaur from the Lower Cretaceous of the southern Junggar Basin, north-west China // *Cret. Res.* 2004. V. 25. P. 625–634.
- Maschenko E.N., Lopatin A.V., Voronkevich A.V.* A new genus of the tegotheriid docodonts (Docodonta, Tegotheriidae) from the Early Cretaceous of West Siberia // *Russ. J. Theriol.* 2003. V. 1. № 2. P. 75–81.
- Matsuoka H., Kasuhashi N., Takada T., Setoguchi T.* A clue to the Neocomian vertebrate fauna: initial results from the Kuwajima «Kaseki-Kabe» (Tetori Group) in Shiramine, Ishikawa, central Japan // *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Geol. Mineral.* 2002. V. 59. № 1. P. 33–45.
- Milner A.R.* Late Triassic and Jurassic amphibians: fossil record and phylogeny // *In the shadow of the dinosaurs – Early Mesozoic tetrapods* / Eds. N.C. Fraser, H.-D. Sues. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. P. 5–37.
- Nessov L.A.* Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia // *Acta Zool. Cracov.* 1988. V. 31. № 14. P. 475–486.
- Prum R.O.* Dinosaurs take to the air // *Nature*. 2003. V. 421. P. 323–324.
- Smith J.B., Harris J.D., Omar G.I. et al.* Biostratigraphy and avian origins in northeastern China // *New perspectives on the origin and early evolution of birds* / Eds. J.A. Gauthier, L.E. Gall. New Haven: Peabody Museum Natur. History, 2001. P. 549–589.
- Tang F., Luo Z.-X., Zhou Z. et al.* Biostratigraphy and palaeoenvironment of the dinosaur-bearing sediments in Lower Cretaceous of Mazongshan area, Gansu Province, China // *Cret. Res.* 2001. V. 22. № 1. P. 115–129.
- Warren A.* Secondary aquatic temnospondyls of the Upper Permian and Mesozoic // *Amphibian biology* / Eds. H. Heatwole, R.L. Carroll. Chipping Norton: Surrey Beatty and Sons, 2000. P. 1121–1149.
- Wible J.R., Rougier G.W., Novacek M.J. et al.* A mammalian petrosal from the Early Cretaceous of Mongolia: implications for the evolution of the ear region and mammalian interrelationships // *Amer. Museum Novit.* 1995. № 3149. P. 1–19.
- Xu X., Tang Z.-L., Wang X.-L.* A therizinosauroid dinosaur with integumentary structures from China // *Nature*. 1999a. V. 399. P. 350–354.
- Xu X., Wang X., Wu X.-C.* A dromaeosaurid dinosaur with a filamentous integument from the Yixian Formation of China // *Nature*. 1999b. V. 401. P. 262–266.
- Xu X., Zhou Z., Wang X. et al.* Four-winged dinosaurs from China // *Nature*. 2003. V. 421. P. 335–340.
- Zhou Z., Barrett P.M., Hilton J.* An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem // *Nature*. 2003. V. 421. P. 807–814.

## Biostratigraphy of the Late Mesozoic tetrapod assemblages of Siberia

### P.P. Skutschas

To elucidate the relative stratigraphic position of tetrapod assemblages from the five Late Mesozoic localities from Siberia [Middle Jurassic Nikol'skoe (=Berezovsk Quarry); Early Cretaceous Mogoito, Krasniy Yar, Bol'shoi Kemchug 3, and Shestakovo] we selected most taxonomically diverse Jurassic and Cretaceous tetrapod assemblages from other Asian regions, and used faunal parsimony analysis. As a result, a new (xinjianchelydian) biochron was established for the Jurassic of Asia. Xinjianchelydian biochron is characterized by the presence of turtles *Xinjiangchelys*, goniopholidid crocodiles, temnospondyl amphibians, tritylodontids and docodont mammals at the tetrapod assemblages. The Early Cretaceous assemblages divided into two groups. First group includes the Berriasian–Aptian assemblages of the Kuwadjima and Okuradani Formations (Japan), Yixian Formation (China), Mogoito locality (Russia), Khuren Dukh (Mongolia); second – the Aptian–Albian tetrapod assemblages of Bol'shoi Kemchug 3, Shestakovo localities (Russia), Khoboor (Mongolia) and Khodzhakul' (Uzbekistan).

Приложение 1

Матрица данных по таксонам и комплексам, использованная для проведения парсимонического анализа (0 – отсутствие таксона; 1 – присутствие таксона)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Хобур	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1
Шестаково	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0
Б. Кемчуг 3	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
Хурен-Дух	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Исянь	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1
Красный Яр	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Могойто	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
Куваджима+	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
+Окурадани																							
Ходжакуль	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Шар-Тэг	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Фергана	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Кигу	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
В. Шаксимао	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Н. Шаксимао	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Никольское	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Тоутунхе	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Вукайван	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

1 – Temnospondyla; 2 – Xinjiangchelyidae; 3 – Kirgizemys; 4 – Khurendukhosaurus; 5 – Choristodera; 6 – Paramacellodidae; 7 – Gekkota; 8 – Xenosauridae; 9 – Hodzhakulia; 10 – Goniopholididae; 11 – Ornithocheiridae; 12 – Psittacosaurus; 13 – Iguanodontidae; 14 – Hadrosauridae; 15 – Troodontidae; 16 – Therizinosauridae; 17 – Dromaeosauridae; 18 – Tritylodontidae; 19 – Docodonta; 20 – Symmetrodonta; 21 – Peramura; 22 – Multituberculata; 23 – Eutheria.

## Приложение 2

## Состав комплексов тетрапод позднего мезозоя Сибири

Никольское (= Березовский разрез), итатская свита, средняя юра (бат), Западная Сибирь, Россия

Amphibia:

cf. Karauridae indet.

Caudata indet.

Testudines:

Xinjiangchelys sp.

Squamata:

cf. Paramacellodidae indet.

Crocodylomorpha:

Goniopholididae indet. (cf. Sunosuchus sp.)

Pterosauria:

Pterodactyloidea indet.

Dinosauria:

Theropoda:

Tetanurae indet.

Sauropoda:

Titanosauriformes indet.

Ornithopoda:

Heterodontosauridae indet.

Stegosauria:

Stegosauria indet.

Theromorpha:

Tritylodontidae indet.

Mammalia:

Docodonta:

Itatodon tatarinovi

Dryolestoidea:

Dryolestidae indet.

Могойто, муртойская свита, ранний мел (поздний баррем – средний апт), Забайкалье, Россия

Testudines:

“Macrobaenidae”:

Kirgizemys dmitrievi

Squamata:

Paramacellodidae indet.

Choristodera:

Khurendukhosaurus bajkalensis

Pterosauria:

Ornithocheiridae indet.

Dinosauria:

Theropoda:

cf. Velocerautorinae indet.

Therizinosauridae indet.

Ornithomimidae indet.

Sauropoda:

Titanosauriformes indet.

cf. “Mongolosaurus” sp.

Ornithopoda:

Hypsilophodontidae indet.

Ceratopsia:

Psittacosaurus sp.

Aves:

Aves indet.

Mammalia:

Eutheria:

Murtoilestes abramovi

Красный Яр, хилокская свита, ранний мел (апт), Забайкалье, Россия

Amphibia:

Anura:

cf. Discoglossidae indet.

Testudines:

Kirgizemys sp.

“Macrobaenidae” indet.

cf. Chelonioidea indet.

Testudines indet.

Squamata:

Scincomorpha indet.

Dinosauria:

Theropoda:

Dromaeosauridae indet.

Sauropoda:

Titanosauriformes indet.

Ornithopoda:

Hypsilophodontidae indet.

Ceratopsia:

Psittacosaurus sp.



Шестаково, илекская свита, ранний мел (апт-альб), Западная Сибирь, Россия

Amphibia:

Caudata:

Kiyatriton leshchinskiyi

Testudines:

“Macrobaenidae” indet.

Squamata:

Gekkota gen. et sp. nov.

Paramacellodidae gen. et sp. nov.

Saurillodon sp. nov.

Xenosauridae gen. et sp. nov.

Crocodylomorpha:

Protosuchia:

Tagarosuchus kulemzini

Shartegosuchidae:

Kyasuchus saevi

Pterosauria:

Ornithocheiridae indet.

Dinosauria:

Theropoda:

Troodontidae indet.

Dromaeosauridae indet.

Sauropoda:

Titanosauriformes indet.

Ceratopsia:

Psittacosaurus sibiricus

Ornithopoda:

Hypsilophodontidae indet.

Stegosauria:

Stegosauria indet.

Aves:

Aves indet.

Theromorpha:

Tritylodontidae:

Xenocretosuchus sibiricus

Mammalia:

Docodonta:

Sibirotherium rossicus

“Triconodonta”:

Amphilestidae indet.

Gobiconodon borissiaki

Gobiconodon hoburensis

Gobiconodon sp. n.

Peramura:

Kiyatherium cardioidens

Symmetrodon:

Yermakia domitor

Большой Кемчуг 3, илекская свита, ранний мел (апт-альб), Западная Сибирь, Россия

Amphibia:

Caudata:

Kiyatriton leshchinskiyi

Testudines:

“Macrobaenidae” indet.

Squamata:

Paramacellodidae gen. et sp. nov.

Saurillodon sp. nov.

Xenosauridae gen. et sp. nov.

cf. Parviraptor sp.

Crocodylomorpha:

Protosuchia:

Tagarosuchus sp.

Shartegosuchidae:

Kyasuchus sp.

Pterosauria:

Ornithocheiridae indet.

cf. Ctenochasmatidae indet.

Dinosauria:

Theropoda:

Dromaeosauridae indet.

Sauropoda:

Titanosauriformes indet.

Ceratopsia:

Psittacosaurus sp.

Ornithopoda:

Hypsilophodontidae indet.

Stegosauria:

Stegosauria indet.

Theromorpha:

Tritylodontidae:

Xenocretosuchus sp.

Mammalia:

“Triconodonta”:

Kemchugia magna

Amphilestinae indet.

Gobiconodon sp. A

Gobiconodon sp. B