

ЗУБЫ ПТЕРОЗАВРОВ ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА РОССИИ И УЗБЕКИСТАНА

А.О. Аверьянов¹, С.В. Лещинский², П.П. Скучас¹, А.С. Резвый³

¹ Зоологический институт РАН
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

² Томский государственный университет
Россия, 634050, Томск, пр. Ленина, 36

³ Институт земной коры СПбГУ
Россия, 199178, Санкт-Петербург, 16 линия ВО 29

Летающие ящеры, или птерозавры (Pterosauria) – первая группа позвоночных, освоившая активный полет и господствовавшая в небе юрского и, по крайней мере, первой половины мелового периодов. Птерозавры освоили разнообразные биотопы и способы питания и достигли значительного разнообразия. Науке известно несколько десятков видов летающих ящеров. Вместе с тем геологическая летопись птерозавров крайне неравномерна и во многом не полна. Фактически, знания о птерозаврах основаны на материалах из очень немногих местонахождений, отложения которых, в основном, представлены прибрежными плотными тонкослоистыми осадками (литографские сланцы, «Lagerstätten»), где могут встречаться достаточно полные отпечатки скелетов летающих ящеров (Kellner, 1994; Buffetaut, 1995; Unwin, 1996). Более того, даже в этих немногих местонахождениях остатки птерозавров исключительно редки: их находят, в основном, при многолетней промышленной разработке различных видов каменного сырья (Solnhofen Limestone, Holzmaden Shales, Stonesfield Slate и др.) либо в результате целенаправленных многолетних поисков коммерческих коллекторов фоссилий (Cambridge Greensand, Santana Formation, Yixian Formation и др.) (Unwin, 1996). Редко удается получить сколь угодно значительный материал по птерозаврам в ходе экспедиций профессиональных палеонтологов, хотя такие местонахождения тоже известны (Каратау, Татал, Урхе, Джаракудук и др.). Другая важная особенность, определяющая крайнюю редкость ископаемых находок птерозавров, – их довольно низкий «потенциал сохранения» в ископаемом состоянии («preservation potential») (Unwin, 1996). Трупы птерозавров, с наполненными воздухом полостями в костях и большой кожной мембраной, образующей крылья, обладали плавучестью и часто съедались падальщиками или просто разлагались, не успев попасть в захоронение. Полые тонкостенные

кости птерозавров быстро разрушались в сколько-нибудь активной гидродинамической среде осадконакопления и могли попасть в геологическую летопись лишь в относительно спокойных водах, вроде позднеюрской зольнгофенской лагуны, отгороженной песчаными барами от моря.

Зубы птерозавров, состоящие, как и у большинства других тетрапод, из дентина и покрытые эмалеподобной тканью, являются наиболее твердой частью их скелета и, очевидно, обладают наибольшим «потенциалом сохранения» в геологической летописи. Поэтому они должны намного чаще встречаться в ископаемом состоянии. Действительно, целенаправленные поиски мелкоразмерных остатков позвоночных юры и раннего мела, предпринимаемые в последние десятилетия разными коллективами палеонтологов с использованием прогрессивных методик промывки большого объема породы на мелкоячеистых ситах, показали, что зубы птерозавров встречаются гораздо чаще, чем другие кости их скелета. Более того, в ряде местонахождений присутствие птерозавров было установлено в последние годы исключительно или в основном по их зубам (Evans, Miller, 1994; Metcalf, Walker, 1994; Benton, Spencer, 1995; Wiechmann, Gloy, 2000; Averianov et al., in press). Иногда по зубам удается получить более точное определение систематической принадлежности птерозавров, чем по фрагментарным костям их скелета. Очевидно, что информация, полученная на основе изучения зубов птерозавров из местонахождений, где сохранение других их костей маловероятно, существенно расширяет наши знания о былом географическом и стратиграфическом распространении этих животных. К сожалению, подобную дополнительную информацию можно получить только о птерозаврах триаса, юры, раннего и начала позднего мела, поскольку все известные более поздние позднемеловые птерозавры были беззубыми.

В данной работе описываются зубы птерозавров из трех нижнемеловых местонахождений: Могойто (Забайкалье), Шестаково-1 (Западная Сибирь) и Ходжакуль (Каракалпакия) и одного среднемелового (ранний сенман) – Шейхджейли (Каракалпакия). Материалы, описанные в данной работе, хранятся в палеогерпетологической коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге (ZIN PH) и в коллекции Палеонтологического музея Томского государственного университета в Томске (PM TSU) (рис. 1).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Pterosauria Kaup, 1834
Pterodactyloidea Plieninger, 1901
Ornithocheiridae Seeley, 1870
Ornithocheiridae indet.

ЗУБЫ ПТЕРОЗАВРОВ ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА

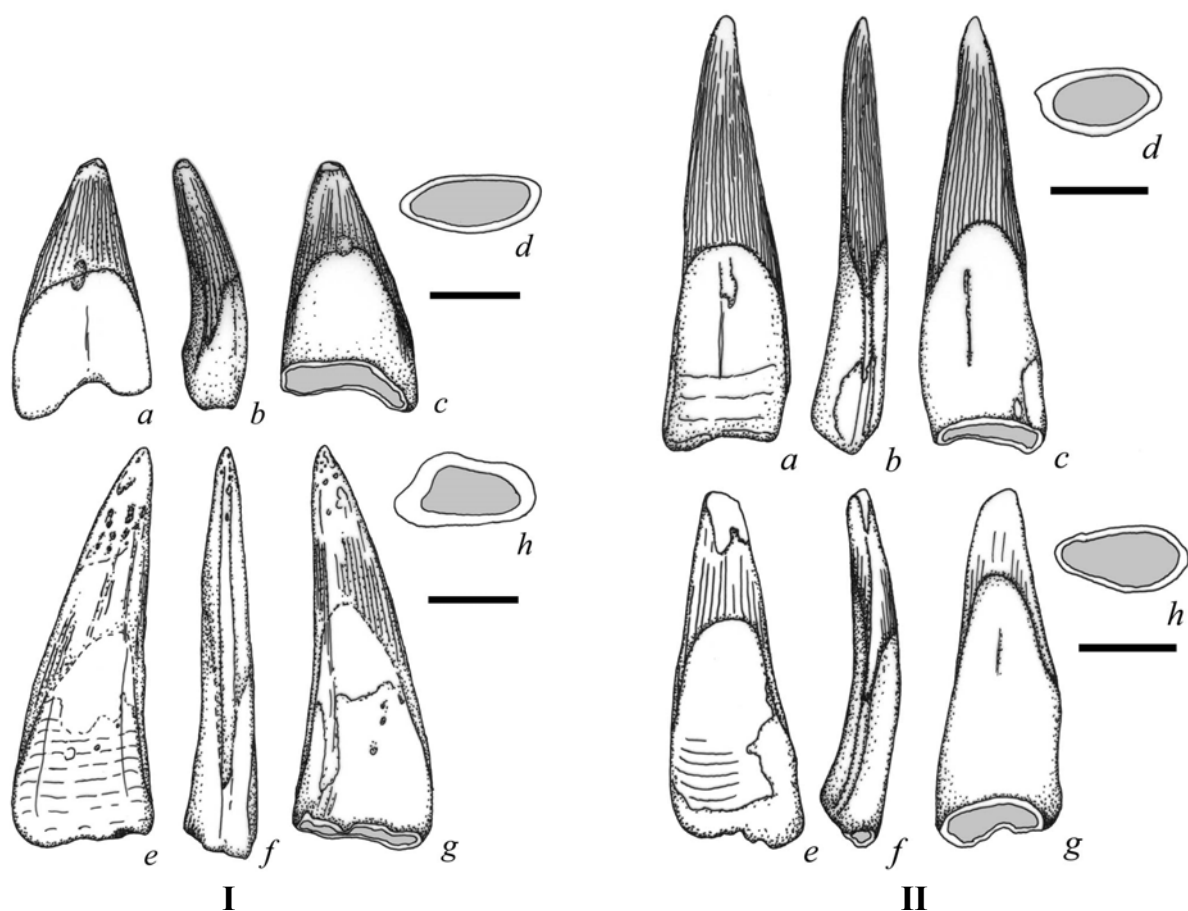


Рис. 1. Зубы птерозавров *Ornithocheiridae* indet. из местонахождений Могойто (I *a-d*, ZIN PH 1/41), Шестаково (I *e-h*, PM TSU 16/4-50), Ходжакуль (II *a-d*, ZIN PH 2/41) и Шейхджейли (II *e-h*, ZIN PH 8/41): *a, e* – вид с лабиальной стороны, *b, f* – спереди или сзади, *c, g* – с лингвальной стороны, *d, h* – основание коронки (масштаб: 3 мм)

Материал. ZIN PH 1/41 и 21/41, 2 зуба, Могойто, Бурятия, муртойская свита, верхний баррем – средний апт, 1999 и 2001 гг.; PM TSU 16/4-50, зуб, Шестаково-1, Кемеровская область, Россия, верхняя часть илекской свиты, апт-альб, 1999 г.; ZIN PH 2-7/41, 6 зубов, Ходжакуль (СХ-20), Каракалпакистан, Узбекистан, нижняя часть ходжакульской свиты, верхний альб, 1978 г.; ZIN PH 8-20/41, 13 зубов, Шейхджейли (СШД-8), верхняя часть ходжакульской свиты, нижний сенман, 1982 г.

Описание. Все зубы представляют собой коронки с отломанным корнем и довольно большой пульпарной полостью. Коронки более или менее симметричной формы, конусовидные и заметно уплощенные в лабиолингвальном направлении. Лингвальная (внутренняя) сторона вогнутая, а лабиальная (внешняя) сторона – выпуклая. На всех зубах эмалеподобная ткань занимает только часть коронки. Она распределена закономерным образом – вдоль переднего и заднего килей простирается довольно далеко,

почти до основания коронки, тогда как центральная часть коронки примерно наполовину свободна от эмали, занимающей здесь только апикальную часть, образуя своеобразный эмалевый колпачок. Высота этого эмалевого колпачка обычно меньше на вогнутой (лингвальной) стороне. Эмаль покрыта в разной степени выраженными правильными продольными трещинками, образующими подобие струйчатого рельефа. Вершина коронки иногда бывает стерта. Основание коронки овальной формы. Вариации внутри выборки касаются формы коронки: предположительно передние зубы (по положению в челюсти) имеют форму равнобедренного треугольника с коротким основанием, тогда как задние зубы приближаются по форме к равностороннему треугольнику. Задние зубы обычно заметно меньше передних и у них больше выражен изгиб коронки в лабио-лингвальном направлении. У передних зубов этот изгиб может почти отсутствовать, или коронка имеет слабый S-образный изгиб. Иногда наблюдается слабая асимметрия в распределении эмалеподобной ткани – ее полоска вдоль одного из килей (переднего?) может быть несколько длиннее и занимать большую площадь, чем противоположная полоска. В наибольшей степени эта асимметрия выражена у зуба из местонахождения Шестаково (см. рис. 1, e-h).

Сама коронка также асимметрична, ее вершина заметно отогнута назад в передне-задней плоскости. Данный зуб также отличается более трапециевидным в сечении основанием коронки и практически полным отсутствием изгиба коронки в лабио-лингвальной плоскости. Слабые продольные трещинки выражены только в основании эмалевого колпачка, вершина коронки покрыта неравномерным рельефом из неглубоких ямок.

Размеры (максимальная высота сохранившейся части коронки). ZIN PH 1/41 и 21/41 – 8.4 и 5.9 мм; PM TSU 16/4-50– 13.8 мм; ZIN PH 2-6/41 – 12.1-25.2 мм (экз. ZIN PH 7/41 с обломанной вершиной еще более крупный); ZIN PH 8-20 – 5.7-15.8 мм.

Сравнение. Описанное выше строение зубов с неравномерно распределенной эмалеподобной тканью среди тетрапод характерно для птерозавров, причем у рамфоринхоидов зубы более конические, без резко выраженного латерального уплощения, часто шиловидные, с существенно более выраженной асимметрией в расположении и размерах передней и задней эмалевых полосок (Wellnhofer, 1978). Зубы из раннего мела России и Узбекистана неотличимы от зубов крупных птеродактилоидей семейства Ornithocheiridae (Wellnhofer, 1985: рис. 7; Kellner, Tomida, 2000: рис.11, 12), имевших в альбе – сеномане практически всесветное распространение (рис. 2). Таксоны внутри семейства Ornithocheiridae не различаются по строению зубов, поэтому более точно определить систематическое положение описанных зубов не представляется возможным.

ЗУБЫ ПТЕРОЗАВРОВ ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА

Замечания. Ранее для местонахождений Могойто и Шестаково остатки птерозавров не отмечались (Несов, 1997; Аверьянов, Скучас, 2000; Лещинский и др., 2000). В Ходжакуле был найден фрагмент небольшой беззубой челюсти *Pterosauria* indet. (Несов, 1990, 1997). В Шейхджейли известны обломки трубчатых костей крупных птерозавров, определенных как cf. *Azhdarchidae* по сходству суставных поверхностей ребер с таковыми сенонских аждархид (Несов, 1990, 1997).

В Шейхджейли известны обломки трубчатых костей крупных птерозавров, определенных как cf. *Azhdarchidae* по сходству суставных поверхностей ребер с таковыми сенонских аждархид (Несов, 1990, 1997). Описанные зубы птерозавров из местонахождения Шейхджейли, большинство из которых довольно окатаны, могут быть в действительности переотложены из более древних (альбских) отложений ходжакульской свиты, размытых в ходе раннесеноманской регрессии моря. В шейхджейлинском ориктоценозе довольно часто встречаются переотложенные зубы альбских акул (Несов, 1997). Не исключено также, что в альбе-сеномане Каракалпакистана *Ornithocheiridae* сосуществовали одновременно с *Azhdarchidae*. Представители обеих групп были приурочены к морским побережьям и приморским низменностям и питались рыбой.

Зубы из Могойто и Каракалпакии очень сходны между собой и могут принадлежать близким формам; зуб из Шестаково, возможно, относится к отдельному таксону. Сравнительно крупные орнитохейриды, видимо, совершали значительные трансконтинентальные миграции, чем и определялось их практически всесветное распространение (см. рис. 2). Эти миграции были хорошо реконструированы в фильме «Прогулки с динозаврами», где героем повествования в действительности был птерозавр *Anhanguera* или *Coloborhynchus*, известный лишь по фрагментарным остаткам. Большинство известных находок *Ornithocheiridae* происходят из отложений сравнительно узкого временного интервала (альб-сеноман) (Kellner, Tomida, 2000), что делает эту группу потенциально важной для биоистратиграфии. В частности, нахождение представителя этой группы в Шестаково говорит в пользу датировки этого местонахождения второй половиной мела, а не началом этого периода, как иногда предполагается (Алифанов и др., 1999).

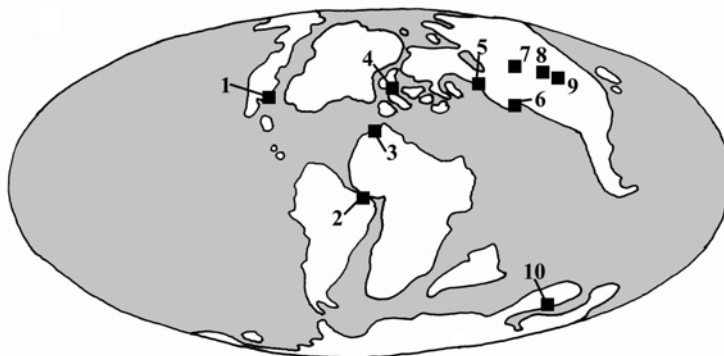


Рис. 2. Географическое распространение птерозавров семейства *Ornithocheiridae*, показанное на палеогеографической карте альба (по Kellner, Tomida, 2000 и др.). Местонахождения: 1 – Paw Paw Formation, 2 – Santana Formation, 3 – Ksares Souk, 4 – Cambridge Greensand, 5 – Саратов, 6 – Ходжакуль и Шейхджейли, 7 – Шестаково, 8 – Могойто, 9 – Khuren Dukh, 10 – Toolebuc Formation

Благодарности. Полевые работы в Могойто финансировались из грантов РФФИ 98-04-63044, 00-15-99355 и 01-04-49548, в Шестаково – за счет средств программы МПР России «Биостратиграфия фанерозоя Западной Сибири» (раздел «Стратиграфия континентальных меловых и четвертичных отложений»), выполняемый Сибирским палеонтологическим научным центром ТГУ).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Аверьянов А. О., Скучас П. П. Комплекс позвоночных раннего мела Забайкалья (местонахождение Могойто) // Мат. рег. конф. геологов Сибири, Дальнего Востока и Северо-Востока России. Томск, 2000. Т. II. С. 357-358.

Алифанов В. Р., Ефимов М. Б., Новиков И. В., Моралес М. Новый пситтакозавровый комплекс тетрапод из нижнемелового местонахождения Шестаково (Южная Сибирь). // Докл. РАН. 1999. Т. 369, № 4. С.491-493.

Лещинский С. В., Файнгерц А. В., Воронкевич А. В., Мащенко Е. Н., Аверьянов А. О. Предварительные результаты изучения местонахождений Шестаковского комплекса раннемеловых позвоночных // Мат. рег. конф. геологов Сибири, Дальнего Востока и Северо-Востока России. Томск, 2000. Т. II. С. 363-366.

Несов Л. А. Летящие ящеры юры и мела СССР и значение их остатков для реконструкции палеогеографической обстановки // Вестник Ленингр. ун-та. 1990. Сер. 7. Вып. 4. № 28. С. 3-10.

Несов Л. А. Неморские позвоночные мела Северной Евразии. Санкт-Петербург, 1997. 218 с.

Averianov A. O., Martin T., Bakirov A. Pterosaur and dinosaur remains from the Middle Jurassic Balabansai Svita in northern Fergana Depression, Kirghisia // Palaeontology Formation. (in press).

Benton M. J., Spencer P. S. Fossil reptiles of Great Britain. London, 1995. 386 p.

Buffetaut E. The importance of «Lagerstätten» for our understanding of the evolutionary history of certain groups of organisms: the case of pterosaurs // II International Symposium on lithographic limestones, Lleida-Cuenca. Extended Abstracts. Ediciones de la Universidad de Madrid, 1995. P. 49-52.

Evans S. E., Milner A. R. Middle Jurassic micro-vertebrate assemblages from the British Isles // Fraser N.C., Sues, H.-D. (eds.) In the Shadow of the Dinosaurs – Mesozoic Small Tetrapods. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. P. 303-321.

Kellner A.W.A. Remarks on pterosaur taphonomy and paleoecology // Acta Geol. Leopold. 1994. V. 39, № 1. P. 175-189.

Kellner A.W.A., Tomida Y. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil // Nat. Sci. Mus. Monogr. 2000. № 17. P. 1-135.

Metcalf S. J., Walker R. J. A new Bathonian microvertebrate locality in the English Midlands // Fraser N.C., Sues, H.-D. (eds.) In the Shadow of the Dinosaurs – Mesozoic Small Tetrapods. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994. P. 322-331.

Unwin D. M. The fossil record of Middle Jurassic pterosaurs // Morales M. (ed.). The Continental Jurassic. Mus. North. Arizona Bull. 1996. Vol. 60. P. 291-304.

ЗУБЫ ПТЕРОЗАВРОВ ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА

Wellnhofer P. Pterosauria // Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 19. Stuttgart, 1978. 82 s.

Wellnhofer P. Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada Do Araripe, Brasilien // Paläontogr. Abt A. 1985. Bd. 187, Lfg. 4-6. S. 105-182.

Wiechmann M. F., Gloy U. Pterosaurs and urvogels from the Guimarota mine // Martin T., Krebs B. (eds.). Guimarota – a Jurassic Ecosystem. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2000. P. 83-86.

PTEROSAUR TEETH FROM THE LOWER CRETACEOUS OF RUSSIA AND UZBEKISTAN

A.O. Averianov¹, S.V. Leshchinskiy², P.P. Skutschas¹, A.S. Rezvyi³

¹ *Zoological Institute RAS*

Russia, 199034, Saint-Petersburg, Universitetskaya nab. 1

² *Department of Palaeontology and Historical Geology, Tomsk State University*

Russia, 634050, Tomsk, pr.Lenina, 36

³ *Department of Palaeontology, Saint-Petersburg State University*

Russia, 199178, Saint-Petersburg, 16 линия ВО 29

Isolated pterosaur teeth from the Lower Cretaceous localities Mogoito, Shestakovo (Russia), Khodzhakul, and Sheikhdzheili (Uzbekistan) are described. They are characterised by triangular-shaped crown flattened labio-lingually and usually bent inwards, and by the enamel restricted to the tooth apex and asymmetrically distributed. By this peculiar morphology the teeth described could be referred to the pterodactyloid family Ornithocheiridae, world-wide distributed in the Albian-Cenomanian.