

На правах рукописи

ТАРАСЕНКО
Константин Константинович

**КИТООБРАЗНЫЕ СРЕДНЕГО – ПОЗДНЕГО МИОЦЕНА
СЕВЕРНОГО КАВКАЗА И ПРЕДКАВКАЗЬЯ**

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2013

Работа выполнена в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка
Российской академии наук

Научный руководитель: член-корреспондент РАН, доктор биологических наук
Лопатин Алексей Владимирович (ПИН РАН)

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Ивахненко Михаил Феодосьевич (ПИН РАН)
кандидат геолого-минералогических наук
Тесаков Алексей Сергеевич (ГИН РАН)

Ведущая организация: Зоологический институт РАН

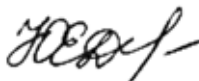
Защита состоится 18 апреля 2013 г. в 15:00 на заседании
диссертационного совета Д 002.212.01 при Палеонтологическом институте
им. А.А. Борисяка РАН по адресу: Москва, Профсоюзная ул., 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33)

Отзывы на автореферат высылать в двух экземплярах по адресу:
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Профсоюзная ул., 123, 117997, Москва, Россия
Ученому секретарю диссертационного совета.
Факс (495) 339 1266

Автореферат разослан марта 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат геолого-минералогических наук



Ю.Е. Демиденко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. В последние годы значительное внимание исследователей ископаемых китообразных привлекает группа цетотериевых усатых китов (Cetotheriidae), центральная для понимания эволюции Mysticeti (Bouetel, 2005; Marx, 2011). В результате ряда работ, основанных на западноевропейских, североамериканских, южноамериканских и восточноазиатских материалах (Bouetel, Muizon, 2006; Steeman, 2007, 2010; Otsuka, Ota, 2008; Whitmore, Barnes, 2008; Kimura, Hasegawa, 2010; и др.), удалось резко сузить и четко очертить границы данной группы – надсемейства Cetotherioidea (включает Cetotheriidae s. str. и современных гладких китов Eschrichtiidae, см. Steeman, 2007; Hampe, Bascio, 2010). Многие роды неогеновых усатых китов, ранее рассматривавшиеся в пределах Cetotheriidae, теперь отнесены к другим семействам (Pelocetidae, Aglaocetidae, Diolocetidae) в пределах надсемейства Balaenopteroidea (Steeman, 2007). Семейство Cetotheriidae s. str. разделено на подсемейства Cetotheriinae и Herpetocetinae (см. Steeman, 2007, 2010; Whitmore, Barnes, 2008).

Недостаточная изученность представителей семейства Cetotheriidae, в частности, из миоцена Восточного Паратетиса, связана с относительной редкостью и фрагментарностью находок. Систематика цетотериевых усатых китов, их филогенетические связи нуждаются в уточнении. В последние десятилетия был собран обширный новый материал, в том числе из миоцена Северного Кавказа и Предкавказья, который позволяет уточнить филогению цетотериевых усатых китов и их стратиграфическое значение для данной территории.

Как показывают многочисленные находки, в неогене цетотериевые киты были широко распространены в бассейне Паратетиса (обзор см. Мчедлидзе, 1987). В настоящее время накоплен значительный материал, позволяющий провести ревизию и дополнительное изучение неогеновых китообразных этого обширного региона.

Эта работа посвящена исследованию таксономического состава миоценовых усатых китов территории Северного Кавказа и Предкавказья. Описание новых и ревизируемых форм в разделе «Систематическая часть» предваряется характеристикой рода *Cetotherium* и обсуждением находок, описанных ранее в составе этого рода из исследуемого региона.

Приуроченность отдельных таксонов к определенным экологическим условиям и изменение морфологических и анатомических особенностей скелета под воздействием изменения среды делают представителей китообразных Восточного Паратетиса хорошими индикаторами условий бассейнов осадконакопления.

Накопленный за последние 30 лет обширный черепной и посткраниальный материал по данной группе позвоночных не был описан. Изучение и интерпретация нового материала и сопоставление его со старыми сборами помогут в уточнении систематики и филогенетических связей миоценовых китообразных Восточного Паратетиса. Приведенные в работе результаты ревизии материала основополагающих коллекций И.Ф. Брандта, П.И. Спасского и др. заставляют по новому взглянуть на систематику ископаемых усатых китов Восточного Паратетиса. Данные по их морфологии и анатомии интересны с палеобиологической точки зрения и применимы для реконструкции палеоэкологических условий бассейна Восточного Паратетиса.

Уточнение стратиграфического распределения и фациальной приуроченности остатков ископаемых усатых китов из миоцена Северного Кавказа и Предкавказья необходимо для целей биостратиграфии.

В итоге получены существенно новые данные о составе, филогенетических связях, эволюции китообразных Восточного Паратетиса, а также уточнения соответствующих стратиграфических, палеогеографических и палеоэкологических построений. Выделено три новых рода и четыре новых вида, относящихся к двум подсемействам цетотерид. Упоминание представителей подсемейства герпетоцетин приведено для данной территории впервые и характеризует сложную ситуацию, сложившуюся более чем за 50 лет, с интерпретацией рода *Cetotherium*, который использовался как таксономическая «мусорная корзина», и за многие годы в этот род были включены представители разных родов и подсемейств усатых китов.

В работе приведено описание костных остатков китообразных из 17 местонахождений среднего – верхнего миоцена Северо-Западного и Центрального Кавказа, а также Западного Предкавказья, Приазовья, Причерноморья и Крыма.

Цель диссертационной работы заключается в изучении представителей китообразных, обитавших в средне-позднемиоценовое время в Восточном Паратетисе, с выявлением филогении отдельных таксонов, интерпретацией палеогеографических обстановок и определением значения для биостратиграфии неогена.

В соответствии с поставленной целью решались следующие основные задачи:

1. Выявление основных диагностических признаков черепа цетотериид.
2. Морфологическое описание ископаемых остатков и ревизия таксономического состава китообразных из местонахождений среднего – верхнего миоцена Северного Кавказа и Предкавказья.
3. Определение филогенетических связей цетотериид Северного Кавказа и Предкавказья.
4. Выявление основных направлений развития телескопичности черепа и шейного отдела позвоночника у Cetotheriidae.
5. Выяснение стратиграфического распределения и палеогеографических характеристик таксонов китообразных Северного Кавказа и Предкавказья.

Научная новизна. Автором впервые выполнено обобщение имеющихся материалов, позволившее уточнить данные по систематике китообразных, выявить основные этапы и закономерности становления родов усатых китов, составить схемы стратиграфической приуроченности китообразных к стратотипическим разрезам среднего – верхнего миоцена Юга России. Выявлены основные диагностические признаки черепа цетотериид: строение заднебоковой стенки черепа, верхнезатылочной кости, костей внутреннего и среднего уха и их систематическое значение. Описаны новые формы китообразных из Северо-Западного Предкавказья (Республика Адыгея) и Чечни. Выявлены основные этапы и пути формирования позднемиоценовых китов Восточного Паратетиса. Показаны закономерности в адаптациях черепа и осевого скелета усатых китов к движению в водной среде; выделены основные типы телескопичности черепа, выявлен характер их формирования в связи со стратегиями питания.

Фактический материал. Работа основана на материалах, собранных автором во время работы в Западном Предкавказье, в районе Приазовья в 2009–2011 гг., а также на обширном материале ревизуемых коллекций Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, Национального музея Республики Адыгея, Горного музея Санкт-Петербургского государственного горного института, Ставропольского государственного историко-культурного и природно-ландшафтного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Праве. В процессе работ, проводимых совместно с коллегами из Геологического института РАН, Института аридных зон Южного научного центра РАН, Геолого-минералогического музея при Адыгейском государственном университете и Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, детально изучены многие местонахождения морских млекопитающих по берегам Азовского моря, рр. Белая, Курджипс, Лаба, Пшеха, обнажения карьеров. Проведена привязка материала по морским млекопитающим к опорным разрезам, а также уточнены некоторые описания разрезов. Материал включает 7 неполных скелетов, 8 черепов и их фрагментов, 4500 элементов посткраниального скелета 10 видов китообразных, в том числе *Cetotherium priscum* Eichwald, 1840, *C. rathkei* Brandt, 1843, *C. mayeri* Brandt, 1871, *Cetotherium* sp., *Kurdalagonus mchedlidzei* Tarasenko et Lopatin, 2012, *K. adygeicus* Tarasenko et Lopatin, 2012, *K. maicopicum* (Spasskii, 1951), *Vampalus sayasanicus* Tarasenko et Lopatin, 2012, *V. helmersenii* (Brandt, 1871), *Zygiocetus nartorum* Tarasenko gen. et sp. nov. Для биостратиграфических целей использовался также материал по дельфинам и ластоногим.

Практическая значимость. Результаты работы имеют существенное значение для понимания эволюции и морфологического разнообразия китообразных. Полученные данные по распространению цетотериид могут быть использованы при биостратиграфическом расчленении и корреляции отложений среднего – верхнего миоцена, а также для палеогеографических реконструкций и составления палеогеографических карт (бассейна Вос-

точного Паратетиса и его обрамления). Кроме того, результаты проведенного исследования могут быть использованы при подготовке курсов лекций по палеонтологии позвоночных.

Защищаемые положения:

1. Выявлены основные диагностические признаки черепа Cetotheriidae: строение заднебоковой стенки черепа, верхнезатылочной кости, костей внутреннего и среднего уха; обосновано их систематическое значение.

2. Описаны три новых рода, отнесенные к двум подсемействам Cetotheriidae. Ревизиован род Cetotherium. Выделены: род *Kurdalagonus* с тремя видами: *K. mchedlidzei* Tarasenko et Lopatin, 2012 (средний сармат, местонахождение Нагиеж-Уашх), *K. adygeicus* Tarasenko et Lopatin, 2012 (верхний сармат, местонахождение ГЭС) и *K. maicopicus* (Spasskii, 1951) (= *Cetotherium maicopicum* Spasskii, 1951; средний сармат, блиновская свита); монотипичный род *Zygiocetus* Tarasenko gen. nov. с видом: *Zygiocetus nartorum* Tarasenko gen. et sp. nov.; род *Vampalus* с двумя видами: *V. sayanicus* Tarasenko et Lopatin, *V. helmerseni* (Brandt, 1871) (= *Cetotherium helmerseni* Brandt, 1871).

3. Установлено, что *Zygiocetus*, *Kurdalagonus* и *Cetotherium* происходят от общего предка, предположительно проникшего в Восточный Паратетис в раннем – среднем сармате. *Zygiocetus* очень сходен с типичными цетотериинами и с представителями родов *Kurdalagonus* и *Cetotherium* общим планом строения каменной кости и ее отростков. Представители рода *Vampalus* обнаруживают ряд сходств в строении барабанной кости среднего уха и каменной кости с типичными герпетоцетинами, такими как *Herpetocetus* и *Nannocetus*. *Vampalus* мог произойти от формы, существовавшей в Восточном Паратетисе в раннем миоцене.

4. Показаны закономерности в развитии адаптаций черепа и осевого скелета усатых китов к движению в водной среде. На основании изучения черепного материала выделены три типа телескопичности черепа: 1) цетотериидный, 2) баленоптеридный, 3) комбинированный. Два из этих типов – цетотериидный и комбинированный – характерны для усатых китов среднего – позднего миоцена Восточного Паратетиса.

5. Выявлены особенности стратиграфического распределения таксонов китообразных и их палеогеографические характеристики. Распространение рода *Kurdalagonus* ограничено интервалом от верхней части среднего сармата до верхнего сармата (блиновская свита): *K. mchedlidzei* и *K. maicopicus* – средний сармат, *K. adygeicus* – верхний сармат; род *Zygiocetus* – средний сармат (верхняя часть краснооктябрьской свиты). Проникновение общего предка *Zygiocetus*, *Kurdalagonus* и *Cetotherium* в Восточный Паратетис в раннем – среднем сармате могло быть приурочено к интервалу эпизодических связей бассейна со Средиземным морем.

Публикации и апробация работы. Основные положения диссертационной работы опубликованы автором в 5 статьях и 16 тезисах докладов, 1 статья в печати. Результаты и основные положения диссертационной работы доложены на IV–IX научных школах молодых ученых-палеонтологов (Москва, ПИН РАН, 2008–2012), на VI Международной научной конференции «Вулканизм, биосфера и экологические проблемы» (Туапсе, 2011), на LVI–LVIII сессиях Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2010–2012), на Международном совещании (IX Съезд Териологического общества) «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, МГУ, 2011), на годичном собрании секции палеонтологии МОИП и Московского отделения ВПО (Москва, ПИН РАН, 2012).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения и списка литературы, изложенных на 191 странице, включая 25 рисунков и 25 таблиц в тексте, а также 19 фототаблиц. Библиографический список включает 126 источников, в том числе на иностранных языках – 74.

Представленная работа выполнена в лаборатории млекопитающих Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН.

Благодарности. Автор выражает особую благодарность своему научному руководителю члену-корреспонденту РАН А.В. Лопатину за помощь в написании данной работы, ценные замечания и руководство исследованием.

Автор помнит и высоко ценит наставления своих учителей И.Г. Волкодава и Э.А. Шебзуховой (Адыгейский государственный университет), В.В. Титова (Институт аридных зон Южного научного центра РАН), которые на протяжении долгого времени, начиная еще с университетских лет автора, давали очень ценные советы в научной работе.

Автор выражает благодарность за предоставленный материал сотрудникам Национального музея Республики Адыгея, Геолого-минералогического музея Адыгейского государственного университета, Ставропольского государственного музея-заповедника им. Г.Н. Прозрителева и Г.К. Пправе, особенно А.К. Швыревой, Белореченского краеведческого музея, а также О.А. Мироненко за предоставление материалов по китообразным из ЦНИГР музея им. Н.Г. Чернышевского. Автор благодарен М.Э. Штееман (Биологический институт Копенгагенского университета) за ценные советы и помощь в предоставлении сравнительных материалов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Настоящая работа посвящена одной из наиболее разнообразных и многочисленных групп усатых китов среднего – позднего миоцена Восточного Паратетиса – цетотериидам. Количество находок остатков этих животных, появившихся в раннем миоцене, и расселившихся по всему Паратетису, проникнув в Атлантику и, в плиоцене, в Тихий океан, исчисляется тысячами экземпляров. На территории Северного Кавказа и Предкавказья известно более десятка местонахождений средне-позднемиоценового возраста. К сожалению, огромный накопленный материал был изучен и описан лишь частично. Надсемейство цетотериид включает в себя два подсемейства: цетотериины и герпетоцетин. Представители первого подсемейства были известны с конца XIX в. (Брандт, 1871), представители второго подсемейства для данной территории ранее не упоминались и рассматриваются здесь впервые; однако, герпетоцетинны обнаружены автором в ранних сборах конца XIX в. коллекций Горного музея Санкт-Петербурга.

Глава 1

История изучения ископаемых усатых китов, стратиграфическая изученность миоцена Северного Кавказа и Предкавказья

1.1. История изучения усатых китов среднего – позднего миоцена Восточного Паратетиса

Изучение китообразных в целом, и цетотериид, в частности, затруднено спецификой сохранности ископаемого материала, на основе которого изучаются морфологические признаки, его неравнозначностью (наиболее пригодны для целей систематики черепа, но часто материал представлен фрагментами черепа или посткраниального скелета).

Богатый материал по цетотериидам был собран с территории бывшего СССР – из различных областей распространения бассейна Паратетиса. Первые сведения о цетотериидах представлены в работе Г.А. Ратке (Rathke, 1835). Из зарматских известняков Таманского побережья им были изучены неполный череп и позвонки беззубого кита. В 1843 г. И.Ф. Брандт, дополнив материал Ратке несколькими позвонками и фрагментами ребер из окрестностей Анапы, выделил новый род усатых китов *Cetotherium*. Важное значение имели работы Брандта (1871), Р. Лайдеккера (Lydekker, 1893), А.Н. Рябинина (1934), П.И. Спасского (1951), Г.А. Мчедлидзе (1970).

За период с конца 1970-х по 2010-е гг. накоплены существенные материалы по ископаемым усатым китам в краеведческих музеях различных городов Северного Кавказа, преимущественно в Майкопе, Ставрополе и в Краснодарском крае. В главе приводится обзор современной литературы по систематике *Cetoththerioidea*.

1.2. Стратиграфическая изученность

В истории геологического изучения Кавказа и других регионов страны обычно выделяют дореволюционный (до 1917 г.), довоенный (до 1941 г.), военный и послевоенный периоды, соответствующие традиционной периодизации советско-российской истории.

Планомерные исследования территории Западного Предкавказья начались в первые годы XX в. и были связаны с поисками нефти, газа и нерудных полезных ископаемых.

Одни из самых первых сведений о неогеновых отложениях, развитых по долине р. Белой, были приведены в работе С.И. Чарноцкого (1910). В последующем в 1923–1940 гг. неогеновые отложения данного района отложения изучались Н.А. Григоровичем-Березовским, В.Н. Гусаровым, С.Т. Коротковым и др. Итогом всех геологических исследований этого периода явилась геологическая карта масштаба 1:200000, составленная для северной части листа L-37-XXXV И.Г. Федотовым в 1948 г.

В 1947 г. увидел свет уникальный труд кавказских геологов – том IX «Геологии СССР», в котором обобщены результаты почти вековых исследований Северного Кавказа (ред. В.П. Ренгартен). В 1999 г. вышел комплект из 13 карт масштаба 1:1000000 Северного Кавказа, включающий карты геологического, тектонического, металлогенического, геофизического, гидрогеологического и геоэкологического содержания (ред. Г.И. Баранов). Фрагмент геологической карты, охватывающий Адыгею и прилегающие районы, уточненный по новым данным И.Г. Волкова, прилагается к настоящей работе.

В 1999–2001 гг. проводились работы по подготовке ко второму изданию Государственной геологической карты Российской Федерации масштаба 1:200 000 листа L-37-XXXIV (Туапсе), на которой откартированы и описаны неогеновые отложения по р. Белой на участке между г. Майкопом и ст. Ханской (Корсаков и др., 2002). В 2002 г. бюро МСК России была утверждена в качестве унифицированной «Региональная стратиграфическая схема неогена юга Европейской части России».

Глава 2 **Материал и методика исследования**

2.1. Материал

Использованный в работе материал по Cetotheriidae собирался автором во время работ в Западном Предкавказье, в районе Приазовья в 2009–2011 гг., а также представлен ревизуемыми коллекциями: НМРА №№ 10476/1 и 10623/3; ПИН №№ 1840, 392, 5341, 5436; ГМСПГИ №№ 5-114-а, 5-114-б, 36-12, 36-10, 36-11, 36-5; 36-6, 36-7; 3724, 78/114; USNM № 8518 (телескопичность черепа баленоптирид была рассмотрена на образцах USNM № 11976; USNM № 10668).

Всего охарактеризованы 10 видов, представленные более 4.5 тыс. остатков, в том числе 7 неполных скелетов и 8 черепов или их фрагментов.

2.2. Методика исследования

На первом этапе исследований собраны и проанализированы многочисленные фондовые и опубликованные работы, которые позволили выявить основные проблемы систематики и эволюции ископаемых усатых китов миоцена Восточного Паратетиса, а также проблемы стратиграфии отложений среднего – верхнего миоцена. Проведен анализ данных по геологии и стратиграфии разрезов местонахождений, из которых происходят многочисленные находки усатых китов: обширного палеонтологического материала по усатым китам из авторских сборов, а также коллекций музеев Москвы, Санкт-Петербурга и многих регионов Предкавказья.

Автор придерживается анатомической терминологии Г.Э. Эванса (Evans, 2007) и Р.Э. Фордьюса (Fordyce, 1994, 2002). Также были использованы некоторые анатомические обозначения из ряда других работ (Shulte, 1916; Bouetel, Mouizon, 2006).

Автор принимает характеристику семейства Cetotheriidae и надсемейства Cetotherioidea по М. Штеман (Steeman, 2009). Диагнозы основаны на особенностях строения каменистой кости внутреннего уха. По Штеман надсемейства Cetotherioidea и Balaenopteroidea различаются строением каменистой кости внутреннего уха. У Cetotherioidea отверстие внутреннего слухового прохода, лицевого нерва и перилимфатическое отверстие расположены примерно на одной линии, немного вентрально. У Balaenopteroidea вышеперечисленные структуры не лежат на одной линии.

Основными критериями определения видовой и родовой принадлежности, применяемыми автором в работе, являются особенности строения костей внутреннего и среднего уха, морфология боковой стенки черепа, строение верхнезатылочной кости. Диагноз подсемейств герпетоцетин и цетотерин принимается по Л. Уитмору и Ф. Барнсу (Witmore, Barns, 2006). Характер постеролатеральной проекции заднего отростка каменной кости на заднебоковую стенку черепа был подробно рассмотрен в работе Уитмора и Барнса как один из важных критериев различий китов из подсемейств герпетоцетин и цетотерин. В этой работе особое внимание уделялось строению постеролатерального отростка каменной кости внутреннего уха и его роли в формировании заднебоковой стенки черепа. Согласно авторам, у цетотерин проекция вышеупомянутого отростка на боковую стенку черепа незначительна и не образует плоской поверхности, в то время как у герпетоцетин, напротив, занимает значительную часть заднебоковой стенки черепа и образует ровную плоскость. Данные признаки рассматриваются как диагностические для указанных подсемейств.

Фотографии образцов сделаны с использованием 35 мм камеры, на черном фоне, который в последующем был удален в цифровом виде.

2.3. Некоторые особенности морфологии черепа цетотерин

За основу морфологического описания черепа типичных цетотерин Северо-Западно-го Кавказа и Предкавказья взят прекрасно сохранившийся череп *Kurdalagonus mchedlidzei* (экз. НМРА, № 10467/1), герпетоцетин – череп *Vampalus sayasanicus* (экз. ПИН, № 5341/1). В ходе исследования черепной морфологии отмечены особенности, отличающие представителей цетотерин на видовом и родовом уровне, а также отличающие цетотерин от герпетоцетин.

Можно выделить два типа черепов *Cetotheriidae*: (1) череп с выровненной заднебоковой стенкой и с заузенным межвисочным расстоянием, характерный для герпетоцетин, и (2) череп с более скошенной и неровной заднебоковой стенкой и широким межвисочным расстоянием, характерный для цетотерин.

В свою очередь по морфологии черепа представителей подсемейства герпетоцетин можно разделить на две группы: первые – типичные герпетоцетины – отличаются более передним положением засочленовного отростка, а также менее широкой черепной коробкой с вытянутой лицевой частью. Для второй группы (роды *Vampalus*, *Otradnocetus*, *Metorocetus*), характерно более латеральное положение засочленовного отростка, более выраженный зигомо-засочленовный угол, а также более короткий череп.

Глава 3

Обзор стратиграфии неогена Северного Кавказа и Предкавказья

Неоген в пределах исследуемой территории представлен средним и верхним подотделами миоцена. Повсеместно выше майкопских выделяются морские отложения тарханского, чокракского, караганского, конкского и сарматского регионарусов, в которых выделяется ряд свит.

Орографически исследуемая территория подразделяется на Западное, Среднее и Восточное Предкавказье. В работе приводится обзор стратиграфии костеносных отложений неогена, в которых были встречены остатки китообразных.

3.1. Западное Предкавказье

Нижний миоцен. Средняя часть майкопской серии соответствует кавказскому и сакараульскому регионарусам, эквивалентами которых являются применяемые в описываемом районе алкунская, септариевая, зеленчукская, караджалгинская, ольгинская и местные каладжинская, восковогорская и глинисто-сидеритовая свиты, прослеживается узкой полосой, несколько расширенной в междуречье Губса и Ходзи. Залегание на верхнем олигоцене, согласное на р. Белой, к западу сменяется несогласным на палеоценовых и меловых отложениях. Глинистый разрез в районе Белой к востоку сменяется песчаным.

Верхи нижнего и средний миоцен представлены следующими свитами (Белуженко, 2000): семиколенная (тархан – чокрак), шунтукская (нижний – средний караган), адгейская (верхний караган).

Верхи среднего – верхний миоцен. Толща сарматских отложений на территории Адыгеи расчленена Е.В. Белуженко и др. (Белуженко, 2007) на четыре литологические подразделения (снизу вверх): тульскую (конка – нижний сармат), красномостовскую (нижний сармат – низы среднего сармата), краснооктябрьскую (средний сармат) и блиновскую (верхи среднего – верхний сармат) свиты.

Верхний миоцен – нижний плиоцен. Выше слоев с *Mastra caspia* располагается так называемая песчано-охристая толща, которую детально описали Е.В. Белуженко и Ж.В. Бурова (2000) под названием гавердовской свиты. Последняя обнажается в бортах р. Белой от юго-западной окраины г. Майкопа до ст. Ханской. Помимо собственных послонных описаний и палеонтологических определений, авторы использовали материалы В.Н. Буряка (1959, 1965) и А.А. Стеклова (1966).

Плиоцен. Средний и верхний плиоцен. К среднему и верхнему плиоцену относятся перекрывающие гавердовскую свиту континентальные пестроцветные глины, переслаивающиеся с красно-бурыми песками с линзами галечников и гравийников, отнесенные Е.В. Белуженко (Белуженко, 2002) к белореченской свите, и в более северных районах Г.П. Родзянко (Родзянко, 1943) – к азово-кубанской свите. В составе свиты единичные раковины пресноводных и наземных моллюсков, скорее всего, акачгальского возраста. Из более поздних отложений плиоцена известны крупные кости баленоптирид.

3.2. Среднее Предкавказье

Нижний миоцен. В восточной части г. Ставрополя на склонах рр. Мамайки, Мутнянки и Ташлы выходят на поверхность отложения нижнего сармата (синдесмиевый горизонт). Они представлены темно-серыми глинами с прослойками мергеля и известковых песчаников. В основании разреза лежат глины майкопской серии. Мощность майкопской толщи около 600 м. Выше располагаются толщи глин, алевролитов, мшанковых известняков, мергелей, песков и конгломератов среднего миоцена, включающего тортонский, чокракский, караганский, конкский яруса. Они составляют в общей сложности около 180 м мощности.

Верхи среднего – верхний миоцен. Над толщей глин, алевролитов и мшанковых известняков карагана и конки, залегает толща глин мощностью 45–55 м с темными прослоями мергеля и известняка, относящихся к нижнему сармату. Выше 10 метров составляют плотные мергели, глины, известняки мамайского горизонта, относящегося к среднему сармату. Выше по разрезу расположена ставропольская толща среднего сармата до 25 м мощности. Она представлена карабинскими известняками, бронирующими Крепостную гору, пл. Ленина, обнажается у родника Корыта. Выше – фортштатские пески с прослоями глин, мергелей, ракушечника.

3.3. Восточное Предкавказье

Нижний миоцен. В пределах Северо-Восточного Предкавказья отложения майкопской серии прослеживаются вдоль Черногорской моноклинали, обрамляют Известняковый Дагестан и далее идут на юг, обнажаясь узкой полосой до Азербайджана (Шарафутдинов, 2003). Для нижнемайкопских отложений характерна фаціальная изменчивость: линзовидные прослои песчаников, конгломераты, межформационных перерывов и несогласий, олистостромов. Верхняя часть нижнемайкопских отложений (нижнеглинистая, муцидакальская свита) знаменует переходный этап – от раннемайкопского – регрессивного к позднемайкопскому, со стабильным геотектоническим режимом. Особенностью муцидакальских отложений в пределах всего региона является обогащение разреза песчано-алевролитовым материалом с часто выдержанными по площади прослоями турбидитов флишoidalного облика (Шарафутдинов, 1999). Верхнемайкопские – преимущественно глинистые отложения.

Средний миоцен. Разрез отложений среднего миоцена начинается с чокрака, залегающего с разрывом на породах нижнего миоцена. Литологически он представлен чередованием темно-серых и темно-бурых известковистых глин и серых кварцевых песков и песчаников. Конский ярус, замыкающий разрез среднего миоцена, в полосе дагестанского побережья обычно рассматривается вместе с караганским, так как из-за отсутствия фауны в большинстве случаев не удается отделить их друг от друга. В глинах довольно часто встречаются крепкие известковистые песчаники и железистые мергели.

Верхний миоцен. Выходы на поверхность отложений сармата, локально распространены в пределах низменной, прибрежной полосы между гг. Махачкала и Дербент, а также на Каспийском шельфе к северу от м. Буйнак. В разрезе отложений этого яруса выделяются все три подяруса. В разрезах данный ярус представлен преимущественно отложениями верхнего сармата, который сложен снизу вверх следующими породами: песчано-глинистая толща с прослоями ракушнякав; свита детритусовых известняков с прослоями песчаников и глин; толща глин и глинистых песков; толща серых слоистых глин. Мощность верхнего сармата достигает местами 1000 м.

Плиоцен. На площади исследований плиоцен представлен, в первую очередь, породами акчагыла. Обнажения фаунистически охарактеризованных пород акчагыльского яруса известны местами на западном побережье Каспия от дельты р. Сулак на севере до района Дербента на юге. Общая площадь выхода акчагыла на поверхность составляет около 1000 км². В районе Дербента эти отложения выражены глинами с прослоями песков, переполненными фауной. Мощность акчагыльского слоя непостоянна и колеблется от 0 до 700 м.

Глава 4 **Систематическая часть**

Приводится характеристика таксонов надсемейства Cetotherioidea, описанных из отложений среднего – верхнего миоцена Северного Кавказа и Предкавказья, а также некоторых видов Cetotherium из Приазовья и Крыма.

Отряд CETACEA **Подотряд MYSTICETI**

Надсемейство Cetotherioidea Brandt, 1872

Диагноз (по Steeman, 2007, с уточнениями). Небольшие и среднеразмерные усатые киты, длина тела от 2.5 до 15 м. V-образная форма шва между левыми и правыми восходящими отростками верхнечелюстных костей и надглазничными отростками лобных костей, X-образная форма вершины черепа; узкие, сужающиеся назад носовые кости.

Состав. Cetotheriidae Brandt, 1872, олигоцен Австралии и Мексики, нижний миоцен (бурдигал и лангий), средний миоцен (серравалий), верхний миоцен (тортон) и плиоцен США, верхи среднего миоцена Крыма и Приазовья, Украина, средний – верхний миоцен России, нижний – средний миоцен и плиоцен Японии, средний – верхний миоцен, плиоцен и квартал Европы; Eschrichtiidae Ellerman et Morrisson-Scott, 1951, верхний миоцен Италии, квартал Европы, США и Японии; ныне – северная часть Тихого океана.

Семейство Cetotheriidae Brandt, 1872 (sensu Miller, 1923)

Диагноз (по Steeman, 2007, с дополнениями). Небольшие цетотериодные усатые киты, длина тела от 2.5 до 5 м. Надглазничный отросток лобной кости направлен вперед. Восходящие отростки верхнечелюстных костей и основания носовых костей сужаются дистально и не параллельны друг другу. Отверстие канала лицевого нерва, внутреннее слуховое отверстие и эндолимфатическое отверстие в пределах каменистой кости внутреннего уха расположены на одной прямой линии.

Состав. Подсемейства Cetotheriinae Brandt, 1872, нижний миоцен (бурдигал и лангий), средний миоцен (серравалий), верхний миоцен (тортон), плиоцен США, верхи среднего миоцена Крыма и Приазовья, средний – верхний миоцен России, нижний – средний миоцен, средний – верхний миоцен Европы; Herpetocetinae Steeman, 2007, средний – верхний миоцен России, плиоцен Японии и Европы; а также ряд родов, не отнесенных ни к одному из установленных подсемейств: Hibacetus Otsuka and Ota, 2008, средний миоцен Японии; Joutocetus Kimura and Hasegawa, 2010, верхний миоцен (тортон) Японии; Palaeobalaena Moreno, 1882, верхний миоцен (тортон) Аргентины; Plesiocetopsis Brandt, 1873, плиоцен Аргентины; Titanocetus Bisconti, 2006, средний миоцен (серравалий) Сан-Марино.

Подсемейство Cetotheriinae Brandt, 1872

Диагноз. Небольшие цетотерииды, длина тела от 2.5 до 4 м. Верхнечелюстные кости широкие у основания. Засочленовные отростки чешуйчатых костей направлены постеромедиально. Дорсовентрально сжатый передний отросток каменистой кости. Задний отросток

каменистой кости с вентральной стороны имеет прямоугольную форму, его латеральная поверхность не образует ровную заднебоковую стенку черепа. Проекция заднего отростка каменистой кости на боковую стенку черепа занимает менее 50 % ее поверхности.

Состав. Роды *Cetotherium* Brandt, 1872, верхи среднего миоцена Украины и России, средний миоцен Европы, средний миоцен (серравалий) Молдовы, нижний – верхний миоцен, плиоцен США; *Kurdalagonus* Tarasenko et Lopatin, 2012, верхи среднего миоцена России; *Mixocetus* Kellogg, 1934, верхний миоцен (тортон) США; *Piscobalaena* Pilleri et Siber, 1989, поздний миоцен – плиоцен Перу и США; *Zygiocetus* Tarasenko gen. et sp. nov., верхи среднего миоцена России.

Род *Cetotherium* Brandt, 1843

Типовой вид – *Cetotherium gathkei* Brandt, 1843, верхний сармат Крыма, Украина.

Диагноз. Цетотериины небольших размеров, длина тела от 2.5 до 4 м. Верхнезатылочная кость имеет форму укороченного равностороннего треугольника с широким основанием и заостренной вершиной, ее передний конец лежит у основания височных впадин. Лямбдовидные гребни выпрямлены. Скуловые отростки чешуйчатых костей с широким основанием, короткие, с утолщенным, немного загнутым медиально передним концом. Передний отросток каменистой кости имеет удлиненную и округленную форму, он образован уплощенной дорсовентрально лопастью, округленной на переднем конце; ее поверхность исчерчена продольными, слегка радиально изогнутыми полосами. Тело каменистой кости относительно небольшое; промонторий слабо выражен, каудальный отросток короткий и утолщенный, отверстие лицевого нерва и внутреннее слуховое отверстие слиты в одну общую каплевидную апертуру. Барабанная кость коробообразной формы, со слегка скошенным постеромедиальным краем. Проекция заднего отростка каменистой кости на боковую стенку черепа имеет округленно-прямоугольную форму, приближенную к полуэллипсу с заостренным клиновидным концом, который вклинивается между чешуйчатой и боковой затылочной костями.

Видовой состав. *C. gathkei* Brandt, 1843, С. *mayeri* Brandt, 1871, верхи среднего миоцена Крыма и Приазовья (Украина); *C. grassangulum* Cope, 1895, нижний плиоцен США; *C. furlongi* Kellogg, 1925, нижний миоцен (бурдигал) США; *C. parvum* Trouessart, 1898, средний миоцен (серравалий) и верхний миоцен (тортон) США; *C. pusillum* Nordmann, 1860, средний миоцен (серравалий) Молдовы; *C. polyporum* Cope, 1869, плиоцен США; *C. priscum* (Eichwald, 1840), средний миоцен Европы.

В работе в составе рода описаны *Cetotherium gathkei* Brandt, 1843 (верхний сармат, Крым, Украина), *C. mayeri* Brandt, 1871 (верхний сармат, Керчь, Украина).

Род *Kurdalagonus* Tarasenko et Lopatin, 2012

Типовой вид – *Kurdalagonus mchedlidzei* Tarasenko et Lopatin, 2012; верхи среднего миоцена Адыгеи.

Диагноз. Небольшие цетотериины с длиной тела от 2.5 до 3 м. Верхнезатылочная кость имеет форму треугольника, начерченного по эвольвенте окружности, с широким основанием (форма профиля зуба шестерни), ее передний конец лежит немного спереди от уровня середины височных впадин. Лямбдовидные гребни сильно S-образно изогнуты. Скуловые кости широкие, короткие, с утолщенным и округленным передним концом. Засочленовные отростки широкие, загнуты дорсомедиально. Передний отросток каменистой кости образован двумя уплощенными дорсовентрально лопастями, заостренными на переднем конце (форма «рыбьего хвоста»); их поверхность исчерчена продольными полосами, лопасти не отделены друг от друга. Тело каменистой кости относительно небольшое; промонторий слабо выражен, отверстие лицевого нерва и внутреннее слуховое отверстие слиты в одну общую широкую и округлую апертуру. Проекция заднего отростка каменистой кости на боковую стенку черепа имеет вид неправильного вытянутого пятиугольника с удлиненной боковой стороной. Барабанная кость с дорсальной стороны субпрямоугольная; задние две трети инволюкра (утолщения медиальной части барабанной кости) четко отграничены от передней трети; барабанная кость несет хорошо выраженный киль, широкий и полукруглый в сечении.

Видовой состав. *K. mchedlidzei* Tarasenko et Lopatin, 2012; *K. adygeicus* Tarasenko et Lopatin, 2012, *K. maicopicus* (Spasskii, 1951); верхи среднего миоцена Адыгеи.

В работе в составе рода описаны *Kurdalagonus mchedlidzei* Tarasenko et Lopatin, 2012, *K. adygeicus* Tarasenko et Lopatin, 2012, *K. maicopicus* (Spasskii, 1951).

Род *Zygiocetus* Tarasenko, gen. nov.

Название рода от зигов (зихи) – античного народа Центрального Кавказа, и *cetus* лат. – кит.

Типовой вид – *Zygiocetus nartorum* Tarasenko, sp. nov.

Диагноз. Цетотериины средних размеров, длиной около 3–4.5 м. Верхнезатылочная кость широкая, имеет форму равностороннего вытянутого треугольника с дугообразно выгнутыми боковыми сторонами, ее передний конец лежит на уровне середины или передней трети височных впадин. Лямбдовидные гребни выпрямлены и слегка дугообразно изогнуты. Скуловые кости с широким основанием, короткие, с немного загнутым медиально передним концом. Передний отросток каменной кости уплощен дорсовентрально, имеет крючкообразную форму, он образован уплощенной дорсовентрально треугольной лопастью. Постеролатеральная проекция заднего отростка каменной кости на боковую стенку черепа не образует плоскую выровненную поверхность, имеет форму усеченного на верхнем конце эллипса. Дорсальная часть тела каменной кости овальной формы. Эндодимфатическое и перилимфатическое отверстия округлые, широкие и слиты в одну общую апертуру овальной формы. Латеральный край тела каменной кости немного морщинистый и несет слабовыраженный продольный гребень. Барабанная кость имеет ушковидную форму с сильно вздутым антеромедиальным и скошенным дорсолатеральным краем.

Видовой состав. Типовой вид, верхи среднего миоцена, средний сармат Адыгеи.

В работе в составе рода описан типовой вид.

Подсемейство *Herpetocetinae* Steeman, 2007

Диагноз (по Steeman, 2007; Witmore, Barns, 2006, с дополнениями). Усатые киты небольших размеров с длиной тела около 2.5–5 м. Верхнечелюстные кости длинные и узкие. Засочленовные отростки чешуйчатых костей сжаты поперечно и направлены вентрально. Передний отросток каменной кости сжат латеромедиально. Клиновидный задний отросток каменной кости, с обширной уплощенной латеральной стороной, образующей плоскую заднебоковую стенку черепа. Латеральная поверхность отростка (т.е. его проекция на заднебоковую стенку черепа) занимает более 50% заднебоковой стенки черепа.

Состав. *Herpetocetus* Van Beneden, 1872, верхний миоцен – плиоцен Европы, Японии и США; *Metopocetus* Cope, 1896, верхний миоцен (тортон) Португалии и США; *Nannocetus* Kellogg, 1929, верхний миоцен (тортон) – плиоцен США, средний миоцен (серравалий) Мексики; *Otradnocetus* Mchedlidze, 1984, поздний миоцен России, Краснодарский край; *Vampalus* Tarasenko et Lopatin, 2012, средний – поздний миоцен России, Чечня и Краснодарский край.

Род *Vampalus* Tarasenko et Lopatin, 2012

Типовой вид – *Vampalus sayasanicus* Tarasenko et Lopatin, 2012; средний – верхний миоцен (?) Чечни.

Диагноз. Герпетоцетины небольших размеров с длиной тела около 2.5–3 м. Скуловые отростки чешуйчатых костей тонкие, удлинённые, выгнутые в вентромедиальном направлении. Засочленовные отростки с широким основанием, сжаты поперечно, направлены латерально. Задние края чешуйчатых костей протягиваются назад за уровень затылочных мышелков и имеют вид сжатой дорсовентрально прямоугольной пластинки, закрывающей с дорсальной стороны латеральные края боковых затылочных костей. Сигмовидный гребень не закрывает зигомо-засочленовный угол и каудальную поверхность основания засочленовного отростка (открыто более 1/2 длины каудальной поверхности основания засочленовного отростка). Постеролатеральная проекция заднего отростка каменной кости на боковую стенку черепа образует плоскую выровненную поверхность, имеющую форму трапеции, направленной широким основанием вверх. Дорсальная часть тела каменной кости округло-квадратной формы, эндодимфатическое и перилимфатическое отверстия вытянутые, узкие и слиты в одну общую каплевидную апертуру, латеральный край тела каменной кости сильно выпуклый.

Видовой состав. *V. sayasanicus* Tarasenko et Lopatin, 2012, средний – верхний миоцен (?) Чечни; *V. helmerseni* (Brandt, 1871), средний – верхний миоцен (?) Краснодарского края (Темрюкский район).

В работе в составе рода описаны *Vampalus sayasanicus* Tarasenko et Lopatin, 2012 и *V. helmerseni* (Brandt, 1871).

Глава 5

Филогенетические связи усатых китов миоцена Северного Кавказа и Предкавказья

Матрица проведенного филогенетического анализа (рис. 1) основана на 105 морфологических признаках черепа, его ушной области и нижнечелюстных костей, включающих предложенные автором признаки, а также признаки, взятые из предшествующих работ (Bouetel, Muizon, 2006; Steeman, 2007). Включает две внешние группы (*Zygorhiza kochii* Carus, 1847, *Dorudon atrox* Andrews, 1906) и 21 внутреннюю, в том числе новые роды *Kurdalagonus*, *Zygiocetus*, *Vampalus*). Данные проанализированы с помощью PAUP 4 (Swofford, 1998).

Семейство Cetotheriidae включает *Cetotherium rathkei* Brandt, 1843 и все другие виды усатых китов, более близких к этому семейству, чем к другим. Клада поддерживается следующими признаками: направленный вперед надглазничный отросток лобной кости; отверстие канала лицевого нерва, внутреннее слуховое отверстие и эндолимфатическое отверстие расположены на одной прямой линии (Steeman, 2007). Семейство включает наименьших по величине усатых китов (в среднем длина тела взрослых особей большинства видов составляет 3–4.5 м). В семействе выделены два подсемейства – *Herpetocetinae* и *Cetotheriinae*, а также около пяти родов, в настоящее время не отнесенных ни к одному из этих подсемейств (в том числе *Hibacetus* Otsuka et Ota, 2008 и *Joumocetus* Kimura et Hasegawa, 2010).

Кроме того, следует отметить, что у видов, у которых есть предглазничный отросток верхнечелюстной кости, он узкий и толстый, и верхнечелюстная кость имеет гребень вдоль латеральной части надглазничного отростка лобной кости.

Филогенетическая гипотеза для *Herpetocetinae* и *Cetotheriinae* разрабатывалась на основе работ Штееман, Уитмора и Барнса (Witmore, Barns, 2006; Steeman, 2007, 2009). Результаты анализа подтверждают монофилию герпетоцетин, которая поддерживается морфологией засочленовных отростков чешуйчатых костей и заднего отростка каменной кости и характером его проекции на заднебоковую стенку черепа. Клада поддерживается следующими характеристиками: клиновидный задний отросток каменной кости, с обширной уплощенный латеральной стороной, образующей плоскую заднебоко-

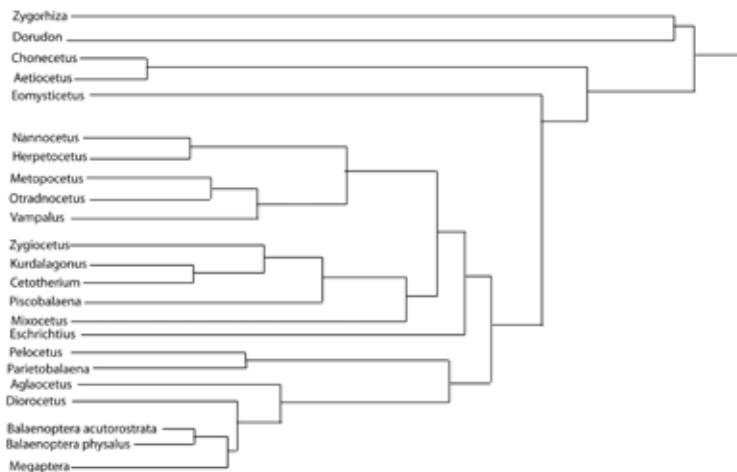


Рис. 1. Согласованное древо, полученное в ходе филогенетического анализа усатых китов.

вую стенку черепа (Steeman, 2007); латеральная поверхность отростка (т. е. его проекция на заднебоковую стенку черепа) занимает более 50 % заднебоковой стенки черепа.

Кроме видов, включенных в кладистический анализ, есть и другие виды, которые соответствуют характеристикам Cetotheriidae. Так, описанные по неполным черепам *Cephalotropis* и *Nannocetus* относятся к *Herpetocetinae*, так как имеют клиновидный задний отросток каменной кости (Steeman, 2007). Каменная кость *Cephalotropis coronatus* Cope, 1896 находится в матриксе *in situ* и ее изучение может дать более точную филогенетическую интерпретацию данного вида. *Cephalotropis* и *Metopocetus* датируются концом среднего – началом позднего миоцена и, таким образом, древнее *Herpetocetus* из позднего миоцена – раннего плиоцена.

Внутри подсемейства можно выделить группу типичных герпетоцетин – *Herpetocetus*–*Nannocetus* и группу *Vampalus*–*Otradnocetus*–*Metopocetus*. Последняя поддерживается четырьмя признаками: засочленовой отросток (при виде на череп сверху) расположен более латерально; при виде сверху хорошо выражен зигомо-засочленовый угол, составляющий ок. 90°; передний край верхнезатылочной кости лежит на уровне передней границы височного окна; широкая черепная коробка.

Среди цетотерии выделяется группа *Cetotherium*–*Kurdalagonus*–*Zygiocetus*, которая поддерживается сходной морфологией и общим планом строения каменной кости. Необходимо отметить, что зигоцеты более архаичны, чем цетотерии и курдалагоны, они имеют удлиненную черепную коробку, но при этом очень сходны с типичными цетотериинами планом строения каменной кости и ее отростков. Вероятно, *Zygiocetus*, *Kurdalagonus* и *Cetotherium* происходят от общего предка, проникшего в Восточный Паратетис в раннем – среднем сармате, когда большой полуморской бассейн, образовавшийся на месте позднебаденского и позднеконкского, эпизодически соединялся со Среднеземным морем и еще не был замкнутым (Невесская и др., 2003). Рассвет *Zygiocetus*, видимо, пришелся на ранний – средний сармат, в то время как роды *Cetotherium* и *Kurdalagonus* получили наибольшее распространение в конце среднего – позднем сармате (Тарасенко, Лопатин, 2012).

В пределах рода *Kurdalagonus* наблюдается постепенное укорочение и сужение верхнезатылочной кости, отличающее *K. adygeicus* и *K. maicoricum* от *K. mchedlidzei*, что может быть связано с укорочением черепной коробки в эволюции представителей данного рода.

Глава 6

Особенности образа жизни, условий обитания и распространения уса́тых китов миоцена Восточного Паратетиса

6.1. Эволюция адаптаций к фильтрующему типу питания

В ходе приспособления к водной среде обитания китообразные развивали различные стратегии питания, и разные группы по-разному приспосабливались к особенностям водной среды (питание, движение, слух).

У всех представителей *Aetiocetidae* и *Archaeoceti* строение черепа было относительно близко к таковому архаичных копытных. В строении челюсти можно отметить венечный отросток, который имел вид дорсально развитой костной пластинки. Наиболее важной адаптацией к питанию в водной среде стало использование фильтрации – уже у представителей *Aetiocetidae*, например, у *Aetiocetus*, наряду с зубами появляется китовый ус (Démere et al., 2008). На рубеже олигоцена и миоцена появляются формы с фильтрующим типом питания, осуществляемым только китовым усом. Приспособление к фильтрующему типу питания повлекло за собой ряд адаптаций в строении черепа и челюстного аппарата китов: увеличение объема ротовой полости и как следствие размеров головы в целом. По мнению Г.А. Мчедлидзе (1970), увеличение размеров ротовой полости и головы происходило при продвигении верхнезатылочной кости вперед и увеличения размеров мозговой капсулы. Автор согласен с данной гипотезой лишь отчасти и считает, что положение верхнезатылочной кости только опосредованно связано с питанием (как и строение вершины черепа у всех цетотерид), через приспособление к быстрому плаванию, необходимое при активных стратегиях питания (Тарасенко, 2011).

У усатых китов в ходе эволюции сформировались три основные стратегии питания: 1) пассивное питание (Neobalanidae), 2) активное питание баленоптерид (Balaenopteridae) (Bouetel, 2006), 3) активное питание серых китов и цетотерид (Тарасенко, 2011).

Отмеченное Мчедлидзе (1970) удлинение мозговой коробки у среднемиоценовых архаичных цетотерид, таких как *Imerocetus karaganicus* Mchedlidze, 1964, наблюдалось также автором у некоторых позднемиоценовых цетотерид, таких как *Zygiocetus partorum* gen. et sp. nov. Видимо, удлинение мозговой капсулы связано с увеличением размеров головы в целом. Можно предположить, что у некоторых групп баленоптерид и цетотерид совпадали механизмы формирования вершины черепа, что объясняет сходство форм вершин черепов между представителями разных надсемейств, например, схожая Х-образная вершина черепа у *Uranocetus gramenensis* Shteeman, 2009 (баленоптериды) и у *Cetotherium rathkei* Brandt, 1843 (цетотериды).

6.2. Особенности телескопичности черепа

Явление телескопичности черепа было отмечено во многих работах XIX – начала XX вв., и в большинстве диагнозов (Cope, 1870; Brandt, 1878; Рябинин, 1930; Спасский, 1950, 1954; Wolsan, 1991) для семейств усатых китов неогена в качестве надежных признаков указывалось положение переднего края верхнезатылочной кости (supraoccipitale). Считалось, что для типичных цетотерид характерно положение верхнезатылочной кости далеко за посторбитальной линией и концами отростков скуловых костей, а для баленоптерид – впереди посторбитальной линии и иногда даже на линии, проходящей через середину глазниц.

Штееман (Steeman, 2007) пересмотрела систематическое положение многих родов, включаемых раньше в *Cetotheridae* s. str. – *Aglaocetus*, *Pelocetus*, *Cophocetus*, *Parietobalaena*, *Thinocetus*. Результатом этой работы стало отнесение указанных выше родов к баленоптеридам (на основании строения ушной кости), выделение новых семейств и надсемейств.

Выделено три типа телескопичности усатых китов (Тарасенко, 2011), рис. 2:

а) баленоптероидная телескопичность (с преобладанием продвижения вершины верхнезатылочной кости вперед над продвижением элементов ростра назад) Y- и Т-образная вершина черепа (рис. 2а). Подобное строение черепа характерно для подавляющего большинства миоценовых баленоптерид: *Pelocetus calvertensis* Kellog, 1965, *Aglaocetus patulus* Kellog, 1934, *Uranocetus gramenensis* Steeman, 2009.

б) цетотериоидная телескопичность (с преобладанием продвижения элементов ростра назад над продвижением вершины затылка вперед, и положением последнего на уровне основания височных впадин), Х-образная вершина черепа (рис. 2б). Подобное строение черепа характерно для большинства цетотерид, таких как *Cetotherium rathkei* Brandt, 1843, *Kurdalagonus maicopicum* (Spasskii, 1951), *Metopocetus durinasus* Cope, 1896.

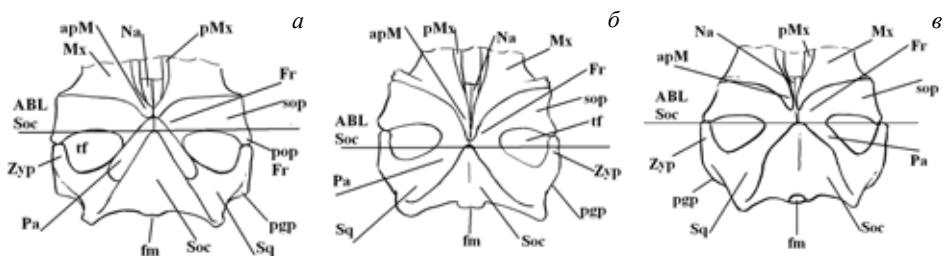


Рис. 2. Варианты телескопичности черепа усатых китов: а – баленоптеридная; б – цетотериидная; в – комбинированная. Обозначения: ABL/Sop – линия проходящая через передний край верхнезатылочной кости; fm – затылочное отверстие; Fr – лобная кость; iPa – межтеменная кость; Na – носовая кость; oss – затылочные мышечки; Pa – теменная кость; pgr – засочленовный отросток чешуйчатой кости; popFr – заглазничный отросток лобной кости; pgrFr – предглазничный отросток лобной кости; Soc – верхнезатылочная кость; sop – надглазничный отросток лобной кости; Sq – чешуйчатая кость; tf – височное отверстие, или височное окно; Zyp – скуловой отросток чешуйчатой кости.

в) «комбинированная» телескопичность (с одинаково выраженными продвижением элементов ростра назад и продвижением вершины затылочной кости вперед и положением вершины черепа на уровне середины височных впадин или немного ростральнее), Х-образная вершина черепа (рис. 2б). Такое строение черепа характерно для некоторых представителей цетотериид из позднего миоцена, в том числе и для видов из Восточного и Западного Предкавказья, например, *Kurdalagonus mchedlidzei* Tarasenko et Lopatin, 2012. Также подобное строение характерно для большинства цетотериид, обитавших в плиоцене Атлантики и Восточного Паратетиса, например, *Piscobalaena nana* Pilleri et Siber, 1989, *Herpetocetus sandaicus* Hatai, Hayasaka et Masuda, 1963.

Выявлена закономерность соответствия типа телескопичности характеру и скорости передвижения и косвенно характеру и стратегии питания. У баленоптерид, имеющих высокую степень телескопичности с продвижением затылочной кости вперед на уровень глазниц, срастается разное количество позвонков в шейном отделе позвоночника. Многие представители *Balaenopteridae* могут достигать скорости до 60 км/ч. В результате приспособления к активному плаванию у них произошел ряд изменений в строении скелета. У большинства современных баленоптерид полностью срстаются все семь шейных позвонков, у древних представителей также срсталось разное число шейных позвонков, например, у *Diorocetidae* (Steeman, 2010) – II и III шейные позвонки.

Можно сделать вывод, что положение верхнезатылочной кости не является диагностичным для определения надсемейств и семейств усатых китов, однако этот признак у китообразных не изменяется с возрастом и не связан с половым диморфизмом, что в некоторой степени делает его пригодным для использования в совокупности с другими признаками для характеристики более низких таксонов, таких как роды и виды. Совпадение механизмов формирования вершины черепа у разных таксономических групп очевидно связано со сходными приспособлениями к передвижению в водной среде и питанию.

Можно предположить, что у некоторых групп баленоптерид и цетотериид совпадали эволюционные механизмы формирования вершины черепа, что объясняет сходство форм вершин черепов между представителями разных надсемейств.

6.3. Стратегии питания

Наиболее прогрессивной группой усатых китов стали *Balaenopteridae*. В результате приспособления к активному способу питания у них произошел ряд изменений в строении черепа и посткраниального скелета. От *Archaeoceti*, как и все другие усатые киты, они унаследовали смыкание ростральных и черепных костей. В строении нижней челюсти у них можно отметить относительно более массивный, чем у *Cetotheriidae*, и слабо развитый сзади угловой отросток. В связи с особенностями строения углового отростка при питании их нижняя челюсть откидывается почти на 90° (Bouetel, 2005). Активная стратегия питания предполагает и активное передвижение в водной среде. Для всех современных и для большинства древних баленоптерид характерна высокая степень телескопичности черепа с продвижением верхнезатылочной кости за границу височных впадин

У большинства усатых китов позднего миоцена Восточного Паратетиса можно отметить некоторые особенности в строении черепа и нижней челюсти, сходные с типичными представителями *Cetotheriidae* s.str., такими как *Piscobalaena nana*, *Herpetocetus sandaicus* и др. Это смыкание ростральных и черепных костей и относительно менее массивный, чем у *Balaenopteridae*, и сзади лучше развитый угловой отросток. Также для позднесарматских китов характерен тонкий, длинный и внешне изогнутый венечный отросток, однако он менее длинный, чем у *P. nana* и *H. sandaicus*, но не редуцирован настолько, насколько у *Eschrichtiidae*.

У позднесарматских китов можно отметить ряд особенностей, которые не свойственны типичным *Cetotheriidae* s.str. Прежде всего, угловой отросток продляется каудально в меньшей степени, чем у *P. nana* и *H. sandaicus*, и его ось направлена вниз под углом 35° относительно оси ветви нижней челюсти или он полностью сокращен (не продляется за суставную головку мыщелка нижней челюсти) (Тарасенко, 2010). Сочленовный отросток нижней челюсти у этих китов развит очень сильно и образует массивную полусферу, основание которой несколько сокращено латерально. Нижняя челюсть этих китов могла

откидываться вниз под значительным углом. Очевидно, подобное сочленение нижней челюсти с черепом – это архаичная черта, сохранившаяся от предков.

6.4. Палеоэкология

Особенности палеоэкологических обстановок в основном реконструировались на основе тафоценозов, которые в некоторых случаях не могут дать исчерпывающих данных. Кроме того, различие в тафоценозах «кладбищ отмелевых зон» (или кладбищ выбрасывания) и «естественных» тафоценозов обуславливают совершенно разную сохранность костного материала и могут давать различия в характеристике разных экологических участков бассейна.

Характер естественного захоронения ископаемых китообразных рассмотрен во многих работах. При естественной смерти кит всплывает брюхом вверх, и долгое время плавает на поверхности воды как «поплавок». Через некоторое время он погружается на дно. Для захоронений китов, умерших естественной смертью, чаще всего характерна хорошая сохранность скелета, обусловленная тем, что животное попадает в более глубоководные части бассейна, где отсутствует перемывание и перенос материала. Также характерно, что скелеты находятся в естественном анатомическом положении, в положении на спине, но в некоторых случаях могут залегать брюхом вниз.

Второй вариант захоронения – «кладбища отмелевых зон», образованные выбросившимися на берег китами. Явление выбрасывания для ископаемых китов изучено крайне плохо, прежде всего, из-за отсутствия подробного тафономического материала, который мог бы помочь восстановить палеобиоценозы и особенности условий существования древних китообразных. В большинстве случаев известные полные находки скелетов относятся к захоронениям в глубоководных условиях; среди них преобладают средневозрастные или достаточно старые особи. Специфика «кладбища отмелевых зон» состоит в том, что материал, выброшенный на берег или рифы, часто подвергается длительному переносу или воздействию падальщиков и обычно сохраняется в ископаемом состоянии в виде фрагментов скелетов или отдельных костей. Исследование более 20 местонахождений средне-позднемиоценовых китообразных в Центральном и Северо-Западном Предкавказье позволило выявить четыре временных интервала, характеризующихся массовыми выбрасываниями китообразных. Первый интервал соответствует караганскому ярусу и представлен в двух местонахождениях на территории Республики Адыгея (поселок Тульский, правый берег р. Белой). В верхнем биогермовом слое автором обнаружены фрагменты левой ветви нижней челюсти китообразного. Тела биогермовых рифов смяты в рулеты и имеют вытянутую сигарообразную форму. Их морфология обусловлена сплюснутыми еще мягких биогермовых тел. Кости в биогермовом пропластке часто представлены крупными фрагментами, иногда в ассоциации.

Второй интервал соответствует среднему сармату в местонахождении Краснооктябрьское, где в глинах краснооктябрьской свиты присутствуют линзы с костями китообразных.

Третий интервал соответствует границе верхнего и среднего сармата (краснооктябрьская свита) в местонахождении Полевое-1. Костеносный горизонт залегает в глинистой линзе, лежащей между куполами биогермовых рифов и частично в самих биогермовых рифах. Здесь присутствуют многочисленные фрагменты и целые скелеты *Zygiocetus partogum* gen. et sp. nov. (см. также Тарасенко, Титов, 2008). Характер расположения в разрезе, отсутствие следов переноса, а также сравнительно молодой онтогенетический возраст особей, дают возможность предполагать массовые выбрасывания этих китов на отмель, образованную биогермовыми рифами.

Четвертый интервал выбрасывания китов – верхний сармат (армавирская свита, г. Армавир). Здесь встречены отдельные кости и фрагменты скелетов *Cetotherium mayeri*. В пределах верхнего сармата скопление костей и фрагментов скелетов соответствуют ракушняковым банкам и пляжным фациям.

В Адыгее массовые костные остатки в верхнем сармате приурочены к «кладбищам отмелевых зон» в пределах блиновской свиты. Здесь многочисленны крупные фрагменты скелетов и кости в ассоциациях представителей рода *Kurdalagonus*.

Глава 7

Стратиграфическое распределение и фациальная приуроченность усатых китов позднего – среднего миоцена Северного Кавказа и Предкавказья

Из верхнего миоцена Северо-Западного Предкавказья рядом исследователей еще с начала XX в. было описано большое количество фрагментарных скелетов и отдельных костей китообразных (Рябинин, 1934; Спасский, 1951; Кирпичников, 1954; Мчедлидзе, 1970, 1984, 1987). Во многих работах описываются разрозненные находки китов (Мчедлидзе, 1984, 1987). На основании авторских и литературных данных изучено стратиграфическое распространение и фациальная приуроченность китообразных среднего – позднего миоцена Северного Кавказа и Предкавказья.

В настоящее время в связи с ревизией материала китообразных из г. Майкопа, отнесенного П.И. Спасским к роду *Cetotherium*, а также новыми находками усатых китов из местонахождений Республики Адыгея удалось уточнить видовой состав китообразных, время распространения отдельных таксонов и существенно дополнить схемы стратиграфического распространения китообразных среднего – позднего миоцена.

Все полученные в процессе полевых работ и лабораторных исследований результаты анализировались и сопоставлялись с данными предшествующих исследований. За основу стратиграфического расчленения исследуемой территории взяты данные из работы «Геология Адыгеи» (Волкодав, 2007) и «Олигоценые и неогеновые отложения долины реки Белой» (Белуженко, Волкодав, 2007), которые были дополнены авторскими данными по стратиграфическому распространению китообразных (Тарасенко, 2007, 2008, 2009, 2011).

В ходе проделанной работы удалось уточнить стратиграфическое распространение и фациальную приуроченность различных таксонов морских млекопитающих для разрезов среднего – верхнего миоцена Республики Адыгея.

Заключение

В результате проведенного исследования были сделаны следующие выводы:

1. В ходе изучения краниальных остатков *Cetotheriidae* выявлены основные диагностические признаки черепа: строение заднебоковой стенки черепа, верхнезатылочной кости, костей внутреннего и среднего уха; обосновано их систематическое значение. Морфологическое разнообразие *Cetotheriidae* Восточного Паратетиса позволяет выделить два типа черепов цетотериевых китов: (1) череп с выровненной заднебоковой стенкой и с зауженным межвисочным расстоянием, характерный для герпетоцетин, и (2) череп с более скошенной и неровной заднебоковой стенкой и широким межвисочным расстоянием, характерный для цетотерии.

2. Усатые киты Восточного Паратетиса могут быть отнесены к двум подсемействам *Cetotheriidae*: *Cetotheriinae* и *Herpetocetinae*. В составе подсемейства *Cetotheriinae* описано два новых рода: *Kurdalagonus* с тремя видами: *K. mchedlidzei* Tarasenko et Lopatin, 2012 (средний сармат, местонахождение Нагиеж-Уашх), *K. adygeicus* Tarasenko et Lopatin, 2012 (верхний сармат, местонахождение ГЭС) и *K. maicopicus* (Spasskii, 1951) (= *Cetotherium maicopicum* Spasskii, 1951; средний сармат, блиновская свита); род *Zygiocetus* Tarasenko gen. nov. с одним видом: *Zygiocetus nartorum* Tarasenko gen. et sp. nov. В составе подсемейства *Herpetocetinae* описан один новый род *Vampalus* с двумя видами: *V. sayasanicus* Tarasenko et Lopatin, V. *helfersenii* (Brandt, 1871) (= *Cetotherium helfersenii* Brandt, 1871).

3. Роды *Zygiocetus*, *Kurdalagonus* и *Cetotherium* происходят от общего предка, проникшего в Восточный Паратетис в раннем – среднем сармате. Род *Vampalus* мог произойти от формы, существовавшей в Восточном Паратетисе в раннем миоцене.

4. Показаны закономерности в адаптациях черепа и осевого скелета усатых китов к движению в водной среде; выделены основные типы телескопичности черепа, выявлен характер их формирования в связи со стратегиями питания.

5. Составлены схемы стратиграфического распространения и фациальной приуроченности остатков китообразных в миоцене Северного Кавказа. Выявлены особенности стратиграфического распределения остатков китообразных и их палеогеографические характеристики.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи

Тарасенко К.К. Адаптивное и систематическое значение телескопичности черепа усатых китов миоцена // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2011. М.: ПИН РАН, 2011. С. 63–69.

- Тарасенко К.К., Лопатин А.В.* Новые роды усатых китов (Cetacea, Mammalia) из миоцена Северного Кавказа и Предкавказья. 1. *Kurdalagonus* gen. nov. (средний – поздний сармат, Адыгея) // Палеонтол. журн. 2012а. № 5. С. 86–98.
- Тарасенко К.К., Лопатин А.В.* Новые роды усатых китов (Cetacea, Mammalia) из миоцена Северного Кавказа и Предкавказья. 2. *Vampalus* gen. nov. (средний – поздний миоцен, Чечня и Краснодарский край) // Палеонтол. журн. 2012. № 6. С. 72–81.
- Тарасенко К.К., Титов В.В.* Находки *Cetotherium* sp. (Cetacea, Mammalia) в среднем сармате Адыгеи // Современная палеонтология: классические и новейшие методы – 2009. М.: ПИН РАН, 2009. С. 89–102.
- Шебзухова Э.А., Тарасенко К.К.* Новые находки *Trionyx khosatzkyi* из отложений среднего сармата на реке Белой // Вестн. Адыгейского гос. ун-та. Майкоп: Изд-во АГУ, 2007. № 1. С. 122–123.
- Тезисы докладов**
- Тарасенко К.К.* Вулканизм и строматолитовые постройки интервала нижний майкоп – верхний сармат (река Белая, Западный Кавказ) // Вулканизм, биосфера и экологические проблемы: сборник материалов 4-й международной научной конференции. Туапсе, 2006б. С. 82.
- Тарасенко К.К.* Строматолитовые биогермы нижнего карагана // Ab ovo: студ. научн. журн. Майкоп, 2006. № 7. С. 330–332.
- Тарасенко К.К.* *Cetotherium* в отложениях блиновской свиты среднесарматского времени на территории Адыгеи // Мат-лы 10 междунар. конгр. студентов, аспирантов и молодых ученых «Перспектива – 2007». Нальчик: КБГУ, 2007. С. 65–66.
- Тарасенко К.К.* Особенности строения предчелюстной кости у представителей рода *Cetotherium* // Сборник материалов 26 междунар. Студ. конф. Новосибирск: НГУ, 2008. С. 103.
- Тарасенко К.К.* Значение рода *Cetotherium* (китообразные) в биостратиграфии миоцена Адыгеи // Геобиосферные события и история органического мира. Мат-лы LIV сесс. Палеонтол. общ-ва. СПб: ВСЕГЕИ, 2008. С. 173.
- Тарасенко К.К.* Новые данные о *Cetotherium maicoricum* Spasskii (Cetacea, Mammalia) в среднем сармате Адыгеи // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. VI Всеросс. научн. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2009. С. 65.
- Тарасенко К.К.* Развитие телескопичности черепа у неогеновых усатых китов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. IV Всеросс. научн. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2010. С. 37–39.
- Тарасенко К.К.* Строение черепа и нижней челюсти и способы питания у позднесарматских китов из местонахождения Майкоп-1 // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. Общ-ва при РАН). М.: КМК, 2011. С. 474.
- Тарасенко К.К.* Находки усатых китов в биогермовых рифах осадочно-вулканических комплексов караганского яруса Республики Адыгея // VI Международная научная конференция «Вулканизм, биосфера и экологические проблемы». Майкоп – Туапсе, 2011. С. 37.
- Тарасенко К.К.* Новый род усатых китов (Cetacea, Mammalia) из неогена Чеченской республики // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. VIII Всеросс. научн. школы молодых ученых – палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2011. С. 43–44.
- Тарасенко К.К.* *Kentriodontidae* (Cetacea, Mammalia) из верхнего миоцена Приазовья и Северо-Западного Предкавказья // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. VIII Всеросс. научн. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2011. С. 44–45.
- Тарасенко К.К.* Стратегии питания у вымерших усатых китов из миоцена Восточного Паратетиса // Темпы эволюции органического мира и биостратиграфия. Мат-лы LVII сесс. Палеонтол. общ-ва. СПб: ВСЕГЕИ, 2011. С. 173.
- Тарасенко К.К.* Стратиграфическое распространение китообразных среднего – позднего миоцена Северо-Западного Предкавказья (Адыгея) // Палеострат 2012. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. М.: ПИН РАН, 2012. С. 68.
- Тарасенко К.К.* Представитель рода *Kurdalagonus* (CETACEA, MAMMALIA) из местонахождения МЧС (Республика Адыгея, верхний сармат) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. IX Всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2012. С. 41.
- Тарасенко К.К., Титов В.В.* Находки *Cetotherium* sp. (Cetacea, Mammalia) в среднем сармате Адыгеи // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. IV Всеросс. научн. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2007. С. 65.
- Тарасенко К.К., Титов В.В.* Объем вида *Cetotherium maicoricum* Spasskii (Cetacea, Mammalia) из среднего – верхнего сармата Адыгеи (блиновская свита) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. V Всеросс. научн. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2008. С. 51.

