

ГЕРПЕТОФАУНА ИЗ СРЕДНЕНЕОПЛЕЙСТОЦЕНОВОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ РУЧЕЙ КОЛЯБИНСКИЙ (КУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В. Ю. Ратников

Воронежский государственный университет

Поступила в редакцию 15 мая 2019 г.

Аннотация: в составе герпетофауны местонахождения Ручей Колябинский определены остатки восьми видов: *Triturus cristatus* (Laurenti) aut *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu), *Bufo bufo* (Linnaeus), *Hyla orientalis* Bedriaga, *Pelophylax lessonae* (Camerano), *Rana arvalis* Nilsson, *Anguis fragilis* Linnaeus, *Darevskia* cf. *derjugini* (Nikolsky) и *Natrix natrix* (Linnaeus). Приводится описание и иллюстрации костей найденных видов, а также морфологической аномалии (сросшихся позвонков бурой лягушки), выявляется палеогеографическая обстановка во время захоронения герпетофауны. Особый интерес представляют находки южных форм: *Hyla orientalis* и *Darevskia* cf. *derjugini*. Последняя, ныне обитающая на Кавказе, свидетельствует о сильном изменении своего ареала к настоящему времени.

Ключевые слова: земноводные, пресмыкающиеся, средний неоплейстоцен, лихвинский горизонт, палеогеография, остеоаномалии.

HERPETOFAUNA FROM THE LATE MIDDLE PLEISTOCENE LOCALITY OF KOLABINSKY BROOK (KALUGA REGION)

Abstract: the remains of *Triturus cristatus* (Laurenti) aut *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu), *Bufo bufo* (Linnaeus), *Hyla orientalis* Bedriaga, *Pelophylax lessonae* (Camerano), *Rana arvalis* Nilsson, *Anguis fragilis* Linnaeus, *Darevskia* cf. *derjugini* (Nikolsky) и *Natrix natrix* (Linnaeus) determined in the fossil herpetofauna of Kolabinsky brook. The bones of the detected species, as well as the anomalous vertebra of brown frog are described, the paleogeographic situation during the burial of the herpetofauna is discussed. Findings of southern forms (*Hyla orientalis* and *Darevskia* cf. *derjugini*) are of special interest. The latter, now living in the Caucasus, indicates about strong change of its area by now.

Key words: amphibians, reptiles, Late Middle Pleistocene, likhvin horizon, paleogeography, osteoanomalies.

Введение

Местонахождение расположено в правом борту руч. Колябинский, в 2,4 км к северу от пгт Касторное Курской области, в 3,6 км на запад от водонапорной башни пос. Андреевка. Оно было открыто и описано А. В. Черешинским в 2015 году во время проведения картосоставительских работ по листу М-37-III (Касторное). Остатки фауны позвоночных и моллюсков приурочены к слоям 3 и 4. Это супеси различных оттенков серого и ржаво-бурого цвета, разнозернистые, неравномерно глинистые. А. Н. Мотузко, определявший зубы млекопитающих, и А. Ф. Санько, определявший раковины моллюсков, сходятся в оценке возраста фаун как лихвинского.

Коллекция костей земноводных и пресмыкающихся насчитывает 98 экземпляров. Они коричневатожелтого цвета, довольно хрупкие, на некоторых

наблюдаются марганцевые пятна. Полностью сохранившихся костей мало: как правило, они в большей или меньшей степени повреждены.

Ниже приводится описание костей, наиболее важных в систематическом смысле и дающих представление о видовом разнообразии палеогерпетофауны. Здесь использована терминология, употреблявшаяся ранее [1–5].

КЛАСС AMPHIBIA Linnaeus, 1758

Отряд Caudata Fischer von Waldheim, 1813

Семейство Salamandridae Goldfuss, 1820

Подсемейство Pleurodelinae Tschudi, 1838

Род *Triturus* Rafinesque, 1815

Triturus cristatus (Laurenti, 1758) aut *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu, 1903)

Материал: vertebra – 1.

Позвонок (рис. 1а-д) опистоцельный с длиной тела около 3 мм. Кондилус с уплощенной передней поверхностью, слабо наклоненной вперед, отделен от centrum хорошо выраженной шейкой. Субцентральные отверстия очень крупные. В основании парадиапофизов наблюдаются довольно крупные отверстия. Правая сторона невральнй дуги сзади повреждена, однако, видно, что медиальная вырезка на ней была не глубокая. Ламины в задней части невральнй дуги выпуклой формы. Передний вогнутый край невральнй дуги находится на уровне передней трети пре-зигапофизальных сочленовных граней. Задний край невральнй дуги находится впереди задних концов постзигапофизальных сочленовных граней. Эти особенности отвечают позвонкам рода *Triturus* семейства Salamandridae [3]. Неврапофиз поврежден, но явно был невысоким и не достигал медиальной вырезки. Задние вентральные гребни хорошо развиты; передние вентральные и зигапофизальные гребни развиты в меньшей степени. Такие характеристики свойственны

двум видам: *Triturus cristatus* (Laurenti) и *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu) [3].

Triturus sp.

Материал: humerus – 1, femur – 1.

Сохранилась только проксимальная часть плечевой кости (рис. 1е-з), исходя из пропорций, достигавшей в длину 8 мм. Кончик дорсального гребня разрушен, но проксимальная вырезка на нем присутствует. На вентральной стороне *crista ventralis* наблюдается только задний вентральный гребень. Форма и размер фрагмента наиболее сходен с плечевыми костями представителей рода *Triturus* [4].

Проксимальный фрагмент бедренной кости составляет в длину 4,5 мм, S-образно изогнут и несет трохантер длиной 2,3 мм. Сравнительная морфология этой кости у современных видов пока не изучалась, однако форма, размеры имеющегося фрагмента и сопутствующие другие костные элементы предполагают ее принадлежность к роду *Triturus*.



Рис. 1. Ископаемые кости *Triturus*: а-д – туловищный позвонок *Triturus cristatus* aut *dobrogicus*: а – спереди, б – сзади, в – сбоку, г – сверху, д – снизу; е-з – плечевая кость *Triturus* sp.: е – спереди, ж – сзади, з – снизу.

Отряд Anura Fischer von Waldheim, 1813

Семейство Bufonidae Gray, 1825

Род *Bufo* Garsault, 1764

Bufo bufo (Linnaeus, 1758)

Материал: ilium – 1, femur – 3.

Дорсальный гребень на подвздошной кости отсутствует (рис. 2а). Хотя крыло кости разрушено, по его основанию видно, что оно было толстым. Преацетабулярной ямки также не наблюдается. Эти признаки говорят о принадлежности кости к серым жабам.

Длинный и низкий *tuber superior* характерен для обыкновенной жабы [6].

Три бедренные кости сохранились не полностью: у всех разрушены проксимальный и дистальный концы. Фрагменты массивные, толстые, с единственным широким бедренным гребнем, располагающимся на задней стороне проксимальной части кости и не сопровождающимся дополнительным гребнем (рис. 2б), что является признаком *Bufo bufo* [6].

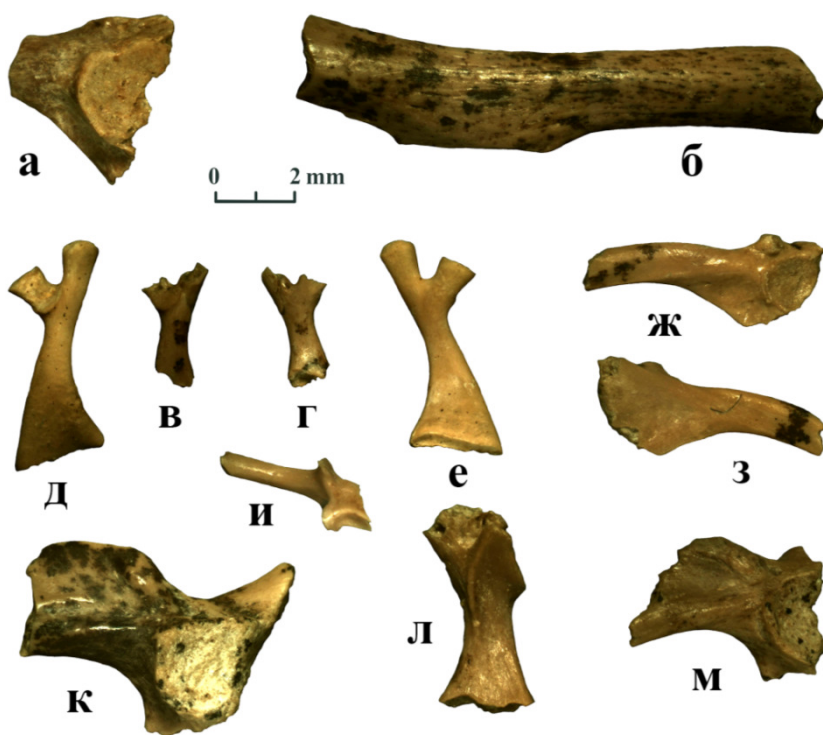


Рис. 2. Ископаемые кости бесхвостых земноводных: а-б – *Bufo bufo*: а – подвздошная кость сбоку, б – бедренная кость снизу; в-г – *Hyla orientalis*: в-г – ископаемые лопатки, д-е – современные: в, д – снаружи, г, е – изнутри; ж-з – подвздошная кость: ж – снаружи, з – изнутри; и-к – *Pelophylax lessonae*: и – позвонок сверху, к – подвздошная кость сбоку; л-м – *Rana arvalis*: л – лопатка изнутри, м – подвздошная кость сбоку.

Семейство Hylidae Rafinesque, 1815

Род *Hyla* Laurenti, 1768

Hyla orientalis Bedriaga, 1890

Материал: scapula – 1, ilium – 2.

Лопатка сильно повреждена. Это фрагмент очень длинной кости с разрушенными pars acromialis, pars glenoidalis и дистальной частью тела. Facies lunata развернута наружу, что не оставляет сомнений в принадлежности кости к квакшам (рис. 2в-е). В настоящее время южная часть Восточно-Европейской равнины населена видом *Hyla orientalis*, морфологических отличий от лопаток которого описываемый образец не обнаруживает. Ареалы соседних видов рода располагаются на значительном удалении от местонахождения: *Hyla arborea* – в Западной Европе, и *Hyla savignii* – в Азербайджане и Турции [7].

J. A. Holman [8] указывает два признака подвздошных костей, характерные для квакш: отсутствие дорсального гребня и округлая дорсальная выпуклость (tuber superiор), выступающая больше латерально, чем дорсально, в отличие от *Bufo*. Я бы указал еще один признак – это очень широкая преацетабулярная зона. Сочетание этих признаков не оставляет сомнений в принадлежности описываемых костей к роду *Hyla*. Морфологических отличий от подвздошных костей *Hyla orientalis* нашей сравнительной коллекции не обнаружено (рис. 2ж-з).

Семейство Ranidae Batsch, 1796

Род *Pelophylax* Fitzinger, 1843

Pelophylax lessonae (Camerano, 1882)

Материал: vertebra – 1, ilium – 1.

Сохранился лишь обломок невральнй дуги туловищного позвонка с поперечным отростком (рис. 2и). Однако видно, что на дорсальной поверхности ламинны нет уплощенной площадки, что отличает лягушек рода *Pelophylax* от рода *Rana* [6, 9]. Очень короткая ламина позволяет определить образец как прудовую лягушку.

Подвздошная кость (рис. 2к) с высоким дорсальным гребнем. Tuber superiор удлиненной формы с уплощенной ровной поверхностью в верхней части свидетельствует о принадлежности кости прудовой лягушке [6].

Род *Rana* Linnaeus, 1758

Rana arvalis Nilsson, 1842

Материал: scapula – 1, ilium – 2.

Facies lunata лопатки (рис. 2л) не развернута наружу, акромиальный и гленоидальный отростки перекрывают друг друга; продольный гребень хорошо выражен, что является признаком лягушек [6, 9]. Кость длинная, длина головки не превышает длину тела, шейка узкая. Такие характеристики имеют два вида лягушек, населяющих Восточно-Европейскую равнину: *Pelophylax lessonae* и *Rana arvalis* [6]. Однако продольный лопаточный гребень очень сильно развит, что не характерно для первого вида, но обычно для второго.

Подвздошные кости (рис. 2м) несут дорсальный гребень, отходящий вперед от хорошо развитого выпуклого tuber superiор, что позволяет отнести их к роду *Rana* [6, 9]. Высота дорсального гребня и удлиненная форма tuber superiор характерна для остромордой лягушки [6].

КЛАСС DIAPSIDA Osborn, 1903
 Надотряд Squamata Oppel, 1811
 Отряд Lacertilia Owen, 1842
 Семейство Anguidae Gray, 1825
 Подсемейство Anguinae Gray, 1825
 Род *Anguis* Linnaeus, 1758
Anguis fragilis Linnaeus, 1758

Материал: vertebrae – 6.

Тела позвонков (рис. 3а-д) сжаты дорсовентрально, уплощены снизу, котилус и кондилус горизонтально эллиптической формы. Невральная ду-

га невысокая, отверстие неврального канала узкое, на виде спереди субтреугольное, на виде сзади аркообразное. Боковые края тел позвонков параллельны на большей части длины в отличие от позвонков другой панцирной ящерицы Европы – *Pseudopus apodus* [10]. До недавнего времени *Anguis fragilis* являлся единственным видом рода *Anguis*. Gvoždík et al. [11] предложили выделять пять генетических видов, которые, однако, не различаются морфологически. Мы определяем *Anguis fragilis* именно как морфологический вид.

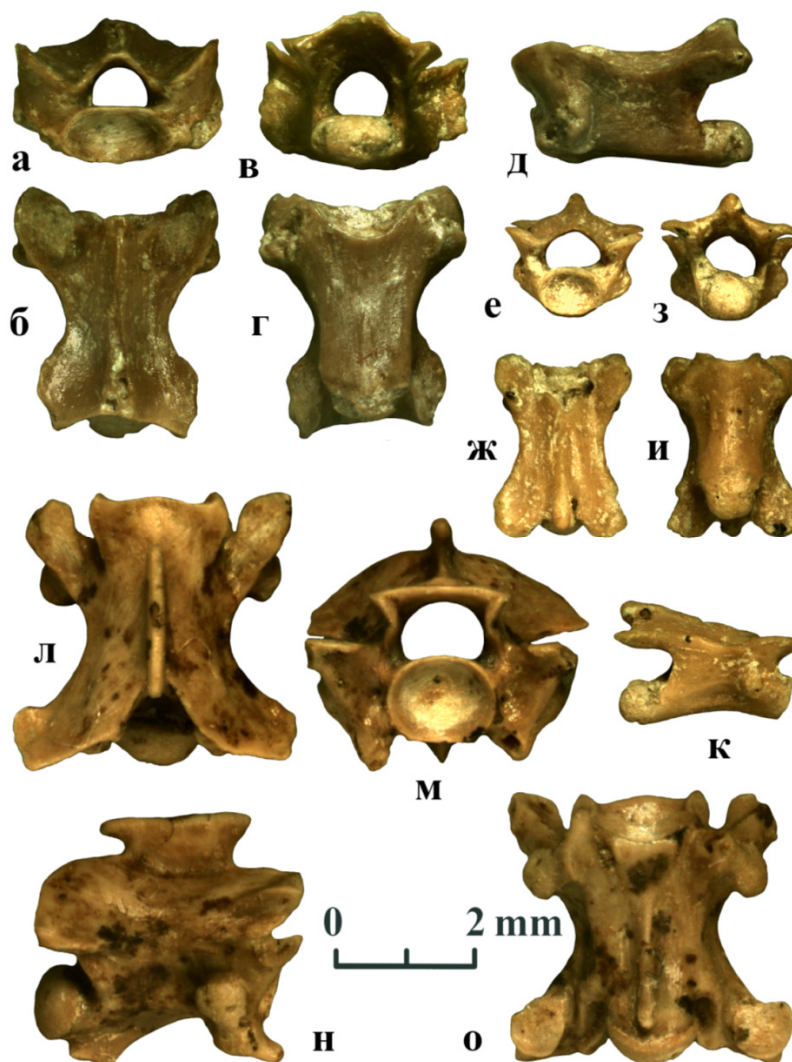


Рис. 3. Ископаемые позвонки пресмыкающихся: а-д – *Anguis fragilis*: а – спереди; б – сверху; в – сзади; г – снизу; д – сбоку; е-к – *Darevskia cf. derjugini*: е – спереди, ж – сверху, з – сзади, и – снизу, к – сбоку; л-о – *Natrix natrix*: л – сверху, м – спереди, н – сбоку, о – снизу.

Семейство Lacertidae Oppel, 1811
 Род *Darevskia* Arribas, 1999
Darevskia cf. derjugini (Nikolsky, 1898)

Материал: vertebra – 1.

Длина тела позвонка (рис. 3е-к) составляет 2,4 мм. Вентральная поверхность в передней трети centrum сжата с боков, образуя широкий вентральный киль, на поверхности которого располагаются маленькие суб-

центральные отверстия. Передняя часть невральной дуги между презигапофизами разрушена, что не позволяет увидеть форму и размер медиальной вырезки. Неврапофиз не высокий. Задний край невральной дуги слабо приподнят, конец медиального отростка не достигает уровня задних краев постзигапофизальных сочленовных граней.

Сравнение производилось с позвонками 12 видов

настоящих ящериц нашей сравнительной коллекции, обитающих ныне на территории Восточно-Европейской равнины, Предкавказья и Крыма [12]. Взрослые особи мелких ящериц *Darevskia lindholmi*, *Darevskia praticola*, *Eremias velox*, *Podarcis taurica* и *Zootoca vivipara* имеют меньшие размеры позвонков, чем у описываемого экземпляра. От позвонков крупных ящериц *Lacerta media*, *Lacerta strigata* и *Lacerta viridis* описываемый позвонок, кроме размеров, отличается еще и менее приподнятым задним краем невральнoй дуги и невысоким неврапофизом. Среднеразмерные ящерицы *Eremias arguta*, *Darevskia derjugini*, *Darevskia saxicola* и *Lacerta agilis* имеют позвонки, сопоставимые по размерам с ископаемым образцом. Но, в отличие от позвонков *Lacerta agilis*, он имеет менее приподнятый задний край невральнoй дуги и низкий неврапофиз, а в отличие от *Eremias arguta*, он длиннее и относительно уже. От *Darevskia saxicola* отличается большим удлинением тела позвонка (отношение максимального расстояния между синапофизами к длине centrum меньше), более выраженным килем. Однако у нас имеется лишь один сравнительный экземпляр *Darevskia saxicola*, и внутривидовая изменчивость позвонков этого вида не изучена. Описываемый позвонок сходен с некоторыми туловищными позвонками *Darevskia derjugini*, но разрушенная передняя часть невральнoй дуги вызывает некоторые сомнения, в связи с чем в видовом названии употреблена вставка cf. (conformis).

Отряд Serpentes Linnaeus, 1758

Семейство Colubridae Oppel, 1811

Подсемейство Natricinae Bonaparte, 1838

Род *Natrix* Laurenti, 1768

Natrix natrix (Linnaeus, 1758)

Материал: vertebrae – 5.

Позвонки (рис. 3л-о) имеют выгнутую невральную дугу, уплощенный снизу centrum и хорошо развитые гипапофизы, что позволяет отнести их к подсемейству Natricinae [5, 13]. В Европе это семейство представлено одним родом *Natrix*, включающим четыре вида, два из которых ныне населяют Восточную Европу: *Natrix natrix* и *Natrix tessellata* [14]. Z. Szyndlar [5] указывал на различия в позвонках этих видов, касающиеся формы их гипапофизов и парапофизальных отростков. Гипапофизы у всех позвонков частично разрушены, что не позволяет оценить их форму. Да и изменчивость обоих этих элементов, как было недавно отмечено [15], не позволяет быть полностью уверенным в идентификации. Однако видовое различие возможно по индексу CL/NAW, предложенному W. Auffenberg [16], где CL – длина centrum, а NAW – ширина невральнoй дуги в самом узком месте. У описываемых позвонков данное отношение колеблется в пределах 1,5–1,63, что характерно для обыкновенного ужа. У обитающего в пределах Восточно-Европейской равнины водяного ужа индекс CL/NAW равен 1,08–1,44 [15].

Обсуждение

Полный список ископаемой герпетофауны из местонахождения Ручей Колябинский выглядит следующим образом: *Triturus cristatus* (Laurenti) aut *Triturus dobrogicus* (Kiritzescu) – 1, *Triturus* sp. – 2, *Bufo bufo* – 4, *Bufo* sp. – 5, Bufonidae indet. – 11, *Hyla orientalis* – 3, *Pelophylax lessonae* – 2, *Pelophylax* sp. – 4, *Rana arvalis* – 3, *Rana* sp. – 4, Ranidae indet. – 25, Anura indet. – 21, *Anguis fragilis* – 6, *Darevskia* cf. *derjugini* (Nikolsky, 1898) – 1, Lacertidae indet. – 1, *Natrix natrix* – 5, *Natrix* sp. – 1, Serpentes – 2. Несмотря на недостаточно хорошую сохранность костей, в коллекции удалось идентифицировать 8 видов холоднокровных животных, что само по себе свидетельствует о благоприятных условиях существования.

В состав перечисленных видов, кроме обычных для нашей территории форм с обширными ареалами, входят две необычные находки: квакши и скальной ящерицы. До настоящего времени на территории Восточно-Европейской равнины в местонахождении Кузнецовка (Тамбовская область) мучкапского возраста была найдена единственная подвздошная кость квакши, определенная как *Hyla* sp. [17]. Вышеописанные кости квакши являются второй по счету находкой в этом регионе.

Артвинская ящерица *Darevskia derjugini* в настоящее время считается эндемиком Кавказа [18], поэтому находка её на таком расстоянии от ареала весьма интересна. Прежде мы уже находили представителей южных форм ящериц далеко за пределами их ареалов [19, 20]. Наиболее вероятно принадлежность этих остатков разноцветной ящурке (*Eremias arguta*) [21]. Эти находки свидетельствуют о значительных изменениях ареалов современных видов и ассоциируются с теплой климатической обстановкой межледниковий во время формирования местонахождений. Принадлежность описанного выше ископаемого позвонка именно артвинской ящерице не вполне достоверна, но весьма вероятно из-за морфологического сходства с современными позвонками этого вида. Во всяком случае, он достоверно не принадлежит ящерицам, ныне обитающим в окрестностях местонахождения.

Несмотря на небольшую коллекцию костей (98), в ней обнаружился экземпляр с аномалией развития: это сросшиеся позвонки лягушки рода *Rana* (рис. 4). Находка свидетельствует о довольно частом появлении аномалий в скелетах бесхвостых земноводных.

Палеогеографическую обстановку во время формирования местонахождения можно предположить на основе анализа экологической приуроченности найденных видов [22–27] и их численных соотношений [28, 29].

Triturus cristatus. Обитает преимущественно в лесной зоне, в широколиственных лесах наиболее многочислен. Из мест зимовок появляется в марте-мае при температуре воздуха 9–10°C и температуре воды 6°C, а размножение начинается обычно при температуре воздуха 10–14°C. На зимовку уходит в сентябре – октябре при температуре воздуха днем 4–6°C и до ночных заморозков.



Рис. 4. Сросшиеся позвонки бурой лягушки: а – сверху, б – снизу.

Triturus dobrogicus. Связан с интразональными биотопами в степных экосистемах. Здесь вид может встречаться в стоячих или слабопроточных водоемах пойменных лесов, на заливных лугах и болотистых участках, каналах и временных водоемах. В Закарпатье обитает только на низменных участках, заселяя открытые биотопы в долинах рек степных и лесостепных участков на высотах, не превышающих 125 м.

Bufo bufo. Обитает в ландшафтах закрытого типа, в широколиственных, смешанных, мелколиственных и хвойных лесах. Кроме них встречается в пойменных биотопах с околородной и луговой растительностью, в основном в весьма влажных и сильно заросших местах. Обширных открытых пространств избегает. После зимовки появляется при температуре воздуха 5–6°C со второй половины марта до конца мая. Активные взрослые и сеголетки встречаются обычно при температурах воздуха 10–20°C, иногда при 24–26°C. На зимовку уходят в конце сентября – начале ноября.

Hyla orientalis. Привязана к лесной зоне, хотя может проникать и в степь. Населяет широколиственные и смешанные леса, кустарниковые насаждения, пойменные луга. Хвойных лесов избегает. Для размножения предпочитают более или менее открытые участки (обычно недалеко от древесных насаждений) со стоячими водоемами. Первые появления квакш на местах нереста приурочены к установлению температуры воздуха 8–12, а воды – 4–6, массовое занятие нерестилищ при 9–10, а начало икрометания с достижением температуры воды 13. Температура воды 6 и воздуха 8 являются критическими для икрометания. Выклев личинок происходит при температуре воды 17–19, период водного развития личинок 45–90 дней. Уход на зимовку совпадает с листопадом.

Pelophylax lessonae. Это водный вид, тесно связанный с лесом и населяющий лиственные и смешанные леса. Обитает в небольших спокойных лесных реках с тихими заводьями, озерах, болотах, старицах. Избегает русел крупных рек и быстрого течения. По лесам и зарослям кустарников проникает в степь. Активные взрослые появляются весной во второй половине апреля – мае при температуре воды выше 8°C, почвы 10°C, размножаются при температуре воды не ниже 16°C. Лягушки становятся неактивными, когда температура падает до 9°C. На зимовку уходят в сентябре-начале октября.

Rana arvalis. Обитает в зонах тундры, лесотундры, леса, лесостепи и степи. Живет в лесах разного типа. В Европе населяет опушки, поляны, болота, луга, поля, заросли кустарников. В тундру и степь проникает вместе с древесной растительностью, в основном по долинам рек. Зимовка завершается в марте-апреле при температуре воздуха 0–16°C и воды 2–6°C. Развитие эмбрионов длится от 5–10 суток до 21, затягиваясь при похолодании. Личинки развиваются от 37 до 93 суток. Головастики предпочитают температуру воды 19,6–26,5°C, хотя на северном пределе распространения вида они развиваются и при более низких средних температурах. Уходу на зимовку в конце сентября – начале ноября предшествуют низкие температуры: 0–4°C.

Anguis fragilis. Обитатель лесов, преимущественно лиственных и смешанных. Ящерица яйцеживородящая. Весной появляется при температуре воздуха 12°C и выше в марте – мае (в зависимости от климата), на зимовку уходит не ранее второй половины сентября.

Darevskia derjugini. Обитает в хвойных и лиственных горных и предгорных лесах Кавказа. Откладка яиц начинается в конце июня и продолжается до конца июля. Молодые появляются в конце июля – начале августа.

Natrix natrix. Этот вид встречается в самых разнообразных, но преимущественно влажных местах. Тяготеет к водоемам. Встречается на большей части европейской России, доходя до 60° с. ш. После зимовки в южных частях ареала уж выходит в начале марта – начале мая. Период активности продолжается до октября – ноября.

В списке видов имеются формы закрытых биотопов (*Bufo bufo*, *Hyla orientalis*, *Anguis fragilis*, *Darevskia derjugini*); интразональные водные формы, из которых *Pelophylax lessonae* обитает в лесных водоемах, а *Natrix natrix* имеет очень широкий спектр обитания; сухопутная форма (*Rana arvalis*) с широким спектром обитания и тритон с неясной видовой принадлежностью, но с большей вероятностью отношения к лесным формам. Формы открытых биотопов полностью отсутствуют (если не учитывать возможность нахождения *Triturus dobrogicus*, современный ареал которого расположен в пределах степной зоны), что позволяет сделать вывод о существовании лесной обстановки во время формирования местонахождения. Однако лес был лиственный или смешанный, с рединами, полянами и высокотравными лугами в палеодолине Дона. Температурный режим был, вероятно, близок современному, но находки южных форм позволяют предположить более высокую среднегодовую температуру.

Заключение

Герпетофауна из лихвинского местонахождения Ручей Колябинский в Касторенском районе Курской области включает остатки представителей пяти видов из четырех семейств земноводных, два вида из двух

семейств ящериц и один вид змей. Её систематический состав свидетельствует о теплой лесной обстановке со среднегодовыми температурами выше современных, что указывает на оптимум межледниковья. Находка костей квакши является второй для территории Восточно-Европейской равнины. Еще интереснее находка предположительно артвинской ящерицы, в настоящее время обитающей на Кавказе. Она свидетельствует о сильных изменениях ареалов животных в течение неоплейстоцена.

В описанной коллекции обнаружили сросшиеся позвонки бурой лягушки, что подтверждает частое появление аномалий развития в скелетах бесхвостых земноводных.

Автор выражает благодарность А. В. Черешинскому за предоставленный для изучения ископаемый материал и результаты лабораторных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ратников, В. Ю. Бесхвостые амфибии позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы и их стратиграфическое и палеогеографическое значение / В. Ю. Ратников. – Воронеж, 1994. – 140 с.
2. Francis, E. The Anatomy of the Salamander / E. Francis. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 381 p.
3. Ratnikov, V. Yu. Comparative Morphology of Trunk and Sacral Vertebrae of Tailed Amphibians of Russia and Adjacent Countries / V. Yu. Ratnikov, S. N. Litvinchuk // Russian Journal of Herpetology. – 2007. – V. 14. – № 3. – P. 177–190.
4. Ratnikov, V. Comparative humeral morphology of some Eurasian tailed amphibians (Amphibia, Urodela) for palaeontological studies / V. Ratnikov // Acta zool. cracov. – 2015. – V. 58. – № 1. – P. 101–119.
5. Szyndlar, Z. Fossil snakes from Poland / Z. Szyndlar // Acta zool. cracov. – 1984. – V. 28. – № 1. – P. 1–156.
6. Ratnikov, V. Yu. Osteology of Russian toads and frogs for palaeontological researches / V. Yu. Ratnikov // Acta zool. Cracov. 2001. – V. 44. – № 1. – P. 1–23.
7. Frost, D. R. Amphibian Species of the World: an Online Reference / D. R. Frost // American Museum of Natural History, New York, USA. – 2019. – Version 6.0 – Режим доступа: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> (дата обращения 15.05.2019).
8. Holman, J. A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe / J. A. Holman. – New York-Oxford: Oxford University Press, 1998. – 254 p.
9. Ратников, В. Ю. Остеологические характеристики надвидовых таксонов жаб и лягушек Восточной Европы / В. Ю. Ратников // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского, Минск, 25–28 сентября 2012 г. – Минск, 2012. – С. 269–273.
10. Vertebral Comparative Anatomy and Morphological Differences in Anguine Lizards With a Special Reference to *Pseudopus apodus* / A. Černanský [et al.] // The Anatomical Record. – 2018. – V. 302. – P. 232–257.
11. An ancient lineage of slow worms, genus *Anguis* (Squamata: Anguinae), survived in the Italian Peninsula / V. Gvoždík [et al.] // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2013. – V. 69. – № 3. – P. 1077–1092.
12. Атлас пресмыкающихся Северной Евразии (таксономическое разнообразие, географическое распространение и природоохранный статус) / Н.Б. Ананьева [и др.]. – СПб: Зоологический институт РАН, 2004. – 232 с.
13. Szyndlar, Z. A review of Neogene and Quaternary snakes of Central and Eastern Europe. Part II: Natricinae, Elapidae, Viperidae / Z. Szyndlar // Estudios geol. – 1991. – V. 47. – P. 237–266.
14. Uetz, P. The Reptile Database / P. Uetz, P. Freed, J. Hosek. – 2019. – Режим доступа: <http://www.reptile-database.org/> (дата обращения 15.05.2019).
15. Ratnikov, V. Fossil remains of *Natrix tessellata* from the Late Cenozoic deposits of the East European Plain / V. Ratnikov, K. Mebert // Mertensiella. – 2011. – № 18. – P. 337–342.
16. Auffenberg, W. The fossil Snakes of Florida / W. Auffenberg // Tulane studies in zoology. – 1963. – V. 10. – № 3. – P. 131–216.
17. Ратников, В. Ю. Новые находки земноводных и пресмыкающихся в опорных мучкапских местонахождениях бассейна Верхнего Дона / В. Ю. Ратников // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Сер. Геология. – 2002. – № 1. – С. 73–79.
18. Туниев, С. Б. Внутривидовая систематика и географическая изменчивость артвинской ящерицы – *Darevskia derjugini* (Nikolsky, 1898) (Reptilia: Sauria) на северо-западе ареала / С. Б. Туниев, С. В. Островских // Современная герпетология. – 2006. – Т. 5/6. – С. 71–92.
19. Ратников, В. Ю. Герпетофауна нижнеплейстоценового местонахождения Вольная Вершина в бассейне Верхнего Дона / В. Ю. Ратников // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Сер. Геология. – 1996. – № 1. – С. 90–93.
20. Ратников, В. Ю. Герпетофауна верхнеплейстоценового местонахождения Еласы в бассейне Волги / В. Ю. Ратников // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборник научных трудов, Вып. 5. – Тольятти, 2001. – С. 81–88.
21. Ратников, В. Ю. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов / В. Ю. Ратников. – Труды научно-исследовательского института геологии Воронеж. гос. ун-та. – Вып. 59. – Воронеж: изд-во Воронеж. ун-та, 2009. – 91 с.
22. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР: учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов / А. Г. Банников [и др.]. – М., 1977. – 415 с.
23. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России / Н. Б. Ананьева [и др.]. – М.: ABF, 1998. – 576 с.
24. Кузьмин, С. Л. Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
25. Орлова, В. Ф. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся / В. Ф. Орлова, Д. В. Семенов. – М., 1999. – 480 с.
26. Пикулик, М. М. Земноводные Белоруссии / М. М. Пикулик. – Минск, 1985. – 191 с.
27. Писанец, Е. М. Амфибии Украины (справочник-определитель земноводных Украины и сопредельных территорий) / Е. М. Писанец. – Киев: Зоологический музей ННПМ НАН Украины, 2007. – 312 с.
28. Ратников, В. Ю. К методике палеогеографических реконструкций по ископаемым остаткам амфибий и рептилий позднего кайнозоя Восточно-Европейской платформы / В. Ю. Ратников // Палеонт. журн. – 1996. – № 1. – С. 77–83.
29. Ratnikov, V. Dynamics of East European modern amphibian and reptile species distribution areas and their potential use in Quaternary stratigraphy / V. Ratnikov // Comptes Rendus Palevol. – 2016. – V. 15. – № 6. – P. 721–730.

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный университет»

Ратников Вячеслав Юрьевич, доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры исторической геологии и палеонтологии
E-mail: vratnik@yandex.ru; Тел.: +7 (473) 220 86 34

Voronezh State University

Ratnikov V. Yu., Doctor of Geological and Mineralogical Sciences, Professor of the Historical Geology and Paleontology Department
E-mail: vratnik@yandex.ru; Tel.: +7 (473) 220 86 34