

## **Современное состояние палеонтологии рукокрылых: основные направления, проблемы и перспективы**

**В.В. Росина**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, ул. Профсоюзная 123, Москва, 117997; *rossina@mail.ru*

В статье обсуждаются современное состояние палеонтологии рукокрылых, описаны основные направления изучения ископаемых остатков, тафономические особенности самих материалов различных возрастов из местонахождений различного генезиса, а также научное применение получаемых результатов. Рассмотрены основные проблемы, с которыми сталкиваются палеонтологи по рукокрылым, а также возможные пути решения этих проблем. Обсуждаются перспективы научного развития палеонтологии рукокрылых и применение достижений для общенаучного прогресса.

Ключевые слова: Chiroptera, палеонтология, тафономия, морфология, окаменелости, палеоген, неоген, плейстоцен

### **ВВЕДЕНИЕ**

Известно, что палеонтология – биологическая наука, изучающая организмы, существовавшие в прошлые геологические периоды. Основная цель палеонтологических исследований – это изучение разнообразия органического мира прошлого, создание систематик и выяснение филогенетических взаимоотношений ископаемых групп, их распространение в пространстве и времени, а также реконструкция их образа жизни и среды обитания.

Для достижения этих целей в основном используются окаменелые ископаемые остатки организмов или их отпечатки. Соответственно, чтобы сохраниться в виде окаменелости, организм должен иметь твердые части тела (скелет, раковину и т. д.) и/или вскоре после смерти оказаться погруженным в среду, защищающее тело от полного разрушения.

Современная палеонтология развивается и успешно кооперирует с другими областями биологических и геологических наук, расширяя спектр используемых методических приемов и техник, и, соответственно, решаемых задач. В результате, наряду с традиционными направлениями палеонтологических исследований, такими как таксономическое и эволюционно-морфологическое изучение ископаемых фаун, палеоэкологические и биостратиграфические исследования, современная палеонтология включает новейшие вполне самостоятельные направления, такие как молекулярная и бактериальная палеонтология, и также исследования в области эволюции древних экосистем и биосферы в целом.

## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИИ РУКОКРЫЛЫХ

Рукокрылые – один из самых таксономически разнообразных и многочисленных в популяционном отношении отрядов млекопитающих, соответственно, в эволюционном плане – одна из самых успешных групп. При этом, это еще и очень древний по своему возникновению среди млекопитающих отряд, который характеризуется ранним появлением в палеонтологической летописи.

Возраст находок самых древних рукокрылых около 54 миллионов лет. Древнейшие рукокрылые представляли собой мелких уже летающих зверьков, питающихся насекомыми. Находки *Icaronycteris* и *Onychonycteris* были сделаны в раннеэоценовом местонахождении Green River штата Вайоминг Америки (Jepsen 1966, Simmons et al. 2008). Оба представителя древнейших рукокрылых детально описаны по прекрасно сохранившимся отпечаткам полных скелетов в речном сланце и по изолированным краниальным фрагментам (Smith et al. 2012: Fig. 2.1, pp. 26; Fig. 2.3, pp. 32). При этом, *Onychonycteris* на настоящий момент является самым примитивным известным представителем рукокрылых, уже обладавшим активным полетом, но при этом еще не развившим способности к эхолокации, и сохранившим когти на концах пальцев передних конечностей. Эта переходная форма, которая позволяет решать вопросы родственных связей отряда рукокрылых среди млекопитающих, изучать происхождение активного полета и эхолокации внутри отряда.

Трудно сказать, каким годом датирована самая первая публикация об ископаемых рукокрылых, но одни из ранних работ, включающих описание ископаемых видов появились уже в конце 19 века. Именно тогда начались планомерные исследования найденных костных фрагментов и даже отпечатков целых скелетов. Одни из самых ранних морфологических описаний древних рукокрылых были сделаны во Франции, например, из палеогенового местонахождения Quercy (эоцен и олигоцен; Filhol 1877; Revilliod 1917, 1919, 1920) и ряда неогеновых местонахождений (La Grive; Gaillard 1899, Deperet 1892; Vieux Collonges; Deperet 1892; Anwil; Revilliod 1919). На данный момент палеонтология рукокрылых активно развивается, и ежегодно учеными многих стран мира описываются находки ископаемых рукокрылых самого разного возраста из различных уголков планеты.

По возрасту анализируемых ископаемых в современной палеонтологии рукокрылых можно выделить нижеследующие направления.

**Исследования антропогенных материалов по рукокрылым** – голоцен-плейстоцен (2.58 млн л. н. – современность). Материалы этого возраста зачастую имеют хорошую сохранность, морфологически мало отличаются от современного материала, что существенно облегчает их диагностику и работу с ними. Материал не редко массовый и хорошо стра-

тифицированный. Возможно применение молекулярных методов генетического анализа ископаемых остатков.

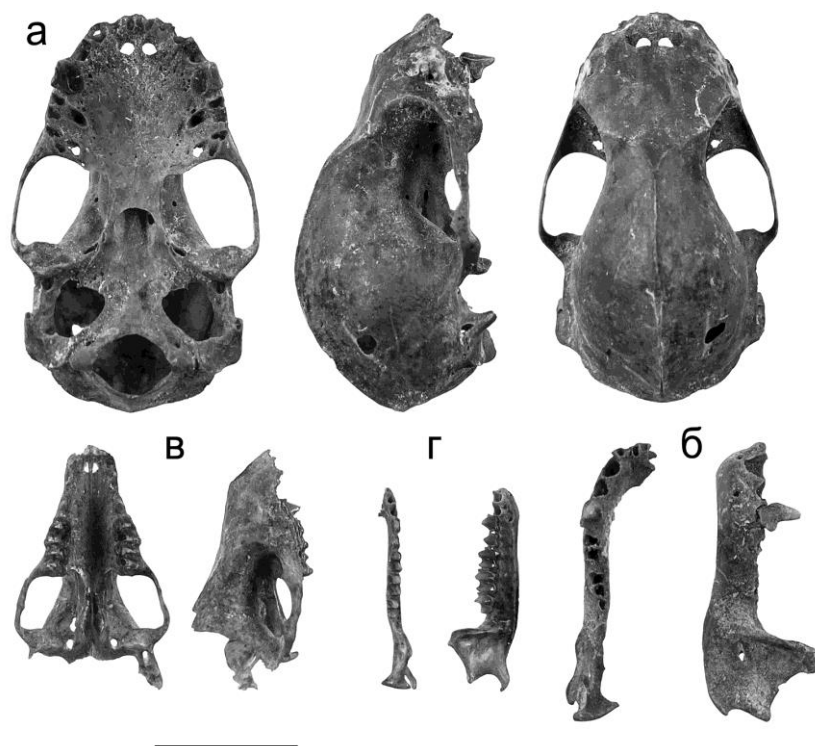


Рис. 1. Плейстоценовые Phyllostomidae из пещерного местонахождения Эль-Аброн (Куба): *Artibeus anthonyi*, а – череп с P4 (ПИН № 5807/1022), вид снизу, сбоку и сверху; б – фрагмент левой челюсти с p4 (ПИН № 5807/1034), вид с окклюзивной и с латеральной стороны; *Macrotus waterhousei*, б – череп с поврежденной черепной коробкой (ПИН № 5807/1001), вид снизу и сбоку; в – фрагмент правой челюсти без однокорневых зубов (ПИН № 5807/1009), вид с окклюзивной и с латеральной стороны. Масштаб = 10 мм.

Fig. 1. Pleistocene Phyllostomidae from the El-Abron cave site (Cuba): *Artibeus anthonyi*, а – skull with P4 (PIN № 5807/1022), under lateral and upper views; б – fragment of left mandible with p4 (PIN № 5807/1034), occlusial and lateral views; *Macrotus waterhousei*, б – skull with damaged brain case (PIN № 5807/1001), under and lateral views; в – right mandible fragment without single-root teeth (PIN № 5807/1009), occlusial and lateral views. Scale bar = 10 mm.

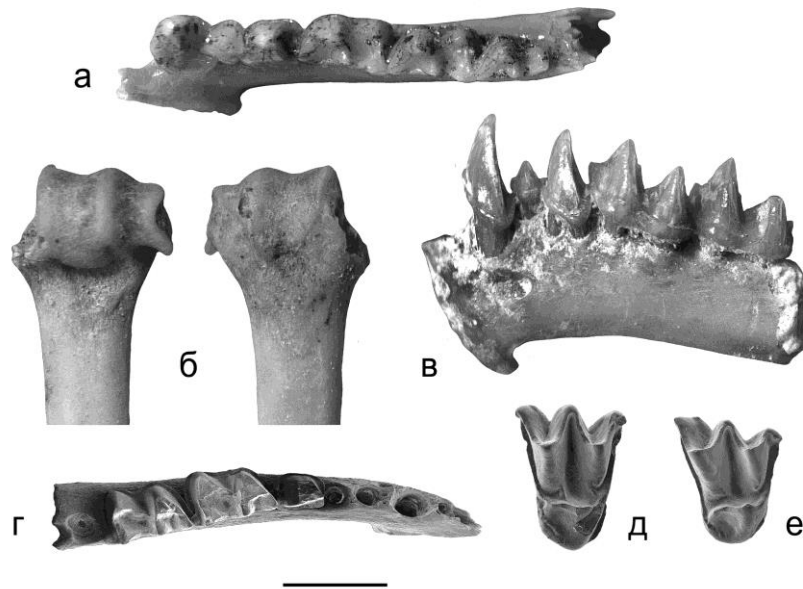


Рис. 2. Плейстоценовые рукокрылые из палеолитических местонахождений Горного Алтая, Россия: а – *Murina hilgendorfi*, Денисова пещера, фрагмент правой нижней челюсти с с-м3 (ПИН № ), вид со стороны окклюзии; б – *Plecotus* sp., Денисова пещера, дистальный фрагмент правой плечевой кости (ПИН № ), вид спереди и сзади; в – *Vespertilio murinus*, Денисова пещера, фрагмент левой нижней челюсти с с-м2 (ПИН № ), вид с латеральной стороны; г-е – *Myotis* cf. *schaubi*, Усть-Канская пещера, г – фрагмент левой нижней челюсти с р4-м2 (ПИН № 4837/62), вид со стороны окклюзии; д – правый М2 (ПИН № 4837/60), вид со стороны окклюзии; е – правый М1 (ПИН № 4837/59), вид со стороны окклюзии. Масштаб = 1 мм.

Fig. 2. Pleistocene bats from the Paleolithic sites of the Mountain Altai, Russia: а – *Murina hilgendorfi*, Denisova cave, right mandible fragment with с-м3 (PIN № ), occlusial view; б – *Plecotus* sp., Denisova cave, distal fragment of right humerus (PIN № ), front and back views; в – *Vespertilio murinus*, Denisova cave, left mandibular fragment with с-м2 (PIN № ), lateral view; г-е – *Myotis* cf. *schaubi*, Ust'-Kansk cave, г – left mandible fragment with р4-м2 (PIN № 4837/62), occlusial view; д – right M2 (PIN № 4837/60), occlusial view; е – right M1 (PIN № 4837/59), occlusial view. Scale = 1 mm.

*Сохранность*: краниальные и посткраниальные фрагменты, целые черепа и даже целые скелеты в сочленении, нередко мумии для голоценовых находок (рис. 1-2).

Местонахождения в основном карстового генезиса, известны повсеместно в Европе, Азии и Америке. На территории России позднечетвертичные местонахождения известны, например, на Урале, Алтае, Кавказе и Дальнем Востоке (Стрелков 1968; Оводов 1972, 1974, 1999; Росина 2004 а,б; Rossina 2006; Росина, Барышников 2006; Rosina 2012). Большинство пещер на территории России, населенных рукокрылыми, являются потенциальными источниками их ископаемых остатков.

*Решаемые научные задачи:* реконструкция динамики развития фаун конкретных территорий и изучение биотических факторов ее определяющих; трофические связи между элементами биот в небольшие временные отрезки прошлого, палеогеографические феномены, связанные с динамикой ареалов и миграционными процессами, история взаимодействия сообществ рукокрылых с человеческими сообществами; использование данных по конкретным группам в комплексных палеоклиматических реконструкциях природных обстановок недалекого прошлого.

**Исследования неогеновых материалов** – плиоцен-миоцен (23.03-2.58 млн. л.). Известные миоценовые рукокрылые морфологически хорошо отличаются от современных родственных или близких современных форм, нередко демонстрируют примитивные состояния важных диагностических признаков, при этом часто их морфология мозаично сочетает примитивные и прогрессивные признаки. Материал, как правило, хорошо стратифицированный и нередко массовый, особенно из карстовых местонахождений, (например, Podlesice в Польше: Wołoszyn 1987; Rosina, Kruskop 2011). Относительно богатые сообщества рукокрылых из флювиатильных местонахождений также известны (например, из позднемиоценовых местонахождений Украины: Rosina, Sinitsa 2014; или раннемиоценовых местонахождений Германии: Rosina, Rummel 2017 и др.). Применение молекулярных методов генетического анализа ископаемых остатков невозможно, по крайней мере – на современном уровне развития технологии.

*Сохранность:* материалы, происходящие из местонахождений самого различного генезиса, имеют различную сохранность, зачастую представлены изолированными зубами, фрагментами челюстей и посткраниальных костей (рис. 3 б-е). Однако, существуют коллекции миоценовых рукокрылых, в которых обильно представлены полные черепа с нижними челюстями в сочленении (рис. 3 а).

Большинство плиоценовых и миоценовых местонахождений в Европе, включающих остатки рукокрылых, имеют карстовое происхождение (Wołoszyn 1987, Rosina, Rummel 2012, 2019). Местонахождения, формирование костеносых слоев которых связано с водными отложениями, существенно более редки, но также повсеместно встречаются на территории современной Европы (Австрия: Ziegler 1998; Германия: Ziegler 2000a,

Rosina, Rummel 2017; Франция: Baudelot 1972, Mein 1999; Венгрия: Rosina et al. 2015; Чехия: Horáček 2001 и др.). На территории России неогеновые местонахождения с остатками редки, на настоящий момент известен единственный нижнечелюстной фрагмент вида *Vespertilio* cf. *villanyiensis*, описанный из позднемиоценового некарстового местонахождения Морская 2 (около г. Таганрог, р-н Азовского моря, Rossina et al. 2006: Fig. 1, pp. 127) и несколько изолированных зубов из того же региона (Tesakov et al. 2017).

*Решаемые научные задачи:* изучение эволюции отряда на фоне флюктуаций климатических обстановок в неогеновые периоды; использование этих данных для общеклиматических реконструкций прошлого; систематическое и филогенетическое изучение предковых форм отряда, а также их адаптивного развития, сопровождаемое соответствующими морфологическими изменениями; палеогеографические феномены и вопросы континентального расселения; использование полученных данных в биостратиграфических исследованиях и для целей корреляции неогеновых континентальных отложений, калибровка филогенетических реконструкций современных родов и некоторых надродовых таксонов.

**Исследования палеогеновых материалов** – олигоцен-эоцен (56-23.03 млн. л.). Древнейшие рукокрылые морфологически как правило сильно отличаются от родственных или близких современных форм, и демонстрируют примитивные состояния морфологических признаков. Материал, за редким исключением, немногочисленный, но, как правило, хорошо стратифицированный. Применение молекулярных методов генетического анализа ископаемых остатков невозможно.

*Сохранность:* многие эоценовые рукокрылые известны по хорошо сохранившимся отпечаткам целых скелетов и черепов в сочленении (Smith et al. 2012), морфологическое изучение которых позволило в деталях реконструировать облик животных. Эоценовые и олигоценые рукокрылые также известны по краниальным фрагментам и зубным рядам (Smith et al. 2012: Рис. 2.8, стр. 40).

Большинство эоценовых находок рукокрылых были сделаны в некарстовых местонахождениях, а в отложениях, формировавшихся в водных условиях, таких как каменноугольные отложения (местонахождение Vastan Mine в Индии: Smith et al. 2007), речные и озерные сланцы (Green River, Америка: Simmons et al. 2008; Jebel Qatrani Formation, Fayum Depression, Египет: Gunnell et al. 2008), а также горючие сланцы (Messel Formation, Германия: Revilliod 1917). Позднеэоценовые и олигоценые рукокрылые хорошо известны также из карстовых местонаждений Европы (Scherzinger et al. 2005; Ziegler 2000b) и Китая (Ravel et al. 2014).

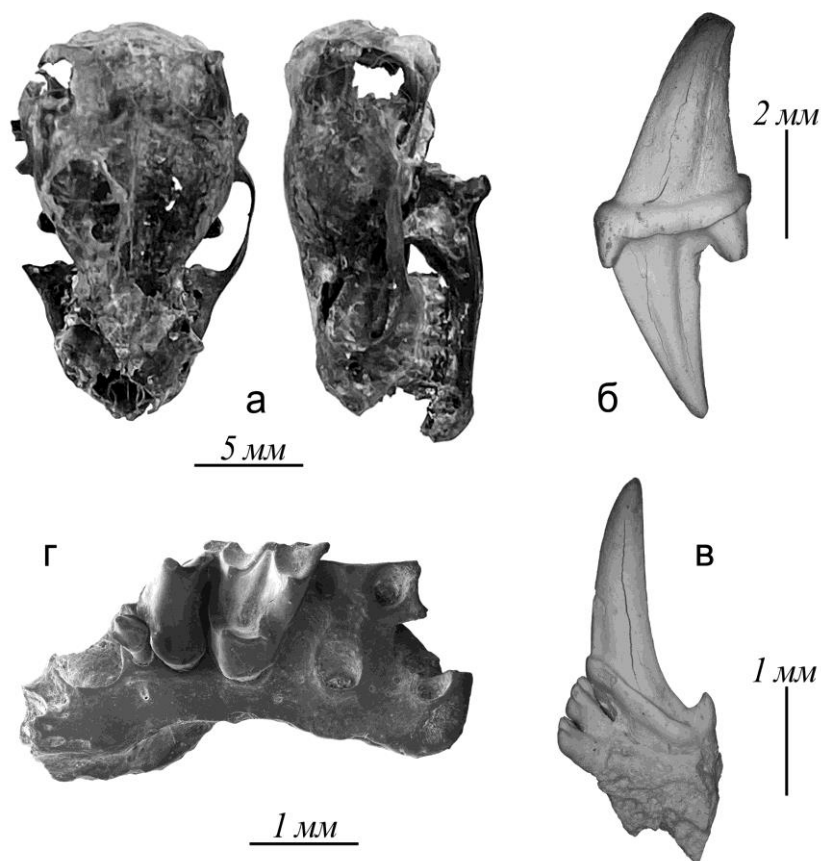


Рис. 3. Миоценовые рукокрылые Европы: а – *Tadarida engesseri*, Goldberg 8, Германия, череп в сочленении с нижней челюстью, (коллекция М. Rummel: Gb8/1122), вид сверху и сбоку; б-в - *Megaderma franconica*, Petersbuch 28, Германия, б - правый верхний клык (NMA/2058-0729), вид с лингвальной стороны, в – фрагмент правой нижней челюсти с клыком и резцами, (коллекция М. Rummel: P28/0710), вид с лингвальной стороны; г – *Pipistrellus semenovi*, Алтестово 5, Украина, фрагмент левой верхней челюсти с P2, P4 и M1, голотип, (Ch/379), вид снизу.

Fig. 3. Miocene bats of Europe: а – *Tadarida engesseri*, Goldberg 8, Germany, skull with mandible connected, (M. Rummel's collection: Gb8/1122), upper and lateral views; б-в - *Megaderma franconica*, Petersbuch 28, Germany, б – right upper canine (NMA/2058-0729), lingual view, в – right mandible fragment with canine and incisors, (M. Rummel's collection: P28/0710), lingual view; г – *Pipistrellus semenovi*, Alttestovo 5, Ukraine, left maxilla fragment with P2, P4 and M1, holotype, (Ch/379), view from below.

В целом, наиболее богатые фауны древнейших рукокрылых известны в территории Америки, Европы, Индии, Китая и Австралии. Редкие остатки олигоценовых рукокрылых известны с территории современного Казахстана (Зайсанская впадина: Габуня, Габуня 1987).

*Решаемые научные задачи:* палеоэкологические реконструкции целых комплексов биотопов окружений местонахождений, их эволюция и факторы ее определяющие; палеоклиматические реконструкции; систематика и филогения древнейших рукокрылых; морфологические исследования и реконструкции образа жизни отдельных предковых таксонов; палеогеографические модели расселения отряда и вопросы центров его происхождения, калибровка филогенетических реконструкций современных семейств, надсемейств и подотрядов.

#### ПРОБЛЕМЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ РУКОКРЫЛЫХ

**Проблемы тафономического характера** – одни из значимых проблем, влияющих на полноту палеонтологической летописи рукокрылых.

За исключением уникальных некарстовых местонахождений эоцена и олигоцена, из которых известны отпечатки целых скелетов рукокрылых, и субрецентных голоценовых остатков, в основном палеонтологи имеют дело с довольно разрозненными и поврежденными костными фрагментами ископаемых рукокрылых. Как правило, неогеновый материал представлен изолированными зубами, фрагментами челюстей и костей конечностей, что обусловлено не только особенностями формирования тафоценозов (перенос водными потоками, переотложения и пр.), но и особенностями скелета самих животных. Как и в случае с птицами, рукокрылые имеют облегченный скелет в целом, что позволяет им летать. Однако, это же обстоятельство определяет чрезвычайную хрупкость костных остатков рукокрылых, которые нередко полностью разрушаются в процессе фоссилизации, и лишь в определенных тафономических условиях возможно их успешное захоронение и последующая минерализация.

Известно много местонахождений различного возраста и, как правило, карстового генезиса, включающие богатейшие материалы по мелким млекопитающим. Однако, далеко не все они включают остатки рукокрылых. Известно, что основным источником накопления костного материала во многих захоронениях являются погадки дневных и ночных пернатых хищников, некогда обитавших в районе местонахождения. В современности рукокрылые также становятся жертвами хищных птиц, но существенно реже грызунов или насекомыхоядных, костные остатки которых составляют основную часть таких тафоценозов.

Поэтому накопление костного материала погибших рукокрылых с его последующей фоссилизацией преимущественно происходит в местах скопления зверьков на зимовках или для вывода потомства. Становится



очевидным, что именно карстовые местонахождения гораздо богаче остатками рукокрылых, поскольку многие виды, как современные, так и более древние, активно использовали и используют карстовые убежища в разные периоды жизнедеятельности. Напротив, находки рукокрылых в местонахождениях водного генезиса более редкие, что подтверждает сделанное заключение.

Следующая трудность является прямым следствием вышеуказанных тафономических проблем. Как было указано, большинство материалов по неогеновым и позднечетвертичным рукокрылым представлено разрозненными челюстями и изолированными зубами. Поэтому палеонтология рукокрылых преимущественно фокусируется на одонтологическом изучении ископаемого материала. Это в свою очередь невозможно без детального сравнительно-одонтологического исследования современных рукокрылых. Известная **проблема однообразия морфологии зубных систем между различными таксонами** и недостаток диагностических одонтологических признаков может существенно затруднять изучение ископаемого материала. Более того, если в случае с современными рукокрылыми для таксономической диагностики возможно выделение и приращение комплекса признаков зубной системы, то в случае с изолированными древними зубами это возможно не часто.

Еще хуже дела обстоят с определением поскраниальных фрагментов, сравнительно-анатомические исследования которых у современных рукокрылых довольно редки. Часто это становится следствием **проблемы плохой представленности сравнительно-анатомического костного материала** по рукокрылым в коллекционных фондах.

Итак, в большинстве случаев основными методами палеонтологии являются чисто морфологические, на основе которых строится классификация и таксономия ископаемых таксонов. Применение молекулярно-генетических методов, которыми во многом руководствуется современная систематика, в палеонтологии если и возможно, то сильно ограничено (опять же по тафономическим причинам). В результате, **полученные палеонтологами классификационные системы иногда трудно сопоставимы с таковыми, полученными методами неонтологии** (сопоставление с молекулярными данными и пр.). А это может привести к разногласиям в понимании эволюционных и филогенетических связей внутри отдельных групп, полученных различными методами, и к ограниченному использованию палеонтологических данных в общебиологических филогенетических построениях.

Важную роль в палеонтологии играют так называемые переходные формы, иллюстрирующие различные этапы эволюции групп. К сожалению, среди ископаемых рукокрылых подобные формы практически неизвестны, если не считать немногочисленные эоценовые виды. Большинство неогеновых рукокрылых хотя и обладают примитивными признака-

ми (например, зубной системы), морфологически все же являются довольно прогрессивными формами для времен прошлого и демонстрируют мозаику прогрессивных и примитивных морфологических признаков. По-видимому, в палеонтологической летописи чаще сохраняются специализированные, эволюционно успешные (тупиковые?) формы рукокрылых, а не более редкие генерализованные таксоны, обеспечивающие дальнейшее эволюционное развитие группы. Такую **специфику эволюционной интерпретации ископаемых форм** необходимо учитывать при использовании палеонтологических данных для общих филогенетических построений.

Одним из важных прикладных аспектов палеонтологических исследований является поиск руководящих форм или видов - остатков ископаемых организмов, характерных для осадочных отложений определённого геологического возраста, позволяющих классифицировать эти отложения и проводить их биостратиграфическую корреляцию. Несмотря на довольно многочисленные палеонтологические находки разновозрастных рукокрылых, и активное их изучение, среди них **очень трудно выделить руководящие формы**. На сегодняшний момент лишь комплексы таксонов рукокрылых, наиболее типичных для палеобиот определенных возрастов, могут служить ориентирами при оценках возраста отложений их содержащих и последующей корреляций таких отложений на более широких территориях. Таким образом, возможно лишь ограниченное использование данных по временному и пространственному распространению ископаемых таксонов рукокрылых для решения задач биостратиграфической корреляции континентальных и морских отложений Земли.

Несмотря ни на что, вышерассмотренные проблемы при палеонтологических исследованиях рукокрылых с развитием науки находят свои решения.

#### ПРИМЕНЕНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ ПАЛЕОНТОЛОГИИ РУКОКРЫЛЫХ

За более 100 лет развития палеонтологии рукокрылых накоплен огромный фактологический материал по ископаемым таксонам, и число новых находок растет с каждым годом. Наряду с накоплением данных об уже известных науке видах, в последние десятилетия были сделаны находки таксонов очень важных для понимания эволюции отряда. Например, были описаны представители новых семейств *Onychonycteridae* Simmons et al., 2008 и *Mixopterygidae* Maitre et al., 2008, позволившие ответить на некоторые ключевые вопросы эволюции рукокрылых. Отметим, что представители практически всех современных семейств рукокрылых найдены в ископаемом состоянии (Eiting, Gunnell 2009; Brown et al. 2019).

В коллекциях Европы некоторые ископаемые таксоны представлены многосотенными выборками экземпляров, предоставляющими достоверные статистические данные о популяционной изменчивости ископаемых

видов. Например, многочисленные коллекционные материалы представителей рода *Hydromops helveticus* (Reveillod, 1920) из среднемиоценовых отложений Steinberg и Goldberg в Германии (Rachl 1983), а также находки этого вида из позднемиоценового местонахождения Anwill в Швейцарии (Engesser 1972), показали наличие выраженного полового диморфизма у этого ископаемого вида молоссид. Таким образом, палеонтологическая летопись хоть и не полна, но в отношении ископаемых рукокрылых довольно хорошо представлена (Eiting, Gunnell 2009; Brown et al. 2019).

Отсутствие же четких переходных форм среди ископаемых рукокрылых компенсируется числом таксонов, демонстрирующих тот или иной морфологический признак в предковом/примитивном состоянии. Более того, внутри одной и тоже же популяции из одного местонахождения разные экземпляры могут демонстрировать переход признака из одного морфологического состояния в другой. Наглядный пример этому – многочисленные остатки палеогеновых молоссид рода *Cuvierimops* из позднеэоценового местонахождения Quercy Франции (Maitre 2014: Рис. 2-3, стр. 153 и 155), отдельные экземпляры которых демонстрируют переход от никталодонтии нижних моляров через субмиотодонтию к миотодонтии – признаку, считающимся прогрессивным для современных молоссид (Maitre 2014: Рис. 6, стр. 152).

Одонтологическое изучение современных рукокрылых в последние десятилетия отошло на задний план, и использование признаков зубной системы не доминирует при современных систематических исследованиях. Однако, благодаря развитию техники, современные описания таксонов сопровождаются хорошим иллюстративным материалом, который применим в качестве сравнительного материала и в палеонтологических исследованиях. Помимо этого, электронные каталоги коллекций рукокрылых, созданные во многих крупных хранилищах и музеях, позволяют палеонтологам использовать фотографии и статистические данные в сравнительно-морфологических исследованиях ископаемых материалов.

Палеонтологические методы обеспечивают надежные морфологические диагнозы для ископаемых таксонов и дают достаточно точные их стратиграфические и возрастные датировки. Это позволяет успешно использовать ископаемые находки по рукокрылым в качестве временных реперов при построении филогенетических реконструкций методами молекулярно-генетической систематики с использованием «молекулярных часов». Современное состояние палеонтологии рукокрылых предоставляет довольно широкий выбор таксонов для подобных исследований.

Зачастую палеонтологический материал по рукокрылым позволяет выделить значимые морфологические признаки (прежде всего одонтологические), отражающие эволюционные изменения групп во времени. Такие признаки могут быть использованы для построений адекватных фи-

логенетических деревьев с учетом данных, полученных палеонтологическими и молекулярными методами (Davalos et al. 2014; Wilson et al. 2016).

Очевидно, что знания, накопленные неонтологами по общей биологии, экологии и питанию современных видов рукокрылых, чрезвычайно важны при интерпретации палеонтологических материалов, их тафономии и реконструкции облика и образа жизни древних видов. При этом, неонтология и палеонтология не могут развиваться независимо, напротив, каждая из областей должна учитывать достижения и наработки другой для наибольшего научного прогресса.

Палеонтология является наукой на стыке биологии и геологии. Дальнейшее таксономическое изучение ископаемых рукокрылых и накопление все большей информации по их распространению, очевидно, будет способствовать более широкому и активному использованию полученных данных для целей общей биоистратиграфии и корреляции континентальных отложений.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рукокрылые – одна из самых успешных групп среди млекопитающих характеризуется ранним появлением в палеонтологической летописи. Древнейшие рукокрылые, например, *Icaronycteris* и *Onychonycteris* появились около 54 миллионов лет назад и представляли собой мелких уже летающих зверьков, питающихся насекомыми. С конца 19 века продолжают интенсивные и планомерные исследования ископаемых рукокрылых.

В современной палеонтологии исследования ископаемых рукокрылых направлены на изучение голоцен-плейстоценовых, неогеновых и палеогеновых материалов из местонахождений различного генезиса. Большинство местонахождений позднечетвертичного и неогенового возраста, включающих богатые материалы по рукокрылым, имеют картовый генезис. Однако, отложения палеогеновых местонахождений с остатками рукокрылых зачастую водного происхождения.

Преимущественно имея дело с изолированными зубами и фрагментами черепа ископаемых рукокрылых, палеонтологи нередко фокусируются на их одонтологическом изучении. В результате, иногда полученные классификационные системы бывают трудно сопоставимы с таковыми, полученными методами современной неонтологии (сопоставление с молекулярными данными и пр.), что может привести к разногласиям в понимании эволюционных и филогенетических связей внутри изучаемого отряда.

Однако, накопленные данные и надежные морфологические диагнозы для ископаемых таксонов позволяет успешно использовать их, например, в качестве временных реперов в молекулярно-генетической система-

тике. Значимые морфологические признаки (прежде всего одонтологические), отражающие эволюционные изменения рукокрылых во времени, используются для построений адекватных филогенетических деревьев с учетом данных полученных палеонтологическим и молекулярным методами. Таким образом, неонтология и палеонтология не могут развиваться независимо, напротив, каждая из областей должна учитывать достижения и наработки другой для наибольшего научного прогресса.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает сердечную благодарность Александру Карэновичу Агаджаняну (ПИН РАН, г. Москва) за плодотворные обсуждения результатов данной работы, а также Сергея Вадимовича Крускопа (Зоологический музей Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова, г. Москва) за мотивацию и поддержку на этапе подготовки публикации.

Особая благодарность д-ру Михаэлю Рюммелю (Вайссенбург, Германия), за любезное предоставление частных коллекционных материалов по рукокрылым в иллюстративных целях (образцы Gb8/1122 и P28/0710). При подготовке иллюстраций были также использованы коллекционные материалы по ископаемым рукокрылым Музея естественной истории города Аугсбург (г. Аугсбург, Германия, коллекционная серия NMA №), Палеонтологического института им. А.А. Борисяка (ПИН РАН, г. Москва, коллекционная серия ПИН №) и Палеонтологического музея Научно-природоведческого музея национальной академии наук Украины (г. Киев, Украина, коллекционная серия NMNHU-P №).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Габуня Л.К., Габуня В. Дж. 1987. О первой находке рукокрылых (Chiroptera) в палеогене СССР. – Сообщения Академии наук Грузинской ССР **126(1)**: 197-200. [Gabinia L.K., Gabinia V.J. About the first record of bats (Chiroptera) in Palaeogene of the USSR. – Communications of the Academy of Sciences of Georgian SSR **126(1)** (in Russian)]
- Оводов Н.Д. 1999. Пещерная гробница алтайских пищух (*Ochotona alpina* Pall.). – В кн.: VI съезд Териологического общества. Тез. докл. М.: Изд-во РАН: 180. [Ovodov N.D. Cave tomb of Altai pikas (*Ochotona alpina* Pall.) – in: VI congress of the Theriological society. Abstracts. Moscow, RAS Publ. house (in Russian)]
- Оводов Н.Д. 1972. Пещерные зимовки летучих мышей в южных районах Сибири. – В кн.: Зоол. проблемы Сибири: Материалы 4 совещания зоологов Сибири. Новосибирск, Наука: 439-440. [Ovodov N.D. Cave hibernation sites of bats in southern regions of Siberia. – in: Zoological problems of Siberia: materials of the 4th conference of Siberian zoologists. Novosibirsk, Nauka (in Russian)]

- Оводов Н.Д. 1974. Субфосильные остатки рукокрылых в пещерах Сибири и Дальнего Востока. – В кн.: Матер. I Всесоюзного совещания по рукокрылым. Л., Изд-во ЗИН АН СССР: 84-90. [Ovodov N.D. Subfossil bat remains in caves of Siberia and the Far East. – in: Materials of the I All-Union bat conference. Leningrad, ZIN Acad. Sci. USSR (in Russian)]
- Росина В.В. 2004а. Голоценовые рукокрылые (Chiroptera; Mammalia) и особенности их тафономии в условиях пещер северо-западного Алтая. – В кн.: Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М., ПИН РАН: 110-118. [Rosina V.V. Holocene bats (Chiroptera; Mammalia) and peculiarities of their taphonomy in cave conditions on the north-west of Altai. – in: Ecosystem changes in Biosphere, Issue 6. Moscow, Paleont. Inst. RAS. (in Russian)]
- Росина В.В. 2004б. Динамика фауны рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) северо-западного Алтая в плейстоцене и голоцене. – В кн.: Сб. Всероссийской конференции молодых ученых «Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты» (г. Екатеринбург 19-23 апреля 2004). Екатеринбург: 208-218. [Rosina V.V. Faunal dynamics of bats (Chiroptera, Mammalia) of the Altai north-west in Pleistocene and Holocene. – in: Mater. Of All-Russian conference of young scientists “Ecological mechanisms of dynamic and stability of biota”. Yekaterinburg. (in Russian)]
- Росина В.В., Барышников Г.Ф. 2006. Плейстоценовое сообщество рукокрылых (Chiroptera, Mammalia) палеолитической стоянки Матузка (Северный Кавказ) и особенности его тафономии. – В кн.: Проблемы экологии горных территорий, материалы конференции. М., Изд-во КМК: 250-266. [Rosina V.V., Baryshnikov G.F. Pleistocene bat community (Chiroptera, Mammalia) of the Paleolithic site Matuzka (North Caucasus) and peculiarities of its taphonomy. – in: Problems of mountainous areas. Materials of conference. Moscow, KMK Ltd. (in Russian)]
- Стрелков П.П. 1968. Остроухие ночницы на Алтае. – Природа 2: 59-61. [Strelkov P.P. Lesser mouse-eared bats on Altai. – Priroda 2 (in Russian)]
- Baudelot S. 1972. Étude des Chiroptères, Insectivores et Rongeurs du Miocène de Sansan (Gers); PhD thesis. – MS, Thèse Université Toulouse, Toulouse, France, 496 pp. (copy in library of The Natural Museum of city of Augsburg)
- Brown E.E., Cashmore D.D., Simmons N.B., Butler R.J. 2019. Quantifying the completeness of the bat fossil record. – Palaeontology 62(5): 1-20.
- Depéret C. 1892. La faune de mammifères Miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) et de quelques autres localités du Bassin du Rhône. – Archives du Museum d'histoire naturelle de Lyon 5: 1-93.
- Eiting T.P., Gunnell G.F. 2009. Global Completeness of the Bat Fossil Record. – Journal of Mammalian Evolution 16: 151-173.
- Engesser B. 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). – Tätigkeitsberichte der Naturforschenden Gesellschaft Baselland 28: 35-364.
- Filhol H. 1877. Recherches sur le phosphorites du Quercy. Étude des fossiles qu'on y rencontre, et spécialement des Mammifères. – Annales des Sciences Géologiques 7(7): 1-220.
- Gaillard C. 1899. Mammifères Miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive-Saint-Alban (Isère). – Archives du Museum d'histoire naturelle de Lyon 7: 1-78.

- Gunnell G. F., Simons E.L., Seiffert E.R. 2008. New bats (Mammalia: Chiroptera) from the late Eocene and early Oligocene, Fayum Depression, Egypt. – *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**(1): 1-11.
- Dávalos L.M., Velasco P.M., Warsi O.M., Smits P.D. & Simmons N.B. 2014. Integrating incomplete fossils by isolating conflicting signal in saturated and non-independent morphological characters. – *Systematic Biology* **63**(4): 582-600.
- Wilson L.A.B., Hand S.J., López-Aguirre C., Archer M., Black K.H., Beck R.M.D., Armstrong K.M. & Wroe S. 2016. Cranial shape variation and phylogenetic relationships of extinct and extant Old World leaf-nosed bats. – *Alcheringa*. 40(4): 509-524.
- Horáček I. 2001. On the early history of vespertilionid bats in Europe: the Lower Miocene record from the Bohemian Massif. – *Lynx*, n. s. **32**: 123-154.
- Jepsen G.L. 1966. Early Eocene bat from Wyoming. – *Science* **154**: 1333-1339.
- Maitre E. 2014. Western European middle Eocene to early Oligocene Chiroptera: systematics, phylogeny and palaeoecology based on new material from the Quercy (France). – *Swiss Journal of Palaeontology* **133**: 141-242.
- Mein P. 1999. The Late Miocene small mammal succession from France, with emphasis on the Rhône valley localities. – In: Agustí, J., Rook, L., Andrews, P. (eds), *The evolution of Neogene terrestrial ecosystem in Europe. Hominoid evolution and climatic change in Europe*. Cambridge, Cambridge Univ. Press: 140-164.
- Menu H., Hand S., Sigé B. 2002. Oldest Australian vespertilionid (Microchiroptera) from the early Miocene of Riversleigh, Queensland. – *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* **26** (2): 319-331.
- Rachl R. 1983. Die Chiroptera (Mammalia) aus den mittelmiozänen Kalken des Nördlinger Rieses (Süddeutschland). Ph.D. thesis, University München (unpublished).
- Ravel A., Marivaux L., Qi T., Wang Y.-Q., Beard K.C. 2014. New chiropterans from the middle Eocene of Shanghuang (Jiangsu Province, Coastal China): new insight into the dawn horseshoe bats (Rhinolophidae) in Asia. – *Zoologica Scripta* **43**: 1-23
- Revilliod P. 1917. Fledermaüse aus der Braunkohle von Messel bei Darmstadt. – *Abhandlungen der Großherzoglich Hessischen Geologischen Landesanstalt zu Darmstadt* **7**: 157-202.
- Revilliod P. 1919. L'état actuel de nos connaissances sur le Chiropteres fossils (Note préliminaire). – *Compte rendu des séances de la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève* **36**: 93-96.
- Revilliod P. 1920. Contribution à l'étude des chiroptères des terrains tertiaires. 2e partie. – *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* **44**: 63-129.
- Rosina V.V., Sinitsa M.V. 2014. Bats (Chiroptera, Mammalia) from the Turolian of Ukraine: phylogenetic and biostratigraphic considerations. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* **272/2**: 147-166.
- Rosina V., Prieto J., Hír J., Kordos L. 2015. First record of bats (Chiroptera, Mammalia) from the Middle Miocene non-karstic site Hasznos (Hungary, Nógrád County). – *Acta Chiropterologica* **17**(2): 283-292.
- Rosina V.V. 2012. *Myotis* cf. *schaubi* and other bats from the Pleistocene of the Central Altai Mts., Russia. – *Vespertilio* **16**: 271-278.

- Rosina V.V., Kruskop S.V. 2011. The validity of the species *Myotis podlesicensis* Kowalski, 1956 (Vespertilionidae, Chiroptera) from the Late Pliocene of Poland. – *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh.* **260/1**: 1-10.
- Rosina V.V., Rummel M. 2017. The new Early Miocene bat records from the Molasse sites of South Germany. – *Fossil Imprint* **73(3-4)**: 227-235.
- Rosina V.V., Kruskop S.V., Tesakov A.S., Titov V.V. 2006. The First Record of Late Miocene Bat from European Russia. – *Acta Zoologica Cracoviensia* **49A(1-2)**: 25-133.
- Rosina V.V., Rummel M. 2012. The bats (Chiroptera, Mammalia) from the Early Miocene of Petersbuch (Southern Germany, Bavaria). – *Geobios* **45(5)**: 463-478.
- Rosina V.V., Rummel M. 2019. The early Miocene Bats (Chiroptera, Mammalia) from the karstic sites of Erkerthofen and Petersbuch 2 (southern Germany). – *Fossil Imprint* **75(3-4)**: 412-437.
- Rosina V.V. 2006. Bats as an indicator of human activity in the paleolithic using the example of Denisova cave, Northwestrn Altai. – *Paleontological Journal* **40(4)**: 494-500.
- Scherzinger A., Franz M., Heizmann E.P.J., Hofmann F. 2005. Neue Spaltenfüllungen aus dem nördlichen Hegau und der Umgebung von Sigmaringen (Westliche Schwäbische Alb). – *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B* **354**: 45.
- Simmons N.B., Seymour K.L., Smith T., Habersetzer J., Gunnell G.F. 2008. Primitive early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. – *Nature* **451**: 818-822.
- Smith T., Rana R.S., Missiaen P., Rose K.D., Sahni A., Singh H., Singh L. 2007. High bat (Chiroptera) diversity in the Early Eocene of India. – *Naturwissenschaften* **94**: 1003-1009.
- Smith T., Habersetzer J., Simmons N.B., Gunnell G.F. 2012. Systematics and paleobiogeography of early bats. In: Gunnell G.F., Simmons N.B. (Eds.), *Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules and Morphology*. Cambridge, Cambridge Univ. Press: 23-66.
- Tesakov A.S., Titov V.V., Simakova A.N., Frolov P.D., Syromyatnikova E.V., Kurshakov S.V., Trikhunkov Ya.I., Sotnikova M.V., Kruskop S.V., Zelenkov N.V., Tesakova E.M., Palatov D.M. 2017. Late Miocene (Early Turolian) vertebrate faunas and associated biotic record of the Northern Caucasus: Geology, palaeoenvironment, biochronology. – *Fossil Imprint* **73(3-4)**: 383-444.
- Wołoszyn B.W. 1987. Pliocene and Pleistocene bats of Poland. – *Acta Palaeontologica Polonica* **32**: 207-325.
- Ziegler R. 1998. Wirbeltiere aus dem Unter-Miozän des Lignit-Tagebaues Oberdorf (Weststeirisches Becken, Österreich): 5. Marsupialia, Insectivora und Chiroptera (Mammalia). – *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **99A**: 43-97.
- Ziegler R. 2000a. The Miocene Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen, 17. Marsupialia, Lipotyphla and Chiroptera (Mammalia). – *Senckenbergiana lethaea* **80(1)**: 81-127.
- Ziegler R. 2000b. The bats (Chiroptera, Mammalia) from the Late Oligocene Fissure Fillings Herrlingen 8 and Herrlingen 9 near Ulm (Baden-Württemberg). – *Senckenbergiana lethaea* **80(2)**: 647-683.



## SUMMARY

Rosina V.V. 2021. Current state of the Chiropteran paleontology: main directions, problems and perspectives. – *Plecotus et al.* **24**: 18–34.

Bats, one of the most successful groups among mammals, are characterized by their early appearance in the paleontological record. The earliest bats, such as *Icaronycteris* and *Onychonycteris*, appeared about 54 million years ago and were small, already flying, insect-eating animals. Since the end of the 19th century, intensive and systematic research into fossil bats has continued.

The modern paleontological studies of fossil bats have focused on Holocene-Pleistocene, Neogene and Paleogene material from localities of different genesis. Most of the Late Quaternary and Neogene localities that include abundant material on bats have a karstic genesis. However, Paleogene deposits with chiropteran remains are often of aquatic origin.

Predominantly dealing with isolated teeth and skull fragments of fossil bat remains, paleontologists often focus on their odontology. As a result, the classification systems obtained are sometimes difficult to compare with those obtained by neontological methods (comparison with molecular data, etc.), which may lead to disagreements in the understanding of the phylogenetic relationships within the Chiroptera.

However, the rich paleontological data and reliable morphological diagnoses for fossil taxa allow their successful use, for example, as temporal markers in molecular genetic systematics. Significant odontological traits reflecting the evolutionary changes of bats over time are used to draw adequate phylogenetic conclusions, considering data obtained by paleontological and molecular methods. Thus, neontology and paleontology cannot develop independently, on the contrary, each field should take into account the achievements and findings of the other for the greatest scientific progress.

**Key words:** Chiroptera, paleontology, taphonomy, morphology, fossils, Palaeogene, Neogene, Pleistocene