

Е. А. Звонок

СТРОЕНИЕ ЧЕРЕПА *PUPPIGERUS NESSOVI* AVERIANOV, 2005 (REPTILIA, TESTUDINES, CHELONIIDAE SENSU LATO) ИЗ СРЕДНЕЭОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ УКРАИНЫ

(Рекомендовано д-ром геол.-минерал. наук В. Н. Шелкоплясом)

У середньоеоценових відкладах місцезнаходження Ікове (Новопсковський район, Луганська область, Україна) знайдено майже неушкоджений череп морської черепахи родини Cheloniidae. Даний матеріал віднесено до *Puppigerus nessovi* на підставі порівняння з іншими Cheloniidae та присутності у тому ж самому шарі зубних кісток вказаного виду. Ця знахідка дозволила уточнити діагноз виду, його екологічну спеціалізацію, стратиграфічне та палеогеографічне розповсюдження.

In the Middle Eocene deposits of Ikovo locality (Novopskov raion, Luhansk region, Ukraine) was found almost undamaged skull of sea turtle of family Cheloniidae. This material has been referred to *Puppigerus nessovi* on the base comparison with other Cheloniidae and the presence of dentaries of indicated species in same layer. This finding allows clarified the diagnosis of species, his ecological specialization, stratigraphic and paleogeographic distribution.

Введение

Черепahi рода *Puppigerus* Cope, 1871 изучены по ископаемым остаткам трех видов. Два вида этого рода – *P. camperi* Gray, 1831 и *P. crassicostratus* Owen, 1849 – были описаны в первой половине XIX в. и известны по ряду хорошо сохранившихся материалов из Англии и Бельгии [14, 17–19]. Третий вид – *Puppigerus nessovi* – был описан А. О. Аверьяновым в 2005 г. по материалам из пограничных лютет-бартонских (средний эоцен) отложений Узбекистана. В диагнозе вида указаны признаки: более длинный, чем у *P. camperi*, нижнечелюстной симфиз, расположенный близко к уровню между foramen dentofaciale majus; сохранение косто-периферальных фонтанелей у половозрелых особей; наличие продольного рогового щитка на пигальной пластинке [6].

Целью данной статьи является уточнение диагноза вида *Puppigerus nessovi* на основании нового материала, уточнение экологической специализации вида, его палеогеографического и стратиграфического распространения.

Материалы и методы

В 2011 г. в небольшом карьере по добыче песка, примерно в 1 км на запад от с. Иково Новопсковского района Луганской области

Украины (49°31'42"N, 39°3'59.5"E; далее – местонахождение Иково) в ходе раскопок автором был найден почти целый череп (без нижней челюсти) *Puppigerus nessovi* высокой степени сохранности (рис. 1). Наиболее вероятный возраст костеносного слоя (чередующиеся желтые кварцевые пески и песчаники), вмещающего данный материал, – раннелютетский [3]. В этих же слоях найдены многочисленные костные остатки хрящевых и костистых рыб, крокодилов, других форм черепах, а также птиц [1, 3, 4, 8, 15].

Ранее автором, совместно с И. Г. Даниловым, Е. В. Сыромятниковой и Н. И. Удовиченко, было проведено исследование ряда материалов морских черепах из местонахождения Иково. Вот некоторые результаты работы: одна из зубных костей соответствует диагнозу *Puppigerus nessovi*, часть других, с признаками возрастной изменчивости (относительная длина симфиза увеличивается синхронно с увеличением размера этих костей), ассоциированы с этим видом.

Сокращения наименований учреждений: NHM, Музей естественной истории (Natural History Museum), Лондон, Великобритания; IRSNB, Королевский институт естественных наук Бельгии (Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique), Брюссель, Бельгия; ZIN PH, Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия.

© Е. А. Звонок, 2013

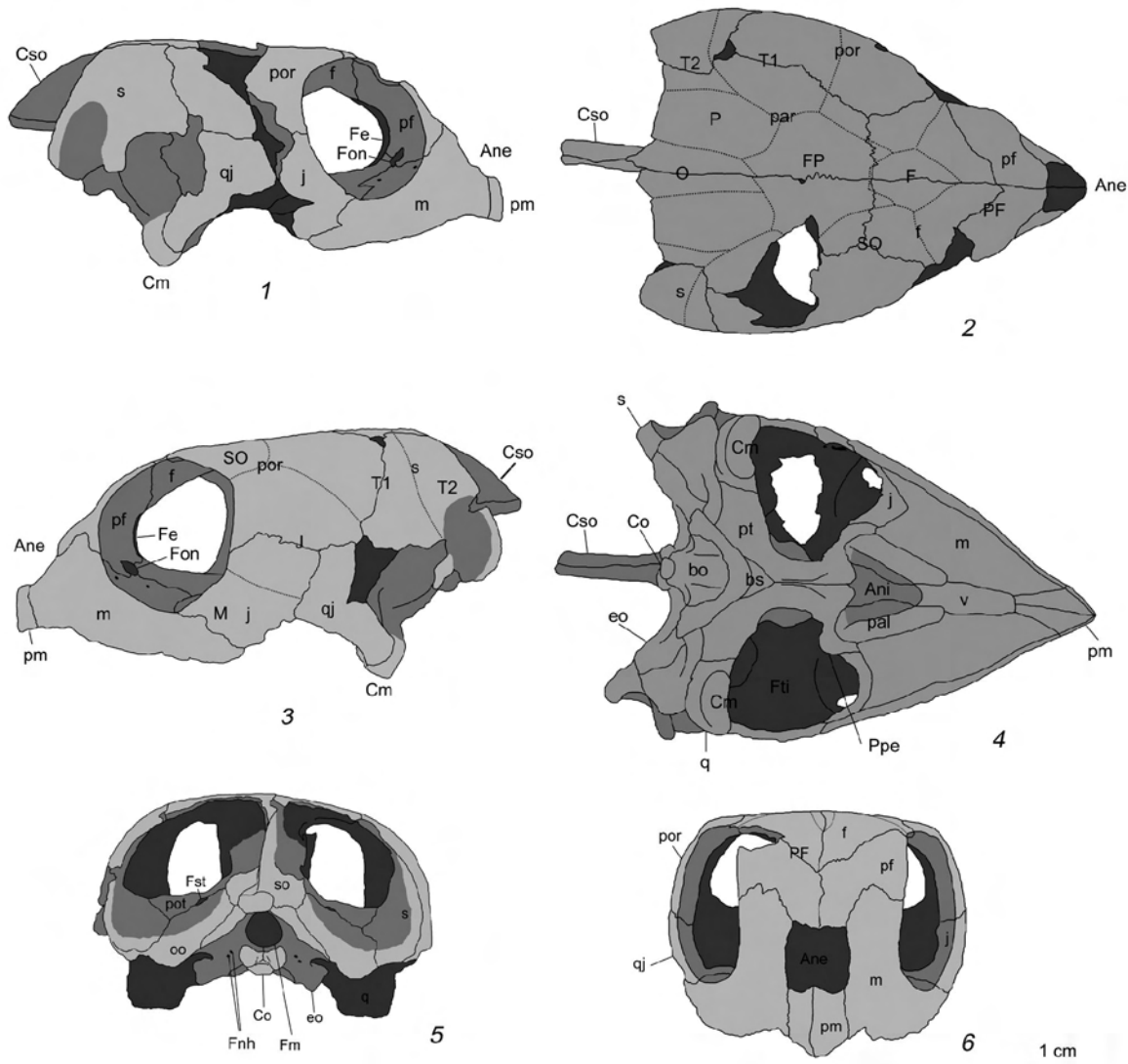


Рис. 1. Череп *Puppigerus nessovi* ZIN PH 53/145: 1 – вид справа; 2 – вид сверху; 3 – вид слева; 4 – вид снизу; 5 – вид сзади; 6 – вид спереди

Обозначения: Ane – наружное носовое отверстие, Ani – хоана, bo – основная затылочная кость, bs – базисфеноид, Cm – нижнечелюстной мышцелок, Co – затылочный мышцелок, Cso – crista supraoccipitalis, eo – боковая затылочная кость, f – лобная кость, F – лобный щиток, Fe – fissura ethmoidalis, Fm – foramen magnum, Fnh – foramen nervi hypoglossi, Fns – foramen nervi spinalis, Fon – foramen orbito-nasale, FP – лобно-теменной щиток, Fst – foramen stapedio-temporale, Fti – fossa temporalis inferior, j – скуловая кость, J – скуловой щиток, m – верхнечелюстная кость, M – челюстной щиток, O – затылочный щиток, oo – задняя ушная кость, P – теменной щиток, pal – небная кость, par – теменная кость, pf – предлобная кость, PF – предлобный щиток, pm – предчелюстная кость, por – заглазничная кость, pot – передняя ушная кость, Ppe – эктоптеригоидный отросток, pt – крыловидная кость, q – квадратная кость, qj – квадратно-скуловая кость, s – чешуйчатая кость, so – верхняя затылочная кость, SO – надглазничный щиток, T1 – передний височный щиток, T2 – задний височный щиток, v – сошник

Сравнительный материал. Используются данные по следующим таксонам: Cheloniidae sensu lato – *Argillochelys cuneiceps* Owen, 1849 ([19], фотография NHM 41636, предоставленная Р. Хираямой); *Itiochelys rasstrigin* Danilov et al., 2010 [9]; *Puppigerus camperi* Gray, 1831

[18 (изображения IRSNB R 16, 17, 18, 19), 19]; *P. crassicosatus* Owen, 1849 [14, 18, 19]; *Tasbacka aldabergeni* Nessov, 1987 [2]; *T. ouledabdounensis* Tong et Hirayama, 2002 [22].

Место хранения материала. Зоологический институт Российской акаде-

мии наук, Санкт-Петербург, Россия; палео-герпетологическая коллекция (ZIN PH).

Результаты и их обсуждение
Систематика

Отряд Testudines Linnaeus, 1758
Подотряд Cryptodira Cope, 1868
Семейство Cheloniidae Oppel, 1811 sensu lato
Род *Puppigerus* Cope, 1871
Puppigerus nesso Averianov, 2005

Материал. ZIN PH 53/145, череп без нижней челюсти (рис. 1).

Диагноз (дополненный). Вид рода *Puppigerus*, который отличается от других видов большей шириной предлобных и лобных костей; кроме того, отличается от *P. camperi* более длинным нижнечелюстным симфизом, достигающим уровня foramen dentofaciale majus, сохранением косто-периферальных фонтанелей у взрослых особей и наличием продольных роговых борозд на пигальной пластинке; от *P. crassico*status – более коротким вторичным костным небом и узкими крыловидными костями.

Описание и сравнение. *Общий вид.* Череп длиной 67 мм, почти целый, отсутствует лишь фрагмент крыши черепа справа, включающий части теменной, заглазничной, скуловой и квадратноскуловой костей, также повреждены правая предлоб-

ная и левая квадратноскуловая кости, присутствуют менее значительные повреждения (см. описания отдельных костей).

При виде сверху череп треугольной формы, удлинённый; лицевой отдел черепа заострен, его длина составляет примерно половину длины черепа; предглазничная часть черепа относительно короткая. Ширина ZIN PH 53/145 на уровне контактов верхнечелюстных и скуловых костей и длина его лицевого отдела в пределах соответствующих характеристик черепных материалов *P. camperi* (см. таблицу). В то же время ширина ZIN PH 53/145 и относительная длина его лицевого отдела отличаются от этих характеристик черепа *P. crassico*status; относительная длина предглазничной части черепа немного меньше, чем у других видов этого рода (см. таблицу).

При виде сбоку череп относительно высоких, высота ZIN PH 53/145 близка к IRSNB R 17 и *P. crassico*status (см. таблицу). Относительная длина предчелюстной + верхнечелюстной костей при виде сбоку немного меньше, чем у *P. camperi* и немного больше, чем у *P. crassico*status (см. таблицу).

Наружное носовое отверстие небольшое, прямоугольной формы, ориентировано антеродорзально, его нижний край расположен примерно на уровне нижних краев

Некоторые морфометрические характеристики костей черепа *Puppigerus* [16, 20, 21]

Характеристика	Материал	ZIN PH 53/145	IRSNB R 16	IRSNB R 17	IRSNB R 18	IRSNB R 19	<i>P. crassico</i> status
Отношение ширины черепа на уровне контактов верхнечелюстных и скуловых костей к кондиллобазальной длине черепа		0,58	0,57	0,51	0,58	0,54	> 0,65
Отношение длины лицевого отдела черепа к верхней длине черепа		0,49	0,44	0,60	0,53	0,51	0,40
Отношение длины предглазничной части черепа к верхней длине черепа		0,20	0,21	0,26	0,25	0,22	0,24
Отношение высоты черепа на уровне пересечения контактов лобных и теменных костей к кондиллобазальной длине		0,48	?	0,45	?	?	> 0,47
Отношение общей длины скуловой и квадратноскуловой к общей длине предчелюстной и верхнечелюстной кости при боковом виде		0,73	0,69	0,61	0,48	0,59	?
Отношение длины неба (до уровня наружного крыловидного отростка) к кондиллобазальной длине черепа		0,58	0,61	0,57	0,58	0,60	0,67
Отношение расстояния между передним краем черепа и передним краем хоаны к кондиллобазальной длине черепа		0,39	0,51	0,52	0,50	0,44	0,67

глазниц. Такой же размер, форма и положение наружного носового отверстия наблюдаются у *P. camperi*.

Глазницы крупные, почти круглые, ориентированы латерально и немного вперед, при виде сверху дно глазницы почти не видно. При виде сбоку нижний край верхней челюсти S-образно изогнут; верхний край нижней височной вырезки примерно достигает уровня нижнего края глазницы. ZIN PH 53/145 отличается от *P. camperi* более высокой щечной вырезкой и более латерально ориентированными глазницами; от *P. crassicostatus* – в еще большей степени латерально ориентированными глазницами.

Вторичное костное небо сильно развито. Эта характеристика находится в пределах индивидуальных вариаций *P. camperi* (см. таблицу). Срединный желоб на поверхности и вздутия по бокам от него очень слабо выражены, при виде снизу не видны (только прощупываются). Расстояние между передним краем черепа и передним краем хоаны составляет 39% кондилобазальной длины черепа. Такое расположение хоаны находится за пределами вариаций *P. camperi* (см. таблицу). Форма хоаны промежуточная между аркообразной и треугольной. Область хоаны (прилегающие к ней части неба) не образует вздутия, видимого при виде сзади. Такая форма хоаны и ее области характерна для ювенильных *P. camperi* и не свойственна *P. crassicostatus*, у которого хоана шире и ее область образует вздутие, видимое при виде сзади.

Роговые щитки. На крыше черепа видны следы следующих роговых щитков: одной пары предлобных, непарных лобного, лобно-теменного и затылочного, по одной паре теменных, надглазничных, скуловых и челюстных, двух пар височных. Предлобные щитки расположены на предлобных костях и антеролатеральных частях лобных костей. Лобный щиток небольшой, шестиугольной формы, находится в постеромедиальных частях лобных костей и слегка заходит на антеромедиальные части теменных костей. Лобно-теменной щиток расположен на антеромедиальных частях теменных костей, а два его передних выступа охватывают лобный щиток и заходят на лобные кости. Удлиненные теменные щитки находятся в задних частях теменных костей и разделяются за-

тылочным щитком, расположенным в задних медиальных частях теменных костей. Надглазничные щитки расположены на постеролатеральных частях лобных, антеролатеральных частях теменных и антеромедиальных частях заглазничных костей. Скуловые щитки покрывают латеральные (нижние) части заглазничных и медиальные (верхние) части скуловых и квадратноскуловых костей. Челюстные щитки находятся на нижних частях скуловых костей. Передняя пара височных щитков расположена на боковых частях теменных, постеромедиальных частях заглазничных и передних частях чешуйчатых костей; задняя пара – на задних частях чешуйчатых костей. Описанное расположение и форма роговых щитков на крыше черепа ZIN PH 53/145 сходны с таковыми IRSNB R 16, 18. Сравнение с *P. crassicostatus* невозможно из-за отсутствия данных о роговых щитках черепа этого вида.

Предлобные кости (*praefrontalia*). Левая предлобная кость целая, правая повреждена в задней части. Вместе эти кости образуют V-образную фигуру при виде сверху. Длина контакта предлобных костей составляет почти половину их общей длины. Совместная ширина этих костей у заднего края немного больше их длины. При виде сверху передний край предлобных костей формирует верхний край наружного носового отверстия; боковые края формируют антеродорзальные края глазниц; сзади контактируют с лобными. При виде спереди предлобные кости сверху контактируют с лобными, в нижнебоковом направлении – с челюстными, в нижнем – формируют верхние половины *foramina orbito-nasale*, в нижневнутреннем направлении контактируют с небными костями и сошником; во внутреннем направлении формируют боковые края *fissura ethmoidalis*, которые преобразовываются в задней части кости в парасагиттальные гребни. Предлобные кости отличаются от всех изученных материалов *P. camperi* большей шириной относительно ширины лицевой части черепа на уровне глазниц. Сравнение с изображением *P. crassicostatus* [19] не проводилось, так как Р. Лидеккер отметил, что провести границу между костями в этом регионе невозможно [14].

Лобные кости (*frontalia*). Наружная поверхность обеих костей повреждена в перед-

ней части лобного щитка. Правая кость немного длиннее левой. Вместе кости образуют пятиугольник при виде сверху. Длина контакта лобных костей равна максимальной длине предлобных. Совместная ширина лобных костей на уровне их глазничных краев равна длине глазницы. При виде сверху их передние части вклиниваются между предлобными, небольшая часть каждой лобной кости сбоку формирует участок верхнего края глазницы, постеролатерально лобные кости контактируют с заглазничными костями, а сзади – с теменными костями. На нижней поверхности каждой кости расположена средняя часть парасагиттального гребня. Лобные кости ZIN PH 53/145 близки по форме с таковыми у *P. camperi*, однако их стороны, образующие края глазниц, очень небольшие – как у *Argillochelys cuneiceps*. Сравнение с *P. crassicostatus* невозможно по той же причине, что и у предлобных. Совместная ширина лобных костей на уровне их глазничных краев относительно длины глазницы (1:1) больше, чем у *P. camperi* (1:0,88-0,91).

Теменные кости (parietalia). Левая теменная кость целая, у правой отсутствует фрагмент бокового края. Максимальная ширина теменных костей (на уровне контакта заглазничной и чешуйчатой костей) почти равна длине их срединного контакта. При виде сверху средняя часть медиального шва теменных костей сильно извилистая. Передний край каждой теменной кости (для контакта с лобной костью) прямой; боковой в месте контакта с заглазничной костью выпуклый, а в месте контакта с чешуйчатой вогнут, образуя сужение почти под прямым углом в этом месте; задний (свободный) край слегка вогнут. При виде снизу на небольшом участке в передней части продолжается парасагиттальный гребень, сзади переходящий в *processus inferior parietalis*, который вентрально контактирует с крыловидной, заднеушной и верхнезатылочной костями. Теменные кости ZIN PH 53/145 сходны с таковыми IRSNB R 16 наличием резкого сужения (почти под прямым углом) в месте на пересечении контактов с заглазничной и чешуйчатой костями (у IRSNB R 17–19 не наблюдается). Подобное сужение также видно на неповрежденной в этом месте правой теменной кости *Tasbacka aldabergeni* (ZIN PH 34/12175), в то время как отсутству-

ет у других использовавшихся для сравнения палеоценовых и эоценовых хелониид.

Заглазничные кости (postorbitalia). Левая кость почти целая (нет лишь небольшого фрагмента заднего края), у правой отсутствует большой фрагмент в средней части. Спереди заглазничная кость образует постеродорзальный край глазницы, медиально контактирует с лобной костью в передней трети и с теменной костью сзади, латерально со скуловой костью спереди и с квадратноскуловой костью сзади и сзади с чешуйчатой костью. В нижней части кости, вдоль края глазницы имеется рудиментарный антеровентральный отросток. На внутренней поверхности заглазничной кости вдоль края глазницы расположен высокий гребень, переходящий на скуловую кость. Высота заглазничной кости ZIN PH 53/145 при виде сбоку меньше, чем у *P. camperi*. Форма заглазничной кости ZIN PH 53/145 отличается от таковой *P. camperi* присутствием рудиментарного антеровентрального отростка. Данный отросток развит примерно, как у видов рода *Tasbacka*, и значительно меньше, чем у *Itlochelys rasstrigin*.

Скуловые кости (jugalia). Левая кость целая, у правой отсутствуют фрагменты заднего края. При виде сбоку кость имеет форму четырехугольника с острыми антеровентральным и постеродорзальным углами, спереди образует постеровентральный край глазницы, антеролатерально контактирует с верхнечелюстной костью, постеролатерально образует большую часть переднего края нижней височной вырезки, сзади контактирует с квадратноскуловой костью, а медиально (сверху) с заглазничной костью. При виде снизу скуловая кость образует небольшой (задний) участок вторичного костного неба, контактируя с верхнечелюстной костью спереди и с крыловидной костью медиально. На внутренней поверхности скуловой кости от контакта с заглазничной костью вдоль глазницы до переднего края *fossa temporalis inferior* расположен гребень. Форма скуловых костей ZIN PH 53/145 (четыреугольная) отличается от таковой *P. camperi* (пятиугольная), изображенных в работе [18], что связано с разницей в высоте щечной вырезки, однако близка к форме скуловой кости *Chelone longiceps* (= *Puppigerus camperi*) [21].

Квадратноскуловые кости (quadratojugalia). Обе кости повреждены в задних половинах. При виде сбоку квадратноскуловая кость спереди контактирует со скуловой и образует задний край нижней височной вырезки, сверху контактирует с заглазничной, постеродорзально с чешуйчатой, а сзади с квадратными костями и формирует передний край барабанной полости (*savum tympani*). Форма квадратноскуловых костей ZIN PH 53/145 близка к форме квадратноскуловой кости черепа *Chelone longiceps* (= *Puppigerus camperi*) [19].

Чешуйчатые кости (squamosa). Правая кость целая, левая слегка повреждена в нижней части. При виде сбоку чешуйчатая кость образует задний край *savum tympani*, антеровентрально контактирует с квадратноскуловой костью, спереди с заглазничной костью, сверху с теменной костью, сзади формирует боковую часть заднего края крыши черепа, а снизу контактирует с квадратной костью. При виде сзади и снизу виден контакт чешуйчатой кости с заднеушной костью. Чешуйчатые кости близки по форме и относительно размеру к чешуйчатой кости *P. camperi*.

Предчелюстные кости (praemaxillae). Обе кости без повреждений, соединяются по средней линии. При виде снизу они вместе имеют форму удлиненного ромба и участвуют в формировании вторичного костного неба. Они также образуют нижний край наружного носового отверстия, сзади и сбоку контактируют с верхнечелюстными костями, а сзади с сошником. Форма предчелюстных костей в виде удлиненного ромба характерна и для *Puppigerus camperi*, но неизвестна у других палеоценовых и эоценовых хелониид.

Верхнечелюстные кости (maxillae). Обе кости без повреждений. При виде сбоку хорошо видны контакты верхнечелюстной кости с предчелюстной костью спереди, с предлобной костью сверху и скуловой костью сзади, образует боковой край наружного носового отверстия, антеровентральную четверть края глазницы и переднюю половину нижнего края черепа. Кроме того, верхнечелюстная кость формирует антеролатеральную треть дна глазницы, спереди контактирует с предлобной костью, антеромедиально участвует в окаймлении

foramen orbito-nasale, медиально контактирует с небной костью, а сзади – со скуловой костью. При виде снизу верхнечелюстная кость образует большую часть вторичного костного неба (альвеолярной поверхности верхней челюсти), медиально контактирует (спереди назад) с предчелюстной костью, сошником и небной костью, потеромедиально с крыловидной костью, а сзади со скуловой костью. Вентральная поверхность верхнечелюстной кости покрыта множеством питательных отверстий. Верхнечелюстные кости ZIN PH 53/145 не удлинены в предглазничной части, как у IRSNB R 17 (взрослая особь *P. camperi*), а близкой длины к IRSNB R 19 (ювенильная особь *P. camperi*); занимают примерно такую же площадь на костном небе, как у IRSNB R 16, 18, 19, но меньше, чем у IRSNB R 17.

Сошник (vomer). Без повреждений. Сошник при виде снизу узкий и длинный (ширина на уровне передних краев небных костей составляет около 1/5 длины), максимальной ширины достигает на уровне переднего края небных костей. Образует медиальную часть костного неба спереди от хоаны. При виде сверху сошник формирует нижний край *fissura ethmoidalis*, контактирует с небными костями сбоку, с предлобными костями дорзолатерально, с крыловидными костями сзади. При виде снизу сошник контактирует спереди с предчелюстными костями, сбоку с верхнечелюстными, постеролатерально с небными костями и сзади с крыловидными костями. Форма и размеры сошника близки к IRSNB R 16, 18, 19, но значительно уже и меньше, чем таковые у IRSNB R 17.

Небные кости (palatina). Без повреждений. Максимальная ширина составляет треть длины при виде снизу. При виде сверху формируют внутреннюю половину дна глазницы и антеромедиальную четверть края *foramen orbito-nasale*, контактируют с сошником медиально, с предлобными костями спереди, с верхнечелюстными костями латерально, со скуловыми и крыловидными костями сзади. При виде снизу небные кости формируют латеральные края хоаны, медиально контактируют с сошником, спереди и сбоку – с верхнечелюстными костями, сзади с крыловидными костями, почти достигая *processus pterygoideus*

externus и сужения в средней части длины крыловидных костей. Небные кости участвуют в формировании вторичного костного неба, образуя его постеромедиальные части. Полосовидная форма тех частей небных костей, которые расположены на вторичном костном небе, также наблюдается у IRSNB 18 и 19. Увеличение площади небных костей на вторичном костном небе у IRSNB 16 и 17, видимо, достигнуто за счет сужения хоаны.

Крыловидные кости (pterygoidea). Левая крыловидная кость целая, правая с поврежденным наружным крыловидным отростком, верхняя сторона задних частей крыловидных костей не видна. Крыловидные кости при виде снизу – вытянутые в переднезаднем направлении элементы, при виде снизу – С-образно изогнутые передним и задним концами в боковом направлении. Передняя часть каждой крыловидной кости узкая, с маленьким вытянутым сегментом, спереди контактирующим с верхнечелюстной костью. Наружный крыловидный отросток (processus pterygoideus externus) маленький, расположен у переднего края fossa temporalis inferior. Минимальная ширина крыловидных костей в области их контакта составляет около 15% ширины черепа на этом уровне. При виде снизу, в передней части крыловидные кости контактируют с сошником, антеролатерально с небными костями, сбоку со скуловой костью, сзади – с базисфеноидом и основной затылочной костью, постеролатерально с квадратной костью. Переднее положение и малый размер наружных крыловидных отростков наблюдаются и у *Puppigerus camperi*. Вытянутый сегмент, спереди контактирующий с верхнечелюстной костью, виден у IRSNB R 16 (у IRSNB R 17–19 контакты на этом участке не просматриваются). Узкие передние части крыловидных костей отличаются от широких передних частей крыловидных костей *Argillochelys cuneiceps*. Минимальная ширина крыловидных костей в области их контакта почти такая же, как у IRSNB R 16 и 18 (около 16% ширины черепа на этом уровне), и меньше, чем у IRSNB R 17 (примерно 20%) и 19 (около 26%). Предельно узкие в средней части длины крыловидные кости из палеоценовых и эоценовых хелониид еще известны только у *Argillochelys cuneiceps* (NHM 41636; минимальная ширина крыло-

видных костей – примерно 16%); у *Puppigerus crassicostatus* они значительно шире (то же значение около 35%).

Базисфеноид (basisphenoideum). Без существенных повреждений, верхняя сторона не видна. При виде снизу это маленький стреловидный элемент, с V-образным гребнем вдоль границы с крыловидными костями, контактирует с крыловидными костями спереди и основной затылочной сзади. Данный регион (базисфеноид + основная затылочная при виде снизу) имеет наибольшее сходство с IRSNB R 16.

Основная затылочная кость (basioccipitale). Без повреждений. В передней части с гладкой слегка вогнутой поверхностью (небольшим углублением), задняя часть формирует нижнюю из трех частей затылочного мыщелка. Депрессия на основной затылочной кости неглубокая, без складчатой поверхности. При виде снизу основная затылочная кость спереди контактирует с базисфеноидом, антеролатерально с крыловидными костями, латерально с боковыми затылочными костями. Сравнение см. *базисфеноид*.

Боковые затылочные кости (exoccipitalia). Левая кость целая, правая имеет незначительные повреждения. При виде сзади формируют медиальный край fenestra postotica, нижний и боковые края foramen magnum, а также верхние части затылочного мыщелка. Латеральнее затылочного мыщелка видны foramina nervi hypoglossi. При виде снизу ориентирована больше латерально, чем назад. Боковые затылочные кости контактируют с основной затылочной и крыловидными снизу, заднеушными сбоку и верхней затылочной сверху. Ориентация боковых затылочных костей ZIN PH 53/145 близка к таковым IRSNB R 19 (ювенильная особь) и сильно отличается от ориентации боковых затылочных костей IRSNB R 17 (взрослая особь).

Верхняя затылочная кость (supraoccipitale). Без повреждений. Crista supraoccipitalis представляет собой длинный лезвиевидный отросток, при виде сбоку выходящий за задний край чешуйчатых костей. Кость формирует верхний край foramen magnum. При виде сзади контактирует с переднеушными антеровентрально, заднеушными снизу и боковыми затылочными постероventраль-

но. Верхнюю затылочную кость ZIN PH 53/145 невозможно сравнить с верхней затылочной костью других экземпляров этого рода из-за отсутствия данных о них.

Квадратные кости (*quadrata*). На обеих костях имеются небольшие повреждения в области *cavum tympani*. При виде сверху квадратная кость контактирует с крыловидной, переднеушной и заднеушной костями. Формирует боковой край *foramen stapedio-temporale*. При виде снизу квадратная кость образует бобовидный *condylus mandibularis*. Она контактирует с крыловидной костью изнутри и заднеушной костью сзади. При виде сбоку виден *cavum tympani*, слегка вытянутый от *condylus mandibularis* к чешуйчатой кости, прослеживаются контакты с квадратноскуловой спереди и чешуйчатой сверху. При виде сзади квадратная кость формирует боковой край *fenestra postotica*. Квадратные кости ZIN PH 53/145 не имеют видимых отличий от других описанных экземпляров этого вида.

Переднеушные кости (*prootica*). Без повреждений. Каждая из этих костей при виде сверху контактирует с верхнезатылочной костью постеродорзально, квадратной костью сбоку и заднеушной костью сзади; формирует внутренний край *foramen stapedio-temporale*. При виде спереди переднеушная кость контактирует с крыловидной снизу. Переднеушные кости ZIN PH 53/145 невозможно сравнить с переднеушными костями других видов *Puppigerus* по изученным изображениям.

Заднеушные кости (*opisthotica*). Без повреждений. Каждая из этих костей – вытянутый в медиолатеральном направлении элемент, формирующий верхний край *fenestra postotica*. При виде сверху заднеушная кость контактирует с переднеушной костью спереди, квадратной костью сбоку и верхнезатылочной костью медиально. При виде сзади заднеушная кость граничит с боковой затылочной костью постеромедиально. Заднеушные кости ZIN PH 53/145 невозможно сравнить с заднеушными костями других видов *Puppigerus* по изученным изображениям.

ZIN PH 53/145 отнесен к *Cheloniidae* *sensu lato* на основании следующих признаков [11]: присутствует контакт чешуйчатых и теменных костей; вторичное костное небо

включает небные кости; хоана полностью формируется небными костями и сошником, без участия верхнечелюстных костей; нижняя поверхность базисфеноида с V-образным гребнем, раздваивающимся в заднем направлении.

ZIN PH 53/145 отнесен к роду *Puppigerus* на основании совокупности следующих признаков [18]: предглазничная часть черепа умеренной длины у ювенильных особей; затылочный щиток присутствует; длинное вторичное костное небо, с неглубокой медиальной бороздой, значительная часть площади вторичного костного неба занята небными костями; предчелюстные кости и сошник узкие и вытянутые; хоана относительно крупная, участок костного неба перед хоаной без гребней; наружные крыловидные отростки мелкие, передняя часть крыловидных костей уже, чем у *Argillochelys Lydekker, 1889*.

ZIN PH 53/145 определяется как *Puppigerus nesso* на основании присутствия в этом же слое ряда нижнечелюстных материалов, отнесенных к этому виду (см. Материалы и методы) и существенных отличий от других известных видов *Puppigerus* (см. Описание). У ZIN PH 53/145 имеется серия признаков, выходящих за рамки внутривидовой изменчивости близкого вида *P. camperi* (см. Описание). Среди них наименее подвержен такой изменчивости и поэтому может быть одним из признаков в структуре диагноза вида – большая ширина предлобных и лобных костей, связанная с более латеральной ориентацией глазниц (рис. 2). Некоторые другие особенности этого материала, например, переднее расположение хоаны, могут быть обусловлены возрастной изменчивостью. Еще два признака (более короткое вторичное костное небо и узкие крыловидные кости) отличаются от *P. crassicostatus*. Эти признаки позволяют существенно дополнить диагноз *P. nesso* (см. Диагноз).

Относительно короткая передняя (предглазничная) часть черепа ZIN PH 53/145 указывает на ювенильный возраст особи, которой принадлежал череп. Такой вывод сделан на основании признаков возрастной изменчивости, связанных с увеличением альвеолярной поверхности челюстей у *P. nesso* и *P. camperi* [18]. На ювенильный

возраст ZIN PH 53/145 также указывает его небольшой размер по сравнению с ZIN PH 9/145 – крупнейшей из найденных в том же местонахождении зубных костей *Puppigerus nessovi*.

Выводы

1. Виды рода *Puppigerus* наиболее близки по строению челюстного аппарата (из современных видов морских черепах) к ридлеям (*Lepidochelys* spp.), основу рациона которых составляют ракообразные [7, 10, 25]. С онтогенетическим развитием у *P. nessovi* нижнечелюстной симфиз вытягивался. Это придавало некоторое сходство с биссой (*Eretmochelys imbricata* Linnaeus, 1766), основу рациона которой составляют губки [16, 25]. Однако клювовидная форма передней части черепа *P. nessovi* свидетельствует об ином типе захватываемой пищи, чем у *E. imbricata* с вытянутой и дорсовентрально уплощенной пренасальной частью черепа. Возможно, в рационе взрослых *P. nessovi* были более жесткие и подвижные объекты, чем у ювенильных, что объясняет увеличение площади давящей поверхности и вытягивание морды с крючковидным окончанием.

2. Морфологически сходными и, видимо, занимавшими близкие экологические ниши предшественниками *Puppigerus nessovi* в палеоцене – раннем ипре были *Puppigerus crassicosatus* (ранний ипре Анг-

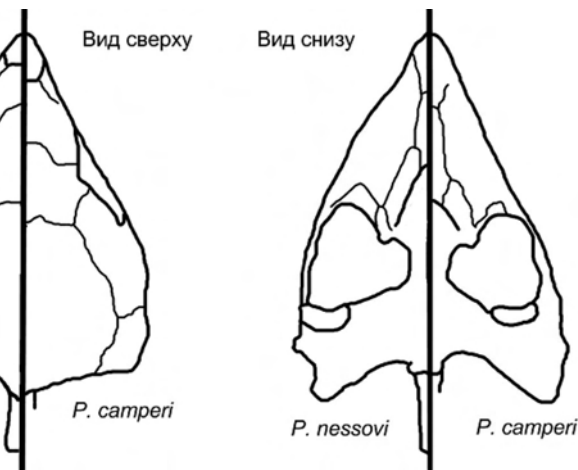


Рис. 2. Отличия в строении черепа (без нижней челюсти) между ювенильными особями *Puppigerus nessovi* (ZIN PH 53/145) и *P. camperi* (IRSNB R 18)

лии), *Tasbacka* spp. (танет Марокко и танет – ранний ипре Казахстана), *Catapleura ruhoffi* Weems, 1988 (танет США), *Itiochelys rasstrigin* (даний России) и *Euclastes acutirostris* Jalil et al., 2009 (палеоцен Марокко) [2, 9, 13, 14, 19, 22, 23]. Родовая принадлежность *Catapleura ruhoffi* оспаривается [12, 22].

3. Близким к *P. nessovi* видом был *P. camperi*, который впервые в геологической летописи появляется в низах ипре США (потапакская пачка) и Великобритании (лондонские глины) [20, 23]. Из нижнеипрских отложений Казахстана (Джилга 1б, Джилга 2) известны массовые материалы *Tasbacka aldabergeni* при отсутствии материалов *Puppigerus* [5]. Это может свидетельствовать о более позднем появлении *P. nessovi*, чем *P. camperi*, или о более позд-



Рис. 3. Местонахождения (и местные стратоты) черепах рода *Puppigerus*: 1. Потапакская пачка, ранний эоцен. 2. Брэкслхемские и бартонские слои, средний эоцен. 3. Лондонские глины, ранний эоцен. 4. Брюссельские и веммельские пески, средний эоцен. 5. Иково, средний эоцен. 6. Джерой 2, средний эоцен

нем проникновения *P. nesso* из других акваторий. В лютете *P. nesso* известны из местонахождения Иково Украины. *P. camperei* этого возраста найдены в брэкслемских слоях Великобритании и "брюссельских песках" Бельгии [20, 23]. Последние *P. camperei* известны из бартонских слоев Великобритании и "веммелских песков" Бельгии бартонского яруса [20]. *P. nesso* примерно этого возраста известны из пограничных лютет-бартонских отложений местонахождения Джерой 2 Узбекистана [6]. Экологических аналогов *Puppigerus*, которые сменили этот род в верхнем эоцене – олигоцене, не найдено. См. географию местонахождений *Puppigerus* на рис. 3.

4. В совокупности эти данные свидетельствуют о потенциале использования материалов по *P. nesso* и другим эоценовым морским черепахам для палеоэкологических, палеогеографических и биостратиграфических исследований.

Автор благодарен А. И. Крохмалю и И. Г. Данилову за ценные замечания по тексту, Н. И. Удовиченко за помощь в организации раскопок, И. Г. Данилову и Е. В. Сыромятниковой за помощь с литературой, Р. Хираяме за фотографии материалов *Argillochelys cuneiceps*.

Список литературы

1. Звонко Е. А., Скучас П. П. О находке томистомного крокодила (Crocodylidae, Tomistominae) в среднем эоцене Украины // Палеонтол. журн. – 2011. – № 6. – С. 62–65.
2. Несов Л. А. О морских черепахах палеогена южного Казахстана и филогенетических соотношениях Тохочелийidae и Cheloniidae // Там же. – 1987. – № 4. – С. 76–87.
3. Удовиченко Н. И. Ихтиофауна и возраст палеогеновых песков в районе с. Осиново (Луганская область) // Ископаемая фауна и флора Украины: палеоэкологический и стратиграфический аспекты: Сб. науч. тр. Ин-та геол. наук НАН Украины. – Киев, 2009. – С. 255–261.
4. Удовиченко Н. И., Звонко Е. А. О новом местонахождении палеогеновых позвоночных в Украине // Геологічні пам'ятки – яскраві свідчення еволюції Землі: Матеріали II Міжнар. наук.-практ. конф. – Кам'янець-Подільський, 2011. – С. 128–130.
5. Averianov A. Review of Mesozoic and Cenozoic sea turtles from the former USSR // Russian Journal of Herpetology. – 2002. – Vol. 9, № 2. – P. 137–154.
6. Averianov A. O. A New Sea Turtle (Testudines, Cheloniidae) from the Middle Eocene of Uzbekistan // Paleontological Journal. – 2005. – Vol. 39, No. 6. – P. 646–651.
7. Barichivich W. J., Sulak K. J., Carthy R. R. Feeding ecology and habitat affinities of Kemp's ridley sea turtles (*Lepidochelys kempi*) in the Big Bend, Florida // Department of fisheries and aquatic sciences University of Florida, Gainesville. Final report to National Marine Fisheries service, Southeast Fisheries Science Center. – Panama City, 1999. – 18 p.
8. Danilov I. G., Zvonok E. A., Syromyatnikova E. V. and Udovichenko N. I. A new species of soft-shelled turtle (Trionychidae) from the Middle Eocene of Ukraine // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2011. – № 315 (4). – P. 399–411.
9. Danilov I. G., Averianov A. O., Yarkov A. A. *Itlochelys rasstrigin* gen. et sp. nov, a new hard-shelled sea turtle (Cheloniidae sensu lato) from the Lower Paleocene of Volgograd province, Russia // Ibid. – 2010. – Vol. 314, № 1. – P. 24–41.
10. Hendrickson J. R. Ecological Strategies of Sea Turtles. Behavioral and Reproductive Biology of Sea Turtles // Amer. Zool. – 1980. – Vol. 20, № 3. – P. 597–608.
11. Hirayama R. Oldest known sea turtle // Nature. – 1998. – № 392. – P. 705–708.
12. Hirayama R. Revision of the Cretaceous and Paleogene sea turtles *Catapleura* and *Dollochelys* (Testudines: Cheloniidae) // PaleoBios. – 2006. – № 26 (2). – P. 1–6.
13. Jalil N.-E., Broin F. de, Bardet N. et al. *Euclastes acutirostris*, a new species of littoral turtle (Cryptodira, Cheloniidae) from the Palaeocene phosphates of Morocco (Oulad Abdoun Basin, Danian-Thantetian) // Comptes Rendus Palevol. – 2009. – № 8. – P. 447–459.
14. Lydekker R. Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. The Order Chelonia. – London, 1889. – 239 p.
15. Mayr G., Zvonok E. Middle Eocene Pelagornithidae and Gaviiformes (Aves) from the Ukrainian Paratethys // Palaeontology. – 2011. – Vol. 54, part 6. – P. 1347–1359.
16. Meylan A. Spongivory in Hawksbill Turtles: A Diet of Glass // Science (American Association for

- the Advancement of Science). – 1988. – № 239 (4838). – P. 393–395.
17. *Moody R.* A turtle, *Eochelys crassicostata* (Owen) from the London Clay of the Isle of Sheppey // Proceedings of the Geologists Association of London. – 1967. – № 79 (2). – P. 129–140.
 18. *Moody R.* The taxonomy and morphology of *Puppigerus camperi* (Gray), an Eocene sea-turtle from northern Europe // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geology. – 1974. – № 2. – P. 153–186.
 19. *Owen R., Bell T.* Monograph on the fossil Reptilia of the London Clay. Part 1. Chelonia, Supplement to the Eocene Chelonia // Palaeontographical Society London Monograph. – 1949. – № 3. – P. 1–79.
 20. *Parham J., Pyenson N.* New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous // Journal of Vertebrate Paleontology. – 2010. – Vol. 84, № 2. – P. 231–247.
 21. *Tong H., Hirayama R.* A new species of *Argillochelys* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco // Bull. Soc. geol. Fr. – 2008. – Vol. 179, № 6. – P. 623–630.
 22. *Tong H., Hirayama R.* A new species of *Tasbacka* (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Paleocene of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco // N. Jb. Geol. Palaont. Mh. – 2002. – № 5. – P. 277–294.
 23. *Weems R. E.* Paleocene turtles from the Aquia and Brightseat Formations, with a discussion of their bearing on sea turtle evolution and phylogeny // Proceedings of The Biological Society of Washington. – 1988. – № 101. – P. 109–145.
 24. *Weems R. E.* Part 5. Reptile remains from the Fisher/Sullivan site // Virginia Division of Mineral Resources Publication. – 1999. – № 152. – P. 101–121.
 25. *Wyneken J.* The anatomy of sea turtles. – U.S. Dept. Commerce, Miami, 2001. – 172 p.

Ин-т геол. наук НАН Украины,
 Киев
 E-mail: evgenij-zvonok@yandex.ru

Статья поступила
 14.06.12