

УДК 568.132:551.763.3(470.40)

## МОРСКИЕ ЧЕРЕПАХИ ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ (РОССИЯ)

© 2025 г. Е. А. Звонок<sup>а</sup>, М. С. Архангельский<sup>б, с</sup>, Ю. А. Глазунов<sup>д</sup>, В. А. Глазунов<sup>д</sup>,  
А. С. Глушков<sup>д</sup>, И. Г. Данилов<sup>е, \*</sup>

<sup>а</sup>Луганский государственный педагогический университет, Луганск, 291011 Россия

<sup>б</sup>Саратовский государственный университет, Саратов, 410012 Россия

<sup>с</sup>Саратовский государственный технический университет, Саратов, 410054 Россия

<sup>д</sup>Независимый исследователь, Пенза, 440011 Россия

<sup>е</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

\*e-mail: turtle@zin.ru; igordanilov72@gmail.com

Поступила в редакцию 02.08.2024 г.

После доработки 05.11.2024 г.

Принята к публикации 05.11.2024 г.

В статье описаны остатки морских черепах (клада Pan-Chelonioidea) из трех верхнемеловых местонахождений Пензенской обл. России: Малая Сердоба 1 и 2 (кампан) и Пенза (маастрихт). Дистальная часть плечевой кости Pan-Chelonioidea indet. из Малой Сердобы 1 сходна с плечевой костью Terlinguachelys fischbecki (Protostegidae) из кампана США. Комплекс черепах из Малой Сердобы 2 включает в себя Protostega gigas (Protostegidae) и Pan-Chelonioidea indet., сходных с Terlinguachelys fischbecki и с представителями клады Stenochelyidae, и напоминает по систематическому составу комплекс морских черепах из кампанского местонахождения Белое Озеро в Саратовской обл. России. Наружная поверхность костальных пластинок черепахи из Пензы имеет скульптуру, подобную Peritresius ornatus (Stenochelyidae) и Glyptochelone suyerbuyski.

*Ключевые слова:* Pan-Chelonioidea, Protostega gigas, Terlinguachelys fischbecki, Stenochelyidae, верхний мел, Пензенская обл., Россия, черепахи

DOI: 10.31857/S0031031X25020097, EDN: DCGQMA

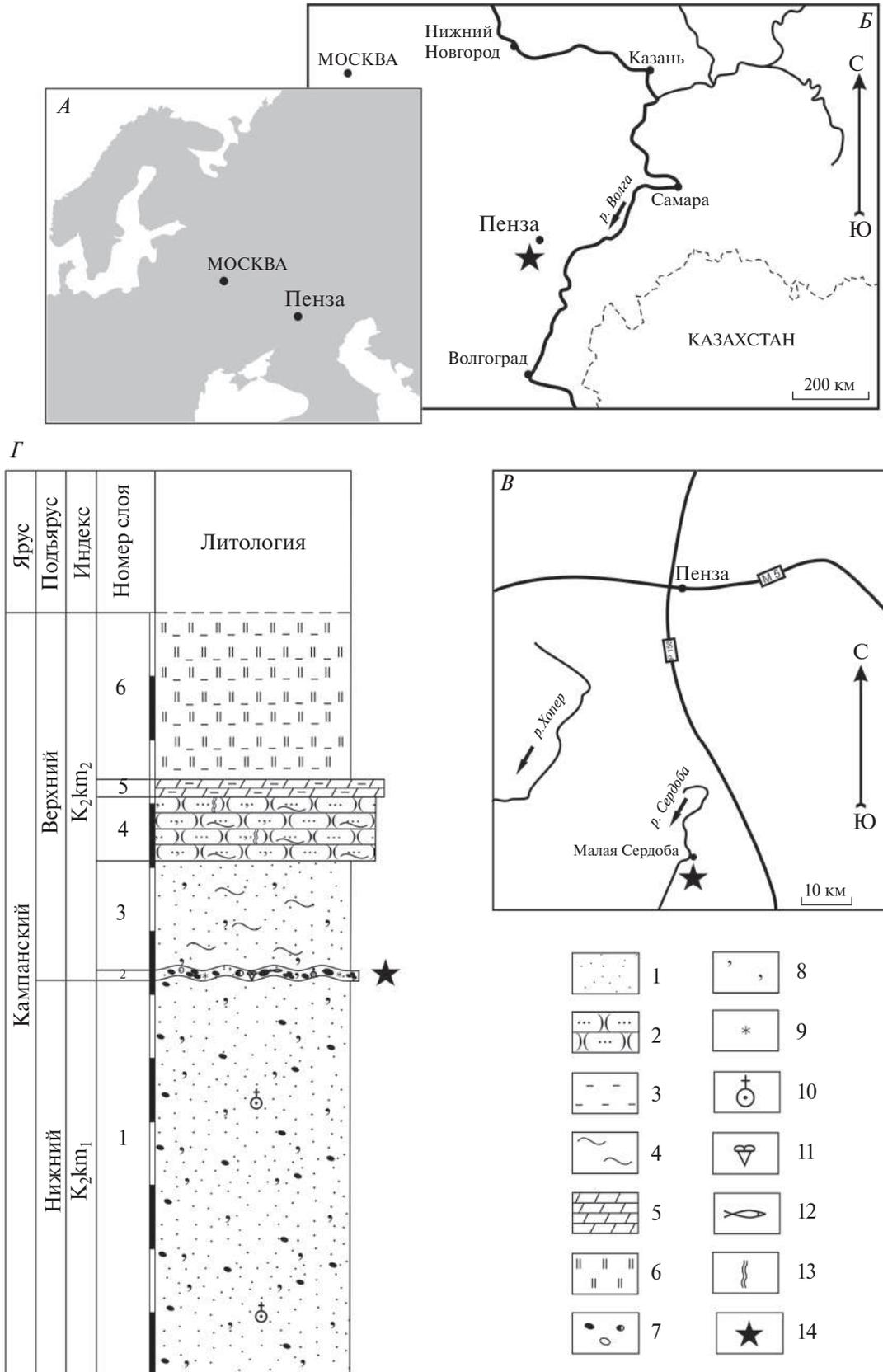
### ВВЕДЕНИЕ

Ископаемые остатки морских черепах (надсемейство Chelonioidea Orpel, 1811, или клада Pan-Chelonioidea Joyce et al., 2004) известны из более чем 20 меловых местонахождений Европейской России, однако только небольшая часть этих материалов детально описана (см. Danilov et al., 2022: Приложение А).

Первый описанный материал по меловым морским черепахам из Пензенской обл. был представлен дистальной частью плечевой кости Protostegidae gen. indet. 1 (Архангельский, 1999; Данилов и др., 2017: Chelospharginae indet.; Avergianov, 2002: Protostegidae indet.) из кампанского фосфоритового горизонта (слой 4) местонахождения Малая Сердоба 1 (Архангельский, 1999: с. 142–143, рис. 1В: “в карьере, располагающемся ниже с. Малая Сердоба <...> на правом

берегу р. Сердобы”). Содержащиеся в некоторых работах (Данилов и др., 2017; Danilov et al., 2022) указания на принадлежность упомянутого фосфоритового горизонта к нижнему сенomanу ошибочны. Разрез данного местонахождения был опубликован ранее (Архангельский, 1999; Первушов и др., 1999), поэтому здесь не приводится.

В периодически разрабатываемом песчаном карьере на западной окраине того же села (местонахождение Малая Сердоба 2; 52°27' N, 44°55' E; рис. 1), Ю.А.Г., В.А.Г. и А.С.Г. в 2022 г. и С.А. Пчелинцев в 2018 г. обнаружили новые остатки морских черепах. Кости происходят из фосфоритового горизонта (слой 2) терригенной пачки кампанских отложений (слои 1–5), которые относятся к рыбушкинской свите местной стратиграфической шкалы (Олферьев,



**Рис. 1.** Местонахождение Малая Сердоба 2: географическое положение (А–В) и стратиграфический разрез (Г). Обозначения: 1 – песок, 2 – песчаник, 3 – глина, 4 – алеврит, 5 – мергель, 6 – опока, 7 – фосфориты, 8 – глауконит, 9 – железнения, 10 – остатки рептилий, 11 – остатки акул, 12 – остатки костных рыб, 13 – следы биотурбации, 14 – место и уровень находок.

Алексеев, 2005). Подробное описание стратиграфического разреза местонахождения Малая Сердоба 2 приводится ниже.

Помимо морских черепах, из фосфоритового горизонта нижней части рыбушкинской свиты этого и других местонахождений окрестностей с. Малая Сердоба (Белый Ключ и Малая Сердоба 1 и 2) были описаны остатки плезиозавров *Elasmosauridae* indet. и *Polycotyliidae* indet., мозазавров *Mosasaurinae* indet. и *Tylosaurinae* indet., и птеранодонтидного птерозавра *Bogolubovia orientalis* (Bogoliubow, 1914) (Storrs et al., 2000; Григорьев, 2017; Averianov, Kurin, 2022).

В 1930 г. в г. Пенза, около Мироносицкого кладбища, “в слоях, где был найден мо[зазавр]”, М.А. Веденяпиным был найден костный фрагмент, определенный А.Н. Рябининым как “щиток черепахи (?)” (рис. 2, в, з). Л.А. Несов изобразил (Несов, 1997: табл. 57, фиг. 9) и кратко описал этот фрагмент как “кость пояса гигантского осетра <...> со сглаженным рельефом из гребней, обычно не анастомозирующих, как коротких изогнутых, так и длинных” (Несов, 1997: с. 129) и как “нижняя часть ключицы” осетра (Несов, 1997: с. 214). Местонахождение данного фрагмента было указано как “Пенза, старые карьеры глин за Мироносицким кладбищем.



Рис. 2. Фрагменты двух костальных пластинок в сочленении *Pan-Chelonioida* indet., экз. ZIN PH 1/245, сверху, из маастрихта Пензы (а, б), и этикетки к ним (в–д): а – фотография; б – пояснительный рисунок; в – этикетка М.А. Веденяпина; з – этикетка А.Н. Рябининой; д – этикетка Л.А. Несова. Белой линией показаны примерные очертания реберных валиков на вентральной поверхности пластинок. Прерывистой черной линией показаны реконструируемые очертания свободных ребер. Масштабная линейка – 3 см.

Верхний мел, кампан-маастрихт” (Несов, 1997: с. 128). Из этикетки, приложенной к данному фрагменту, следует, что Несов планировал описать его в качестве нового вида “*Asipenser itilensis*” (рис. 2, д). Позже И.Г. Данилов с соавт. (Danilov et al., 2018) указали, что этот фрагмент состоит из частей двух костальных пластинок в сочленении, и предварительно отнесли этот материал к *Cheloniidae* indet. Согласно современным данным, стратиграфическое положение находки черепахи соответствует маастрихтскому ярусу (Grigoriev, 2014). В настоящее время местонахождение не существует.

Данная статья посвящена изучению ранее описанных и новых материалов по морским черепахам из верхнемеловых местонахождений Пензенской обл. Ниже дается детальное описание всех перечисленных материалов и определяется их систематическая принадлежность.

\* \* \*

Авторы благодарны Н.Г. Зверькову из Геологического ин-та РАН (ГИН РАН) за предоставление фотографий дистальной части плечевой кости пан-хелониоида из местонахождения Малая Сердоба 1 и С.А. Пчелинцеву за передачу проксимальной части бедренной кости из местонахождения Малая Сердоба 2.

Сравнение осуществлялось со следующими представителями клады Pan-Cheloniodea: *Allopleuron hofmanni* (Gray, 1831) из формации Маастрихт (маастрихт), Нидерланды (Mulder, 2003); *Archelon ischyros* Wieland, 1896 из формации Пьер Шейл (кампан), США (Wieland, 1909); *Asmodochelys parhami* Gentry et al., 2019 из формации Демополис Чак (верхний кампан), США (Gentry et al., 2019); *Corsochelys haliniches* Zangerl, 1960 из формации Мурвилл Чак (сантон-кампан), США (Zangerl, 1960); *Stenochelys stenoporus* (Hay, 1905) из ряда местонахождений коньяк-кампа США, Великобритании и Германии (Zangerl, 1953b; Hirayama, 1992, рис. 4G-I; Matzke, 2007); *Desmatochelys lowi* Williston, 1894 из сеномана-турона США (Williston, 1894; Elliott et al., 1997); *D. padillai* Cadena et Parham, 2015 из верхнего баррема – нижнего апта Колумбии (Cadena, Parham, 2015); *Euclastes wielandi* (Hay, 1908) из ряда маастрихтских-танетских формаций и местонахождений Анголы, Марокко, России, США и Чили (Ullmann, Carr, 2021; Zvonok, Danilov, 2023); *Glyptochelone suycerbuyscki* (Ubaghs, 1879) из формации Маастрихт (верхний маастрихт) местонахождения Валкенбург-ан-де-Гёл, Нидерланды (Ubaghs,

1879; de Lapparent de Broin et al., 2018, рис. 11h, i); *Mesodermochelys undulatus* Hirayama et Chitoku, 1996 из нижнего маастрихта Японии (Hirayama, Chitoku, 1996); Pan-Cheloniodea indet. из рыбушкинской свиты (кампан) местонахождения Белое Озеро, Россия (Danilov et al., 2022); *Peritresius martini* Gentry et al., 2018 из формации Рипли (кампан), США (Gentry et al., 2018); *P. ornatus* (Leidy, 1856) из ряда кампанских-маастрихтских формаций и местонахождений США (Gentry et al., 2018); *Porthochelys laticeps* Williston, 1901 из формации Ниобрара (коньяк-кампан), США (Williston, 1901); *Prionochelys matutina* Zangerl, 1953 из формаций Юто и Мурвилл Чак (сантон-кампан), США (Gentry, 2018); *Protostega gigas* Cope, 1872 из формаций Мурвилл Чак и Ниобрара (коньяк-кампан), США, и рыбушкинской свиты (кампан), Россия (Zangerl, 1953a; Danilov et al., 2022); *Terlinguachelys fischbecki* Lehman et Tomlinson, 2004 из формации Агуджа (средний кампан) местонахождения Кастолон Род, США (Lehman, Tomlinson, 2004); *Toxochelys latiremis* Cope, 1873 из ряда формаций (коньяк-кампан), США (Zangerl, 1953b; Nicholls, 1988); *T. moorevillensis* Zangerl, 1953 из формации Мурвилл Чак (сантон-кампан), США (Zangerl, 1953b).

Экземпляры, упоминаемые в данной статье, хранятся в следующих учреждениях: СГУ – Саратовский государственный ун-т, Саратов, Россия; FMNH – Музей естественной истории Филда, Чикаго, США; ZIN PH – Зоологический ин-т РАН, палеогерпетологическая коллекция, С.-Петербург, Россия.

Названия морфологических структур при описании элементов черепа даются по Ю. Гэффни (Gaffney, 1979), а элементов посткrania – по А. Ромеру (Romer, 1956). В работе используется как филогенетическая, так и традиционная номенклатура черепах (Данилов и др., 2017; Joyce et al., 2004, 2021).

## ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ РАЗРЕЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ МАЛАЯ СЕРДОБА 2

Описание снизу вверх (по: Первушов и др., 1999; рис. 1).

$K_2km_1$  1. Песок кварцево-глауконитовый, средне-мелкозернистый, серо-зеленоватый, неяснослоистый, местами достаточно сильно ожелезненный (красно-желтые пятна неправильной формы с расплывчатыми границами); содержит редкие, слабо сконцентрированные в средней части слоя темно-коричневые неправильно-округленные песчанистые фосфориты размером

до 3 см. В слое встречены редкие остатки мозазавров. Видимая мощность — 6.2 м.

$K_2km_2$ , 2. Фосфоритовый горизонт. Сложен темно-коричневыми и черными фосфоритовыми желваками и гальками, слабо песчанистыми, глинистыми, имеющими округленно-неправильную форму, размером от 0.5 до 5 см, сцементированными слабо алевритистым и глинистым кварцево-глауконитовым песком. Горизонт местами сильно уплотнен и ожелезнен. Его контакт с подстилающими отложениями очень неровный, но достаточно четкий. Встречены фрагментированные и окатанные ядра двусторчатых моллюсков *Gryphaeostrea* sp., *Huotissa* sp., *Entolium* sp., *Chlamys* sp., брюхоногих моллюсков *Solariella* sp. и лопатоногих моллюсков *Laevidentalium* sp. Разнообразны остатки позвоночных: зубы и позвонки акул и костных рыб, пластины химер, кости мозазавров, плезиозавров, морских черепах и птерозавров. Мощность — 0.08 м.

$K_2km_2$ , 3. Песок кварцево-глауконитовый, средне-мелкозернистый, серо-зеленоватый, слабо алевритистый, неяснослоистый. Преимущественно в нижней части слоя наблюдаются неравномерно рассеянные темно-коричневые фосфоритовые желваки неправильной формы, достаточно хорошо окатанные, размером до 4 см, слабо неравномерно концентрирующиеся к подошве слоя. Контакт с нижележащим слоем достаточно четкий, неровный. Мощность — 1.9 м.

$K_2km_2$ , 4. Песчаник кварцево-глауконитовый, сильно известковистый, кремнистый, светло-серый, трещиноватый. По всему слою неравномерно рассеяны редкие черные фосфориты округленно-неправильной формы размером до 1 м. Преимущественно в нижней части слоя присутствуют ходы талассоидных раков — овальные в сечении, длинные (до 0.3 м), слабоизогнутые, слабоветвистые, имеющие прокремнелую сердцевину и внешнюю скульптуру в виде осевых, слабоизогнутых, четких, резких бороздок. Контакт с подстилающим слоем четкий, ровный. Мощность — 1.0 м.

$K_2km_2$ , 5. Мергель светло-серый, песчанистый, плотный, местами слабопрокремнелый. К подошве слоя содержание терригенной составляющей постепенно и неравномерно увеличивается. Контакт с нижележащим слоем достаточно четкий, ровный. Мощность — 0.3 м.

$K_2km_2$ , 6. Опоково-глинистая пачка: чередование прослоев серых с синеватым оттенком опок

и темно-синих жирных прокремнелых глин. Контакт с нижележащим слоем четкий, ровный. Мощность — 2.5 м.

## СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

TESTUDINES BATSCHE, 1788

CRYPTODIRA COPE, 1868

AMERICHELYDIA JOYCE ET AL., 2013

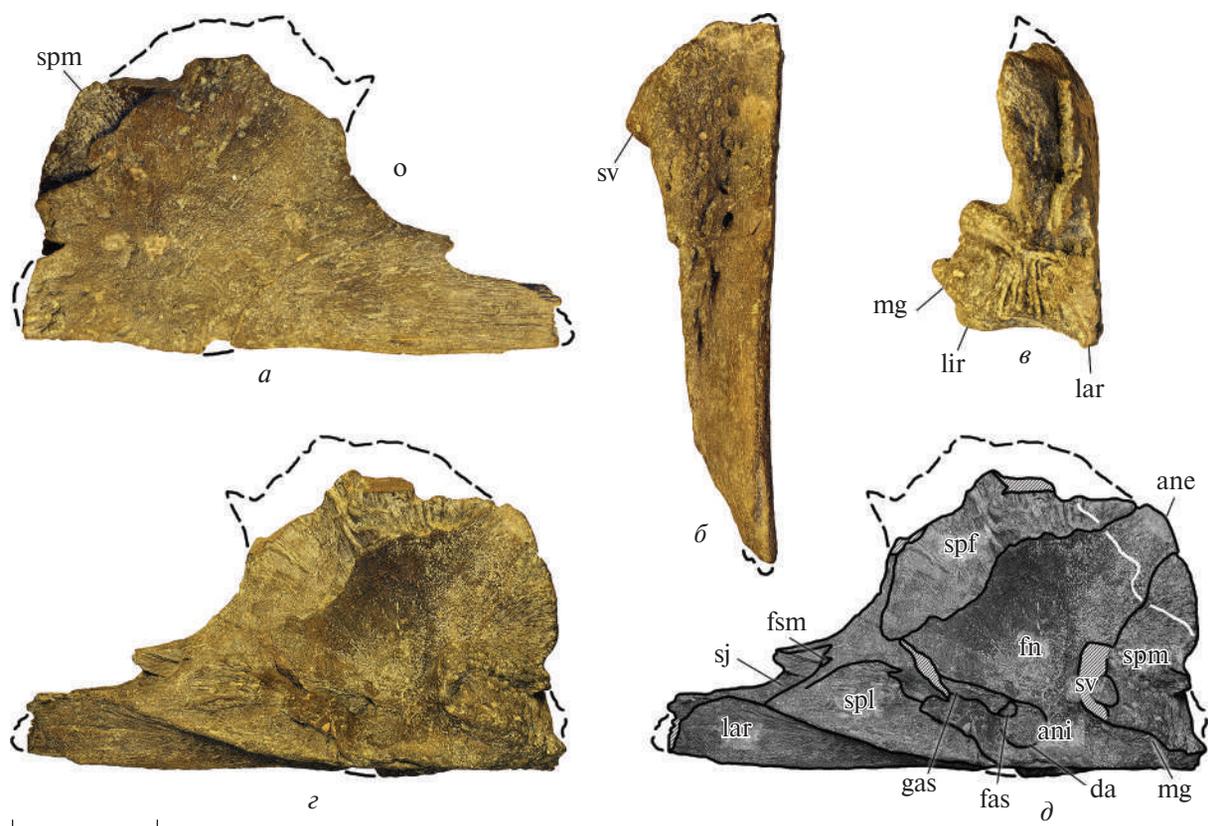
PAN-CHELONIOIDEA JOYCE ET AL., 2004

PROTOSTEGIDAE COPE, 1873

*Protostega* Cope, 1872

*Protostega gigas* Cope, 1872

Описание и сравнение материала из Малой Сердобы 2. Левая верхнечелюстная кость ZIN PH 1/291 (рис. 3) сохранилась почти полностью, за исключением самой дорсальной части предлобного отростка и маленького антеро-вентролатерального фрагмента. На вентральной и латеральной поверхностях кости имеются питательные отверстия. Передний и вентральный (лабиальный) края кости почти прямые и образуют угол около 90°. На латеральной поверхности передней части предлобного отростка почти полностью сохранилась шовная поверхность для предчелюстной кости. На медиальной поверхности задней и дорсальной частей предлобного отростка частично сохранилась шовная поверхность для предлобной кости. Верхнечелюстная кость у этого экземпляра, вероятно, участвовала в формировании лишь небольшого латерального участка наружного носового отверстия (*apertura naarium externa*), ниже и выше которого на медиальной поверхности кости находятся шовные поверхности для предчелюстной и предлобной костей, соответственно. Постеродорсальный край верхнечелюстной кости образует антеро-вентральный край глазницы и шовную поверхность для глубоко вклинивающейся скуловой кости. На переднем крае шовной поверхности для скуловой кости имеется небольшое *foramen supramaxillare*. С медиальной стороны, вентральнее шовной поверхности для предлобной кости, имеется обширное углубление, являющееся частью *fossa nasalis*. В вентральной части этого углубления, от шовной поверхности для небной кости, в переднем направлении идет короткий канал с нависающими бортами, заканчивающийся крупным *foramen alveolare superius*. Небный отросток умеренной ширины и толстый в передней части, на уровне шовной поверхности для предчелюстной кости. Латеральнее



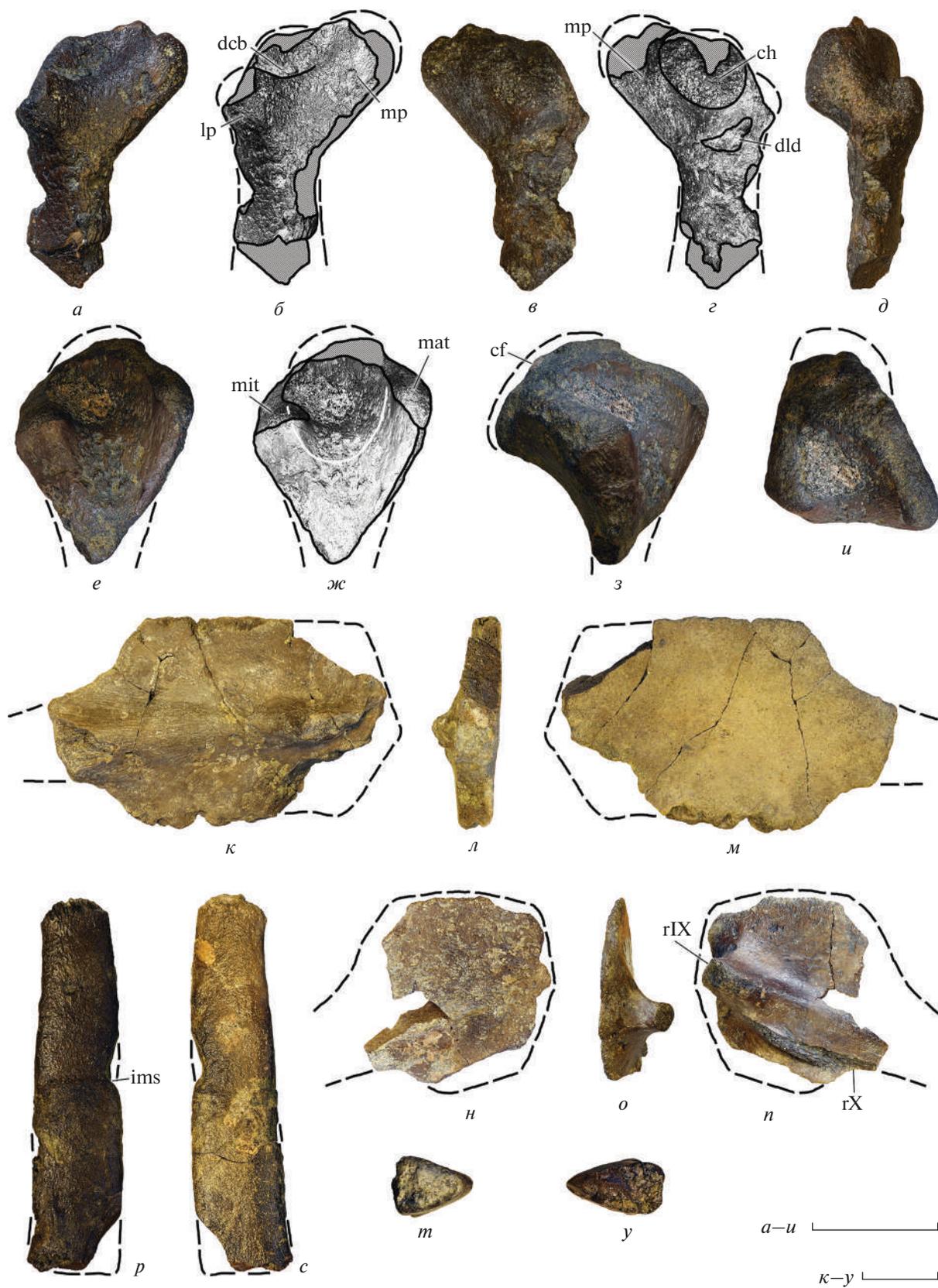
**Рис. 3.** Левая верхнечелюстная кость *Protostega gigas* Cope, 1872, экз. ZIN PH 1/291: *a* – вид с латеральной стороны; *б* – вид снизу; *в* – вид спереди; *г*, *д* – вид с медиальной стороны (*д* – пояснительный рисунок); Пензенская обл., Сердобский р-н, Малая Сердоба 2; верхний мел, кампан, рыбушкинская свита. Обозначения: ane – apertura narium interna; da – углубление латеральнее apertura narium interna; fas – foramen alveolare superius; fn – fossa nasalis; fsm – (?) foramen supra-maxillare; gas – борозда, ведущая к foramen alveolare superius; lar – лабиальный гребень; lir – лингвальный гребень; mg – медиальный желоб; o – глазница; sj – шовная поверхность для скуловой кости; spf – шовная поверхность для предлобной кости; spl – шовная поверхность для небной кости; spm – шовная поверхность для предчелюстной кости; sv – (?) затертая шовная поверхность для сошника. Белая линия – край шва для предчелюстной кости на наружной поверхности верхнечелюстной кости, прерывистая черная линия – реконструируемые края кости. Масштабная линейка – 5 см.

хоаны (apertura narium interna) имеется овальное углубление, примыкавшее к foramen alveolare superius, возможно, ассоциированное с клапаном (англ. flap) или гомологичными структурами из мягких тканей, которые находятся в этом месте у черепах (Parsons, 1968). Спереди от apertura narium interna, на вентральной поверхности небного отростка имеется медиальный желоб. Дорсальнее заднего края медиального желоба имеется поврежденная ориентированная назад поверхность, очевидно, являющаяся затертой шовной поверхностью для сошника или местом слома близ нее. Протяженного медиального контакта с сошником, в отличие от *Archelon ischyros*, не было. На задней части небного отростка медиально расположена шовная поверхность для небной кости. Альвеолярная поверхность верхнечелюстной кости в передней части, латеральнее лингвального гребня, слегка вогнута снизу в поперечном сечении, а в задней части ориентирована

вентромедиально. Лабиальный и лингвальный гребни развиты слабо. В целом, морфология экз. ZIN PH 1/291 не отличается от верхнечелюстной кости *Protostega gigas*, экз. ZIN PH 1/244 из Белого Озера, за исключением того, что она формировала лишь небольшую часть латерального края apertura narium externa, и лучше сохранившихся структур небного отростка.

\*\*\*

**Pan-Chelonioidea indet. (Малая Сердоба 2).** Проксимальная часть правой плечевой кости ZIN PH 2/291 (рис. 4, *a–д*) покрыта выемками, вероятно, следами зубов крупного хищника или падальщика, латеральный отросток поврежден. Головка шероховатая (слабо окостеневшая), что в сочетании с небольшим размером может указывать на то, что кость принадлежала особи с незавершенным онтогенезом. Латеральный отросток расположен близко к головке, но отделен



от нее вырезкой, как у других пан-хелониоидов (Evers et al., 2019: ch. 332). Он частично окаймляет углубление для крепления *mm. coracobrachialis brevis* с дистальной стороны, как у *Corsochelys haliniches*, *Stenochelys stenoporus* и *Prionochelys matutina*, и немного проксимальнее, чем у *Terlinguachelys fischbecki*; также он не ориентирован вдоль переднего края кости, как у *Porthochelys laticeps* и *Toxochelys latiremis*. Медиальный отросток значительно отклонен от средней оси, в отличие от *Corsochelys haliniches*. У основания головки с дистальной стороны имеется углубление. Является ли оно углублением для крепления *mm. latissimus dorsi et teres major* или повреждением, не ясно. Диафиз кости немного расширился дистально.

Проксимальная часть правой бедренной кости, экз. ZIN PH 3/291 (рис. 4, *e–u*). Большой трохантер соединен с головкой бедренной кости гребнем без вырезки, как у других пан-хелониоидов, за исключением *Toxochelys* spp. (Evers et al., 2019: ch. 354). Большой и малый трохантеры отдельные, сильно отличаются по высоте. Гребня между ними нет, в отличие от *Protostegidae* (в т.ч. *Terlinguachelys fischbecki*), *Mesodermochelys undulatus* и *Euclastes wielandi*. Раздельные трохантеры, без соединяющего их гребня, известны у *Toxochelys* spp. и *Stenochelys stenoporus*. Диафиз, по-видимому, сужался дистальнее головки. Головка сплюснута в передне-заднем направлении.

Костальные пластинки: ZIN PH 4/291, правая V или VI костальная пластинка (рис. 4, *к–м*); и ZIN PH 5/291, левая VIII костальная пластинка (рис. 4, *н–п*). У экз. ZIN PH 4/291 отломаны антеро- и постеромедиальные части, большая часть свободного ребра, а также шейка и головка ребра; у экз. ZIN PH 5/291 повреждены все края, кроме небольшого участка постеролатерального края, и отломана головка ребра. Дорсальная поверхность костальных пластинок не имеет ни орнаментации, ни борозд от роговых щитков, как у *Pan-Chelonioidea* indet. из Белого Озера, *Protostegina* (Hooks, 1998), *Allopleuron hofmanni*, *Corsochelys haliniches*, *Mesodermochelys*

*undulatus* и *Terlinguachelys fischbecki*. Обе пластинки формировали часть края косто-периферальных фонтанелей, как у большинства других пан-хелониоидов (Evers et al., 2019: ch. 212). V или VI костальная пластинка ZIN PH 4/291 короткая медиолатерально без учета свободного ребра, что свидетельствует о крупных косто-периферальных фонтанелях. На VIII костальной пластинке ZIN PH 5/291 сохранилась сочленовная поверхность для X ребра, которая тянется латерально до косто-периферальной фонтанели и дальше вдоль IX ребра до слом.

Правая (?) VIII периферальная пластинка крупной особи ZIN PH 6/291 (рис. 4, *p–y*) сохранилась почти полностью, за исключением небольших фрагментов в латеральной, задней и медиальной частях пластинки. Ее дорсальную поверхность пересекает интермаргинальная борозда, которая не прослеживается на вентральной поверхности; орнаментация отсутствует. Медиальный край пластинки формировал часть края одной или двух косто-периферальных фонтанелей, как у большинства других пан-хелониоидов (Evers et al., 2019: ch. 212). Пластинка очень узкая медиолатерально, как периферальные пластинки примерно того же положения *Allopleuron hofmanni*, *Asmodochelys parhami*, *Desmatochelys* spp., *Corsochelys haliniches* и *Terlinguachelys fischbecki*. В сечении пластинка имеет форму треугольника с закругленными углами. Она не вогнута с дорсальной стороны, в отличие от большей части периферальных пластинок *Allopleuron hofmanni*, *Asmodochelys parhami* и *Peritresius martini*; не имеет зубчатого латерального края, в отличие от *Asmodochelys parhami*, *Stenochelys* spp. и *Prionochelys* spp., или рваной формы медиального края, в отличие от *Protostega gigas* (Zangerl, 1953a: рис. 18A, 40–42, 47A; Gentry, 2018: рис. 15). Ямки для ребра на медиальной поверхности нет. Такое состояние может иметь две причины: ребра были расположены спереди и сзади от этой пластинки или ребро соприкасалось с медиальной поверхностью периферальной пластинки очень слабо, не проникая в нее. Наличие свободных

**Рис. 4.** Кости *Pan-Chelonioidea* indet.: *a–d* – правая плечевая кость, экз. ZIN PH 2/291: *a, б* – вид снизу; *в, г* – вид сверху; *д* – вид спереди; *e–u* – правая бедренная кость, экз. ZIN PH 3/291: *e, ж* – вид снизу; *з* – вид спереди; *и* – вид с проксимального конца; *к–м* – правая V или VI костальная пластинка, экз. ZIN PH 4/291: *к* – вид снизу; *л* – вид с медиального края; *м* – вид сверху; *н–п* – левая VIII костальная пластинка, экз. ZIN PH 5/291: *н* – вид сверху; *о* – вид с медиального края; *п* – вид снизу; *p–y* – правая (?) VIII периферальная пластинка, экз. ZIN PH 6/291: *p* – вид сверху; *с* – вид снизу; *т* – вид спереди; *у* – вид сзади; Пензенская обл., Сердобский р-н, Малая Сердоба 2; верхний мел, кампан, рыбушкинская свита. Обозначения: cf – головка бедренной кости; ch – головка плечевой кости; dcb – углубление для крепления *mm. coracobrachialis brevis*; dld – (?) углубление для крепления *mm. latissimus dorsi et teres major*; lp – латеральный отросток; ims – интермаргинальная борозда; mat – большой трохантер; mit – малый трохантер; mp – медиальный отросток; rIX – IX ребро; rX – сочленовная поверхность для X ребра. Масштабная линейка – 3 см.

периферальных пластинок, не считая I, II и XI, распространено среди пан-хелониоидов (Gentry et al., 2018: ch. 216, 217), хотя у перечисленных выше видов с узкими средними и задними периферальными пластинками такие пластинки отсутствуют (*Asmodochelys parhami*) или неизвестны. Ямки для ребер нечетко выражены на VI и VII периферальных пластинках у *Corsochelys haliniches* (Zangerl, 1960: с. 294) и на некоторых периферальных пластинках у *Desmatochelys lowi* (Zangerl, Sloan, 1960: рис. 10). У *Terlinguachelys fischbecki* ямки для ребер представляют собой плохо очерченные обширные углубления (Lehman, Tomlinson, 2004: с. 1168).

#### **Pan-Chelonioidea indet. (Малая Сердоба 1).**

Дистальная часть очень крупной правой плечевой кости СГУ 104а/32 (рис. 5) с поврежденной дорсальной поверхностью и задней частью эпифиза. Диафиз и дистальный эпифиз узкие в переднезаднем направлении, в отличие от *Protostega gigas* с широкой плечевой костью. Дистальный эпифиз формирует выраженный блок (*англ.* trochlea; Evers et al., 2019: ch. 334), как у *Terlinguachelys fischbecki*, *Euclastes wielandi* и *Toxochelys* spp. Capitellum крупный, выступает вентрально. Имеется эктэпикондилярное отверстие, как у *Allopleuron hofmanni*, *Stenochelys stenoporus* FMNH P27352 и *Terlinguachelys fischbecki*. Реконструируемая длина кости (без учета медиального отростка) – около 28 см. В целом, морфология экз. СГУ 104а/32 не отличается от голотипа *Terlinguachelys fischbecki*, имеющего плечевую кость примерно того же размера.

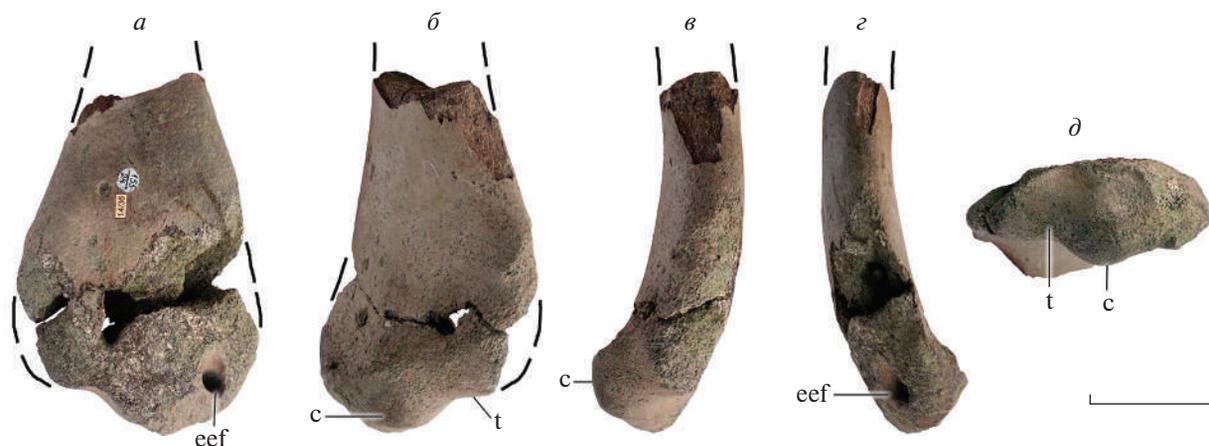
**Pan-Chelonioidea indet. (Пенза).** Экз. ZIN PH 1/245, два дистальных фрагмента костальных

пластинок в сочленении (рис. 2, а, б); свободные ребра отломаны, вентральная поверхность затерта. Дорсальная поверхность имеет орнаментацию в виде коротких извилистых гребней ближе к центру пластинок и более прямых, продольно ориентированных, у шва между костальными пластинками. Гребни сглаживаются ближе к латеральному краю пластинок. Такая же орнаментация известна у меловых пан-хелониоидов *Peritresius ornatus* и *Glyptochelone suyskerbuyski*. Латеральный край свободный, что указывает на присутствие косто-периферальных фонтанелей.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Комплекс морских черепах из Малой Сердобы 2 и плечевая кость из Малой Сердобы 1 происходят из рыбушкинской свиты, из которой также недавно описаны остатки морских черепах (Белое Озеро, Саратовская обл.; Danilov et al., 2022). По крайней мере, половина материалов из Малой Сердобы 2 и большая часть материалов из Белого Озера относятся к одним и тем же таксонам – *Protostega gigas* и *Pan-Chelonioidea indet.* с сильно фонтанелизированным карапаксом, поэтому ниже сравнению этих материалов уделяется особое внимание.

Описанные в настоящей статье материалы из Малой Сердобы 1 и 2 и Пензы отнесены к пан-хелониоидам на основании очень крупного размера, превышающего таковой у других меловых черепах (ZIN PH 1/291, ZIN PH 6/291, СГУ 104а/32); отдельного с головкой плечевой кости латерального отростка (ZIN PH 2/291); большого трохантера бедренной кости,



**Рис. 5.** Дистальная часть правой плечевой кости *Pan-Chelonioidea indet.*, экз. СГУ 104а/32: а – вид сверху; б – вид сзади и снизу; в – вид сзади, г – вид спереди, д – вид с дистального конца; Пензенская обл., Сердобский р-н, Малая Сердоба 1; верхний мел, кампан, рыбушкинская свита. Обозначения: с – capitellum; eef – эктэпикондилярное отверстие; т – блок. Масштабная линейка – 5 см.

соединенного с головкой гребнем без вырезки (ZIN PH 3/291); наличия косто-периферальных фонтанелей (ZIN PH 4–6/291); орнаментации костей карапакса, характерной для некоторых таксонов пан-хелониоидов (ZIN PH 1/245); морфологического соответствия верхнечелюстной кости одному из видов пан-хелониоидов (протостегид) – *Protostega gigas* (ZIN PH 1/291).

Верхнечелюстная кость *Protostega gigas* ZIN PH 1/291 сходна с таковой *P. gigas* ZIN PH 1/244 из Белого Озера (Россия). Единственным отличием экз. ZIN PH 1/291 от ZIN PH 1/244 и FMNH P27315 (Харрелл Стэйшн, США) является то, что верхнечелюстная кость ZIN PH 1/291 формировала лишь небольшую часть латерального края *apertura narium externa* по сравнению с другими указанными экземплярами (Zangerl, 1953a; Danilov et al., 2022). Это отличие мы интерпретируем как вариант внутривидовой изменчивости. Кроме того, у экз. ZIN PH 1/291 структуры небного отростка сохранились лучше, чем у экз. ZIN PH 1/244. Таким образом, выяснилось, что отсутствие у верхнечелюстной кости (экз. ZIN PH 1/291) протяженного медиального контакта с сошником является дополнительным отличием *Protostega gigas* из рыбушкинской свиты от *Archelon ischyros* (Wieland, 1900: рис. 3).

Все материалы по *Pan-Chelonioidea indet.* из Малой Сердобы 2 не относятся к представителям *Protostegina* (включая *Protostega gigas*), имеющим сильнее редуцированные костальные пластинки, периферальные пластинки с “равными” краями, плечевую кость со смещенным вперед и дистально латеральным отростком и бедренную кость с гребнем, соединяющим трохантеры (эти черты плечевой и бедренной костей свойственны всем протостегидам; Zangerl, 1953a; Evers et al., 2019: ch. 332, 333, 353). Также они не могут относиться к стволовым пан-хелониоидам *Toxochelys* или близким таксонам (*Toxochelyinae sensu* Zangerl, 1953b) со слабо развитыми или отсутствующими фонтанелями карапакса, плечевой костью с более продольно ориентированным латеральным отростком и бедренной костью с вырезкой между головкой и большим трохантером (Zangerl, 1953b; Evers et al., 2019: ch. 354).

Проксимальная часть плечевой кости ZIN PH 2/291 отличается от *Terlinguachelys fischbecki* более широким диафизом и проксимальнее расположенным латеральным отростком, а проксимальная часть бедренной кости ZIN PH 3/291 отличается от него большой разницей длин большого и малого трохантеров и отсутствием

гребня между ними (Lehman, Tomlinson, 2004). Обе кости наиболее сходны с *Stenochelys stenoporus* (Zangerl, 1953b). Костальные пластинки *Pan-Chelonioidea indet.* из Малой Сердобы 2, так же как и *Pan-Chelonioidea indet.* из изохронного Белого Озера, лишены борозд роговых щитков. Полное или частичное исчезновение борозд роговых щитков известно у *Protostegina*, *Terlinguachelys fischbecki* и меловых пан-хелониоидов, иногда сближаемых с *Dermostochelyidae* – *Allopleuron hofmanni*, *Corsochelys haliniches* и *Mesodermostochelys undulatus* (Zangerl, 1953a, 1960; Hirayama, Chitoku, 1996; Mulder, 2003; Lehman, Tomlinson, 2004). При этом, по крайней мере, у *Allopleuron hofmanni* и *Terlinguachelys fischbecki*, эти борозды присутствуют на части пластинок, что, скорее всего, указывает на то, что роговые щитки были тонкими, как у современного *Natator depressus* (см. Mulder, 2003). У костальных пластинок из Малой Сердобы 2 медиальный край не сохранился, но он известен у того же типа пластинок из Белого Озера, у которых напоминает таковой *Allopleuron hofmanni*, *Terlinguachelys fischbecki* и *Stenochelyidae* (*sensu* Gentry et al., 2019) и отличается от *Corsochelys haliniches* и *Mesodermostochelys undulatus* (Zangerl, 1960; Zangerl, Sloan, 1960; Mulder, 2003; Lehman, Tomlinson, 2004; Gentry, 2018: рис. 15; Danilov et al., 2022). Узкая и крупная периферальная пластинка из Малой Сердобы 2 сходна с таковыми *Corsochelys haliniches*, *Desmatochelys lowi* и *Terlinguachelys fischbecki* (Zangerl, 1960; Zangerl, Sloan, 1960; Lehman, Tomlinson, 2004). Другие материалы из Белого Озера, возможно, за исключением пигальной пластинки ZIN PH 18/244, похожи на *Terlinguachelys fischbecki* (невральная и супрапигальная пластинки, сочетающиеся с костальными) или *Stenochelyidae* (задние периферальные пластинки) (Lehman, Tomlinson, 2004; Gentry, 2018: рис. 15; Danilov et al., 2022).

Дистальная часть плечевой кости из Малой Сердобы 1 СГУ 104a/32 морфологически и по размеру не отличается от таковой *Terlinguachelys fischbecki* (Lehman, Tomlinson, 2004: рис. 8, 1–3).

Фрагменты костальных пластинок из Пензы (экз. ZIN PH 1/245) выделяются характерной для некоторых пан-хелониоидов скульптурой наружной поверхности в виде сети гребней. Такая скульптура из меловых пан-хелониоидов известна только у *Peritresius ornatus* (*Stenochelyidae*) и *Glyptochelone suysterbuyki* (Ubaghs, 1879; Gentry et al., 2018).

Таким образом, Pan-Chelonioida indet. из кампана Малой Сердобы 1 и 2 могут относиться к двум различным таксонам: сходному с *Terlinguachelys fischbecki* (дистальная часть плечевой кости, костальные и периферальная пластинки) и *Stenochelyidae* (проксимальные части плечевой и бедренной костей). Систематический состав черепах из рыбушкинской свиты юга Пензенской обл. (Малая Сердоба 1 и 2) и юго-запада Саратовской обл. (Белое Озеро) не отличается: *Protostega gigas* и Pan-Chelonioida indet.

Pan-Chelonioida indet. из маастрихта Пензы относится к другому таксону, сходному с *Peritresius ornatus* и *Glyptochelone suyckerbuyki*.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Зоологического института Российской академии наук (проект 125012800908-0).

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Архангельский М.С.* О находках остатков черепах в верхнем мелу Нижнего Поволжья // Тр. геол. факта СГУ и НИИ геологии СГУ. Нов. сер. Саратов, 1999. С. 142–144.

*Григорьев Д.В.* Отряд Squamata. Семейство Mosasauridae // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2017. С. 8–26.

*Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В., Суханов В.Б.* Подкласс Testudinata // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 4 / Ред. Лопатин А.В., Зеленков Н.В. М.: ГЕОС, 2017. С. 27–395.

*Несов Л.А.* Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. М.: БИН РАН, 1997. 218 с.

*Олферьев А.Г., Алексеев А.С.* Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы. Объяснит. зап. М.: ПИН РАН, 2005. 203 с.

*Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Колледж, 1999. 232 с.

*Averianov A.O.* Review of Mesozoic and Cenozoic sea turtles from the former USSR // Russ. J. Herpetol. 2002. № 9(2). P. 137–154.

*Averianov A.O., Kurin A.S.* A new specimen of pteranodontid pterosaur *Bogolubovia orientalis* from the Upper Cretaceous of Penza Province, Russia // Histor. Biol. 2022. V. 35. № 2. P. 1–9.

*Cadena E.A., Parham J.F.* Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia // Paleobios. 2015. V. 32. P. 1–42.

*Danilov I.G., Obratzsova E.M., Arkhangelsky M.S. et al.* Cretaceous chelonioid turtles of Northern Eurasia: previous records and new findings // Turtle Evolution Symposium / Eds. Hirayama R. et al. Tübingen: Scidinge Hall Verlag, 2018. P. 30–33.

*Danilov I.G., Obratzsova E.M., Arkhangelsky M.S. et al.* *Protostega gigas* and other sea turtles from the Campanian of Eastern Europe, Russia // Cret. Res. 2022. V. 135. 105196. doi:10.1016/j.cretres.2022.105196.

*Elliott D.K., Irby G.V., Hutchison J.H.* *Desmatochelys lowi*, a marine turtle from the Upper Cretaceous // Ancient Marine Reptiles / Eds. Callaway J.M., Nicholls E.M. San Diego, L.: Acad. Press, 1997. P. 243–258.

*Evers S.W., Barrett P.M., Benson R.B.J.* Anatomy of *Rhinochelys pulchriiceps* (Protostegidae) and marine adaptation during the early evolution of chelonioids // PeerJ. 2019. V. 7. e6811.

<https://doi.org/10.7717/peerj.6811>

*Gaffney E.S.* Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1979. V. 164. P. 65–375.

*Gentry A.D.* *Prionochelys matutina* Zangerl, 1953 (Testudines: Pan-Cheloniidae) from the Late Cretaceous of the United States and the evolution of epithelial ossifications in marine turtles // PeerJ. 2018. V. 6. e5876.

*Gentry A.D., Ebersole J.A., Kiernan C.R.* *Asmochelys parhami*, a new fossil marine turtle from the Campanian Demopolis Chalk and the stratigraphic congruence of competing marine turtle phylogenies // Roy. Soc. Open Sci. 2019. V. 6. 191950.

*Gentry A.D., Parham J.F., Ehret D.J., Ebersole J.A.* A new species of *Peritresius* Leidy, 1856 (Testudines: Pan-Cheloniidae) from the Late Cretaceous (Campanian) of Alabama, USA, and the occurrence of the genus within the Mississippi Embayment of North America // PLoS ONE. 2018. V. 13. e0195651.

*Grigoriev D.V.* Giant *Mosasaurus hoffmanni* (Squamata, Mosasauridae) from the Late Cretaceous (Maastriichtian) of Penza, Russia // Proc. Zool. Inst. RAS. 2014. V. 318. № 2. P. 148–167.

*Hirayama R.* Humeral morphology of chelonioid sea turtles: its functional analysis and phylogenetic implications // Bull. Hobetsu Museum. 1992. V. 8. P. 17–57.

*Hirayama R., Chitoku T.* Family *Dermochelyidae* (superfamily Chelonioida) from the Upper Cretaceous of north Japan // Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Japan. New ser. 1996. V. 184. P. 597–622.

*Joyce W.G., Parham J.F., Gauthier J.A.* Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to

- phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles // *J. Paleontol.* 2004. V. 78. P. 989–1013.
- Joyce W.G., Anquetin J., Cadena E.A. et al. A nomenclature for fossil and living turtles using phylogenetically defined clade names // *Swiss J. Palaeontol.* 2021. V. 140. № 5. P. 1–45.  
<https://doi.org/10.1186/s13358-020-00211-x>.
- de Lapparent de Broin F., Murelaga X., Pérez-García A. et al. The turtles from the upper Eocene, Osona County (Ebro Basin, Catalonia, Spain): new material and its faunistic and environmental context // *Fossil Rec.* 2018. V. 21. P. 237–284.
- Lehman T.M., Tomlinson S.L. *Terlinguachelys fischbecki*, a new genus and species of sea turtle (Chelonioidae: Protostegidae) from the Upper Cretaceous of Texas // *J. Paleontol.* 2004. V. 78. № 6. P. 1163–1178.
- Matzke A.T. An almost complete juvenile specimen of the cheloniid turtle *Ctenochelys stenoporus* (Hay, 1905) from the upper Cretaceous Niobrara Formation of Kansas, USA // *Palaeontology.* 2007. V. 50. P. 669–691.
- Mulder E.W.A. Comparative osteology, palaeoecology and systematics of the Late Cretaceous turtle *Allopleuron hofmanni* (Gray 1831) from the Maastrichtian type area // *Publ. van het Natuurhist. Genootschap in Limburg.* 2003. P. 23–92.
- Nicholls E.L. New material of *Toxochelys latiremis* Cope, and a revision of the genus *Toxochelys* (Testudines, Chelonioidae) // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. V. 8. № 2. P. 181–187.
- Parsons T.S. Variation in the choanal structure of recent turtles // *Canad. J. Zool.* 1968. V. 46. P. 1235–1263.
- Romer A.S. *Osteology of the Reptiles.* Chicago: Univ. Chicago Press, 1956. 772 p.
- Storrs G.W., Arkhangel'skii M.S., Efimov V.M. Mesozoic marine reptiles of Russia and other former Soviet republics // *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 187–210.
- Ubaghs C. Description géologique et paléontologique du sol du Limbourg, avec catalogue général des fossiles du terrain crétacé, coupe de la superposition des couches et description de quelques grands vertébrés de la Craie supérieure de Maastricht. Ruremonde: J.J. Romen, 1879. 275 p.
- Ullmann P.V., Carr E. *Catapleura* Cope, 1870 is *Euclastes* Cope, 1867 (Testudines: Pan-Cheloniidae): synonymy revealed by a new specimen from New Jersey // *J. Syst. Palaeontol.* 2021. V. 19. № 7. P. 1–27.  
<https://doi.org/10.1080/14772019.2021.1928306>.
- Wieland G.R. The skull, pelvis, and probable relationships of the huge turtles of the genus *Archelon* from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota // *Amer. J. Sci.* 1900. V. 9. P. 237–251.
- Wieland G.R. Revision of the Protostegidae // *Amer. J. Sci. Ser. 4.* 1909. V. 27(158). P. 101–130.
- Williston S.W. A new turtle from the Benton Cretaceous // *Kansas Quarterly.* 1894. № 3. P. 5–18.
- Williston S.W. A new turtle from the Kansas Cretaceous // *Trans. Kansas Acad. Sci.* 1901. V. 17. P. 195–199.
- Zangerl R. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part III. The turtles of the family Protostegidae // *Fieldiana: Geol. Memoirs.* 1953a. V. 3. № 3. P. 63–133.
- Zangerl R. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part IV. The turtles of the family Toxochelyidae // *Fieldiana: Geol. Memoirs.* 1953b. V. 3. № 4. P. 145–277.
- Zangerl R. The vertebrate fauna of the Selma Formation of Alabama. Part V. An advanced cheloniid sea turtle // *Fieldiana: Geol. Memoirs.* 1960. V. 3. № 5. P. 279–312.
- Zangerl R., Sloan R.E. A new specimen of *Desmatochelys lowi* (Williston), a primitive cheloniid sea turtle from the Cretaceous of South Dakota // *Fieldiana Geol.* 1960. V. 14. P. 7–40.
- Zvonok E.A., Danilov I.G. Paleogene turtles of Eastern Europe: new findings and a revision // *Proc. Zool. Inst. RAS.* 2023. V. 327. № 3. P. 496–554.

## Sea Turtles from the Upper Cretaceous of the Penza Province (Russia)

E. A. Zvonok<sup>1</sup>, M. S. Arkhangelsky<sup>2,3</sup>, Yu. A. Glazunov<sup>4</sup>, V. A. Glazunov<sup>4</sup>, A. S. Glushkov<sup>4</sup>,  
I. G. Danilov<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Lugansk State Pedagogical University, Lugansk, 291011 Russia

<sup>2</sup>Saratov State University, Saratov, 410012 Russia

<sup>3</sup>Saratov State Technical University, Saratov, 410054 Russia

<sup>4</sup>Independent researcher, Penza, 440011 Russia

<sup>5</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

The article describes remains of sea turtles (clade Pan-Chelonioidea) from three Upper Cretaceous localities of the Penza Province of Russia: Malaya Serdoba 1 and 2 (Campanian) and Penza (Maastrichtian). The distal part of the humerus of Pan-Chelonioidea indet. from the Malaya Serdoba 1 locality is similar to the humerus of *Terlinguachelys fischbecki* (Protostegidae) from the Campanian of USA. The turtle assemblage from the Malaya Serdoba 2 locality includes *Protostega gigas* (Protostegidae) and Pan-Chelonioidea indet. similar to *T. fischbecki* and representatives of the clade Ctenochelyidae, and resembles in systematic composition the sea turtle assemblage from the Campanian Beloe Ozero locality, Saratov Province of Russia. The outer surface of the costal plates of turtle from the Penza locality has a sculpture similar to *Peritresius ornatus* (Ctenochelyidae) and *Glyptochelone suyckerbuycki*.

**Keywords:** Pan-Chelonioidea, *Protostega gigas*, *Terlinguachelys fischbecki*, Ctenochelyidae, Upper Cretaceous, Penza Province, Russia, turtles