

УДК 56.016.4-551.763.3

НОРЫ ПОЛИХЕТ *LEPIDENTERON LEWESIENSIS* (MANTELL, 1822) ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2025 г. А. Г. Сенников^{a,*}, А. В. Иванов^{b,c,d}, А. С. Бакаев^{a,e,f,g}, С. Ю. Маленкина^b,
И. В. Новиков^{a,e}, Р. Р. Габдуллин^b, Б. А. Мелиев^f

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

^bМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

^cИнститут географии РАН, Москва, 119017 Россия

^dТамбовский государственный технический университет, Тамбов, 392000 Россия

^eКазанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, 420008 Россия

^fСамаркандский государственный университет имени Шарофа Рашидова, Самарканд, 140104 Узбекистан

^gУдмуртский государственный университет, Ижевск, 426034 Россия

*e-mail: sennikov@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.11.2024 г.

После доработки 16.12.2024 г.

Принята к публикации 23.12.2024 г.

Норы хищных полихет *Lepidenteron* впервые обнаружены в морском верхнем мелу (турон–маастрихт) Нижнего Поволжья. Все эти норы имеют сходное строение и относятся к ихновиду *Lepidenteron lewesiensis* (Mantell, 1822). В норах обнаружены костные остатки и чешуя костистых рыб, принадлежащих к четырем таксонам: одному Teleostei indet., двум Clupeocephala indet. и одному Dercetidae gen. indet. Открытие нор *Lepidenteron lewesiensis* в Нижнем Поволжье существенно дополняет наши представления о позднемеловых морских палеоэкосистемах этого региона.

Ключевые слова: норы *Lepidenteron lewesiensis*, полихеты, костистые рыбы, поздний мел, Нижнее Поволжье

DOI: 10.31857/S0031031X25030088 EDN: ERCZKQ

ВВЕДЕНИЕ

В морских верхнемеловых отложениях Западной и Центральной Европы широко распространены ихнофоссилии *Lepidenteron lewesiensis* (Mantell, 1822) — неразветвленные, слабоизогнутые или почти прямые, округлые или овальные в сечении ходы, содержащие чешую и кости рыб (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015; Niebuhr, Wilmsen, 2016; Schwarzhans et al., 2021 и др.). Подобные ходы были обнаружены также в морском верхнем мелу Крыма (Алексеев, 1989; Барабошкин и др., 2020). Наиболее вероятная интерпретация этих ихнофоссилий — норы хищных полихет, охотившихся на рыб на морском дне и поедавших их трупы (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015; Niebuhr, Wilmsen, 2016; Schwarzhans et al., 2021).

ОСТАТКИ РЫБ В ВЕРХНЕМ МЕЛУ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Поскольку одним из ключевых признаков, позволяющих диагностировать рассматриваемые ниже ихнофоссилии как ядра ходов полихет, является наличие внутри них скоплений костных остатков рыб, то следует обратиться к общим особенностям ископаемых остатков позднемеловых рыб в Нижнем Поволжье, которые разнообразны и разноразмерны. Находки сочлененных элементов скелета редки — в подавляющем большинстве случаев материал представлен отдельными костями, зубами, чешуями. Макроразмерные (сантиметры и более) остатки встречаются преимущественно в терригенных отложениях — крупные зубы акул, скатов, челюстные пластины химер. Наиболее крупными представителями рыб в позднемеловое время на рассматриваемой территории были лососевые

(длина тела до 3 м; сохраняются крупные гвоздевидные зубы) и осетровые (длина тела до 10 м; встречаются фрагменты черепных пластин с характерной бугорчатой скульптурой). Наименьшие по размерам (доли мм, микроихтиолиты) остатки из верхнего мела Поволжья изучаются относительно недавно и выделяются с помощью методики промывки породы на специальном оборудовании (Попов, Иванов, 2001).

Помимо этого, встречаются остатки рыб “промежуточной” размерности (от долей мм до см), которые можно позиционировать как миниихтиолиты. В эту категорию попадают массово встречающиеся не крупные зубы акул, а также кости и чешуи костистых рыб. Миниихтиолиты костистых рыб встречаются по верхнемеловому разрезу во всех стратиграфических интервалах и фациальных разностях — карбонатных (маастрихт окрестностей г. Вольск и др.), кремниевых (силициты и смешанные алевро-глино-силициты и др. (Ахлестина, Иванов, 2009), сантон окрестностей г. Саратов, Пудовкино, д. Нижняя Банновка и др., и терригенных (сеноман окрестностей Саратова, Нижней Банновки, Безобразовки и др.), а также смешанных карбонатно-терригенных (маастрихт окрестностей с. Щербаковка и др.) и карбонатно-кремниевых (кампан окрестностей Саратова и др.) породах.

Некоторые факты находок миниихтиолитов упоминались ранее в литературе. Так, например, в книге Е.Ф. Ахлестиной и А.В. Иванова обобщенно отмечается их наличие в кремниевых породах верхнего мела Поволжья “в виде беспорядочно рассеянных включений различных фосфатизированных органических остатков (ядра моллюсков, зубы, косточки рыб, обрывки водорослей)” (Ахлестина, Иванов, 2009, с. 44). Более подробно захоронения скоплений миниихтиолитов костистых рыб в норах упоминаются, например, при описании разреза Мизино-Лапшиновка, интервала мезинолапшиновской свиты (сантон), сложенной чередованием трепельных мергелей и опок, связанных друг с другом постепенными переходами. “В кровле четко выражены следы перерыва в виде твердого дна, представленного темно-серой до черной крупноблочной опокой мощностью 0.3 м с многочисленными норами ракообразных, дно которых выполнено чешуей рыб. В материале, заполняющем ходы, наблюдаются зерна кварца и глауконита, происходящие из вышележащего слоя” (Сельцер, Иванов, 2010, с. 105). Таким образом, предыдущие находки миниихтиолитов в виде скоплений в ходах донных роющих

организмов из верхнего мела Нижнего Поволжья никак не связывались с деятельностью полихет — такая интерпретация этого материала предлагается впервые.

НОРЫ *LEPIDENTERON LEWESIENSIS* ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Норы с чешуей и костями небольших рыб, отнесенные нами к ихновиду *Lepidenteron lewesiensis*, были обнаружены в морских верхнемеловых отложениях Нижнего Поволжья в процессе работы научно-просветительской экспедиции “Флотилия плавучих университетов” (2015–2023 гг.). Среди сопутствующей макрофауны наиболее часто встречаются раковины остреоидных и пектиноидных двусторчатых моллюсков, скелеты кремниевых губок, рostrы белемнитов; реже находят ядра гастропод, аммонитов и наутилид. Условия обитания животных типичны для нормального прибрежного морского мелководья. Изученные материалы собраны на местонахождениях в пределах Саратовской и Волгоградской обл. (рис. 1, 2; табл. 1). Представительство материала из конкретных местонахождений различно — от единичных фрагментов ядер ходов до массовых сборов. Подробному описанию местонахождений *Lepidenteron lewesiensis* из верхнего мела Нижнего Поволжья будет посвящена специальная статья, здесь мы приводим только их список.

Найденные в Нижнем Поволжье норы типичны для ихновида *Lepidenteron lewesiensis*. Эти ходы, встречающиеся в разрезе верхнего мела с турона до маастрихта, однотипны по своему размеру, строению и характеру заполнения рыбными остатками. Судя по полевым наблюдениям, норы *L. lewesiensis* различно ориентированы в слое, слабо- и умеренноизогнутые или прямые, овальные, округлые или линзовидные в сечении, неразветвленные. Зафиксированные размеры нор от 5 до 25 см в длину и от 1 до 4 см в диаметре (толщина норы может немного меняться на ее протяжении, иногда наблюдаются небольшие расширения). Эти норы не имеют четко выраженной стенки, т.к. порода, их заполняющая, такая же, что и вмещающая, а контур норы обычно определяется заполнением рыбными костями и чешуей. Однако заполняющая ходы *L. lewesiensis* из верхнего мела Нижнего Поволжья порода иногда бывает несколько более плотной, чем вмещающая, в т.ч. фрагменты нор можно извлечь из слоя, например, в местонахождении Поливановка-Школа (кампан) (рис. 3,

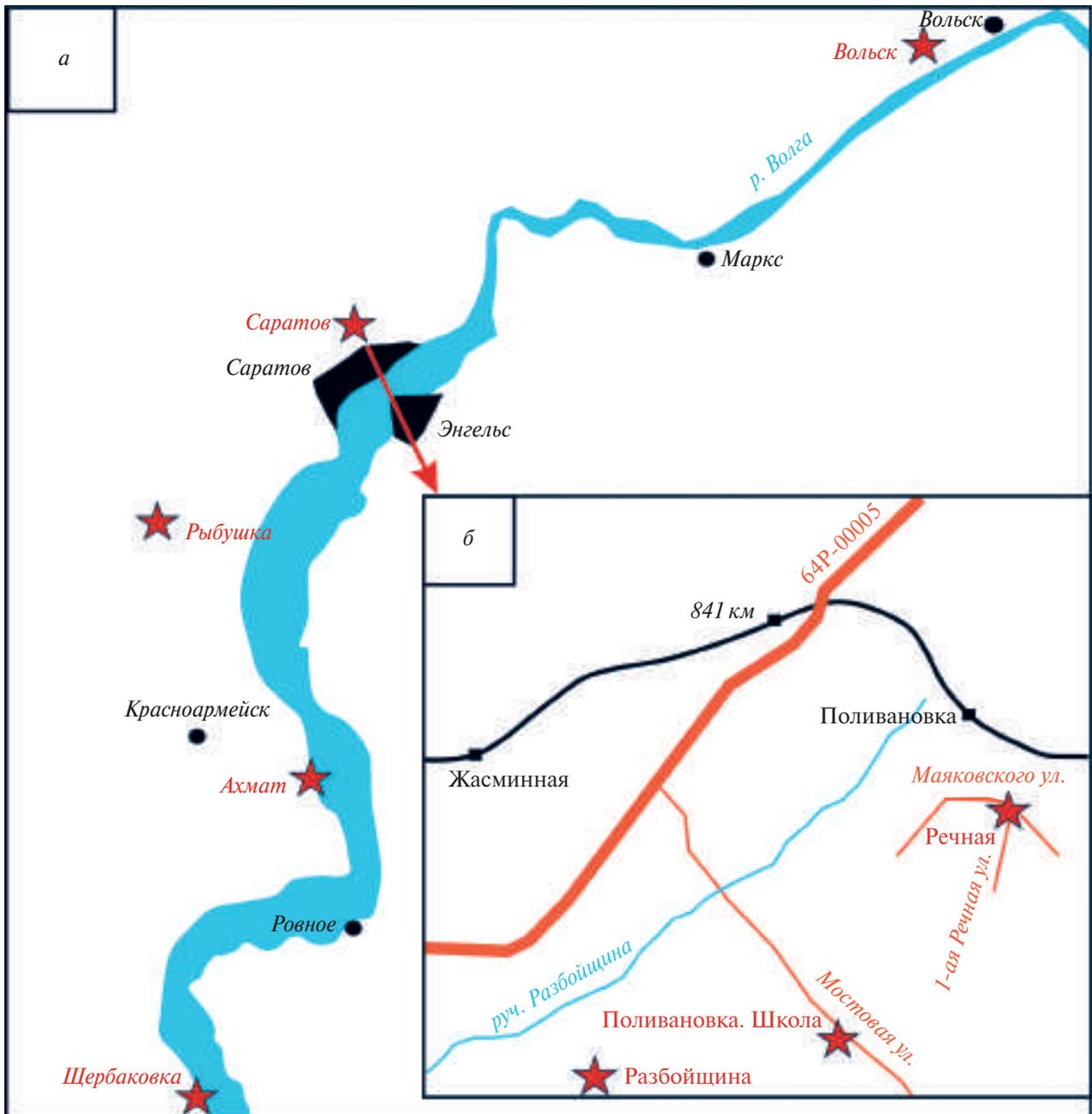


Рис. 1. Схема расположения местонахождений икнофоссилий *Lepidenteron lewesiensis* из верхнего мела Нижнего Поволжья: а — Саратовское Поволжье, б — район г. Саратов.

а–е). В таких случаях на поверхности нор иногда можно наблюдать следы рытья — концентрические царапины, бороздки и гребни (рис. 3, а–д).

Скопления остатков рыб в норах, как правило, представляют собой массу различно ориентированных чешуй и изолированных, часто фрагментарных костей, упакованных в линзы размером в первые сантиметры, обычно приуроченных к стенке хода и выступающих ее, или более-менее равномерно распределенных по

стенкам и всему объему полости хода. В некоторых норах в таких скоплениях сосредоточены, вероятно, остатки одной особи, т.к. наблюдаются случаи сочлененных элементов (например, фрагменты позвоночного столба) и “поля” однотипных одноразмерных чешуй, ориентированных закономерным образом. Вне ходов были встречены лишь единичные, разрозненные чешуи и кости рыб, очень редко — их небольшие хаотичные скопления. В ряде случаев (например, в местонахождении Речная) среди



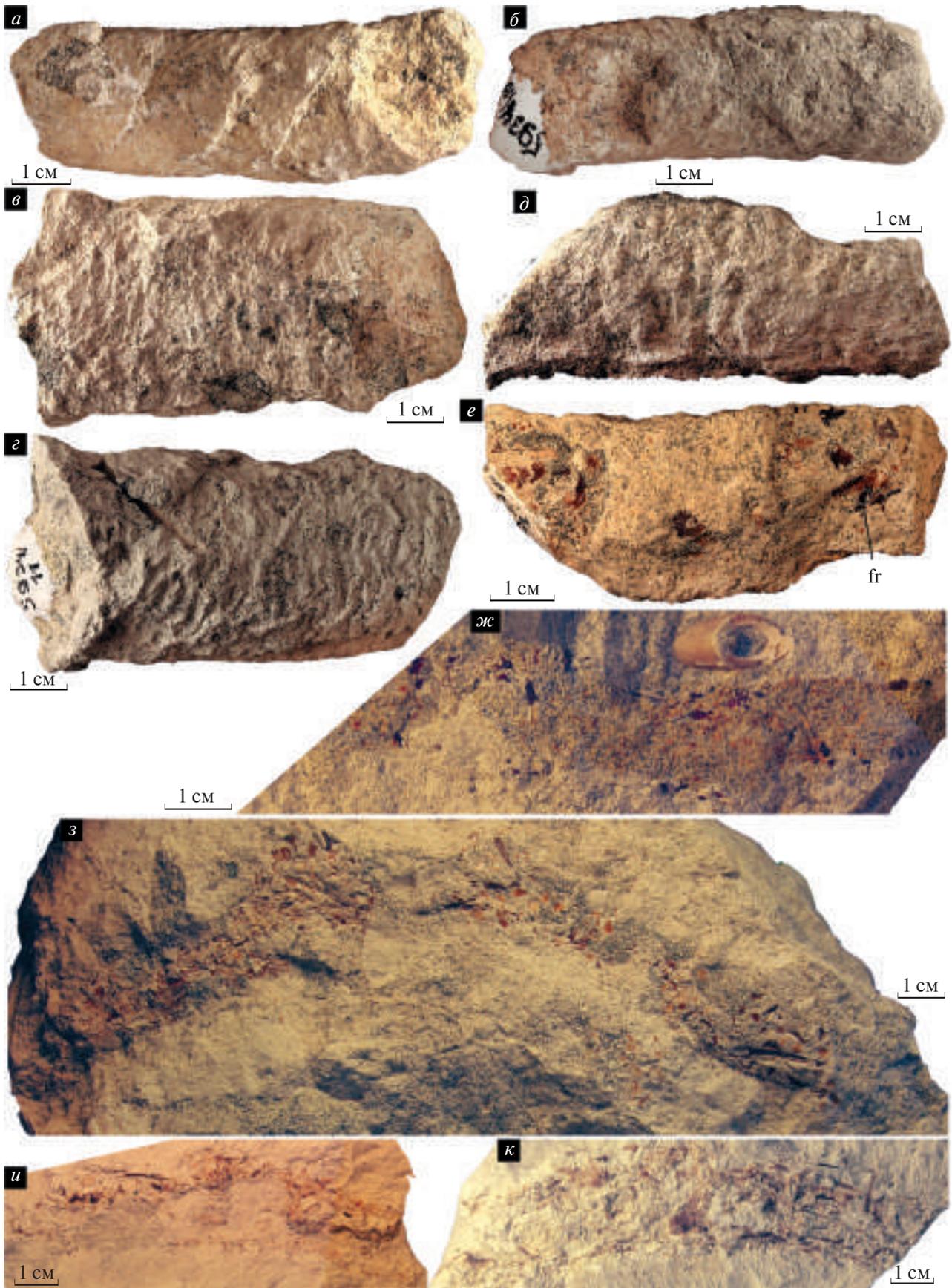
Рис. 2. Наиболее показательные местонахождения ихнофоссилий *Lepidenteron lewesiensis*: *a* — Ахмат (турон), *б* — Щербаковка (маастрихт).

нор, однотипных по расположению в слое, по строению, форме, размеру и по характеру заполнения породой, встречаются как норы, содержащие остатки рыб, так и без них. Судя по сходной морфологии этих нор, они должны были бы принадлежать одним и тем же животным. В то же время, отсутствие в них остатков рыб не

соответствует диагнозу *Lepidenteron lewesiensis*. Мы предполагаем, что такие пустые норы также относятся к *Lepidenteron lewesiensis*, но их продуценты просто не успели поймать и съесть добычу. Окончательное решение этого вопроса, очевидно, требует дальнейших полевых исследований.

Таблица 1. Местонахождения нор *Lepidenteron lewesiensis* из верхнего мела Нижнего Поволжья

Название	Географическое положение	Слой и вмещающая порода	Возраст	Сопутствующая фауна
Ахмат	Обнажение на правом берегу р. Волги в 9 км к югу от с. Ахмат, Красноармейский р-н, Саратовская обл.	Мел	Турон, банновская свита	Двустворчатые моллюски <i>Rusnodonte</i> sp., <i>Chlamys</i> sp.
Захаровка	Обнажение в расчистке газопровода при пересечении с автодорогой 18А-3 в 3 км к северо-востоку от с. Захаровка, Ольховский р-н, Волгоградская обл.	Мергель светло-серый	Турон – коньяк, банновская (?) свита	—
Разбойщина	Карьер, находящийся в 500 м к югу от р. Разбойщина на западной окраине г. Саратов, Саратовская обл.	Мергель светло-серый и песчаник глауконитовый	Сантон, можжевело-овражная свита	Двустворчатые моллюски <i>Liostrea vegmaniana</i> ?, <i>Rusnodonte</i> sp., <i>Agerostrea</i> sp., <i>Chlamys</i> sp.
Речная	Котлован под строительство малоэтажного дома и серия выемок для прокладки линии “скоростного трамвая” близ руч. Янтарный у остановки “Речная”, ул. Маяковского, пос. Поливановка (сев. часть поселка), на западной окраине г. Саратов, Саратовская обл.	1) Синевато-серые силициты (опоки); 2) мергель светло-серый, песчанистый	1) Сантон, можжевело-овражная свита; 2) кампан, пудовкинская свита	1) Двустворчатые моллюски <i>Oxytoma tenuicostata</i> , <i>Liostrea vegmaniana</i> ; 2) Двустворчатые моллюски <i>Monticulina vesicularis</i> (Lam.), <i>Gryphaeostrea</i> sp., <i>Hyotissa</i> sp., гастроподы <i>Solariella</i> sp., аммониты пахидисциды, наутилиды <i>Eutrephoceras</i> sp., белемниты <i>Belemnellocamax mammilatus volgensis</i> , <i>Belemnitella mucronata mucronata</i> , одиночные кораллы, губки
Поливановка Школа	Обнажение у остановки “Школа”, ул. Мостовая, пос. Поливановка (ю.з. часть поселка), на западной окраине г. Саратов (Саратовская обл.)	Песчаник	Кампан, пудовкинская свита	Двустворчатые моллюски <i>Monticulina vesicularis</i> (Lam.), <i>Gryphaeostrea</i> sp., <i>Hyotissa</i> sp., белемниты, губки
Рыбушка	Обнажение в 1.5 км к востоку от села Рыбушка, Саратовский р-н, Саратовская обл.	Глауконитовый карбонатный песчаник	Кампан, рыбушкинская свита	Белемниты, устричные и пектинидные двустворчатые моллюски, губки
Щербаковка	Обнажение на правом берегу р. Волги в 1,5 км к юго-востоку от с. Щербаковка, Камышинский р-н, Волгоградская обл.	Алеврит глинистый, карбонатистый темно-серый	Маастрихт, зарянская (?) свита	Двустворчатые моллюски <i>Oxytoma</i> cf. <i>danica</i> , <i>Liostrea</i> sp., <i>Rusnodonte</i> sp.
Вольск. Рыбное	Карьер в 1.5 км к северу от бывшего карьера “Красный Октябрь”, южная окраина г. Вольск, Саратовская обл.	Мел	Маастрихт, радищевская (?) свита	Аммониты-скафиты, бакулиты, устрицы <i>Rusnodonte</i> sp., морские ежи



СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Ихнород *Lepidenteron Frič, 1878**Lepidenteron lewesiensis* (Mantell, 1822)

Табл. X, фиг. 1–14; табл. XI, фиг. 1–6

Muraena? lewesiensis: Mantell, 1822, с. 232, табл. 34, рис. 10, 11.

Dercetis elongatus: Agassiz, 1833, с. 259, табл. 66, рис. 4; Mantell, 1844, с. 658; 1851, с. 438.

Lepidenteron longissimus: Frič, 1878, с. 19, рис. 45.

Terebella lewesiensis: Davies, 1879, с. 148; Bather, 1911, с. 482; Abel, 1935, с. 473, рис. 397.

Terebella lutensis: Bather, 1911, с. 484, табл. 24, фиг. 6; Arnold, 1956, с. 58.

Lepidenteron lewesiensis: Suhr, 1988, с. 82, табл. 1, фиг. 1–3; Schumacher, 2004, с. 239, рис. 1, табл. 1, 2; Jurkowska, Uchman, 2013, с. 616, рис. 3–5; Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015, с. 798, рис. 4, 5; Niebuhr et al., 2016, с. 220, рис. 18, a, b.

Описание (рис. 3–7). Длинные и умеренно удлиненные, изогнутые или прямые, не ветвящиеся ихнофоссилии (норы или ходы), горизонтально или субвертикально ориентированные в осадке, овальные или округлые в сечении, в среднем 2 см (от 1 до 4 см) в диаметре (по длинной оси), равномерной толщины, реже с небольшими утолщениями и сужениями. Большинство нор целиком не сохранилось. Самая длинная нора имеет 25 см в длину (рис. 3, з), хотя ее концы, по всей видимости, обломаны. Обычно окончания нор диффузные, без какой-либо ассоциации с поверхностью размыва и границей слоев. Но в некоторых случаях, например, на образце из местонахождения Рыбушка (кампан), один из концов заострен (рис. 7, а, б).

Норы погружены в песчаник, мел или известняк, и их матрикс почти не отличается от окружающего осадка. Только в некоторых случаях нора содержит матрикс, отличающийся от окружающей породы. Так, экз. ПИН, № 5934/3 из местонахождения Рыбушка (кампан) частично заполнен серым алевролитом (рис. 7, а–в; вмещающая порода — зеленоватый песчаник), а экз. ПИН, № 5934/4 из этого же местонахождения частично заполнен серым алевролитом и песчаником (табл. X; вмещающая порода — грязно-белый песчанистый известняк). Нора не имеет выраженных стенок, однако ее наружные очертания видны благодаря выстилке из биокластов. Биокласт представлен фрагментами

скелетов лучеперых рыб, в основном разрозненными и часто поломанными чешуями, черепными костями, позвонками, зубами. Их концентрация может различаться в разных частях норы. В некоторых случаях нора содержит несколько сочлененных позвонков. В экз. ПИН, №№ 5934/3 (рис. 7, а–и) и 5934/7 (рис. 4, а, д) из местонаждений Рыбушка и Речная (кампан) позвонки ориентированы вдоль длинной оси норы. На одном из участков норы экз. ПИН, № 5934/3 они образуют две параллельные линии, которые могут принадлежать двум разным особям или же быть фрагментами позвонка одной особи, сложенной пополам (рис. 7, б, и). В норе экз. ПИН, № 5934/6 (рис. 7, к) из местонахождения Речная (кампан) сохранились фрагменты позвоночного столба, состоящие из нескольких крупных позвонков.

Сравнение. От всех видов ихнорода *Lepidenteron*, кроме *L. mortenseni*, отличается заполнением нор, состоящим из фрагментов скелетов лучеперых рыб. От *L. mortenseni* отличается изогнутой формой нор, в некоторых случаях имеющих заостренное окончание, большим их диаметром, наличием небольших расширений и менее равномерным распределением костных остатков рыб.

Замечания. Ихновиды *Lepidenteron* хорошо идентифицируются по различному составу заполнения нор (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Niebuhr, Wilmsen, 2016; Jurkowska et al., 2018). Это *L. lewesiensis* (Mantell, 1822) с чешуей и костями рыб, *L. mantelli* (Geinitz, 1850) с растительными остатками, *L. cancellata* (Bather, 1911) с обломками осадочных пород и *L. variabilis* Suhr, 1988 со смешанным составом лито- и биокластов. Очевидно, продуценты этих четырех ихновидов принадлежали к различным группам морских животных, т.к. при внешнем сходстве морфологии нор их заполнение столь кардинально различается.

Недавно выделенный ихновид *Lepidenteron mortenseni* Schwarzhans, Milàn et Carnevale, 2021 из палеоценовых отложений Дании очень похож на *L. lewesiensis*, поскольку компоненты заполнения ходов состоят исключительно из остатков рыб. От *L. lewesiensis* отличается только тем, что

Рис. 3. Общий вид нор *Lepidenteron lewesiensis* из верхнего мела Нижнего Поволжья: а, б — экз. ПИН, № 5934/10, с разных сторон; в, г — экз. ПИН, № 5934/11, с разных сторон; д, е — экз. ПИН, № 5934/12, с разных сторон; местонахождение Поливановка-Школа (Саратовская обл., Саратовский р-н; кампанский ярус, пудовкинская свита); ж — экз. ПИН, № 5934/13; з — экз. ПИН, № 5934/14; местонахождение Речная (Саратовская обл., Саратовский р-н; кампанский ярус, пудовкинская свита); и — экз. ПИН, № 5934/15; к — экз. ПИН, № 5934/16; местонахождение Вольск-Рыбное (Саратовская обл., Саратовский р-н; маастрихтский ярус, радищевская (?) свита).

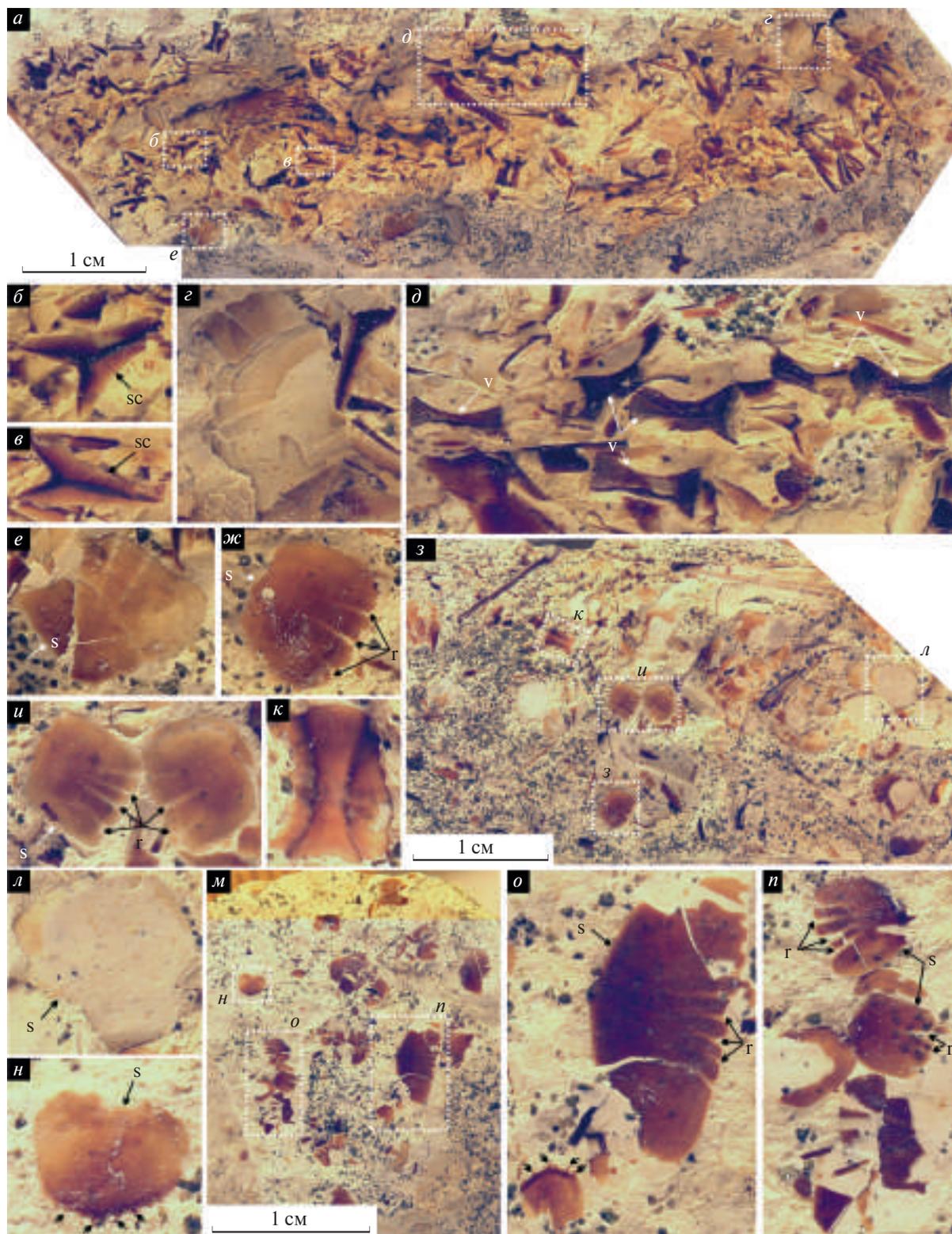


Рис. 4. Фрагменты нор *Lepidenteron lewesiensis*, с костными остатками рыб: *a–e* — экз. ПИН, № 5934/7: *a* — общий вид; *б–e* — то же, детали строения при большем увеличении; *ж–л* — экз. ПИН, № 5934/8: *ж* — общий вид; *з–л* — то же, детали строения при большем увеличении; местонахождение Речная (Саратовская обл., Саратовский р-н; кампанский ярус, пудовкинская свита); *м–п* — экз. ПИН, № 5934/9: *м* — общий вид; *н–п* — то же, детали строения при большем увеличении; местонахождение Разбойщина (Саратовская обл., Саратовский р-н; сантонский ярус, можжевеловообразная свита). Обозначения: *г* — радиальные и концентрические бороздки; *s* — чешуи; *sc* — боковые щитки; *v* — позвонки; маленькими стрелками обозначены ктении.

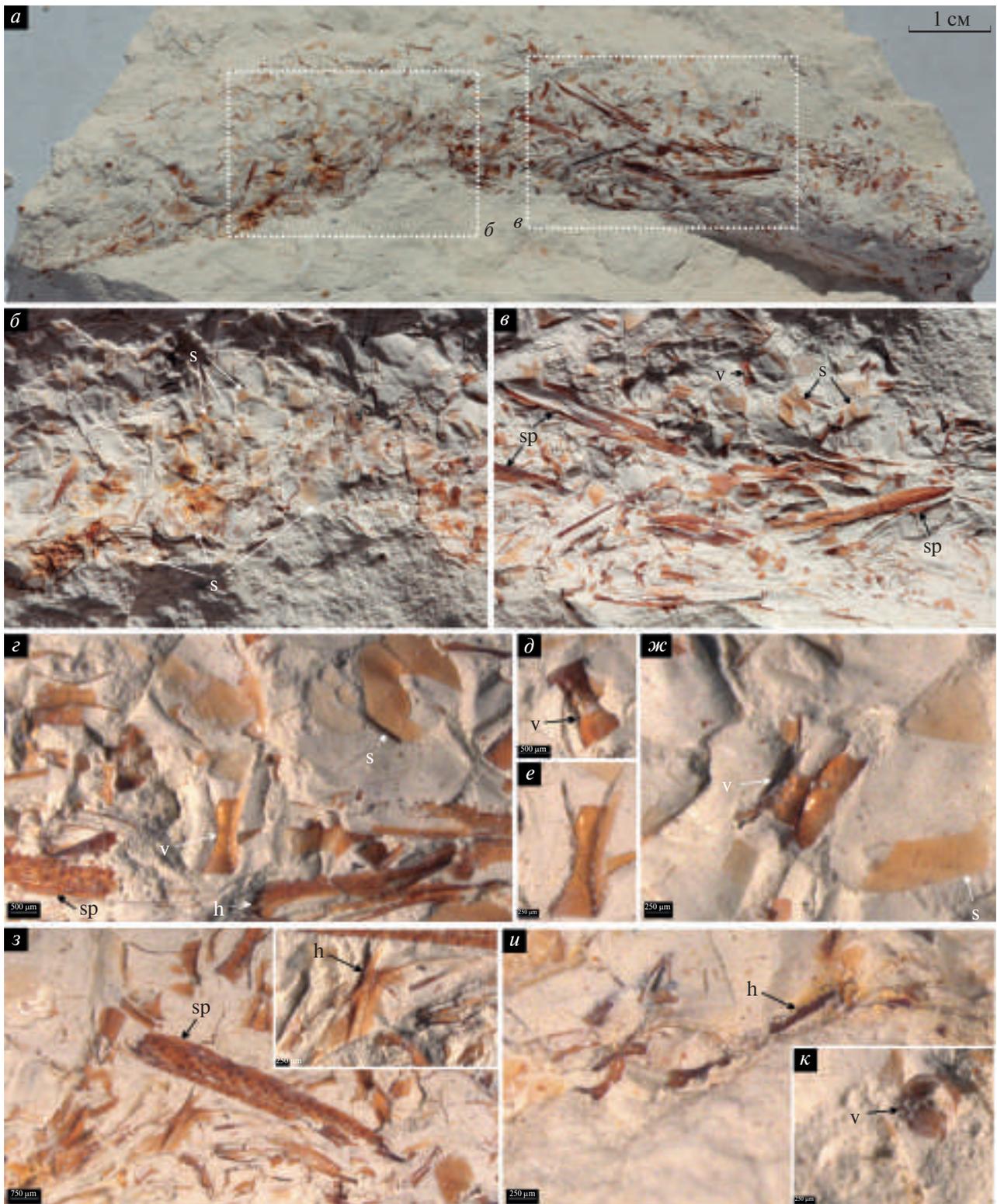


Рис. 5. Фрагмент норы *Lepidenteron lewesiensis* с костными остатками рыб (экз. ПИН, № 5934/1a) из местонахождения Вольск-Рыбное [Саратовская обл., Вольский р-н; маастрихтский ярус, радищевская (?) свита]: а — общий вид; б–к — то же, детали строения при большем увеличении. Обозначения: h — черепные кости, sp — плавниковые шипы; остальные — как на рис. 4.

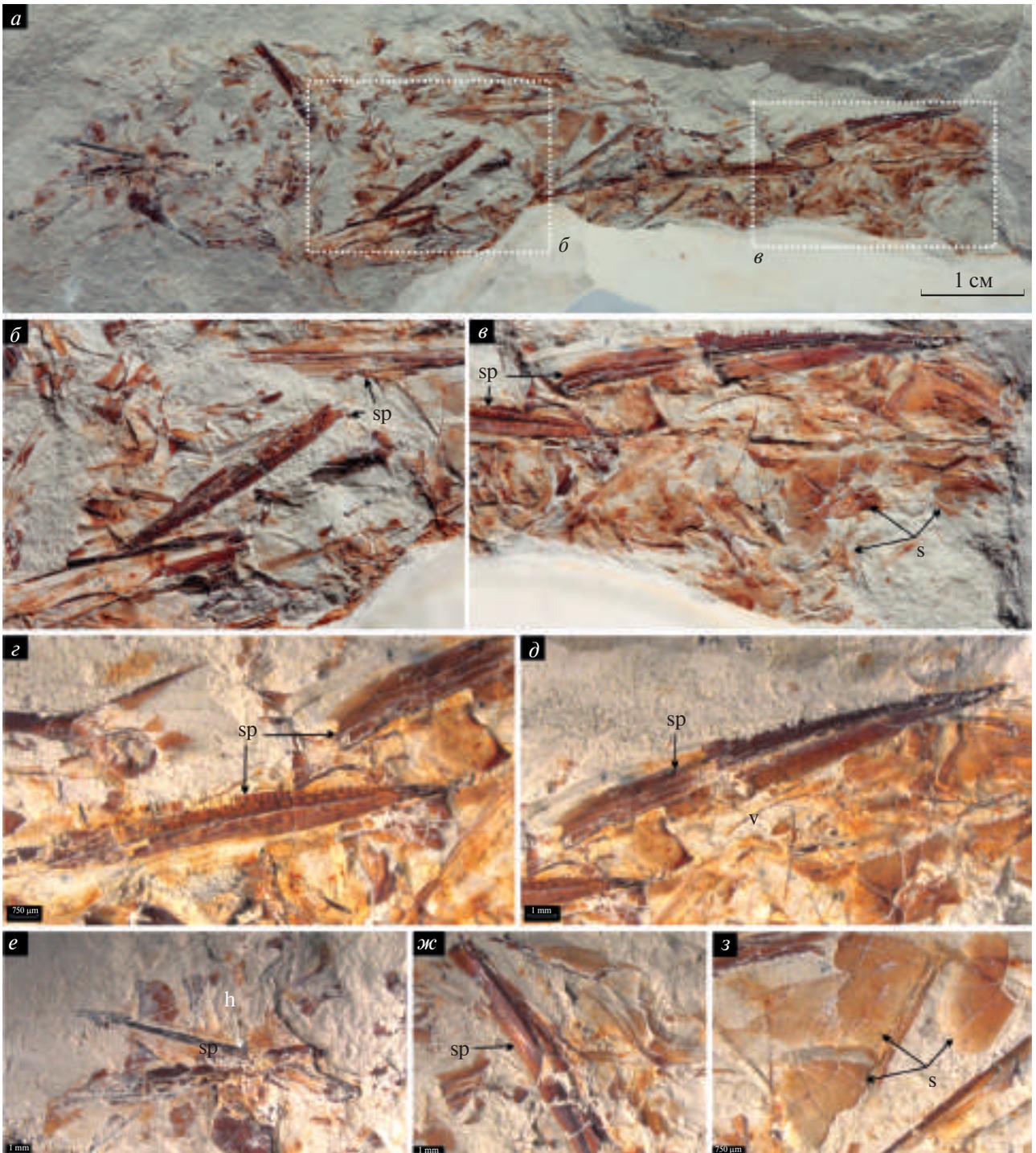
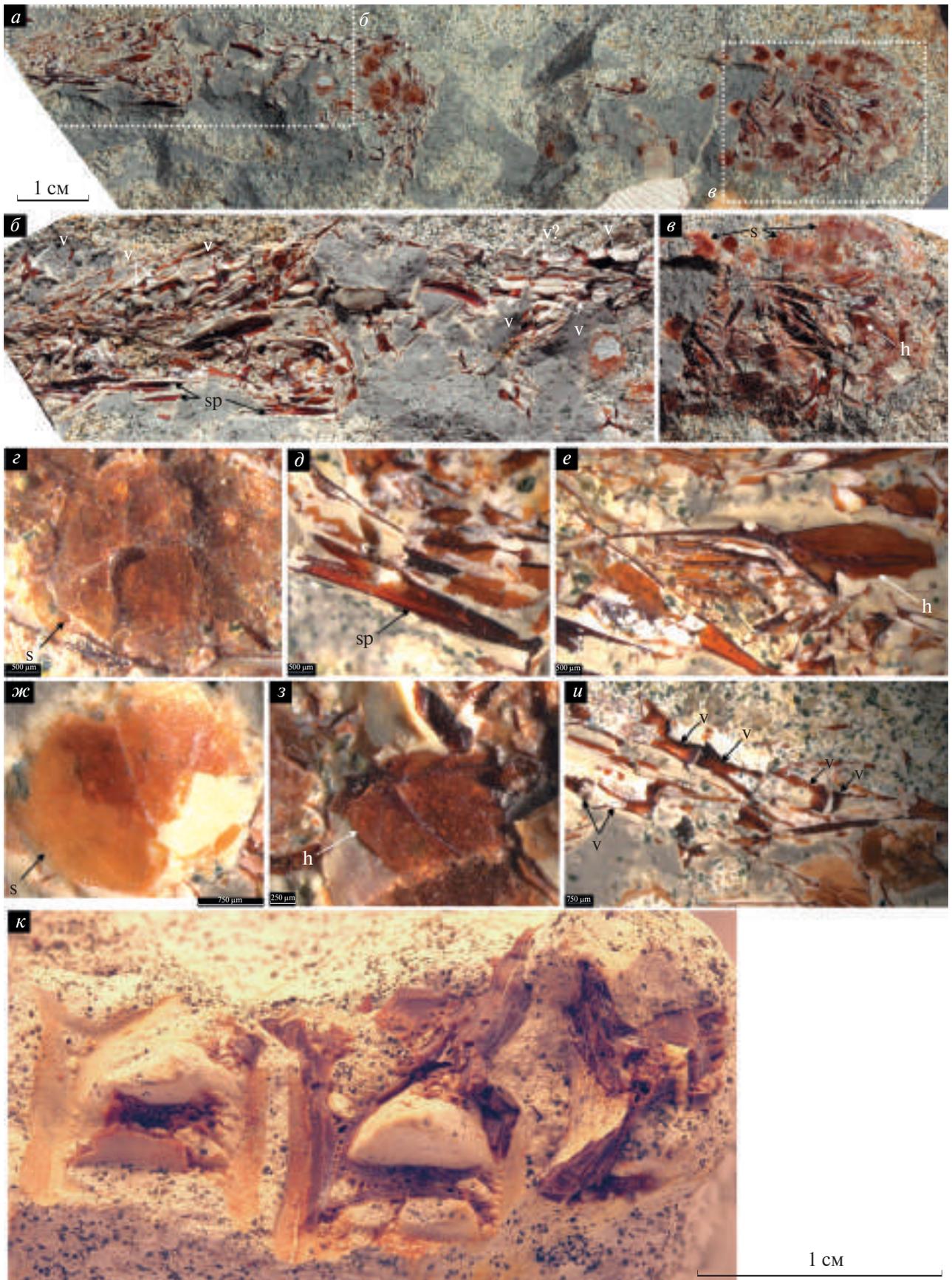


Рис. 6. Фрагмент норы *Lepidenteron lewesiensis* с костными остатками рыб (экз. ПИН, № 5934/2) из местонахождения Вольск-Рыбное [Саратовская обл., Вольский р-н; маастрихтский ярус, радишевская (?) свита]: *a* — общий вид; *б–з* — то же, детали строения при большем увеличении. Обозначения как на рис. 4, 5.

Рис. 7. Фрагменты нор *Lepidenteron lewesiensis* с костными остатками рыб: *a–u* — экз. ПИН, № 5934/3а, с сочлененными позвонками рыбы, из местонахождения Рыбушка (Саратовская обл., Саратовский р-н; кампанский ярус, рыбушкинская свита): *a* — общий вид; *б–u* — то же, детали строения при большем увеличении; *к* — экз. ПИН, № 5934/6, с сочлененными позвонками рыбы, из местонахождения Речная (Саратовская обл., Саратовский р-н; кампанский ярус, пудовкинская свита). Обозначения как на рис. 4, 5.



норы *L. mortenseni* несколько меньшего размера, прямые и постоянного диаметра (Schwarzhan et al., 2021). Однако очевидно, что норы *L. lewesiensis* и *L. mortenseni* принадлежат одним и тем же слеодообразователям, т.к. характер заполнения этих ходов хорошо отсортированными костными остатками рыб одинаков, а различия в их строении незначительны и могут быть следствием изменчивости. Поэтому самостоятельность их вида *L. mortenseni* вряд ли может быть принята, и весьма вероятно, что норы, описанные как *L. mortenseni*, следует относить к *L. lewesiensis*. Однако для окончательного решения вопроса о синонимичности двух видов необходимы новые исследования, сравнения нор и их содержимого.

Распространение. Европа; средняя юра—миоцен (Suhr, 1988).

Материал. В колл. ПИН № 5934 закаталогизировано 20 фрагментов нор; Приволжский федеральный округ, европейская часть России: верхнемеловой отдел; туронский, коньякский, сантонский, кампанский и маастрихтский ярусы.

ОСТАТКИ РЫБ ИЗ НОР *LEPIDENTERON LEWESIENSIS* ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Комплекс остатков лучеперых рыб, содержащийся в норах *L. lewesiensis* из верхнего мела Нижнего Поволжья, довольно разнообразен, включает в себя чешуи, позвонки, черепные кости и зубы. Мы предполагаем, что они ассоциированы как минимум с четырьмя таксонами рыб. В исследованных норах остатки этих таксонов почти не встречаются совместно.

Таксон 1 (*Teleostei indet.*) характеризуется циклоидными чешуями и ассоциированными с ними плавниковыми шипами и позвонками. Циклоидные чешуи из местонахождения Вольск-Рыбное (маастрихт) тонкие, прозрачные, от округлой до овальной формы, 1–2 мм в диаметре (рис. 5, б–г; 6, в, е–з; 7, г, ж). Подобные чешуи характерны для многих костистых, как базальных, так и продвинутых. В частности, они весьма сходны с циклоидными чешуями типа 1 (определены как *Teleostei indet.*), обнаруженными в норах *L. lewesiensis* из верхнего мела (турон—маастрихт) Польши (Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015), хотя и отличаются от них в среднем меньшими размерами.

С чешуями данного типа ассоциированы плавниковые шипы из местонаждений Рыбушка (кампан) и Вольск-Рыбное (маастрихт). Шипы прямые, довольно толстые (хотя и полупрозрачные), V-образные в сечении, с заостренным дистальным и тупым проксимальным концами (рис. 5, в, г, з; 6, б–д, ж; 7, д; табл. X, фиг. 1, 2, 5). В исследованных образцах все шипы либо обращены внутренней, постероventральной стороной к наблюдателю, либо повреждены. Однако, благодаря полупрозрачности заметно, что их антеродорсальная сторона несла скульптуру в виде небольших зазубрин (рис. 5, з; 6, в–д; табл. X, фиг. 2).

Вместе с циклоидными чешуями, плавниковыми шипами и позвонками в норах *L. lewesiensis* обнаружено несколько поврежденных и неидентифицированных черепных костей из местонаждений Рыбушка (кампан) и Вольск-Рыбное (маастрихт) (рис. 6, е; 7, е, з). Исключение составляет идентифицируемая зубная кость из местонахождения Рыбушка (кампан) (табл. X, фиг. 10, 11). Она неполная (задняя и нижняя часть повреждены), и видна с внутренней стороны. Зубная кость довольно тонкая и длинная, без широкой симфизной площадки. Зубы у данной челюсти обломаны, но рядом, в породе, обнаружены изолированные зубы (табл. X, фиг. 14). Они конические, тонкие, немного изогнутые, с тонким, острым кончиком и длинной пульпарной полостью.

Постоянство, с которым вышеперечисленные фрагменты скелета встречаются вместе, а также отсутствие в тех же норах явно отличающихся остатков говорят в пользу того, что все эти остатки относятся к одному таксону костистых рыб неизвестной систематической принадлежности.

Таксон 2 (*Clupeocephala indet.*) представлен исключительно ктеноидными чешуями. Иногда они встречаются совместно с чешуями, костями и зубами таксона 1 в местонаждении Рыбушка (кампан) (табл. X, фиг. 7, 8). Но, как правило, разные типы чешуй не встречаются вместе. Ктеноидные чешуи округло-треугольной формы, очень тонкие, прозрачные, 3–5 мм в диаметре, с ярко выраженными годовыми кольцами, ктениями вдоль заднего края и двумя радиальными бороздками: например, из местонахождения Рыбушка (кампан) (табл. XI). В некоторых случаях (табл. XI, фиг. 6) такие чешуи несут канал боковой линии. Ктеноидную чешую подобного типа имеют многие как высшие, так и низшие

Teleostei. Однако чешуи таксона 2 демонстрируют наибольшее (фактически – морфологически идентичны) сходство с ктеноидными чешуями типа 2 (определены как *Clupeosephala indet.*), обнаруженными в норах *L. lewesiensis* из верхнего мела (турон–маастрихт) Польши (Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015). С учетом идентичной морфологии, одинакового возраста и относительной географической близости, а также идентичного источника чешуй, мы полагаем, что эти ктеноидные чешуи из Польши и Поволжья принадлежат одному виду рыб. К сожалению, пока знания о морфологии чешуи меловых костистых рыб не позволяют нам определить их точнее, чем *Clupeosephala indet.*

Таксон 3 (*Clupeosephala indet.*) так же, как и таксон 2, представлен ктеноидными чешуями, но заметно отличающимися от него. Ктеноидные чешуи различной (от округло-треугольной до вытянутой) формы из местонахождений Речная (кампан) и Разбойщина (сантон) (рис. 4, ж–н), относительно толстые, непрозрачные, 3–5 мм в диаметре, с ярко выраженными годичными кольцами (заметны на отпечатках, рис. 4, л), ктениями вдоль заднего края (рис. 4, н) и тремя–пятью радиальными бороздками.

Таксон 4 (*Dercetidae gen. indet.*) представлен боковыми щитками и позвонками. Щитки трехлучевые, около 3 мм в длину. Подобные трехлучевые щитки есть у современных иглобрюхообразных (сем. *Tetraodontidae* и *Diodontidae*), но в мелу иглобрюхообразные были малочисленны (Santini, Tyler, 2003). Кроме того, с боковыми щитками таксона 3 ассоциированы позвонки из местонахождений Вольск–Рыбное (маастрихт), Рыбушка и Речная (кампан) (рис. 5, д, е, к; табл. X, фиг. 9, 13), в том числе сочлененные (рис. 4, д, к; 7, а, б, и). Позвонки, в основном, повреждены, сохранились только вытянутые, тонкие тела позвонков, имеющие форму песочных часов. Форму отростков установить невозможно. И боковые щитки, и позвонки очень сходны со щитками и позвонками, обнаруженными в норах *L. lewesiensis* из верхнего мела (турон–маастрихт) Польши и определенными как *Dercetidae indet.* (Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015). Однако боковые щитки таксона 4 отличаются от боковых щитков *Dercetidae indet.* из мела Польши отсутствием зазубренности вдоль какого-либо края. По всей видимости, в норах *L. lewesiensis* из Польши и России обнаружены остатки различных видов (или родов) *Dercetidae*.

Несколько крупных сочлененных позвонков из местонахождения Речная (кампан) (экз. ПИН, № 5934/6) (рис. 7, к) сильно отличаются от позвонков таксона 4. Но, к сожалению, они слишком фрагментарны для описания и определения их принадлежности. К тому же, они могут принадлежать таксонам 1, 2 или 3. Поэтому мы не выделяем их в качестве отдельного таксона до поступления новых, более полных находок с аналогичным материалом.

Будущие исследования, возможно, позволят лучше понять систематическое положение данных таксонов рыб. Дать точное таксономическое определение остаткам рыб из нор *L. lewesiensis* пока крайне затруднительно. Изолированные элементы скелетов меловых лучеперых очень редко описываются в литературе. Даже в тех редких случаях (Ebersole et al., 2022; Jambura et al., 2024), когда изолированные фрагменты скелета актиноптеригий описываются в комплексе с остатками других позвоночных, они представлены массивными фрагментами скелета (черепными костями и зубами) относительно крупных пелагических форм (таких, как *Pachycormidae*, *Pachyrhizodontidae*, *Enchodontidae* и др.), которые не могли быть добычей хищных бентосных полихет. Остатки таксонов 1 и 4 не встречаются в норах *L. lewesiensis* из верхнего мела Польши (хотя для таксона 4 известна близкая форма с территории этой страны). Возможно, этот вид был распространен только в позднем мелу Восточной Европы. Однако таксоны 2 и 3 встречаются в верхнем мелу как Поволжья, так и Польши, что, по всей видимости, указывает на биогеографические связи регионов. Палеогеографические реконструкции не противоречат этому, т.к. эти территории соединялись в позднем мелу либо через тетическую область, либо напрямую, через проливы (Scotese, 2014). По всей видимости, фаунистический обмен между Поволжьем и Польшей в позднем мелу был практически возможен, но отличия местных локальных условий были причиной различий в таксономическом составе ихтиофауны. Кроме того, причиной отличий может быть то, что норы *L. lewesiensis* из Поволжья были обнаружены в менее глубоководных отложениях, чем аналогичные норы из Польши (Jurkowska, Uchman, 2013; Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015), и это могло обусловить различия в составе фауны бентопелагических рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ

Норы морских беспозвоночных с разными типами заполнения, в т.ч. биокласты, широко распространены в отложениях древних геологических эпох. Среди них встречаются ихнофоссилии с пассивным заполнением, например, норы морских ракообразных *Thalassinoides*, не связанные с поведением слеодообразователя (Jurkowska, Uchman, 2013). Заполнение других нор, например, *Diopatrachus* Kern, 1978, *Crininicaminus* Ettensohn, 1981, *Nummipera* Hölder, 1989, *Baronichnus* Breton, 2002, *Ereipichnus* Monaco, Giannetti, Caracuel et Yebenes, 2005, очевидно, обусловлено жизнедеятельностью их продуцентов (Jurkowska, Uchman, 2013); при этом биокласты обычно формируют хорошо выраженную стенку нор. У *Baronichnus* Breton, 2002 имеется отчетливая стенка, сложенная из зорий мшанок (Breton, 2002). Ходы *Ereipichnus* Monaco, Giannetti, Caracuel et Yebenes, 2005 характеризуются очень толстой стенкой, состоящей из черепитчатых биокластов, в основном, орбитолинидных фораминифер (Monaco et al., 2005). Норы *Nummipera* Hölder, 1989 также имеют толстую стенку, состоящую, в основном, из крупных фораминифер (Jach et al., 2012). Стенка нор *Crininicaminus* Ettensohn, 1981 образована плотно упакованными фрагментами скелета иглокожих (Ettensohn, 1981; Seike et al., 2014). *Diopatrachus* Kern, 1978 представляют собой норы червей; стенка этих нор состоит преимущественно из обломков раковин двустворчатых моллюсков (Uchman et al., 2017).

Заполнение ходов ихнорода *Lepidenteron* Frič, 1878 также связано с жизнедеятельностью их продуцентов, но они отличаются от вышеперечисленных нор с биокластами отсутствием хорошо сформированной стенки — контур норы определяется рыбьими остатками, выстилающими весь ее периметр, а порода, заполняющая эти норы, не отличается или немного отличается от вмещающей (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Niebuhr, Wilmsen, 2016). У *Lepidenteron* преобладают диффузные окончания нор без какой-либо ассоциации с поверхностью размыва и границей слоев. В геологической летописи *Lepidenteron* известны со средней юры до миоцена (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013). Данные норы наиболее часто встречаются в морских карбонатных отложениях верхнего мела Европы, сформировавшихся на шельфе ниже зоны штормовых волн, но не глубже 200 м.

История изучения *Lepidenteron* насчитывает более двух веков, т.к. типовой вид *L. lewesiensis* был описан и изображен еще в 1822 г. английским геологом и палеонтологом Г. Мантеллом в качестве остатков рыбы *Muraena ? lewesiensis* Mantell, 1822 (Mantell, 1822; Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Niebuhr, Wilmsen, 2016). Затем эти ихнофоссилии фигурировали под различными названиями, и их интерпретировали как остатки рыб, полихет, как копролиты (для *L. lewesiensis*) или как скопление растительных остатков (для *L. mantelli*) (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Niebuhr, Wilmsen, 2016). Норы *L. lewesiensis* из верхнего мела Крыма упоминались в литературе как “удлиненные жгутообразные фекалии крупных хищников, переполненные чешуей и костями рыб” (Алексеев, 1989, с. 151). А. Фрич предложил название ихнорода *Lepidenteron* и первым высказал гипотезу, что это норы червей (Frič, 1878). П. Зур ревизовал все известные находки *Lepidenteron* и установил четыре валидных ихновида, которые различаются по составу заполнения нор (Suhr, 1988) — *L. lewesiensis* (Mantell, 1822), *L. mantelli* (Geinitz, 1850), *L. cancellata* (Bather, 1911) и *L. variabilis* Suhr, 1988.

Никаких остатков продуцентов внутри нор *L. lewesiensis* найдено не было, и относительно их принадлежности было высказано несколько гипотез. Наиболее старая и общепризнанная — что это норы хищных зарывающихся полихет (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013, Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015; Niebuhr, Wilmsen, 2016; Schwarzhans et al., 2021). В качестве возможных кандидатов на создателей нор *L. lewesiensis* рассматривались также угреобразные рыбы, обычно зарывающиеся в грунт на дне моря и являющиеся падальщиками и хищниками (Jurkowska, Uchman, 2013; Schwarzhans et al., 2021). Наименее вероятным кажется предположение о принадлежности нор *L. lewesiensis* каким-то ракообразным (Jurkowska, Uchman, 2013), т.к. норы последних, как правило, разветвленные и имеют сложную трехмерную структуру.

Наиболее обоснованной представляется гипотеза о принадлежности нор *L. lewesiensis* хищным зарывающимся полихетам (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015). Это подтверждается и находками в разновозрастных отложениях в тех же регионах, хотя и не вместе с этими норами, элементов челюстного аппарата полихет (Schwarzhans et al., 2021). Полихеты, обитавшие в норах *L. lewesiensis*, очевидно, были активными

хищниками, т.к. их добыча была достаточно выборочной, поскольку таксономический состав потребляемых в пищу рыб был ограничен, судя по их остаткам, найденных в ходах. Если бы производители нор были падальщиками и потребляли в пищу упавшие на дно трупы рыб, то разнообразие сохранившихся рыбных остатков было бы гораздо выше (Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015). Это делает маловероятным принадлежность ходов *L. lewesiensis* угреобразным рыбам, которые являются преимущественно падальщиками. Кроме того, кости и чешуя рыб в этих норах не несут следов растворения, переваривания или истирания. Принимая во внимание предполагаемый размер поедаемых рыб, можно предположить, что их затаскивали в нору. Это позволило сохраниться чешуе и костям. Похоже, что остатки рыб не прошли через пищеварительную систему производителя ходов, который проглотил свою жертву, а скорее тело рыбы было расчленено, очищено и употреблялось по частям, а чешуя и кости были накоплены в норе как отходы питания. Это исключает угреобразных рыб из числа возможных продуцентов нор, но

соответствует животным с острыми ловчими придатками, таким, как полихеты эунициды (Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015).

Наиболее близкий современный аналог производителя нор *L. lewesiensis* — гигантская хищная полихета *Eunice aphroditois* (Pallas, 1788) (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Lachat, Haag-Wackernagel, 2016). Эта полихета достигает до 3 м в длину и до 4 см в ширину. Она обитает в теплых морях тропического пояса на глубине от 10 до 40 м, изредка глубже. Ведет зарывающийся образ жизни на дне моря в различных грунтах — песчаном, гравийном и илистом. *E. aphroditois* питается, в основном, различными небольшими рыбами, а также другими морскими животными, например, осьминогами, червями, ракообразными. Это засадный хищник, который подстерегает свою добычу, проплывающую или ползающую у дна, зарывшись в песок или ил (рис. 8). Свою жертву *E. aphroditois* отыскивает с помощью расположенных вокруг рта чувствительных усиков-антенн, которые реагируют на малейшее движение. Для захвата, умерщвления и расчленения добычи *E. aphroditois* использует острые



Рис. 8. Современная гигантская хищная полихета *Eunice aphroditois* (по: <https://dzen.ru/a/ZOBkzkxMRDs3NixH>).



Рис. 9. Современная гигантская хищная полихета *Eunice aphroditois*, охотящаяся на рыб (по: <https://i.pinimg.com/originals/9a/5d/c3/9a5dc3f4999bac4efdaf4a1acff20478.jpg>).

затупленные хитиновые челюсти. При приближении потенциальной жертвы червь высовывается из норы на 20–30 см, делает моментальный бросок и хватает ее (рис. 9). Укус *E. aphroditois* настолько силен, что ее мощные челюсти могут перекусить пополам небольшую рыбку или удерживать и серьезно ранить животное, достаточно крупное относительно ее размеров. Затем червь затаскивает жертву в свою нору, в толщу осадка, и там поедает. Все эти морфологические и экологические особенности *E. aphroditois* наиболее точно соответствуют реконструируемому строению и образу жизни продуцента ихнофоссилий *L. lewesiensis* (Suhr, 1988; Jurkowska, Uchman, 2013; Bieńkowska-Wasiluk et al., 2015).

Относительно нор *Pennichnus formosae* Pan, Nara, Löwemark, Miguez-Salas, Gunnarson, Iizuka, Chen et Dashtgard, 2021 из миоценовых отложений Тайваня было высказано предположение, что они также принадлежат хищным полихетам, идентичным *E. aphroditois* (Pan et al., 2021). Однако эти норы заполнены только осадком, и в них нет никаких остатков рыб. Поэтому норы

P. formosae могут принадлежать каким-то червям с иными объектами питания, но не хищным полихетам, подобным *E. aphroditois*, питавшимся, в основном, рыбами, как и продуценты нор *L. lewesiensis*.

Полихеты достоверно известны по находкам их сколенодонтов, начиная с кембрия (Hints, Eriksson, 2007). Элементы челюстного аппарата крупных хищных полихет-эуницид обнаружены в девонских отложениях (Eriksson et al., 2017). Поэтому можно утверждать, что эти черви занимали ту же экологическую нишу в придонных морских экосистемах на протяжении фанерозоя, что и современная *Eunice aphroditois*. Стратегия охоты последней, очевидно, та же, что и у ее далеких предков, и представляет собой древнейший тип хищнического поведения, сохранившийся до сих пор. В некоторые геологические эпохи при благоприятных внешних условиях такие хищные полихеты даже давали вспышку численности, как мы видим на примере массового распространения нор *L. lewesiensis* в позднем мелу.

РЕКОНСТРУИРОВАНИЕ ПАЛЕООБСТАНОВОК В МУЗЕЙНОМ ПРОСТРАНСТВЕ

Открытие нор хищных полихет *Lepidenteron lewesiensis* и исследование содержащихся в них остатков рыб из верхнего мела Нижнего Поволжья существенно дополняет наши знания о морских палеоэкосистемах позднемеловой эпохи на территории этого региона. Полихеты, бывшие тогда массовыми донными организмами, охотящимися на костных рыб, осуществляли пищевые связи между бентосным и нектонным сообществами, делая их трофическую структуру более сложной и взаимосвязанной. Они могут служить показательным объектом представления реконструкций морских палеоэкосистем в музейном пространстве. При этом возможно комбинировать различные формы материала и информации: собственно экспонаты, сопровождающие информационные плакаты и панели, модельные блок-диаграммы, элементы интерактива. Подобные подходы возможны не только в стационарном музее, но и при реализации мобильно-сетевых проектов на базе региональных узлов “Молодежного музея”, а также в режиме научно-просветительской экспедиции “Флотилия плавучих университетов” (Иванов и др., 2023). Представление палеоэкологической ситуации с привлечением материалов по полихетам позволяет наглядно продемонстрировать посетителю: 1) оригинальный нестандартный вариант трофических взаимоотношений в экосистеме обитателей водной толщи и донного населения; 2) многие элементы вернадистской концепции биосферы (взаимодействие геосфер, сложность и функциональность “пленки жизни” морского дна, транзит “живого вещества” из биосферы в литосферу на уровне отдельных организмов и фрагментов сообществ); 3) сущность нектона, бентоса (инфауны); 4) суть ихнофауны как “невидимого” элемента палеоэкосистем, выявляемого лишь при углубленном анализе “каменной летописи”; 5) сложность и условность интерпретаций палеонтологических находок и палеоэкологических реконструкций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Норы хищных полихет *Lepidenteron lewesiensis* были описаны из морских верхнемеловых отложений Западной и Центральной Европы и отмечены для верхнего мела юга Восточной Европы (Крым). Открытие *L. lewesiensis* на территории Нижнего Поволжья уточняет и расширяет палеогеографическое распространение

рассматриваемого ихнорода и ихновида во второй половине мела как типичного и массового также для юго-востока Восточной Европы.

Результаты изучения *L. lewesiensis* из Нижнего Поволжья существенно дополняют наши представления о морских позднемеловых палеоэкосистемах данного региона. Дальнейшее исследование рыбных остатков из этих нор позволит пересмотреть и дополнить состав комплекса рыб позднемеловой эпохи и более полно реконструировать морские сообщества.

Авторы выражают благодарность А.С. Алексееву (Московский государственный ун-т имени М.В. Ломоносова) за ценные замечания и консультации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук (А.Г. Сенников, А.С. Бакаев, И.В. Новиков), а также Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030) (И.В. Новиков); при финансовой поддержке государственных заданий Удмуртского государственного университета FEWS-2024-0011 (А.С. Бакаев), Музея земледения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова №АААА-А16-116042010089-2 “Биосферные функции экосистем, их компонентов и рациональное природопользование” и №АААА-А16-116042710030-7 “Музееведение и образование музейными средствами в области наук о Земле и жизни”, в рамках темы государственного задания Института географии Российской академии наук FMWS-2024-0007 (1021051703468-8) “Биотические, географо-гидрологические и ландшафтные оценки окружающей среды для создания основ рационального природопользования”, Программы развития Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, проект №23-Ш02-17 “Разработка основ создания, функционирования и развития комплексного научно-просветительского университетского молодежного музея на примере Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова” (А.В. Иванов, С.Ю. Маленкина, Р.Р. Габдуллин). Проект реализуется в рамках программы Научно-образовательных школ Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

(Ш02): Междисциплинарная научно-образовательная школа “Сохранение мирового культурно-исторического наследия”. Материал для исследования получен в ходе научно-просветительской экспедиции “Флотилия плавучих университетов”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.А.* Меловая система. Верхний отдел // Геологическое строение Качинского поднятия Горного Крыма. Стратиграфия мезозоя / Ред. Мазарович О.А., Милеев В.С. М.: МГУ, 1989. С. 123–157.
- Барабашкин Е.Ю., Гужиков А.Ю., Александрова Г.Н. и др.* Новые седиментологические, магнитостратиграфические и биостратиграфические данные по разрезу кампана–маастрихта горы Бешкош, юго-западный Крым // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 6. С. 125–170.
- Иванов А.В., Сенников А.Г., Бакаев А.С., Новиков И.В.* Первые находки нор полихет Lepidenteron в верхнем мелу Нижнего Поволжья // Палеострат-2024. Годичное собрание (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 29 – 31 января 2024 г.). Программа. Тез. докл. / Ред. Голубев В.К., Назарова В.М. М.: ПИН РАН, 2024. С. 30–31.
- Иванов А.В., Яшков И.А., Смуров А.В. и др.* Мобильные выставки в научно-просветительской экспедиции как драйвер развития молодежного музея: опыт “Флотилии плавучих университетов” // Жизнь Земли. 2023. Т. 45. № 4. С. 573–583.
- Попов Е.В., Иванов А.В.* Перспективы применения нестандартных методик отбора микроостатков макрофауны из юры-палеогена юго-востока Русской плиты // Проблемные вопросы региональной и местной стратиграфии фанерозоя Поволжья и Прикаспия. Матер. первой региональной науч.-практич. конф. 9–12 октября 2001 г. Саратов, 2001. С. 14–15.
- Сельцер В.Б., Иванов А.В.* Атлас поздне меловых аммонитов Саратовского Поволжья. М.: Книжный дом “Университет”, 2010. 152 с.
- Abel O.* Vorzeitliche Lebensspuren. Jena: G. Fischer, 1935. 644 s.
- Agassiz L.* Recherches sur les poissons fossiles. Neuchâtel: Petitpierre, 1833–1843. Т. 2. 337 p.
- Arnold H.* Terebella lutensis Bather in der Münsterländer Oberkreide // Paläontol. Z. 1956. Bd 30. S. 58.
- Bather F.A.* Upper Cretaceous terebelloids from England // Geol. Mag. 1911. V. 8. № 11. P. 481–487, 549–556.
- Bienkowska-Wasiluk M., Uchman A., Jurkowska A.* The trace fossil Lepidenteron lewesiensis: a taphonomic window on diversity of Late Cretaceous fishes // Paläontol. Z. 2015. V. 89. № 4. P. 795–806.
- Breton G.* Baronichnus armatus igen. nov., isp. nov. un fousseur du tuffeau turonien de Touraine arme son terrier de bryozoaires // Bull. trimestriel de la Soc. Géol. de Normandie et des Amis du Muséum du Havre. 2002. V. 87. P. 329–337.
- Davies W.* On some fish exuvial from the Chalk, generally referred to Dercetis elongatus Ag. and on the new species of fossil Annelide, Terebella lewesiensis // Geol. Mag. 1879. V. 6. № 4. P. 145–148.
- Ebersole J.A., Solonin S.V., Cicimurri D.J. et al.* Marine fishes (Chondrichthyes, Holocephali, Actinopterygii) from the Upper Cretaceous (Campanian) Rybushka Formation near Beloe Ozero, Saratov Oblast, Russia // Riv. Ital. Paleontol. Stratigr. 2022. V. 128. № 2. P. 369–409.
- Eriksson M.E., Parry L.A., Rudkin D.M.* Earth’s oldest ‘Bobbitt worm’ – gigantism in a Devonian eunicidan polychaete // Sci. Reports. 2017. V. 7. № 43061. P. 1–10.
- Ettensohn F.R.* Crininicaminus haneyensis, a new agglutinated worm tube from the Chesterian of East-Central Kentucky // J. Paleontol. 1981. V. 55. № 2. P. 479–482.
- Frič A.* Die Reptilien und Fische der Böhmisches Kreideformation. Prag: Verlag des Verfassers, 1878. 46 s.
- Hints O., Eriksson M.E.* Diversification and biogeography of scolecodont-bearing polychaetes in the Ordovician // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2007. V. 245. Iss. 1–2. P. 95–114.
- Jach R., Machaniec E., Uchman A.* The trace fossil Nummipera eocenica from the Eocene nummulitic limestones, Tatra Mts., Poland: morphology and palaeoenvironmental implications // Lethaia. 2012. V. 45. Iss. 3. P. 342–355.
- Jambura P.L., Solonin S.V., Cooper S.L.A. et al.* Fossil marine vertebrates (Chondrichthyes, Actinopterygii, Reptilia) from the Upper Cretaceous of Akkermanovka (Orenburg Oblast, Southern Urals, Russia) // Cret. Res. 2024. V. 155. 105779. P. 1–44.
- Jurkowska A., Uchman A.* The trace fossil Lepidenteron lewesiensis (Mantell 1822) from the Upper Cretaceous of southern Poland // Acta Geol. Pol. 2013. V. 63. № 4. P. 611–623.
- Jurkowska A., Uchman A., Swierczewska-Gładysz E.* A record of sequestration of plant material by marine burrowing animals as a new feeding strategy under oligotrophic conditions evidenced by pyrite microtextures // Palaios. 2018. V. 33. № 7. P. 312–322.
- Lachat J., Haag-Wackernagel D.* Novel mobbing strategies of a fish population against a sessile annelid predator // Sci. Reports. 2016. V. 6. Art. 33187. P. 1–8.
- Mantell G.A.* The Fossils of the South Downs or, Illustrations of the Geology of Sussex. L.: Lupton Relfe, 1822. 327 p.
- Mantell G.A.* The Medals of Creation, or First Lessons in Geology, and in the Study of Organic Remains. Vol. 2. L.: Henry G. Bohn, 1844. 658 p.

- Mantell G.A.* Petrification and Their Teaching, or a Handbook to the Gallery of Organic Remains of the British Museum. L.: Henry G. Bohn, 1851. 496 p.
- Niebuhr B., Wilmsen M.* Ichnofossilien // *Geol. Saxonica*. 2016. Bd 62. S. 181–238.
- Santini F., Tyler J.C.* A phylogeny of the families of fossil and extant tetraodontiform fishes (Acanthomorpha, Tetraodontiformes), Upper Cretaceous to recent // *Zool. J. Linn. Soc.* 2003. V. 139. № 4. P. 565–617.
- Schwarzhan W., Milàn J., Carnevale G.* A tale from the middle Paleocene of Denmark: A tubedwelling predator documented by the ichnofossil *Lepidenteron mortense* n. isp. and its predominant prey, *Bobbitichthys* n. gen. *rosenkrantzi* (Macrouridae, Teleostei) // *Bull. Geol. Soc. Denmark*. 2021. V. 69. P. 35–52.
- Pan Y.-Y., Masakazu Nara M., Löwemark L. et al.* The 20-million-year old lair of an ambush-predatory worm preserved in northeast Taiwan // *Sci. Reports*. 2021. V. 11. № 1174. P. 1–10.
- Schumacher D.* Wohnbaue terebelloider Würmer (*Lepidenteron lewesiensis* (Mantell, 1822) aus dem Unter-Maastrichtium vom Zeltberg in Lüneburg // *Jb. Naturwiss. Ver. Fürstentum Lüneburg*. 2004. V. 43. S. 239–245.
- Scotese C.* Atlas of Late Cretaceous Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, The Cretaceous, Maps 16–22, Mollweide Projection. 2014. Volume 2, PALEOMAP Project, Evanston, IL // *Earth History: The Evolution of the Earth System*.
- Suhr P.* Taxonomie und Ichnologie fossiler Wohnröhren terebelloider Würmer // *Freiberger Forschungshefte*. 1988. Bd 419. S. 81–87.
- Seike K., Shiino Y., Suzuki Y.* Crinonicaminus giberti isp. nov.: Tubular trace fossil armored with crinoid stem plates from the Upper Permian Kamiyasse Formation, North-eastern Japan // *Spanish J. Palaeontol.* 2014. V. 29. Iss.1. P. 45–50.
- Uchman A., Quintino V., Rodrigues A.M. et al.* The trace fossil *Diopatrachus santamariensis* nov. isp. – a shell armored tube from Pliocene sediments of Santa Maria Island, Azores (NE Atlantic Ocean) // *Geobios*. 2017. V. 50. Iss. 5-6. P. 459–469.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–14. Фрагменты нор *Lepidenteron lewesiensis*: 1 – экз. ПИН, № 5934/4а, общий вид; 2 – то же, детали строения при большем увеличении; 3 – экз. ПИН, № 5934/4б, общий вид; 4–14 – то же, детали строения при большем увеличении; Саратовская обл., Саратовский р-н, местонахождение Рыбушка; кампанский ярус, рыбушкинская свита. Обозначения: t – зуб; остальные – как на рис. 8.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–6. Фрагмент норы *Lepidenteron lewesiensis* с костными остатками рыб, экз. ПИН, № 5934/5: 1 – общий вид; 2–6 – то же, детали строения при большем увеличении; Саратовская обл., Саратовский р-н, местонахождение Рыбушка; кампанский ярус, рыбушкинская свита. Обозначения как на рис. 4, 5.

**Burrows of the Polychaetes *Lepidenteron lewesiensis* (Mantell, 1822)
from the Upper Cretaceous of the Lower Volga Region**

**A. G. Sennikov¹, A. V. Ivanov^{2, 3, 4}, A. S. Bakaev^{1, 5, 6, 7}, S. Yu. Malenkina², I. V. Novikov^{1, 5},
R. R. Gabdullin², B. A. Meliev⁶**

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

³*Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119017 Russia*

⁴*Tambov State Technical University, Tambov, 392000 Russia*

⁵*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

⁶*Samarkand State University named after Sharaf Rashidov, Samarkand, 140104 Uzbekistan*

⁷*Udmurt State University, Izhevsk, 426034 Russia*

Burrows of the predatory polychaete *Lepidenteron* with scales and bones of small teleost fish are first discovered in the marine Upper Cretaceous (Turonian-Maastrichtian) of the Lower Volga region. All these burrows have a similar structure and belong to the ichnospecies *Lepidenteron lewesiensis*. Bone remains and scales of teleost fish belonging to four taxa were found in the burrows: one Teleostei indet., two Clupeocephala indet. and one Dercetidae gen. indet. New finds of *L. lewesiensis* expand the paleogeographic distribution of the considered ichnogenus and ichnospecies in the Late Cretaceous and complement our understanding of the Late Cretaceous marine paleoecosystems of this region.

Keywords: Burrows of *Lepidenteron lewesiensis*, polychaetes, teleost fishes, Late Cretaceous, Lower Volga region

