ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2015, № 2, с. 66–77

УДК 568.133: 551.781.43(574.14)

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ И СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ МОРСКОЙ ЧЕРЕПАХИ ALLOPLEURON QAZAQSTANENSE KARL ET AL. ИЗ СРЕДНЕГО ЭОЦЕНА КАЗАХСТАНА

© 2015 г. Е. А. Звонок*, Н. И. Удовиченко, А. В. Братишко****

**Луганский государственный университет внутренних дел им. Э.А. Дидоренко*

***Луганский национальный университет им. Т. Шевченко*

e-mail: evgenij-zvonok@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.04.2014 г.
Принята к печати 20.05.2014 г.

Приведено описание новой особи морской черепахи Allopleuron qazaqstanense Karl et al., 2012. Материал включает ранее неизвестные для этого таксона элементы скелета и происходит из отложений шорымской свиты местонахождения Куюлус (Казахстан, Мангистауская обл.; бартонский ярус, палеоген). Результаты сравнения с другими таксонами хелониид позволяют сделать заключение, что A. qazaqstanense не может относиться к роду Allopleuron и наиболее близок к эоценовым Eochelone brabantica и некоторым олигоценовым хелониидам. Сходство с позднемеловым видом Allopleuron hofmanni конвергентное и обусловлено сходными адаптациями к пелагическому образу жизни.

DOI: 10.7868/S0031031X15020142

Морские черепахи надсемейства Chelonioidea Agassiz, 1857 в геологической летописи впервые появляются в отложениях аптского яруса меловой системы (Hirayama, 1998). На протяжении позднего мела и кайнозоя представители этого надсемейства занимали заметное место среди морских позвоночных.

Одна из наиболее разнообразных ископаемых фаун морских черепах происходит из шорымской свиты Мангышлака (Казахстан, Мангистауская обл.; NP 17, бартонский ярус; см. Железко, Козлов, 1999), которая включает 4 морфотипа этих животных (Звонок и др., 2011). На выветрелой поверхности отложений указанной свиты местонахождения Куюлус (43°51′43.81″ с. ш., 51°37′6.68″ в. д.) были найдены новые костные остатки крупной морской черепахи, отличающейся от ранее описанных морфотипов. Эти кости принадлежат одной особи, так как найдены компактно при низкой концентрации остатков позвоночных в отложениях, являются элементами скелета одного размера, две из них соединяются швами и среди них нет дублирующихся костей. Отсутствие некоторых элементов скелета и избирательный характер повреждений, скорее всего, являются следствием нападения плотоядного на живую черепаху или на ее труп. Наличие полукруглых выемок до 8 мм в длину на краях верхнечелюстной и теменной костей (см. табл. IX, фиг. 5, 14, 15; см. вклейку) указывает на то, что плотоядное животное было крупное и имело конические зубы (крокодил или китообразное). Часть повреждений, судя по свежим сломам, образовались после того, как кости оказались на дневной поверхности. Некоторые кости были деформированы после седиментации.

Данная особь не имеет явных отличий от экземпляра, описанного Г.-В. Карлом с соавторами (Karl et al., 2012) как голотип Allopleuron qazaqstanense Karl et al., 2012. Изучение этих остатков позволило получить новые сведения о морфологии и систематическом положении указанного вида, а также уточнить его стратиграфическое и географическое распространение.

Изученный материал хранится в Зоологическом институте РАН, Санкт-Петербург (ЗИН; палеогерпетологическая коллекция – ZIN PH) и в Мангистауссском областном историко-краеведческом музее, Актау, Казахстан (MPHNM). Кроме того, в работе использован сравнительный материал из Музея естественной истории, Лондон, Великобритания (NHM) и Королевского музея естественных наук Бельгии, Брюссель (IRScNB). Измерение костей, хранящихся в Мангистауссском областном историко-краеведческом музее, осуществлялось в полевых условиях с помощью линейки, поэтому для них приводятся приблизительные промеры.

В работе использована остеологическая терминология по Ю. Гэффни (Gaffney, 1979; для черепных костей) и А. Мацке (Matzke, 2007; для костей посткрания).

Авторы благодарны И.Г. Данилову (ЗИН) за замечания по тексту статьи, Г.-В. Карлу (Геттингенский университет, Геттинген, Германия) за предоставление фотографий голотипа Allopleuron qazaqstanense, Р. Хираяме (университет Васэда, Токио, Япония) за предоставление фотографий Argillochelys spp., Е.В. Сыромятниковой (ЗИН) за помощь с труднодоступными публикациями, Ю. Бунятову за содействие при проведении полевых работ.

Морфология черепахи из среднего эоцена Казахстана. Остатки черепахи включают 1 предлобную, 1 теменную, 2 чешуйчатых, 1 предчелюстную, 1 верхнечелюстную, 1 квадратную, 2 зубных, 1 предсочленовную, 1 сочленовную кости, 3 шейных позвонка, 1 невральную и 4 периферальных пластинки, 1 лопатку и 1 плечевую кость.

Череп. Носовые кости (nasalia), судя по отсутствию контакта с ними у предлобной кости, отсутствовали. Предлобные кости (praefrontalia) (табл. IX, фиг. 1–4). Сохранилась правая предлобная кость (экз. ZIN PH, № 1/177); нижняя часть нисходящего отростка обломана. Длина медиального края – 41.9 мм, наименьшее расстояние от глазницы до медиального края – 22.2 мм. Кость массивная, толщина ее медиального края достигает 13.4 мм. При виде сверху предлобная кость имеет близкую к пятиугольной форму; борозды от роговых щитков не видны. Передний край почти прямой, не образует выступа; антеролатеральный край почти прямой; латеральный край дугообразно вогнут; задний край ориентирован почти перпендикулярно медиальному и не контактировал с заглазничной костью. При виде сбоку нисходящий отросток предлобной кости в заднем направлении переходит в высокий парасагиттальный гребень. При виде снизу нисходящий отросток ориентирован наискосок по отношению к сагиттальной плоскости черепа. Кость контактировала с верхнечелюстной антеролатерально и с лобной – сзади, контакт с сошником не сохранился; она образовывала верхнюю часть края наружного носового отверстия, антеродорсальный край глазницы, верхнюю часть края fissura ethmoidalis и верхний край foramen orbito-nasale.

Теменные кости (parietalia) (табл. IX, фиг. 5). Сохранилась большая часть правой теменной кости (экз. ZIN PH, № 2/177), за исключением латеральной и каудальной частей; ее вентральная поверхность разрушена. Длина медиального края этого фрагмента – 58.8 мм. Сохранились только шовные поверхности для контакта с правой лобной и левой теменной костями. На дорсальной поверхности кости видны борозды от контактов лобно-теменного, надглазничного, височного и теменного роговых щитков. Борозды между лобно-теменным и лобным щитками на поверхности теменной кости нет. Дополнительные щитки между лобно-теменным и теменными щитками, латеральнее и каудальнее лобно-теменного щитка, отсутствуют.

Чешуйчатые кости (squamosa) (табл. IX, фиг. 6, 7). Сохранились обе кости (экз. ZIN PH, №№ 3/177, 4/177). Левая чешуйчатая кость высотой 45.3 мм, правая – 44.7 мм. Сохранилась только контактная поверхность левой чешуйчатой кости с квадратно-скуловой костью. Остальные контактные поверхности разрушены. Передний край кости образовывал заднюю часть cavum tympani, задний край кости образовывал латеральный край височной вырезки. Углубление для depressor mandibulae глубокое, серповидной формы, хорошо видно с латеральной стороны.

Предчелюстные кости (praemaxillaria) (табл. IX, фиг. 8–11). Сохранилась левая предчелюстная кость с обломанным лабиальным гребнем (экз. ZIN PH, № 5/177). Длина кости – 40.6 мм, ширина – 15.8 мм, толщина у заднего края достигает 17.4 мм. Предчелюстная кость умеренной длины, при вентральном виде имеет близкую к треугольной форму. В передней части небной поверхности имеется желоб для вхождения переднего края нижней челюсти, медиокаудально ограниченный ориентированным вентрально отростком (рудиментом лингвального гребня). Медиальный желоб также имеется. Дорсальная часть кости имеет высокий отросток, ограничивавший снизу наружное носовое отверстие. Лабиальный гребень обломан, но мощность его основания указывает на то, что он был высоким. При виде сверху на поверхности кости наблюдаются два соединенных каналом крупных отверстия – одно на вершине упомянутого отростка, другое – сразу за этим отростком. Кость широко контактировала с верхнечелюстной латерокаудально и узко с сошником сзади, немного вклиниваясь в переднюю часть сошника, не была сращена с правой предчелюстной костью; она формировала нижний край наружного носового отверстия и переднюю часть лабиального гребня.

Верхнечелюстные кости (maxillaria) (табл. IX, фиг. 12–15). Сохранилась передняя часть левой верхнечелюстной кости (экз. ZIN PH, № 6/177); почти весь лабиальный гребень и часть дна глазницы обломаны. Длина фрагмента – 73.0 мм, в том числе длина контакта с сошником 23.9 мм, длина контакта с небной костью свыше 19.7 мм. Максимальная ширина кости на уровне сошника – 29.2 мм, максимальная ширина на уровне небной кости – 24.4 мм. При виде снизу в передней части processus palatinus видно продолжение вентрально ориентированного отростка (рудимента лингвального гребня) предчелюстной кости. Processus palatinus не образует часть края apertura narium interna, таким образом, верхнечелюстная кость не участвует в его формировании. По всей небной

поверхности разбросаны отверстия для сосудов, питавших рамфотеку. При виде сверху processus palatinus образовывал антеролатеральную часть дна глазницы, латеральную часть края foramen orbito-nasale, каудальнее которого расположен foramen supramaxillare. Processus alveolaris не имеет желобов на наружной поверхности. При виде сбоку остаток лабиального гребня умеренной высоты, острый. Processus praefrontalis высокий. Кость контактировала с предчелюстной антеромедиально, предлобной дорсально, сошником медиально и небной костью каудомедиально, образовывала латеральный край наружного носового отверстия, большую часть лабиального гребня верхней челюсти, антеровентральный край глазницы и латеральную часть дна глазницы; другие контакты и края не сохранились.

Квадратные кости (quadrata) (табл. IX, фиг. 16, 17). Сохранилась нижняя часть левой квадратной кости (экз. ZIN PH, № 7/177). Высота фрагмента – 60.7 мм, ширина – 64.3 мм, ширина condylus mandibularis – 27.1 мм. Передняя поверхность кости широкая, немного вогнута. При виде спереди и сзади латеральный край processus articularis выгнут. При виде снизу condylus mandibularis имеет бобовидную форму. Incisura columellae auris открыта, ориентирована латерально. Квадратная кость контактировала с крыловидной антеромедиально, остальные контакты не сохранились.

Зубные кости (dentalia) (табл. X, фиг. 1–6; см. вклейку). Сохранились обе зубные кости в сочленении (экз. ZIN PH, № 8/177). Незначительно повреждены задние края обеих костей и передний край левой кости. Общая длина зубных костей от переднего края до средней точки линии между их задними окончаниями – 104.8 мм, длина симфиза – 46.8 мм, ширина на уровне задних окончаний костей – 147.1 мм. При виде сверху симфиз зубных костей полуовальной формы, передний край округлен, задний край симфиза аркообразный. Симфиз далеко не достигает уровня foramen dentofaciale majus. Лабиальные гребни высокие. Симфизный гребень рудиментарный. Лингвальные гребни округленные, высокие сзади, в переднем направлении постепенно становятся ниже, исчезая в районе симфиза. Поверхность между лабиальными и лингвальными гребнями без углублений, на ней имеются многочисленные питательные отверстия. При виде спереди и сзади передняя часть лабиального гребня приподнята и слегка заострена на вершине. Верхний и нижний уступы, образуемые sulcus cartilaginis meckelii, примерно равны. Foramen alveolare inferius находится незначительно ростральнее, чем foramen dentofaciale majus. При виде сбоку каудальнее симфиза ветви зубных костей наращивают толщину в заднем направлении. Foramen dentofaciale majus расположен близко к заднему краю кости, в передней части небольшого углубления для musculus adductor mandibulae externus. Сохранились контакты с венечными и угловыми костями, области контактов с другими костями обломаны.

Предсочленовные кости (praearticularia) (табл. X, фиг. 7, 8). Сохранилась дистальная часть правой предсочленовной кости – медиолатерально плоский элемент, латерально сочлененный с сочленовной костью (экз. ZIN PH, № 9/177).

Сочленовные кости (articularia) (табл. X, фиг. 7, 8). Сохранилась правая сочленовная кость длиной 45.8 мм в естественном сочленении с дистальной частью предсочленовной кости (экз. ZIN PH, № 9/177). Дорсальная часть сочленовной кости образовывала среднюю часть area articularis mandibularis и площадку для крепления musculus depressor mandibulae. Сочленовная кость контактировала с предсочленовной медиально, угловой вентрально и надугловой латерально.

Карапакс. Невральные пластинки (neuralia) (рис. 1, *а*). Сохранилась передняя половина I или задняя половина I–VI невральной пластинки (экз. MPHNM, б/н), которая имеет форму вытянутого полуовала. Ширина около 64 мм. Наружная поверхность плоская, без гребня.

Периферальные пластинки (peripheralia) (рис. 1, *б–д*). Сохранились четыре периферальных пластинки – три неясного положения и IV левая (экз. MPHNM, б/н). У пластинки А (длина латерального края около 84 мм) латеральный край длиннее медиального, слегка выпуклый. У пластинки Б (длина латерального края около 72 мм) медиальный край длиннее латерального, латеральный почти прямой. У пластинки В (длина латерального края около 180 мм) латеральный край сильно выпуклый, медиальный короче, прямой, на дорсальной поверхности имеются борозды между роговыми щитками. IV левая периферальная пластинка (длина латерального края около 145 мм) значительно наращивает толщину в заднем направлении, у медиального края имеется борозда протока мускусной железы. Положение пластинки определено на основании сравнения с Tasbacka aldabergeni, у которых некоторые IV периферальные пластинки имеют борозды протока мускусной железы (Несов, 1987).

Непанцирный посткраний. Шейные позвонки. Шейный позвонок IV (vertebra cervicalis IV) (табл. X, фиг. 9–11). Позвонок (экз. ZIN PH, № 10/177) сильно деформирован, обломаны правый презигапофиз, поперечные отростки. Длина тела – 74.2 мм, оно двояковыпуклое, вытянутое в длину. Передний мыщелок тела круглый в сечении, задний – овальный, вытянутый в высоту. Вентральный киль хорошо развит. Позвонок определен как IV на основании того, что обычно IV шейный позвонок хелониид двояковыпуклый (Williams, 1950).

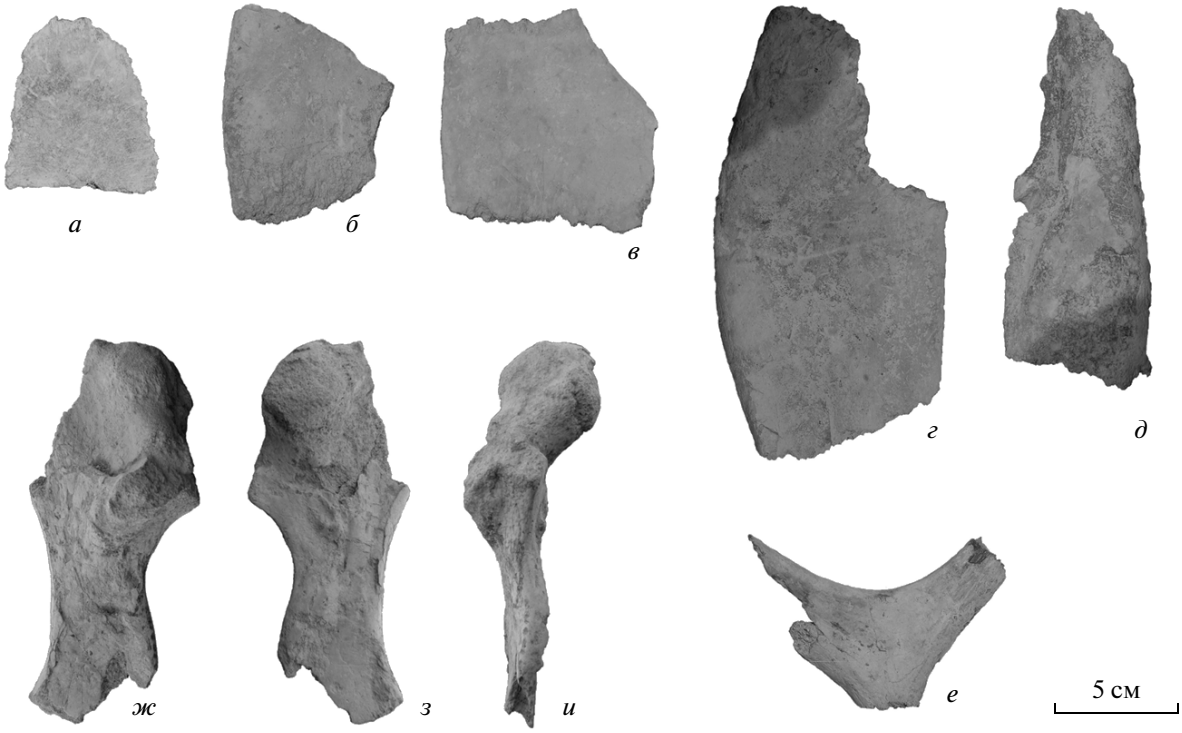


Рис. 1. Остатки “Allopleuron” qazaqstanense (экз. без номера), размещенные в Мангистаусском областном историко-краеведческом музее: *а* – невральная пластинка I–VI, сверху; *б* – периферальная пластинка А, сверху; *в* – периферальная пластинка Б, сверху; *г* – периферальная пластинка В, сверху: *д* – IV левая периферальная пластинка, сбоку; *е* – лопатка, сверху или снизу; *ж–и* – левая плечевая кость: *ж* – снизу, *з* – сверху, *и* – спереди.

Шейный позвонок V (vertebra cervicalis V) (табл. X, фиг. 12–14). Позвонок (экз. ZIN PH, № 11/177) сильно деформирован, обломаны правые презигапофиз и постзигапофиз, поперечные отростки, вентральный киль. Длина тела 53.9 мм. Передняя и задняя сочленовные поверхности тела круглые в сечении. Тело процельное, вытянутое в длину. Вентральный киль, судя по толщине сохранившегося основания, был высоким. Позвонок определен как V на основании того, что позвонок процельный (у хелониид шейные позвонки V–VIII), с круглыми сочленовными поверхностями тела (у Puppigerus camperi и Tasbacka aldabergeni шейный позвонок V) (Несов, 1987, табл. VII; Moody, 1974, табл. 4).

Шейный позвонок VII (vertebra cervicalis VII) (табл. X, фиг. 15, 16). Сохранилась лишь задняя часть тела позвонка (экз. ZIN PH, № 12/177) длиной 61.6 мм. Задняя сочленовная поверхность сильно уплощена дорсовентрально, разделена на две половины бороздой. Отношение высоты (10.6 мм) к ширине (51.6 мм) составляет около 1 : 5. Вентральный киль развит умеренно. Позвонок определен как VII на основании того, что задняя сочленовная поверхность тела сильно уплощена дорсовентрально (как у Argillochelys cuneiceps, Puppigerus camperi и Tasbacka aldabergeni) (Несов, 1987, табл. VII; Moody, 1974, табл. 4, 6).

Лопатка (scapula) (рис. 1, *е*). Сохранился лишь центральный фрагмент лопатки (экз. MPHNM, б/н) длиной около 100 мм. Угол между акромиальным и скапулярным отростками широкий, однако, из-за неполноты этих элементов, точному измерению не поддается.

Плечевая кость (humerus) (рис. 1, *ж–и*). У левой плечевой кости (экз. MPHNM, б/н) отломаны медиальный отросток и дистальный эпифиз. Длина кости около 150 мм, минимальная ширина диафиза около 32 мм. Диафиз широкий, почти прямой. Латеральный отросток расположен немного дистальнее головки плечевой кости, короткий. На дорсальной поверхности кости на уровне латерального отростка расположено небольшое кратерообразное образование овальной формы для крепления совместного сухожилия mm. latissimus dorsi и teres major.

Сравнение с другими таксонами хелониид. Описанные остатки морской черепахи отнесены нами к Cheloniidae sensu Hirayama, 1998 на основании того, что верхнечелюстная кость не участвует в формировании apertura narium interna и имеются глубокие борозды от роговых щитков на поверхности теменной кости и пластинок панциря (Hirayama, 1998).

Описанная особь отнесена нами к “Allopleuron” qazaqstanense на основании следующих при-

знаков: элементы с килем не представлены; плечевая кость с коротким processus lateralis; альвеолярная поверхность зубных костей простая, без вертикальной дифференциации, их симфиз короткий, без углублений (Karl et al., 2012). Следует отметить, что рудиментарные симфизный и лингвальные гребни экз. ZIN PH, № 8/177 могут интерпретироваться как вертикальная дифференциация альвеолярной поверхности зубных костей, однако, по крайней мере, рудиментарный симфизный гребень виден на нижней челюсти "A." qazaqstanense (фотографии голотипа, предоставленные Г.-В. Карлом).

В то же время, голотип "Allopleuron" qazaqstanense и описанная нами особь слишком отличаются от типового вида Allopleuron – A. hofmanni (Gray, 1831), чтобы относить его к этому роду с дискуссионным в пределах надсемейства Chelonioidea систематическим положением (Danilov, 2005). В частности, в отличие от A. hofmanni из верхнего мела Западной Европы, у казахстанского вида часть cavum tympani формируется не вентральной, а передней частью чешуйчатой кости, нет высоких лингвальных гребней зубных костей и гребней на невральных пластинках (Zangerl, 1980; Hirayama, 1994; Karl, 2007; Karl et al., 2012). Также у мангышлакской формы, в отличие от Allopleuron, хорошо выражены борозды от роговых щитков на костях крыши черепа и панциря (Hirayama, 1994). Учитывая изложенное, возникла необходимость сравнить мангышлакскую форму с другими палеогеновыми хелониидами для установления сходства с ними.

Из местонахождений шорымской свиты Е.А. Звонком и др. (2011) по итогам предварительного изучения сообщалось о не менее чем двух формах Cheloniidae sensu lato. Это Argillochelys Lydekker, 1889 и Euclastes Cope, 1867/Pacifichelys Parham et Pyenson, 2010, известные по черепным костям. Также упоминается о морских черепахах с выраженной скульптурой панциря и плечевыми костями «продвинутого» типа (Звонок и др., 2011), которые могут относиться к самостоятельным таксонам. От Pacifichelys/Euclastes описываемый образец отличается коротким симфизом нижней челюсти с высоким лабиальным гребнем. От формы со скульптированными пластинками панциря отличается отсутствием такой скульптуры и меньшей толщиной пластинок. От формы с продвинутыми плечевыми костями отличается проксимальнее расположенным и менее выступающим processus lateralis. Сравнение с Argillochelys см. ниже.

К "палеоцен-эоценовым хелониидам-дурофагам" мы условно относим палеоценовые и эоценовые таксоны с вытянутыми альвеолярными поверхностями черепа ["Argillochelys" africana Tong et Hirayama, 2008, Erquelinnesia spp., Euclastes spp., Glossochelys planimentum (Owen, 1842), Itilochelys rasstrigin Danilov et al., 2011, Puppigerus spp. и Tasbacka spp.; см. также Parham, Pyenson, 2010]. "A." qazaqstanense отличается от "Argillochelys" africana, Erquelinnesia spp., Euclastes spp. и, видимо, Glossochelys planimentum и Tasbacka ouledabdounensis Tong et Hirayama, 2002 отсутствием дополнительного щитка между лобно-теменным и теменными; от Puppigerus spp. и Tasbacka aldabergeni Nessov, 1987 отличается тем, что контакты лобно-теменного с теменными щитками прямые, а не вогнутые (Owen, Bell, 1849; рис. 2). Предчелюстная кость отличается треугольной формой от Euclastes wielandi (Hay, 1908) и cf. Glossochelys sp. и меньшей длиной – от Erquelinnesia spp., Euclastes acutirostris Jalil et al., 2009, E. platyops Cope, 1867, Puppigerus spp. и Tasbacka spp. (Hay, 1908; Zangerl, 1971; Moody, 1974; Несов, 1987; Karl et al., 1998; Tong, Hirayama, 2002; Hirayama, Tong, 2003; de la Fuente et al., 2009; Jalil et al., 2009; Звонок, 2011, 2013). Кроме того, предчелюстные кости "A." qazaqstanense раздельны, в отличие от Erquelinnesia spp. (Zangerl, 1971; de la Fuente et al., 2009). Верхнечелюстная кость отличается наличием высокого лабиального гребня от Erquelinnesia spp., Euclastes spp. и T. ouledabdounensis (Tong, Hirayama, 2002; Parham, Pyenson, 2010). Processus alveolaris верхнечелюстной кости не имеет желобов на наружной поверхности, как у cf. Glossochelys sp. (Звонок, 2011). "A." qazaqstanense отличается от таксонов этой группы более коротким симфизом зубной кости, наличием высоких лабиальных гребней зубных костей, более широким и прямым диафизом плечевой кости, медиальнее расположенным и мелким углублением для крепления совместного сухожилия mm. latissimus dorsi и teres major (рис. 3, 4).

"Allopleuron" qazaqstanense отличается от Argillochelys spp. конфигурацией щитков на теменной кости (рис. 2), рудиментарным состоянием лингвальных гребней верхнечелюстных и зубных костей и симфизного гребня зубных костей (рис. 3), ровной поверхностью невральных пластинок (Lydekker, 1889). В то же время, "A." qazaqstanense объединяют с Argillochelys spp. наличие на альвеолярных поверхностях гребней (хотя и редуцированных), короткий симфиз нижней челюсти и широкий лицевой отдел черепа (рис. 5).

Сходными у "A." qazaqstanense и Eochelone brabantica Dollo, 1903 являются: конфигурация роговых щитков на теменной кости (рис. 2), высокие дорсальные отростки предчелюстных костей и processus praefrontalis верхнечелюстной кости, обуславливавшие высокое расположение наружного носового отверстия (рис. 5), высокий лабиальный гребень и короткий симфиз зубных костей (рис. 3), широкий и почти прямой диафиз плечевой кости (рис. 4), отсутствие киля и выраженной скульптуры панциря (Casier, 1968;

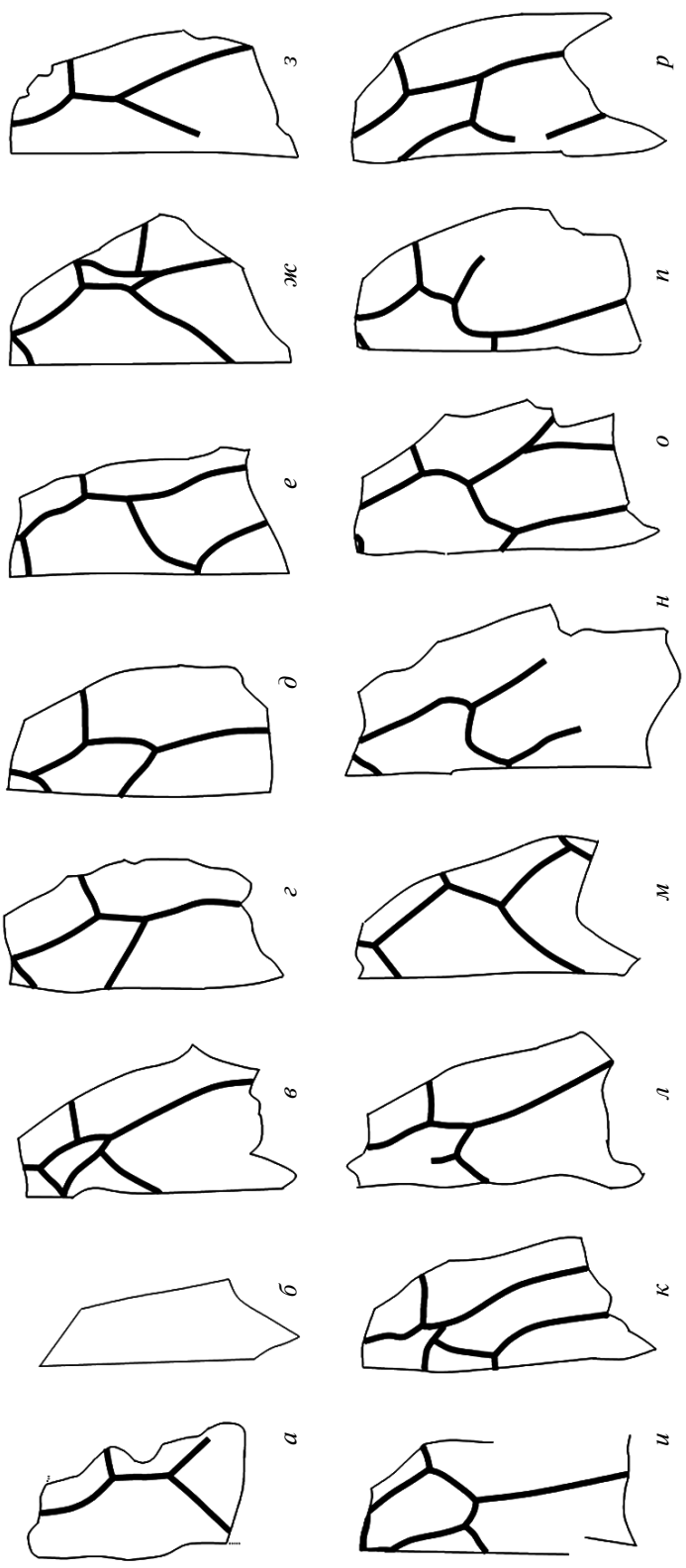


Рис. 2. Правые теменные кости палеогеновых хелониид и аллоплеврона при виде сверху: *а* – “Allopleuron” qazaqstanense, экз. ZIN PH, № 2/177; *б* – Allopleuron hofmanni (Hirayama, 1994, рис. 2); *в* – “Argillochelys” africana (Tong, Hirayama, 2008, рис. 2); *г* – Argillochelys antiqua, экз. IRScNB, № 1653, по фотографии от Хираямы; *д* – Argillochelys cuneiceps, экз. NHM, № 41636, по фотографии от Хираямы; *е* – Ashleychelys palmeri (Weems, Sanders, 2014, рис. 11); *ж* – Carolinochelys wilsoni (Weems, Sanders, 2014, рис. 2); *з* – Eochelone brabantica (Casier, 1968, рис. 1); *и* – Erquelinnesia gosseleti (Zangerl, 1971, рис. 5); *к* – Euclastes acutirostris (Jalil et al., 2009, рис. 3); *л* – Euclastes wielandi (Hirayama, 1994, рис. 2); *м* – Glarichelys knorri (Karl, 2007, рис. 9); *н* – Puppigerus camperi (Moody, 1974, табл. 3); *о* – Puppigerus nessovi, экз. ZIN PH, № 53/145; *п* – Tasbacka aldabergeni (Несов, 1987, рис. 1); *р* – Tasbacka ouledabdounensis (Tong, Hirayama, 2002, рис. 2). Вне масштаба.

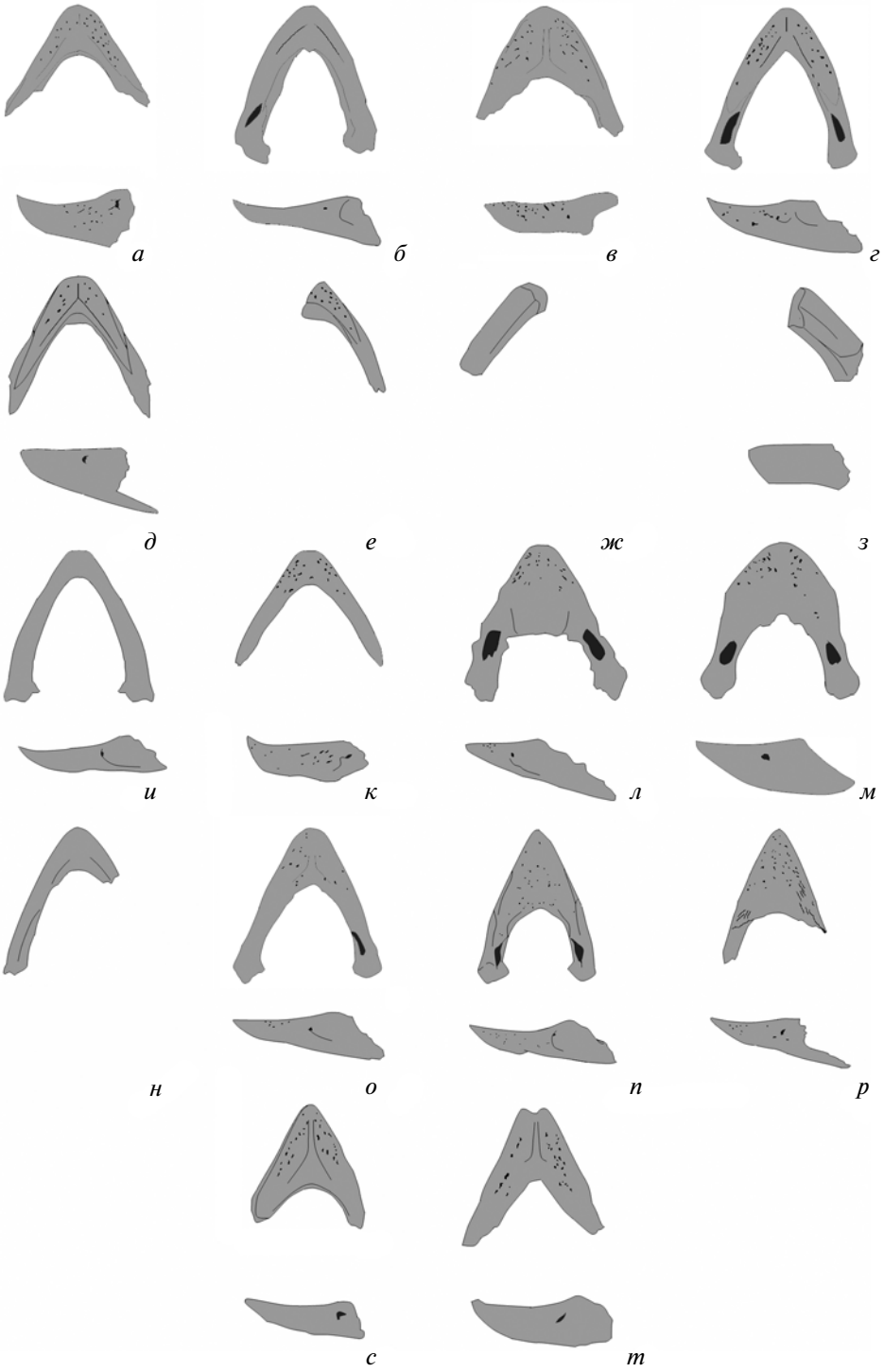


Рис. 3. Нижние челюсти палеогеновых хелониид и Allopleuron hofmanni. Верхний ряд в каждой паре – вид сверху, нижний ряд в каждой паре – вид сбоку слева: *а* – "Allopleuron" qazaqstanense, экз. ZIN PH, № 8/177; *б* – Allopleuron hofmanni (вид сверху по: Karl, 2007, табл. 7; вид сбоку по: Hirayama, 1994, рис. 5); *в* – "Argillochelys" africana (Tong, Hirayama, 2008, рис. 4); *г* – Argillochelys antiqua, экз. IRScNB, № 1653, по фотографии от Хираямы; *д* – Argillochelys sp., экз. ZIN PH, № 5/145; *е* – Catapleura repanda (Zangerl, 1971, табл. 2); *ж* – ?Catapleura sp. (Weems, 1999, табл. 5.2); *з* – Chelonioidea indet. (=Dollochelys rogovichi; Averianov, 2002, рис. 8); *и* – Eochelone brabantica (вид сверху по Casier, 1968, табл. 2; вид сбоку по Hirayama, 1994, рис. 5); *к* – Eochelone sp., экз. ZIN PH, № 51/145; *л* – Erquelinnesia gosseleti (Zangerl, 1971, табл. 6); *м* – Euclastes wielandi (Hirayama, Tong, 2003, рис. 1); *н* – Glarichelys knorri (Karl, 2007, табл. 7); *о* – Itilochelys rasstrigin (Danilov et al., 2010, рис. 6); *п* – Puppigerus camperi (Moody, 1974, рис. 9); *р* – Puppigerus nessovi, экз. ZIN PH, № 9/145; *с* – Tasbacka aldabergeni (Несов, 1987, рис. 3); *т* – Tasbacka ouledabdounensis (Tong, Hirayama, 2002, рис. 3). Вне масштаба.

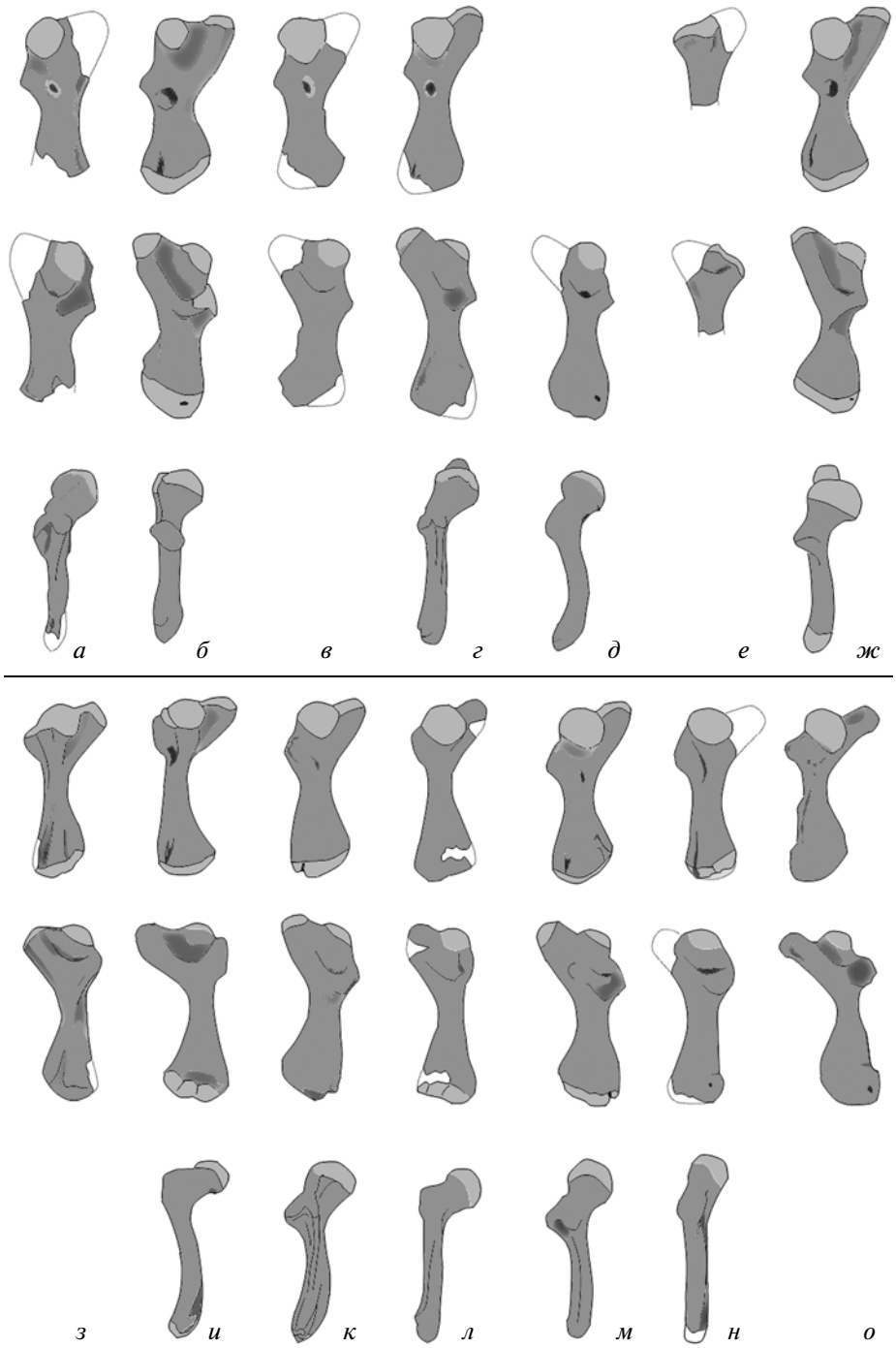


Рис. 4. Левые плечевые кости палеогеновых хелониид и Allopleuron hofmanni. Верхний ряд – вид сверху, средний ряд – вид снизу, нижний ряд – вид спереди: *а* – “Allopleuron” qazaqstanense, экз. MPHNM, б/н; *б* – Allopleuron hofmanni (Hirayama, 1994, рис. 6); *в* – “Allopleuron” lipsiensis (Karl, 2007, табл. 11); *г* – Ashleychelys palmeri (Weems, Sanders, 2014, рис. S1); *д* – Carolinochelys wilsoni (Weems, Sanders, 2014, рис. 8); *е* – Catapleura repanda (Zangerl, 1971, табл. 2); *ж* – Eochelone brabantica (Hirayama, 1994, рис. 6); *з* – Erquelinnesia gosseleti (Zangerl, 1971, табл. 8); *и* – Euclastes wielandi (Hirayama, 1994, рис. 6); *к* – Glarichelys knorri (Karl, 2007, табл. 6, фиг. 10); *л* – Itilochelys rasstrigin (Danilov et al., 2010, рис. 8); *м* – Procolpochelys charlestonensis (Weems, Sanders, 2014, рис. S4); *н* – Puppigerus nessovi (Averianov, 2005, табл. 7); *о* – Tasbacka aldabergeni (Несов, 1987, фиг. 24). Вне масштаба.

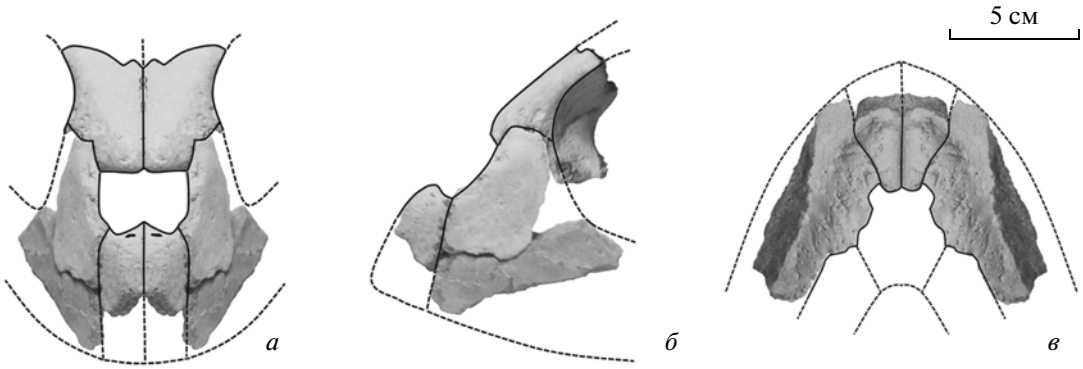


Рис. 5. Реконструкция лицевого отдела черепа “Allopleuron” qazaqstanense: *а* – передне-верхний вид; *б* – вид сбоку слева; *в* – вид снизу.

Gaffney, 1979; Weems, Sanders, 2014). Информативное сравнение описываемой нами особи с Eochelone monstigris Grant-Mackie et al., 2011 невозможно, так как общими элементами для обеих форм являются только два шейных позвонка и диафиз плечевой кости (Grant-Mackie et al., 2011). “A.” qazaqstanense отличается от E. brabantica тем, что нижняя челюсть массивнее и с более длинным симфизом, имеются рудименты симфизного и лингвальных гребней зубной кости (рис. 3), углубление для крепления совместного сухожилия mm. latissimus dorsi и teres major мельче (рис. 4).

“Allopleuron” qazaqstanense сходен с Catapleura repanda (Cope, 1868) строением нижней челюсти (рис. 3) и плоскими невральными пластинками. Однако, у нижней челюсти C. repanda ниже sulcus cartilaginis meckelii выдается уступ (Zangerl, 1971). Плечевая кость ”A.” qazaqstanense более широкая и с дистальнее расположенным processus lateralis (рис. 4). Экз. ZIN PH, № 8/177 обнаруживает сходство с формой, определенной Р. Вимсом (Weems, 1999) как ?Dollochelys sp. (=?Catapleura sp.), хотя у последней более выражен лингвальный гребень (как у Argillochelys spp.) (рис. 3).

“Allopleuron” qazaqstanense по диагнозу вида отличается от “Allopleuron” lipsiensis Karl, 2007 только относительной длиной свободных ребер (Karl, 2007; Karl et al., 2012). Эти виды сходны широким, почти прямым диафизом плечевой кости (рис. 4), отсутствием киля невральных пластинок и глубокой скульптуры панциря (Karl, 2007; Karl et al., 2012). Учитывая, что “A.” qazaqstanense не относится к роду Allopleuron (см. ниже), также нет оснований относить к этому роду и близкий вид “A.” lipsiensis.

“Allopleuron” qazaqstanense отличается от Carolinochelys wilsoni Hay, 1923 отсутствием борозды между лобным и лобно-теменным щитками на теменных костях, дополнительных щитков латеральнее лобно-теменного (рис. 2), более широким, прямым диафизом плечевой кости (рис. 4) и слабовыраженной скульптурой панциря (Weems, Sanders, 2014).

“Allopleuron” qazaqstanense отличается от Ashleychelys palmeri Weems et Sanders, 2014 отсутствием борозды между лобным и лобно-теменным щитками на теменных костях (рис. 2), а также тем, что cavum tympani отчасти образуется передним краем чешуйчатой кости, наличием желоба на небной поверхности предчелюстных костей, плоскими невральными пластинками, слабо выраженной скульптурой панциря (Weems, Sanders, 2014).

“Allopleuron” qazaqstanense отличается от Glarichelys knorri (Gray, 1831) отсутствием борозды между лобным и лобно-теменным щитками на теменных костях (рис. 2), более короткими предлобными костями и плоскими невральными пластинками (Karl, 2007). У этих видов наблюдается сходство в строении плечевой кости (рис. 4).

“Allopleuron” qazaqstanense отличается от Procolpochelys charlestonensis Weems et Sanders, 2014 тем, что задний край предлобной кости ориентирован почти перпендикулярно медиальному краю (Weems, Sanders, 2014). Эти виды сходны широким, почти прямым диафизом плечевой кости (рис. 4), отсутствием киля невральных пластинок и выраженной скульптуры панциря (Weems, Sanders, 2014).

Экз. ZIN PH, № 1/177 отличается от Rupelchelys breitkreutzi Karl et Tichy, 1999 тем, что задний край предлобной кости ориентирован почти перпендикулярно медиальному краю (Karl, Tichy, 1999). Голотип ”A.” qazaqstanense также отличается строением передней части карапакса (Karl, Tichy, 1999; Karl et al., 2012).

“Allopleuron” qazaqstanense отличается от Bryochelys waterkeynii (van Beneden, 1871) слабовыраженной скульптурой панциря (Smets, 1888). Сходным у этих видов является наличие углубле-

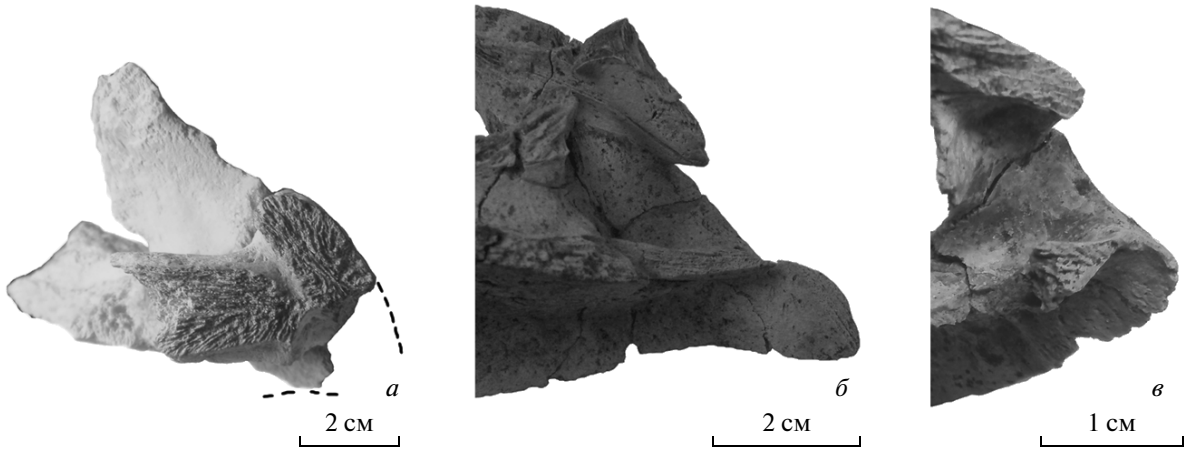


Рис. 6. Предчелюстная и примыкающие кости некоторых эоценовых хелониид при виде с медиальной стороны: *а* – "Allopleuron" qazaqstanense, экз. ZIN PH, № 5/177 (Казахстан, Куюлус; бартонский ярус); *б* – Puppigerus nessovi, незарегистрированный материал (Украина, Иково; лютетский ярус); *в* – cf. Glossochelys sp., экз. ZIN PH, № 50/145 (Украина, Иково; лютетский ярус).

ния на небной поверхности предчелюстных костей (Smets, 1888).

Экз. ZIN PH, № 8/177 также отличается от сходных Chelonioidea indet. (=Dollochelys rogovichi) изогнутым краем лабиальных гребней нижней челюсти, однако более точное сравнение невозможно из-за фрагментарности материала (Averianov, 2002, рис. 3).

Замечания и обсуждение. Крупный размер, сильно фонтанелизированный панцирь и широкий прямой уплощенный диафиз плечевой кости, очевидно, развились у позднемелового Allopleuron hofmanni и эоценового "A." qazaqstanense независимо в связи с похожим образом жизни. Подобные комплексные морфологические изменения в эволюции морских черепах происходили неоднократно в связи с переходом от литорального к пелагическому образу жизни (Zangerl, 1980; Несов, 1987). В то же время, конфигурация борозд от роговых щитков на теменной кости, особенности строения альвеолярных поверхностей черепа, невральных пластинок и плечевой кости, отсутствие выраженной скульптуры панциря "A." qazaqstanense выдают близость этой формы к эоценовым E. brabantica; сходное строение последних трех элементов также наблюдается у олигоценовых хелониид "A." lipsiensis и P. charlestonensis; меньшую степень сходства можно отметить с Argillochelys spp. и Glarichelys knorri (см. выше).

Строение челюстного аппарата "A." qazaqstanense позволяет предположить его рацион. Нижняя челюсть экз. ZIN PH, № 8/177 сходна с современными Caretta Rafinesque, 1814 (логгерхедами), хотя ветви нижней челюсти расходятся под более широким углом. Значительную долю рациона Caretta составляют моллюски и крабы, а также мягкотелые донные организмы (Jones et al., 2012). Похожий рацион можно предполагать и для "A." qazaqstanense. Палеоцен-эоценовые хелониды-дурофаги, с которыми проводилось сравнение (см. выше; рис. 3), имели более длинную альвеолярную поверхность нижней челюсти без высокого лабиального гребня. Этот тип нижних челюстей был адаптирован к раздавливанию панцирных организмов альвеолярными поверхностями черепа. Некоторые из этих видов, например, Puppigerus nessovi, имели очень тонкие кости лицевого отдела черепа, другие, например, cf. Glossochelys sp., умеренной толщины (рис. 6), что свидетельствует о возможности питания относительно хрупкими скелетными организмами. У "A." qazaqstanense высокие лабиальные гребни нижней челюсти приспособлены скорее к рассечению, чем к раздавливанию защитных покровов добычи. Очень толстые кости лицевого отдела черепа, способные выдержать большую нагрузку (рис. 6), видимо, выдают присутствие в рационе этих черепах животных с относительно прочным наружным скелетом.

Голотип "A." qazaqstanense, по сообщению авторов вида (Karl et al., 2012), был найден в отложениях лютетского яруса неизвестного местонахождения. Описанная нами особь найдена в отложениях шорымской свиты местонахождения Куюлус Казахстана. Вероятно, голотип также происходит из отложений этой свиты, так как морские отложения лютетского возраста, продуктивные на высших позвоночных, из Казахстана неизвестны.

В ходе сравнения было установлено, что "A." qazaqstanense не может быть отнесен к роду Allopleuron. Однако для того, чтобы было возможно описание нового рода или отнесение данного вида к ранее описанному роду, требуется переописание голотипа или описание новых, более полных экземпляров. Для отнесения к роду Allopleuron других палеогеновых хелониид –

“A.” lipsiensis и “A.” insularis, также нет достаточных оснований (см. выше; Hirayama, 1997). Таким образом, Allopleuron – монотипичный верхнемеловой род.

Хелонииды второй половины эоцена еще изучены очень слабо и известны преимущественно по фрагментарным материалам (Moody, 1980, 1997; Grant-Mackie et al., 2011). Комплекс морских черепах шорымской свиты может быть наиболее богатым по числу и разнообразию материалов морских черепах этого стратиграфического интервала. “Allopleuron” qazaqstanense демонстрирует более высокий уровень адаптации к пелагическому образу жизни, чем большинство палеогеновых хелониид. Это является еще одним подтверждением сложного характера эволюции хелониид с многочисленными параллелизмами (см. также Zangerl, 1980; Несов, 1987; Hirayama, 1994; Parham, Pyenson, 2010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Железко В.И., Козлов В.А. Эласмобранхии и биостратиграфия палеогена Зауралья и Средней Азии. Екатеринбург, 1999. 323 с. (Матер. по стратигр. и палеонтол. Урала. Вып. 3).

Звонок Є. Нові дані про місцезнаходження й таксономічне розмаїття еоценових крокодилів і черепах України // Палеонтол. збірн. Львів, 2011. № 43. С. 107–120.

Звонок Е.А. Строение черепа Puppigerus nessovi Averianov, 2005 (Reptilia, Testudines, Cheloniidae sensu lato) из среднеэоценовых отложений Украины // Геол. журн. 2013. № 1. С. 57–67.

Звонок Е.А., Данилов И.Г., Сыромятникова Е.В. и др. Предварительные результаты изучения черепах из палеогена Мангышлака (Казахстан) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Тез. докл. VIII Всеросс. науч. школы молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН, 2011. С. 20–21.

Несов Л.А. О морских черепахах палеогена Южного Казахстана и филогенетических соотношениях Toxochelyidae и Cheloniidae // Палеонтол. журн. 1987. № 4. С. 76–87.

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

Averianov A.O. A new sea turtle (Testudines, Cheloniidae) from the Middle Eocene of Uzbekistan // Paleontol. J. 2005. V. 39. № 6. P. 646–651.

Casier E. Le squelette céphalique de Eochelone brabantica L. Dollo, du Bruxellien (Lutétien inférieur) de Belgique, et sa comparaison avec celui de Chelone mydas Linné // Bull. Inst. R. Sci. Natur. Belg. 1968. № 44. P. 1–22.

Danilov I.G. Die fossilen Schildkröten Europas // Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas. Bd 3/IIIB: Schildkröten (Testudines) II; herausgegeben von U. Fritz. Wiebelsheim: AULA-Verlag, 2005. S. 329–448.

Danilov I.G., Averianov A.O., Yarkov A.A. Itilochelys rasstrigin gen. et sp. nov., a new hard-shelled sea turtle (Cheloniidae sensu lato) from the Lower Paleocene of Volgograd province, Russia // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2010. V. 314. № 1. P. 24–41.

Fuente M.S. de la, Fernandez M.S., Parra A. et al. Euclastes meridionalis (de la Fuente & Casadio) (Testudines: Pancheloniidae) from Danian levels of the Jaguel Formation at Cerro Azul, Northern Patagonia, Argentina // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2009. Bd 253. S. 327–339.

Gaffney E.S. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1979. V. 164. P. 65–376.

Grant-Mackie J.A., Hill J., Gill B.J. Two Eocene chelonioid turtles from Northland, New Zealand // New Zeal. J. Geol. Geophys. 2011. № 54. P. 181–194.

Hay O.P. Fossil turtles of North America // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1908. № 75. P. 1–568.

Hirayama R. Phylogenetic systematics of chelonioid sea turtles // The Island Arc. 1994. № 3. P. 270–284.

Hirayama R. Distribution and diversity of Cretaceous chelonioids // Ancient Marine Reptiles / Eds. J.M. Callaway, E.L. Nicholls. San Diego: Acad. Press, 1997. P. 225–241.

Hirayama R. Oldest known sea turtle // Nature. 1998. № 392. P. 705–708.

Hirayama R., Tong H. Osteopygis (Testudines: Cheloniidae) from the lower Tertiary of the Ouled Abdoun Phosphate basin, Morocco // Palaeontology. 2003. V. 46. P. 845–856.

Jalil N.-E., Lapparent de Broin F. de, Bardet N. et al. Euclastes acutirostris, a new species of littoral turtle (Cryptodira, Cheloniidae) from the Palaeocene phosphates of Morocco (Oulad Abdoun Basin, Danian-Thanetian) // C. R. Palevol. 2009. V. 8. P. 447–459.

Jones M.E.H., Werneburg I., Curtis N. et al. The head and neck anatomy of sea turtles (Cryptodira: Chelonioidea) and skull shape in Testudines // PLoS ONE. 2012. № 7(11). DOI: 10.1371/journal.pone.0047852

Karl H.-V. The fossil reptiles (Reptilia: Chelonii, Crocodylia) from the marine Early Oligocene of the Weisselster Basin (Central Germany: Saxonia) // Stud. Geol. Salmanticensia. 2007. № 43. P. 25–66.

Karl H.-V., Groning E., Brauckmann C. New materials of the giant sea turtle Allopleuron (Testudines: Chelonioidea) from the marine Late Cretaceous of Central Europe and the Palaeogene of Kazakhstan // Stud. Geol. Salmanticensia. 2012. V. espec. № 9. P. 153–173.

Karl H.-V., Tichy G. Zur Taxonomie eines neuen Tribus von Seeschildkröten aus dem Oligozän von Deutschland (Testudines: Chelonioidea) // Joannea Geol. Paläontol. 1999. Bd 1. S. 61–77.

Karl H.-V., Tichy G., Ruschak H. Osteopygoides priscus n. gen. n. sp. und die Taxonomie und Evolution der Osteopygidae (Testudines: Chelonioidea) // Mitt. Geol. Paläontol. Landesmus. Joanneum. 1998. Bd 56. S. 329–350.

Lydekker R. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part III. The Order Chelonia. L.: Brit. Museum (Natur. History), 1889. 239 p.

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.

Moody R.T.J. The taxonomy and morphology of Puppigerus camperi (Gray), an Eocene sea turtle from northern Europe // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol. 1974. V. 25. P. 153–186.

Moody R. Notes on some European Palaeogene turtles // Tert. Res. 1980. № 2. P. 161–168.

Moody R.T.J. The paleogeography of marine and coastal turtles of the North Atlantic and Trans-Saharan regions // Ancient Marine Reptiles / Eds. J.M. Callaway, E.L. Nicholls. San Diego: Acad. Press, 1997. P. 259–278.

Owen R., Bell A. Reptilia of the Tertiary beds. Part 1. Chelonia // Monography of the Fossil Reptilia of the London Clay. L.: Palaeontogr. Soc., 1849. P. 1–76.

Parham J., Pyenson N. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous // J. Paleontol. 2010. V. 84. № 2. P. 231–247.

Smets G. Les chelonees Rupeliennes // Ann. Soc. Sci. Brux. 1888. № 12. P. 193–214.

Tong H., Hirayama R. A new species of Tasbacka (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Paleocene of the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco // N. Jb. Geol. Paläontol. Mh. 2002. Bd 5. S. 277–294.

Tong H., Hirayama R. A new species of Argillochelys (Testudines: Cryptodira: Cheloniidae) from the Ouled Abdoun phosphate basin, Morocco // Bull. Soc. Géol. Fr. 2008. V. 179. № 6. P. 623–630.

Weems R.E. Reptile remains from the Fisher/Sullivan site // Vir. Div. Miner. Res. Publ. 1999. № 152. P. 101–121.

Weems R.E., Sanders A.E. Oligocene pancheloniid sea turtles from the vicinity of Charleston, South Carolina, U.S.A. // J. Vertebr. Paleontol. 2014. V. 34. № 1. P. 80–99.

Williams E.E. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1950. № 94. P. 505–562.

Zangerl R. Two toxochelyid sea turtles from the Landenian sands of Erquelinnes (Hainaut) of Belgium // Mém. Inst. R. Sci. Natur. Belg. 1971. № 169. P. 1–32.

Zangerl R. Patterns of phylogenetic differentiation in the toxochelyid and cheloniid sea turtles // Amer. Zool. 1980. V. 20. P. 585–596.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–17. “Allopleuron” qazaqstanense Karl et al., 2012; Казахстан, Мангистауская обл., местонахождение Куюлус; эоцен, бартон, шорымская свита: 1–4 – экз. ZIN PH, № 1/177, правая предлобная кость: 1 – сверху, 2 – сбоку, 3 – снизу, 4 – с медиальной стороны; 5 – экз. ZIN PH, № 2/177, правая теменная кость сверху; 6, 7 – экз. ZIN PH, № 3/177, левая чешуйчатая кость: 6 – с медиальный стороны, 7 – сбоку; 8–11 – экз. ZIN PH, № 5/177, левая предчелюстная кость: 8 – сверху, 9 – снизу, 10 – спереди, 11 – сбоку; 12–15 – экз. ZIN PH, № 6/177, левая верхнечелюстная кость: 12 – с медиальной стороны, 13 – сбоку, 14 – сверху, 15 – снизу; 16, 17 – экз. ZIN PH, № 7/177, левая квадратная кость: 16 – сзади, 17 – снизу. Обозначения: *cm* – condylus mandibularis; *ct* – cavum tympani; *dp* – дорсальный отросток предчелюстной кости; *fpm* – отверстия на дорсальной поверхности предчелюстной кости; *fsm* – foramen supramaxillare; *ica* – incisura columellae auris; *ilj* – углубление для переднего края нижней челюсти; *idm* – углубление для depressor mandibulae; *nf* – питательные отверстия; *mf* – медиальный желоб; *rlr* – рудиментарный лингвальный гребень; *tm* – следы укусов крупного позвоночного.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1–16. “Allopleuron” qazaqstanense Karl et al., 2012; Казахстан, Мангистаусская обл., местонахождение Куюлус; бартон, шорымская свита: 1–6 – экз. ZIN PH, № 8/177, симфиз зубных костей: 1 – сверху, 2 – снизу, 3 – сзади, 4 – сбоку справа, 5 – сбоку слева, 6 – спереди; 7, 8 – экз. ZIN PH, № 9/177, правые предсочленовная и сочленовная кости: 7 – сверху, 8 – спереди; 9–11 – экз. ZIN PH, № 10/177, шейный позвонок IV: 9 – сбоку слева, 10 – спереди, 11 – сзади; 12–14 – экз. ZIN PH, № 11/177, шейный позвонок V или VI: 12 – сбоку, 13 – спереди, 14 – сзади; 15, 16 – экз. ZIN PH, № 12/177, шейный позвонок VI или VII: 15 – сбоку слева, 16 – сзади. Обозначения: *ar* – articulare; *aam* – area articularis mandibularis; *cpa* – контакт предсочленовной и сочленовной костей; *fai* – foramen alveolare inferius; *fdm* – foramen dentofaciale majus; *ima* – углубление для musculus adductor mandibulae externus; *imd* – площадка для крепления musculus depressor mandibulae; *lar* – лабиальный гребень; *lir* – лингвальный гребень; *ls* – нижний уступ симфиза нижней челюсти; *par* – praearticulare; *scm* – sulcus cartilaginis meckelii; *sr* – симфизный гребень; *us* – верхний уступ симфиза нижней челюсти.

New Data on the Morphology and Systematic Position of the Sea Turtle *Allopleuron qazaqstanense* Karl et al. from the Middle Eocene of Kazakhstan

E. A. Zvonok, N. I. Udovichenko, A. V. Bratishko

A new specimen of the sea turtle *Allopleuron qazaqstanense* Karl et al., 2012 is described. The material includes skeletal elements previously unknown for this taxon and comes from the Shorym Formation of the Kuyulus locality (Kazakhstan, Mangystau Region; Bartonian, Paleogene). Comparative analysis involving other cheloniid taxa has shown that *A. qazaqstanense* should not be assigned to the genus *Allopleuron*; it is rather closer to Eocene *Eochelone brabantica* and some Oligocene cheloniids. The similarity of *Allopleuron qazaqstanense* to Late Cretaceous *Allopleuron hofmanni* results from convergence caused by similar adaptations to the pelagic lifestyle.

Keywords: *Allopleuron,* Cheloniidae, turtles, Bartonian, Paleogene, Kazakhstan

Таблица IX

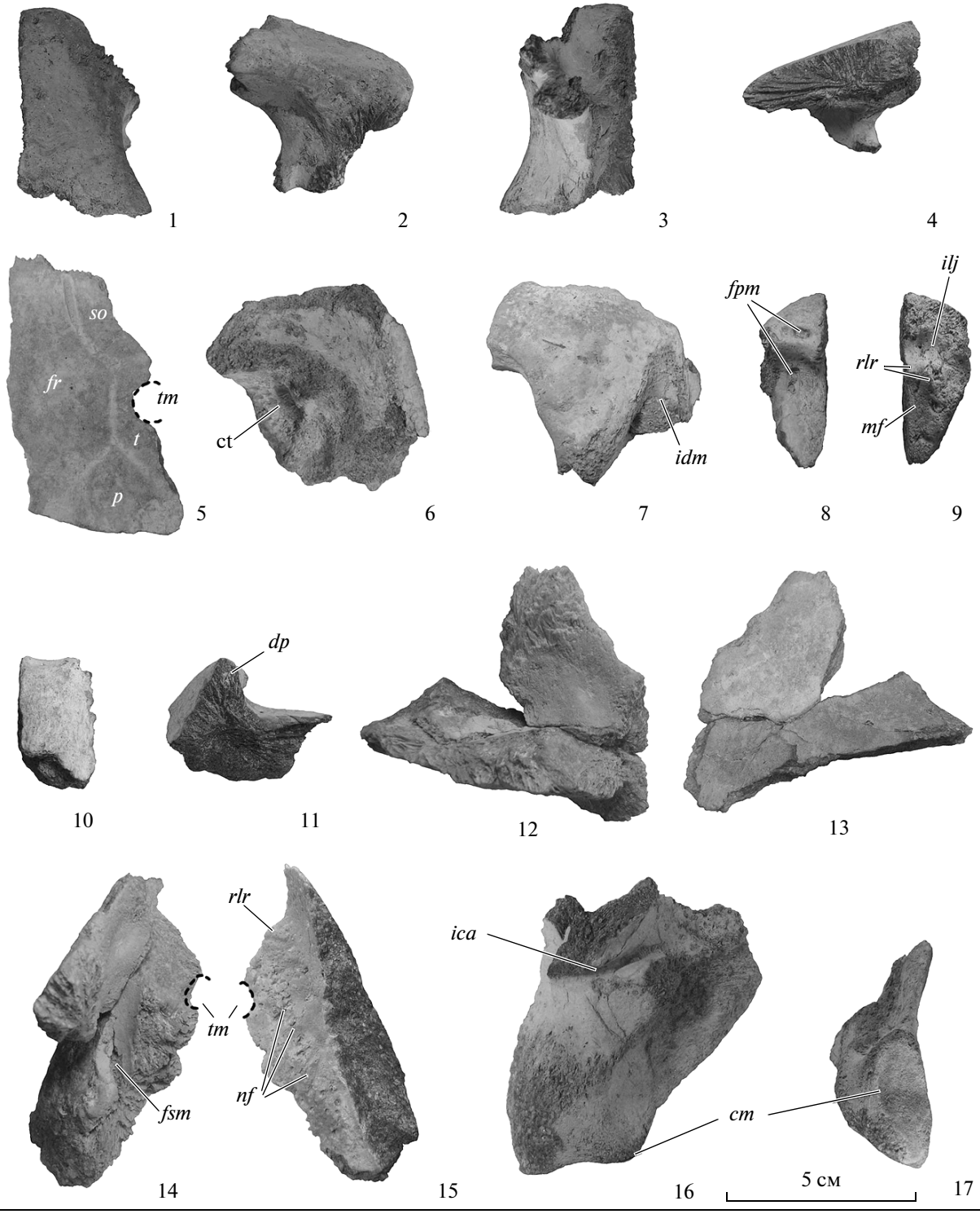
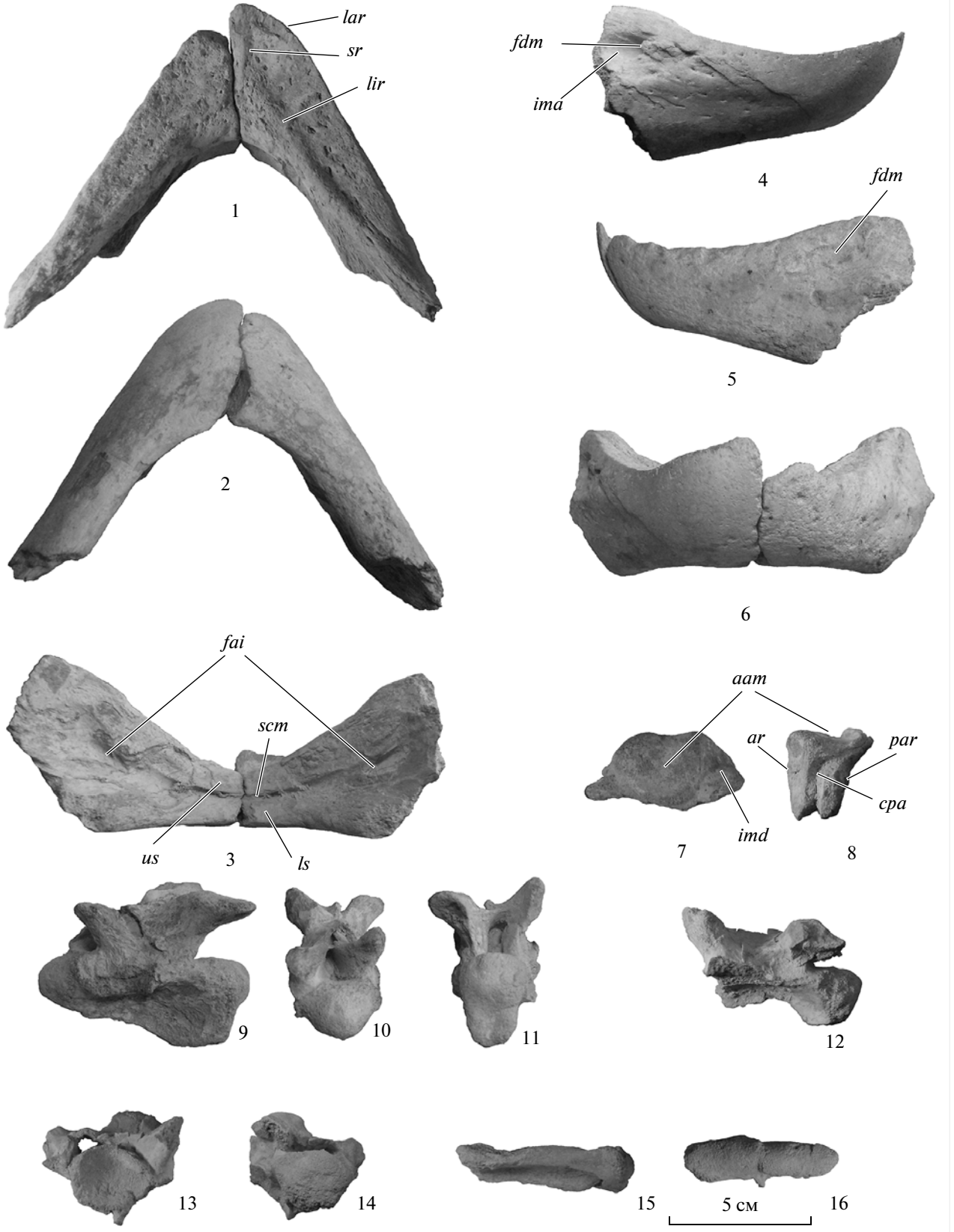

1
2
3
4
so
fr
tm
t
p
5
ct
6
idm
7
fpm
8
ilj
rlr
mf
9
10
dp
11
12
13
rlr
tm
fsm
nf
14
15
ica
cm
16
5 см
17

Таблица X


lar
sr
lir
1
fdm
ima
4
fdm
5
2
6
fai
scm
us
ls
3
aam
ar
par
cpa
imd
7
8
9
10
11
12
13
14
15
5 см
16