

*На правах рукописи*



**ГРИГОРЬЕВ**  
Дмитрий Викторович

**МОЗАЗАВРИДЫ РОССИИ  
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

**Научный руководитель:**

**Аверьянов Александр Олегович**, доктор биологических наук, профессор РАН, зав. Лаборатории териологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Зоологический институт Российской академии наук»

**Официальные оппоненты:**

**Кузнецов Александр Николаевич**, доктор биологических наук, доцент Кафедры зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова до 01.03.2017 г., в настоящее время не работает

**Попов Евгений Валерьевич**, кандидат геолого-минералогических наук, доцент Кафедры исторической геологии и палеонтологии Геологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Геологический институт Российской академии наук

Защита состоится 24 мая 2017 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета Д 002.212.01 Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук по адресу: г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, конференц-зал

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью организации, направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Ученому секретарю диссертационного совета. Отсканированный отзыв высылать по адресу: [konovalovavera@mail.ru](mailto:konovalovavera@mail.ru), факс (495) 3391266

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33) и на официальном сайте ПИН РАН <http://www.paleo.ru/upload/medialibrary/f37/f37d32c73f51859125131acd069c0a26.pdf>

Автореферат разослан «            »            2017 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат геолого-минералогических наук



В.А. Коновалова

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность работы.** Мозазавриды (Mosasauridae Gervais, 1853) – семейство гигантских морских хищных ящеров (Lepidosauria: Squamata), имевших длину 7–9 м (некоторые достигали в длину 17 м) и обитавших в эпиконтинентальных морях. Их остатки найдены в верхнемеловых отложениях всех континентов, включая Антарктиду (Bell, 1997).

Первая находка мозазавриды относится к 1766 году. Фрагментарный череп был найден в окрестностях города Маастрихта и первоначально описан как череп кита (Mulder, 2004). На территории России мозазавриды были впервые описаны по хвостовому позвонку Н.Ф. Синцовым в 1872 г. В нашей стране до недавнего времени был известен всего лишь один валидный вид мозазавриды – *Dollosaurus lutugini* Yakovlev, 1901 (Цареградский, 1935).

Находки отдельных костей посткраниального скелета и зубов мозазаврид в кампанских и маастрихтских отложениях Европейской части России и смежных территорий (в рамках данной работы Казахстан, Узбекистан, Азербайджан и Украина) обычны. Существуют две современные публикации, в которых приводятся списки таксонов мозазаврид для России и сопредельных территорий: Первушов и др. (1999) и Storrs et al. (2000). В первой работе таксоны мозазаврид приводятся без описания и лишь для территории Нижнего Поволжья. Работа Storrs et al. (2000) охватывает уже более обширную территорию, но выполнена исключительно по литературным данным и касательно этой группы она малоинформативна. Согласно упомянутым работам на рассматриваемой территории известны роды *Mosasaurus* Conybeare, 1822, *Tylosaurus* Marsh, 1872, *Dollosaurus* Yakovlev, 1901, *Plioplatecarpus* Dollo, 1882, *Platecarpus* Cope, 1869, *Prognathodon* Dollo, 1889, *Clidastes* Cope, 1868 и *Carinodens* Thurmond, 1969 (Первушов и др., 1999; Storrs et al., 2000; Schulp et al., 2006). В более древних докампанских отложениях остатки мозазаврид в России до недавнего времени не были известны (Архангельский, 1997; Первушов и др., 1999). Лишь недавно два позвонка мозазавриды, принадлежащие одной особи, были найдены в достоверно нижесантонских отложениях Саратовского Поволжья (Архангельский и др., 2008).

За последние 20 лет существенно изменились представления о систематике группы. Во многом этому способствовало применение филогенетического анализа (Bell, 1997; Christiansen, Bonde, 2002; Leblanc et al., 2012; Palci et al., 2013). Были выделены новые подсемейства, многие роды и виды сведены в синонимы.

Накопленный за 170 лет материал с территории России и сопредельных территорий по мозазавридам требует описания и ревизии в аспекте появившихся новых данных, приведения к современным таксономическим стандартам и по возможности включения в современную филогенетическую и палеобиогеографическую гипотезу.

Особенно важны данные по сеноманским и туронским мозазавридам из местонахождений Лысая гора 3-я и Золотая 2-я, так как они дают информацию о раннем этапе развития этой группы.

**Цель диссертационной работы** – изучение систематического разнообразия мозазаврид России и сопредельных территорий для установления географического и стратиграфического распространения, а также выявления филогении отдельных таксонов.

В рамках поставленной цели решались следующие задачи:

1. Изучение голотипов мозазаврид для уточнения отдельных морфологических признаков и решения таксономических проблем.

2. Включение в филогенетический анализ наиболее полных находок изученных мозазаврид с территории России.

3. Морфологическое описание ископаемых остатков и ревизия таксономического состава мозазаврид из местонахождений России, Узбекистана, Казахстана, Украины и Азербайджана. Определение систематического положения единственного валидного эндемичного для территории России вида *Dollosaurus lutugini*.

4. Всесторонняя характеристика местонахождений, включающая уточнение географического положения, стратиграфию, литологическое описание, а также комплекс сопутствующей фауны. Степень изученности местонахождений различная, поэтому в задачи входило приведение всей информации к единому виду.

5. Анализ стратиграфического и палеогеографического распространения мозазаврид России и сопредельных территорий.

**Научная новизна и личный вклад автора.** Впервые планомерно изучен весь доступный материал, в том числе проведена масштабная ревизия всех ранее описанных материалов по мозазавридам из России и сопредельных территорий. Выполнен подробный обзор 62 местонахождений мозазаврид на территории России, Узбекистана, Казахстана, Украины и Азербайджана. Впервые установлено присутствие мозазаврид на о. Сахалин и п-ов Чукотка, а также описаны остатки мозазаврид из новых местонахождений Оренбургской обл. (Ижбердинский карьер), Пензенской обл. (Ахуны), Украины (Георгиевка, Зимогорье и Краснореченское) и Казахстана (Кублей).

Впервые описан мозазаврид из сеноманских отложений (*Mosasauridae* indet.). До этого самыми древними находками считались

*Russellosaurus coheni* Polcyn, Bell, 2005 и *Dallasaurus turneri* Bell, Polcyn, 2005 (Bell, Polcyn, 2005; Polcyn, Bell, 2005) из низов среднего турона США, *Yaguarasaurus columbianus* Paramo, 1994 (Paramo, 2000) из турона Колумбии и *Tethysaurus nopcsai* Bardet et al., 2003 из турона Марокко (Bardet et al., 2003).

*Dollosaurus lutugini* впервые включен в филогенетический анализ, в результате чего была подтверждена предполагаемая ранее (Lingham-Soliar, Nolf, 1989) синонимия родов *Dollosaurus* и *Prognathodon*, оспариваемая некоторыми исследователями (Lindgren, 2005).

На изучаемой территории впервые установлено присутствие родов *Clidastes*, *Halisaurus* Marsh, 1869 и видов *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829 и *Clidastes propython* Cope, 1869, что расширяет наши знания о географическом распространении этих таксонов.

Автор лично работал на трех местонахождениях, проводил препарацию и каталогизацию материалов из коллекции Зоологического института РАН. Была создана глобальная база данных для всех российских местонахождений и костных остатков мозазаврид.

**Практическая и теоретическая значимость.** Полученные данные имеют важнейшее значение для понимания раннего этапа эволюции мозазаврид и дают представление о палеогеографии группы для обширной территории (1/7 современной суши). Диссертация содержит иллюстрированное приложение с перечислением всех диагностических признаков скелета мозазаврид и матрицу, указывающую состояние этих признаков для разных видов, что может использоваться в качестве руководства для определения палеонтологического материала. Результаты проведенного исследования могут быть использованы при подготовке курсов лекций по палеонтологии позвоночных.

#### **Защищаемые положения:**

1. На территории России и сопредельных стран присутствуют 14 таксонов мозазаврид (*Mosasaurus hoffmanni*, *Prognathodon lutugini*, *Carinodens belgicus*, *Clidastes propython*, *Mosasaurus* sp., *Prognathodon* sp., *Clidastes* sp., *Halisaurus* sp., *Plioplatecarpus* sp., Mosasaurinae indet., Tylosaurinae indet., Plioplatecarpinae indet., Russellosaurina indet., Mosasauridae indet.).

2. Древнейший представитель семейства Mosasauridae установлен в сеномане Саратова.

3. Существенно расширены ареалы *Clidastes propython*, *Mosasaurus hoffmanni* и Tylosaurinae indet. Подсемейство Tylosaurinae возникло раньше позднего турона.

4. Установлено филогенетическое положение таксона *Dollosaurus lutugini*, ранее считавшегося единственным валидным родом для

территории России. Род *Dollosaurus* является младшим субъективным синонимом *Prognathodon*. *P. lutugini* является валидным видом рода *Prognathodon*, наиболее близким к *P. solvayi*.

**Публикации и апробация работы.** Основные положения диссертационной работы были опубликованы в четырех статьях и семи тезисах докладов. Все статьи опубликованы в журналах, рекомендованных ВАК. Результаты и основные положения диссертационной работы доложены на конференции «Геология – наше будущее» (СПбГУ, Санкт-Петербург, 2008), V, VIII и XIII научных школах молодых ученых-палеонтологов (ПИНРАН, Москва, 2008, 2011, 2016), 74-м Ежегодном съезде Общества палеонтологии позвоночных (Society of Vertebrate Paleontology 74th Annual Meeting, Берлин, Германия, 2014), 5-м трехгодичном съезде, посвященном мозазавридам (5<sup>th</sup> Triennial Mosasaur Meeting – A global perspective on Mesozoic marine amniotes, Уппсала, Швеция, 2016).

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы, списка сокращений архивных материалов и пяти приложений, изложенных на 440 страницах (с приложениями), включая 108 рисунков и четыре таблицы в тексте. Приложения включают: (1) «обзор местонахождений мозазаврид России и сопредельных территорий»; (2) «список сокращений анатомических терминов и их английских эквивалентов, используемых в работе»; (3) «признаки, используемые в филогенетическом анализе»; (4) «таксон-признаковая матрица, используемая в данной работе»; (5) «фототаблицы и объяснения к ним» (всего 82 фототаблицы). Библиографический список включает 269 источников, в том числе на иностранных языках – 162.

Представленная работа выполнена на кафедре осадочной геологии Института наук о Земле Санкт-Петербургского государственного университета.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н. А.О. Аверьянову (ЗИН РАН) за помощь в написании этой работы, курирование исследования и важные замечания. Неоценимую помощь в редактировании рукописи оказали И.Г. Данилов (ЗИН РАН) и П.П. Скучас (СПбГУ).

Автор признателен А.В. Пантелееву (ЗИН РАН), Н.И. Удовиченко (Луганский национальный университет) и М.С. Архангельскому (СГУ) за информацию по некоторым местонахождениям из Пензенской, Саратовской, Волгоградской областей, а также по некоторым точкам из Украины.

Автор благодарен А.А. Яркову (Волгоградский краеведческий музей), Е.В. Попову, Е.М. Первшову (СГУ), А.О. Аверьянову, А.В. Лапкину, Е.Б. Разумовской (СГЭ ФГУГП «Волгагеология»), Н.И. Удовиченко,

Ф.А. Триколиди (ВСЕГЕИ), М.С. Архангельскому (СГТУ), А.В. Пантелееву (ЗИН РАН), С.М. Меркулову (группа «Искатели»), Г.А. Сопоцько (ОКЮГ), А.А. Грабовскому (МЦНЧ) за сбор и предоставление для изучения ископаемого материала.

Также автор признателен М.В. Колдуэллу (Университет Альберты, Канада), М. Полцину (Южный Методистский Университет, Даллас), Т. Кониши (Королевский музей Тиррела, Драмхеллер, Канада), А.С. Шульпу и Э.В. Малдеру (музей Натура Доцет, Денекамп, Нидерланды) за помощь с литературой и важные замечания по работе, Р. Блэки (Университет Северной Аризоны, США) за разрешение использования его палеокартографических материалов в качестве основы для палеогеографической реконструкции, а также П.В. Федорову (СПбГУ) за консультации, полученные в процессе работы с этой реконструкцией.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МОЗАЗАВРИД РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

В этом разделе в хронологическом порядке подробно описываются находки мозазаврид на территории России и сопредельных территориях, начиная с 1872 и заканчивая 2014 г.

### **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

**2.1. Материал.** В работе был использован материал по мозазавридам из местонахождений России, Узбекистана, Азербайджана, Казахстана и Украины. Коллекции были собраны А.А. Ярковым, Е.В. Поповым, Е.М. Первушовым, А.В. Лапкиным, Е.Б. Разумовской, Н.И. Удовиченко, Ф.А. Триколиди, М.С. Архангельским, А.В. Пантелеевым, А.О. Аверьяновым, С.М. Меркуловым, Г.А. Сопоцько, А.А. Грабовским в 1992, 1993, 1999, 2000, 2003, 2004, 2005, 2013 годах. Также в работе были ревизованы коллекции ЦНИГРмузея (коллекции А.Н. Рябинина, В.А. Цареградского, Н.П. Ковалевой и Т.А. Фаворской), Пензенского краеведческого музея, музейного центра Наследие Чукотки, Зоологического института Российской академии наук, Саратовского государственного университета и Зоологического института Национальной академии наук Казахстана.

В общей сложности было изучено и описано 747 костей, включающих один неполный скелет, один неполный череп (оригинальный материал и гипсовый слепок, снятый с оригинала) и различные кости краниального и посткраниального скелета. Позвонки и зубные коронки наиболее часто встречаются (за исключением категории «другие кости») в материале из рассматриваемых территорий и составляют более 40% от общего числа находок. Вместе с костями черепа они являются наиболее диагностичными.

Материал происходит из 62 местонахождений России, Украины, Казахстана, Узбекистана и Азербайджана.

Всего было изучено одно сеноманское местонахождение, одно туронское, два сантонских, 22 кампанских и 36 маастрихтских местонахождений.

Кроме материала из вышеупомянутых коллекций были изучены и использовались для сравнения коллекции из Йельского музея естественной истории Пибоди (YPM, Нью-Хейвен, Коннектикут, США), типовой коллекции геологической службы штата Алабама (GSATC, Таскалуса, США), Маастрихтского музея естественной истории (NHMM, Нидерланды), Бельгийского королевского музея естественных наук (IRScNB, Бельгия) и музея Голдфусса при Боннском институте Штэинмана (Германия).

**2.2. Методы исследования.** Материал частично отбирался из неразобранных сборов, при необходимости подвергался препаровке. Часть материала отмачивалась в растворе 5% уксусной кислоты с целью отделения костей от песчано-карбонатной породы. Мягкая вмещающая порода была удалена шилом и иглами. Более плотная порода была удалена при помощи ротационной бормашины и пневматической препарировальной иглы.

В работе использовалась номенклатура костей по А. Ромеру и Т. Парсонсу (1992).

В главе «Филогенетический анализ мозазаврид» при проведении филогенетического анализа для составления таксон-признаковой матрицы использовались данные из публикации А. Лебланка и др. (Leblanc et al., 2012) и Бэлла (Bell, 1997). Эта матрица включает 135 остеологических признаков для 36 таксонов. Признаки приведены в Приложении 3, все поясняющие иллюстрации добавлены автором.

Таксон-признаковая матрица составлялась в программе NDE 0.5.0 (Page, 2001) и анализировалась программой NONA version 2.0 (Goloboff, 1999), работающей с интерфейсом Winclada 1.00.08 (Nixon, 1999).



## ГЛАВА 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МОЗАЗАВРИД

**3.1. Общая характеристика группы.** Мозазавриды относятся к группе вторично-водных морских варанообразных (инфраотряд *Varanoidea* Münster, 1834) рептилий, обитавших в эпиконтинентальных морях и шельфах, прилегающих к глубоководным впадинам (Polcun et al., 2014), на всех континентах от Арктики (Lindgren, Siverson, 2002) до Антарктики (Fernández, Gasparini, 2012). Мозазавриды появились в сеномане и вымерли на границе мела и палеогена, за 25 миллионов лет став одной из наиболее успешно и быстро эволюционировавших групп морских рептилий. Успешность мозазаврид можно связать с тем, что они заняли экологические ниши вымерших к началу позднего мела ихтиозавров, морских крокодилиформ и отчасти плезиозавров (Everhart, 2004). Подавляющее большинство мозазаврид было активными хищниками, узко адаптированными к жизни в морской среде, однако известна единичная спорная находка пресноводного мозазаврида *Pannoniasaurus inexpectatus* Makádi et al., 2012 из сантонских отложений Венгрии (Makádi et al., 2012).

Мозазавриды обладали ластовидными конечностями с умеренно выраженной гиперфалангией. Продвинутые формы мозазаврид приобрели гипоцеркальные (обратно-гетероцеркальные) хвостовые плавники, что позволило им перейти от угревидного или суб-скумброидного типа локомоции к более активному скумброидному. Тазовый пояс мозазаврид утратил связь с позвоночником. Обызвествление барабанной перепонки, характерное для мозазаврид, по-видимому, связано с глубоководным нырянием (Dollo, 1904; Vaugh, Dawson, 1956). Стрептостилия, а также наличие хорошо развитого сустава в нижней челюсти между угловой и пластинчатой костями, позволяло мозазавридам более эффективно заглатывать добычу (Callison, 1967).

Позвоночный столб мозазаврид подразделяется на туловищный и хвостовой отделы. К туловищному отделу относят шейный и спинной, а последний, в свою очередь, подразделяется на грудной и поясничный отделы. В хвостовом отделе выделяют пигальный, постпигальный и терминальный отделы.

Современные исследования показали, что мозазавриды с большой вероятностью были живородящими животными (Bell et al., 1996; Bell, Sheldon, 2004).

По всей видимости, мозазавриды, так же как ихтиозавры и плезиозавры, были способны поддерживать постоянную температуру своего тела (Bernard et al., 2010).

### 3.2. Общие представления о систематике группы.

Филогенетическое положение клады мозазаврид и их ближайших родственников (айгиалозавриды и долихозавриды) внутри отряда чешуйчатых в настоящее время дискутируется. Одни исследователи по результатам филогенетических исследований сближают их со змеями (Lee, 1997; Lee, 2005), опираясь на морфологические особенности черепа. Кладистический анализ, проведенный Д. Конрадом (Conrad, 2008), сближает мозазаврид и их ближайших родственников с вараноидными ящерицами, однако в последующем анализе (Conrad, 2011) эта группа была исключена из Varanoidea. Некоторыми исследователями (Gauthier et al., 2012) клада Mosasauria (Mosasauridae+ Aigialosauridae+ Dolichosauridae Gervais, 1852) выделяется в базальную группу клады Scleroglossa Estes et al., 1988. В.Р. Алифанов (2012) рассматривает Mosasauroidae вместе с Bavarisauroidae Kuhn, 1961 в рамках микроотряда Mosasauria, являющегося сестринским по отношению к Iguanomorpha Sukhanov, 1961.

Мозазавроидные ящерицы появляются в геологической летописи в сеномане Европы и Северной Америки. Мозазавриды представлены четырьмя подсемействами: Halisaurinae, Mosasaurinae, Plioplatecarpinae Dollo, 1884 и Tylosaurinae Williston, 1897.

## ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Класс Reptilia Linnaeus, 1758

Отряд Squamata Oppel, 1811

Инфраотряд Varanoidea Münster, 1834

Надсемейство Mosasauroidae Gervais, 1853

Семейство Mosasauridae Gervais, 1853

Подсемейство Mosasaurinae Gervais, 1853

Род *Clidastes* Cope, 1868

*Clidastes propython* Cope, 1869

*Clidastes* sp. 1–3

Триба Mosasaurini Gervais, 1853

Род *Mosasaurus* Conybeare, 1822

*Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829

*Mosasaurus* sp. 1–5

Триба Globidensini Dollo, 1924

Род *Carinodens* Thurmond, 1969

*Carinodens belgicus* (Woodward, 1891)

- Род *Prognathodon* Dollo, 1889  
*Prognathodon lutugini* (Yakovlev, 1901)  
*Prognathodon* sp. 1–4  
Mosasaurinae indet. 1–11  
Подсемейство Halisaurinae Bardet, Pereda Suberbiola, 2005  
Род *Halisaurus* Marsh, 1869  
*Halisaurus* sp.  
Клада Russellosaurina Polcyn, Bell, 2005  
Подсемейство Tylosaurinae Williston, 1897  
Tylosaurinae indet. 1–8  
Подсемейство Plioplatecarpinae Dollo, 1884  
Род *Plioplatecarpus* Dollo, 1882  
*Plioplatecarpus* sp. 1–4  
Plioplatecarpinae indet. 1–4  
Russellosaurina indet. 1–3  
Mosasauridae indet. 1–17

## ГЛАВА 5. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

В этой главе приводятся шесть филогенетических анализов, проведенных автором. За основу были выбраны две матрицы, представленные Г. Бэллом (1997) (включающая 142 признака и 36 североамериканских таксонов; анализы 1–3) и А. Лебланком (2012), основанная на матрице Г. Бэлла (включающая 135 признаков, а также, помимо североамериканских таксонов, африканские и европейские; анализы 4–6). Автором был закодирован наиболее полный материал, представленный двумя таксонами: пензенским *Mosasaurus hoffmanni* и украинским *Prognathodon lutugini*.

В матрицу были внесены изменения: деактивированы два неинформативных признака, а также к признаку 74 добавлено то, что бороздки на медиальной стороне зубной коронки расположены именно у основания.

Ввиду того, что материал в обоих экземплярах неполный (у *M. hoffmanni* из Пензы представлен только череп), при одновременном включении этих таксонов в анализы (для обоих матриц) приводило к заметному снижению разрешения консенсусного дерева, в результате чего, например, в кладе Mosasaurinae невозможно выделить трибы Mosasaurini или Globidensini. Однако этот анализ, тем не менее, подтверждает, что *Prognathodon lutugini* сестринский по отношению к *P. solvayi*.

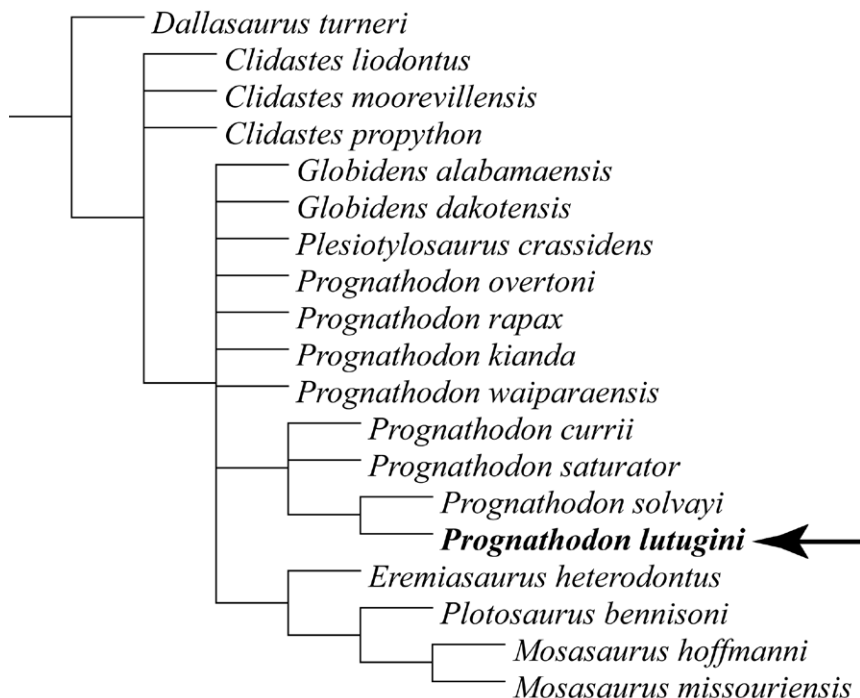


Рис. 1. Анализ 2. Консенсусное дерево с включением *P. lutugini* (82 дерева, длина=424 шага, CI=0,38, RI=0,66). Показаны только Mosasaurinae.

Для увеличения разрешения дерева были проведены отдельные анализы с включением только *P. lutugini* (Анализ 2 и 5) и *M. hoffmanni* (пензенский экземпляр) (Анализ 3 и 6).

Результаты филогенетического анализа подтверждают, что род *Dollosaurus* является младшим субъективным синонимом *Prognathodon*, потому что он попадает в одну кладу с родом *Prognathodon* (рис. 1). Наиболее близким видовым таксоном к *Prognathodon lutugini* является *P. solvayi*.

*P. lutugini* отличается от *P. solvayi* двумя ребровидными гребнями на сочленовной поверхности пластинчатой кости и соответствующими им впадинами на угловой кости, отсутствием бороздок на медиальной стороне зубов, большим дорсовентральным сжатием спинных позвонков и большей относительной длиной шейных позвонков.

## ГЛАВА 6. ОБСУЖДЕНИЕ

**6.1. Стратиграфическое распространение мозазаврид России и сопредельных территорий.** В результате проведенной работы с описываемой территории были определены следующие таксоны: виды *Mosasaurus hoffmanni*, *Prognathodon lutugini*, *Clidastes propython*, *Carinodens belgicus*; роды *Prognathodon*, *Mosasaurus*, *Clidastes*, *Plioplatecarpus*, *Halisaurus*; подсемейства *Mosasaurinae*, *Tylosaurinae*, *Plioplatecarpinae*, клада *Russellosaurina* и семейство *Mosasauridae*. Многочисленные находки *Tylosaurinae* indet. не противоречат тому, что представители этого подсемейства исчезают к началу маастрихта.

Наибольшие концентрации костных остатков мозазаврид на территории России и сопредельных стран чаще всего приурочены к фосфоритовым горизонтам кампанского или маастрихтского возраста.

Костные остатки мозазаврид кампанского возраста были найдены преимущественно в отложениях рыбушкинской и пудовкинской свит.

Отложения рыбушкинской свиты распространены на территории Воронежской и Волго-Уральской антеклиз и представлены разнозернистыми биотурбированными песками и песчаниками желтовато- и зеленовато-серого цвета с размывом залегающими на сантонской соколовской свите (Олферьев и др., 2008; Сельцер, Иванов, 2010).

Костные остатки мозазаврид маастрихтского возраста были найдены в отложениях сердобской, лохской и береславской свит. Эти отложения характеризуются чередованием зеленовато-серых кварц-глауконитовых песков и песчаников, глинистых алевролитов, мергелей и опок.

Л.А. Несовым (1997) было выдвинуто предположение, что высокая биопродуктивность морских бассейнов в Саратовской области, выраженная в фосфатонакоплении и, в частности, частой встречаемости эласмобранхий и других морских животных, связана с низкоширотными мелководными апвеллингами. Стоит отметить, что существуют и иные точки зрения, в частности В.Н. Холодов (2006) связывает происхождение сеноманских фосфоритов Днепровско-Донецкой впадины с выветриванием участков близлежащей суши (юрско-меловой коры выветривания, Украинского кристаллического щита).

**О перспективе поиска нового материала.** Скелеты и костные остатки в сочленении наиболее информативны и ценны для изучения. К таким находкам относится череп *Mosasaurus hoffmanni* из пензенского местонахождения Овраг Пролом, не доступного для изучения, так как застроено жилыми кварталами г. Пенза. В расположенном неподалеку местонахождении Ахуны был извлечен фрагмент позвоночника

Mososauridae indet. Неподалеку от с. Крымское (Украина, Луганская обл.) – неполный скелет *Prognathodon lutugini*. На Чукотке – фрагмент позвоночного столба Tylosaurinae indet. Кроме того, фрагменты позвоночника были найдены в казахском местонахождении Кушмурун и в Украинском Зимогорье. Имеется информация о местонахождениях, костный материал из которых по той или иной причине к настоящему моменту не сохранился: неполный скелет из Нежежино (Саратовская обл.), достаточно полный скелет из Георгиевки (Украина), передняя часть скелета близ д. Сергиевка и скелет из хут. Расстригин.

Вышеперечисленные местонахождения наиболее перспективны для поиска скелетов в сочленении. Большинство из них происходит из маастрихтских отложений. Помимо этого необходимо упомянуть местонахождения хут. Расстригин и Белое Озеро как одни из наиболее продуктивных по костным остаткам с очень хорошей сохранностью.

**О роли мозазаврид для стратиграфии.** Несмотря на то, что морские рептилии крайне редко используются для целей стратиграфии, мозазаврид можно считать парастратиграфической группой. Мозазавриды существовали исключительно в позднем мелу. Самый точный и достоверный интервал способен дать материал, определяемый до вида. Однако такие находки исключительно редкие. Наиболее часто встречаемые остатки мозазаврид – зубные коронки и позвонки. Зубные коронки имеют достаточное количество характерных признаков для родового определения с большой степенью достоверности. Многие роды мозазаврид имеют ограниченное стратиграфическое распространение. Например, роды *Phosphorosaurus*, *Plesiotylosaurus* и *Plotosaurus* характерны лишь для маастрихта, *Hainosaurus* – для кампана, а *Clidastes* известен из отложений не моложе кампана (Polcyn et al., 2014). В отличие от зубных коронок, позвонки наименее пригодны для определения родов. Чаще всего для достоверного определения требуется значительная часть позвоночного столба, при этом отдельные позвонки из хвостового отдела наименее информативны. Роды, которые были определены по позвонкам в этой работе – *Mosasaurus*, *Clidastes*, *Halisaurus*, *Plioplatecarpus*. Позвонки, позволяющие определить таксон до рода, встречаются сравнительно редко. Большой частью позвонки позволяют дать определение лишь до подсемейств, имеющих обширное стратиграфическое распространение.

## **6.2. Палеогеографическое распространение мозазаврид.**

**Общие палеогеографические замечания.** Мозазавриды России и сопредельных территорий из кампанских и маастрихтских отложений имеют сходство с северо-атлантической фауной, описанной из США, Бельгии, Нидерландов, Франции, Англии, Польши и Швеции. Большая

часть находок мозазаврид относится к палеобассейну Мезотетиса, при этом все местонахождения располагались недалеко от берега. Местонахождения Кушмурун и Аят-1 находились по разные стороны Тургайского пролива, а севернее, на западном берегу Западно-Сибирского моря, располагались Колчеданка, Богдановичское месторождение, Рудничный и Лемва. К акватории Тихого океана относятся местонахождения Котиково и Золотая 2-я (рис. 2).

#### **О самых высокоширотных находках мозазаврид.**

Местонахождения Лемва и Золотая 2-я находятся на границе с современным заполярным кругом (66° и 64° северной широты соответственно). Эти местонахождения уникальны, так как находки мозазаврид на высоких широтах крайне редки.

Материал из уральского местонахождения сантонского возраста Лемва позволяет говорить лишь о присутствии представителей семейства Mosasauridae, тогда как позвоночный столб из Чукотского местонахождения туронского возраста Золотая 2-я относится к подсемейству Tylosaurinae.

Туронские и сантонские Tylosaurinae обитали в Северном полушарии (за исключением приэкваториального *T. iembeensis* из Анголы), тогда как в кампане они появляются у Южного полюса. Такое распространение можно связать с тем, что в конце раннего турона – среднем туроне в Северном полушарии было теплее, чем в Южном.

В свою очередь, в позднем кампане – раннем маастрихте наблюдается низкий палеотемпературный градиент между поверхностными водами из разных широт, теплые субтропические поверхностные воды проникали в высокие широты. Вероятно, это было связано с одним или несколькими эпизодами потепления (Кузнецова, Корчагин, 2004). В целом можно говорить о приверженности тилозаврин к высоким широтам. В конце позднего мела их находки из субтропиков и экваториальных широт (30-0°) не известны (Bardet et al., 2006).

Материал из Чукотки (Tylosaurinae indet.), а также *Tylosaurus* sp. из Мексики и *Tylosaurus iembeensis* из Анголы являются древнейшими находками подсемейства Tylosaurinae (и одними из древнейших мозазаврид). Эти таксоны обитали на значительном расстоянии друг от друга в разных температурных режимах. *T. iembeensis* обитал в тетическом (терминология по: Podobina, 1993), а экземпляр из Чукотки в арктическом климатическом поясе, где температура была значительно ниже. Так, для 20° южной широты тетического пояса температура поверхности воды соответствовала примерно 27°, а для 64° арктического пояса она равнялась примерно 16° (Zakharov et al., 1999; Pucéat et al., 2003; Scotese, Moore, 2014).

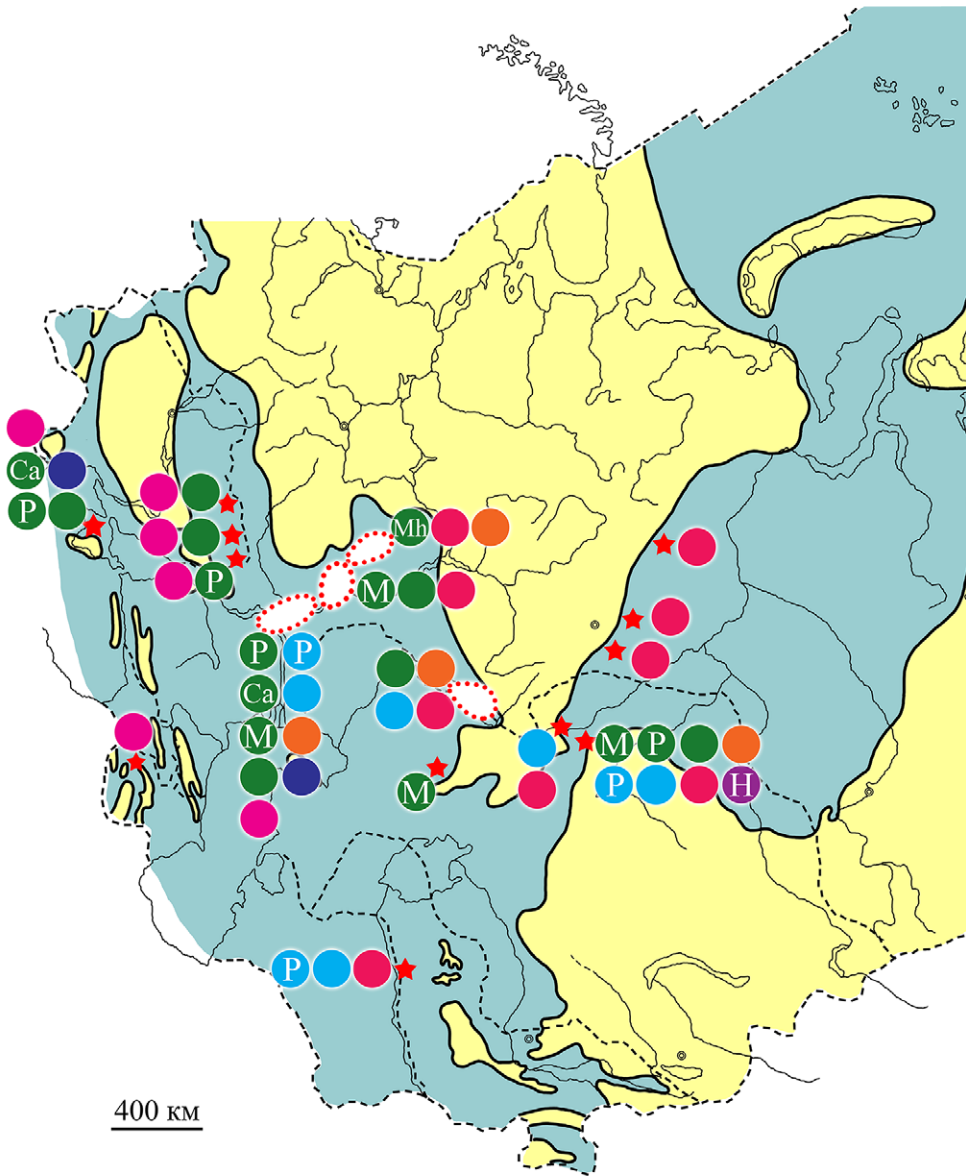
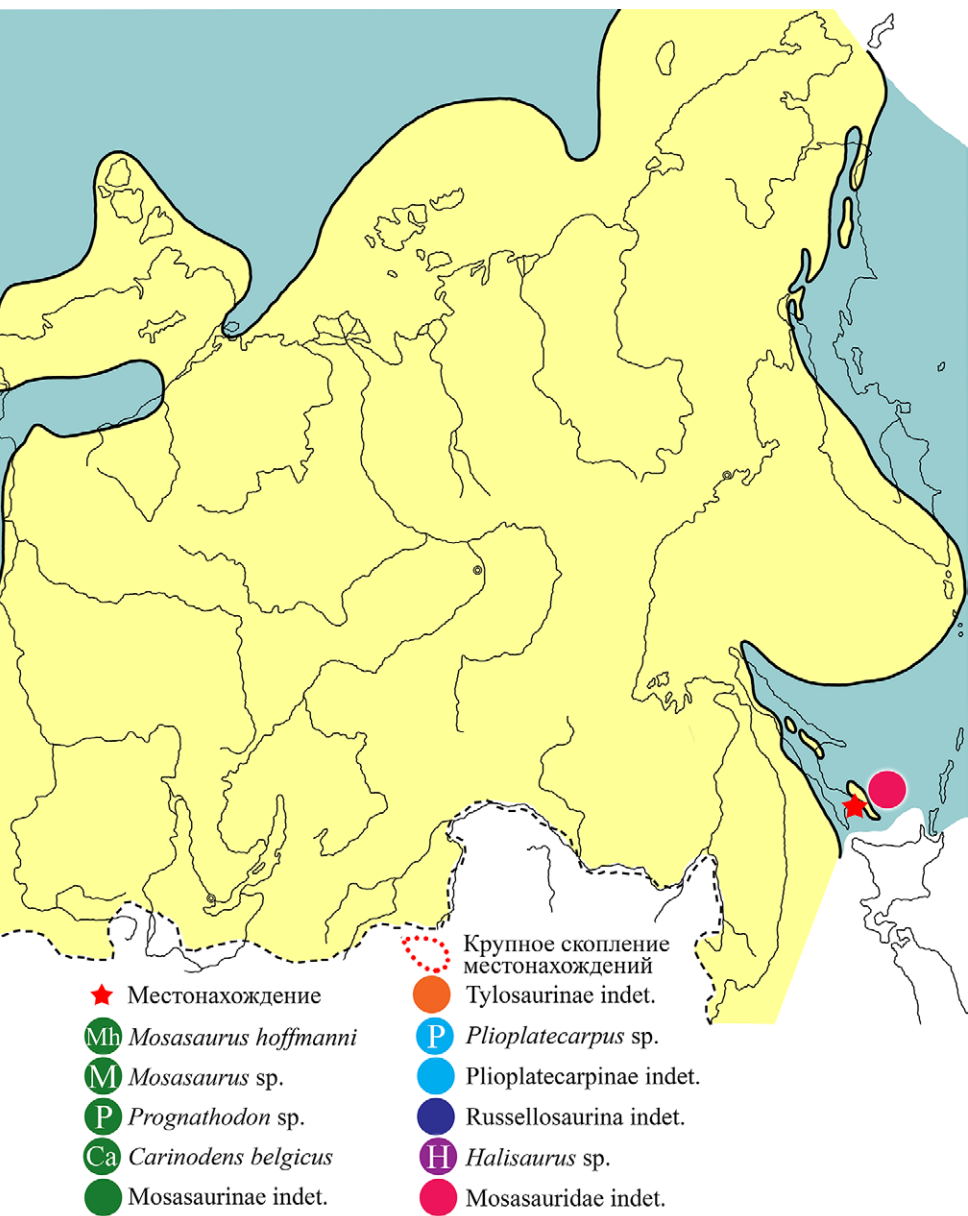


Рис. 2. Палеогеографическая карта для маастрихтского времени (по: Виноградов, 1968).





**О древнейшем мозазавриде.** До этого момента самыми древними находками мозазаврид считались *Russellosaurus coheni*, *Dallasaurus turneri* из среднего турона США (Bell, Polcyn, 2005; Polcyn, Bell, 2005), *Yaguarasaurus columbianus* из турона Колумбии (Paramo, 2000), *Tethysaurus popcsai* из нижнего турона Марокко (Bardet et al., 2003) и *Platecarpus bocagei* из верхнего турона Анголы – (Lingham-Soliar, 1994a).

Найденная предчелюстная кость (ЗИН РН № 84/90), отнесенная к Mosasauridae indet., по-видимому, принадлежала одному из древнейших мозазаврид. Это было не крупное животное, вероятно, близкое к подсемейству Halisaurinae.

Вымирание долихозаврид, вероятно, связанное с конкуренцией со стороны мозазаврид, приурочено к туронскому времени. Мозазавриды в то же время занимают их экологическую нишу, становясь главными морскими хищниками позднего мела (Jacobs et al., 2005b). К концу позднего мела мозазавриды уже распространяются по всему миру, появляется узкая специализация, связанная со способами питания (Schulp, 2006). Произошло увеличение размеров тела: так, если в сеномане – туроне они не превышали 3-4 метров, то к маастрихту отдельные виды достигали 15-17 метров (*Mosasaurus hoffmanni*, *Tylosaurus bernardi*).

**Географическое распространение *Mosasaurus hoffmanni*.** *M. hoffmanni* обитал в Северной Европе, Восточной Европе, на Ближнем Востоке, а также, если принять синонимию этого вида с *M. maximus* (Mulder, 1999), на территории Северной Америки, между 30° и 40° северной широты (за исключением экземпляра из Южной Дакоты). Время существования этого таксона – с позднего кампана по поздний маастрихт (Harrell, Martin, 2015). Пензенский экземпляр (ЦНИГР музей 10/2469) подтверждает сложившиеся представления о широтной привязанности *M. hoffmanni* к Бореальному климатическому поясу и расширяет ареал этого таксона до бассейна Русского моря.

**Географическое распространение *Clidastes propython*.** Достоверные находки представителей рода *Clidastes* за пределами Северной Америки, где этот род обычен (Russell, 1967), не были известны до недавнего времени. За последние 15 лет остатки *Clidastes* были описаны из турон?-кампанских отложений бассейна Северного моря Южной Великобритании (Milner, 2002), нижнекампанских отложений бассейна Кристианстад Южной Швеции (Lindgren, 1998; Lindgren, Siverson, 2004) и верхнекампанских отложений бассейна Мюнстер Северо-Западной Германии (Diedrich, Mulder, 2004; Caldwell, Diedrich, 2005). Находки *Clidastes* на территории Африки и Южной Америки не известны (Polcyn et al., 2008).

Исследования, публикуемые в этой работе, поддерживают гипотезу, высказанную Й. Линдгреном и М. Сиверсоном (Lindgren, Siverson, 2004), а также М. Колдуэллом и С. Дидрихом (Caldwell, Diedrich, 2005), опровергающую эндемизм североамериканских *Clidastes* (побережье Мексиканского залива и Западный внутренний морской пролив) и расширяющую его ареал до Европы.

Предполагается, что раскрывшаяся Северная Атлантика стала естественным барьером, препятствовавшим миграции через океан некрупных форм мозазаврид, таких как *Clidastes* или *Dallasaurus*, приспособленных к субтропическим теплым морям (Russell, 1967; Nicholls, Russell, 1990; Polcyn et al., 2008). Температурный режим океанических вод, по всей видимости, исключал возможность арктического миграционного маршрута через территорию современной центральной Канады. Более вероятным представляется путь в Северо-Западную Европу вдоль восточного побережья Северной Америки и Южной Гренландии (Lindgren, Siverson, 2004). Эта миграция совпадает с понижением уровня моря и температуры океана, начавшегося в позднем коньяке и продолжавшегося вплоть до маастрихта (Polcyn et al., 2014).

Новая находка из местонахождения Белое озеро расширяет ареал вида *C. propython* и рода *Clidastes* больше чем на 2000 км на восток, до бассейна Русского моря.

## ВЫВОДЫ

1. В ходе изучения ископаемых остатков мозазаврид с территории России, Украины, Казахстана, Узбекистана и Азербайджана установлено присутствие следующих таксонов: *Mosasaurus hoffmanni*, *Prognathodon lutugini*, *Clidastes propython*, *Carinodens belgicus*, *Prognathodon*, *Mosasaurus*, *Clidastes*, *Plioplatecarpus*, *Halisaurus*, *Mosasaurinae*, *Tylosaurinae*, *Plioplatecarpinae*, *Russellosaurina* и *Mosasauridae*. Представители родов *Clidastes*, *Halisaurus* и виды *Mosasaurus hoffmanni*, *Clidastes propython* на рассматриваемой территории были описаны впервые. Впервые установлено присутствие мозазаврид на о. Сахалин и п-ове Чукотка. Также впервые были описаны остатки мозазаврид из местонахождений Ижбердинский карьер (Оренбургская обл.), Ахуны (Пензенская обл.), Георгиевка и Краснореченское (Украина) и Кублей (Казахстан).

2. Расширены представления об ареале *Mosasaurus hoffmanni*, *Clidastes propython*. Предложена гипотеза миграции рода *Clidastes* из Северной Америки в Восточное полушарие через приполярную область в кампане. Описаны одни из самых высокоширотных находок мозазаврид

из Приполярного Урала (*Mosasauridae* indet.) и Чукотки (*Tylosaurinae* indet.).

3. Описана предчелюстная кость из отложений сеноманского возраста, принадлежавшая древнейшему представителю семейства *Mosasauridae*. Это был достаточно примитивный таксон, по всей видимости относящийся к подсемейству *Halisaurinae*. Из туронских отложений Чукотки был определен фрагмент хвоста представителя *Tylosaurinae*. Эти находки расширяют наши представления о раннем этапе эволюции мозазаврид.

4. Филогенетический анализ показал, что род *Dollosaurus* является младшим субъективным синонимом рода *Prognathodon*. Наиболее близкий к *Prognathodon lutugini* таксон – *Prognathodon solvayi*. Филогенетический анализ подтверждает результаты таксономической ревизии, в ходе которой пензенский мозазавр был отнесен к виду *Mosasaurus hoffmanni*. Данный экземпляр принадлежал одному из крупнейших мозазаврид, длина которого, по всей видимости, достигала 17 м.

5. Выявлено десять наиболее перспективных местонахождений для поиска целых скелетов мозазаврид и костных остатков в сочленении. В подавляющем большинстве разрозненные костные остатки приурочены к фосфоритовым горизонтам кампанского и маастрихтского возраста.

6. Костные остатки, принадлежащие мозазавридам, можно использовать для целей стратиграфии при отсутствии ортостратиграфических групп животных. Самую точную информацию предоставляют кости в сочленении, зубные коронки и кости черепа, определенные до вида. С помощью такого материала можно определить возраст отложений до яруса. Наиболее часто встречаемые позвонки непригодны для видового, и, чаще всего, родового определения. Тем не менее, материал, определенный даже до подсемейства, способен значительно ограничить стратиграфический интервал, вплоть до нескольких ярусов. Таким образом, мозазавриды являются парастратиграфической группой.

## ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи:

1. Григорьев Д.В., Аверьянов А.О., Архангельский М.С., Первушов Е.М., Зозырев Н.Ю. О находке мозазавра в сеномане России // Палеонтологический журнал. 2009. Вып. 3. С. 76–82.
2. Grigoriev D.V. Redescription of *Prognathodon lutugini* (Squamata, Mosasauridae) // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2013. V. 317, №3. P. 246 – 261.
3. Grigoriev D.V. *Mosasaurus hoffmanni* (Squamata, Mosasauridae) from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Penza, Russia // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2014. V. 318, №2. P. 148–167.
4. Григорьев Д.В., Архангельский М.С., Меркулов С.М. О находке *Clidastes propython* Cope (Squamata, Mosasauridae) в верхнем мелу Саратовской области // Палеонтологический журнал. 2015. Вып. 5. С. 60–68.

### Тезисы конференций:

1. Григорьев Д.В. Мозазавры России. Геология – наше будущее. Материалы молодежной научной конференции. СПбГУ. 2008. С. 23–24.
2. Григорьев Д.В. Мозазавры России и Узбекистана. V всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Москва. 2008. С. 21.
3. Григорьев Д.В. О филогенетическом положении мозазавра “*Dollosaurus*” *lutugini*. Современная палеонтология: классические и новейшие методы. VIII всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Москва. 2011. С. 18.
4. Grigoriev D.V. Gigantic *Mosasaurus hoffmanni* (Squamata, Mosasauridae) from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Penza, Russia. The 74<sup>th</sup> meeting of the Society of Vertebrate Paleontology. Berlin. 2014. P. 141.
5. Григорьев Д.В. Новые находки мозазавров (Squamata: Mosasauridae) в Крыму. Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XIII всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Москва. 2016. С. 11.
6. Grigoriev D.V. Mosasaurs of Russia and adjacent territories. 5<sup>th</sup> Triennial Mosasaur Meeting – A global perspective on Mesozoic marine amniotes. Uppsala. 2016. P. 10–12.
7. Grigoriev D.V. Reconstruction of inner ear shape and size in *Mosasaurus*. 5<sup>th</sup> Triennial Mosasaur Meeting – A global perspective on Mesozoic marine amniotes. Uppsala. 2016. P. 12–14.

Подписано в печать 15 марта 2017 г. Формат 60x84/16  
Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Тираж 100 экз.

Типография «Копицентр»  
194100, Санкт-Петербург, ул. Кантемировская, д. 22.