

Биологический факультет Московского государственного  
университета имени М.В. Ломоносова  
Институт проблем экологии и эволюции  
имени А.Н. Северцова РАН  
Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН  
Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского  
биологического факультета МГУ

**Эволюционная и функциональная  
морфология позвоночных**  
**Evolutionary and Functional Morphology  
of Vertebrates**



Материалы II Всероссийской конференции и школы для  
молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского

Materials of the Second Conference and Workshop dedicated  
to Felix Yanovich Dzerzhinsky

Звенигородская биологическая станция МГУ,  
6 – 9 октября 2022 г.

**Товарищество научных изданий КМК**  
**Москва ❖ 2022**

УДК 597/599+567/569+59.002

ББК 28.66

Э15

**Эволюционная и функциональная морфология позвоночных.** Материалы II Всероссийской конференции и школы для молодых учёных памяти Феликса Яновича Дзержинского. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2022. 351 с., ил., портрет.

**Ответственный редактор** А.Б. Поповкина.

**Редакторы:** М.В. Калякин, Л.П. Корзун, Т.Б. Голубева, В.В. Шахпаронов.

Сборник материалов II Всероссийской конференции и школы «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных» посвящён памяти Феликса Яновича Дзержинского (1937–2015) — заслуженного профессора Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, выдающегося морфолога, эволюциониста и преподавателя. Сборник включает 51 статью, посвящённую актуальным проблемам современной морфологии позвоночных животных: морфологии, биомеханике и эволюции костно-мышечной системы; функциональной морфологии кожных покровов и их производных; сравнительной анатомии и эволюции внутренних органов; эволюционной морфологии нервной системы и органов чувств; эволюционной эмбриологии, эволюции онтогенезов и морфогенетических механизмов; эволюционной палеонтологии позвоночных. Сборник содержит как статьи, подготовленные по результатам оригинальных научных исследований, так и аннотации лекций по морфологии. Они будут интересны не только профессионалам, но и учащимся вузов.

**Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates.** Materials of the Second Conference and Workshop dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky. Moscow: KMK Scientific Press. 2022. 351 p., il., portrait.

**Editor-in-Chief** A.B. Popovkina.

**Editors:** M.V. Kalyakin, L.P. Korzun, T.B. Golubeva, V.V. Shakhparonov.

Transactions of the Second scientific conference “Evolutionary and Functional Morphology of Vertebrates” dedicated to Felix Yanovich Dzerzhinsky (1937–2015), honored Professor of Lomonosov Moscow State University, eminent morphologist, evolutionist, and teacher. Fifty-one research papers and abstracts of academic lectures are focused on current problems of modern morphology of vertebrates: morphology, biomechanics, and evolution of the muscle-bone system; functional morphology of the integument and its derivatives; comparative anatomy and evolution of the inner organs (viscera); evolutionary morphology of the nervous system and sensory organs; evolutionary embryology; evolution of ontogenetic and morphogenetic mechanisms; and evolutionary paleontology of vertebrates. The collection of papers is of interest for both professionals and students.

© Товарищество научных изданий  
КМК, издание, 2022

ISBN 978-5-907533-46-2

© Коллектив авторов, 2022

## СОДЕРЖАНИЕ

- Авилова К.В.* Некоторые особенности органов осязания позвоночных и беспозвоночных животных  
*Avilova K.V.* Some features of the tactile organs in vertebrate and invertebrate animals ..... 11
- Арасланов И.Ф., Гимранов Д.О., Косинцев П.А.*  
Абнормальное стачивание передних зубов пещерных медведей Урала  
*Araslanov I.F., Gimranov D.O., Kosintsev P.A.*  
Abnormal wear of front teeth of cave bears of the Urals..... 20
- Бапинаев Р.А., Кузьмин И.Т., Сичинава Е.А., Болотский Ю.Л., Болотский И.Ю., Побережский А.В., Скучас П.П.* Особенности нейроанатомии утконосных динозавров  
*Vapinaev R.A., Kuzmin I.T., Sichinava E.A., Bolotsky Y.L., Bolotsky I.Y., Poberezhskiy A.V., Skutschas P.P.*  
Features of neuroanatomy of duck-billed dinosaurs..... 26
- Бояринова Е.И., Колчанов В.В., Голубев В.К., Скучас П.П.*  
Морфология и микроанатомия посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы  
*Boyarinova E.I., Kolchanov V.V., Golubev V.K., Skutschas P.P.*  
Morphology and microanatomy of postcranial osteoderms of late permian pareiasaurs of Eastern Europe ..... 32
- Вершинин В.Л., Вершинина С.Д., Боркин Л.Я.* Отклонения в личиночных адаптациях амфибий и их возможное эволюционное и биоиндикационное значение  
*Vershinin V.L., Vershinina S.D., Borkin L.J.* Deviations in larval adaptations of amphibians and their possible evolutionary and bioindication significance ..... 39
- Витенко Д.Д., Кузьмин И.Т., Сенников А.Г., Гомболевский В.А., Скучас П.П.* Нейроанатомия неохористодер (Diapsida, Choristodera)  
*Vitenko D.D., Kuzmin I.T., Sennikov A.G., Gombolevskiy V.A., Skutschas P.P.* Neuroanatomy of neochoristoderes (Diapsida, Choristodera) ..... 41

- Войта Л.Л.* Компьютерная микротомография в систематике и филогении землероек (Mammalia, Soricidae)  
*Voita L.L.* Computed micro-tomography for systematics and phylogeny of shrews (Mammalia, Soricidae)..... 46
- Волкова Н.В.* Дифференциация крупных клад воробьиных птиц (Passeriformes) по посткраниальному скелету  
*Volkova N.V.* Differentiation of the postcranial skeleton in large clades of passerine birds (Passeriformes) ..... 54
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я.* Связь морфометрии и формулы крыла с используемыми местообитаниями у мелких воробьиных птиц Звенигородской биостанции  
*Gavrilov V.V., Goretskaia M.J.* Relationship of morphometry and wing formula with habitat preferences in small passerine birds of the Zvenigorod Biological Station..... 60
- Гаврилов В.М., Голубева Т.Б.* Эндотермия птиц и млекопитающих: морфофизиологические различия, повлиявшие на метаболический скейлинг классов  
*Gavrilov V.M., Golubeva T.B.* Endothermy in birds and mammals: morpho-physiological differences that affected metabolic scaling of classes ..... 66
- Голубева Т.Б.* Головной мозг млекопитающих и птиц: сходство и различия  
*Golubeva T.B.* The brain of mammals and birds: similarities and differences ..... 75
- Гордеев Д.А., Ананьева Н.Б.* Морфология скелета хвостового отдела в связи со способностью к автотомии и его преобразования в филогенетических линиях игуаноморфных ящериц (Reptilia, Squamata, Iguania)  
*Gordeev D.A., Ananjeva N.B.* Morphology of the tail region skeleton in connection with the ability of autotomy and its transformation in phylogenetic lines of iguanomorphous lizards (Reptilia, Squamata, Iguania) ..... 84
- Горин В.А., Поярко Н.А.* Экологические адаптации в строении скелета у лягушек подсемейства Microhylinae (Amphibia: Microhylidae)

<i>Gorin V.A., Poyarkov N.A.</i> Ecological adaptations in skeleton of frogs of the subfamily Microhylinae (Amphibia: Microhylidae) .....	91
<i>Гусовский В.В., Скучас П.П.</i> О находках двоякодышащих рыб из наровского горизонта Ленинградской области <i>Gusovsky V.V., Skutschas P.P.</i> On the finds of dipnoans from the Narova horizon of Leningrad oblast .....	98
<i>Девущина Г.В., Головкина Т.В.</i> Тактильные структуры в эпидермисе рыб — у слепой и зрячей форм астианакса ( <i>Astyanax fasciatus</i> ) <i>Devitsina G.V., Golovkina T.V.</i> Morphological modifications of epidermal cells in blind and sighted cavefish ( <i>Astyanax fasciatus</i> ) .....	102
<i>Зеленков Н.В.</i> Разнообразие и эволюция ископаемых гусеобразных (Aves: Anseriformes) Евразии <i>Zelenkov N.V.</i> The diversity and evolution of fossil Anseriformes (Aves) in Eurasia .....	106
<i>Золотарева Е.И., Рutowская М.В., Хляп Л.А., Лебедев В.С., Банникова А.А.</i> Влияние гибридизации на некоторые особенности строения черепа европейского ( <i>Erinaceus europaeus</i> ) и южного ( <i>E. roumanicus</i> ) ежей в Московской области <i>Zolotareva E.I., Rutovskaya M.V., Hlyap L.A., Lebedev V.S., Bannikova A.A.</i> Influence of hybridization on some features of the skull structure of European ( <i>Erinaceus europaeus</i> ) and southern ( <i>E. roumanicus</i> ) hedgehogs in the Moscow region .....	115
<i>Казимиров П.А., Белоконь Ю.С., Нечаева А.В., Политов Д.В.</i> Применение оптического 3d-сканирования при морфологических исследованиях черепа волка <i>Kazimirov P.A., Belokon Yu.S., Nechaeva A.V., Politov D.V.</i> The application of optical 3d scanning in morphological studies of wolf skull .....	119
<i>Калякин М.В., Корзун Л.П., Трунов В.Л.</i> О морфо-функциональных адаптациях ротового аппарата фруктоядных птиц	

<i>Kalyakin M.V., Korzun L.P., Trunov V.L.</i> Morpho-functional adaptations of the jaw apparatus of frugivorous birds .....	124
<i>Капитанова Д.В., Шкиль Ф.Н.</i> Разнообразие органов дыхания в онтогенезе панцирных сомов рода <i>Corydoras</i> (Teleostei, Siluriformes) <i>Kapitanova D.V., Shkil F.N.</i> Diversity of respiratory organs during the ontogeny of armored catfishes of the genus <i>Corydoras</i> (Teleostei, Siluriformes).....	135
<i>Киселёва А.А., Кравченко Л.Б.</i> Особенности морфологии эпифиза у трёх видов лесных полёвок ( <i>Clethrionomys</i> , Rodentia, Cricetidae) <i>Kiselyova A.A., Kravchenko L.B.</i> Features of morphology of the epiphysis in three species of forest voles ( <i>Clethrionomys</i> , Rodentia, Cricetidae) .....	144
<i>Кувшинский Б.Э.</i> Черепа крокодилов и крокодиломорф: функциональный аспект <i>Kuvshinskiy B.E.</i> The skulls of crocodiles and crocodilomorphs: the functional dimention .....	148
<i>Лукьянова В.А., Ефимова О.И., Абакумов М.А., Малыгин В.М., Плескачева М.Г.</i> Исследование размеров головного мозга и гиппокампа шести видов мышевидных грызунов <i>Lukyaynova V.A., Efimova O.I., Abakumov M.A., Malygin V.M., Pleskacheva M.G.</i> The size of the whole brain and hippocampus in six species of rodents.....	158
<i>Лучкина О.С., Назаров Р.А., Ивлев Ю.Ф.</i> Размеры адгезионной поверхности в постнатальном онтогенезе гекконов <i>Luchkina O.S., Nazarov R.A., Ivlev Yu.F.</i> Adhesive area dimensions in geckos' postnatal ontogeny .....	163
<i>Ляпков С.М.</i> Формирование направленной географической изменчивости длины тела в процессе постметаморфозного роста травяной и остромордой лягушек <i>Lyapkov S.M.</i> The formation of directional geographic variation of body length during postmetamorphic growth in common and moor frogs .....	173

- Мазур Е.В., Кузьмин И.Т., Пуэртолас-Паскуаль Э., Гомболевский В.А., Скучас П.П.* Эндокраниальная анатомия современных и ископаемых гавиалоидов  
*Mazur E.V., Kuzmin I.T., Puértolas-Pascual E., Gombolevskiy V.A., Skutschas P.P.* Endocranial anatomy of extant and fossil gavialoids ..... 184
- Медников Д.Н.* Двухблочное устройство черепа *Sarcopterygii* как возможная причина особого строения их плавников  
*Mednikov D.N.* The two-block structure of the skull of *Sarcopterygii* as a possible reason for the special structure of their fins ..... 189
- Мельников В.Н.* Опыт проведения лабораторных работ по зоологии позвоночных в дистанционном формате  
*Melnikov V.N.* Experience in carrying out laboratory training courses in vertebrate zoology in a remote format ..... 199
- Морковин Б.И., Подлеснов А.В., Исаходжаев Ф.Б.* Сохранение анцестрального состояния в топографии следов внутренних сонных артерий у раннетриасовой темноспондильной амфибии *Vladlenosaurus alexeyevi*  
*Morkovin B.I., Podlesnov A.V., Isakhodzhaev F.B.* Preservation of the ancestral state in the topography of traces of internal carotid arteries in the Early Triassic temnospondyl amphibian *Vladlenosaurus alexeyevi* ..... 203
- Нанова О.Г.* Изменчивость, эволюция и экоморфология песцов (*Vulpes lagopus*, Mammalia): обобщение результатов исследований краниума  
*Nanova O.G.* Variability, evolution, and ecomorphology of the arctic fox (*Vulpes lagopus*, Mammalia): a generalization of the results of studies of the cranium ..... 212
- Никольская П.П., Сотникова М.В.* Эволюция плио-плейстоценовых крокутоидных гиен Евразии на примере изучения представителей родов *Pliocrocota*, *Pachycrocota* и *Crocota* из России и близлежащих стран  
*Nikolskaia P.P., Sotnikova M.V.* The evolution of plio-pleistocene crocutoid hyaenids of Eurasia based

on the study of <i>Pliocrocota</i> , <i>Pachycrocota</i> and <i>Crocota</i> representatives from Russia and nearby countries .....	220
<i>Образцова Е.М.</i> Процесс морфологической эволюции как развёртывание «пространства признаков» во времени <i>Obraztsova E.M.</i> The process of morphological evolution as an expansion of the “space of features” in time .....	229
<i>Образцова Е.М.</i> Морфофункциональные особенности и эволюционные преобразования уха черепах <i>Obraztsova E.M.</i> Morphofunctional features and evolutionary transformations of the turtle ear .....	234
<i>Образцова Е.М.</i> Рисунок в морфологическом описании: теоретические принципы и методика создания, на примере подготовки остеологической иллюстрации <i>Obraztsova E.M.</i> Drawings in the morphological description: theoretical principles and methods, on the example of preparing an osteological illustration .....	237
<i>Парахин И.А., Скучас П.П.</i> Самые северные находки раннемеловых ящериц (Reptilia: Squamata) в Азии <i>Parakhin I.A., Skutschas P.P.</i> The northernmost record of early cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) in Asia .....	245
<i>Потапова Е.Г.</i> Морфофункциональный аспект межвидовой дифференциации черепа у сони-полчка ( <i>Glis</i> : Rodentia) <i>Potapova E.G.</i> Morphofunctional aspect of interspecific differentiation of the skull in the fat dormouse ( <i>Glis</i> : Rodentia) .....	248
<i>Ранджан П.Б., Титов В.В.</i> Характеристика эмали зубов слонов на юге Восточной Европы в раннем плейстоцене <i>Ranjan P.B., Titov V.V.</i> Enamel characteristics of elephant teeth in southeastern Europe in the early Pleistocene .....	257
<i>Романов А.В., Герасимов К.Б., Корзун Л.П., Шахпаронов В.В.</i> Функциональная морфология висцерального аппарата химеровых рыб (Chimaeriformes) <i>Romanov A.V., Gerasimov K.B., Korzun L.P., Shakhparonov V.V.</i> Functional morphology of visceral apparatus of chimaeroid fishes (Chimaeriformes).....	262



- Романов А.В., Герасимов К.Б., Корзун Л.П.* Механизм задирания головы у химеровых рыб (Chimaeriformes)  
*Romanov A.V., Gerasimov K.B., Korzun L.P.* The mechanism of cranium elevation in chimaeroid fishes (Chimaeriformes) .....269
- Сичинава Е.А., Кузьмин И.Т., Синица С.М., Юргенсон Г.А., Василенко Е.А., Решетова С.А., Аверьянов А.О., Болотский Ю.Л., Скучас П.П.* Череп и нейроанатомия *Kulindadromeus zabaikalicus*  
*Sichinava E.A., Kuzmin I.T., Sinitza S.M., Yurgenson G.A., Vasilenko E.A., Reshetova S.A., Averianov A.O., Bolotsky Y.L., Skutschas P.P.* The skull and neuroanatomy of *Kulindadromeus zabaikalicus* ..... 274
- Смирнов С.В., Васильева А.Б.* Гетерохронии и проблемы эволюции онтогенеза амфибий  
*Smirnov S.V., Vassilieva A.B.* Heterochronies and enigmas in the evolution of amphibian ontogeny ..... 278
- Снетков П.Б.* Строение скелета новой формы рода *Xenopeltis* Reinwardt, 1827 (Serpentes, Xenopeltidae)  
*Snetkov P.B.* Skeletal morphology of a new form of the genus *Xenopeltis* Reinwardt, 1827 (Serpentes, Xenopeltidae) ..... 288
- Суханова Н.С.* Строение нижней челюсти глухаря как ключ к определению его возраста  
*Sukhanova N.S.* The structure of the mandible of the capercaillie as a key to determining its age ..... 290
- Сыромятникова Е.В.* Эволюция комплексов мелких земноводных и пресмыкающихся в позднем кайнозое Причерноморья  
*Syromyatnikova E.V.* Evolution of the complexes of small amphibians and reptiles in the late Cenozoic of Black Sea region....298
- Тарасова М.С., Косинцев П.А., Гимранов Д.О.* Фауна земноводных из плейстоценовых отложений пещеры Махневская Ледяная (Средний Урал, Россия)  
*Tarasova M.S., Kosintsev P.A., Gimranov D.O.* Amphibian fauna from the Pleistocene deposits of the Makhnevskaya Ledyanaya cave (Middle Urals, Russia) ..... 305

<i>Трофимов А.Г.</i> Изменчивость автоподия <i>Rana arvalis</i> (Nilsson, 1842) <i>Trofimov A.G.</i> Autopodium variability of <i>Rana arvalis</i> (Nilsson, 1842) .....	310
<i>Фадеева Е.О.</i> Особенности микроструктуры маховых перьев ракообразных (Coraciiformes) <i>Fadeeva E.O.</i> Microstructure peculiarities of Coraciiformes primary remiges .....	318
<i>Черепанов Г.О.</i> Каузальный подход к изучению морфогенетических механизмов на примере развития рогового панциря черепах <i>Cherepanov G.O.</i> A causal approach to the study of morphogenetic mechanisms on the example of the development of the horny shell in turtles .....	326
<i>Черлин В.А.</i> Новый взгляд на механизмы, пути и формы эволюции у позвоночных животных <i>Cherlin V.A.</i> A new view on the mechanisms, ways and forms of evolution in vertebrates .....	334
<i>Юрцева А.О., Махров А.А., Артамонова В.С., Широков В.А., Щуров И.Л., Решетников С.И., Пашков А.Н., Лайтус Д.Л.</i> Остеологическое разнообразие у черноморской кумжи ( <i>Salmo trutta labrax</i> Pallas, 1814) и пресноводного и проходного атлантического лосося ( <i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758) <i>Yurtseva A.O., Makhrov A.A., Artamonova V.S., Shirokov V.A., Schurov I.L., Reshetnikov S.I., Pashkov A.N., Lajus D.L.</i> Osteological variability of black sea trout ( <i>Salmo trutta labrax</i> Pallas, 1814), landlocked and anadromous atlantic salmon ( <i>Salmo salar</i> Linnaeus, 1758) .....	343
<i>Якимова А.А., Тесаков А.С.</i> Микроструктура эмали коренных зубов полёвок (Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia): эволюция и экология <i>Yakimova A.A., Tesakov A.S.</i> The schmelzmuster of vole molars (Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia): evolution and ecology .....	345

## ОСОБЕННОСТИ НЕЙРОАНАТОМИИ УТКОНОСЫХ ДИНОЗАВРОВ

**Р.А. Бапинаев<sup>1,2</sup>, И.Т. Кузьмин<sup>1,2</sup>, Е.А. Сичинава<sup>1</sup>,  
Ю.Л. Болотский<sup>3</sup>, И.Ю. Болотский<sup>3</sup>, А.В. Побережский<sup>4</sup>,  
П.П. Скучас<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>2</sup> *Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>3</sup> *Институт геологии и природопользования Дальневосточного отделения Российской академии наук, Благовещенск, Россия*

<sup>4</sup> *Государственное автономное учреждение здравоохранения Амурской области «Амурский областной онкологический диспансер», Благовещенск, Россия*

## FEATURES OF NEUROANATOMY OF DUCK-BILLED DINOSAURS

**R.A. Bapinaev<sup>1,2</sup>, I.T. Kuzmin<sup>1,2</sup>, E.A. Sichinava<sup>1</sup>,  
Y.L. Bolotsky<sup>3</sup>, I.Y. Bolotsky<sup>3</sup>, A.V. Poberezhskiy<sup>4</sup>,  
P.P. Skutschas<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia*

<sup>2</sup> *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

<sup>3</sup> *Institute of Geology and Nature Management, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, Russia*

<sup>4</sup> *State Autonomous Health Institution of the Amur Region “Amur Regional Oncological Dispensary”, Blagoveshchensk, Russia  
e-mail: romanbapinaev@gmail.com*

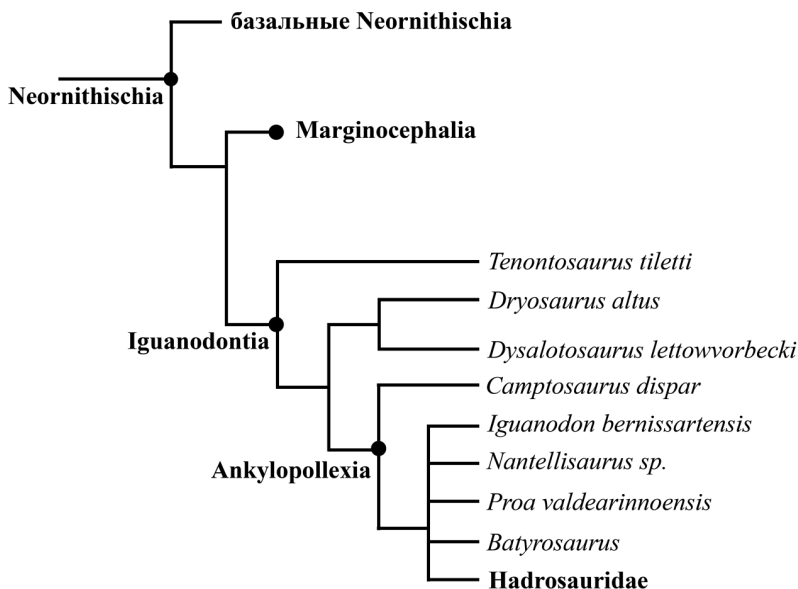
Гадрозавриды (Hadrosauridae), или утконосые динозавры — одна из самых таксономически разнообразных и географически широко распространённых групп растительноядных птицетазовых динозавров, живших в течение второй половины мелового периода (Horner et al., 2004; Godefroit et al., 2008; Longrich et al., 2021). В позднем мелу в эволюции гадрозаврид выделились две ветви: ламбеозаврины (Lambeosaurinae) и зауролофины (Saurolophinae) (Prieto-Márquez, Wagner, 2013). Одним из факто-

ров, способствовавших процветанию гадрозаврид, может быть тренд на увеличение размеров головного мозга относительно массы тела (коэффициент энцефализации) и повышение когнитивных способностей в этой группе (Hopson, 1979; Knoll et al., 2021). Таким образом, для понимания причин эволюционной успешности этой группы, а также родственных связей внутри неё необходимо изучение мозговых коробок и эндокастов (слепков) эндокраниальных полостей утконосых динозавров.

Несмотря на многочисленные работы по этой теме, остаётся нерешённым ряд вопросов, связанных со строением и эволюционными преобразованиями эндокраниальных структур гадрозаврид. В первую очередь это связано с тем, что ранние исследования проводили путём разрушения мозговых коробок или с помощью слепков из силикона или других материалов, которые не могли проникнуть во все полости мозговой коробки (например, в полость внутреннего уха). Развитие современных неинвазивных методов, таких как компьютерная томография и трёхмерное моделирование, позволяет изучать эти структуры. Также стоит отметить, что, несмотря на подробные описания эндокастов, принадлежавших как базальным представителям клады анкилополллексия (*Ankylopollexia*) (рис. 1), так и более продвинутым гадрозавридам, эволюционные тренды в строении эндокраниальных структур были практически не выявлены.

В данной работе были исследованы мозговые коробки *Amurosaurus riabinini* — гадрозаврида из группы ламбеозаврин и *Kundurosaurus nagorny* — гадрозаврида из группы зауролофин, остатки которых были найдены в верхнемеловых (маастрихт, ~68–66 млн. л.н.) местонахождениях Амурской области в г. Благовещенске и у села Кундур, соответственно. Материал представлен шестью мозговыми коробками *A. riabinini* и двумя *K. nagorny* различной степени сохранности.

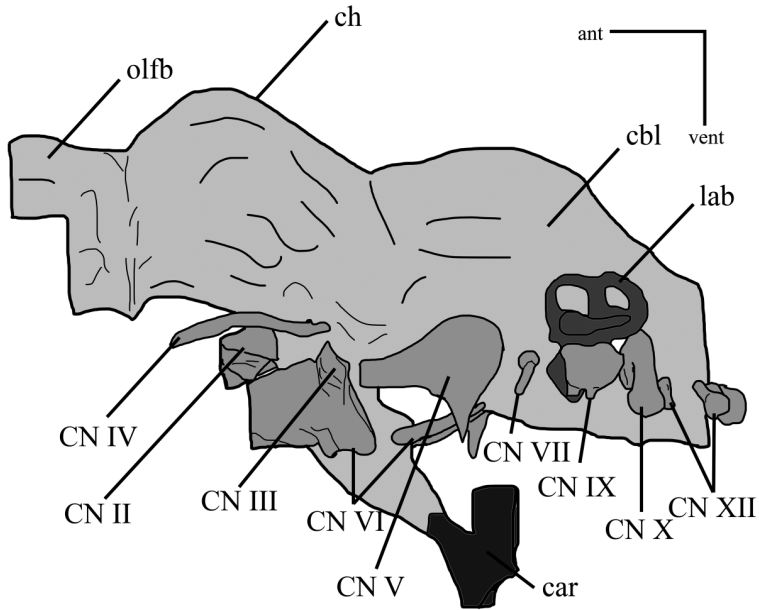
Ранее эндокраниальная анатомия *A. riabinini* была изучена с помощью силиконовых слепков эндокраниальной полости (Saveliev et al., 2012; Lauters et al., 2013). Этот метод, однако, не позволяет визуализировать строение внутреннего уха. Эндокраниальная анатомия *K. nagorny* была изучена с помощью компьютерной томографии, однако визуализация черепных нервов и внутреннего уха в ней также не была сделана (Godefroit et al., 2012). В данном исследовании мозговые коробки были изучены методом компьютерной томографии с высоким разрешением. Образцы были отсканированы на томографе SIEMENS SOMATOM Perspective (толщина среза 0,8 мм, сила тока 283 mA, мощность



**Рис. 1.** Положение клад Iguanodontia и Ankylopollexia на филогенетическом дереве неорнитисхий (Neornithischia). На основе исследований Батлера с коллегами (Butler et al., 2008), Бойда (Boyd, 2015) и Мадзия с коллегами (Madzia et al., 2021).

120 kV). Результаты томографии были обработаны в специализированной программе для 3D моделирования — Amira 6.3.0.

Исследованные эндокасты имеют вытянутую форму. Обязательные луковицы у *A. riabinini* относительно крупные, примерно в 2 раза меньше больших полушарий; для *K. nagorny* их полости не сохранились. Обязательные тракты *A. riabinini* короткие и широкие. Большие полушария крупные и отделены от заднего мозга выраженной вогнутостью на дорсальной стороне эндокаста. Угол между полушариями и мозжечком большой (160–165°). Ключок мозжечка (флоккулюс) не выражен. Задний мозг по высоте превосходит полушария, но сильно уже и меньше в объёме. Впервые для обоих видов была сделана реконструкция эндокаста внутреннего уха. Передний полукружный канал имеет округлую форму, задний более овальную. Коэффициент соотношения высоты переднего канала к заднему равен 1,1–1,2 (рис. 2).



**Рис. 2.** Рисунок эндокаста эндокраниальной полости, лабиринта внутреннего уха, сонных артерий и черепно-мозговых нервов *Amurosauros riabinini*, по данным, полученным на основе КТ. CN — черепно-мозговые нервы, II–XII — номер нерва, car — внутренняя сонная артерия, ch — большие полушария, cbl — мозжечок, lab — лабиринт внутреннего уха, olfb — обонятельные луковицы.

Согласно нашим данным и предыдущим исследованиям (Hopson, 1979; Evans et al., 2009; Saveliev et al., 2012; Lauters et al., 2013; Cruzado-Caballero et al., 2015), для гадрозавриды характерны следующие особенности нейроанатомии:

1. прямой вытянутый эндокаст черепно-мозговой полости (угол между большими полушариями и мозжечком стремится к 180°);
2. относительно крупные и хорошо выраженные большие полушария;
3. отсутствие клочка мозжечка (флоккулюса);
4. короткие и толстые обонятельные тракты;
5. передний и задний полукружные каналы округлой формы и примерно равной высоты.

Перечисленные признаки мы наблюдаем и на изученных нами эндокастах представителей двух ветвей продвинутых гадрозаврид. Для того чтобы выявить тренды на формирование этого комплекса признаков, мы изучили литературные данные по более примитивным представителям клады *Iguanodontia* (рис. 1) (Lauters et al., 2012; Knoll et al., 2021). Среди этих таксонов прослеживается постепенное и мозаичное приобретение данных нейроанатомических признаков; некоторые из них, как, например, величина угла между полушариями и мозжечком, могут быть менее выражены. Таким образом, мы предполагаем, что формирование характерного «гадрозавридного» эндокаста началось на более ранних этапах эволюции среди базальных анкилополлексий.

Исследование выполнено при поддержке РФФ, грант № 19-14-00020-П.

## Литература

- Boyd C.A. 2015. The systematic relationships and biogeographic history of ornithischian dinosaurs // PeerJ. 3. Art.e1523
- Butler R.J., Upchurch P., Norman D.B. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs // Journal of Systematic Palaeontology. Vol. 6. No. 1. P. 1–40.
- Cruzado-Caballero P., Fortuny J., Llacer S., Canudo J. 2015. Paleoneuroanatomy of the European lambeosaurine dinosaur *Arenysaurus ardevol* // PeerJ. 3. Art. e802
- Evans D.C., Ridgely R., Witmer L.M. 2009. Endocranial anatomy of lambeosaurine hadrosaurids (Dinosauria: Ornithischia): a sensorineural perspective on cranial crest function // The Anatomical Record. Vol. 292. P. 1315–1337.
- Godefroit P., Bolotsky Y.L., Lauters P. 2012. A New Saurolophine Dinosaur from the Latest Cretaceous of Far Eastern Russia // PLoS One. 7(5). Art. e36849.
- Godefroit P., Hui S., Yu T., Lauters P. 2008. New hadrosaurid dinosaurs from the uppermost Cretaceous of northeastern China // Acta Palaeontologica Polonica. Vol. 53. No. 1. P. 47–74.
- Hopson J.A. 1979. Paleoneurology // C. Gans, R.G. Northcutt, P. Ulinski (eds.). Biology of the Reptilia. Vol. 9. Neurology A. London – New York. P. 39–146.
- Horner J.R., Weishampel D.B., Forster C.A. 2004. Hadrosauridae // D.B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska (eds.). The Dinosauria. 2<sup>nd</sup> ed. Berkeley. P. 438–463.

- Knoll F., Lautenschlager S., Kawabe S., Martínez G., Espilez E., Mampel L., Alcalá L. 2021. Palaeoneurology of the Early Cretaceous iguanodont *Proa valdearinnoensis* and its bearing on the parallel developments of cognitive abilities in theropod and ornithopod dinosaurs // Journal of Comparative Neurology. Vol. 529. 10.1002/cne.25224.
- Lauters P., Coudyzer W., Vercauteren M., Godefroit P. 2012. The brain of *Iguanodon* and *Mantellisaurus*: Perspectives on Ornithopod evolution // P. Godefroit (ed.). Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems. Bloomington. P. 213–224.
- Lauters P., Vercauteren M., Bolotsky Y.L., Godefroit P. 2013. Cranial Endocast of the Lambeosaurine Hadrosaurid *Amurosaurus riabinini* from the Amur Region, Russia // PLoS One. 8 (11). Art.e78899.
- Longrich N.R., Suberbiola X.P., Pyron R.A., Jalil N.-E. 2021. The first duckbill dinosaur (Hadrosauridae: Lambeosaurinae) from Africa and the role of oceanic dispersal in dinosaur biogeography // Cretaceous Research. Vol. 120. Art.104678.
- Madzia D., Arbour V.M., Boyd C.A., Farke A.A., Cruzado-Caballero P., Evans D.C. 2021. The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs // PeerJ. 9. Art.e12362.
- Prieto-Márquez A., Wagner J.R. 2013. The ‘Unicorn’ Dinosaur That Wasn’t: A New Reconstruction of the Crest of *Tsintaosaurus* and the Early Evolution of the Lambeosaurine Crest and Rostrum // PLoS One. 8 (11). Art.e82268.
- Saveliev S.V., Alifanov V.R., Bolotsky Y.L. 2012. Brain anatomy of *Amurosaurus riabinini* and some neurobiological peculiarities of duck-billed dinosaurs // Paleontological Journal. Vol. 46. P. 79–91.



## НЕЙРОАНАТОМИЯ НЕОХОРИСТОДЕР (DIAPSIDA, CHORISTODERA)

**Д.Д. Витенко<sup>1,2</sup>, И.Т. Кузьмин<sup>1,2</sup>, А.Г. Сенников<sup>3</sup>,  
В.А. Гомболевский<sup>4</sup>, П.П. Скучас<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>2</sup> *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>3</sup> *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия*

<sup>4</sup> *Институт искусственного интеллекта, Москва, Россия*

## NEUROANATOMY OF NEOCHORISTODERES (DIAPSIDA, CHORISTODERA)

**D.D. Vitenko<sup>1,2</sup>, I.T. Kuzmin<sup>1,2</sup>, A.G. Sennikov<sup>3</sup>,  
V.A. Gombolevskiy<sup>4</sup>, P. P. Skutschas<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

<sup>2</sup> *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

<sup>3</sup> *Borisyak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

<sup>4</sup> *Artificial Intelligence Research Institute, Moscow, Russia  
e-mail: mvitenko98@gmail.com*

Реконструкция и изучение мягких тканей (кровеносные сосуды, черепные нервы, мозг, внутреннее ухо) ископаемых рептилий — одно из передовых современных направлений в палеонтологии. Исследование особенностей нейроанатомии возможно благодаря созданию эндокастов (слепков) внутренних черепных полостей. Это направление активно развивается и приобретает популярность благодаря внедрению современных методов компьютерной томографии (КТ) и трёхмерного моделирования. Данные методы позволяют визуализировать и изучать детальные реконструкции эндокастов без вреда для самого образца, что ранее было практически невозможно. Изучение анатомии мягких тканей черепа позволяет получить новейшие данные о биологии ископаемых животных (Witmer et al., 2008). Проведение таких исследований актуально для таких малоизученных ископаемых групп, как хористодеры.

Хористодеры (Choristodera) — группа ископаемых диапсидных рептилий, остатки которых находят в отложениях возрастом от средней юры (бат) до миоцена (Matsumoto et al., 2019). Этим рептилий изучают уже более 140 лет, но многие аспекты их морфологии и биологии остаются неизвестными (Matsumoto et al., 2019). Так, нейроанатомия головы изучена лишь для единственного таксона — неохористодеры *Champsosaurus lindoei* (верхний мел Канады; Dudgeon et al., 2020). Неохористодеры являются эволюционно продвинутой кладой внутри хористодер. Они были крупными крокодилоподобными рептилиями, достигавшими 3 метров в длину, с вытянутыми челюстями.

С помощью компьютерной томографии и трёхмерного моделирования мы изучили череп другой неохористодеры — *Tchoiria namsarai*. Останки этой рептилии были описаны палеонтологом М.Б. Ефимовым из раннемелового местонахождения Хурэн-Дух (Монголия) в 1975 г. (Ефимов, 1975). Многие аспекты морфологии черепа этой хористодеры не были детально описаны и в дальнейших исследованиях (Ефимов, 1988), а нейроанатомия оставалась неизученной. Сравнение данных по нейроанатомии *T. namsarai* с *C. lindoei* позволит выявить морфологические и биологические особенности для неохористодер.

Данные КТ *T. namsarai* были получены с помощью медицинского томографа Philips iCT (899 среза с разрешением  $1024 \times 1024$ , толщина среза 0,7 мм, сила тока 66 мА, мощность 140 кВт); данные КТ *C. lindoei* получены в техасском центре КТ (4579 среза с разрешением  $2028 \times 2028$ , сила тока 0,3 мА, мощность 200 кВт). Все данные КТ обрабатывали вручную в специальной программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company).

В результате работы по 3D реконструкции черепа *T. namsarai* на основании данных КТ удалось визуализировать все кости черепа изучаемого образца, а также реконструировать и изучить эндокасты мозга, V–XII черепных нервов и внутреннего уха. Кроме этого, были реконструированы возможные пути прохождения крупных артерий (внутренние сонные, нёбные, церебральные, стремечковые артерии) и вен (боковая и дорсальная вены головы), а также нейроваскулярные системы верхней и нижней челюсти для *T. namsarai*. При работе с предоставленной томограммой черепа *C. lindoei* для него были реконструированы нейроваскулярные системы верхней челюсти.

Передняя часть мозговой коробки *T. namsarai* и *C. lindoei* не окостенела или не сохранилась, поэтому невозможно реконструировать часть эндокаста черепно-мозговой полости, соот-

ветствующую переднему мозгу. Однако удалось реконструировать заднюю часть эндокаста мозга, соответствующую продолговатому мозгу и задней части среднего мозга. Также удалось изучить пути прохождения V–XII черепных нервов. Было установлено, что языкоглоточный нерв (IX) проходил в отдельном канале от блуждающего и добавочного нервов (X–XI). Данное преобразование, вероятно, связано с разрастанием заднеушной кости и консолидацией затылка у *T. namsarai* и *C. lindoei*.

Кроме того, у *T. namsarai* и *C. lindoei* присутствует ряд других эволюционно-продвинутых преобразований, делающих их череп акинетичным: вторичное костное нёбо; шовное базиптиригоидное сочленение; неподвижная квадратная кость, зафиксированная шовными контактами с окружающими костями; шовные контакты переднеушных костей с крыловидными костями. Эти преобразования черепа влияют на пути прохождения сосудов: крупные артерии и вены головы оказываются разделены костными стенками. Боковые вены головы, вероятно, проходили в каналах, образованных за счёт контактов переднеушной, крыловидной и основной клиновидной костей. Внутренние сонные артерии не были окружены костями на большей части своего пути и находились латерально по отношению к парасфеноиду. Сходное разделение крупных сосудов можно наблюдать и у некоторых современных групп рептилий с акинетичным черепом, например, у черепах (Werneburg, Maier, 2019).

Морфология внутреннего уха *T. namsarai* в целом сходна с таковой *C. lindoei* (Dudgeon et al., 2020). Для обеих этих неохористодер характерен относительно низкий передний полукружный канал, равный по высоте заднему. Существуют исследования, в которых показана корреляция между относительными размерами полукружных каналов и образом жизни тетрапод (Georgi, 2009; Schwab et al., 2020; Bronzati et al., 2021). У тетрапод, которые активно передвигаются по суше или освоили полёт, передний полукружный канал выше заднего. У полуводных и водных амниот передний полукружный канал относительно низкий. У *T. namsarai* и *C. lindoei* передний канал также сравнительно низкий, что согласуется с гипотезой о водном образе жизни этих неохористодер.

В ходе исследования было выявлено, что кости челюстей *T. namsarai* и *C. lindoei* имеют сложную внутреннюю нейроваскулярную сеть. У амниот периферические кровеносные сосуды в челюстях обычно идут параллельно с ветвями тройничного нерва (Romer, 1956; Porter, Witmer, 2015). Исходя из этого, мож-

но предположить, что эта сложная нейроваскулярная сеть неохористодер образована терминальными разветвлениями верхнечелюстной, носовой и нёбной артерий (*arteria maxillaris*, *a. nasalis* и *a. palatina*) вместе с окончаниями верхнечелюстной ветви тройничного нерва (*ramus maxillaris nervus trigeminus*) в верхней челюсти и терминальными разветвлениями нижнечелюстной артерии (*arteria mandibularis*) и нижнечелюстной ветви тройничного нерва (*ramus mandibularis nervus trigeminus*) в нижней челюсти. Сеть в обеих костях имеет сходное строение: она представлена крупным общим каналом с множеством ответвлений, которые открываются в виде многочисленных отверстий или желобков на латеральной поверхности кости. Аналогично образована нейроваскулярная сеть в верхнечелюстной и предчелюстной костях у *S. lindoei*. Функциональное значение нейроваскулярной сети в челюстях рептилий было исследовано у современных крокодилов. У них эта структура связана с многочисленными дермальными механорецепторами, которые позволяют улавливать слабые колебания воды и успешнее охотиться в мутной среде, а также увеличивают чувствительность челюстей (Leitch, Catania, 2012). Сложно организованная сеть внутренних каналов в передней части морды неохористодер свидетельствует о повышенной иннервации и чувствительности данной зоны. Вероятно, у неохористодер (как и у крокодилов) данная сеть обеспечивала более эффективный поиск пищи и облегчала её добывание в условиях плохой видимости.

Эволюция неохористодер — крупных полуводных хищников — связана с нарастанием акинетичности в их черепе. Связанные с ней преобразования влияли на анатомию мягких тканей, в частности, на пути прохождения кровеносных сосудов и черепных нервов. Кроме этого, мягкие ткани демонстрируют ряд преобразований, связанных с водным образом жизни этих рептилий: низкий передний полукружный канал внутреннего уха и развитая нейроваскулярная сеть в челюстях.

Исследование выполнено при поддержке РФФ, грант № 19-14-00020-П.

## Литература

- Ефимов М.Б.* 1975. Хампсозаврид из нижнего мела Монголии // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. № 2. С. 84–93.
- Ефимов М.Б.* 1988. Ископаемые крокодилы и хампсозавры Монголии и СССР // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 108 с.

- Bronzati M., Benson R., Evers S.W., Ezcurra M.D., Cabreira S.F., Choiniere J., Dollman K.N., Paulina-Carabajal A., Radermacher V.J., Roberto-da-Silva L., Sobral G., Stocker M.R., Witmer L.M., Langer M.C., Nesbitt S.J. 2021. Deep evolutionary diversification of semicircular canals in archosaurs // *Current Biology*. Vol. 31. No. 12. P. 1–32.
- Dudgeon T., Maddin H.C., Evans D.C., Mallon J.C. 2020. The internal cranial anatomy of *Champsosaurus* (Choristodera: Champsosauridae): Implications for neurosensory function // *Sci. Rep.* Vol. 10. P. 1–20.
- Georgi J.A. 2008. Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes. PhD Thesis. Stony Brook University. 34 p.
- Leitch D., Catania K. 2012. Structure, innervation and response properties of integumentary sensory organs in crocodylians // *J. Exp. Biol.* Vol. 23. No. 215. P. 4217–4230.
- Matsumoto R., Dong L., Wang Y., Evans S. 2019. The first record of a nearly complete choristodere (Reptilia: Diapsida) from the Upper Jurassic of Hebei Province, People's Republic of China // *J. Syst. Palaeontol.* Vol. 17. No. 12. P. 1031–1048.
- Porter W., Witmer L. 2015. Vascular patterns in iguanas and other squamates: blood vessels and sites of thermal exchange // *PLoS One*. 10. P. 1–50.
- Romer A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago: The University of Chicago Press. 450 p.
- Simões T.R., Caldwell M.W., Talanda M., Bernardi M., Palci A., Vernygora O., Bernardini F., Mancini L., Nydam R.L. 2018. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps // *Nature*. Vol. 557. No. 7707. P. 706–709.
- Werneburg I., Maier M. 2019. Diverging development of akinetic skulls in cryptodire and pleurodire turtles: an ontogenetic and phylogenetic study // *Ver. Zool.* Vol. 69. No. 2. P. 113–143.
- Witmer L.M., Ridgely R.C., Dufeu D.L., Semones M.C. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs // *Anat. imaging: towards a new morphology*. P. 34.

## ЭНДОКРАНИАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ ГАВИАЛОИДОВ

**Е.В. Мазур<sup>1</sup>, И.Т. Кузьмин<sup>1,2</sup>, Э. Пуэртолас-Паскуаль<sup>3,4</sup>,  
В.А. Гомболевский<sup>5</sup>, П.П. Скучас<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>2</sup> *Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>3</sup> *Университет Сарагосы, Сарагоса, Испания*

<sup>4</sup> *Лиссабонский университет NOVA, Лиссабон, Португалия*

<sup>5</sup> *Институт искусственного интеллекта, Москва, Россия*

## ENDOCRANIAL ANATOMY OF EXTANT AND FOSSIL GAVIALOIDS

**E.V. Mazur<sup>1</sup>, I.T. Kuzmin<sup>1,2</sup>, E. Puértolas-Pascual<sup>3,4</sup>,  
V.A. Gombolevskiy<sup>4</sup>, P. P. Skutschas<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

<sup>2</sup> *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

<sup>3</sup> *Universidad de Zaragoza, Zaragoza, Spain,*

<sup>4</sup> *University Lisbon, Lisbon, Portugal*

<sup>5</sup> *Artificial Intelligence Research Institute, Moscow, Russ  
e-mail: mazur\_gesha@yahoo.com*

Крокодилы (Crocodylia) — группа крупных полуводных хищников-засадчиков, в современности представленная тремя надсемействами (Alligatoroidea, Crocodyloidea, Gavialoidea). По последним данным, крокодилы появились на планете около 100 миллионов лет назад в позднем меловом периоде (Kuzmin, 2022). Согласно последним опубликованным морфологическим и молекулярным исследованиям, самым базальным надсемейством является Alligatoroidea, а Gavialoidea и Crocodyloidea сближаются в крупную кладу Longirostres (Rio, Mannion, 2021).

Несмотря на длительную историю изучения и богатую палеонтологическую летопись группы, ряд аспектов эволюции крокодилов остаётся малоизученным. К таким аспектам относит-

ся морфология и эволюция мозговой коробки и её внутренних полостей, содержавших мозг, органы чувств (внутреннее ухо), черепно-мозговые нервы и сосуды, а также пневматические полости. Строение мозговой коробки и её содержимого у современных крокодилов хорошо изучены (Witmer et al., 2008; Lessner, Holliday, 2020; Kuzmin et al., 2021); в то же время, общие тренды в эволюции эндокраниальной анатомии *Crocodylia* остаются во многом неизвестными. Заполнить этот пробел позволяют исследования с использованием современных методов, таких как компьютерная томография (КТ) и трёхмерное моделирование. Эти методы позволяют изучать внутреннее строение черепа без его разрушения и получать слепки (эндокасты) его внутренних полостей. Изучение строения эндокастов позволит расширить наши представления об эволюции *Crocodylia* и, возможно, прольёт свет на филогенетические связи внутри группы.

Данная работа посвящена подробному исследованию эндокраниальной анатомии представителей одной из основных ветвей *Crocodylia* — *Gavialoidea*. На сегодняшний день известно описание эндокастов для двух современных представителей — *Gavialis gangeticus* и *Tomistoma schlegelii* (Pierce et al., 2017; Serrano-Martínez, 2019a,b) и двух ископаемых — *Gryposuchus neogaeus* (Bona et al., 2017) и *Thoracosaurus isorhynchus* (Lemoine, 1883). Мы работали с собственными томографиями современных представителей *Crocodylia* и ископаемых *Thoracosaurus borissiakii* (верхний мел, Крым) и *Portugalosuchus azenhae* (верхний мел, Португалия), полученными в медицинских центрах России и Испании. Данные КТ *T. borissiakii* были получены с помощью медицинского томографа Philips iCT (964 среза с разрешением  $1024 \times 1024$ , толщина среза 0,7 мм, сила тока 66 мА, мощностью 140 кВт); данные КТ *P. azenhae* с помощью Phoenix V/Tome/X s 240 (1599 срезов с разрешением  $2048 \times 2048$ , сила тока 250 мА, мощностью 140 кВт). Все данные КТ обрабатывались вручную в специальной программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company). Использование КТ и трёхмерного моделирования позволило впервые для базальных представителей *Gavialoidea* детально реконструировать эндокаст эндокраниальной полости с прилежащими к нему нервами, сосудами, внутренним ухом и пневматическими полостями.

Эндокаст эндокраниальной полости гавиалоидов дорсовентрально уплощён и имеет вытянутую форму, характерную для остальных крокодилов. В нём можно выделить несколько частей, соответствующих основным отделам головного мозга. Наи-



более выраженными отделами у гавиалоидов являются удлинённые обонятельные тракты, которые оканчиваются обонятельными луковицами, округлые большие полушария и задний мозг. Как и у современных крокодилов, на эндокасте ископаемых гавиалоидов плохо выражены отделы среднего и продолговатого мозга вследствие налегания обширных венозных синусов (Jirak, Janacek, 2017; Lessner, Holliday, 2020). Для всех изученных таксонов удалось реконструировать пути прохождения II–XII черепно-мозговых нервов, а также каналы внутренних сонных артерий.

В целом, строение эндокаста эндокраниальной полости гавиалоидов сходно с таковым у других крокодилов. Однако для представителей клады Gavialoidea, за исключением *T. Schlegelii*, — *G. gangeticus*, *P. azenhae* и *T. borissiaki* — был найден ряд характерных признаков. Среди них можно выделить следующие.

1. При виде сверху соотношение наибольшей ширины больших полушарий к наибольшей ширине заднего мозга у Gavialoidea меньше 1,5, в то время как у Crocodyloidea и Alligatoroidea оно больше ( $\approx 1,5$ –2).

2. Углы изгибов мозга (cephalic/pontine flexure) между большими полушариями и задним мозгом равны  $150$ – $160^\circ$  у гавиалоидов; у других Crocodylia они меньше ( $135$ – $150^\circ$ ). Высота мозжечка примерно равна высоте больших полушарий у Gavialoidea, что совсем не характерно для представителей Crocodyloidea и Alligatoroidea. В результате эндокаст гавиалоидов имеет наиболее вытянутую форму и демонстрирует наименее выраженную разницу между отделами мозга среди других крокодилов.

3. Место впадения сонных артерий в гипофизарную ямку находится ниже уровня продолговатого мозга, что также встречается у некоторых представителей Crocodyloidea (Serrano-Martínez, 2019a).

Для *T. borissiaki*, *P. azenhae* и современных крокодилов удалось полностью реконструировать анатомию лабиринта внутреннего уха. Строение внутреннего уха, в частности, соотношение высоты полукружных каналов, отражает образ жизни крокодилов (Georgi, 2008; Schwab et al., 2020). Для *T. borissiaki* характерно особенное строение полукружных каналов: просвет, образованный задним каналом, примерно в 2 раза меньше того, который образован передним. В то же время, у остальных представителей Crocodylia эта разница в размерах просвета существенно больше (в 2–3 раза). Это может свидетельствовать об ином образе жизни *T. borissiaki* (полностью водном). У *P. azenhae* и *T. schlegelii*



передний полукружный канал выше заднего, в то время как у *G. gangeticus*, *G. neogaeus* и *T. borissiaki* высота полукружных каналов примерно одинаковая.

Эндокраниальная полость всех крокодилов окружена системой пневматических полостей, которая связана со средним ухом. Для представителей Gavialoidea (и в общем для Longirostres) характерна тенденция к значительной редукции системы пневматических полостей. В теменной кости есть полость, которая сообщается с междушной пневматической полостью (*intertympanic recess*) в верхней затылочной кости. В квадратной кости есть небольшая квадратная пневматическая полость (*quadrate recess*) и длинная трубка (*siphonium*), которая открывается небольшим отверстием (*foramen aereum*) на дорсальной поверхности медиального мыщелка. Основная клиновидная и основная затылочная кости окружают парные Евстахиевы трубы и непарный медиальный глоточный канал (*median pharyngeal canal*). Тело основной клиновидной кости содержит редуцированную центральную пневматическую полость (*median pharyngeal recess*). Отсутствуют полости в боковой клиновидной и крыловидной костях.

Для всей группы Gavialoidea характерно отсутствие передних пневматических полостей (*infundibulum recess*) в квадратной кости, что отличает их от остальных Crocodylia. Однако пневматизация мозговой коробки *T. borissiaki* имеет ряд особенностей: лицевая пневматическая полость отсутствует, в то же время есть дополнительные полости в основной клиновидной кости. Система пневматических полостей *T. borissiaki* имеет промежуточное строение между таковой у Alligatorioidea и прочих Longirostres.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ, грант № 19-14-00020-П.

## Литература

- Bona P., Paulina Carabajal A., Gasparini Z. 2017. Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus* (Crocodylia, Gavialoidea): a first integral description of the braincase and endocranial morphological variation in extinct and extant gavialooids // Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. 106. P. 235–246.
- Georgi J.A. 2008. Semicircular canal morphology as evidence of locomotor environment in amniotes. PhD Thesis. Stony Brook University, New York.
- Jirak D., Janacek J. 2017. Volume of the crocodylian brain and endocast during ontogeny // PLoS One. Vol. 12. Art.e0178491.

- Kuzmin I.T.* 2022. Crocodyliform remains from the Upper Cretaceous of Central Asia — evidence for one of the oldest Crocodylia? // *Cretaceous Research*. Art.105266. DOI: 10.1016/j.cretres.2022.105266
- Kuzmin I.T., Boitsova E.A., Gombolevskiy V.A., Mazur E.V., Morozov S.P., Sennikov A.G., Skutschas P.P., Sues H.-D.* 2021. Braincase anatomy of extant Crocodylia, with new insights into the development and evolution of the neurocranium in crocodylomorphs // *Journal of Anatomy*. Vol. 239. P. 983–1038.
- Lemoine V.* 1883. Note sur l'encéphale du gavial du Mont-Aimé, étudié sur trois moulages naturels // *Bulletin de la Société Géologique de France*. Vol. 3. P. 158–162.
- Lessner E.J., Holliday C.M.* 2020. A 3D ontogenetic atlas of Alligator mississippiensis cranial nerves and their significance for comparative neurology of reptiles // *The Anatomical Record*. P. 1–29.
- Pierce S.E., Williams M., Benson R.B.J.* 2017. Virtual reconstruction of the endocranial anatomy of the early Jurassic marine crocodylomorph *Pelagosaurus typus* (Thalattosuchia) // *PeerJ*, 5: P. e3225.
- Rio J.P., Mannion P.D.* 2021. Phylogenetic analysis of a new morphological dataset elucidates the evolutionary history of Crocodylia and resolves the long-standing gharial problem // *PeerJ*. Vol. 9. Art.e12094.
- Schwab J.A., Young M.T., Neenan J.M., Walsh S.A., Witmer L.M., Herrera Y., Allain R., Brochu C.A., Choiniere J.N., Clark J.M., Dollman K.N., Etches S., Fritsch G., Gignac P.M., Ruebenstahl A., Sachs S., Turner A.H., Vignaud P., Wilberg E.W., Xu X., Zanno L.E., Brusatte S.L.* 2020. Inner ear sensory system changes as extinct crocodylomorphs transitioned from land to water // *PNAS*. Vol. 117. P. 10422–10428.
- Serrano-Martínez A., Knoll F., Narváez I., Lautenschlager S., Ortega F.* 2019a. Inner skull cavities of the basal eusuchian *Lohuecosuchus megadontos* (Upper Cretaceous, Spain) and neurosensorial implications // *Cretaceous Research*. Vol. 93. P. 66–77.
- Serrano-Martínez A., Knoll F., Narváez I., Ortega F.* 2019b. Brain and pneumatic cavities of the braincase of the basal alligatoroid *Diplocynodon tormis* (Eocene, Spain) // *Journal of Vertebrate Paleontology*. Vol. 39. Art.e1572612.
- Witmer L.M., Ridgely R.C., Dufeau D.L., Semones M.C.* 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs // *H. Endo, R. Frey (eds.). Anatomical imaging: towards a new morphology*. P. 67–87.

## **ЧЕРЕП И НЕЙРОАТОМИЯ *KULINDADROMEUS ZABAİKALICUS***

**Е.А. Сичинава<sup>1</sup>, И.Т. Кузьмин<sup>1,2</sup>, С. М. Синица<sup>3</sup>,  
Г.А. Юргенсон<sup>3</sup>, Е.А. Василенко<sup>3</sup>, С. А. Решетова<sup>4</sup>,  
А.О. Аверьянов<sup>2</sup>, Ю.Л. Болотский<sup>5</sup>, П.П. Скучас<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>2</sup> *Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

<sup>3</sup> *Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, Чита, Россия*

<sup>4</sup> *Институт геохимии им. А.П. Виноградова СО РАН, Иркутск, Россия*

<sup>5</sup> *Институт геологии и природопользования ДВО РАН, Благовещенск, Россия*

## **THE SKULL AND NEUROANATOMY OF *KULINDADROMEUS ZABAİKALICUS***

**E.A. Sichinava<sup>1</sup>, I.T. Kuzmin<sup>1,2</sup>, S.M. Sinitza<sup>3</sup>,  
G.A. Yurgenson<sup>3</sup>, E.A. Vasilenko<sup>3</sup>, S.A. Reshetova<sup>4</sup>,  
A.O. Averianov<sup>2</sup>, Y.L. Bolotsky<sup>5</sup>, P. P. Skutschas<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup> *Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

<sup>2</sup> *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

<sup>3</sup> *Institute of Natural Resources, Ecology, and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Chita, Russia*

<sup>4</sup> *A.P. Vinogradov Institute of Geochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*

<sup>5</sup> *Institute of Geology and Natural Management, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Blagoveshchensk, Russia  
e-mail: ekaterinasichinava@gmail.com*

Динозавр *Kulindadromeus zabaikalicus* из среднеюрских отложений долины Кулинда (Читинская область, Забайкальский край) уникален, поскольку для него известны отпечатки кожи с разными типами чешуй и протоперьев (Алифанов и др., 2014; Godefroit et al., 2014, 2020; Cincotta et al., 2019). *K. zabaikalicus* — древнейший представитель птицетазовых динозавров (Ornithischia)

с сохранившимися перьевидными структурами. Несмотря на обилие собранных образцов, все они, включая голотип (череп) *K. zabaikalicus*, фрагментарны и имеют специфическую сохранность в виде отпечатков или лимонитовых заполнений таких отпечатков, что затрудняет их препарацию и изучение. Кроме того, на данный момент не существует единого мнения о принадлежности найденного материала к одному виду *K. zabaikalicus* (Godefroit et al., 2014; Алифанов, Савельев, 2014, 2016; Alifanof, 2018), что говорит о необходимости всесторонней и детальной ревизии остатков динозавров из Кулинды.

Данная работа посвящена детальному изучению черепной морфологии птицетазовых динозавров из Кулинды с использованием методов компьютерной томографии и 3D моделирования. Был исследован весь имеющийся черепной материал, включая фрагментарные и практически целые черепа, а также изолированные костные элементы. Морфологическое единообразие изученного материала указывает на его принадлежность к одному таксону птицетазовых динозавров, поэтому мы относим все образцы к *K. zabaikalicus*.

Итогом проведённой работы является детальная трёхмерная модель черепа *K. zabaikalicus*, созданная на основе результатов компьютерной томографии наиболее хорошо сохранившегося образца (практически целого черепа ИПРЭК 19-4-205), а также ряд иллюстраций для других образцов. Это позволило впервые описать элементы нёбного комплекса (парные крыловидные и наружные крыловидные кости) и мозговой коробки (парабазисфеноид), а также некрупную предзубную кость нижней челюсти. Были уточнены уже имеющиеся данные о строении черепа: форма некоторых черепных элементов и характер их контактов. В частности, квадратная кость имеет широкий треугольный крыловидный и короткий передне-боковой отростки. На предчелюстной кости есть 5 зубов, верхнечелюстной и носовой отростки, которые формируют нижний край наружного носового отверстия. Для верхнечелюстной кости показано наличие крупного восходящего отростка. Предглазничное окно треугольной формы. У квадратноскуловой кости есть восходящий отросток.

Хорошо сохранившиеся образцы верхних и нижних челюстей позволили описать характер зубозамещения *K. zabaikalicus*, оказавшийся схожим с таковым у базальных представителей неорнитисхий (*Neornithischia*). В обработке пищи, вероятно, уча-

ствовал лишь самый апикальный ряд зубов; зубных батарей при этом не образовывалось.

Выявлены различия в строении предглазничной области на нескольких черепах разного размера, в частности, в характере взаимных контактов предчелюстной, верхнечелюстной и носовой костей. Вероятно, эти различия возникли в результате онтогенетических изменений. Сходные онтогенетические изменения известны для других базальных неорнитисхий, например, *Jeholosaurus shangyuansensis* (Barrett, Han, 2009).

Применение компьютерной томографии и уникальная сохранность некоторых образцов в виде заполнений внутричерепных полостей позволили впервые получить данные о нейроанатомии *K. zabaikalicus*. Были изучены частично сохранившиеся эндокасты головного мозга; они являются одними из древнейших известных для птицетазовых динозавров. В переднем мозге *K. zabaikalicus* были некрупные обонятельные луковицы, вытянутые и тонкие обонятельные тракты и хорошо выраженные большие полушария. Гипофиз относительно мелкого размера, к нему подходят парные церебральные сонные артерии. Строение обонятельного комплекса переднего мозга *K. zabaikalicus* является плезиоморфным для орнитисхий (Galton, 1989).

Исследование было выполнено при поддержке РФФ, грант № 19-14-00020-П.

## Литература

- Алифанов В.Р., Савельев С.В. 2014. Древнейший орнитомимозавр (Theropoda, Dinosauria) с отпечатками покровов из верхней юры России // Палеонтол. журн. Вып. 6. С. 71–85.
- Алифанов В.Р., Савельев С.В. 2014. Новые птицетазовые динозавры (Nypsilophodontia, Ornithopoda) из поздней юры России // Палеонтол. журн. Вып. 4. С. 72–82.
- Алифанов В.Р., Савельев С.В. 2016. Юрские динозавры Забайкалья // Природа. Вып. 4. С. 35–44.
- Алифанов В.Р., Савельев С.В., Терещенко Е.Ю., Артемов В.В., Серегин А.Ю. 2014. Строение кожных покровов у птицетазовых динозавров (Nypsilophodontia, Ornithopoda) из поздней юры Забайкалья // Палеонтол. журн. Вып. 5. С. 72–80.
- Alifanov V.R. 2018. New Data on Ornithischian Dinosaurs from the Late Jurassic of Transbaikalia, Russia // Paleontological Journal. Vol. 52. No. 13. P. 1633–1636.

- Barrett P.M., Han F.L. 2009. Cranial anatomy of *Jeholosaurus shangyuensis* (Dinosauria: Ornithischia) from the Early Cretaceous of China // Zootaxa. Vol. 2072. P. 31–55.
- Cincotta A., Pestchevitskaya E.B., Sinitsa S.M., Markevich V.S., Debaille V., Reshetova S.A., Mashchuk I.M., Frolov A.O., Gerdes A., Yans J., Godefroit P. 2019. The rise of feathered dinosaurs: *Kulindadromeus zabaikalicus*, the oldest dinosaur with ‘feather-like’ structures // PeerJ. Vol. 2. P. 1–20.
- Galton P.M. 1989. Crania and endocranial casts from ornithopod dinosaurs of the families Dryosauridae and Hypsilophodontidae (Reptilia: Ornithischia) // Geologica et palaeontologica. Vol. 23. P. 217–239.
- Godefroit P., Sinitsa S.M., Dhouailly D., Bolotsky Y.L., Sizov A.V., McNamara M.E., Benton M.J., Spagna P. 2014. A Jurassic ornithischian dinosaur from Siberia with both feathers and scales // Science. Vol. 345. P. 451–455.
- Godefroit P., Sinitsa S.M., Cincotta A., McNamara M.E., Reshetova S.A., Dhouailly D. 2020. Integumentary Structures in *Kulindadromeus zabaikalicus*, a Basal Neornithischian Dinosaur from the Jurassic of Siberia // C. Foth, O.W.M. Rauhut (eds.). The evolution of feathers. P. 47–65.