

DOI 10.37882/2223-2966.2024.11-2.36

ОПИСАНИЕ НОВОГО ВИДА АЕТОДАКТЫЛУС КРЕСТОВСКИЕНСИС SP. NOV. (PTEROSAURIA, PTERANODONTOIDEA, ORNITHOCHEIRAE, TARGARYENDRACONIA, CIMOLIOPTERIDAE) ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА ТАМБОВСКОЙ, РЯЗАНСКОЙ И МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ, РОССИЯ

Чудакова Софья Егоровна

Исследователь лаборатории экологии
и биомониторинга «ЭФА»Эколого-биологический центр «Крестовский остров»
schudakova@rambler.ru

DESCRIPTION OF THE NEW SPECIES, AETODACTYLUS KRESTOVSKIENSIS SP. NOV. (PTEROSAURIA, PTERANODONTOIDEA, ORNITHOCHEIRAE, TARGARYENDRACONIA, CIMOLIOPTERIDAE) FROM THE UPPER CRETACEOUS OF THE TAMBOV, RYAZAN AND MOSCOW REGIONS, RUSSIA

S. Chudakova

Summary. In this article I describe numerous dental remains, tubular bone fragments, and jaw fragments of a new species of the Cimoliopteridae family (Pterosauria, Pteranodontoidea, Ornithocheirae, Targaryendraconia) from the Cenomanian deposits of the Tambov, Ryazan, and Moscow regions. The described *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. differs from the known taxa of the Ornithocheirae clade in its morphological elements of the jaws, the shape of the teeth, and the proportions of the skeleton.

Fossil remains of this group date from the Early to Late Cretaceous (Valanginian — Turonian stages), about 139.8–92.5 million years ago. Ornithocheirae have been found all over the world, except Antarctica, although most genera have been discovered in Europe, Asia, and South America [Barrett P.M. et al., 2008]. In Russia, remains of Ornithocheirae, large toothed pterosaurs, often with developed head crests [Unwin D.M., 2006; Witton M., 2013], like those of azhdarchids, are fragmentary and are represented by isolated teeth or incomplete bones [Khozatsky L.I., 1995; Unwin D.M., Bakhurina N.N., 2000; Averianov A.O., 2004; Averianov A.O. et al., 2005; Averianov A.O., 2007]. Most of the finds are known from the Cenomanian deposits in the Volga region, but the remains of ornithocheir pterosaurs are also known from the Albian-Cenomanian deposits in Central Russia [Averianov A.O., 2004; Averianov A.O., 2007]. The first remains of pterosaurs from the territory of modern Russia were described in 1953 [Glikman L.S., 1953], and were later attributed to cf. *Anhanguera* [Khozatsky L.I., 1995; Unwin D.M., Bakhurina N.N., 2000] and to cf. *Coloborhynchus* [Averianov A.O., 2007]. Pterosaur remains in Russia are generally very rare, so the description of a new species of these extinct animals is of great importance for understanding the paleoecology and paleogeography not only of the Ornithocheirae clade, but of the superorder Pterosauria as a whole.

Аннотация. В данной статье описываются многочисленные остатки зубов, фрагменты трубчатых костей, а также фрагменты челюстей представителей нового вида семейства Cimoliopteridae (Pterosauria, Pteranodontoidea, Ornithocheirae, Targaryendraconia) из сеноманских отложений Тамбовской, Рязанской и Московской областей. От известных таксонов клады Ornithocheirae, описываемый *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. отличается морфологическими элементами челюстей, формой зубов, а также пропорциями скелета.

Ископаемые остатки этой группы датируются периодом от раннего до позднего мела (валанжинский — туронский ярусы), около 139,8–92,5 миллионов лет назад. Ornithocheirae были обнаружены по всему миру, за исключением Антарктиды, хотя большинство родов были обнаружены в Европе, Азии и Южной Америке [Barrett P.M. et al., 2008]. В России остатки орнитохейров, крупных зубастых птерозавров, часто с развитыми головными гребнями [Unwin D.M., 2006; Witton M., 2013], как и у аздархид, фрагментарны и представлены изолированными зубами или неполными костями [Хозацкий Л.И., 1995; Unwin D.M., Bakhurina N.N., 2000; Аверьянов А.О., 2004; Averianov A.O. et al., 2005; Averianov A.O., 2007]. Большинство находок известно из сеноманских отложений в Поволжье, но остатки орнитохейровых птерозавров известны также из альб-сеноманских отложений в Центральной России [Аверьянов А.О., 2004; Averianov A.O., 2007]. Первые остатки птерозавров с территории современной России были описаны в 1953 году [Гликман Л.С., 1953], и позже были отнесены к cf. *Anhanguera* [Хозацкий Л.И., 1995; Unwin D.M., Bakhurina N.N., 2000] и к cf. *Coloborhynchus* [Averianov A.O., 2007].

Остатки птерозавров в России, как правило, очень редки, поэтому описание нового вида этих вымерших животных имеет большое значение для понимания палеоэкологии и палеогеографии не только для клады Ornithocheirae, но для надотряда Pterosauria в целом.

Ключевые слова: Птерозавры, Pterosauria, Птеродактилоиды, Pterodactyloidea, Орнитохейры, Ornithocheirae, Таргариендракония, Targaryendraconia, Цимолиоптериды, Cimoliopteridae, Орнитохейриды, Ornithocheiridae, *Aetodactylus halli*, *Aetodactylus krestovskiensis*, птерозавры России, птерозавры Тамбовской области, птерозавры Рязанской области, птерозавры Московской области, сеноманские птерозавры.

Keywords: Pterosaurs, Pterosauria, Pterodactyloidea, Ornithocheirae, Targaryendraconia, Cimoliopteridae, Ornithocheiridae, Aetodactylus halli, Aetodactylus krestovskiensis, pterosaurs of Russia, pterosaurs of the Tambov region, pterosaurs of the Ryazan region, pterosaurs of the Moscow region, Cenomanian pterosaurs.

Введение

Птерозавры (Pterosauria) — надотряд вымерших летающих пресмыкающихся подкласса архозавров (Archosauria), существовавший по всему миру, включая Антарктиду [Unwin D.M., 2006; Witton M., 2013] на протяжении большей части мезозоя: с позднего триаса до конца мелового периода [Barrett P.M. et al., 2008]. Они были самыми ранними позвоночными, которые приобрели эволюционную способность к машущему полёту [Wilkinson M.T. et al., 2006]. Их крылья, образованные мембраной из кожи, мышц и других тканей, простирались от лодыжек до значительно удлинённого четвертого пальца [Elgin R.A. et al., 2011].

Ornithocheirae — клада птерозавров в подотряде Pterodactyloidea, характеризующаяся длинными челюстями с шиповидными зубами. Эта группа птерозавров имеет очень противоречивую и запутанную таксономию и до сих пор нет фактического консенсуса относительно точного содержания и взаимосвязей этой группы [Witton M., 2013].

Ornithocheirae были самыми успешными птерозаврами во время своего существования, а также были крупнейшими птерозаврами до появления аждархид. Они, используя различные методы полета, чтобы поймать свою добычу, были превосходными охотниками на рыбу, а также были способны летать на большие расстояния, не взмахивая постоянно крыльями [Witton M.P., Habib M.B., 2010].

Ископаемые остатки Ornithocheirae были найдены по всему миру [Witton M., 2013]. Первые описанные экземпляры этой клады были обнаружены в Кембриджском Гринсэнде в Англии. Они принадлежали роду Ornithocheirus и датировались альбским ярусом раннего мелового периода [Unwin D.M., 2001]. Из тех же отложений также известны и другие таксоны птерозавров — Amblydectes (Anhangueridae), Coloborhynchus (Ornithocheiridae) [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2008], Camptosaurus (Targaryendraconia), Lonchodraco (Lonchodraconidae) [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013], и Ornithostoma (Azhdarchoidea) [Averianov A.O., 2012].

В лагерштетте Сантана Групп на северо-востоке Бразилии в формации Ромуальдо (альбский ярус) было обнаружено большое количество родов птерозавров

[Veldmeijer A.J., 2006], среди которых множество орнитохейрид и анхангверид, включая Tropeognathus [Kellner A.W.A. et al., 2013], Coloborhynchus [Fastnacht M., 2001] и Araripesaurus [Dalla F.V., Ligabue G., 1993], Barbosania (Targaryendraconia) [Ross A.E., Eberhard F., 2011], а также близкородственные виды — Anhanguera, Maaradactylus [Bantim R.A.M. et al., 2014], Araripedactylus, Brasileodactylus [Veldmeijer A.J. et al., 2009], Cearadactylus [Leonardi G., Borgomanero G., 1985], Santanadactylus [Buissonje P.H., 1980] и Unwindia [Martill D.M., 2011].

Ornithocheirae также были распространены на территории современной Северной Америки. В Техасе (США) в формации Пау Пау, которая датируется альбским и сеноманским ярусами, были обнаружены несколько экземпляров Uktenadactylus (первоначально описанный, как Coloborhynchus wadleighi) [Lee Y.N., 1994]. Вторым видом из клады Ornithocheirae из Северной Америки, является Aetodactylus halli, остатки которого были найдены в северо-восточном Техасе (США) в формации Таррант в отложениях сеноманского и туронского ярусов [Myers T.S., 2010].

Обнаруженные на территории России остатки Ornithocheirae, как и остатки Azhdarchoidea, очень фрагментарны и представлены изолированными зубами или неполными костями [Хозацкий Л.И., 1995; Unwin D.M., Bakhurina N.N., 2000; Аверьянов А.О., 2004; Averianov A.O. et al., 2005; Averianov A.O., 2007]. Большинство находок известны из сеноманских отложений Поволжья, а также из альб-сеноманских отложений Центральной России [Аверьянов А.О., 2004; Averianov A.O., 2007; Аверьянов А.О., Курочкин Е.Н., 2010]. Первые остатки птерозавров с территории современной России были описаны в 1953 году [Гликман Л.С., 1953], и позже были отнесены к cf. Anhanguera [Хозацкий Л.И., 1995; Unwin D.M., Bakhurina N.N., 2000] и к cf. Coloborhynchus [Averianov A.O., 2007].

Важная особенность, определяющая крайнюю редкость ископаемых находок птерозавров, — их довольно низкий «потенциал сохранения» в ископаемом состоянии («preservation potential») (Unwin, 1996). Трупы птерозавров, с наполненными воздухом полостями в костях и большой кожной мембраной, образующей крылья, обладали высокой плавучестью и часто съедались падальщиками или просто разлагались, не успев попасть в захоронение. Полые тонкостенные кости птерозавров

быстро разрушались в сколько-нибудь активной гидродинамической среде осадконакопления и могли попасть в геологическую летопись лишь в относительно спокойных водах, вроде поздней юрской зольгофенской лагуны, отгороженной песчаными барами от моря [Аверьянов А.О. и др., 2003].

Редкость находок птерозавров, по мнению Боголюбова, объясняется необычайной хрупкостью их костей, для сохранения которых в геологической летописи требуются исключительные условия [Боголюбов Н.Н., 1914]. Действительно, тонкостенные и полые кости птерозавров имеют очень низкий потенциал сохранности в ископаемом состоянии. Практически все наши знания о птерозаврах основаны на материалах из очень немногих местонахождений — лагерштеттов, где благодаря особым условиям осадконакопления сохраняются целые скелеты с отпечатками мягких тканей [Butler R.J. et al., 2013].

В данной статье я описываю многочисленные остатки зубов, фрагменты трубчатых костей, а также фрагменты челюстей представителей нового вида семейства Cimoliopteridae (Pterosauria, Pteranodontoidea, Ornithocheirae, Targaryendraconia) из сеноманских отложений Тамбовской, Рязанской и Московской областей. От представителей известных таксонов Ornithocheirae, описываемый *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. отличается морфологическими элементами челюстей, формой зубов, а также пропорциями скелета.

Остатки птерозавров в России, как правило, очень редки, поэтому описание нового вида этих вымерших животных имеет большое значение для понимания палеоэкологии и палеогеографии не только для клады Ornithocheirae, но для надотряда Pterosauria в целом.

Геологическая обстановка

В настоящей статье исследуется палеонтологический материал, относимый мною к представителю семейства Cimoliopteridae (Pterosauria, Pteranodontoidea, Ornithocheirae, Targaryendraconia), обнаруженный в сеноманских отложениях: на территории песчаных карьеров в Тамбовской области (село Свищевка Кирсановский район, село Федоровка Кирсановский район, село Рудовка Гавриловский район, село Осино-Гай Гавриловский район, село Иноковка Кирсановский район), на территории песчаного карьера «Малый Пролом» в Шацком районе Рязанской области, на территории «Варавинского оврага» в Московской области.

Тамбовская область. Сеноманские отложения Тамбовской области имеют максимальную мощность до 21 м и повсеместно подстилаются верхнеальбскими. В обнажениях в основании сеноманского яруса здесь

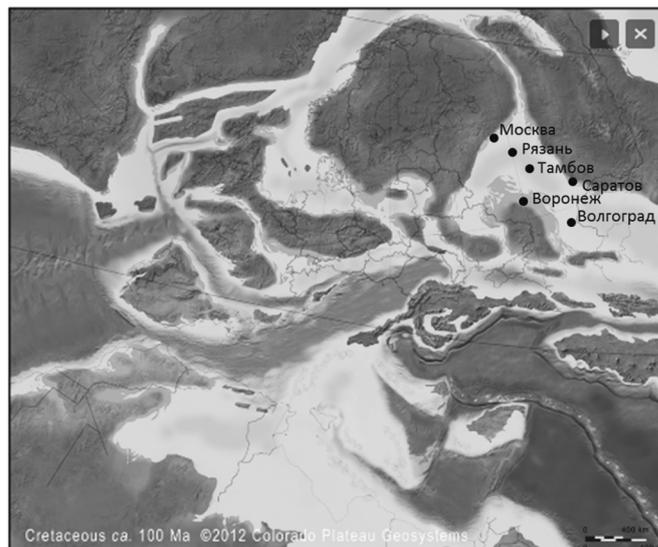


Рис. 1. Палеогеографическая карта Европы середины мелового периода (сеноманский ярус) с указанием местоположения современных городов России

устанавливается так называемый «акулий горизонт», представляющий собой прослойку гравия и песка с гравием и галькой преимущественно кварцевого состава. Значительно реже встречаются гальки серого и белого фосфорита, но обильно встречаются гравийные зерна черных фосфоритов. Мощность горизонта составляет 0,1–0,2 м. Выше «акульего горизонта» залегают пески, отличающиеся от подстилающих верхнеальбских разностей более грубым гранулометрическим составом, наличием прослоев и линз гравия (фосфорит, кварц), мелкой гальки и желваков фосфоритов. В отношении сеноманских отложений на территории Тамбовской области установлена закономерность в распространении гранулометрического состава: на севере и юго-западе области распространены более грубые, а в центральной части — наиболее мелкозернистые, часто алевритистые пески [Еремин А.В., 1998]. Это свидетельствует о формировании сеноманских песков в мелководной зоне морского бассейна, в зоне активных волнений и прибрежных течений, а наличие в песках гравийно-галечных прослоев свидетельствует о том, что мелководно-морской режим менялся на прибрежный [Хожайнов Н.П., Беляев В.И., 1969].

Рязанская область. Карьер «Малый Пролом» расположен на левом берегу ручья, впадающего в реку Шача, на северо-восточной окраине деревни Малый Пролом в Шацком районе Рязанской области, примерно в 170 км к юго-востоку от Рязани и приблизительно в 6 км к северо-западу от г. Шацк. Карьер имеет глубину около 12 м и разрабатывался для строительства трассы М5 с 1960-х годов [Кривцов В.А. и др., 2018]. В настоящее время добыча песка на нем не производится. Стратиграфическая характеристика верхнемеловых отложений в европейской части России весьма проблематична из-за регуляр-

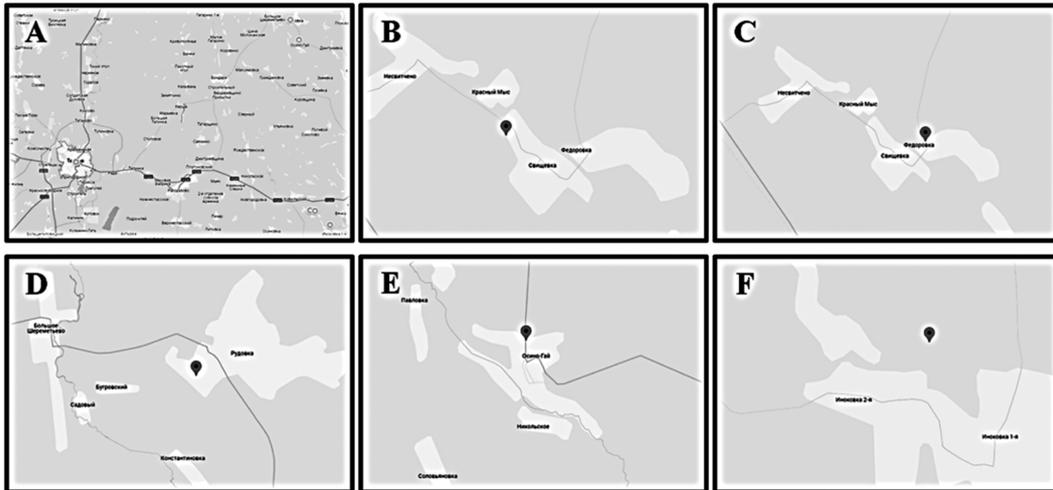


Рис. 2. А — Карта Тамбовской области; В — Карта Кирсановского района с указанием местоположения карьера в окрестностях села Свищевка; С — Карта Кирсановского района с указанием местоположения карьера в окрестностях села Федоровка; D — Карта Гавриловского района с указанием местоположения карьера в окрестностях села Рудовка; E — Карта Гавриловского района с указанием местоположения карьера в окрестностях села Осино-Гай; F — Карта Кирсановского района с указанием местоположения карьера в окрестностях села Иноковка

ного размыва отложений, постепенно накапливавшихся от сеномана к сантону. Верхнемеловые отложения имеют толщину приблизительно 4,5 м и обнажаются поперек западных, северных и восточных стен карьера. Они перекрыты четвертичным ледниковым мореном толщиной до 1,6 м, покрытым суглинком и почвой. Меловые отложения, состоящие из тонкозернистых кварцево-глауконитовых железистых песчаников, переслаивающихся с глинисто-алевритовыми слоями в нижней части разреза, непрерывны по всей длине юго-восточной части Московской впадины и образуют часть Дмитровской свиты [Кузьмин А.Н. и др., 2015]. В Малом Проломе песчанниковые слои имеют толщину от 100 до 500 мм. Они подстилаются уплотненным железистым кварцевым песчаным горизонтом, содержащим гравий, кремнистую и фосфатную гальку, фрагменты раковин двустворчатых моллюсков и ископаемые остатки пластиножаберных (селиморфы и батоиды), химероидных и лучепёрых рыб, птерозавров и морских рептилий [Кривцов В.А. и др., 2018]. Согласно анализу ископаемых бентосные беспозвоночные Дмитровская свита представляет собой средний-верхний сантон [Сидоренко А.В., 1971; Олферев А.Г., Алексеев А.С., 2005]. Она отделена от нижележащей Яхромской свиты, которая содержит отложения нижне-среднего сеномана [Сидоренко А.В., 1971; Друцкой С.В., Фадеева Л.И., 2001; Кузьмин А.Н. и др., 2015]. Таким образом, обломочный горизонт Дмитровской свиты, вероятно, обогащен переотложенным материалом из Яхромской свиты [Сидоренко А.В., 1971], на что указывают признаки переработки палеонтологического материала, включающие окатанность и обломанные поверхности. Это свидетельствует о его происхождении из сеноманского яруса [Solonin, S.V. et al., 2021a]. Ве-

роятно, при формировании описываемых отложений, происходили периодические регрессии моря, во время которых осадочные породы подвергались эрозии, а окаменелости повторно откладывались у основания слоев [Baraboshkin E.I. et al., 2003; Solonin, S.V. et al., 2021b].

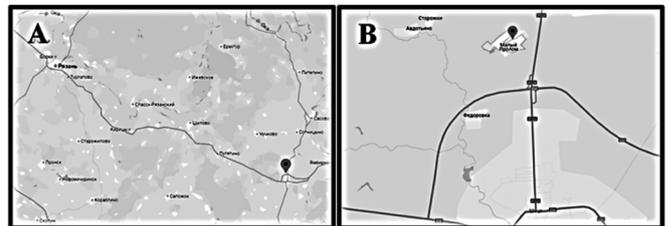


Рис. 3. А — Карта Рязанской области; В — Карта Шацкого района с указанием местоположения карьера «Малый Пролом»

Московская область. «Варавинский овраг» — государственный природный заказник регионального (областного) значения Московской области, целью которого является сохранение ненарушенных природных комплексов, их компонентов в естественном состоянии. Он расположен на территории сельского поселения Лозовское Сергиево-Посадского городского округа на расстоянии 0,8 км к северо-востоку от деревни Варавино на севере Московской области. Здесь геологический разрез верхнемеловых отложений представлен сеноманскими песками Яхромской свиты (нижний сеноман) и Ляминской свиты (верхний сеноман) и песками, алевритами и глинами Загорской свиты (коньяк-нижний сантон). Яхромская свита залегает с размывом на Парамонковской свите и сложена мелко-тонкозернистыми желтовато-бурыми и зеленовато-бурыми кварцглауконитовыми песками, с отдельными включениями гравийных хорошо



Рис. 4. А — Карта окрестностей г. Москва; В — Карта территории сельского поселения Лозовское Сергиево-Посадского городского округа с указанием местоположения «Варавинского оврага»

окатанных зерен кварца и желваков фосфорита. В песках (в тяжелой фракции) доминирует эпидот-гранат-дистеновая ассоциация. Мощность свиты составляет до 12 м [Застрожнова О.И. и др., 2016]. Ляминская свита залегает с размывом на Яхромской свите и представлена мелко- и среднезернистыми (до крупнозернистыми) серыми с желтым оттенком кварцево-глауконитовыми песками с фосфоритами веретенообразной формы, в основании с уплощенными гальками фосфоритов. Пески часто сцементированы в песчаники (мощность прослоев 0,3–0,5 м). Мощность свиты составляет до 9 м [Застрожнова О.И. и др., 2016]. По неопубликованным рабочим

материалам В.К. Голубева из отложений «Варавинского оврага» определен сеноманский комплекс зубов акул: *Palaeonacoras volgensis* (Gluck.), *Paraorthocodus recurvus* (Trd.), *Scapanorhynchus cf. raphiodon* (Ag.), *Eostriatolamia subalota* (Ag.), *Synechodus dispar* (Reuss). Кроме того, из этих песков определялись *Entolium orbiculare* (Sow.) и сеноманская *Schloenbachia varians* (Sow.) [Олферев А.Г., Алексеев А.С., 2005].

Систематическая палеонтология

Существуют различные конкурирующие теории филогении *Ornithocheiromorpha*. Наиболее современным и крупнейшим анализом птерозавров на сегодняшний день является филогенетический анализ, проведенный в 2021 году Брайаном Андресом. Он, находясь в высокой степени согласованности со стратиграфией, позволяет распознать различные эволюционные модели внутри надотряда *Pterosauria* [Andres B., 2021].

Но при написании настоящей статьи я пользовалась кладограммой, полученной в 2019 году группой палеонтологов под руководством Родриго В. Пегаса [Pegas R.V. et al., 2019], которая мне видится в значительной степе-

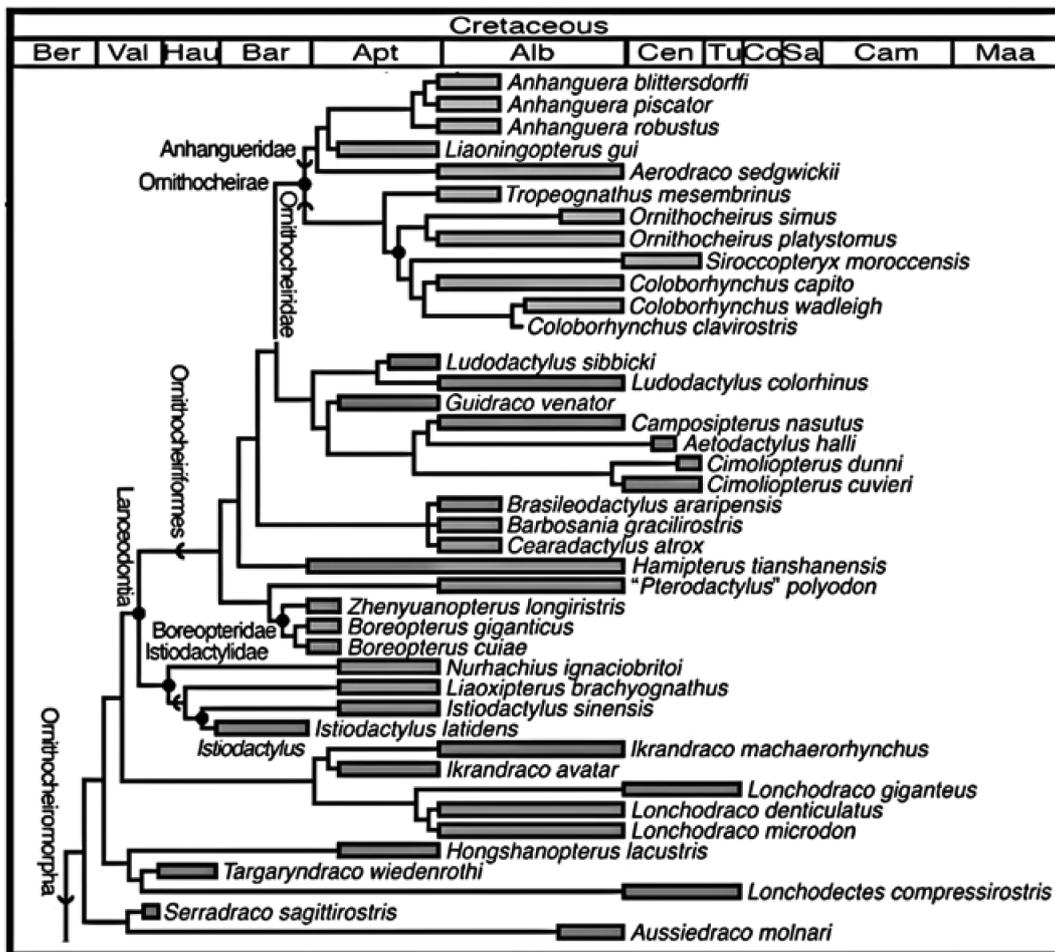


Рис. 5. Фрагмент филогенетического анализа 2021 года, на котором представлена кладограмма *Ornithocheiromorpha*



Рис. 6. Филогенетический анализ 2019 года, на котором представлена кладограмма Ornithocheirae. (Место *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. обозначено рамкой)

- Pterosauria** Kaup, 1834
- Pterodactyloidea** Plieninger, 1901
- Ornithocheirae** Seeley, 1870
- Targaryendraconia** Pegas et al., 2019
- Cimoliopteridae** Pegas et al., 2019
- Aetodactylus** Myers, 2010
- Aetodactylus krestovskiensis** sp. nov., 2024

ни актуальной. Так обширная группа Ornithocheirae разделена на две сестринские клады — Targaryendraconia и Anhangueria, а Targaryendraconia в свою очередь делится на два семейства: Targaryendraconidae, кото-

рое включает Aussiedraco, Barbosania и Targaryendraco, и Cimoliopteridae, которое включает Aetodactylus, Camposipterus и Cimoliopterus.

Aetodactylus — род орнитохейровых птеродактилоидных птерозавров, в первоначальном описании считавшийся возможным родственником рода Boreopterus [Myers T.S., 2010], но последующий кладистический анализ показал, что он тесно связан с родом Cimoliopterus [Myers T.S., 2015].

Этимология Aetodactylus krestovskiensis. Родовое наименование происходит от греческих слов «aetos» — орел, и «dactylos» — палец, что буквально означает —

«орлиный палец». Видовое наименование дано в честь эколого-биологического центра «Крестовский остров», структурным подразделением которого является лаборатория экологии и биомониторинга «ЭФА», на базе которой я проводила исследование, а также в честь Православной христианской веры, так как большинство экземпляров для исследования были обнаружены православным священником — настоятелем храма Петра и Павла иереем Александром Евсюткиным.

Диагноз Aetodactylus krestovskiensis. Орнитохейровый птерозавр с полным отсутствием «клиновидного» гребня, как на верхней, так и на нижней челюстях, с заметными латеральными переднечелюстными расширениями; симфиз нижней челюсти с умеренным сжатием в дорсовентральном направлении; расстояния между альве-

олами вдоль верхней и нижней челюстей относительно постоянные; альвеолы имеют слегка приподнятые альвеолярные воротники, но не имеет приподнятых альвеолярных краев.

Материал и сравнение

Зубы

Зубы — это чаще всего обнаруживаемые и наиболее сохранившиеся остатки птерозавров, так как будучи очень минерализованными они являются наиболее твердой частью их скелета и поэтому устойчивы к разложению и способны сохранять свои первоначальные качества. Они состоят из дентина и покрыты эмалеподобной тканью.

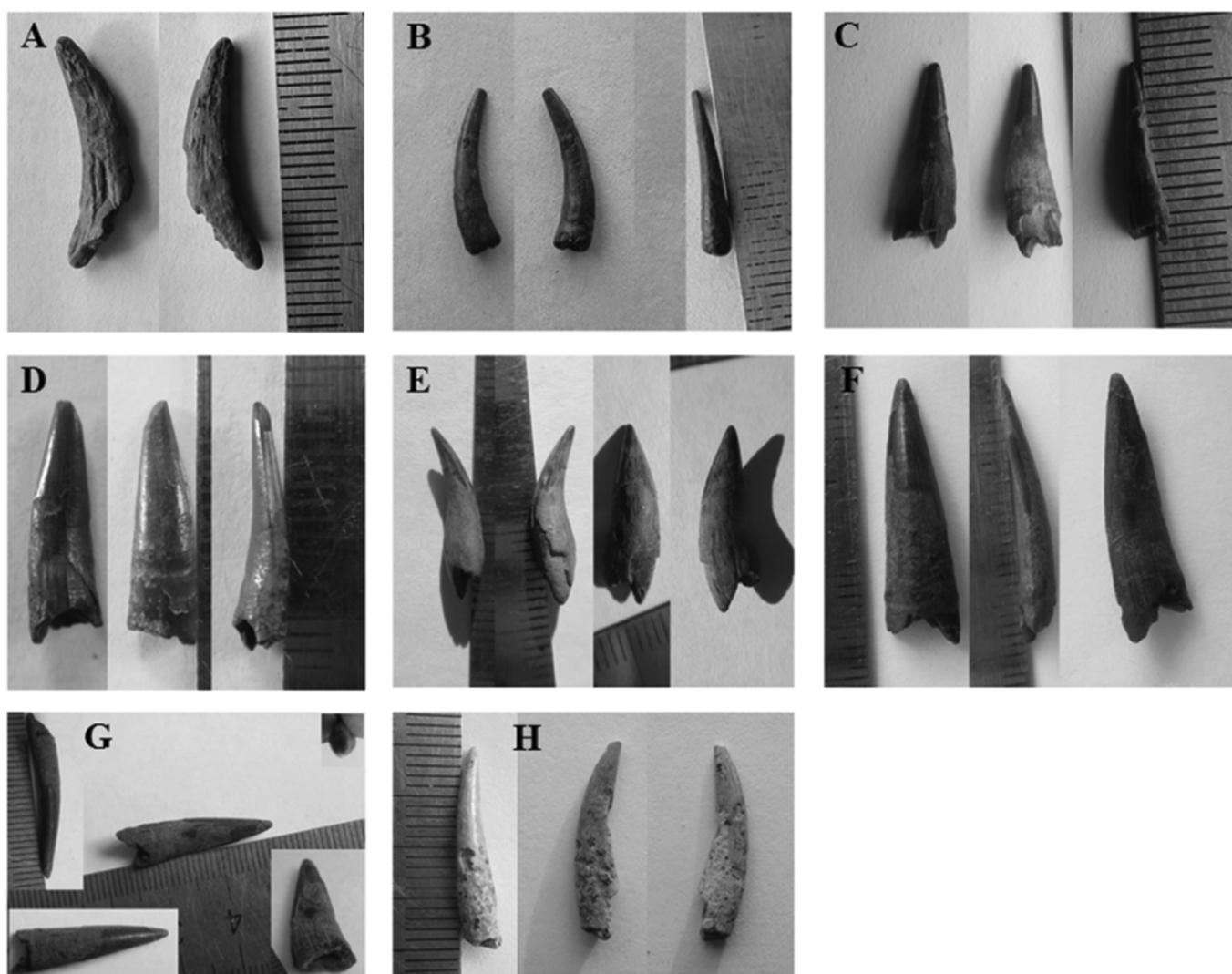


Рис. 7. Зубы птерозавров *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (экземпляры из коллекции настоятеля храма Петра и Павла иерея Александра Евсюткина (село Отьясы Сосновский район Тамбовской области): А — карьер вблизи села Рудовка Гавриловского района Тамбовской области; В, С, Е — карьеры вблизи села Свищевка Кирсановского района Тамбовской области; D, G — карьеры вблизи села Иноковка Кирсановского района Тамбовской области; F — карьер вблизи села Федоровка Кирсановского района Тамбовской области; H — карьер «Малый Пролом» в Шацком районе Рязанской области. (Фотографии размещаются с разрешения правообладателя А. Евсюткина)



Рис. 8. Зубы птерозавров *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (экземпляры из коллекции аспиранта РХТУ им. Д.И. Менделеева «Биотехнология» Дмитрия Суворова (г. Москва): А, В — «Варавинский овраг» Московская область. (Фотографии размещаются с разрешения правообладателя Д. Суворова)

Все исследуемые зубы птерозавров, описываемые в настоящей статье, представляют собой коронки с отломанным корнем и достаточно большой пульпарной полостью. Размеры (максимальная высота сохранившейся части коронки): 15–24 мм (карьеры в окрестностях сел Рудовка, Свищевка, Иноковка, Федоровка Тамбовской области); 12–23 мм («Варавинский овраг» Московская область); 13–25 мм (карьер «Малый Пролом» Рязанская область). Форма коронок конусовидная и имеет значительное лабиолингвальное уплощение, их лингвальная (внутренняя) сторона вогнутая, а лабиальная (внешняя) сторона — выпуклая.

Все исследуемые зубные коронки представлены двумя морфотипами, связанными с их формой, и как следствие с положением зубов в челюсти. Коронки передних зубов имеют форму близкую к равнобедренному треугольнику с коротким основанием, тогда как коронки задних зубов по форме приближаются к равностороннему треугольнику. Коронки задних зубов заметно меньше передних и у них более выражен изгиб в лабиолингвальном направлении. Коронки передних зубов имеют незначительный S-образный изгиб.

На всех зубных коронках имеется, распространенная почти до их основания, эмалеподобная ткань, которая распределена вдоль переднего и заднего килей. Примерно половина центральной части зубных коронок не имеет эмалеподобного покрытия. Оно здесь занимает только апикальную часть, образуя своеобразный эмалевый колпачок, высота которого меньше на вогнутой (лингвальной) стороне. Эмалеподобная ткань имеет разной степени выраженности правильные продольные трещинки, образующие нечто похожее на струйчатый рельеф. Основания зубных коронок имеют овальную форму.

Группой исследователей Рязанского государственного университета совместно с зарубежными коллегами в 2021 году были описаны коронки зубов птерозавров из отложений Дмитровской свиты Малого Пролома. В их

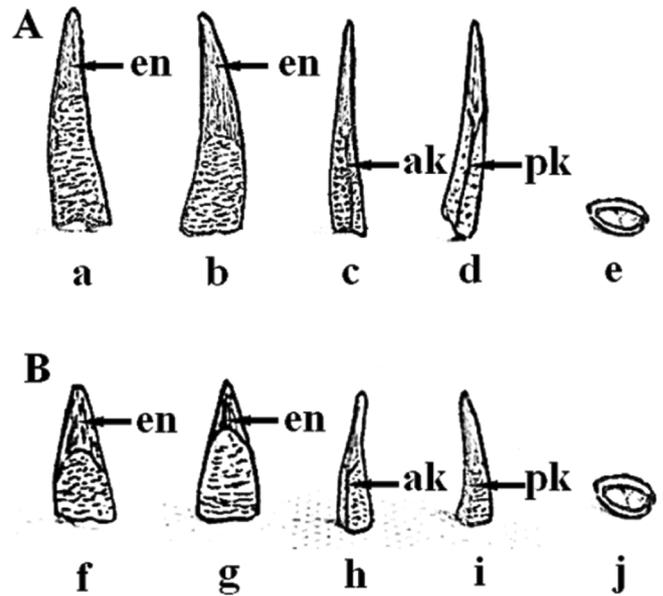


Рис. 9. (Линейный рисунок) Зубы птерозавров *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (А — передние зубы, В — задние зубы): a, f — вид с лабиальной стороны; b, g — вид с лингвальной стороны; c, h — вид с передней стороны; d, i — вид с задней стороны; e, j — основание коронки. (en — эмалеподобная ткань (эмалевый колпачок), ak — передний киль, pk — задний киль)

статье, помимо экземпляров зубов обнаруженных непосредственно участниками группы, также были изучены экземпляры зубов, обнаруженные Шахуриной И. и Корчинским А.Ю.

Обнаруженные ими морфологические признаки в виде тонких коронок, орнаментации из слабых морщин и петлеобразного пришеечного края эмалевых колпачка у исследуемых экземпляров соответствуют зубным морфотипам птерозавров из клады *Ornithocheirae* [Solonin, S.V. et al., 2021a].

Строение зубных коронок с неравномерно распределенной эмалеподобной тканью среди позвоночных животных характерно для надотряда *Pterosauria* [Аверьянов А.О. и др., 2003], причем у *Rhamphorhynchoidea* зубы были более конические, не имели выраженного латерального уплощения, часто шиловидные, с существенно более выраженной асимметрией в расположении и размерах передней и задней эмалевых полосок [Wellnhofer P., 1978]. У *Stenochasmatidae*, таких как *Stenochasma*, зубы были игольчатые, имели в основании круглое поперечное сечение [Knoll F., 2000; Averianov A.O., 2007], а челюсти *Istiodactylidae* обладали тупыми и треугольными зубами [Wang X. et al., 2005; Andres B., Ji Q., 2006].

У *Ornithocheirus simus*, *Tropeognathus mesembrinus* и *Siroccopteryx moroccensis* характерным и общим для

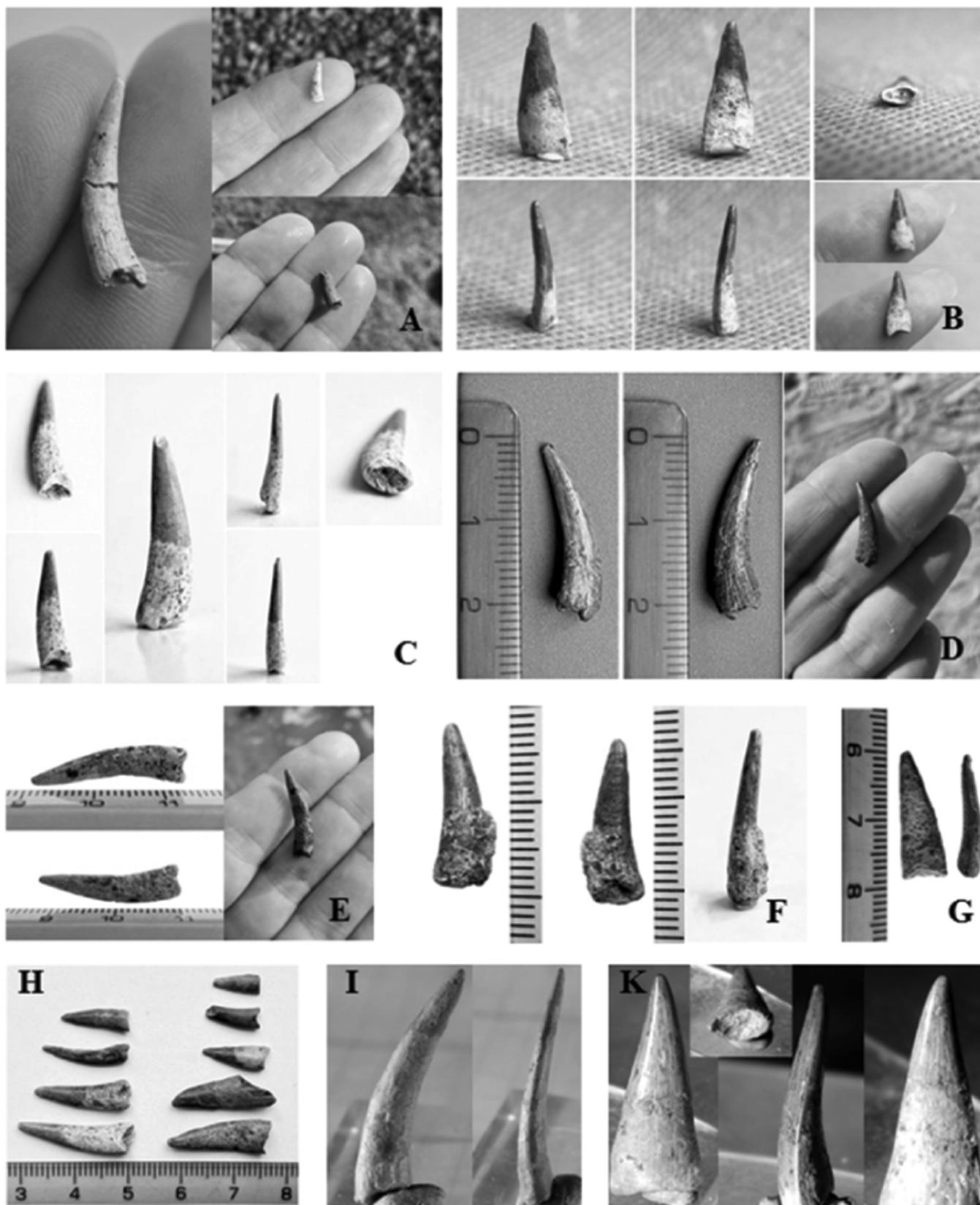


Рис. 10. Зубы птерозавров *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. из карьера «Малый Пролом» в Шацком районе Рязанской области. Экземпляры из коллекций: А–Н — Ирины Шахуриной (г. Сасово Рязанская область); I, К — учителя биологии школы № 1501 г. Москвы Александра Корчинского. (Фотографии размещаются с разрешения правообладателей И. Шахуриной и А. Корчинского)

этих трех видов, является то, что зубы были короткие, прямые и относительно однородные по размеру, чего нет у других орнитохейрид, таких как *Coloborhynchus* и *Anhanguera* [Jacobs, M.L. et al., 2019]. У *Coloborhynchus* было обнаружено, что зубы были гетеродонтными, удлиненными, изогнутыми и клыковидными [Martill D.M., 2015], что похоже на те, что наблюдаются у *Caulkicephalus* [Holgado B. et al., 2019; Holgado B., Pegas R.V., 2020]. У *Lonchodectidae* зубы, как на верхней, так и на нижней челюсти, как правило, небольшие, не различаются по размеру по всей длине челюсти и расположены на приподнятых альвеолярных краях [Аверьянов А.О., 2020]. У *Aetodactylus* зубы были тонкие, заостренные, слегка загнутые назад и сплюснутые с двух сторон, и, судя по размеру зубных лунок, вторая и третья пары зубов были наибольшими, а остальные зубы уменьшались в размере по мере нахождения в пасти [Myers T.S., 2010].

Исследуемые и описанные в настоящей статье экземпляры коронок зубов из Тамбовской, Рязанской и Московской областей обладают идентичными морфологическими признаками. Но таксоны внутри клады *Ornithocheirae*, практически не различаются по строению зубов [Wellnhofer P., 1985; Kellner A.W.A., Tomida Y., 2000; Аверьянов А.О. и др., 2003], поэтому определить точное систематическое положение, основываясь только лишь на морфотипах коронок зубов, не представляется возможным.

Фрагменты челюстей

Челюсти птерозавров несут большое число диагностически значимых морфологических элементов, которые могут служить надежными критериями для таксономической идентификации обнаруженных экземпляров. Хотя признаки, связанные с «клиновидным» гребнем, следует использовать с осторожностью при идентификации видов, поскольку они могут быть связаны со стадией роста или половым диморфизмом [Myers T.S., 2015].

Исследуемые и описанные в настоящей статье фрагменты верхней и нижней челюстей *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. представляют собой: фрагмент симфиза нижней челюсти и фрагмент роострума верхней челюсти, взаиморасположение которых представлено на линейном рисунке реконструкции черепа.

Фрагменты симфиза нижней челюсти

Экземпляр представлен двумя отломками нижней челюсти, размерами 12 x 0,7 мм и 17 x 11 мм, которые при сопоставлении образует единый фрагмент частичного симфиза нижней челюсти с альвеолами. На экземпляре имеются следы эрозии и тафономической деформации. Нижнечелюстная борозда в значительной степени глубокая и узкая, но не образует более менее выраженного

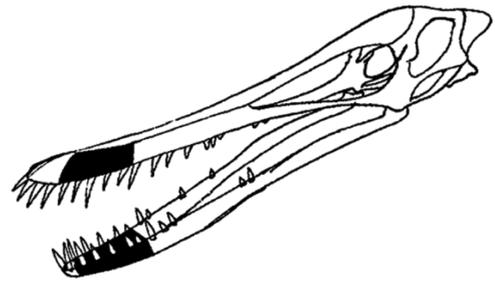


Рис. 11. Реконструкция черепа *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (известные фрагменты костей окрашены в черный цвет)

гребня. Альвеолярные края фрагмента имеют плавное изменение ширины, увеличивающееся в переднем направлении, которое я определяю как переднечелюстное расширение. Альвеолы относительно крупные, расположены близко друг к другу на возвышении по отношению к дорсальному краю нижней челюсти, практически не образуя промежутков, что указывает на передний конец нижней челюсти. Они имеют приблизительно одинаковый диаметр (0,4 мм) без значительных вариаций в размере и равномерное распределение, переднелатерально направлены, что свидетельствует о росте зубов вперед и в сторону. При виде спереди большой отломок имеет утолщение, свидетельствующее о расширении на кончике нижней челюсти, которое имеет наибольшую ширину на уровне третьей пары альвеол. Передний конец нижнечелюстного симфиза умеренно сжат с боков. На описываемом экземпляре нижней челюсти нет «клиновидного» гребня.



Рис. 12. Фрагменты симфиза нижней челюсти *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (карьер вблизи села Свищевка Кирсановского района Тамбовской области).

Экземпляры из коллекции настоятеля храма Петра и Павла иерея Александра Евсюткина (село Отъясы Сосновский район Тамбовской области). Фотографии размещаются с разрешения правообладателя А. Евсюткина

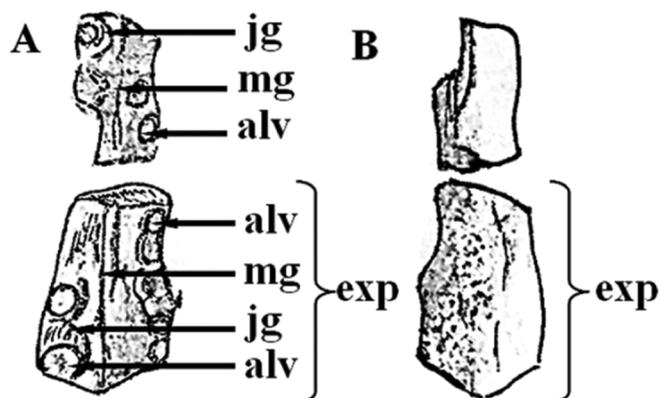


Рис. 13. Линейный рисунок фрагментов симфиза нижней челюсти *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (А — дорсальная поверхность, В — вентральная поверхность): alv — альвеола; mg — нижнечелюстная (срединная) борозда; jg — альвеолярный воротник; exp — переднечелюстное расширение

Фрагмент роострума верхней челюсти

Экземпляр представляет собой отломок кончика верхней челюсти, размерами 14 x 0,6 мм, с альвеолами. На экземпляре имеются следы эрозии. Небный гребень умеренно выражен с хорошо обозначающимися небными валиками в передней части. Передний конец небного гребня, как это можно установить на данном экземпляре, достигает уровня третьей пары альвеол. Альвеолы относительно крупные, расположены на возвышении по отношению к небу, и имеют примерно одинаковый размер, диаметром около 2 мм. Они расположены на одинаковом друг от друга расстоянии приблизительно равном



Рис. 14. Фрагмент роострума верхней челюсти *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (карьер вблизи села Осино-Гай Гавриловского района Тамбовской области).

Экземпляр из коллекции настоятеля храма Петра и Павла иерея Александра Евсюткина (село Отыясы Сосновский район Тамбовской области).

Фотографии размещаются с разрешения правообладателя А. Евсюткина

их диаметру. Они имеют переднелатеральное направление, указывающее на рост зубов вперед и в сторону. Альвеолярные края кончика фрагмента плавно расширяются, образуя определенную степень закругления, которое можно интерпретировать как переднечелюстное расширение, которое имеет наибольшую ширину на уровне третьей пары альвеол. На описываемом фрагменте нет «клиновидного» гребня.

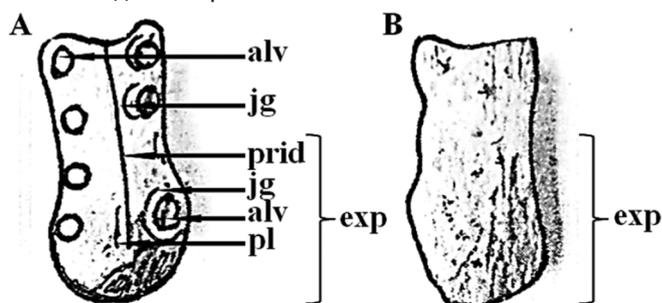


Рис. 15. Линейный рисунок фрагмента роострума верхней челюсти *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. (А — вентральная поверхность, В — дорсальная поверхность): alv — альвеола; prid — небный (срединный) гребень; pl — небный валик; jg — альвеолярный воротник; exp — переднечелюстное расширение

Для верного определения исследуемых экземпляров необходимо провести сравнительный анализ морфологических элементов фрагментов челюстей, с морфологическими элементами челюстей описанных ранее таксонов.

Так у представителей *Ornithocheirus* были относительно узкие кончики челюстей по сравнению с родственными *Coloborhynchus* и *Tropeognathus*, у которых были заметно расширенные «розетки» зубов, а также более развитый «килевидный» гребень по сравнению с *Ornithocheirus*. Зубы *Ornithocheirus* имели вертикальное, а не направленное наружу расположение, что делало его непохожим на родственные виды [Fastnacht M., 2001; Rodrigues T., Kellner A., 2013]. Представители рода *Coloborhynchus* имели вперед и латерально направленные зубы [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2008] и, также как и у родственных *Anhanguera* и *Uktenadactylus*, кончик их морды расширялся в более-менее широкую «розетку». При этом, «розетки» у видов, обычно относимых к *Anhanguera*, были округлыми и ложкообразными, а у *Coloborhynchus* они были крепкими и коробчатými [Jacobs M.L. et al., 2019].

Исследуемые в настоящей статье экземпляры также имеют вперед и латерально направленные альвеолы, но переднечелюстные расширения имеют как на верхней, так и на нижней челюстях.

Coloborhynchus, также как и родственные таксоны, имел «килевидный» гребень на передней части челю-

стей, который был широким и истонченным от основания до верха, а не равномерно тонким как у близких видов. Такого же вида утолщенный гребень был характерен для *Siroscopteryx moroccensis*, и в отличие от родственных видов имел прямой, а не изогнутый гребень, который начинался на кончике морды, а не дистально, как у других видов [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2008]. Он был более высокий, нежели чем у *Anhanguera*, но не настолько значительный как у *Coloborhynchus* или *Tropeognathus* [Mader B.J., Kellner A.W.A., 1999]. *Tropeognathus* имел отчетливые хорошо развитые выпуклые «килевидные» гребни на конце морды, при этом меньший на нижней стороне нижних челюстей [Unwin D.M., 2006]. Однако эти гребни были несколько слабо сформированы по сравнению с более толстыми гребнями черепа других птерозавров, таких как *Ornithocheirus* [Fastnacht M., 2001; Veldmeijer A.J., 2006]. У *Aetodactylus* в отличие от некоторых других *Ornithocheirae*, таких как *Anhanguera*, *Coloborhynchus* и *Ornithocheirus*, отсутствует костяной выступ на нижней челюсти [Myers T.S., 2010].

У исследуемых экземпляров нет «клиновидных» гребней на челюстях, но имеются переднечелюстные расширения.

В исследованиях Родригеса и Келлера для родов *Uktenadactylus* и *Coloborhynchus* выделены диагностически значимые критерии в виде чрезвычайного увеличения второй и третьей пары зубов, а у *Siroscopteryx* — вторая и третья пары зубов больше четвертой [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2008].

У *Ornithocheirus simus* первая пара верхних альвеол была слегка смещена назад от переднего края предчелюстной кости [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013]. У представителей рода *Lonchodracon* в передних отделах верхней и нижней челюстей были сравнительно небольшие, расположенные на возвышении по отношению к небу и дорсальному краю нижней челюсти, альвеолы (до 4 мм в диаметре) [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013], а расстояния между ними были примерно равные их диаметрам [Unwin D.M., 2001]. У *Ornithocheirus polyodon* расстояния между альвеолами были меньше их диаметров. *Ornithocheirus platystomus* и *Ornithocheirus denticulatus* не имели переднечелюстные расширения. У них альвеолы переднего отдела нижних челюстей были без существенных изменений в размерах и располагались на одинаковых расстояниях друг от друга [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013].

У *Camposipterus nasutus* расстояния между альвеолами были неравномерные, расстояние между зубами спереди назад постепенно увеличивалось; вторая и третья пары зубов были косо направлены вбок; передняя часть морды была слегка расширена [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013]. У *Camposipterus sedgwickii* перед-

нее расширение верхней челюсти резко обрывалось позади третьей пары альвеол, которая была значительно крупнее четвертой. У *Camposipterus colorhinus* фронтальное расширение морды было без заметного сужения и хорошо развито, образовывало большую «розетку» для ловли скользкой добычи, такой как рыба. Вторая и третья альвеолы имели большой диаметр, в то время как четвертая была намного их меньше [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013].

У рода *Cimoliopterus* вторые и третьи альвеолы были схожи по размеру и были больше четвертых. Расстояния между альвеолами были неравномерными, они были значительно меньше между альвеолами, расположенными ближе к передней части морды, и имели более широкое разделение между альвеолами ближе к задней [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013; Myers T.S., 2015]. *Cimoliopterus* имели лишь слегка расширенные в сторону кончики морд, в отличие от «ложкообразных» расширений у других таксонов. Небольшое боковое расширение на кончике морды *Cimoliopterus* являлось результатом того, что третья пара альвеол была больше четвертой пары, но оно было развито настолько слабо, что иногда считается отсутствующим [Myers T.S., 2015].

У *Anhanguera* четвертая и пятая пары альвеол имели меньшие размеры, чем третья и шестая [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013; Myers T.S., 2015].

У *Aetodactylus halli* имелось латеральное расширение кончика нижней челюсти, и были относительно постоянные расстояния между альвеолами, которые имели слегка приподнятые альвеолярные воротники, но не имели приподнятых альвеолярных краев, присутствующих у *Lonchodraconidae* [Rodrigues T., Kellner A.W.A., 2013].

У исследуемых экземпляров все альвеолы относительно крупные, расположены на возвышении по отношению к небу и дорсальному краю нижней челюсти, имеют примерно одинаковый размер и равномерное распределение.

Фрагменты трубчатых костей

У птерозавров, для облегчения массы тела в полете, кости имели тонкие, как лист бумаги, стенки, что затрудняет их сохранение в палеонтологической летописи. Также серьезной помехой исследованиям служит то, что зачастую кости птерозавров сохраняются в сплюснутом виде, что осложняет понимание того, как выглядели эти животные. Поэтому, изучение даже фрагментов трубчатых костей птерозавров очень важно не только для регистрации наличия их остатков на определенной территории, но и для глубокого понимания их морфологических особенностей.

Кости птерозавров структурно и гистологически были сходны с костями птиц, поскольку они тонкостенные и преимущественно состояли из фиброламеллярной кости. Но кости птерозавров обладали специальными особенностями, еще не описанными у птиц, такими как «фанерная» ткань [Steel L., 2008]. periostальное отложение уравнивалось эндостальной резорбцией для поддержания тонкостенной трубчатой структуры, но эндостальные структуры, такие как трабекулы и гребни, представляющие собой тонкие костяные распорки [Habib M., 2007], присутствовали по биомеханическим причинам. На хорошо сохранившихся костях птерозавров можно обнаружить эти мелкие структурные детали, но, к сожалению, истирание и биоэрозия в большинстве случаев скрывают эти особенности.

Передние конечности птерозавров из клады Ornithocheirae были пропорционально огромными, примерно в пять раз длиннее их нижних конечностей, при этом более 60 процентов длины крыльев занимали пальцы, что делало их одними из самых длинных, которыми обладали любые Pterodactyloidea [Witton M., 2013].

Описываемые в настоящей статье фрагменты трубчатых костей *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. имеют размеры от 14 x 0,3 мм до 47 x 14 мм. На них хорошо видно, что кости были очень тонкостенные, обладали различными микроархитектурными особенностями, что вероятно позволяло минимизировать риск переломов. На некоторых экземплярах видно, что тонкая костная стенка окружала губчатую ткань, состоящую из трабекул, образуя лёгкую, но очень прочную конструкцию.

Изучение фрагментов ископаемых костей всегда ставит перед исследователями очень важный вопрос: «Какого же размера было вымершее животное?» Касаясь птерозавров, оценить размах их крыльев, основываясь только на отдельных фрагментах костей, особенно, когда отсутствуют достаточные сравнительные данные по полным скелетам, очень трудно, но все-таки возможно.

Для оценки приблизительного размаха крыльев *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. был отобран самый крупный и хорошо сохранившийся фрагмент трубчатой кости, размером 47 x 15 мм, предположительно являвшийся фалангой пальца крыла (WP).

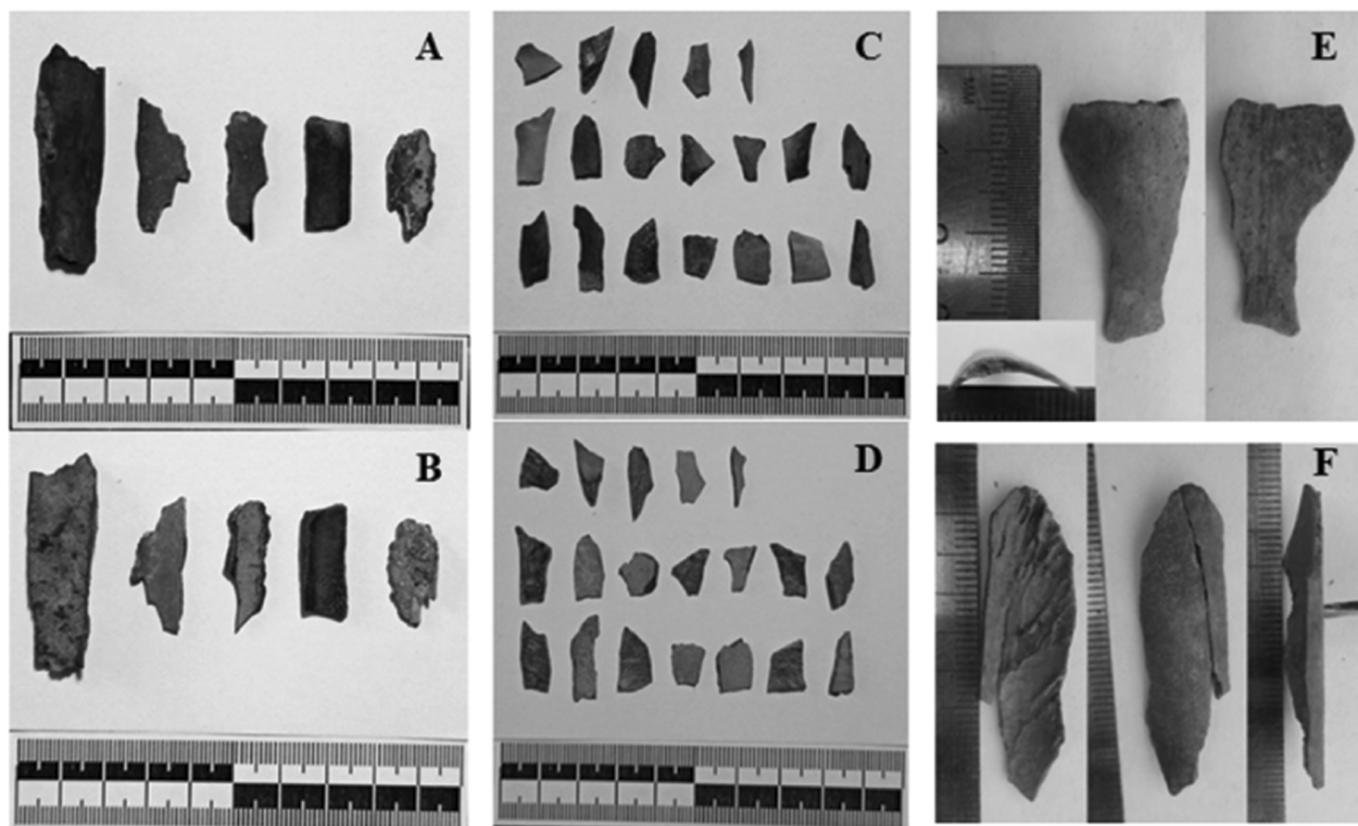


Рис. 16. Фрагменты трубчатых костей птерозавров *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. из карьеров вблизи села Иноковка Кирсановского района Тамбовской области: А–D — экземпляры из коллекций автора Софьи Чудаковой (г. Санкт-Петербург); Е, F — экземпляры из коллекции настоятеля храма Петра и Павла иерея Александра Евсютина (село Отъясы Сосновский район Тамбовской области. (Фотографии размещаются с разрешения правообладателя А. Евсютина). На внутренней стороне некоторых описываемых экземпляров видны остатки гребней и перегородок, укреплявших кость без особого утяжеления

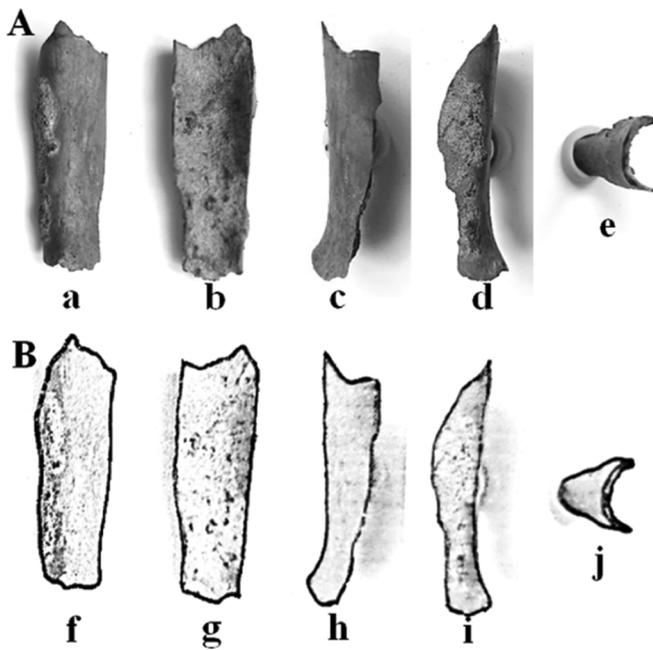


Рис. 17. А — Самый крупный фрагмент трубчатых костей, предположительно фаланга пальца крыла (WP) *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov.

В — Соответствующий линейный рисунок.

Обозначения: a, f — наружная поверхность; b, g — внутренняя поверхность; c, d, h, i — виды с боку; e, j — вид со стороны поперечного сечения

У данного фрагмента трубчатой кости штангенциркулем была измерена толщина костной стенки (t), произведены расчёты внешнего диаметра (D), внешнего радиуса (R) и внутреннего радиуса (r). Значение (r) рассчитывалось путем вычитания толщины костной стенки (t) из значения (R).

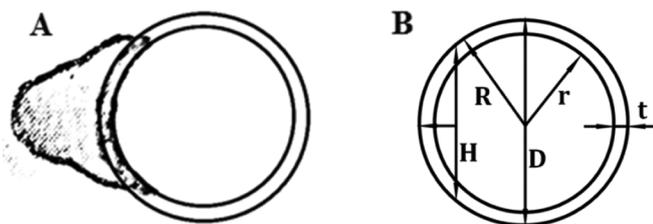


Рис. 18. А — Условная схематическая реконструкция внешней и внутренней окружностей самого крупного фрагмента трубчатой кости *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. В — Обозначения элементов окружностей:

t — толщина стенки фрагмента трубчатой кости;
r — внутренний радиус фрагмента трубчатой кости;
R — внешний радиус фрагмента трубчатой кости;
H — длина хорды, соединяющей точки дуги внешней окружности, образованной краями фрагмента трубчатой кости; h — высота сегмента окружности фрагмента трубчатой кости; D — внешний диаметр фрагмента трубчатой кости

$$D = (L^2/4H) + H$$

Формула расчета диаметра трубчатой кости

Были получены следующие математические величины:

- t — 1,3 мм
- H — 14,0 мм
- h — 5,0 мм
- D — 14,8 мм
- R — 7,4 мм
- r — 6,1 мм

Также были произведены расчеты отношения внешнего радиуса к толщине костной стенки (R/t) и отношения внутреннего радиуса к внешнему радиусу (K). Значение показателя (K) часто используется для количественной оценки внутренней структуры костей [Currey J.D., Alexander R.M., 1985; Cubo J., Casinos A., 2000], а для оценки прочности кости используется значение показателя (R/t). Эти показатели тесно связаны друг с другом, так как оба описывают относительную толщину костей по отношению к их размеру, и один показатель можно рассчитать из другого:

$$K = 1 - \frac{1}{R/t} \leftrightarrow R/t = \frac{1}{1 - K}$$

Были получены следующие математические величины:

$$R/t — 5,7 \quad K — 0,8$$

Математические значения показателей (R/t) и (K) фрагмента трубчатой кости крыла *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. позволяют предположить, что они могут быть информативны для оценки пневматичности и филогенетического положения.

В сравнительных исследованиях крупных птерозавров с современными животными [Currey J.D., Alexander R.M., 1985; Fastnacht M., 2005] данные показатели уже рассматривались в общем биомеханическом смысле, а также в качестве аргумента в пользу того, что крупные птерозавры имели более низкую общую плотность, чем мелкие птерозавры и птицы [Hazelhurst G.A., Rayner J.M.V., 1992]. Но следует отметить, что толщина костной стенки (t) сама по себе не является филогенетически диагностической.

Из сводной таблицы математических величин для орнитохейровых птерозавров, приведенной в докторской диссертации Элизабет Мартин-Сильверстоун [Martin-Silverstone E.G., 2017] можно наблюдать определенные тенденции в таксономическом распределении значений показателей (R/t) и (K), а также оценить размах их крыльев.

Анализируя данные из таблицы, и сравнивая их с полученными в ходе настоящего исследования показате-

лями, можно сделать выводы, что предположительный размах крыльев (*S*) *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. находится в пределах 5,5 метров.

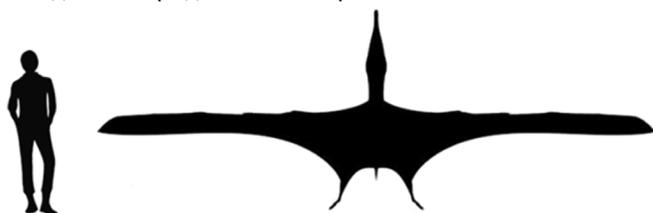


Рис. 19. Оценка размаха крыльев *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. в сравнении с человеком

Необходимо отметить, что низкое значение показателя (*R/t*) свидетельствует о более высоком соотношении прочности на сжатие по сравнению с прочностью на изгиб [Fastnacht M., 2005], что в свою очередь свидетельствует об их приспособленности к жизни на земле [Witton M.P., 2008]. Отсюда следует вывод, что птерозавры в пределах данного размерного класса с более низкими значениями показателей (*R/t*) проводили больше времени на земле, чем их сородичи с высокими показателями (*R/t*).

Они могли оптимально выдерживать удары, сжимающие силы и изгиб, необходимые для животных, живущих на вершинах скал, которые часто взлетают и приземляются, в отличие от птерозавров, которые были адаптированы для жизни в длительных полетах и полностью оптимизированы для выдерживания изгибающих и скручивающих сил.

Обсуждение и выводы

На указанных территориях, где были обнаружены описываемые морфотипы зубов птерозавров, другие отличающиеся от них неизвестны. Поэтому, я, с определенной долей уверенности, весь палеонтологический материал, изучаемый в настоящей статье, определяю, как принадлежащий к одному таксону — *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov.

Модифицированный диагноз для птерозавров из клады *Ornithocheirae* представлен только для верхней челюсти, а для нижней челюсти утверждается только то, что нижнечелюстные зубы и симфиз демонстрируют сходные морфологические модели с рострумом [Unwin D.M., 2003]. У *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. не сохранилось полных экземпляров, как верхней, так и нижней челюстей, но я уверенно отношу его к кладе *Ornithocheirae* на основании переднечелюстных расширений рострума и нижнечелюстного симфиза, характерных морфологических признаков коронок зубов, а также относительных показателей трубчатых костей. К кладе

Targaryendraconia я его отношу на основании узкой морды, заканчивающейся выступающими вперед и в сторону зубами, а также следующих синапоморфий [Pegas R.V. et al., 2019]: передний конец нижнечелюстного симфиза сжат с боков; нижнечелюстная борозда глубокая и узкая; передний конец верхней и нижней челюстей имеет самое широкое значение на третьей паре альвеол. К семейству *Cimoliopteridae* я его отношу на основании следующей синапоморфии [Pegas R.V. et al., 2019]: передний конец небного гребня достигает уровня третьей пары альвеол.

Aetodactylus krestovskiensis sp. nov. демонстрирует родственное сходство с описанным в 2010 году *Aetodactylus halli*, который имеет отличие в виде сильно сжатого в дорсовентральном направлении нижнечелюстного симфиза, меньшего размаха крыльев, который оценивается в 3 метра (9 футов), а также иное палеогеографическое распространение (северо-восточный Техас, США) [Myers T.S., 2010].

Новый таксон установлен на основе аутапоморфии: альвеолы имеют слегка приподнятые альвеолярные воротники, но не имеют приподнятых альвеолярных краев; а также следующего сочетания характеристик: полное отсутствие «клиновидного» гребня на верхней и нижней челюстях, заметные латеральные переднечелюстные расширения, симфиз нижней челюсти умеренно сжат в дорсовентральном направлении, расстояния между альвеолами вдоль верхней и нижней челюстей относительно постоянные.

Обнаружение и описание *Aetodactylus krestovskiensis* sp. nov. является важным открытием в области палеобиологии и палеоэкологии, так как подтверждает, впервые выявленную Ю.Н. Ли [Lee Y.N., 1994], теорию биогеографической связи между птерозаврами фаун Северной Америки и Европы в середине мелового периода, а также является дополнительным доказательством сходства между сообществами птерозавров в Северной Америке, Европе и Северной Африке на протяжении большей части середины мелового периода, несмотря на продолжающееся расширение Северной Атлантики.

Благодарности

Автор выражает отдельную благодарность и признательность за помощь при написании настоящей статьи настоятелю храма Петра и Павла иерею Александру Евсюткину (село Отыясы Сосновский район Тамбовской области), а также поблагодарить аспиранта РХТУ им. Д.И. Менделеева Дмитрия Суворова (г. Москва), учителя биологии школы № 1501 Александра Корчинского (г. Москва) и Ирину Шахурину (г. Сасово Рязанская область).

| Specimen | Taxon | Unwin taxon | Group | Bone | D | R | t | S | R/t | K |
|-----------------|--------------------------------|----------------------|-------------------|------|-------|-------|------|------|------|------|
| AMNH FARB 24444 | " <i>Brasilodactylus</i> " | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WPI | 18.39 | 9.20 | 0.60 | 3222 | 15.3 | 0.93 |
| AMNH FARB 24444 | " <i>Brasilodactylus</i> " | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WMC | 19.16 | 9.58 | 0.69 | | 13.9 | 0.93 |
| AMNH FARB 24444 | " <i>Brasilodactylus</i> " | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | hum | 21.18 | 10.59 | 0.67 | 3222 | 15.8 | 0.94 |
| NHMUK PV R1357 | " <i>Ornithocheirus</i> " | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | hum | 35.97 | 17.99 | 1.17 | 5331 | 15.4 | 0.93 |
| NHMUK PV R39 | " <i>Ornithocheirus</i> " | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | hum | 26.76 | 13.38 | 0.95 | 5042 | 14.1 | 0.93 |
| NHMUK PV R39 | " <i>Ornithocheirus</i> " | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WP? | 23.76 | 11.88 | 1.26 | 5042 | 9.4 | 0.89 |
| AMNH FARB 22555 | <i>Anhangera santanae</i> | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | ulna | 28.38 | 14.18 | 0.83 | 3420 | 17.1 | 0.94 |
| BSPG 1982190/4 | <i>Anhangera santanae</i> | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | ulna | 22.98 | 11.49 | 0.92 | | 12.6 | 0.92 |
| NSM-PV 19892 | <i>Anhangera piscator</i> | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | hum | 32.08 | 16.04 | 1.11 | 4841 | 14.5 | 0.93 |
| SMNK PAL 1133† | <i>Coloborhynchus robustus</i> | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WP2 | 12.31 | 6.16 | 1.45 | 5237 | 4.2 | 0.76 |
| SMNK PAL 1133† | <i>Coloborhynchus robustus</i> | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | ulna | 26.74 | 13.37 | 0.93 | 5237 | 14.4 | 0.93 |
| SMNK PAL 1133† | <i>Coloborhynchus robustus</i> | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | hum | 40.47 | 20.24 | 0.66 | 5237 | 30.7 | 0.97 |
| NHMUK PV R176 | <i>Istiodactylus latidens</i> | <i>Istiodactylus</i> | Ornithocheiroidea | WPI | 19.20 | 9.60 | 0.93 | 3569 | 10.3 | 0.90 |
| NHMUK PV R176 | <i>Istiodactylus latidens</i> | <i>Istiodactylus</i> | Ornithocheiroidea | WPI | 18.98 | 9.49 | 0.83 | 3569 | 11.5 | 0.91 |
| NHMUK PV R3877 | <i>Istiodactylus latidens</i> | <i>Istiodactylus</i> | Ornithocheiroidea | WP | 17.67 | 8.84 | 0.89 | 3895 | 9.9 | 0.90 |
| NHMUK PV R3877 | <i>Istiodactylus latidens</i> | <i>Istiodactylus</i> | Ornithocheiroidea | rad | 7.93 | 3.97 | 0.58 | | 6.8 | 0.85 |
| NHMUK PV R3877 | <i>Istiodactylus latidens</i> | <i>Istiodactylus</i> | Ornithocheiroidea | ulna | 16.91 | 9.46 | 0.64 | 3893 | 14.8 | 0.93 |
| NHMUK OR41637§ | Ornithocheiridae | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WPI | 26.85 | 13.43 | 1.01 | 4891 | 13.3 | 0.92 |
| NHMUK PV R39117 | Ornithocheiridae | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WP2 | 11.22 | 5.61 | 0.68 | 2916 | 8.3 | 0.88 |
| NHMUK PV R49004 | Ornithocheiridae | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WP | 19.78 | 9.89 | 1.53 | 4297 | 6.5 | 0.85 |
| UP WP1§ | Ornithocheiridae | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WPI | 27.66 | 13.83 | 1.21 | 3013 | 11.4 | 0.91 |
| UP WP2§ | Ornithocheiridae | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WP2 | 22.10 | 11.05 | 1.23 | 5583 | 9.0 | 0.89 |
| UP WP3§ | Ornithocheiridae | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WP3 | 14.88 | 7.44 | 1.25 | 5583 | 6.0 | 0.83 |
| NHMUK OR39411§ | <i>Ornithocheirus</i> | Ornithocheiridae | Ornithocheiroidea | WPI | 19.98 | 9.99 | 1.09 | 3723 | 9.2 | 0.89 |
| LACM 50927 | <i>Pteranodon</i> | Pteranodontidae | Ornithocheiroidea | WP | 11.00 | 5.50 | 1.30 | 2578 | 4.2 | 0.76 |
| AMNH FARB 4906 | <i>Pteranodon longiceps</i> | Pteranodontidae | Ornithocheiroidea | WP | 25.59 | 12.80 | 1.02 | 3777 | 12.5 | 0.92 |
| UALVP 24238 | <i>Pteranodon sternbergi</i> | Pteranodontidae | Ornithocheiroidea | WPI | 23.70 | 11.85 | 1.30 | 4259 | 9.1 | 0.89 |

Таблица. Математические величины для орнитохейровых птерозавров, приведенные в докторской диссертации Элизабет Мартин-Сильверстоун, 2017 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аверьянов А.О., Лещинский С.В., Скучас П.П., Резвый А.С. 2003. Зубы птерозавров из нижнего мела России и Узбекистана. Современная герпетология, том 2, стр. 5–11.
2. Аверьянов А.О. 2004. Новые данные о меловых летающих ящерах (Pterosauria) России, Казахстана и Киргизии. Палеонтологический журнал, №4, стр. 73–83.
3. Аверьянов А.О., Курочкин Е.Н. 2010. Новая находка птерозавра в сеномане Поволжья. Палеонтологический журнал, № 6, стр. 94–96.
4. Аверьянов А.О. 2020. Таксономия семейства Lonchodectidae (Pterosauria, Pterodactyloidea). Труды ЗИН РАН, 324 (1), стр. 41–55.
5. Боголюбов Н.Н. 1914. О позвонке птеродактиля из верхнемеловых отложений Саратовской губернии. Ежегодник по геологии и минералогии России, 16 (1), стр. 1–7.
6. Гликман Л.С. 1953. Верхнемеловые позвоночные окрестностей Саратова. Предварительные данные. Ученые записки СГУ, т. 38, стр. 51–54.
7. Друцкой С.В., Фадеева Л.И. 2001. Пояснительная записка к геологическим картам четвертичных и дочетвертичных отложений Рязанской области масштаба 1:500000. Межрегиональный центр по геологической картографии, Москва, стр. 57.
8. Еремин А.В. 1998. Геология Тамбовской области: в 2-х частях. Ч. I. Докембрий. Мезозой. Тамбов: Изд. ТГУ им. Державина Г.Р., стр. 112.
9. Застрожнова О.И. (отв. исп.), Кротова-Путинцева А.Е., Лукьянова Н.В., Кириков В.П., Коссовая О.Л., Котляр Г.В., Толмачёва Т.Ю., Евдокимова И.О., Гаврилова В.А., Вукс В.Я., Триколиди Ф.А., Горбачевич Н.Р., Чуйко М.А. (ВСЕГЕИ), Яновский А.С. (ФГУП «ПКГЭ» МПР России), Лаврович О.Н. (ОАО «Геоцентр-Москва»), Спиридонов В.В. (МФ ФГУНПП «Росгеолфонд» ВНИИ «Геосистем»), Самсонов А.В. (ИГЕМ РАН) и др. 2016. Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1000000 (третье поколение), Лист О-37 (Ярославль). Объяснительная записка, Санкт-Петербург.
10. Кривцов В.А., Водорезов А.В., Солонин С.В., Тобратов С.А. 2018. Перспективы создания и использования особо охраняемых природных территорий геолого-геоморфологического значения на территории Рязанской области. Вестник Рязанского государственного университета им. Есенина С.А., № 3, стр. 108–119.
11. Кузьмин А.Н., Кириков В.П., Лукьянова Н.В., Максимов А.В. и др. 2015. Государственная геологическая карта Российской Федерации, Масштаб 1:1000000 (третье поколение). Серия Центрально-Европейская. Лист N-37 (Москва). Объяснительная записка, Санкт-Петербург.
12. Олферьев А.Г., Алексеев А.С. 2005. Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы. Пояснительная записка. ПИН РАН, Москва, стр. 204.
13. Сидоренко А.В. 1971. Геология СССР. Том IV. Центр Европейской части СССР. Геологическое описание. Изд. Недра, Москва, стр. 742.
14. Хожяинов Н.П., Беляев В.И. 1969. Литология сеноманского яруса и закономерности концентрации тяжелых минералов в песчано-алевролитовых породах северо-восточного склона Воронежской антеклизы. Сов. Геология. №3, стр. 13–25.
15. Хозацкий Л.И. 1995. Птерозавр сеномана (поздний мел) Саратова. Вестник СПбГУ, сер. 3., вып. 2., № 10., стр. 115–117.
16. Andres B., Ji Q. 2006. A new species of *Istiodactylus* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Lower Cretaceous of Liaoning, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26, pp. 70–78.
17. Andres B. 2021. Phylogenetic systematics of *Quetzalcoatlus lawsoni* 1975 (Pterodactyloidea: Azhdarchoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 41(sup1), pp. 203–217.
18. Averianov A.O., Kurochkin E.N., Pervushov E.M., Ivanov A.V. 2005. Two bone fragments of ornithocheirid pterosaurs from the Cenomanian of Volgograd Region, southern Russia. *Acta Palaeontologica Polonica*, vol. 50, № 2, pp. 289–294.
19. Averianov, A.O. 2007. Mid-Cretaceous ornithocheirids (Pterosauria, Ornithocheiridae) from Russia and Uzbekistan. *Paleontological Journal*, 41, pp. 79–86.
20. Averianov A.O. 2007. New records of azhdarchids (Pterosauria, Azhdarchidae) from the late Cretaceous of Russia, Kazakhstan and Central Asia. *Nauka*, vol. 41, № 2, pp. 189–197.
21. Averianov A.O. 2012. *Ornithostoma sedgwicki* — valid taxon of azhdarchoid pterosaurs. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 316 (1), pp. 40–49.
22. Bantim R.A.M., Saraiva A.A.F., de Oliveira G.R., Sayão J.M. 2014. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. *Zootaxa*, 3869(3), pp. 201–223.
23. Baraboshkin E.I., Alekseev A.S., Kopaevich L.F., 2003. Cretaceous palaeogeography of the North-Eastern Peri-Tethys. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 196, pp. 177–208.
24. Barrett P.M., Butler R.J., Edwards N.P., Milner A.R. 2008. Pterosaur distribution in time and space: an atlas. *Zitteliana*, pp. 61–107.
25. Buissonje P. H. 1980. *Santanadactylus brasiliensis* nov. gen., nov. sp., a long necked, large pterosaur from the Aptian of Brasil. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B 83, pp. 145–172.
26. Butler R.J., Benson R.B.J., Barrett P.M. 2013. Pterosaur diversity: Untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372, pp. 78–87.
27. Cubo J., Casinos A. 2000. Mechanical Properties and Chemical Composition of Avian Long Bones. *European Journal of Morphology*, vol. 38, № 2, pp. 112–121.
28. Currey J.D., Alexander R.M. 1985. The thickness of the walls of tubular bones. *J. Zool.*, 206, pp. 453–468.
29. Dalla F.V., Ligabue G. 1993. On the presence of a giant pterosaur in the Lower Cretaceous (Aptian) of Chapada do Araripe (northeastern Brazil). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 32(1), pp. 131–136.
30. Elgin R.A., Hone D.W., Frey E. 2011. The Extent of the Pterosaur Flight Membrane. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(1), pp. 99–111.
31. Fastnacht M. 2001. First record of *Coloborhynchus* (Pterosauria) from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of the Chapada do Araripe of Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, 75, pp. 23–36.
32. Fastnacht M. 2005. The first dsungaripterid pterosaur from the Kimmeridgian of Germany and the biomechanics of pterosaur long bones. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50(2), pp. 273–288.
33. Habib M. 2007. Structural characteristics of the humerus of *Bennettazhia oregonensis* and their implications for specimen diagnosis and azhdarchoid biomechanics. *Flugsaurier: The Wellnhofer pterosaur meeting*. Bavarian State Collection for Palaeontology. Munich, p. 16.
34. Hazlehurst G.A., Rayner J.M.V. 1992. Flight characteristics of jurassic and triassic pterosauria: an appraisal based on wing shape. *Paleobiology*, 18, pp. 447–463.
35. Holgado B., Pegas R.V., Canudo J.I., Fortuny J., Rodrigues T., Company J., Kellner A.W.A. 2019. On a new crested pterodactyloid from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula and the radiation of the clade Anhangueria. *Scientific Reports*, 9(1), № 4940, pp. 1–10.
36. Holgado B., Pêgas, R.V. 2020. A taxonomic and phylogenetic review of the anhanguerid pterosaur group *Coloborhynchinae* and the new clade *Tropeognathinae*. *Acta Palaeontologica Polonica*. 65(4), pp. 743–761.

37. Jiang S., Song J., Zhang X., Cheng X., Wang X. 2023. A new pterosaur from the early stage of the Jehol biota in China, with a study on the relative thickness of bone walls. *Heliyon*, 9: e22370.
38. Jacobs M.L., Martill D.M., Ibrahim N., Longrich N. 2019. A new species of *Coloborhynchus* (Pterosauria, Ornithocheiridae) from the mid-Cretaceous of North Africa. *Cretaceous Research*, 95, pp. 77–88.
39. Kellner A.W.A., Tomida Y. 2000. Description of a new species of Anhangueridae (Pterodactyloidea) with comments on the pterosaur fauna from the Santana Formation (Aptian-Albian), northeastern Brazil. *Nat. Sci. Mus. Monogr.*, № 17, pp. 1–135.
40. Kellner A.W.A., Campos D.A., Sayao J.M., Saraiva A.N.A.F., Rodrigues T., Oliveira G., Cruz L.A., Costa F.R., Silva H.P., Ferreira J.S. 2013. The largest flying reptile from Gondwana: A new specimen of *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85(1), pp. 113–135.
41. Knoll F. 2000. Pterosaurs from the Lower Cretaceous (?Berriasian) of Anoual, Morocco. *Annales de Paléontologie*, 86, pp. 157–164.
42. Lee Y.N. 1994. The Early Cretaceous Pterodactyloid Pterosaur *Coloborhynchus wadleighi* from North America. *Palaeontology*, 37(4), pp. 755–763.
43. Leonardi G., Borgomanero G. 1985. *Cearadactylus atrox* nov. gen., nov. sp.: novo Pterosauria (Pterodactyloidea) da Chapada do Araripe, Ceara, Brasil. *Resumos dos comunicações VIII Congresso bras. de Paleontologia e Stratigrafia*, 27, pp. 75–80.
44. Mader B.J., Kellner A.W.A. 1999. A new pterosaur from the Cretaceous of Morocco. *Boletim do Museu Nacional (Rio de Janeiro), Geologia. Nova Série*, 45, pp. 1–11.
45. Martill D.M. 2011. A new pterodactyloid pterosaur from the Santana Formation (Cretaceous) of Brazil. *Cretaceous Research*, 32(2), pp. 236–243.
46. Martill D.M. 2015. First occurrence of the pterosaur *Coloborhynchus* (Pterosauria, Ornithocheiridae) from the Wessex Formation (Lower Cretaceous) of the Isle of Wight, England, 126, vol. 3, *Proceedings of the Geologists Association*, pp. 377–380.
47. Martin-Silverstone E.G. 2017. *Insights into Mass Estimation, Pneumaticity, and Anatomy of Pterosaurs: Implications for Locomotion*. Doctoral dissertation, University of Southampton, pp. 1–259.
48. Myers T.S. 2010. A new ornithocheirid pterosaur from the Upper Cretaceous (Cenomanian–Turonian) Eagle Ford Group of Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 30, № 1, pp. 280–287.
49. Myers T.S. 2015. First North American occurrence of the toothed pteranodontoid pterosaur *Cimoliopterus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35(6), pp. 1–9.
50. Pegas R.V., Holgado B., Leal M.E.C. 2019. On *Targaryendracro wiedenrothi* gen. nov. (Pterodactyloidea, Pteranodontoidea, Lanceodontia) and recognition of a new cosmopolitan lineage of Cretaceous toothed pterodactyloids. *Historical Biology*, 33(8), pp. 1266–1280.
51. Rodrigues T., Kellner A.W.A. 2008. Review of the pterodactyloid pterosaur *Coloborhynchus*. *Zitteliana B*, 28, pp. 219–228.
52. Rodrigues T., Kellner A.W.A. 2013. Taxonomic review of the *Ornithocheirus* complex (Pterosauria) from the Cretaceous of England. *ZooKeys*, 308, pp. 1–112.
53. Ross A.E., Eberhard F. 2011. A new ornithocheirid, *Barbosania gracilirostris* gen. et sp. nov. (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Santana Formation (Cretaceous) of NE Brazil. *Swiss Journal of Palaeontology*, 130(2), pp. 259–275.
54. Steel L. 2008. The paleohistology of pterosaur bone: An overview. *Zitteliana Reihe B: Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Geologie B28(28)*, pp. 109–125.
55. Solonin S.V., Martill D.M., Smith R.E., Vodorozov A.V. 2021a. First occurrence of ornithocheirid pterosaur teeth in the Dmitrov Formation (Santonian) of Ryazan Oblast, Russia. *Cretaceous Research*, 127(60), 104943.
56. Solonin S.V., Vodorozov A.V., Kear B.P. 2021b. Late Cretaceous marine reptiles from Malyy Prolom in Ryazan Oblast, Central Russia. *Cretaceous Research*, 127(60), 104946.
57. Unwin D.M. 1996. The fossil record of Middle Jurassic pterosaurs. Morales M. (ed.). *The Continental Jurassic*. Mus. North. Arizona Bull., vol. 60, pp. 291–304.
58. Unwin D.M., Bakhurina N.N. 2000. Pterosaurs from Russia, Middle Asia and Mongolia. *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, pp. 420–433.
59. Unwin D.M. 2001. An overview of the pterosaur assemblage from the Cambridge Greensand (Cretaceous) of Eastern England. *Fossil Record*, 4(1), pp. 189–221.
60. Unwin D.M. 2003. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. Buffetaut E., Mazin J.M. (eds.), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. The Geological Society of London, London. pp. 139–190.
61. Unwin D.M. 2006. *The Pterosaurs: From Deep Time*. New York: Pi Press, p. 246.
62. Veldmeijer A.J. 2006. Toothed pterosaurs from the Santana Formation (Cretaceous; Aptian-Albian) of northeastern Brazil. A reappraisal on the basis of newly described material Archived 2012–03–17 at the Way back Machine. *Proefschrift Universiteit Utrecht*.
63. Veldmeijer A.J., Meijer H.J.M., Signore M. 2009. Description of Pterosaurian (Pterodactyloidea: Anhangueridae, *Brasilodactylus*) remains from the Lower Cretaceous of Brazil. *Deinsea*, 13, pp. 9–40.
64. Wang X., Kellner A.W.A., Zhou Z., Campos D.A. 2005. Pterosaur diversity and faunal turnover in Cretaceous terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 437, pp. 875–879.
65. Wellnhofer P. 1978. Pterosauria. *Handbuch der Paläoherpetologie*. Teil 19. Stuttgart, p. 82.
66. Wellnhofer P. 1985. Neue Pterosaurier aus der Santana-Formation (Apt) der Chapada do Araripe, Brasilien. *Palaeontographica Abteilung A Band A187 Lieferung 4–6*, pp. 105–182.
67. Wilkinson M.T., Unwin D.M., Ellington C.P. 2006. High lift function of the pteroid bone and forewing of pterosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 273, № 1582, pp. 119–126.
68. Witton M.P. 2008. A new approach to determining pterosaur body mass and its implications for pterosaur flight. *Zitteliana*, B28, pp. 143–158.
69. Witton M.P., Habib M.B. 2010. On the Size and Flight Diversity of Giant Pterosaurs, the Use of Birds as Pterosaur Analogues and Comments on Pterosaur Flightlessness. *PLOS ONE*, 5(11): e13982.
70. Witton M.P. 2013. *Pterosaurs: Natural History, Evolution, Anatomy*. Princeton University Press, p. 51.