

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА  
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

**УЛЬЯХИН АНТОН ВАСИЛЬЕВИЧ**

**МОРФОЛОГИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ PLATYOROSAURUS (AMPHIBIA,  
TEMNOSPONDYLII) ИЗ СРЕДНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ**

1.6.2. Палеонтология и стратиграфия

Научный руководитель:  
кандидат геолого-минералогических наук,  
доцент Кузнецова Татьяна Вячеславовна

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение</b> .....	3
<b>Глава 1. История изучения <i>Platyoposaurus</i></b> .....	9
<b>Глава 2. Материал и методика</b> .....	19
<b>Глава 3. Систематика рода <i>Platyoposaurus</i></b> .....	51
<b>Глава 4. Морфология <i>Platyoposaurus</i></b> .....	60
<b>Глава 5. Изменчивость <i>Platyoposaurus</i></b> .....	78
<b>Глава 6. Гистология <i>Platyoposaurus</i></b> .....	133
<b>Глава 7. Палеоэкология <i>Platyoposaurus</i></b> .....	141
<b>Заключение</b> .....	182
<b>Список литературы</b> .....	184
<b>Объяснение к фототаблицам</b> .....	210
<b>Фототаблицы</b> .....	212
<b>Приложение I. К главе «История изучения <i>Platyoposaurus</i>»</b> .....	217
<b>Приложение II. К главе «Материал и методика»</b> .....	224
<b>Приложение III. Геология и тафономия местонахождений с <i>Platyoposaurus</i></b> .....	232
<b>Приложение IV. К главе «Морфология <i>Platyoposaurus</i>»</b> .....	274
<b>Приложение V. К главе «Изменчивость <i>Platyoposaurus</i>»</b> .....	312
<b>Приложение VI. К главе «Гистология <i>Platyoposaurus</i>»</b> .....	348
<b>Приложение VII. К главе «Палеоэкология <i>Platyoposaurus</i>»</b> .....	354

## ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Platyoposaurus* – гавиалоподобные крупноразмерные (общая реконструируемая длина черепа до 0.7 м; длина тела до 3.5 м) темносpondильные амфибии семейства *Archegosauridae*. Они были широко распространены на территории современной Восточной Европы (Кировская, Оренбургская, Самарская области, республики Коми, Татарстан, Башкортостан) в казанском и уржумском веках средней перми (Ивахненко, 2001).

**Актуальность темы исследования.** Представители рода *Platyoposaurus* исследуются с конца XIX века, и к настоящему времени их морфологические особенности относительно хорошо охарактеризованы и описаны с выявленными чертами сходства и различия между видами в составе рода, а также с прочими представителями семейства *Archegosauridae* (Конжукова, 1955; Губин, 1991). Однако морфологическая и морфометрическая изменчивость элементов скелета и костного матрикса, связанные с ними особенности морфогенеза, предполагаемого индивидуального возраста, индивидуальной вариабельности оставались малоизученными. Спорными и слабо подтвержденными литолого-фациальными особенностями костеносных пород и тафономией являются реконструкции палеоэкологических особенностей и типа адаптации *Platyoposaurus*. В связи с этим было необходимо провести комплексное исследование рассматриваемых архегозавридных амфибий.

**Степень разработанности темы исследования.** До настоящего исследования первые попытки рассмотрения изменчивости *Platyoposaurus* были сделаны Ю.М. Губиным (Губин, 1991). Однако в этих попытках не учитывался массовый черепной материал по *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки. Выводы, касающиеся палеоэкологических особенностей с учетом изменчивости, делались на основании только морфологического и в небольшой степени литолого-фациального анализа без привлечения других методик, в результате были неоднозначными (Ефремов, 1933; Конжукова, 1955; Губин, 1991).

**Цели и задачи.** Целью данной работы является выявление возрастной и индивидуальной изменчивости *Platyoposaurus* по комплексу морфологических и морфометрических данных, установление особенностей палеоэкологии представителей рассматриваемого рода и изменение этих особенностей в онтогенезе. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- 1) детальное изучение морфологии черепа, а также других элементов скелета *Platyoposaurus* с выделением комплекса морфометрических показателей и индексов, в частности, геометрической морфометрии;

2) изучение микроанатомических и гистологических особенностей посткраниальных элементов скелета *P. stuckenbergi*;

Для установления палеоэкологических особенностей с учетом задач 1 и 2, также проводилось:

3) изучение копролитов *P. watsoni*;

4) литолого-фациальный анализ костеносных пород, откуда известны остатки *Platyosaurus*;

5) тафономический анализ остатков *Platyosaurus*.

**Объект и предмет исследования** – объектом исследования послужил костный материал по архегозавридным темноспондильным амфибиям рода *Platyosaurus*. Предметом исследования стали: морфология и морфометрия частей скелета, выявленные на их основе возрастная и индивидуальная изменчивость, микроанатомия и гистология посткраниальных элементов скелета, характеристика копролитов с неперевавшими костными остатками, литолого-фациальные особенности костеносных пород, тафономия костных остатков и палеоэкологические особенности представителей рассматриваемого рода.

**Фактический материал и методы исследования.** Материалом для исследования послужили остатки по четырем видам *Platyosaurus* (*P. rickardi* Twelvetrees, 1880, *P. stuckenbergi* Trautschold, 1884, *P. watsoni* Efremov, 1933, *P. vjusckovi* Gubin, 1989), а также остатки неопределенных до вида *Platyosaurus* sp. из коллекций Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) №№ 49, 97 (Медный Рудник), 104В, 161, 164, 272, 273, 294, 1955, 2250, 3968, 2255, 4275, 4276, 4452, 4648, 5021, 5392 («Семигорье»), 5598, а также коллекции Казанского (Приволжского) федерального университета (КФУ) № 1044/П 637 в количестве 186 экз. Из них 80 экз. – краниальные элементы, являющиеся первостепенными для поставленных задач. В качестве дополнительного материала использовались копролиты *P. watsoni* в количестве 4 шт. из местонахождения Шихово-Чирки, гистологические шлифы бедренных костей и гипоцентров *P. stuckenbergi* и *Dvinosaurus campbelli* в количестве 8 шт., петрографические шлифы костеносных пород в количестве 10 шт.

Используемая в работе методика заключалась в проведении морфологического анализа по различным частям скелета *Platyosaurus*, анализ возрастной и индивидуальной изменчивости по данным костной морфологии разно- и одноразмерных особей, палеогистологический, копрологический, литолого-фациальный, тафономический

анализы. Палеоэкологические особенности *Platyoposaurus* рассматриваются на основании данных по всем приведенным анализам.

**Достоверность научных результатов** достигнута детальностью изученностью многочисленного материала с применением комплексного методологического подхода, фотофиксацией исследованных элементов скелета, в особенности, черепов, приведенных в фототаблицах. Даются перечень всего изученного материала, таблицы с измеренными и рассчитанными морфометрическими показателями и индексами. В тексте работы приводятся геометрические модели для рассмотрения геометрической морфометрии, таблицы, графики и диаграммы по изменчивости, таблица для выяснения инситуности залегания костных остатков, палеоэкологическая матрица для установления вероятностной картины образа жизни. Возможна полная верификация всех выводов, полученных в результате исследования. Основные результаты работы опубликованы в рецензируемых изданиях, входящих в базы данных WoS и Scopus.

**Личный вклад автора.** В рамках поставленных в работе задач автором был полностью просмотрен и подвергнут ревизии материал по *Platyoposaurus*, хранящийся в ПИН РАН и КФУ, а также материал по прочим *Archegosauroida* из коллекций тех же научно-исследовательских заведений. Автор совместно с коллегами из ПИН РАН и Самарского палеонтологического общества участвовал в геологическом изучении и сборе костного материала, в том числе и остатков *Platyoposaurus*, на местонахождениях Аксаково в 2017 г. и Малая Кинель в 2021 г. Также автором была осуществлена препарация нового материала из местонаждений Аксаково, Большой Китяк-2 и старых сборов из Акбатыровского Рудника. Разработаны методики морфометрического анализа, в частности, геометрической морфометрии с введением триангуляционных и тетрамоделей. Предложена новая методика определения экологической адаптации вида – построение палеоэкологической матрицы, основанной на сопоставлении результатов пяти анализов (морфологический, палеогистологический, копрологический, литолого-фациальный и тафономический). Предложена и отработана методика изготовления тонких гистологических срезов и литологических шлифов костеносных пород. Самостоятельно осуществлена фото микро- и макросъемка изученного материала.

**Научная новизна.** В ходе комплексного подхода к исследованию *Platyoposaurus*, впервые выполнено следующее:

- 1) Описаны ранее неизвестные (септомаксиллярная, большеберцовая и малоберцовая кости), даны реконструкции частей скелета *P. watsoni*, а также описан новый

материал из коллекций КФУ, ПИН РАН (сборы из местонахождений Большой Китяк-2, Сентяк и Аксаково).

- 2) Детально рассмотрена возрастная и индивидуальная изменчивость по многочисленным морфологическим и морфометрическим показателям и индексам с использованием геометрической морфометрии для всех частей скелета *P. stuckenbergi*, *P. watsoni*.
- 3) Установлены ранее неизвестные видовые различия представителей рода *Platyoposaurus* как по черепным, так и по посткраниальным элементам скелета, а также различия между известными *Archegosauroida* Восточной Европы.
- 4) Дана микроанатомическая и гистологическая характеристика разноразмерных посткраниальных элементов (гипоцентр, бедренная кость) *P. stuckenbergi*.
- 5) Применен комплексный подход в рассмотрении и уточнении палеоэкологии (особенности палеобиотопов и локомоции, тип и характер питания, биоценотические связи) *Platyoposaurus* с использованием морфологического, гистологического, копрологического, литолого-фациального и тафономического анализов – введена палеоэкологическая матрица.

**Теоретическая и практическая значимость.** Введение моделей для метода геометрической морфометрии, а также целого комплекса морфометрических показателей и индексов, позволяет выявить возможные видовые различия представителей рода *Platyoposaurus* и надсемейства *Archegosauroida*, в частности, по наименее информативным посткраниальным элементам скелета. Результаты изучения возрастной изменчивости позволяют установить характер морфогенеза и определить стадии онтогенетического развития изолированных частей скелета и, соответственно, степень надежности отнесения к роду *Platyoposaurus* и надсемейству *Archegosauroida*. По результатам изучения индивидуальной изменчивости устанавливается степень вариабельности различных частей скелета и связанные с ней проявления морфологических признаков, свойственных предковым или потомковым формам, что позволяет уточнить вероятные филогенетические связи внутри рода и надсемейства в целом. Изучение тафономии дает возможность установить инситуальность захоронения и, соответственно, связь ориктокомплексов с *Platyoposaurus* с местами обитания. Восстановление стадийности и характера захоронения позволяет судить о возможной причине смерти и образе жизни, в частности, при наличии остатков в отложениях характерного генезиса: способности обитать в обстановках с повышенным уровнем солености. Использование палеоэкологической матрицы на основе результатов

исследования палеоэкологических особенностей с использованием нескольких анализов задает степень вероятности в пользу того или иного образа жизни. Все используемые в работе методики актуальны не только для *Platyoposaurus*, но применимы и для изучения других темносpondильных амфибий и тетрапод в целом. Результаты работы могут быть использованы в учебных курсах по палеозоологии позвоночных, методики и техники палеонтологических исследований, палеоэкологии и эволюции сообществ, в обобщающих работах по ископаемым тетраподам.

#### **Основные защищаемые положения**

1. Диапазон варибельности черепа *Platyoposaurus watsoni* по выделенному комплексу морфологических признаков и числу их вариаций различен для разных стадий онтогенеза.
2. Уплотнение шагреневых полей черепа *Platyoposaurus watsoni* в онтогенезе связано с упрочнением покровных костей.
3. Особенности гистологического строения посткраниальных элементов скелета разноразмерных особей полуводного *Platyoposaurus stuckenbergi* указывают на отсутствие выраженных пedomорфных черт, что отличает его от постоянноводного *Dvinosaurus campbelli*.
4. Среди Archegosauridae представители рода *Platyoposaurus* отличаются наибольшим разнообразием по приуроченности к речным и озерно-лагунным палеобиотопам, которые, с учетом тафономических данных, животные сменяли в процессе индивидуального развития.

**Публикации и апробация работы.** Основные положения и результаты исследования изложены в 18 научных работах, основополагающий вклад в которых принадлежит соискателю: 5 статей в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI, в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ, 9 тезисов и 4 статьи в материалах совещаний и иных источниках.

По результатам работы были сделаны доклады на 3 всероссийских и 3 международных конференциях и совещаниях: Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2019 в г. Казань, Палеострат-2020 в г. Москва, Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2020» в г. Москва, LXVII сессия Палеонтологического общества при РАН 2021 г. в г. Санкт-Петербург, XVII Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов 2021 г. в г. Москва, 19th annual Conference of EAVP 2022 г. в г. Беневенто (Италия).

**Структура и объем работы.** Работа имеет объем в 358 страниц: состоит из введения, семи глав и заключения, а также приложения из семи разделов общим объемом 142 страницы. Работа содержит 125 рисунков в тексте, 33 таблицы, 5 фототаблиц. Библиографический список включает 304 источника, из которых 179 на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую признательность научному руководителю Т.В. Кузнецовой и всем сотрудникам кафедры палеонтологии МГУ, а также кафедре литологии РГУНиГ за помощь и поддержку в образовательном процессе и подготовке данной работы. Автор благодарен А.В. Лопатину, М.А. Шишкину, И.В. Новикову, А.Г. Сенникову, В.К. Голубеву, В.В. Буланову, Ю.В. Сучковой, Д.И. Пашенко, А.С. Бакаеву, О.А. Лебедеву, А.В. Лаврову, А.В. Мазаеву, Р.А. Ракитову, Л.В. Зайцевой (ПИН РАН, Москва), П.П. Скучасу, И.Т. Кузьмину (СПбГУ, Санкт-Петербург), Ф. Вицману (Музей естественной истории, Берлин, Германия), О.В. Сивальневой, А.С. Рахматуллиной (РГУНиГ, Москва), Е.Н. Соболевой (ВНИГНИ, Москва), С.В. Наугольных, М.П. Арефьеву (ГИН РАН, Москва), Г.М. Седаевой, Н.А. Пояркову (МГУ), А.В. Иванову (ИГ РАН, Москва; ТГТУ, Тамбов), И.С. Шумову, В.В. Масютину (Вятский Палеонтологический музей, Киров) за оказанную помощь и консультации при подготовке работы. Автор признателен В.В. Силантьеву и Р.Д. Петровой (ГМ им. А.А. Штукенберга КФУ, Казань), Я.А. Попову (Дарвиновский музей, Москва) за предоставленный для исследования материал, Р.А. Гунчину, Ю.В. Зениной, В.П. Морову, А.А. Моровой (Самарское палеонтологическое общество, Самара) за помощь в полевых изысканиях и обнаружении нового материала, а также А.В. Барановой (ВНИГНИ, Москва) за съемку гистологических шлифов. Отдельно благодарю научного руководителя бакалаврской работы А.В. Постникова, а также сотрудников кафедры литологии РГУНиГ: О.В. Постникову, В.Г. Кузнецова, П.В. Флоренского и Л.М. Журавлеву за неоценимый вклад в получение качественного образования геолога-литолога. Также отдельная благодарность И. Когану (ФГА, Фрайберг, Германия) и М. Бельведере (Флорентийский университет, Флоренция, Италия) за помощь в принятии участия в конференции EAVP-2022. Особые слова благодарности приношу всем своим родным и близким друзьям за поддержку и вдохновение на всем этапе написания работы.



## ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ PLATYOSAURUS<sup>1</sup>

История изучения представителей архегозавроидных амфибий рода *Platyosaurus* (=Platyops) начинается со времени промышленного освоения залежей медных руд в пермских песчаниках Приуралья (Naugolnykh et al., 2022).

Расположенная в Александровском, Октябрьском и Курманаевском районах Оренбургской области в бассейне реки Верхней Каргалки Каргалинская группа медных рудников известна еще с эпохи бронзы. Добыча открытым способом ценной на медь руды на территории Каргалинского рудного поля (Каргалинский горнометаллургический район) в Западном Приуралье приходится по археологическим данным, вероятно, уже на ранний бронзовый век (начало IV тыс. до н.э.). Достоверное начало эксплуатации рудников – ямно-полтавкинское время (Черных, Исто, 2002). Нельзя исключать, что именно в эпоху бронзы медеплавильщикам могли попадаться в медистых песчаниках ископаемые кости тетрапод и прочие фоссилизированные остатки, целенаправленное научное изучение которых начнется только в конце XVIII века.

В 1769 году рудники впервые посещает научно-исследовательская экспедиция во главе с И.И. Лепехиным. Первое из достоверных описаний Каргалинских рудников (Иванов и др. 2020, 2021) дано именно им в «Дневных записках». Лепехиным была

---

<sup>1</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. *Naugolnykh S.V., Ivanov A.V., Uliakhin A.V., Novikov I.V.* Paleocological and Depositional Environment of Permian Copper-Bearing Sandstone Fossil Plants and Tetrapod Localities: Records from Bashkortostan and Kargalka River Basin, Orenburg Region, Russia // *Paleontological Journal*, 2022, Vol. 56. No. 11. P. 1538–1555. WoS (1 п.л., личный вклад – 25%, импакт-фактор WoS 0,816).
2. *Иванов А.В., Яшков И.А., Снакин В.В., Новиков И.В., Ульяхин А.В., Дорожко Т.В.* «Маршрутами Оренбургской физической экспедиции И.И.Лепехина по Поволжью и Приуралью в музейном пространстве» – проект выставки к 280-летию со дня рождения выдающегося ученого и путешественника // Ежегодная Всероссийская научная конференция с международным участием «Наука в вузовском музее» к 70-летию со дня основания Музея землеведения. Сборник научных материалов. Москва, 17-19 ноября 2020 г. Москва. 2020. С. 68-70 (0,19 п.л., личный вклад – 16,7%).
3. *Иванов А.В., Наугольных С.В., Новиков И.В., Ульяхин А.В.* Ориктоценоз медистых песчаников Оренбургского Приуралья (бассейн реки Каргалки): тафономические, палеоэкологические и геохимические особенности // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева / Под ред. А.В. Васильева, И.В. Новикова, А.В. Иванова, В.П. Морова и А.И. Файзулина. – Москва – Самара – Тольятти: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН – Институт географии РАН – СамГТУ, 2021. С. 56-58 (0,37 п.л., личный вклад – 25%).

выполнена общая характеристика разреза с элементами тафономических наблюдений, а также дано краткое описание собранных ископаемых, среди которых были древесные остатки и, вероятно, кости пермских тетрапод. Со слов Лепехина костные остатки из Каргалинских рудников представляют собой «две окаменелые кости, которые по наружному виду должны быть кости рогатой скотины. В угловке сих костей видна была засевшая медная руда» (Лепехин, 1770). Интерпретация этих находок может быть различна: от остатков современных костей животных, до человеческих останков (работников рудников) и остатков среднепермских тетрапод, в том числе и темноспондильных амфибий, таких как *Platyosaurus*.

С середины XIX века (1838-1860) начинается изучение медистых песчаников Приуралья отечественными палеонтологами, такими как В. Фишер и Э. Эйхвальд.

Летом 1847 года Ф.Ф. Квален посещает Каргалинские рудники и отмечает, что «...некоторые кости конечностей, особенно из поблизости рек Сакмары и Каргалки достигают замечательной величины, ...» (Qualen, 1847).

Во второй половине XIX столетия (1866-1894) фауна медистых песчаников привлекает внимание таких крупных европейских ученых, как Г. Мейер, Р. Оуэн, В. Твелвтриз, Сили и др., активно участвовавших в изучение рассматриваемой фауны с последующими публикациями.

В 1857 году Г. Мейер описывает коллекцию остатков тетрапод из медистых песчаников, присланную Кваленом без указания местонахождений (Meuer, 1857). В 1860 году в Германии выходит работа Эйхвальда, обобщающая все имеющиеся на тот момент данные об ископаемой фауне России, в том числе, медных рудников Оренбуржья (Eichwald, 1860).

В 1866 году Мейер подготовил большую монографию, посвященную тетраподам медистых песчаников Приуралья с описанием, материалом из германских музеев, утерянных в годы Второй мировой войны (Meuer, 1866).

Первые достоверные находки именно *Platyosaurus* из Каргалинских рудников были сделаны в последней трети XIX века, когда изучении фауны медистых песчаников Приуралья наблюдается заметный спад. Обусловлено это было тем, что в 80-ые годы сама производительность рудников по добыче меди снижается. Находки костей предоставляет на рубеже XIX-XX вв. управляющий Каргалинскими рудниками В.Г. Ямбиков (Ефремов, 1954). Найденный на Рождественском руднике фрагмент черепа без предорбитального отдела был передан суперинтендантом Русской Медной Кампании Т. Рикардом для изучения палеонтологу Уильяму Твелвтризу (Ивахненко, 2001; Benton et al., 2003). На

основании своего краткого описания Твелвтриз выделил новый род и вид, названный в честь Рикарда – *Platyosaurus rickardi* (Twelvetrees, 1880). Череп *P. rickardi*, который хранился в кабинете Рикарда в Оренбурге, впоследствии был утерян и о его судьбе ничего не известно. Представить, как выглядел голотип можно только по графическому изображению вентральной стороны черепа из работы Твелвтриза без каких-либо морфологических деталей. В монографии Ю.М. Губина по рисунку ошибочно определена его дорсальная сторона (Губин, 1991).

Практически в одно время с изучением палеонтологических особенностей медистых песчаников Оренбуржья проводится изучение медных рудников Кировской области. В 1884 году Г.А. Траутшольд описал обнаруженные в медистых песчаниках местонахождения Акбатырвский Рудник (Акбатырово) фрагменты черепа и посткrania нового вида *Platyosaurus*, названного в честь А.А. Штукенберга – *P. stuckenbergi* (Trautschold, 1884). Помимо макроописания костных остатков, Траутшольд впервые рассмотрел микроанатомические особенности покровных элементов черепа, нижней челюсти и зубов *Platyosaurus*. Материал из Акбатырово в последствие вошел в палеонтологическую коллекцию Казанского университета, большая часть которого (около шести десятков экз.) в настоящее время хранится в Геологическом музее им. А.А. Штукенберга и в меньшей степени в ПИН РАН.

К началу XX века Каргалинские рудники практически прекращают разрабатываться и попадают в резерв запасов медной руды (Мусихин, 1999). В 1902 году А.В. Нечаев приводит наиболее полные на начало столетия сведения о Каргалинских рудниках после комплексного исследования и, в частности, сбора остатков флоры (Нечаев, 1902). В 1908 году П.Н. Венюков в ходе экспедиции на рудники находит в отвалах кости тетрапод и передает материалы В.П. Амалицкому (Чудинов, 1983). А.Н. Рябинин оказался одним из последних, кому довелось побывать на еще разрабатывающихся рудниках и собрать материал по тетраподам (Рябинин, 1911). С прекращением целенаправленного изучения палеонтологии Каргалинских рудников начинается их геологическое освоение. Накануне революции Н.Н. Тихонович, возглавляя работы по оценке полезных ископаемых в Оренбуржье в отчете горно-разведочной экспедиции приводит Каргалинские рудники, как основной источник меди в регионе (Тихонович, 1918). В Советское время продолжают работы по инвентаризации и оценке запасов медной руды Каргалинского рудного поля (Поляков, 1925), а также проводится в 1928-33 гг. разведывательное бурение с изучением разреза подрудной, рудной и надрудной частей толщи (Малютин, 1931, 1946).

Наиболее основательные многолетние исследования Каргалинских рудников провел И.А. Ефремов. Им были заново отпрепарированы костные остатки и проведена полная ревизия уже имеющегося во всех научных коллекциях материала. Также им был осуществлен поиск и пересмотр архивных данных по горным работам Оренбургского горного округа, в частности, по итогам изысканий Квалена, с целью поиска утерянным местонахождений (Ефремов, 1931, 1954; Чудинов, 1987). С целью получения нового материала в 1929 году от ПИН РАН начинаются полевые исследования в Оренбуржье, где проводится изучение заброшенных шахт и отвалов. Проводников Ефремова был штейгер К.К. Хренов, работавший на шахтах с 60-ых гг. XIX века. На следующий год Ефремов участвует в работах на рудниках совместно с Каргалинской партией Инцветмета ГГРУ с изучением двух районов медистых песчаников, где ранее находили остатки позвоночных, руководствуясь данными бурения. Следующая экспедиция состоялась в 1936 году с обследованием рудником под пос. Горный. Работы по поиску остатков позвоночных продолжились в 1939 году. За время работ Ефремов отмечает редкость обнаружения костных остатков в отвалах, представленных в основном разрозненным и трудно определяемым материалом (Ефремов, 1931).

В 1932 году И.А. Ефремов переописывает *P. stuckenbergi* (Ефремов, 1932). Позднее им были сделаны первые палеоэкологические выводы об образе жизни *Platyosaurus*. Он выявил связь длинномордых амфибий с пресноводными бассейнами, где они вели активный хищнический образ жизни, охотясь на основную добычу — рыбу (Ефремов, 1933).

Активно проводимые в 30-ые гг. геолого-съёмочные работы позволили открыть немало новых местонахождений с пермской фауной позвоночных, что сыграло существенную роль в понимании эволюции и систематики архегозавроидов.

Так в 1932 году И.А. Ефремовым был описан новый вид *Platyosaurus watsoni* из местонахождения Шихово-Чирики (Кировская обл.), названный им в честь Д. Уотсона (Ефремов, 1932). По черепным остаткам была сделана полная реконструкция дорсальной стороны черепа с уточнением топографии контактов покровных элементов. В Шихово-Чирках остатки *Platyosaurus* впервые были найдены совместно с остатками *Melosaurus*. Впоследствии эта особенность состава ориктоценоза прочих местонахождений, где присутствовала архегозавроидная фауна, будет неоднократно фиксироваться с выделением устойчивой пары двух хищников *Platyosaurus-Melosaurus*.

В 1935 году А.П. Быстров в своей работе, посвященной строению черепа темноспондильных амфибий, рассматривает анатомические особенности строения черепа *P. watsoni*, сравнивает его с *P. stuckenbergi* и делает полную реконструкцию дорсальной стороны с учетом покровной скульптуры (Bystrow, 1935). Спустя два года, Быстров описывает микроанатомическое строение покровных элементов черепа *P. watsoni*, сравнивая его с *Dvinosaurus* и *Venthosuchus* (Bystrow, 1938; Быстров, 1957). В результате было отмечено сходное строение больших каналов базальной части костей и сети анастомозирующих канальцев у первых двух видов. Вплоть до 2021 года палеогистологические исследования посткrania Archegosauridae, начатые Траутшольдом и продолженные Быстровым, не проводились совсем, за исключением очередного упоминания гистологических особенностей черепных костей *Platyoposaurus* sp. (de Buffrenil et al., 2016).

В 1937-38 гг. во время полевых работ на местонахождении Белебей (республика Башкортостан) экспедицией, возглавляемой Н.И. Новожиловым, был обнаружен скелет *P. stuckenbergi* (Новожилов, 1955), который является единственным в своем роде и позволяет максимально детально охарактеризовать скелетную анатомию не только *Platyoposaurus*, но и прочих архегозавроидов, известных чаще по изолированным и реже по сочлененным остаткам (череп и нижняя челюсть).

Во время прохождения XVII Международного геологического конгресса в Москве в 1937 году в экспозиции выставки отдела пермских и триасовых наземных позвоночных выставлялся материал по *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки.

В 1938 году А.П. Быстров охарактеризовал микроанатомическое строение по срезам с покровных элементов черепа на примере вида *P. watsoni*, сравнив его с *Dvinosaurus* и *Venthosuchus* (Bystrow, 1938). На основании строения покровных элементов и их микроанатомического строения Быстров делает выводы о палеоэкологии *Platyoposaurus*, считая представителей рода ксерофильными, являющимися индикаторами засушливого климата в средней перми (Быстров, 1955).

В 1940 году Н.И. Новожилов описывает переданные ему И.А. Ефремовым два фрагмента правой ветви нижней челюсти (№№ ЛГМ/ЧМП 94, 94а), которые он относит к виду *P. rickardi* (Новожилов, 1940). Оба экземпляра были найдены на Рождественском руднике. Однако по данным Ю.М. Губина описанные Новожиловым фрагменты в действительности оказались костями, принадлежащими териодонту (Губин, 1991).

В 1946 году во время Приуральской экспедиции на Каргалинских рудниках работает Б.П. Вьюшков и собирает малочисленный материал из отвалов, в частности, Левского рудника, для ПИН РАН.

В 1955 году Е.Д. Конжукова публикует свою работу, посвященную *P. stuckenbergi*, в которой она рассматривает не описанные в более ранних публикациях особенности морфологии черепа, а также практически не затронутые особенности строения посткраниальных элементов скелета (Конжукова, 1955а). Опираясь не только на черепной, но и на скелетный материал из местонахождения Белебей, Конжукова касается палеоэкологического аспекта *Platyosaurus* и делает выводы о специализации и условиях существования. Ей были существенно дополнены и пересмотрены краткие выводы И.А. Ефремова, связанные с палеоэкологией *Platyosaurus*. Конжукова полагала, что эти темноспондилы были в большей степени сухопутными, нежели водными животными, ссылаясь на отсутствие органов боковой линии, строение слуховой косточки, элементов осевого скелета, бедренной кости и костей стопы, а также на наличие брюшного панциря для защиты при перемещении по суше.

В том же году Б.П. Вьюшковым по результатам исследования местонахождения Малая Кинель (Асекеевский р-н, Оренбургская обл.), открытого в 1938 году геологом В.В. Буцурой, и первых раскопок 1939 года ПИН РАН под руководством Н.И. Новожилова (Ефремов, 1940, 1944; Чепиков, 1946), был охарактеризован состав фауны позвоночных, в том числе темноспондильных амфибий (Вьюшков, 1955). В малокинельском ориктокомплексе Вьюшков выделяет фауну *Platyosaurus* по фрагменту нижней челюсти (экз. ПИН № 272/71) и бедренной кости (экз. ПИН № 272/57). В 1989 году Ю.М. Губин переописывает бедро «*Platyops* sp.» и относит его к новому виду *Platyosaurus vjuschkovi* (Губин, 1989).

В 1956 году Е.Д. Конжукова отмечает находку фрагмента нижней челюсти (экз. ПИН № 570/15) из отложений интинской свиты шешминского горизонта уфимского яруса (интинская фауна тетрапод ранней перми), которую она отнесла к архегозавроиду *Archegosaurus* sp. (Конжукова, 1956). После переизучения этого образца стала очевидным его принадлежность к эриопидам (Губин, 1983, 1984). Тем не менее, в коллекции интинской фауны тетрапод ПИН РАН до сих пор остаются четыре экземпляра (экз. ПИН №№ 570/29-31, 43), определенные, как *Archegosauridae* gen. indet.

С середины XX века и вплоть до 2000-ых гг., серьезных палеонтологических изысканий на территории Каргалинского рудного поля не проводилось. При этом ранее найденный материал неоднократно упоминается и описывается в научных работах. Труд

И.А. Ефремова «Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья», обобщающий все накопленные с конца XVIII века данные по изучению Каргалинских рудников (Ефремов, 1954), стал основополагающим, на который опирались все последующие исследователи, такие как Ю.А. Орлов (Орлов, 1958), Л.П. Татаринов (Татаринов, 1974), П.К. Чудинов (Чудинов, 1983), Ю.М. Губин (Губин, 1988) и М.Ф. Ивахненко (Ивахненко 1995, 1996, 2001). В этой работе Ефремов упоминает фрагмент нижней челюсти *P. rickardi* с Рождественского рудника (ЛГМ/ЧМП №95), который не вошел в описание Новожилова.

В период с 1960-80 гг. делается ряд находок *Platyosaurus*, которые позволили значительно расширить распространение данного рода на территории Восточно-Европейского плаката. В 60-ые гг. на местонахождении Чарли в образце керна (Губин, 1991; Голубев, 1996) и местонахождении Старосейка (Ново-Александровка) (Очев, 1966; Твердохлебова, 1976) были найдены единичные изолированные остатки *Platyosaurus* sp. В 1977 году на местонахождении Божьюдор (республика Коми) обнаружен фрагмент нижней челюсти (Голубев, 1996), а на местонахождении Сурошный Овраг (Оренбургская обл.) фрагмент предорбитальной части черепа с нижней челюстью (Голубев, 1996), похожие на *P. watsoni*. Фрагмент челюсти из Коми на сегодня является наиболее северной находкой *Platyosaurus*.

В 90-ые годы на местонахождении Голюшерма (республика Удмуртия) и на местонахождении Сентяк (республика Татарстан) были найдены единичные фрагментарные остатки *Platyosaurus* sp. Фрагмент челюсти с Сентяка определен только в 2020 году, что позволило достоверно установить присутствие *Platyosaurus* в сентяковском ориктокомплексе.

В 1991 году выходит монография Ю.М. Губина на основании его кандидатской научной работы «Пермские архегозавроидные амфибии СССР» (Губин, 1991; Сенников и др., 2019). В работе приводятся обобщенные, с учетом предыдущих публикаций, результаты исследований *Platyosaurus* по детально разобранным морфологии черепа и посткраниального скелета, восстановленным основным чертам нервной и кровеносной систем головы, а также кратко рассмотренным экологическим особенностям. Ю.М. Губин опроверг точку зрения Е.Д. Конжуковой, сделав диаметрально противоположный вывод, схожий с заключением И.А.Ефремова, согласно которому для *Platyosaurus* был характерен водный тип экологической адаптации и активное хищничество. Рассматривая палеоэкологические особенности *Platyosaurus*, Губин подчеркивал, что эти

темноспондилы имели длинное, сжатое с боков тело, высокий хвост, недостаточно массивные конечности, выступающие в роли «рулей», плохо окостеневающие тазовые кости. Каналы боковой линии на черепе у них все-таки присутствовали, при этом были плохо развиты. Указывалось также и на конвергентное сходство морфологии их скелета со строением водного раннетриасового длиннорылого трематозавра *Afaneramma*. Стоит отметить, что в монографии Губина мало учитывался материал по *P. watsoni*, представленный большой выборкой черепов разной степени сохранности, в связи с чем не были учтены многие аспекты морфологии и связанной с ней изменчивостью.

В 2000 году Ю.М. Губин в совместной с И.В. Новиковым и М.А. Моралесом статье указывал на аномалию в развитии черепа *P. watsoni*, у которого в одном случае отмечался довольно архаичный признак – обособление *intertemporale* в заглазничном отделе черепа (Gubin et al., 2000).

В 2007 году Ф. Вицман в работе, посвященной эволюционному и онтогенетическому развитию дермальных брюшных окостенений у темноспондильных амфибий, описывает морфотип дермальных элементов *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-9) и отмечает аналогичную морфологию для *Sclerocephalus haeuseri*, *Australerpeton cosgriffi* и *Rhinesuchidae* (Witzmann, 2007).

В 2010 году Ф. Вицман с соавторами на основании изучения скульптуры и васкуляризации покровных окостенений базальных тетрапод делают выводы о связи их морфологии с физиологией и образом жизни. По проведенному анализу главных компонент для 47 таксонов, в том числе и для *Platyoposaurus*, был построен график с выделением морфопространств, объединяющих формы со схожим образом жизни. Так *Platyoposaurus* оказались ближе всего к *Callistomordax*, *Cheliderpeton*, *Sclerocephalus* и *Melosaurus* (Witzmann et al., 2010).

В 2013 году Ф. Вицман с соавторами рассматривают врожденные аномалии в позвоночнике у амфибий. На примере двух смежных гипоцентров и невральной дуги (экз. ПИН №164/71), было показано, что плевроцентр между гипоцентрами развит только с одной стороны, как результат нарушения формирования этих парных элементов позвонка еще на эмбриональной стадии развития (Witzmann et al., 2013).

В 2016 году сотрудниками СамГТУ В.П. и А.А. Моровыми в старом песчаном карьере на правом берегу р. Большой Черемшан напротив с. Аксаково в Шенталинском районе Самарской области были найдены первые в регионе остатки пермских тетрапод. Последующие совместные с ПИН РАН полевые работы 2017 года позволили установить аксаковский ориктокомплекс, отнесенный к голюшерминскому фаунистическому



субкомплексу, в котором присутствуют архегозавроидные амфибии, в том числе *Platyrosaurus* sp. (Голубев и др., 2017; Ульяхин, 2019). На сегодня единичные изолированные и фрагментарные кости *Platyrosaurus* sp. из Аксаково находятся между северной и южной группой местонахождений с платиопозавровой фауной, которая требует более детального изучения и обнаружения лучшего по сохранности материала.

В 2020 году в ходе работ палеонтологической экспедиции ПИН РАН в Кировской области в непосредственной близости от местонахождения Большой Китяк-1 было открыто местонахождение Большой Китяк-2, где удалось обнаружить посткраниальные элементы *P. stuckenbergi*.

В том же году на Каргалинских рудниках в районе села Комиссарово работал отряд научно-просветительской экспедиции «Флотилия плавучих университетов», в ходе которой были изучены геологические особенности локальных коренных выходов пород, а также собраны фрагменты оруденелой древесины, при этом остатки тетрапод не были обнаружены (Иванов и др., 2021).

В 2021 году во главе с сотрудниками Вятского палеонтологического музея были осуществлены полевые изыскания на разрабатываемых карьерах (Мокино, Дальний Чирковский), расположенных недалеко от старых заброшенных выработок известняка (местонахождение Шихово-Чирки). В ходе работ было уточнено геологическое строение карбонатной пачки с найденными в ней единичными костными остатками тетрапод, среди которых *Platyrosaurus* не были установлены.

В том же году автором совместно с коллегами из СПбГУ впервые удалось провести палеогистологическое исследование разноразмерных посткраниальных элементов *P. stuckenbergi* и сделать важные выводы о возрастной изменчивости на фоне изменений в строении костного матрикса, а также об индивидуальном возрасте (Ульяхин и др., 2021). В том же году автор опубликовал статью, посвященную изменчивости покровных элементов плечевого пояса *Platyrosaurus* (Ульяхин, 2021).

В 2022 году автором опубликована статья по результатам комплексного исследования палеоэкологии *Platyrosaurus* с привлечением различных методик (Ульяхин, 2022б).

Сборы за два столетия остатков тетрапод на территории Каргалинских рудников впоследствии оказались разделены на множество коллекций. Материалы Квалена по большей части попали в Германию (Берлинский, Зенкенбергский и Штуттгартский музеи) и были уничтожены в годы Второй мировой войны. Сборы Мурчисона были доставлены в Британский музей Лондона. Часть материалов, собранных британской кампанией

увозились в Австралию. В России наиболее богатая коллекция (в основном сборы Квалена) хранилась в Ленинградском горном музее, в музее геологического кабинета ЛГУ и музее Чернышева Санкт-Петербурга, музее геологического кабинета КФУ в Казани, в Пермском естественно-историческом музее, в музее Московского геолого-разведочного института им. Орджоникидзе. Большая часть из них на сегодняшний день находится в ПИН РАН. Коллекция Уральского общества любителей естествознания Екатеринбурга была утеряна (Ефремов, 1954).

К сожалению, на сегодняшний день материал по виду *P. rickardi* из Каргалинских медных рудников недоступен для непосредственного изучения. При полной ревизии коллекции по среднепермским темноспондильным амфибиям Восточной Европы и рассмотрении литературных данных по каргалинской фауне тетрапод удалось установить, что как минимум 8 экземпляров из всех, когда-либо найденных на Каргалинских рудниках относили к роду *Platyorosaurus*. Стоит отметить среди найденных Ефремовым костных остатков в отвалах Кузьминовского рудника в сером плитчатом меденосном мергеле описанный им, как *Platyorosaurus* (Ефремов, 1954) фрагмент позвоночного столба (экз. ПИН № 273/9). находка представлена слитыми позвонками из поясничного отдела, который на самом деле оказалась частью скелета антракозавра, относенного к *Gephyrostegida* fam. indet. (Губин, 1988).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

**2.1. Материал.** Материалом для детального изучения морфологии, изменчивости, тафономии и палеоэкологических особенностей четырех видов *Platyoposaurus* (*P. stuckenbergi*, *P. watsoni*, *P. rickardi*, *P. vjushkovi*), а также неопределенных до вида *Platyoposaurus* sp. стали костные остатки из ПИН РАН №№ 49, 97 (Медный Рудник), 104В, 161, 164, 272, 273, 294, 1955, 2250, 2255, 3968, 4275, 4276, 4452, 4648, 5021, 5392 («Семигорье»), 5598, а также коллекции КФУ № 1044/П 637. Материал представлен нецельноскелетным, краниальным (целые черепа и их фрагменты с прилегающей нижней челюстью и без нее, изолированные как целые, так и фрагментарные черепные элементы), нижнечелюстным (отдельные ветви нижних челюстей, их фрагменты и изолированные как целые, так и фрагментарные нижнечелюстные элементы), а также посткраниальным материалом (изолированные элементы и их фрагменты) в количестве 186 экз. Из них 80 относятся к краниальным элементам, являющихся первостепенными для поставленных задач (табл. 3). Стоит отметить, что черепной материал, достоверно относимый к *P. rickardi* (лектотип, без №) из местонахождения Рождественский Рудник (Каргалинская группа рудников) в настоящее время утерян, поэтому был изучен только на основании графического изображения вентральной стороны черепа (Twelvetrees, 1880) и имеющегося общего описания (Губин, 1991). Прочий материал из Каргалинских рудников – гипсовый слепок с фрагмента посторбитальной части слитых скуловой и посторбитальных костей (экз. ПИН № 294/2-1) и слепок с фрагмента преорбитальной части черепа слитой челюстной и небной костей (экз. ПИН № 294/2-2) из типового местонахождения, фрагмент лобной кости (экз. ПИН № 273/11) и фрагмент дорсального отростка подвздошной кости (экз. ПИН № 273/12) из отвалов Федоровского Рудника, и особенно ядро фрагмента правой ветви нижней челюсти на уровне интеркоронаоида (экз. ЛГМ ЧПМ № 95) из отвалов Каргалинских медных рудников без точной привязки к конкретному местонахождению – можно отнести к *Platyoposaurus* sp., и с большой долей условности к *P. ricardi*.

Для сравнительной морфологии *Platyoposaurus* с прочими *Archegosauroidae* Восточной Европы использовался весь оригинальный по среднепермским темноспондильным амфибиям коллекционный материал ПИН РАН №№ 157, 161, 271, 272, 273, 520, 683, 1758, 1956, 2255, 2793, 3968, 4276, 4312, 4405, 4416, 5548, 5813 и КФУ № 1044/П 637. Помимо прочего использовались литературные источники по всем известным на сегодняшний день *Archegosauridae* (*Archegosaurus decheni*, *A. dyscriton*,

*Prionosuchus plummeri*, *Vageherpeton longignathus*, *Kashmirosaurus ornatus*), материал по которым хранится в зарубежных научно-исследовательских институтах.

Специально для изучения палеогистологии *Platyosaurus* и изменчивости по палеогистологическим данным были использованы тонкие гистологические срезы (табл. 4) посткраниальных элементов (бедро, гипоцентр) *P. stuckenbergi*, происходящих из различных местонахождений одного стратиграфического уровня (уржумский горизонт, зона *Estemmenosuchus uralensis*): дистальный фрагмент мелкой (реконструируемая длина около 80 мм) левой бедренной кости (экз. ПИН, № 49/33) (рис. 1, а) и крупный (ширина 35 мм) гипоцентр (экз. ПИН, № 49/21) (рис. 1, з) из местонахождения Акбатыровский Рудник Малмышского района Кировской области, дистальный фрагмент крупной (реконструируемая длина около 120 мм) правой бедренной кости (экз. ПИН, № 2255/3) из местонахождения Большой Китяк-1 Малмышского района Кировской области (рис. 1, б), фрагмент мелкого (реконструируемая ширина около 25 мм) гипоцентра (экз. ПИН, № 164/1) из местонахождения Белебей Белебеевского района Башкортостана (рис. 1, в).

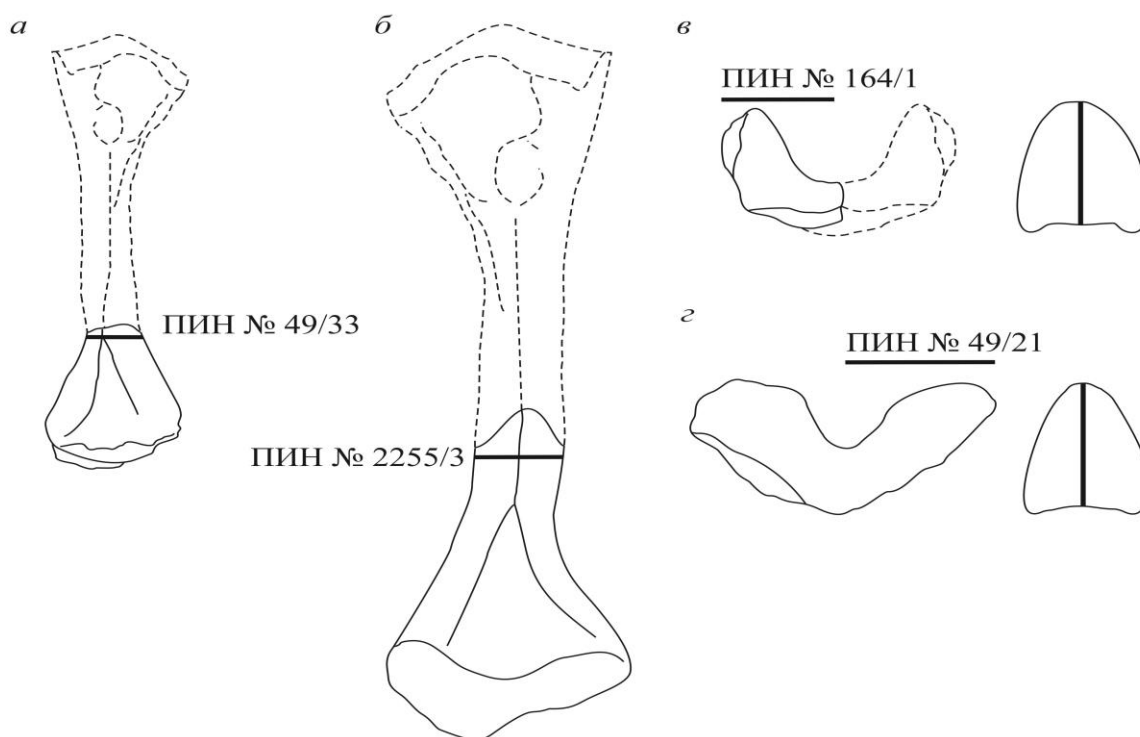


Рис. 1. *Platyosaurus stuckenbergi*, контур мелкоразмерной (а) и крупноразмерной (б) бедренных костей; мелкоразмерного (в) и крупноразмерного (з) гипоцентров с указанием места взятия проб для микроанатомического и гистологического анализов (Ульяхин и др., 2021).

Специально для изучения палеоэкологии *Platyosaurus*, а точнее для установления диеты и уточнения биоценотических связей, использовался материал по копролитам из

местонахождения Шихово-Чирки в количестве четырех шт., с большой долей вероятности принадлежащих *P. watsoni* (рис. 71).

В качестве материала для изучения геологических особенностей местонахождений с фауной *Platyoposaurus*, а также рассмотрения тафономии и палеоэкологии представителей рассматриваемого рода послужили описания геологических разрезов и макроописания костеносных пород с остатками *Platyoposaurus* из литературных источников. Дополнительно для макроописания пород использовались образцы костеносной породы, полученные непосредственно на местонахождениях (Аксаково, Большой Китяк-2), а также с костных остатков, хранящихся в ПИН РАН и КФУ («Семигорье», Сурошный Овраг, Шихово-Чирки, Старосейка, Сентяк, Акбатыровский Рудник, Белебей). Для ряда местонахождений (группа местонахождений Каргалинских рудников, Божьюдор, Чарли, Голюшерма, Большой Китяк-1, Камские Поляны, Малая Кинель) образцы костеносных пород отсутствуют. Для описания микролитологических особенностей и уточнения состава и типа костеносных пород использовался материал по всем имеющимся образцам в виде стандартным петрографических шлифов (табл. 5).

**2.2. Методика.** Используемая в работе методика применялась для морфологического, изучения изменчивости, палеогистологического, копрологического, литолого-фациального, тафономического анализов и, как результат комплексного исследования всего перечисленного – изучение палеоэкологии *Platyoposaurus*.

**2.2.1. Морфологический анализ.** Для изучения морфологии *Platyoposaurus* использовались морфологические и морфометрические показатели, а также графические результаты геометрической морфометрии.

**2.2.1.1. Морфологические показатели.** Одной из основных составляющих морфологического анализа является характеристика выбранных морфологических показателей для каждой исследуемой части скелета *Platyoposaurus*, сравниваемых между собой у разных видов.

**Череп.** Для черепа были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 24-26): общая форма, вытянутость преорбитального отдела, положение скулового изгиба, степень проявления ложкообразного расширения на переднем конце морды, уплощенность черепа, расставленность и положение ноздрей, форма и положение орбит, положение пинеального отверстия, глубина и узость ушных вырезков, характер развития ушной области, характер покровной скульптуры, топография и степень развития каналов боковой линии, особенности срединного субрострального бугорка (*tuberculum subrostrale medium*) на предчелюстной кости, выраженность крыловидного отростка (*processus alaris*)

на скуловой кости, степень развития шишковидного вздутия на дорсальной стороне пластинчатой кости строение и положение гиоидного бугорка (*tuberculum hyoideum*), желоба для нижнечелюстного нерва (*n. mandibularis externum*) на квадратной кости, наличие, расположение и количество вздутий на чешуйчатой кости, форма сошника, положение и морфология желобков на вентральной стороне сошника, строение гребня на дорсальной поверхности вдоль межсошникового шва на сошнике, строение впадины спереди от хоаны сошника, строение небной кости, строение и положение желоба на шовном соединении сошника с небной костью, строение эктоптеригоида, строение височных окон височных ям и небных окон межптеригоидных ям.

**Нижняя челюсть.** Для нижней челюсти были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 98): вытянутость и высота нижнечелюстной ветви, степень развития ложкообразного расширения переднего конца зубной кости, положение заднего края симфиза и характер его выполаживания, форма суставной впадины, строение и степень выраженности ретроартикулярного отростка, строение лингвальной стенки аддукторной ямы, строение арочного гребня (*crista arquata (ca)*) и положение на нем выступа (*torus arquatus (ta)*), топография и морфология мелких отверстий (*fsae, fla, fpp, fsal, fpa, fpi*), морфология и положение заднего меккелева отверстия (*fmp*), передних меккелевых отверстий (*fma I, II*), характер покровной скульптуры, топография и степень развития каналов боковой линии, особенности шовных границ покровных окостенений.

**Озубление.** Рассмотренный отдельно характер озубления черепа и нижней челюсти сводится к описанию дифференцированных по размеру зубов (мелкоразмерные, среднеразмерные, клыки) и шагреневых полей (рис. 27-28). Для зубов учитывались изогнутость, форма сечения основания коронки, положение, частота и морфология на эмалевой поверхности продольных бороздок, степень раскрытости пульпы, особенности складчатого дентина, топография и наклон зубов, их положение друг относительно друга в зависимости от типа, форма клыковой ямки (*fovea dentis*), топография шагреневых полей, строение зубцов с учетом тех показателей, которые выбирались для зубов, типы шагреневых полей по характеру расположения зубцов друг относительно друга.

**Ключица.** Для ключицы были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 30, I): строение краевой области (*area marginalis (amr)*), переднего гребня (*crista anterior (can)*), клейтрумной площадки (*facies cleithralis (fclt)*), мышечной ямки (*fossa muscularis (fm)*), передней пластины (*lamina anterior (la)*), задней пластины (*lamina posterior (lp)*), дорсального отростка (*processus dorsalis (pd)*), переднего выступа (*torus anterior (ta)*).

**Межключица.** Для межключицы были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 30, II): строение ключичной (сочленовной) площадки (al), радиальных желобов на дорсальной стороне (trc). Также и для ключицы и для межключицы учитывались особенности строения покровной скульптуры (рис. 30, III): ячеистая скульптура в центре окостенения (ps), узловые ячейки (nc), радиальные гребни (ar), перемычки (b), бугорки (ls), количество ответвлений I-IV порядков, количество ячеек, количество перемычек.

**Клейтрум.** Для клейтрума были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 104): форма тела клейтрума, строение расширенной дорсальной и древкоподобной частей, строение надключичного отростка (processus supraclavicularis (pscl)), характер и топография скульптуры.

**Скапулоракоид.** Для скапулоракоида были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 104): строение лопаточной части и верхней части, строение и положение валика на латеральной поверхности, прохождение супрагленоидного канала (f. supraglenoidale (fsg)), строение и положение отростка в пределах антеродорсального края гленоидной впадины, степень окостеневания коракондальной части, степень развития бороздок и морщинок на поверхности кости.

**Плечевая кость.** Для плечевой кости были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 105): строение проксимального (epiphysis proximalis (ep)) и дистального эпифизов (epiphysis distalis (ed)), степень окостеневания эпифизарных поверхностей, строение дельтопекторального гребня (crista deltapectoralis (cdp)), эктепикондиллярного гребня (crista ectepicondilaris (cep)), строение широкого дорсального бугорка (processus latissimus dorsi (pld)) на постеродорсальной поверхности.

**Локтевая кость.** Для локтевой кости были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 107, a): строение проксимального (epiphysis proximalis (ep)) и дистального эпифизов (epiphysis distalis (ed)), форма сечения диафиза (diaphysis (d)), степень выраженности постеромедиального гребня диафиза (crista posteromedialis (cp)).

**Лучевая кость.** Для лучевой кости были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 107, б): строение проксимального (epiphysis proximalis (ep)) и дистального эпифизов (epiphysis distalis (ed)), форма сечения диафиза (diaphysis (d)).

**Позвонки.** Позвонки *Platyrosaurus* рассмотрены в соответствии со строением составляющих их трех позвонковых элементов.

Для гипоцентра были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 102, *е, ж*): форма, строение парных окончаний, строение и положение реберной фасетки (parapophysis (pp)), степень окостеневания.

Для плевроцентра были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 102, *з, д*): форма, строение и положение фасетки невральнoй дуги (facies arcusneuralis (fan)), степень окостеневания.

Для невральнoй дуги были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 102, *а-в*): строение остистого отростка (processus spinosus (ps)), верхней площадки остистого отростка (area processus spinosus (aps)), наличие на боковых сторонах рs костных выступов (tubera (tub)), строение и ориентация парных презигапофизов (prezygapophysis (pr)) и презигапофизной сочленовнoй поверхности (pra), постзигапофизов (postzygapophysis (po)) и постзигапофизной сочленовнoй поверхности (poa), поперечных отростков (diapophysis (dp)), строение области невральнoго канала (foramen neurale (fn)).

**Ребра.** Для ребер были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 103): наличие, форма и степень выраженности крючковидного отростка на теле ребра (processus uncinatus (pu)), строение проксимального конца тела ребра, в частности, нижней головки (caput costae (cac)) и верхнего бугорка (tuberculum costae (tc)).

**Подвздошная кость.** Для подвздошной кости были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 106): форма и направленность верхнего отростка (crista dorsalis (cd)), строение дорсального конца cd, в частности, переднего отростка (processus anterior (pa)) и заднего отростка (processus posterior (ppo)) строение и положение вертлужной впадины (acetabulum (ac)), строение и положение надацетабулярного гребня (crista supraacetabularia (csa)).

**Бедренная кость.** Для бедренной кости были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 31): строение диафиза (diaphysis (d)), степень выраженности аддукторного гребня (crista aspera femoris (caf)), строение 4-го трохантера (trochanter tetricus (tt)), строение подколенной ямки (fossa poplitea (fp)) у начала дистального расширения, строение и степень окостеневания проксимального (epiphysis proximalis (ep)) и дистального (epiphysis distalis (ed)) эпифизов, строение межтрохантерной впадины (fossa intertrochanteric (fi)).

**Большая берцовая кость.** Для большеберцовой кости были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 107, *в*): морфология большеберцовой фасетки (ft), топография и морфология гребня сгибателя (cf).



**Малая берцовая кость.** Для малоберцовой кости были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 107, z): морфология интермедиальной фасетки (fi), топография и морфология малоберцового желобка (sf), топография и морфология заднего малоберцового гребня (crf).

**Автоподий.** Для элементов запястья передней конечности использовались следующие морфологические показатели (рис. 108): взаимное расположение элементов (intermedium, ulnare, centralia, distalia) друг относительно друга, форма элементов и их число. Элементы предплюсны не известны.

Для метакарпалей пястья, метатарсалий плюсны и пальцевых фаланг передней и задней конечности использовались следующие морфологические показатели (рис. 108): степень уплощенности, заостренность внутреннего и внешнего краев в области диафиза.

**Дермальные окостенения.** Для дермальных окостенений были выбраны следующие морфологические показатели (рис. 110): топография развития дермальных элементов, характер взаимного расположения дермальных элементов друг относительно друга и образуемых ими рядов, форма отдельно взятых дермальных элементов, характер налегая дермальных элементов, строение вентромедиальной и дорсолатеральной фасеток, строение дорсальной и вентральной сторон.

**2.2.1.2. Морфометрические показатели и индексы.** Для каждого элемента скелета *Platyoposaurus* определялись морфометрические показатели, полученные с помощью простых измерителей (миллиметровая линейка, штангенциркуль) и необходимые в первую очередь для расчета морфометрических индексов.

Каждый морфометрический индекс рассчитывался путем деления одного морфометрического показателя на другой (обычно меньшее на большее) исключительно в рамках одного элемента скелета и выраженный десятичной дробью. Индексы рассчитывались для всех доступных для изучения частей скелета *Platyoposaurus*, необходимые как для установления путем математического сравнения межвидовых различий, так и индивидуальной и возрастной изменчивости. В качестве индексов, наиболее надежно характеризующих межвидовые различия, выбирались те, которые находились в непересекаемых по значениям пределах. Вместе с тем, устанавливались индексы, малоприменимые для надежного межвидового сравнения.

Выбор большого числа морфометрических показателей и индексов обусловлен установлением наиболее важных из них для решения таксономических задач, связанных с наиболее точным определением таксонов. Особенно это важно для наименее морфологически информативных посткраниальных элементов скелета, таких как,

например, гипо- и плевроцентры с учетом топографической изменчивости этих элементов позвонка у одной особи. Также морфометрические показатели и индексы использовались для решения задач по индивидуальной и возрастной изменчивости, рассмотренных ниже.

**Череп.** Для дорсальной стороны черепа были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 2): максимальная длина черепа ( $Lc1$ ), длина черепа по осевой линии ( $Lc2$ ), расстояние между передним краем черепа и центрами орбит ( $Lc3$ ), расстояние между центрами орбит и задним краем заднетеменной кости ( $Lc4$ ), расстояние между передним краем черепа и центрами ноздрей ( $Lc5$ ), расстояние между центрами ноздрей и орбит ( $Lc6$ ), расстояние между центром пинеального отверстия и линией, соединяющей центры орбит ( $Lc7$ ), расстояние между центром пинеального отверстия и задним краем заднетеменной кости ( $Lc8$ ), максимальная ширина черепа ( $Vc1$ ), ширина черепа на уровне середины орбит ( $Vc2$ ), ширина черепа на уровне середины ноздрей ( $Vc3$ ), расстояние между центрами ноздрей ( $Vc4$ ), длина ноздри ( $Ln$ ), ширина ноздри ( $Vc$ ), отношение ширины ноздри к ее длине ( $Kn$ ), длина орбиты ( $Lo$ ), ширина орбиты ( $Vo$ ), отношение ширины орбиты к ее длине ( $Ko$ ), расстояние между центрами орбит ( $Vc5$ ), минимальное расстояние между внутренними краями орбит ( $Vc6$ ), угол схождения орбит ( $Yo$ ), расстояние между отростками таблитчатой кости ( $Vc7$ ), глубина ушной вырезки ( $La$ ), ширина ушной вырезки ( $Va$ ), отношение ширины ушной вырезки к ее длине ( $Ka$ ), расстояние от переднего края ушной вырезки до заднего края черепа ( $Lc9$ ), отношение ширины черепа к его максимальной длине ( $Kc1$ ), общая высота черепа ( $Hc$ ), максимальная высота черепа относительно центра ноздрей левой и правой сторон ( $Hc1$ ), максимальная высота черепа относительно центра орбит левой и правой сторон ( $Hc2$ ), максимальная высота черепа в области затылочного края левой и правой сторон (от конца таблитчатой кости до суставной поверхности) ( $Hc3$ ), отношение общей высоты черепа к его ширине ( $Kc2$ ), длина ложкообразного расширения переднего конца черепа ( $Lc10$ ), ширина ложкообразного расширения ( $Vc8$ ), отношение ширины ложкообразного расширения к его длине ( $Kc3$ ), скуловой изгиб – угол между внешними краями черепа на уровне перегиба в области перехода орбитального отдела к ростральному ( $Ym$ ).

Для вентральной стороны черепа были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 3): длина межптеригоидной ямы ( $Lpt$ ), ширина межптеригоидной ямы ( $Vpt$ ), отношение ширины межптеригоидной ямы к ее длине ( $Kpt1$ ), отношение длины межптеригоидной ямы к общей длине черепа ( $Kp2$ ), длина хоаны ( $Lch$ ),

ширина хоаны (Bch), отношение ширины хоаны к ее длине (Kch), ширина черепа на уровне середины хоан (Bc9).

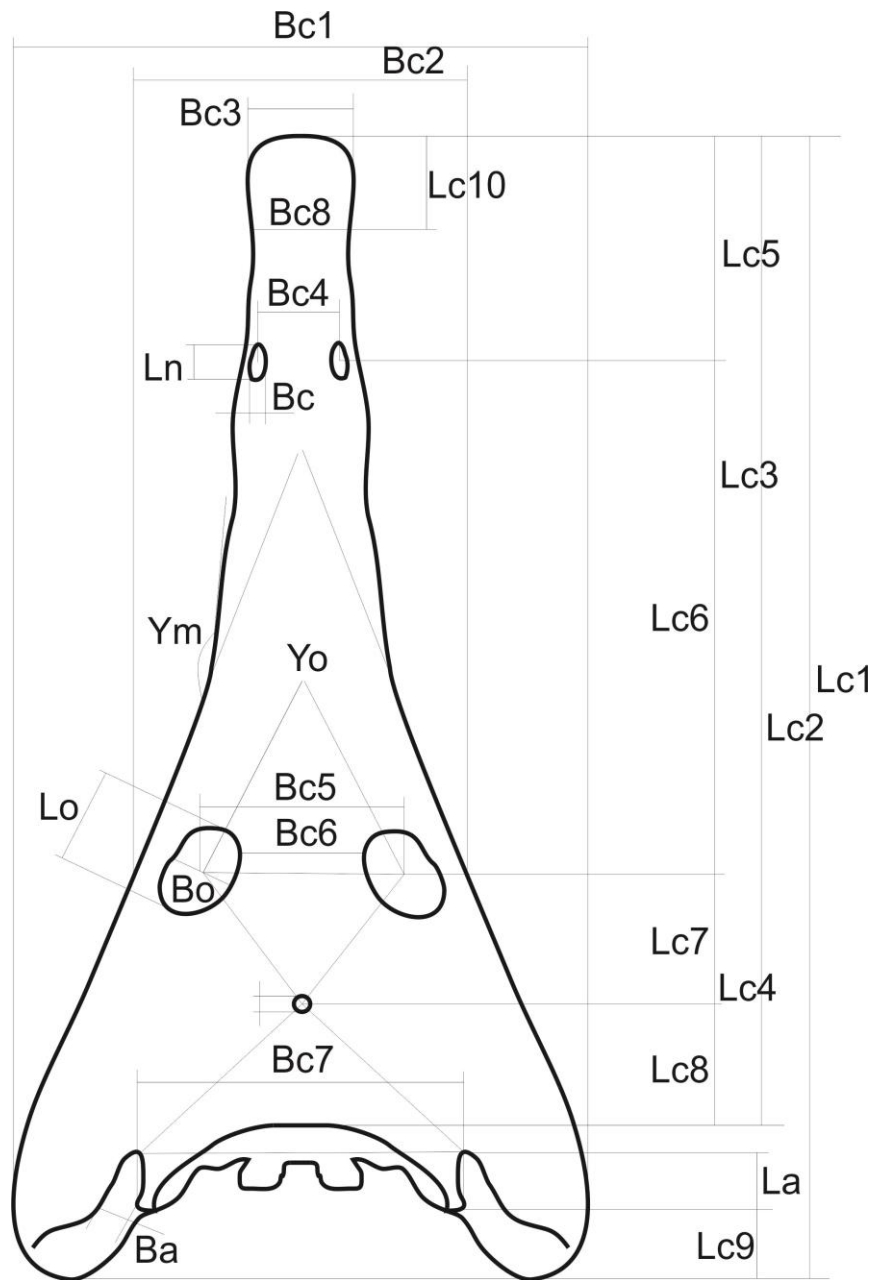


Рис. 2. Морфометрические показатели дорсальной стороны черепа *Platyosaurus*.

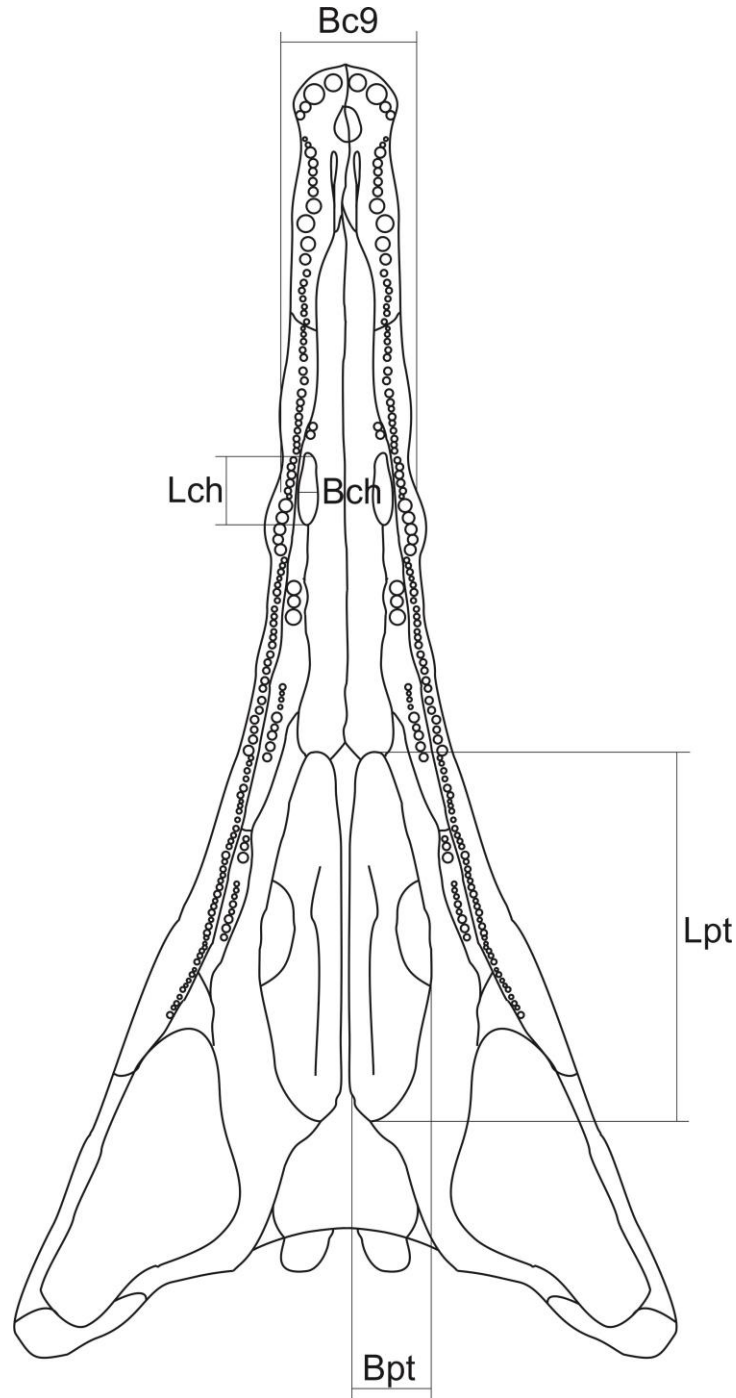


Рис. 3. Морфометрические показатели вентральной стороны черепа *Platyrosaurus*.

**Нижняя челюсть.** Для нижней челюсти были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 4): Максимальная длина челюстной ветви ( $L_m$ ), высота челюстной ветви ( $H_m$ ), отношение общей длины челюстной ветви к ее высоте ( $K_{m1}$ ), длина аддукторной ямы ( $L_{ad}$ ), максимальная ширина аддукторной ямы ( $B_{ad}$ ), отношение максимальной ширины к длине аддукторной ямы ( $K_{ad}$ ), отношение длины аддукторной ямы к длине челюстной ветви ( $K_{m2}$ ), длина суставной поверхности

(Lar1), максимальная ширина суставной поверхности (Bar1), отношение максимальной ширины суставной поверхности к ее длине (Kar1), ширина суставной поверхности в области пережима (Bar2), степень пережима, выраженная отношением Bar2 к Bar1 (Kar2), ангулярный угол (Yan), длина ретроартикулярного отростка (Lr), отношение длины ретроартикулярного отростка в высоте челюстной ветви (Kr), отношение длины суставной поверхности к высоте челюстной ветви (Kar3), минимальная высота предсочленованной кости (Hpr), степень прогибания лингвальной стенки аддукторной ямы, выраженная отношением минимальной высоты предсочленованной кости (Hpr) к высоте челюсти (Km3), длина большого меккелева отверстия (Lfmp), высота большого меккелева отверстия (Hfmp), отношение высоты большого меккелева отверстия к его длине (Kfmp1), отношение длины большого меккелева отверстия к длине аддукторной ямы (Kfmp2), угол между осью суставной поверхности к оси челюстной ветви (Yar), длина лингвальной части суставной поверхности (Lar2), длина лабиальной части суставной поверхности (Lar3), отношение Lar3 к Lar2 (Kar4).

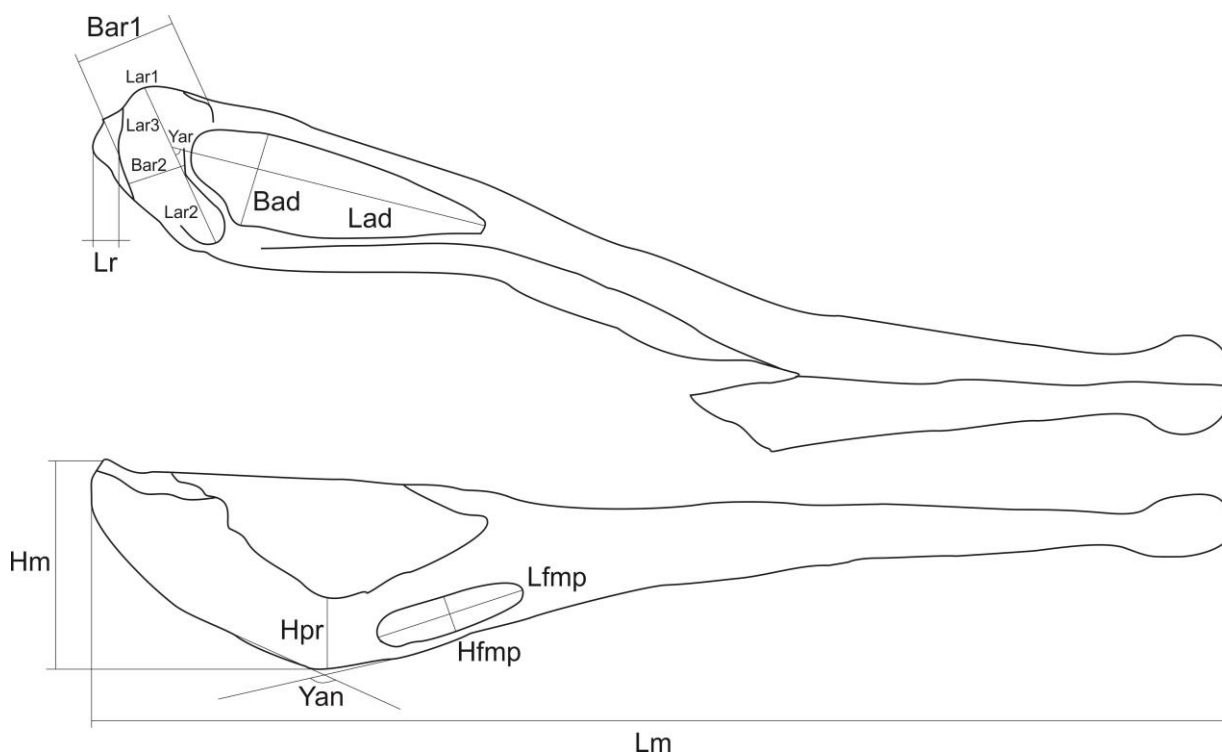


Рис. 4. Морфометрические показатели нижней челюсти *Platyoposaurus*.

**Ключица.** Для ключицы были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис.5, а-в): длина ключичной пластины (Lca), ширина ключичной пластины (Lcb), отношение ширины ключичной пластины к ее длине (Kc), угол тыльного наклона дорсального отростка (Yt), угол латерального наклона дорсального отростка (Yl).

**Межключица.** Для межключицы были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 5, *з*): длина межключицы от заднего края до центра окостенения ( $L_{ia}$ ), ширина межключицы ( $L_{ib}$ ), отношение ширины межключичной пластины к ее длине ( $K_i$ ).

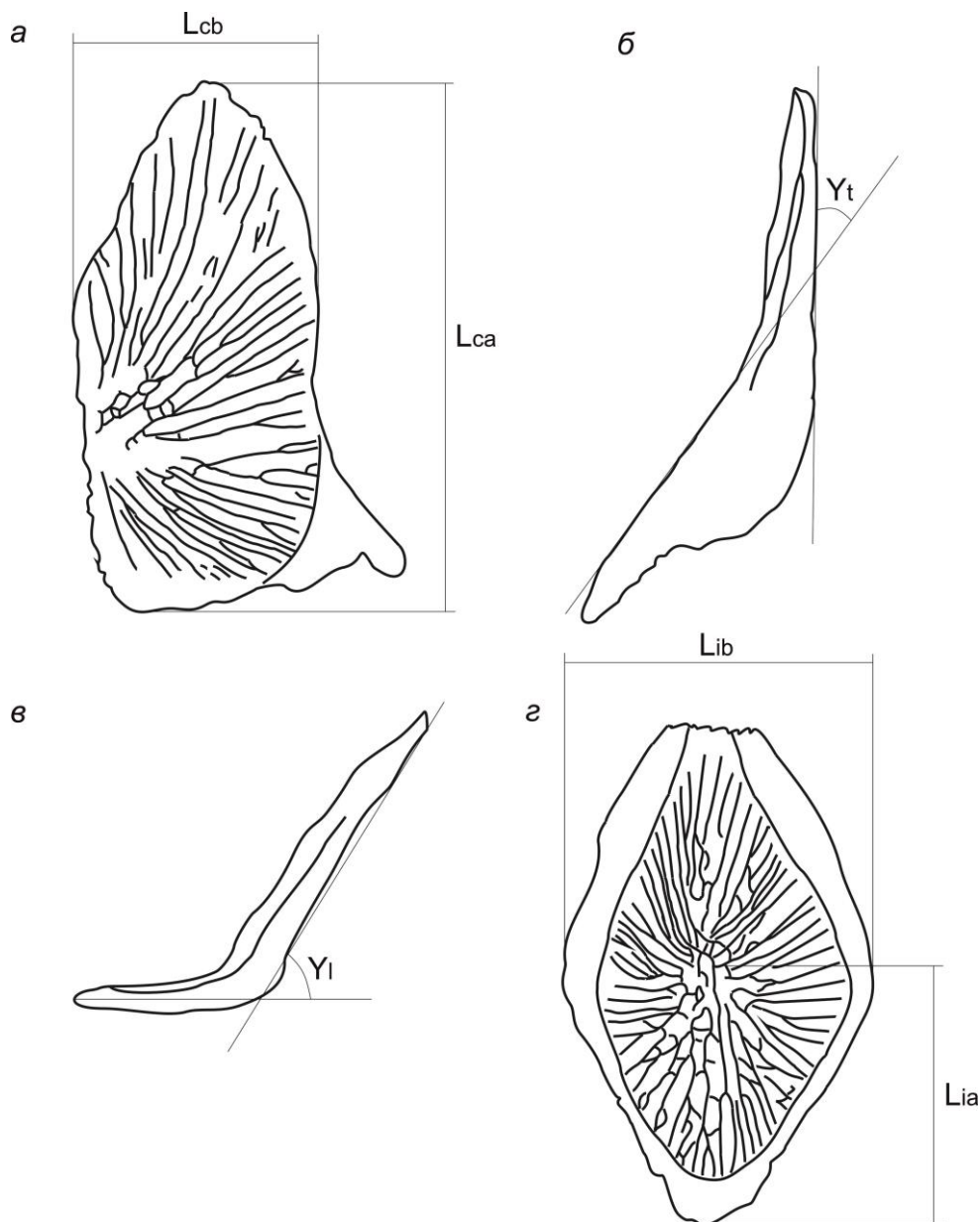


Рис. 5. Морфометрические показатели ключицы (*a-в*) и межключицы (*з*) *Platyrosaurus* (Ульяхин, 2021).

**Плечевая кость.** Для плечевой кости были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 6): длина плечевой кости ( $A_h$ ), ширина диафиза плечевой кости ( $B_d$ ), ширина проксимального эпифиза плечевой кости ( $B_{ep}$ ), ширина дистального эпифиза плечевой кости ( $B_{ed}$ ), отношение ширины диафиза ( $B_d$ ) к

длине (Ah) плечевой кости (Kh1), отношение ширины проксимального эпифиза (Вер) к длине (Ah) плечевой кости (Kh2), отношение ширины дистального эпифиза (Bed) к длине (Ah) плечевой кости (Kh3), угол проксимального расширения плечевой кости (Yph), угол дистального расширения плечевой кости (Ydh), угол наклона эктэпикондилярного гребня плечевой кости (Yen), угол скрученности плечевой кости (Yhr).

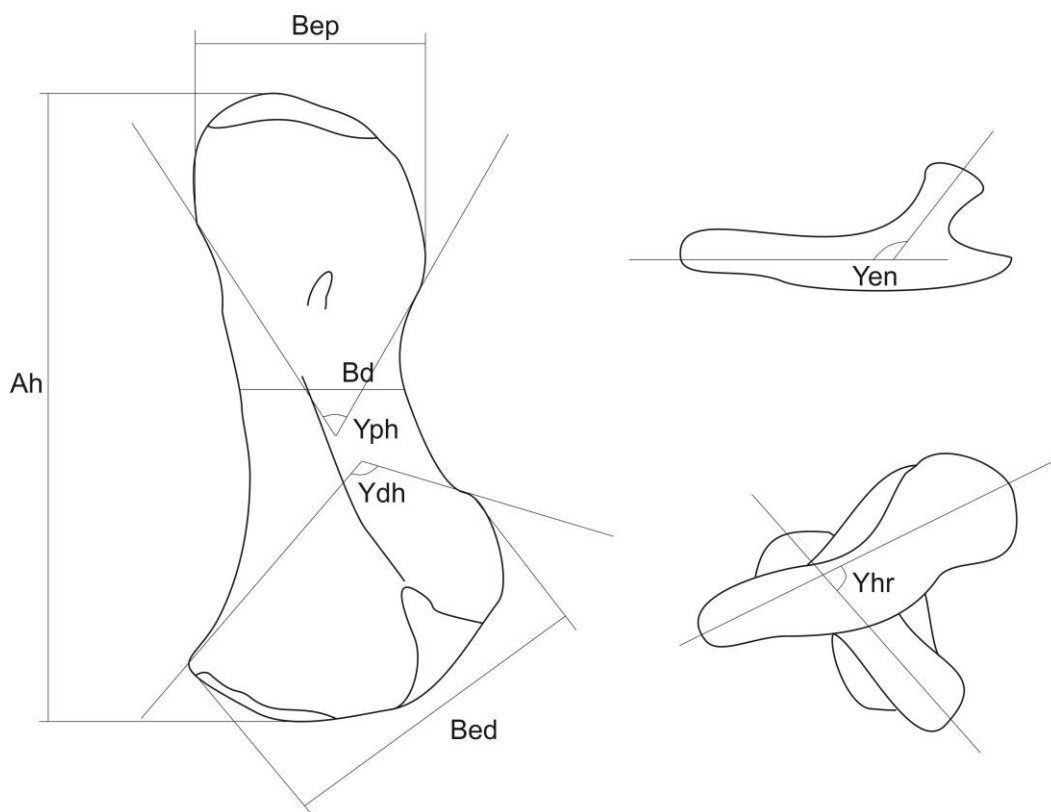


Рис. 6. Морфометрические показатели плечевой кости *Platyoposaurus*.

**Локтевая кость.** Для локтевой кости были выбраны следующие морфометрические показатели (рис. 11, а): длина локтевой кости (Lu), ширина диафиза (Vu), отношение ширины диафиза к длине кости (Ku).

**Лучевая кость.** Для плечевой кости были выбраны следующие морфометрические показатели (рис. 11, б): плечевой кости (Lr), ширина диафиза (Br), отношение ширины диафиза к длине кости (Kr).

**Позвонки.** Позвонки *Platyoposaurus* рассмотрены в соответствии со строением составляющих их трех позвонковых элементов.

Для невральнй дуги были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 7, I): высота остистого отростка (Hps), ширина (Van), высота (Hap) невральнй дуги, ширина (Vps1), длина (Lps1) концевой утолщения остистого отростка, ширина спинно-мозгового канала (Vfn), расстояние между презигапофизами (Vps2),

расстояние между постзигапофизами ( $Vps3$ ) основания острого отростка, угол отклонения поперечного отростка от его осевой линии ( $Ydp$ ), угол отклонения острого отростка ( $Yps$ ), ширина диапофиза ( $Hdp$ ),  $Kps$  – отношение ширины концевой утолщения острого отростка ( $Vps1$ ) к его длине ( $Lps1$ ),  $Kan$  – отношение ширины невральнй дуги ( $Ban$ ) к ее высоте ( $Han$ ).

Для плевроцентра были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 7, II): длина ( $Apc$ ), высота ( $Hpc$ ) плевроцентра, отношение длины ( $Apc$ ) плевроцентра к его высоте ( $Hpc$ ) –  $Kpc$ .

Для гипоцентра были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 7, III): длина ( $Ahc$ ), ширина ( $Bhc$ ), высота ( $Hhc$ ) гипоцентра, отношение длины ( $Ahc$ ) гипоцентра к его ширине ( $Bhc$ ) –  $Khc1$ , толщина гипоцентра в его основании ( $Shc$ ), степень зарастания отверстия спинно-мозгового канала, являющаяся отношением толщины ( $Shc$ ) гипоцентра к его высоте ( $Hhc$ ) –  $Kcv$ , отношение высоты гипоцентра к его ширине ( $Kpc2$ ), отношение высоты гипоцентра в его длине ( $Kpc3$ ).



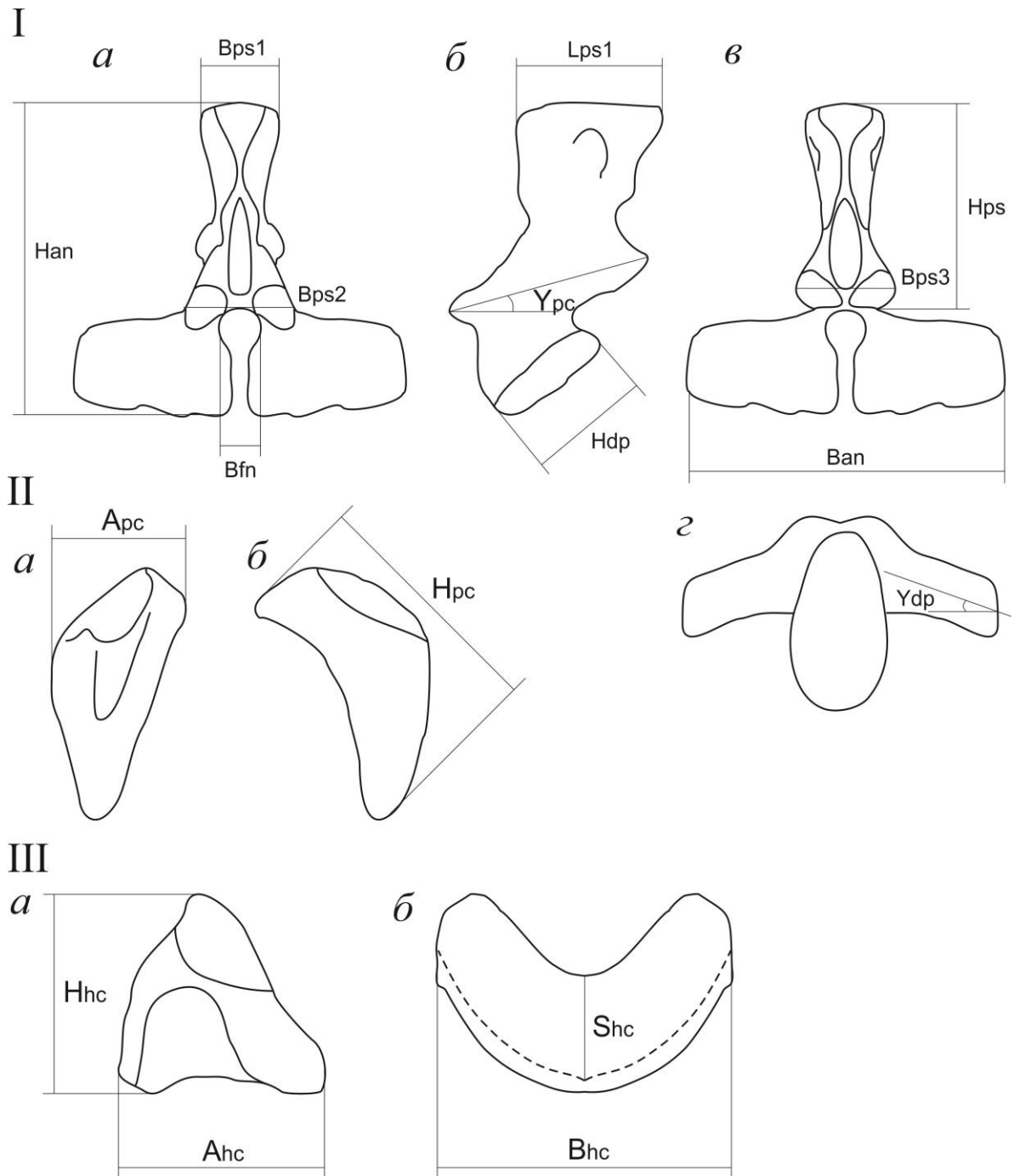


Рис. 7. Морфометрические показатели позвонков *Platyrosaurus*: I – невральная дуга (*a* – вид спереди, *б* – вид сбоку, *в* – вид сзади, *г* – вид сверху), II – плевроцентр (*a* – вид спереди, *б* – вид сбоку), III – гипоцентр (*a* – вид сбоку, *б* – вид спереди).

**Ребра.** Для ребер выбраны следующие морфометрические показатели (рис. 8): степень изогнутости тела ребра ( $K_c$ ), являющаяся отношением максимальной высоты дуги ( $H_c$ ) к длине отрезка между концами ребра ( $L_c$ ).

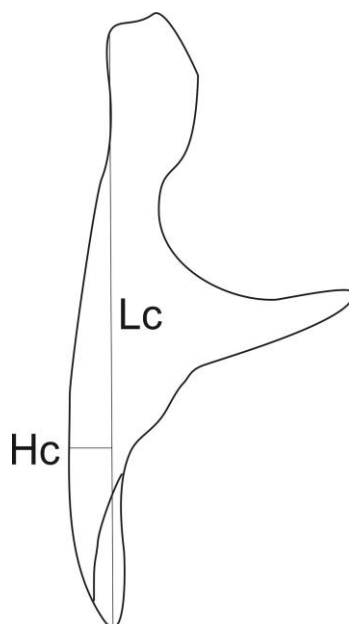


Рис. 8. Морфометрические показатели ребра *Platyrosaurus*.

**Подвздошная кость.** Для подвздошной кости были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 9): длина ( $Lila$ ), ширина ( $Lilb$ ) подвздошной кости, отношение ширины подвздошной кости ( $Lilb$ ) к ее длине ( $Lila$ ) –  $Kil$ , длина верхнего отростка подвздошной кости ( $Lba$ ), максимальная ширина верхнего отростка ( $Lbb1$ ), ширина основания верхнего отростка ( $Lbb2$ ), отношение длины верхнего отростка ( $Lba$ ) к длине подвздошной кости ( $Lila$ ) –  $Kb1$ , отношение максимальной ширины верхнего отростка ( $Lbb1$ ) к его длине ( $Lba$ ) –  $Kb2$ , отношение ширины основания верхнего отростка ( $Lbb2$ ) к его максимальной ширине ( $Lbb1$ ) –  $Kb3$ , толщина основания верхнего отростка ( $Bb$ ), отношение толщины основания верхнего отростка к его ширине ( $Lbb2$ ) –  $Kb4$ , ширина вертлужной впадины ( $Lac$ ), отношение ширины вертлужной впадины ( $Lac$ ) к ширине подвздошной кости ( $Lilb$ ) –  $Kac$ , угол наклона верхнего отростка ( $Yil$ ), вертлужный угол ( $Yac$ ), угол расширения основания подвздошной кости ( $Yli$ ).

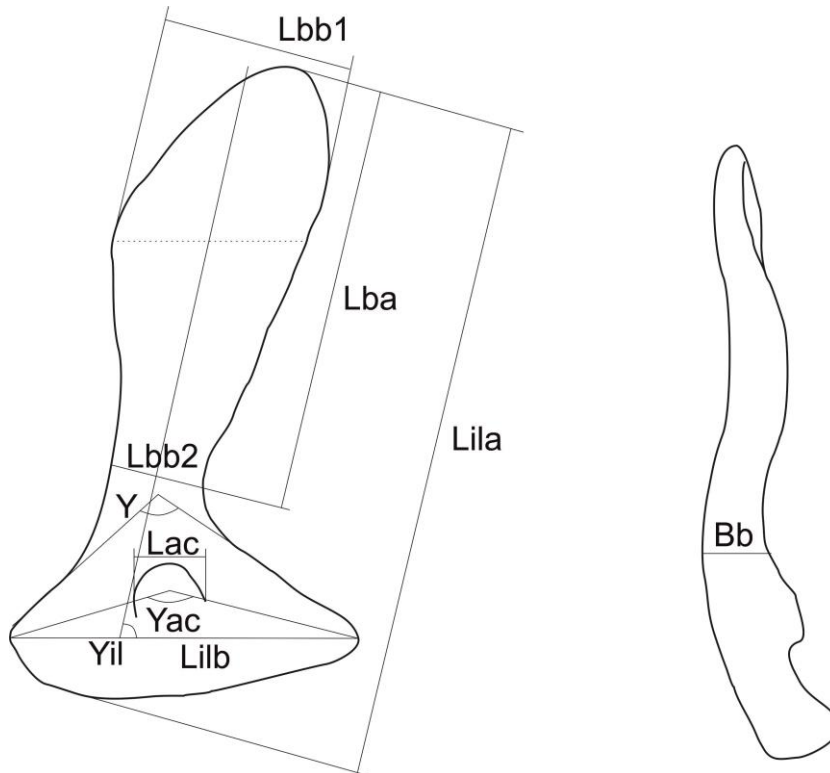


Рис. 9. Морфометрические показатели подвздошной кости *Platyosaurus*.

**Бедренная кость.** Для бедренной кости были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 10): общая длина (Af1), ширина (Bd), высота (Hd) диафиза, ширина (Вер), высота (Нер) проксимального эпифиза, ширина (Bed), высота (Hed) дистального эпифиза, расстояние между серединой бугорка 4-м трохантера до точки раздвоения аддукторного гребня *cristaasperafemoris* (Af2), высота ямки на боковой стороне дистального эпифиза (Hf), бедренный угол (Yf). Поскольку суставные площадки бедренных костей *Platyosaurus* окостеневали плохо (Конжукова, 1964б; Губин, 1991), в качестве морфометрических показателей, определяющих характер изменения кости по длинной (продольной) и короткой (поперечной) оси использовались показатели: отношение ширины диафиза к общей длине (Kf1), отношение ширины диафиза к его высоте (Kf2), отношение высоты проксимального эпифиза к его ширине (Kf3), отношение высоты дистального эпифиза к его ширине (Kf4), отношение Af2 к Af1 (Kf5), отношение Вер к Af1 (Kf6), отношение Bed к Af1 (Kf6).

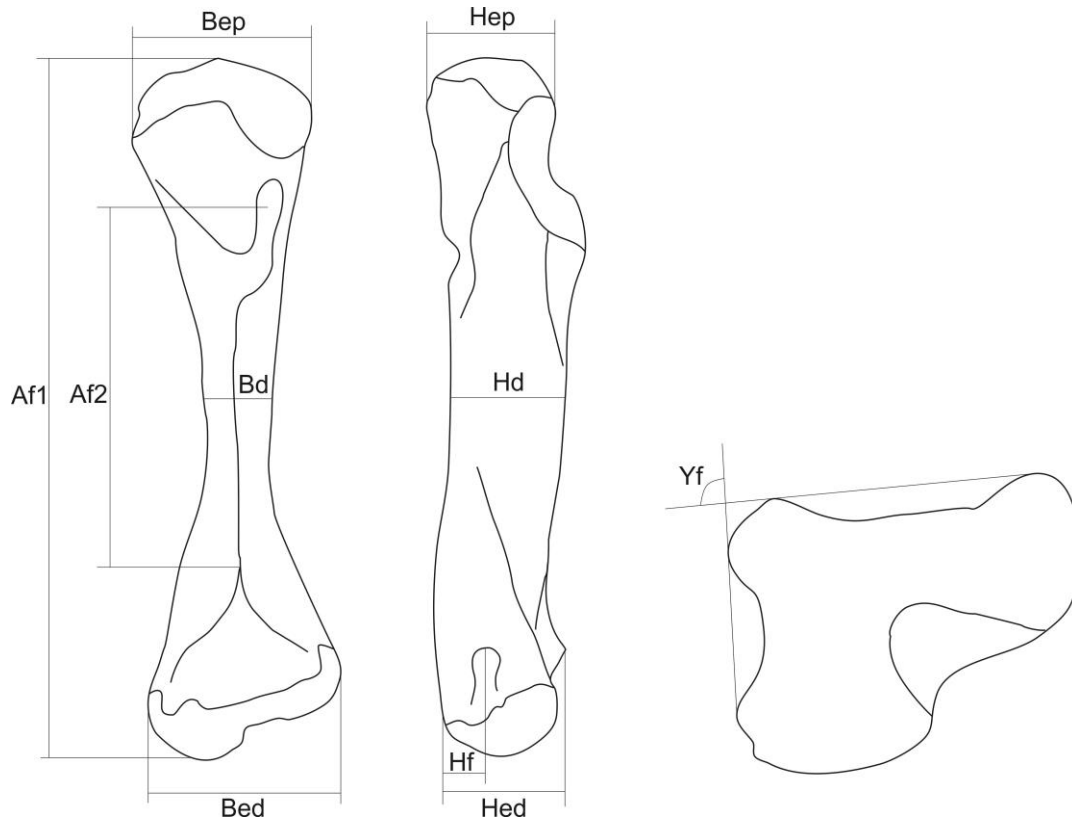


Рис. 10. Морфометрические показатели бедренной кости *Platyoposaurus*.

**Большая берцовая кость.** Для большеберцовой кости использовались следующие морфометрические показатели и индексы (рис.11, в): длина ( $Lt$ ), ширина диафиза ( $Bt$ ), отношение ширины диафиза к длине кости ( $Kt$ ).

**Малая берцовая кость.** Для малоберцовой кости использовались следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 11, г): длина ( $Lf$ ), ширина диафиза ( $Bf$ ), отношение ширины диафиза к длине кости ( $Kf$ ).

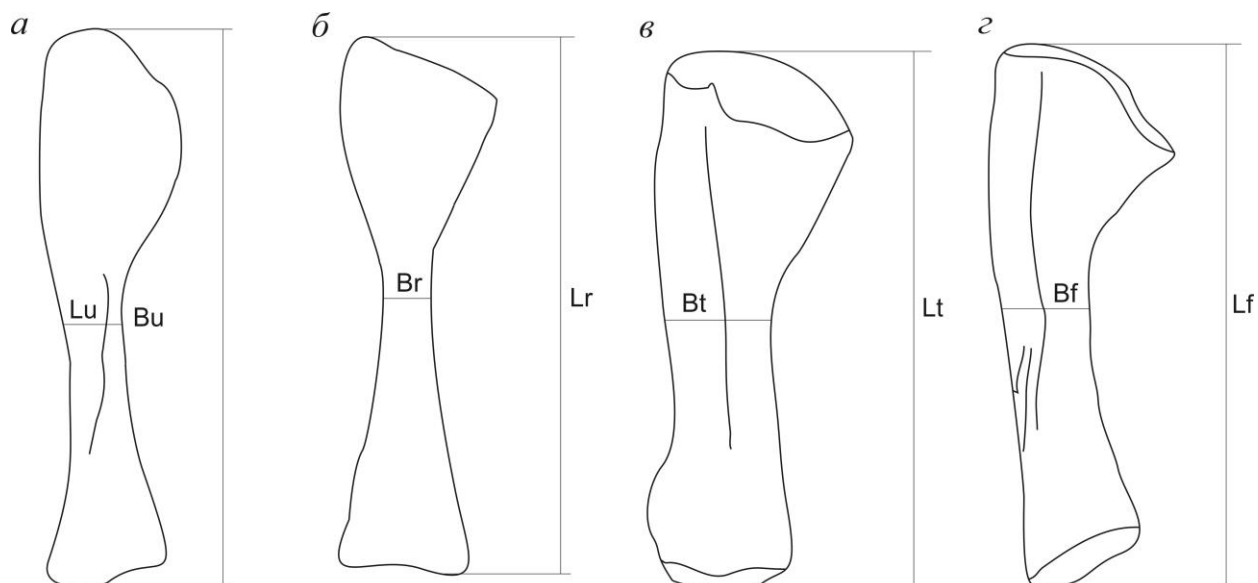


Рис. 11. Морфометрические показатели элементов зейгоподия *Platyosaurus*: *a* – локтевая кость, *б* – лучевая кость, *в* – большая берцовая кость, *г* – малая берцовая кость.

**Автоподий.** Для элементов запястья передней конечности использовались следующие морфологические показатели (рис. 12, *a*): длина промежуточной кости ( $L_i$ ), ширина промежуточной кости ( $B_i$ ), отношение ширины промежуточной кости к его длине ( $K_i$ ), длина локтевой кости запястья ( $L_u$ ), ширина ulnare ( $B_u$ ), отношение ширины локтевой кости запястья к его длине ( $K_u$ ), длина каждой централии ( $L_c$ ), ширина каждой централии ( $B_c$ ), отношение ширины каждой централии к его длине ( $K_c$ ), длина каждой distale ( $L_d$ ), ширина каждой distale ( $B_d$ ), отношение ширины каждой distale к его длине ( $K_d$ ).

Для метакарпалей пясти передней конечности использовались следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 12, *a*): длина ( $L_{mc}$ ), ширина диафиза ( $B_{mc}$ ), отношение ширины диафиза к длине метакарпалии ( $K_{mc}$ ).

Для метатарсалий плюсны задней конечности использовались следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 12, *б*): длина ( $L_{mt}$ ), ширина диафиза ( $B_{mt}$ ), отношение ширины диафиза к длине метакарсалии ( $K_{mt}$ ).

Для пальцевых фаланг передней и задней конечности использовались следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 12, *a, б*): длина ( $L_f$ ), ширина диафиза ( $B_f$ ), отношение ширины диафиза к длине фаланги ( $K_f$ ). Для концевых фаланг передней конечности использовались следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 12, *a, б*): длина ( $L_{fc}$ ), ширина эпифиза ( $B_{fc}$ ), отношение ширины эпифиза к длине ( $K_{fc}$ ).

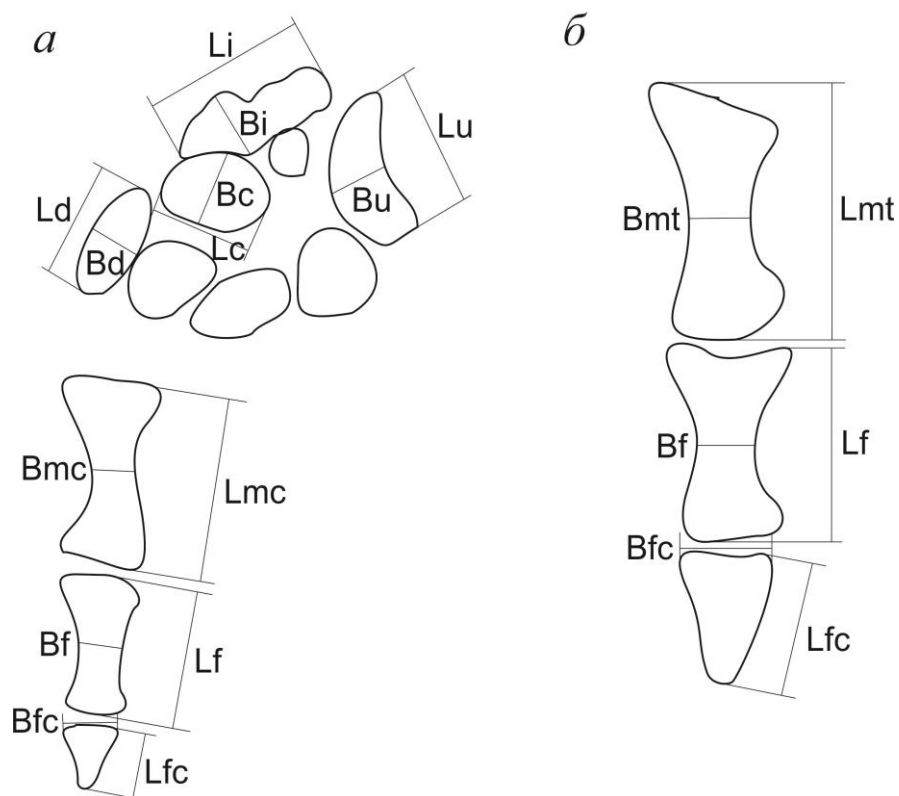


Рис. 12. Морфометрические показатели элементов автоподия *Platyoposaurus*: *a* – кисть, *б* – стопа.

**Дермальные окостенения.** Для отдельно взятых дермальных элементов были выбраны следующие морфометрические показатели и индексы (рис. 13): длина дермального элемента (*Ld*), ширина дермального элемента (*Bd*), толщина дермального элемента (*Hd*), отношение ширины дермального элемента к его длине (*Kd*).

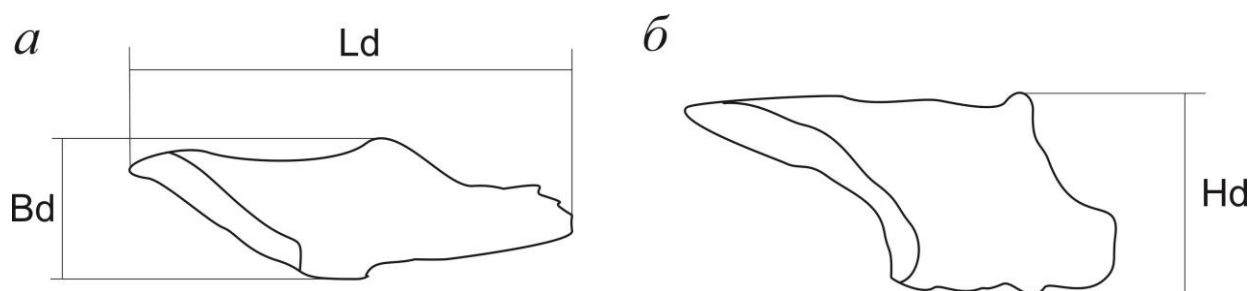


Рис. 13. Морфометрические показатели дермального элемента *Platyoposaurus*: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку.

Используемая морфологическая терминология и морфометрические показатели взяты из работ М.А. Шишкина (1973, 1983), Ю.М. Губина (1991), И.А. Ефремова и А.П. Быстрова (1940), И.В. Новикова (2018), В.К. Голубева (1995), В.Г. Очева (1972), Witzmannetal. (2010), Eltink, Langer (2014), Pawley, Warren (2006).

**2.2.1.3. Геометрическая морфометрия.** Для упрощения визуализации исследуемых объектов и большей наглядности при сравнении разных частей скелета, в особенности тех, которые имеют минимальные визуальные различия, использовалась геометрическая морфометрия (Васильев и др., 2018). Данная методика заключалась в построении геометрических проекционных моделей (триангуляционные, тетрамоделли) по выбранным крайним точкам наиболее удаленных друг от друга участков кости, расположенных в ее резких перегибах и отверстиях, местах схождения соединительных швов, но не центров окостенения покровных элементов. Часто используемые в палеонтологии позвоночных трансформационные (деформационные) решетки для визуализации изменчивости форм в данной работе не применялись. Оцениваемые в подобных моделях морфопространства строятся по элементарной модели четырехугольника, углы которого, как правило, соотносятся с конкретными, а не случайными точками в пределах выбранной части скелета. В связи с этим были выбраны наиболее простые геометрические модели на основе триангуляционных сеток с минимальным набором угловых и линейных значений для каждой ячейки, число и форма которых варьирует сильнее, чем в случае с моделями на основе четырехугольника, лучше отражая минимальные морфологические различия при сравнении.

Наиболее часто используемые в работе триангуляционные модели выбирались как для черепа, так и для посткраниальных элементов, наиболее сложноустроенных и при этом визуально слабо различающихся между собой. Выбор конкретных точек производился с максимально возможным модельным отображением всех основных морфологических особенностей в пределах наиболее часто сохраняющихся частей черепа, и посткrania, которые позволили бы судить о характере и степени изменчивости внутри рода *Platyosaurus*, а также при сравнении с прочими *Archegosauroida*, будучи применительные и к ним, как универсальные модели.

**Триангуляционная модель дорсальной стороны черепа.** Данная модель представляет собой совокупность двух треугольников в пределах орбитальной и посторбитальной зон (рис. 14). Орбито-пинеальный треугольник – элементарная модель, представленная треугольником, вершины которого находятся в центрах орбит и пинеального отверстия. Данная модель позволяет оценить сразу два основных показателя – степень удлинения и расширения посторбитальной зоны.

Пинеально-ушной треугольник – элементарная модель, представленная треугольником, вершины которого находятся в центрах передних концов ушных вырезов и пинеального отверстия. Данная модель также позволяет оценить сразу два основных

показатели – степень удлинения и расширения ушной зоны. Геометрические типы и орбито-пинеального и пинеально-ушного треугольников, сходящихся в одной точке (центр пинеального отверстия), позволяют оценить не только размерную составляющую, но и индивидуальную.

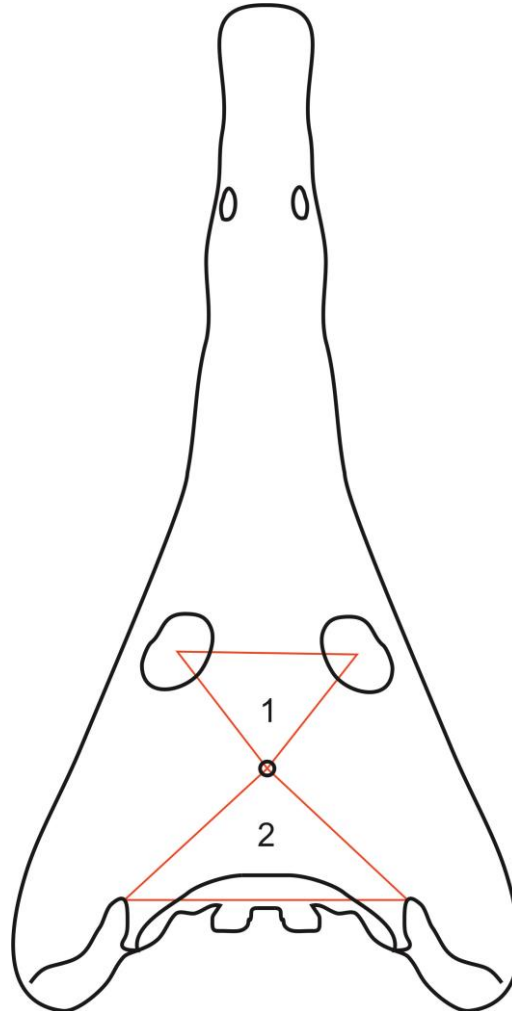


Рис. 14. Триангуляционные модели черепа *Platyrosaurus*. Обозначения: 1 – орбито-пинеальный треугольник, 2 – пинеально-ушной треугольник.

**Триангуляционная модель бедренной кости.** Для бедренной кости использовалась триангуляционная модель на проекцию суставной поверхности наиболее сложноустроенного, по сравнению с проксимальным, дистального эпифиза (рис. 15). Рассматриваемая модель выступает в качестве дополнительной методики морфологического сравнения, в частности, для проверки приуроченности бедренной кости *P. vjushkovi* из местонахождения Малая Кинель к самостоятельному виду *Platyrosaurus* и к данному роду вообще, а не к возможному *Melosauridae*.

Гораздо реже в геометрической морфометрии использованы тетрамоделли.



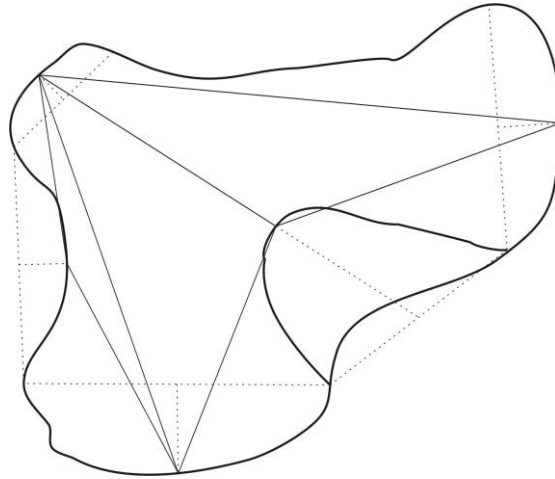


Рис. 15. Триангуляционная модель на проекцию суставной поверхности дистального эпифиза бедренной кости *Platyoposaurus*.

**Орбитальные тетрамодел.** Данная модель, построенная в пределах орбиты, вершинами которой являются точки пересечения контактов скуловой и предлобной костей (1), пред- и заднеобной костей (2), заднеобной и заглазничной костей (3), заглазничной и скуловой костей (4) с краем орбиты (рис. 16). Конфигурация орбитальных тетрамоделей представляет собой четырехугольник, у которой сторона 1-4 больше либо близка по длине стороне 2-3, а сторона 1-2 больше либо близка по длине стороне 3-4.

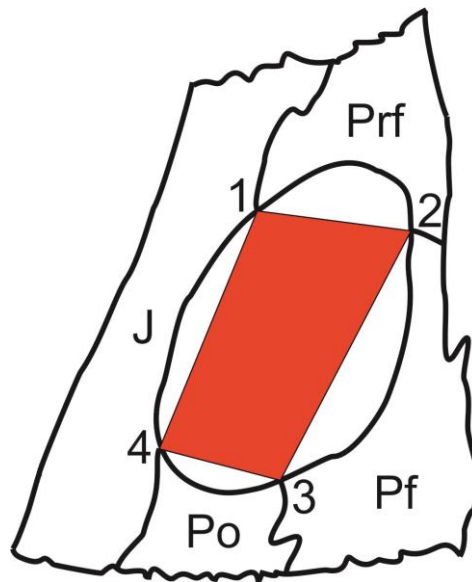


Рис. 16. Орбитальная тетрамодел *Platyoposaurus*. Обозначения: 1-4 – крайние точки тетрамодели.

**Сагиттальная модель черепа.** Данная модель построена по проекции крайних точек боковой стороны и представлена двумя смежными четырехугольниками (рис. 17):

- 1) Преорбитальной области, ограниченный высотой черепа на уровне середины ноздри (Hcr1) и высотой черепа на уровне середины орбиты (Hcr2).
- 2) Посторбитальной области, ограниченный высотой черепа на уровне середины орбиты (Hcr2) и высотой черепа в области затылка от наивысшей точки таблитчатой до суставной поверхности квадратной кости (Hcr3).

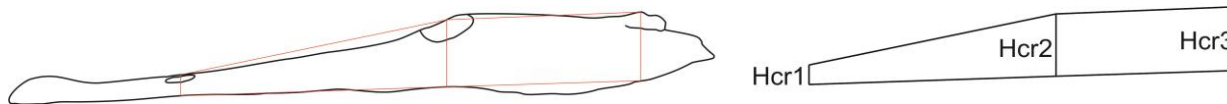


Рис. 17. Сагиттальная модель черепа *Platyoposaurus*.

**2.2.2. Анализ изменчивости.** Основной вопрос, поставленный в рамках данной работы, касается изменчивости, которая рассматривалась только для *P. stuckenbergi* и *P. watsoni*, чьи остатки представлены не единичными экземплярами. Выборка по *P. watsoni* из одного местонахождения Шихово-Чирки наиболее существенна и позволяет рассмотреть как возрастную, так и индивидуальную изменчивость. Размерная выборка по двум видам *Platyoposaurus* устанавливалась по максимальной длине черепа от симфиза до уровня заднего края челюстных мышцелков (Lc1). Значения Lc1 определялись:

- 1) Измерением длины целостного черепа.
- 2) С использованием максимальной ширины (Bc1) черепа наиболее часто сохраняющегося его основания без предорбитальной части.
- 3) По морфометрическим данным изолированных элементов черепа или в сочленении.
- 4) По морфометрическим данным фрагментов нижней челюсти и ее изолированным элементам.
- 5) По морфометрическим данным посткраниальных элементов скелета.

Пункт 2 выполнялся для каждого из двух видов *Platyoposaurus* с учетом пропорциональной разницы максимальной ширины целого черепа и его части. Пункты 3-4 выполнялись с учетом пропорциональной разницы одноименных выбранных морфометрических данных целого черепа и изолированных/сочлененных элементов. Пункт 5 выполнялся с учетом пропорциональной разницы посткраниальных элементов скелета как *P. stuckenbergi* так и *P. watsoni* относительно единственного скелета *Platyoposaurus*, принадлежащего виду *P. stuckenbergi* из местонахождения Белебей (экз. ПИН № 164/1).

Размерные показатели оценивались в процентах относительно максимально известной реконструируемой общей длины черепа. Для *P. stuckenbergi* максимальная

длина черепа, реконструируемая по парасфеноиду, равна 0.68 м (экз. ПИН № 97/10, Медный Рудник) и принята 100%. Максимальная длина черепа была определена с учетом имеющихся необходимых размерных показателей единственного и относительно полного скелета с сохранившимся плечевым поясом из местонахождения Белебей (экз. ПИН, № 164/1). Для *P. watsoni* максимальная длина черепа, определенная по фрагменту черепа (экз. ПИН, № 2250/5) из местонахождения Шихово-Чирки с учетом длины целого черепа (экз. ПИН, № 161/14) из того же местонахождения, составляет 0.36 м. Величины сопоставлялись, исходя из допущения, что пропорции тела и черепа для разноразмерных особей были одинаковы. По такому же принципу были определены длины черепов для исследуемого в работе посткраниального материала. В проведенном исследовании полная длина межключиц не учитывалась, т.к. экземпляры с полностью сохранившимся передним отделом отсутствуют. Реконструируемая длина по всем элементам скелета определялась с максимально близким по значению выбранным измеряемым показателем к аналогичному показателю целого черепа или скелета. Для реконструкции длины черепа чаще всего использовалась его ширина поскольку, в силу сохранности материала, этот показатель устанавливается более надежно, чем длина, поскольку у большинства экземпляров преорбитальный отдел черепа отсутствует.

При рассмотрении как возрастной, так и индивидуальной изменчивости учитывалась тафономия ископаемых остатков и возможная их деформация в процессе захоронения с последующим искажением геометрии форм и, как следствие, изменение изначальных морфометрических показателей.

**2.2.2.1. Индивидуальная изменчивость.** При рассмотрении индивидуальной изменчивости скелетных элементов учитывались данные по  $Lc1$ , как реконструируемой, так и нет. При этом выбирались те экземпляры, у которых разница в  $Lc1$  минимальна для исключения возможной возрастной изменчивости. Наиболее надежные критерии индивидуальной изменчивости установлены для *P. watsoni*, чьи остатки происходят из одного местонахождения и, вероятно, одного стратиграфического уровня, что исключает возможную вариабельность для особей таксонов, схожих с рассматриваемым видом или относимым к *Platyooposaurus* sp. При этом также важна максимальная выборка одноразмерных или близкоразмерных экземпляров для возможности установления устойчивости того или иного признака, его онтогенетической вариабельности, патологических проявлений или же возможной половой изменчивости. Для *P. watsoni* это условие выполняется, поскольку в коллекции имеется 50 черепов и их фрагментов с разницей  $Lc1$ , в том числе реконструируемой, в 228 мм.

Для оценки степени вариабельности черепа *P. watsoni* в онтогенезе было выбрано пять онтогенетических стадий, которым соответствует максимальная длина черепа, в том числе реконструируемая, в диапазоне не больше 15 мм (табл. 6). Для онтогенетической стадии 1 – 180-195 мм, для онтогенетической стадии 2 – 209-221 мм, для онтогенетической стадии 3 – 225-237 мм, для онтогенетической стадии 4 – 241-254 мм и для онтогенетической стадии 5 – 254-266 мм. Число соразмерных черепов для онтогенетической стадии 1 – 5 экз., для онтогенетической стадии 2 – 6 экз., для онтогенетической стадии 3 – 8 экз., для онтогенетической стадии 4 – 8 экз. и для онтогенетической стадии 5 – 9 экз. Степень вариабельности нижней челюсти и посткраниального скелета *P. watsoni* и степень вариабельности по всем частям скелета *P. stuckenbergi* для разных онтогенетических стадий не оценивалась из-за крайне малой выборки соразмерных экземпляров. Для каждой онтогенетической стадии выбирался набор одноименных морфологических признаков общим числом 29 с оценкой диапазона вариабельности каждого из них.

**2.2.2.2. Возрастная изменчивость.** Для установления общего характера возрастной изменчивости двух видов *Platyrosaurus* с учетом данных по их размерным выборкам выбирались экземпляры, которые бы удовлетворяли условиям элементарной размерной последовательности (мелко-, средне-, крупноразмерный череп). Мелко- и крупноразмерные экземпляры выбирались по минимальному и максимальному значению  $Lc1$ . Для установления характера изменения тех или иных морфометрических показателей в размерной последовательности всех возможных экземпляров строились графики. По оси X откладывалась  $Lc1$ , а оси Y – значение показателя. На основе полученных точечных графиков для каждого из них строилась линия тренда для усредненной оценки зависимости выбранных значений.

**2.2.3. Палеогистологический анализ.** В основе анализа лежит изучение тонких гистологических срезов, изготовленных в шлифовальной мастерской ПИН РАН. Процесс изготовления по методике, ранее не использованной в ПИН РАН, состоял из следующих этапов:

1. Обезжиривание образца спиртом и просушка в Struers Drybox-2.
2. Создание смеси эпоксидной смолы и затвердителя EpoFix в соотношении 15 к 2 (по объему), перемешивание не менее 2 мин.
3. Заливка образца смесью в размерной пластиковой форме Struers. Застывание в течение суток.
4. Распилка извлеченного из формы образца на отрезном станке Struers Discoplan-TS.

5. Удаление следов пиления на шлифовальном круге с использованием двух абразивов (сначала более грубого, затем – более тонкого).
6. Промывка образца (удаление абразива) и просушка в Struers Drybox-2.
7. Выравнивание покровного стекла на шлифовальном круге до образования равномерной матовой поверхности.
8. Приклейка заранее прогретого в сушилке образца к матовой поверхности стекла при помощи смеси EpoFix (эпоксидная смола+затвердитель). Застывание в течение суток.
9. Отрезание лишней части приклеенного образца на станке Struers Discoplan-TS до толщины приклейки в 1-2 мм.
10. Доведение образца до нужной толщины (100-150 мкм) на PetroThin.
11. Удаление следов пиления при помощи тонкого абразива на стеклянной пластине.

Отобранный разноразмерный посткраниальный материал *P. stuckenbergi* для гистологических исследований происходит из разных местонахождений схожего генезиса (справедливо для бедренных костей), поскольку относимые к рассматриваемому виду экземпляры из отдельно взятого местонахождения не позволяют решить поставленные задачи (рис. 18).

Фрагмент мелкоразмерной бедренной кости (экз. ПИН, № 49/33) для гистологического исследования имеет реконструируемую длину, равную приблизительно 80 мм, приблизительную ширину диафиза 7 мм и ширину дистального эпифиза 20 мм, что соответствует длине черепа 220 мм (32.3% от максимального размера). Фрагмент крупноразмерной бедренной кости (экз. ПИН, № 2255/3) имеет реконструируемую длину, равную приблизительно 120 мм, ширину диафиза 12 мм и ширину дистального эпифиза 35 мм – соответствует длине черепа 400 мм (58.8% от максимального размера). Размеры исследуемых фрагментов бедренных костей *P. stuckenbergi* сопоставлялись с размерами целых экземпляров данного вида числом 5 экз. Всего было изготовлено два поперечных гистологических среза бедренных костей: несколько дистальнее середины диафиза (экз. ПИН, № 2255/3) и в основании дистального эпифиза (экз. ПИН, № 49/33).

Для гистологического анализа были отобраны два гипоцентра предкрестцового отдела наименьшего и наибольшего размеров с реконструируемой шириной 25 и 35 мм. Стоит отметить, что на примере скелета *P. stuckenbergi* (экз. ПИН, № 164/1) с хорошо сохранившимся предкрестцовым отделом позвоночного столба, представленного 22 сочлененными элементами, можно говорить об отсутствии выраженной дифференциации осевого скелета у *Platynosaurus* (Конжукова, 1955б), поскольку размеры позвонковых

элементов (гипоцентров) колеблются в незначительных пределах: длина от 15 до 20 мм, а ширина – от 22 до 28 мм. Размеры исследуемых гипоцентров соответствуют черепам с длиной 330 мм (48.5% от максимального размера) и 460 мм (67.6% от максимального размера) соответственно. Всего было изготовлено по одному поперечному гистологическому срезу на уровне середины гипоцентров. Срезы наиболее мелкого (экз. ПИН, № 164/1) и наиболее крупного (экз. ПИН, № 49/21) экземпляров различаются по размеру в 1.4 раза.

Для каждого поперечного среза бедренной кости вычислялось значение кортико-диафизарного индекса (CDI), отражающего компактность кости и выраженного соотношением толщины кортекса к радиусу среза (Skutschas, Stein, 2015).

В качестве математического показателя, характеризующего особенности экологической адаптации, применялся индекс RBT (процентное отношение среднего значения толщины кортекса к среднему значению диаметра поперечного сечения длинной кости), отражающий прямую связь соотношения толщины кортекса и адаптацией к тому или иному образу жизни (Wall, 1983).

Для определения типа адаптации *P. stuckenbergi* морфология костей конечностей в дополнение к полученным гистологическим данным сравнивалась с аналогичными данными по *Dvinosaurus* на примере вида *D. campbelli* (Губин, 2004; Ульяхин и др., 2020). Выбор *Dvinosaurus* в качестве сравниваемого таксона обусловлен более надежно установленными палеоэкологическими особенностями этого рода с учетом его явной неотеничности и постоянноводного образа жизни.

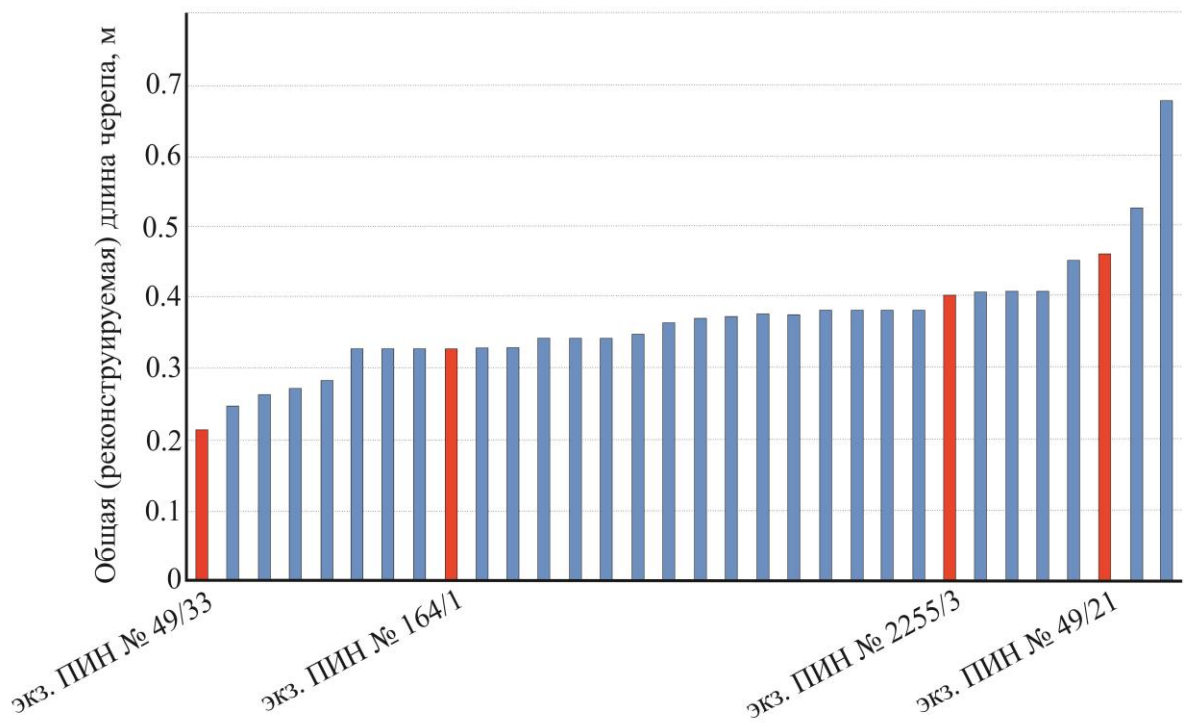


Рис. 18. Общие длины черепов *Platyosaurus stuckenbergi*, полученные на основании размерных показателей по всем возможным элементам скелета. Красным цветом отмечено положение исследуемых в работе экземпляров (Ульяхин и др., 2021).

Гистологические срезы изучались в ПИН РАН с использованием модульного стереомикроскопа LeicaM165 C, а также ВНИГНИ с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m. Детальные изображения костного матрикса были получены с помощью камер Leica DFC425 и Axio CamHRc. Используемая гистологическая терминология следует из серии работ Франсиллон-Виеллот и др. (1990) и Данто и др. (2017).

**2.2.4. Копрологический анализ.** Для установления принадлежности имеющихся в коллекции четырех копролитов из местонахождения Шихово-Чирки к *P. watsoni* их морфотип сравнивался с морфотипами копролитов других Archegosauroida, в частности, из местонахождений Монастырский Овраг и Сентяк. Дополнительно уточнялся процент костных остатков тех или иных таксонов в суммарном ориктоценозе тетрапод для выяснения степени вероятности принадлежности копролитов именно к *Platyosaurus*, а не к иному архегозавроиду из Шихово-Чирков – *Melosaurus*. Тип питания определялся по

видимым на сколах непереваренным остаткам исключительно в объеме копромассы, но не рядом с ней и не на границе копролит-порода. Таксономическая принадлежность непереваренных остатков устанавливалась в ПИН РАН с использованием модульного стереомикроскопа LeicaM165 C, а их фотофиксация с помощью камеры Leica DFC425. Также проводилось выяснение особенностей микроструктуры копроматрикса с использованием сканирующего электронного микроскопа CarlZeissEVO 50 для установления быстроты захоронения в осадке по плотности развития минеральных сфер и тонкостенных пузырьков, оставленных микробиотой. Также определялся элементный состав для сравнения с прочими копролитами, относимыми к амфибиотическим формам и возможного установления типа питания и трофических связей.

**2.2.5. Литолого-фациальный анализ.** Данный анализ осуществлялся с использованием литературных данных – описания геологических разрезов с фауной *Platyrosaurus*, в том числе макролитологические особенности костеносных пород. Непосредственно с имеющихся в коллекции остатков вмещающей породы были получены образцы для макро- и микроописания и реже на местонахождениях (Большой Китяк-2, Аксаково). Образцы вмещающей костеносной породы использовались для изготовления стандартных петрографических шлифов в шлифовальной мастерской ПИН РАН по методике упомянутой ранее для изготовления гистологических срезов, но для рыхлых, чаще всего терригенных пород. При этом образец, как правило, не заливался в форму, а пропитывался с одной заранее подготовленной уплощенной стороны, будучи прогретым в сушилке для лучшего и более глубокого проникновения смеси по имеющимся пустотам. Для твердых и хорошо сцементированных пород изготовление шлифов происходило без учета пунктов 2 и 3. Петрографические шлифы доводились до толщины около 30 мкм. Визуальный осмотр и фотографирование шлифов проводились на кафедре литологии РГУНиГ в поляризованном и естественном свете с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m. Изображения шлифов были получены с использованием Axio Zoom.V16. Микроописание шлифов делалось по методике описания терригенных и карбонатных пород, данной В.К. Кузнецовым (Кузнецов, 2007). Развернутое название для карбонатных пород давалось с учетом классификации Данхэма.

**2.2.6. Тафономический анализ.** При изучении особенностей захоронения остатков *Platyrosaurus* использовались данные по характеру их залегания в костеносных отложениях, типу сохранности, процентному соотношению тех или иных элементов скелета для уточнения захоронения «*in situ*» или же установления фактора возможного переноса для выяснения прямой связи обстановок захоронения с обстановками



непосредственного обитания (табл. 7). Установленные макро- и микролитологические особенности костеносных пород по данным литолого-фациального анализа позволяют выяснить этапность и особенности захоронения костных остатков на постмортальной стадии в конкретной обстановке. С учетом всех перечисленных данных делались выводы о возможных причинах гибели на мортальной стадии, в частности, для выяснения возможности или невозможности обитания *Platyosaurus* в нормально морских условиях на примере *P. watsoni* из карбонатных отложений лагунного генезиса местонахождения Шихово-Чирки.

**2.2.7. Изучение палеоэкологии.** Палеоэкологические особенности *Platyosaurus* рассматриваются на основании данных ранее приведенных анализов: морфологического, микроанатомического и гистологического, копрологического, литолого-фациального и тафономического. Для вида *P. stuckenbergi* палеоэкология рассмотрена по всем перечисленным анализам, кроме копрологического, для *P. watsoni* по всем, кроме палеогистологического, по *P. rickardi* и *P. vjushkovi* частично по морфологическому, а также литолого-фациальному и тафономическому. Вид и число используемых анализов влияют на точность и детальность результатов. Выбор конкретных пяти анализов основан на том, что каждый из них имеет набор признаков в пользу того или иного образа жизни, которые все вместе составляют палеоэкологическую матрицу. Матрица включает 37 выбранных признаков как морфологических, так микроанатомических и гистологических, копрологических, а также литолого-фациальных и тафономических. Палеоэкологическая матрица позволяет определить степень вероятности (в %) в пользу того или иного типа экологической адаптации (водный, полуводный, наземный). С учетом размерных данных по каждому виду и связи установленных размерных интервалов с типом занимаемого палеобиотопа, возможно установить онтогенетическое изменение непосредственных мест обитания, если оно имело место быть. Для уточнения связи морфологических особенностей с тем или иным типом экологической адаптации были подобрана контрольная группа *Temnospondyli*, включающая таксоны, палеоэкология которых наиболее вероятна. Среди форм с водным типом экологической адаптации в качестве сравниваемых выбраны *Dvinosaurus primus*, *Gerrothorax pulcherrimus* и *Trematolestes hagdorni*, с полуводным – *Dendrerpeton acadianum*, *Archegosaurus decheni*, *Sclerocephalus haeuseri*, наземным – *Chemnitzion richteri*, *Sacops aspidephorus*, *Eryops megacephalus*. Дополнительными сопоставляемыми таксонами выступили современные полуводные крокодилы *Gavialis gangeticus* и *Alligator mississippiensis*, морфологическая аналогия с которыми вполне уместна.

Фотосъемка костных остатков для рисунков и фототаблиц осуществлялась с помощью цифровой фотокамеры CanonEOS 77D. Обработка всех полученных изображений происходила с применением программного обеспечения CorelDRAW.

### ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИКА РОДА PLATYOSAURUS

**Подкласс Batrachomorpha**

**Надотряд Temnospondyli**

**Отряд Edopiformes**

**Надсемейство Archegosauroidea Meyer, 1857**

**Семейство Archegosauridae Meyer, 1857**

**Подсемейство Platyosaurinae Lydekker, 1889**

**Род Platyosaurus Lydekker, 1889**

Platyops: Twelvetrees, 1880, p. 117; Trautschold, 1884, p. 26; Ефремов, 1932, с. 117; Romer, 1947, p. 153; Конжукова, 1955б, с. 90; Huene, 1956, p. 64.

Platyosaurus: Lydekker, 1889, p. 94; Kuhn, 1965, p. 56; Губин, 1981а, с. 141; 1991, с. 14-15; Ульяхин, 2022б, с. 39, 41.

**Название рода** – замененное Лидеккером название (Lydekker, 1889) Platyops, т.к. изначальный вариант являлся прекоупированным, как неверная форма написания, опубликованная в 1840 году Л. Агассицем для рода Platops.

**Типовой вид** – *Platyosaurus rickardi* Twelvetrees, 1880; Оренбургская обл., Октябрьский р-н, Каргалинские медные рудники; средняя пермь, казанский-уржумский ярусы.

**Диагноз.** Средне- и крупноразмерные животные с длиной черепа до 680 мм. Орбиты небольшие, расстояние между которыми равно или больше их ширины, каналы боковой линии практически не выражены, межптеригоидные ямы каплевидной формы, парасфеноид субтреугольной формы, птеригоиды, сошники и предчелюстные кости с шагреневыми рядами, наблюдается единое предчелюстное отверстие, аддукторный гребень бедренной кости (*crista aspera femoris*) хорошо выражен, симфиз нижней челюсти длинный, равный 1/3 длины челюсти, ретроартикулярный отросток развит слабо.

**Видовой состав.** Помимо типового вида, *P. stuckenbergi* Trautschold, 1884, *P. watsoni* Efremov, 1933 и *P. vjusckovi* Gubin, 1989.

**Сравнение.** Каналы боковой линии отличаются слабым развитием, примерно также, как и у *Archegosaurus*, в отличие от *Collidosuchus*, у которого они вовсе отсутствуют, и *Prionosuchus* с хорошо развитыми желобками. От *Baschkirosaurus* отличается широко расставленными орбитами меньшего размера, присутствием зубов на

эктоптеригоидах и телом парасфеноида, характером шагреневых полей на небной поверхности.

**Распространение.** Средняя-верхняя (?) пермь, казанский-северодвинский (?) ярус Восточной Европы.

**Материал.** См. табл. 3.

### ***Platyoposaurus rickardi* Twelvetrees, 1880**

Рис. 19

*Platyops rickardi*: Twelvetrees, 1880, p. 118; Huene, 1956, p. 64; Olson, 1962, p. 12.

*Platyoposaurus rickardi*: Губин, 1991, с. 15; Ивахненко и др., 1997, с. 7, 73; Уляхин, 2022б, с. 39, 41.

**Лектотип** – без номера (по монотипии), череп без преорбитального отдела; Оренбургская обл., Октябрьский р-н, местонахождение Рождественский Рудник; средняя пермь, казанский-уржумский ярусы, зоны *Parabradysaurus silantjevi-Estemmenosuchus uralensis*. Изображение: Twelvetrees, 1880, p. 119, fig. 1.

**Диагноз.** Вероятно крупноразмерные животные (см. Замечание) с максимальной длиной черепа до 660 мм (по реконструкции). Угол между боковыми сторонами черепа на уровне орбит составляет 42°, скуловой изгиб в преорбитальной части – 10°. Орбиты удлинено-овальные (коэффициент удлинения равен 0.72), угол их схождения по направлению длинных осей составляет 30°, длина ушных вырезок равна 1/3 длины от заднего края орбиты до заднего конца таблитчатой кости, на вентральной стороны глазнично-восточные пластины (*laminae orbitotemporale*) хорошо развиты, затылочный край черепа между отростками таблитчатых костей изогнут полого.

**Сравнение.** От *P. stuckenbergi* отличается более удлиненным посторбитальным отделом (от центра пинеального отверстия до затылочного края), сближенными ушными вырезками, что морфологически ближе к *P. watsoni*. Вытянутостью орбит и углом их схождения отличается от *P. stuckenbergi*, при этом ближе к *P. watsoni*.

**Замечание.** Фрагмент черепа *P. rickardi* (лектотип, без №), по которому он был описан (Twelvetrees, 1880), утерян. Однако в коллекции ПИНа имеются: гипсовый слепок с фрагмента посторбитальной части скуловая+заглазничная кости (экз. ПИН № 294/2-1) и слепок с фрагмента преорбитальной части черепа челюстная+небная кости (экз. ПИН № 294/2-2) из типового местонахождения (Ефремов, 1954), фрагмент лобной кости (экз. ПИН № 273/11) и фрагмент дорсального отростка подвздошной кости (экз. ПИН № 273/12) из

отвалов Федоровского Рудника, ядро фрагмента правой ветви нижней челюсти на уровне интеркороноида (экз. ЛГМ ЧПМ №95) из отвалов Каргалинских медных рудников без точной привязки к конкретному местонахождению. Все перечисленные экземпляры несут морфологические особенности, характерные для *Platyosaurus*, которые с определенной долей вероятности можно отнести к *P. rickardi* при условии одновозрастности отложений местонахождения Рождественский Рудник, откуда происходит лектотип, с остатками *Platyosaurus* с неясной привязкой к местам обнаружения.

**Распространение.** Средняя пермь, казанский-уржумский ярусы, зоны *Parabradysaurus silantjevi*-*Estemmenosuchus uralensis*; Оренбургская обл.

**Материал.** Лектотип (утерян).

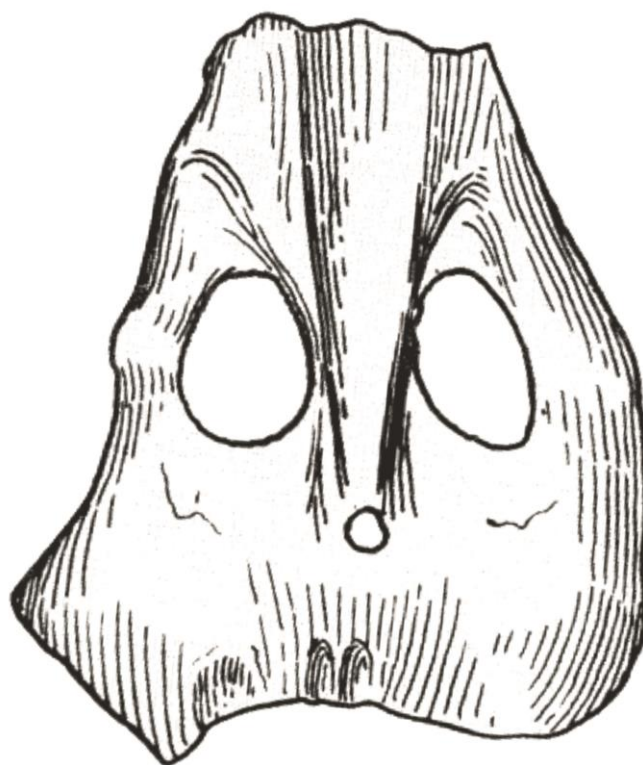


Рис. 19. *Platyosaurus rickardi*, череп без роstralной части с вентральной стороны (прорисовка по утерянному голотипу без № (Twelvetrees, 1880)). Размер не известен.

### **Platyoposaurus stuckenbergi Trautschold, 1884**

Табл. I; рис. 20

*Platyops stuckenbergi*: Trautschold, 1884, p. 6; Ефремов, 1932, с. 117; 1940, p. 377; Быстров, 1935, с. 585; Ефремов, 1941, с. 97, Конжукова, 1955, с. 90; Huene, 1956, p. 64; Olson, 1962, p. 12.

*Platyoposaurus stuckenbergi*: Губин, 1991, с. 15-19; Ивахненко и др., 1997, с. 7, 55, 57, 64; Уляхин, 2022б, с. 41.

**Лектотип** – ПИН № 49/1, череп без преорбитального отдела; Кировская обл., Малмыжский р-н, местонахождение Акбатыровский Рудник; средняя пермь, уржумский ярус, уржумский горизонт, зона *Estemmenosuchus uralensis*, белебеевская свита. Выделение: Конжукова, 1955а, с. 90.

**Диагноз.** Крупноразмерные животные с максимальной длиной черепа до 680 мм (по реконструкции). Коэффициент высоты черепа составляет 0.29-0.32. Череп массивный, скульптура по типу крупноячеистая. Угол между боковыми сторонами черепа на уровне орбит составляет 47-53°, скуловой изгиб в преорбитальной части 15°. Передний конец преорбитального отдела ложкообразно расширен. Орбиты округлые или продольно слабо вытянутые (коэффициент удлинения равен 0.77-0.92), направлены дорсолатерально, угол их схождения по направлению длинных осей составляет 40-62°. Носовые отверстия приближены к боковым сторонам черепа, удалены от переднего конца предчелюстной кости на расстояние, равное 1/4 максимальной длины черепа. Длина ушных вырезок составляет 1/4 длины от заднего края орбиты до заднего конца таблитчатой кости. Затылочный край между отростками таблитчатых костей хорошо изогнут. Ушная область слабо оттянута вниз. Коэффициент длины аддукторной ямы от длины нижней челюсти составляет 0.26. Коэффициент прогибания лингвальной стенки аддукторной ямы 0.51-0.67. Коэффициент отношения длины большого меккелева отверстия к длине аддукторной ямы 0.39-0.42. Бугорок 4-го трохантера бедренной кости развит слабо, представлен вертикальным утолщенным гребнем, угол скрученности (угол между длинными осями проксимального и дистального эпифизов) составляет 38-80°.

**Сравнение.** От всех остальных видов *Platyoposaurus* отличается наибольшими размерами, при этом, вероятно, соразмерен *P. rickardi*. От *P. rickardi* отличается большей округлостью орбит, более сильной изогнутостью затылочного края черепа, меньшими и дальше расположенными друг от друга ушными вырезками. Посторбитальный отдел (от центра пинеального отверстия до затылочного края) более укороченный. От *P. watsoni*

отличается более крупным и менее уплощенным черепом с более грубой скульптурой, дорсолатеральной ориентировкой орбит, дальше расположенными от переднего конца предчелюстной кости носовыми отверстиями, отсутствием зубов межхоанального ряда. Скуловой изгиб лучше выражен. Аддукторная яма несколько длиннее, ее лингвальная стенка прогнута сильнее. Заднее меккелево отверстие относительно длины аддукторной ямы длиннее. От *P. vjusckovi* отличается более высоким аддукторным гребнем бедренной кости (*crista aspera femoris*) на уровне середины диафиза, его формой, а также формой бугорка 4-го трохантера.

**Распространение.** Средняя пермь, уржумский ярус, уржумский горизонт, зона *Estemmenosuchus uralensis*; Кировская обл., Татарстан, Башкортостан.

**Материал.** См. табл. 3.



Рис. 20. *Platyosaurus stuckenbergi*, череп без роstralной части с дорсальной стороны (лектотип, экз. ПИН № 49/1). Длина масштабной линейки 20 мм.

### **Platyoposaurus watsoni Efremov, 1933**

Табл. II-V; рис. 21

*Platyops watsoni*: Ефремов, 1932, с. 144; 1940, р. 378; Ефремов, 1941, с. 97, Huene, 1956, р. 64; Olson, 1962, р. 12.

*Platyoposaurus watsoni*: Губин, 1991, с. 19; Ивахненко и др. 1997, с. 8, 79; Ульяхин, 2021, с. 239; Ульяхин, 2022б, с. 41.

**Лектотип** – ПИН № 2250/8, череп без преорбитального отдела; Кировская обл., Слободской р-н, местонахождение Шихово-Чирки; средняя пермь, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, зона *Parabradysaurus silantjevi*, печищинские слои. Выделение: Губин, 1991, с. 19.

**Диагноз.** Среднеразмерные животные с максимальной длиной черепа до 360 мм (реконструкция). Коэффициент высоты черепа составляет 0.16-0.35. Череп грацильный, с уплощенной крышей, скульптура по типу мелкоячеистая. Угол между боковыми сторонами черепа на уровне орбит составляет 45-50°. Орбиты от округлых до удлинено-овальных (коэффициент удлинения равен 0.59-1.00), направлены дорсально, угол их схождения по направлению длинных осей составляет 35-67°. Носовые отверстия удалены от переднего конца предчелюстной кости на расстояние, равное 1/8 максимальной длины черепа. Ушная область оттянута вниз. Коэффициент длины аддукторной ямы от длины нижней челюсти составляет 0.24. Коэффициент прогибания лингвальной стенки аддукторной ямы – 0.34-0.48. Коэффициент отношения длины заднего меккелева отверстия к длине аддукторной ямы равен 0.31.

**Сравнение.** От *P. rickardi* отличается большим углом между боковыми сторонами черепа и меньшими относительными размерами ушных вырезок. От *P. stuckenbergi* отличается менее крупным и более уплощенным черепом с менее грубой скульптурой, дорсальной ориентировкой орбит, ближе расположенными от переднего конца предчелюстной кости носовыми отверстиями, сильнее оттянутой вниз ушной областью. Скуловой изгиб выражен хуже, как у *Collidosuchus*. Аддукторная яма несколько короче, ее лингвальная стенка прогнута слабее. Заднее меккелево отверстие относительно длины аддукторной ямы короче, чем у *P. stuckenbergi*.

**Замечание.** Из отложений верхнеказанского подъяруса (зона *Parabradysaurus silantjevi*) известны фрагмент преорбитального отдела черепа с частью нижней челюсти (экз. ПИН № 4648/2) из местонахождения Сурошный Овраг (Оренбургская обл.) и правая



зубная кость (экз. ПИН № 4452/1) из местонахождения Божьюдор (Коми), которые были отнесены к *Platyrosaurus cf. watsoni*.

**Распространение.** Средняя пермь, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, зона *Parabradysaurus silantjevi*, печищинские слои; Кировской обл.

**Материал.** См. табл. 3.



Рис. 21. *Platyrosaurus watsoni*, череп без роstralной части с дорсальной стороны (лектотип, экз. ПИН № 2250/8). Длина масштабной линейки 20 мм.

## **Platyoposaurus vjusckovi Губин, 1989**

Рис. 22

Platyops sp.: Вьюшков, 1955, с. 181.

Platyoposaurus vjusckovi: Губин, 1989, с. 117-118, 1991, с. 19; Ивахненко и др., 1997, с. 8, 67; Ульяхин, 2022б, с.39.

Platyoposaurus sp.: Schoch, Milner, 2000.

**Голотип** – ПИН № 272/57, правая бедренная кость; Оренбургская обл., Асекеевский р-н, местонахождение Малая Кинель; средняя пермь, уржумский ярус, уржумский горизонт, зона Ulemosaurus svijagensis.

**Диагноз.** Среднеразмерные животные с максимальной длиной черепа (реконструкция по аналогии со скелетом *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) до 330 мм. Угол скрученности бедренной кости составляет 35°. Нависающий над межтрохантерной площадкой бугорок 4-го трохантера относительно высокий. Отношение ширины диафиза к его высоте 0.77, минимальная высота аддукторного гребня (*crista aspera femoris*) находится на середине длины кости.

**Сравнение.** От *P. stuckenbergi* отличается более низким *cristaasperafemoris* на уровне середины диафиза и более развитым бугорком 4-го трохантера, нависающим над межтрохантерной площадкой.

**Замечание.** На основании неимеющихся существенных морфологических различий с другими *Platyoposaurus*, определенный, как самостоятельный таксон *P. vjusckovi* по одной единственной бедренной кости (экз. ПИН № 272/57) при отсутствии прочих элементов скелета, стоило бы отнести к *Platyoposaurus* sp.

**Распространение.** Средняя пермь, уржумский ярус, уржумский горизонт, зона *Ulemosaurus svijagensis*; Оренбургская обл.

**Материал.** Голотип (см. табл. 3).



Рис. 22. *Platyoposaurus vjusckovi*, правая бедренная кость (голотип, экз. ПИН № 272/57): *a* – с передней стороны; *б* – с задней стороны. Длина масштабной линейки 10 мм.

## ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ PLATYOSOSAURUS

В главе рассматриваются морфологические особенности строения скелета и его отдельных элементов для представителей рода *Platyososaurus*, дается сравнительная характеристика не только между видами исследуемого рода, но также с прочими *Archegosauroida* Восточной Европы без уточнения систематики. Отдельные элементы скелета включают череп и нижнюю челюсть, в том числе отдельно рассмотренные зубы, посткраний (ключица, межключица, клейтрум, скапулокораконд, позвонки, ребра, плечевая кость, бедренная кость, подвздошная кость, кости зейгоподия (локтевая, лучевая, большая и малая берцовые кости), кости автоподия (элементы запястья, пястья, плюсны, пальцевые фаланги), дермальные окостенения). При описании не учитывались те морфологические особенности, которые, по мнению автора, были подробно описаны Губиным (Губин, 1991), за исключением тех, которые позволили внести уточнения или исправления.

### СКЕЛЕТ

Представители рода *Platyososaurus* являются крупноразмерными архегозавридными *Temnospondyli* с общей длиной неширокого тела веретеновидной формы около 3.5 м (рис. 23). Оссификация элементов скелета *Platyososaurus* была практически полная, за исключением слабо окостеневающих эпифизных частей плечевой и бедренной костей, коракондной части скапулокораконда, промежуточной кости автоподия и неокостеневающих лобковой и седалишной костей (Губин, 1991). Конечности относительно длинные. Длина передней конечности *P. stuckenbergi* по реконструкции скелета из местонахождения Белебей составляла 48% от длины позвоночного столба до крестцового отдела, длина задней конечности – 51%. Для сравнения у известного по целым скелетам архегозаврида *Archegosaurus decheni* (Witzmann, Brainerd, 2017) эти показатели равны 34% и 48% соответственно. То есть у *Platyososaurus* были более длинные и минимально различающиеся по длине конечности, чем у *A. decheni*.

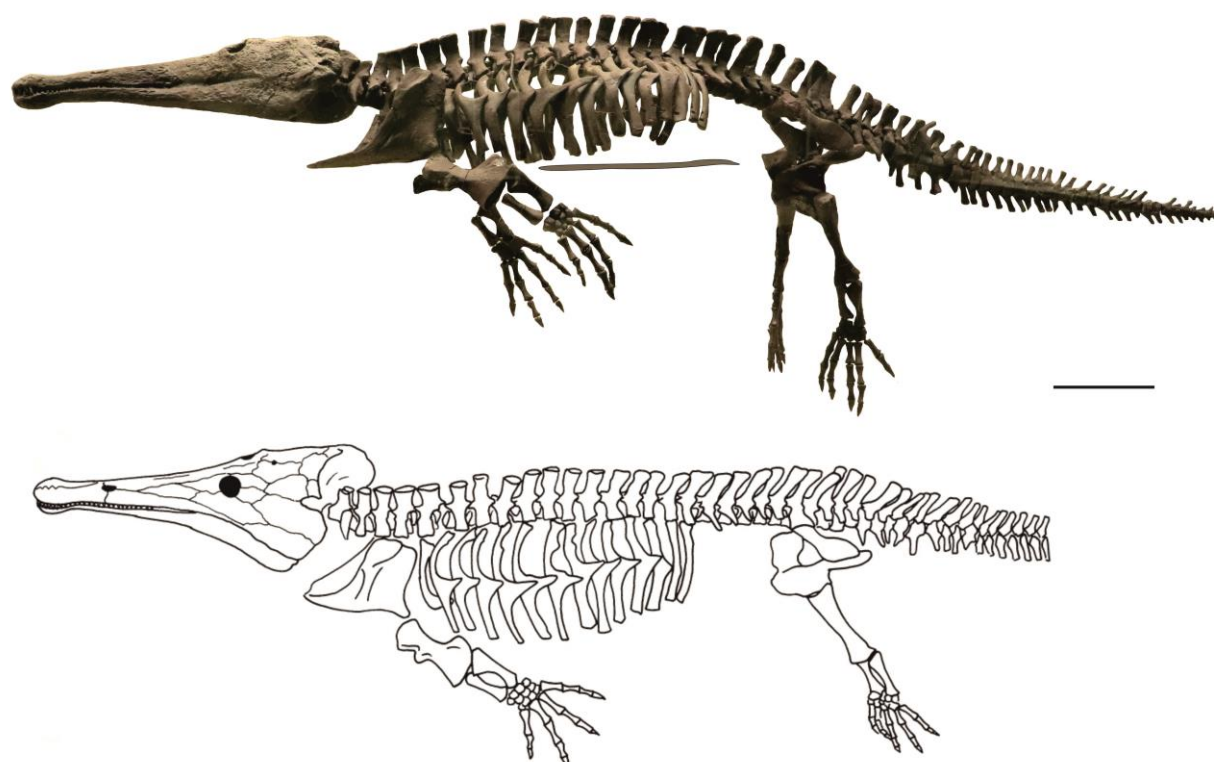


Рис. 23. Реконструкция скелета *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) (Witzmann et al., 2013). Длина масштабной линейки 100 мм.

### ЧЕРЕП

**Общая характеристика** (рис. 24-26; табл. 10-12). Для представителей рода *Platyrosaurus* характерен треугольный по форме череп со значительно вытянутым и узким преорбитальным отделом, характерным для представителей пермского семейства *Archegosauridae* (*Archegosaurus*, *Vageherpeton*, *Bashkirosaurus*, *Collidosuchus*, *Kashmirosaurus* и *Prionosuchus*), а также раннетриасовых представителей *Trematosauridae* (*Aphaneramma*, *Cosgriffius*, *Erythrotrachus*, *Stoschiosaurus*, *Wantzosaurus*), с которыми обнаруживается определенное конвергентное сходство при существующем морфологическом сходстве (Ефремов, 1933; Шишкин, 1960; Новиков, 2018). Общая реконструируемая длина от переднего конца предчелюстной кости до заднего конца суставных площадок составляет 216-680 мм у *P. stuckenbergi*, 398-658 мм у *P. rickardi* (реконструкция по фрагментам черепа и элементам посткраниального скелета, возможно относимых к данному виду), 330 мм у *P. vjuschkovi* (реконструкция по бедренной кости; экз. ПИН № 272/57) и 132-360 мм у *P. watsoni*. Таким образом, череп *P. watsoni* вполне сопоставим по длине с черепом *P. vjuschkovi*, но уступает *P. stuckenbergi*, однако, не столь значительно, как это отмечает Ю.М. Губин (Губин, 1991). Также уместно допустить, что

установленная максимальная реконструируемая длина черепа *P. watsoni* не является пределом, что справедливо также и для *P. vjuschkovi*. Отношение ширины черепа в затылочной области к его максимальной длине у *P. stuckenbergi* составляет 0.52, у *P. watsoni* – 0.47-0.57, что указывает на относительную пропорциональную идентичность.

Скуловой изгиб в преорбитальной части делит череп на две части: передняя заканчивается на уровне постхоантных клыков, боковые стороны которой практически параллельны друг другу; задняя часть заметно более расширена. У *P. stuckenbergi* данный изгиб составляет 170-178°, *P. rickardi* – 170°, у *P. watsoni* – 158-178°. При этом у соразмерных черепов существенных видовых различий по величине скулового изгиба нет. Угол между боковыми сторонами черепа на уровне орбит у *P. stuckenbergi* составляет 47-53°, *P. rickardi* – 42°, у *P. watsoni* – 45-50°.

Челюстной симфиз и на верхней и на нижней челюстях имеет наиболее выраженное среди прочих *Archegosauroida* ложкообразное расширение, образованное за счет усиления симфизных клыков и разрастания предчелюстной кости. Передний конец притуплен. Пережим, наиболее резко выраженный у *P. stuckenbergi*, находится во второй трети кости. Отношение ширины расширения к его длине у *P. stuckenbergi* составляет 0.29-0.32, у *P. watsoni* – 0.16-0.35.

Отношение высоты черепа к максимальной ширине посторбитального отдела у *P. stuckenbergi* составляет 0.29-0.32, у *P. watsoni* – 0.16-0.35. По среднему показателю череп *P. watsoni* более уплощен с учетом характера захоронения, в отличие от черепа *P. stuckenbergi*.

Затылок, по сравнению с прочими *Archegosauroida* высокий. Его высота от длины между отростками таблитчатых костей у *P. stuckenbergi* составляет 0.50-0.63, у *P. watsoni* – 0.25-0.55 – гораздо большие пределы, нежели по данным Губина (Губин, 1991). При этом стоит отметить, что у соразмерных *Melosaurus* и *Baschkirosaurus* данный показатель будет заметно меньше – 0.33.

Степень углубления затылочного края от задних концов таблитчатых костей у *P. stuckenbergi* составляет 0.20-0.29, тогда как у *P. watsoni* – 0.17-0.30. Для близкородственных черепов обоих видов данный показатель может как одинаковым, так и заметно различаться. По сравнению с соразмерным *A. decheni* и *Melosaurus uralensis* затылочный край *Platurosaurus* менее глубокий и сопоставимый по глубине с *Konzhukovia vetusta*.

Ноздри в форме вытянутого овала, отношение ширины к длине у *P. stuckenbergi* составляет 0.37, у *P. watsoni* – 0.20-0.43. Расположены в передней трети предглазничного отдела на довольно существенном удалении от переднего конца морды. Отношение длины

от переднего края черепа до центра ноздрей к общей длине черепа у *P. stuckenbergi* составляет 0.26, у *P. watsoni* – 0.13-0.25. У последнего пренориальный отдел короче. Ноздри широко расставлены, примыкают к боковой стороне.

Расположенные в задней трети черепа орбиты от овальной до округлой формы. Так отношение ширины орбиты к ее длине у *P. stuckenbergi* равно 0.77-0.92, у *P. rickardi* – 0.72, у *P. watsoni* – 0.59-1.0. У последнего орбиты могут быть сильнее вытянуты вдоль длинной оси в отличие от других *Platyosaurus* и образовывать вытянутые овалы. Угол схождения по направлению длинных осей орбит для представителей рода *Platyosaurus* не столь сильно различается. Так у *P. stuckenbergi* он составляет 40-62°, у *P. rickardi* – 30°, у *P. watsoni* – 35-67°. Отношение минимального расстояния между внутренними краями орбит к расстоянию между центрами орбит у *P. stuckenbergi* составляет 0.29-0.56, у *P. rickardi* – 0.48, у *P. watsoni* – 0.35-0.57, что указывает на то, что степень сближенности орбит у всех *Platyosaurus* в целом схожа. Внешний край орбиты у *P. stuckenbergi* заходит на боковую сторону, за счет чего орбитальная плоскость наклонена в переднебоковом направлении относительно горизонтальной плоскости орбитальной части черепной крыши. У *P. watsoni* орбитальная плоскость немного наклонена в сторону переднего края. Внешний орбитальный край у *P. watsoni* может быть приподнят сильнее, чем у *P. stuckenbergi*.

Круглое пинеальное отверстие располагается примерно на середине шва пары теменных костей. Отношение длины от центра орбит до центра пинеального отверстия к длине от последнего до заднего края заднетеменной кости по длинной оси у *P. stuckenbergi* составляет 0.67-1.0, у *P. rickardi* – 1.0, у *P. watsoni* – 0.65-1.2. Рассматриваемый морфометрический показатель не находит существенных различий внутри рода *Platyosaurus*.

Ушные вырезки не крупные, длина которых у *P. stuckenbergi* составляет 0.16-0.29 от длины черепа от центра орбиты до затылочного края, у *P. watsoni* – 0.16-0.36. У последнего они могли быть более глубокими. Ушные вырезки достаточно узкие: отношение ширины к длине у *P. stuckenbergi* 0.22-0.69, у *P. watsoni* – 0.25-0.87. У последнего могли быть шире. У затылочного края практически не раскрываются. Образованный латеральным краем табличчатой кости внутренний контур ориентирован субпараллельно длинной оси черепа.

Покровная скульптура черепной крыши представлена ячеями в основной изометричной формы (чаще пента- и гексагональные, реже - тетрагональные), а также сильно вытянутых на костях роstralной части. Различия у примерно соразмерных

черепов *P. stuckenbergi* и *P. watsoni* несущественны. У первого ячеи имеют более толстые гребни, у второго – выраженные местами бугорки в узлах ячей.

Боковая линия *Platyosaurus* в виде отпечатков на покровных элементах в большинстве случаев отсутствует или развита крайне слабо (Губин, 1986). Так у *P. watsoni* фиксируются желобки супраорбитального (*sulcus supraorbitales*) (экз. ПИН № 161/9, 161/19, 2250/2) и инфраорбитального (*sulcus infraorbitales*) (экз. ПИН № 161/20, 2250/4) каналов в виде прерывистых ячей. У *Archegosaurus* боковая линия на черепе выражена несколько лучше. У *Collidosuchus* желобки каналов боковой линии вовсе отсутствуют, в то время как у *Prionosuchus*, наоборот, развиты очень хорошо. Среди *Melosauridae*, как и для всех известных *Archegosauroidea*, намечается переходность от полного отсутствия до слабого проявления супраорбитального желобка впереди орбиты у *Melosaurus uralensis* (экз. ПИН № 161/1) и достаточно хорошо выраженного у *Tryphosuchus paucidens*.



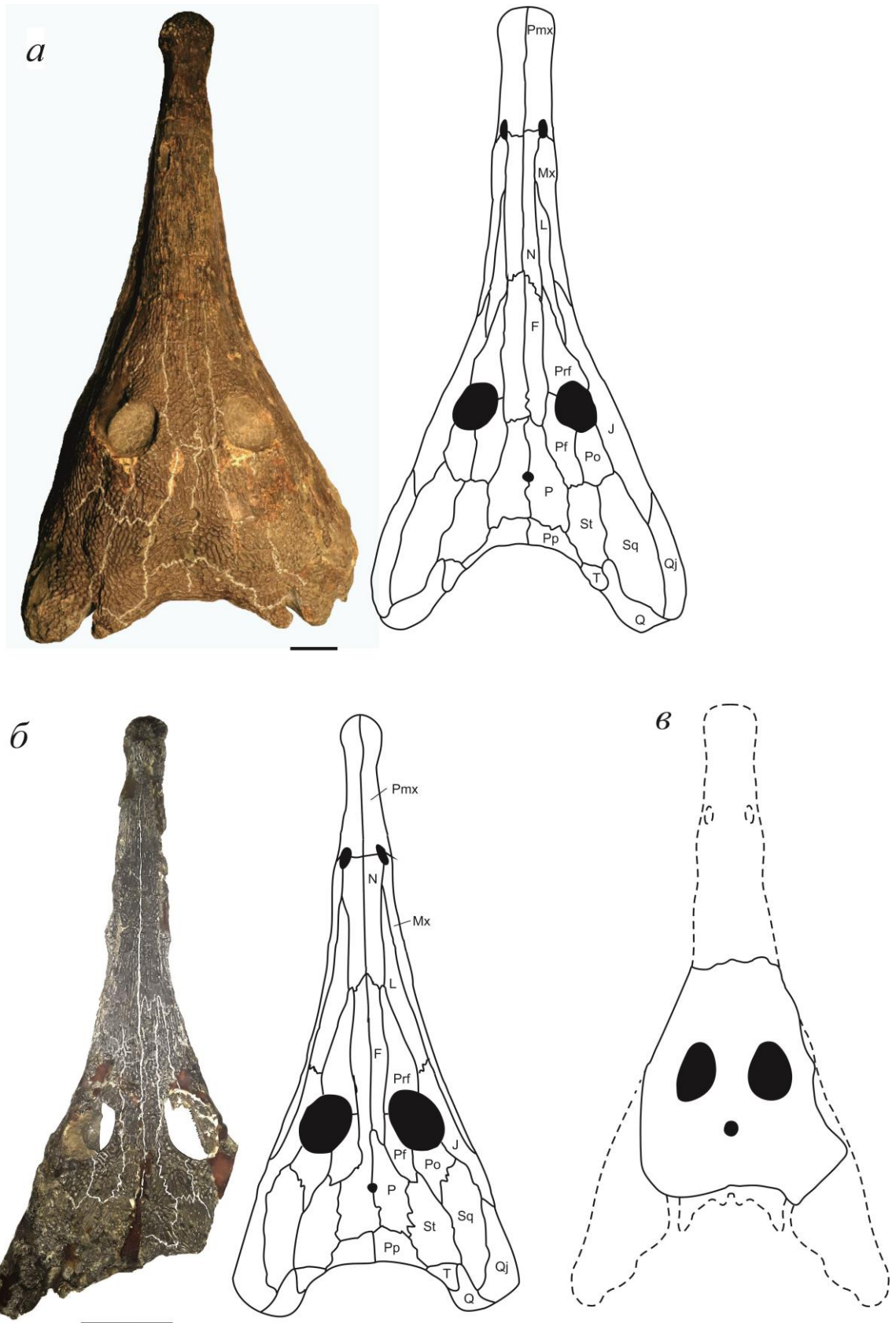


Рис. 24. Реконструкции дорсальной стороны черепа: *a* – *P. stuckenbergi* (по экз. ПИН № 164/1), *б* – *P. watsoni* (по экз. ПИН №№ 161/4, 28), *в* – *P. rickardi* (без № (Twelvetrees, 1880)). Длина масштабной линейки (для *в* – неизвестно) 20 мм.

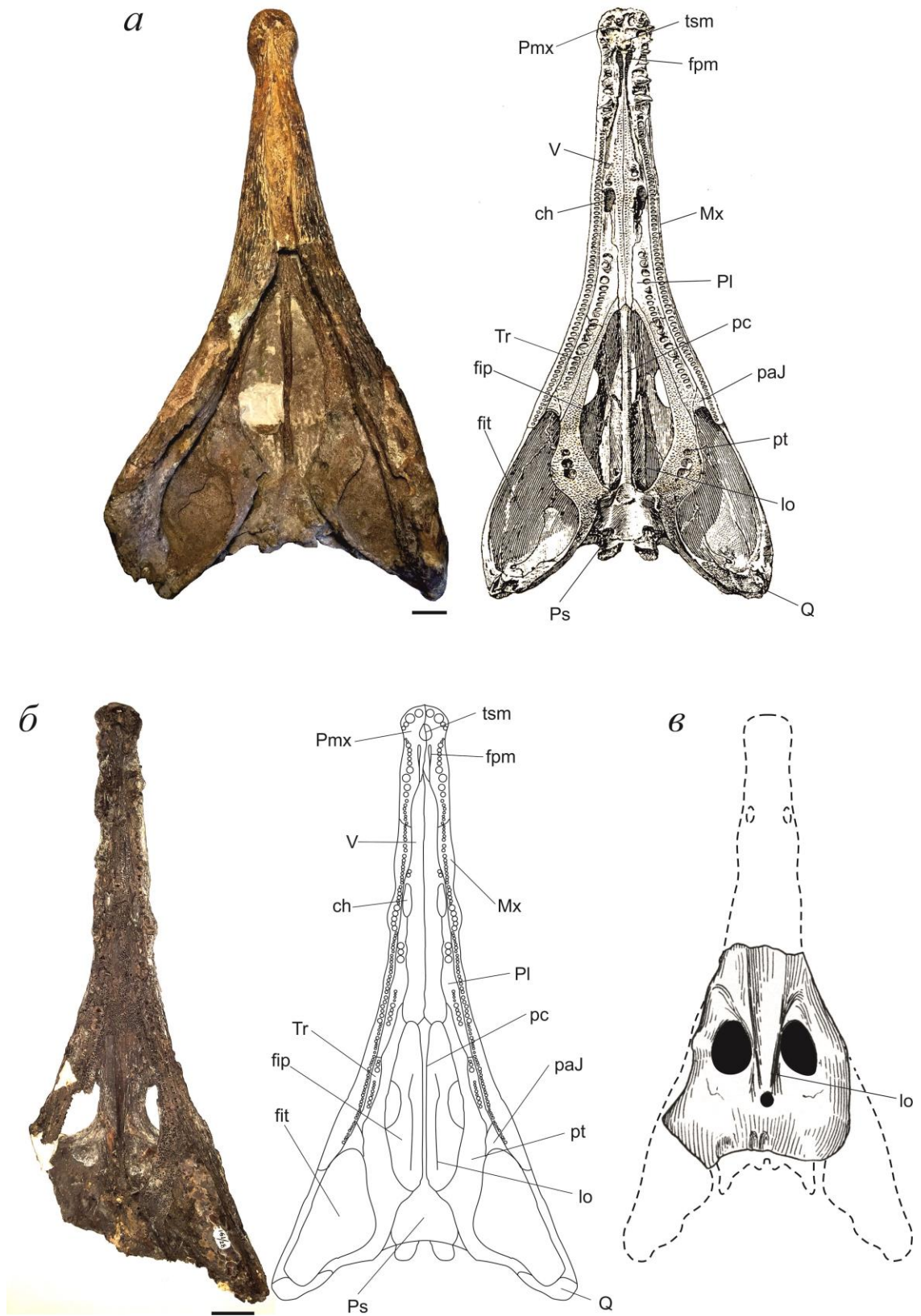


Рис. 25. Реконструкции вентральной стороны черепа: *a* – *P. stuckenbergi* (по экз. ПИН № 164/1) (Губин, 1991), *б* – *P. watsoni* (по экз. ПИН № 161/20, 28, 55), *в* – *P. rickardi* (без № (Twelvetrees, 1880)). Длина масштабной линейки (для *в* – неизвестно) 20 мм.

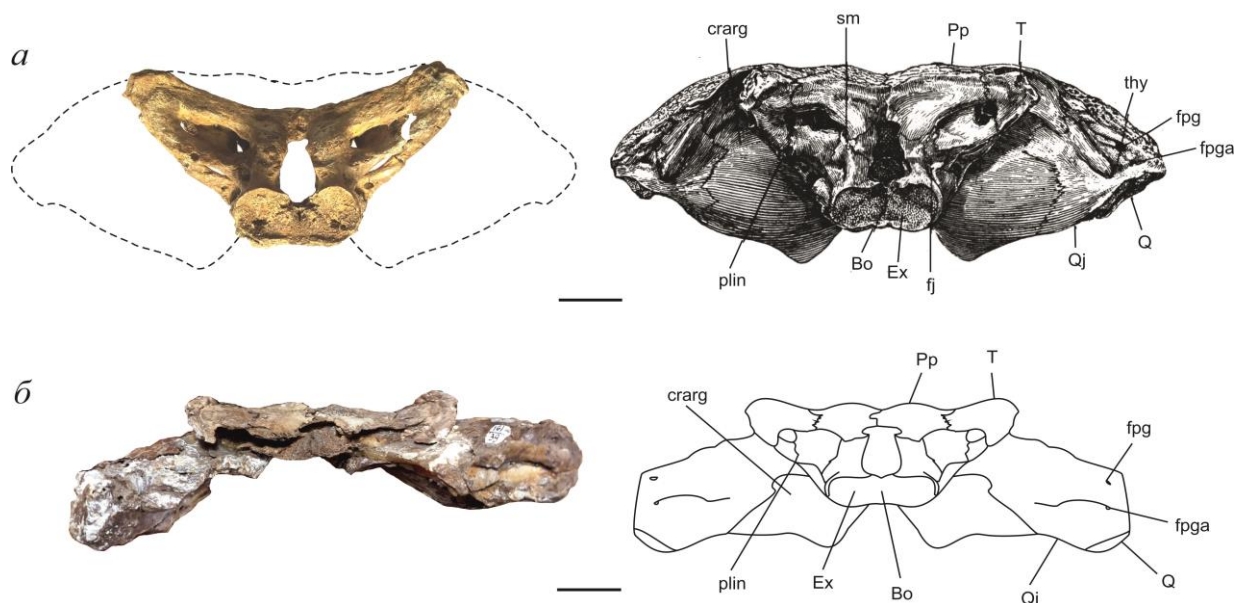


Рис. 26. Реконструкции затылочной стороны черепа: *a* – *P. stuckenbergi* (по экз. ПИН № 3968/1), *б* – *P. watsoni* (по экз. ПИН № 161/39). Длина масштабной линейки 20 мм.

**Покровные окостенения.** Черепная крыша *Platyosaurus* состоит из 16 хорошо окостеневающих парных покровных элементов, скульптурированных на дорсальной, и относительно гладких на вентральной поверхности, морфология которых рассмотрена в приложении к данной главе.

### ОЗУБЛЕНИЕ

Для верхней и нижней челюстей, а также костей небного комплекса *Platyosaurus* характерно озубление двух основных типов:

- 1) Дифференцированные по размеру зубы
  - 1.1) Мелкоразмерные
  - 1.2) Среднеразмерные
  - 1.3) Крупноразмерные (клыки)
- 2) Шагреневые поля

Внешний зубной ряд верхней челюсти *Platyosaurus* представлен многочисленными (около 230 шт.) зубами на примере *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/28). И на верхней и на нижней челюстях между зубами в ряду расположены альвеолы – в них размещались зубы противоположной челюсти при закрытой пасти.

Наиболее дифференцированы по размеру конусообразные зубыв нешнего ряда верхней челюсти (рис. 27, *a*). Коронка слабоизогнутая, округлая в сечении, с хорошо развитыми широкими продольными бороздками на поверхности эмали в основании

переходящими в очень частые узкие и плохо выраженные бороздки верхнего конца. У *P. watsoni* клыки более грацильные, чем у *P. stuckenbergi*, которые по длине могут быть практически равны ширине ложкообразного расширения симфиза. Пульпа заметно раскрыта, ее ширина составляет половину диаметра клыка. Складчатость дентина по своей сложности различна, поэтому число дентиновых складок варьирует на разных уровнях от вершины до основания (рис. 27, в). Складчатость в основании крупных зубов более сложная, чем у мелких. Самые крупные симфизальные клыки расположены дугообразно на предчелюстной кости в передней ее части по четыре на каждой стороне. Находящиеся у симфиза клыки имеют вертикальное положение, а ближе к лабиальному краю – отклоняются наружу под углом до 45°. Также клыки отмечаются позади предчелюстной канавки (*fossa praemaxillaris*), однако, они меньшего размера, чем передние симфизальные. На челюстной кости на уровне задней половины хоан у *P. watsoni* расположены среднеразмерные зубы, предающие лабиальному краю характерное вздутие. У *P. stuckenbergi* они позади хоан. Между клыками и зубами среднего размера, а также позади последних идут ряды частых и мелкогазмерных зубов, уменьшающихся у заднего конца челюстной кости. На костях небного комплекса отмечаются средне- и мелкогазмерные зубы. На сошнике присутствует только одна пара среднеразмерных зубов спереди от хоаны (прехоанальные). В передней половине небной кости сразу позади хоан у *P. watsoni* расположены параллельно зубам внешнего ряда наиболее крупные небные зубы (постхоанальные), близкие по размеру к постхоанальным клыкам на предчелюстной кости. У *P. stuckenbergi* они на некотором отдалении от хоан. В задней половине небной кости зубы среднеразмерные. Посередине небной костизубной ряд отсутствует. На эктоптеригоида у *P. watsoni* от середины до заднего конца отмечается ряд мелкогазмерных зубов, тянущийся вдоль латерального края. У *P. stuckenbergi* – по всей длине кости.

На нижней челюсти зубы также дифференцированы по размеру (рис. 27, б). Наиболее крупные симфизальные клыки расположены на переднем конце зубной кости. Они могли образовывать характерные пары с совмещенными вершинками, которые на ископаемом материале чаще всего отсутствуют: отмечается либо только передний, либо только задний из двух клыков, либо оба отсутствуют. Клыковая ямка (*fovea dentis*), как альвеола под сменные зубы, часто овальная, от неглубокой до глубокой, с шероховатым дном, окруженная кольцеподобным невысоким валиком с довольно крутыми бортами. На примере экз. ПИН № 4275/1 можно отметить расположение клыков в паре друг относительно друга таким образом, что оба они сходятся вершинами и плотно прилегают

внутренними боковыми сторонами друг к другу, образуя подобие единого элемента (рис. 28), что также отмечается и прочих *Temnospondyli*, например, у *Dvinosaurus*.

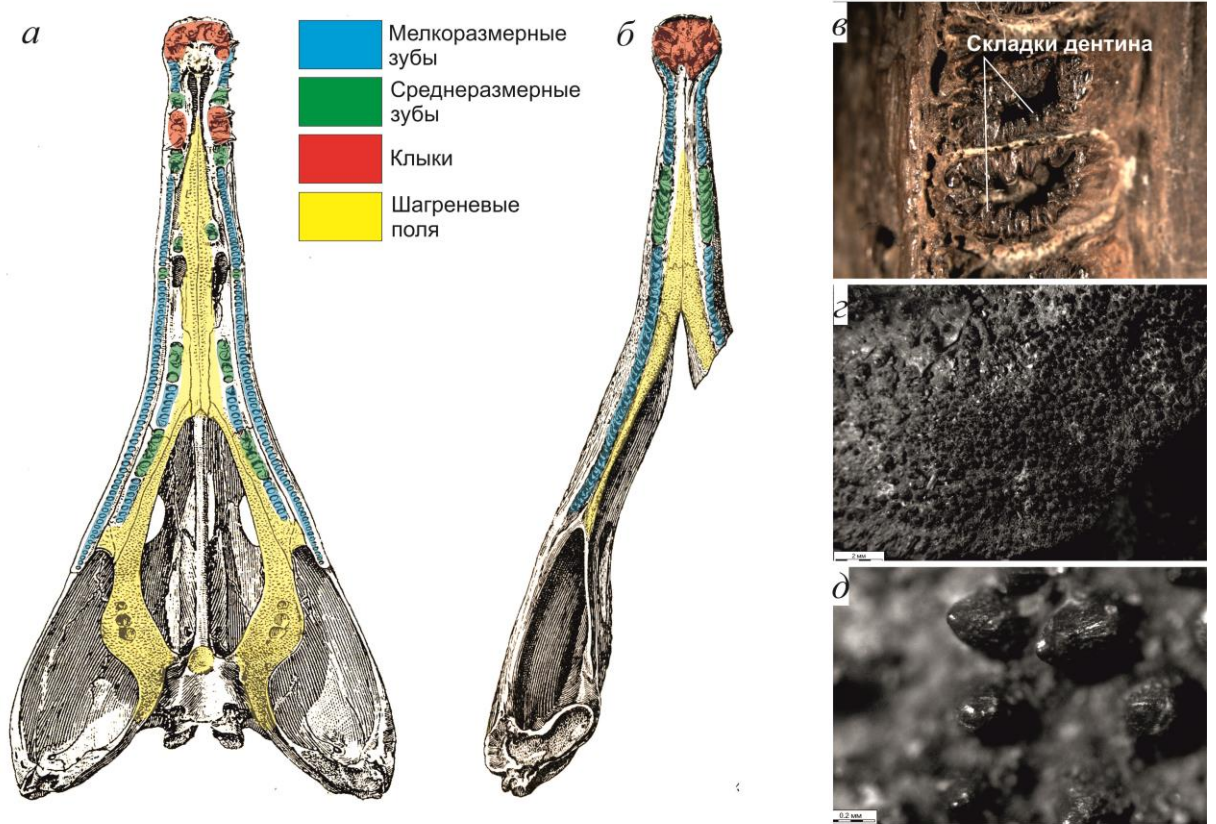


Рис. 27. Характер озубления *Platyoposaurus*: *а* – вентральная сторона черепа, *б* – дорсальная сторона нижней челюсти, *в* – коронки зубов внешнего ряда, *г* – шагреньевое поле небного комплекса *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55), *д* – зубцы шагрени небного комплекса *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55).

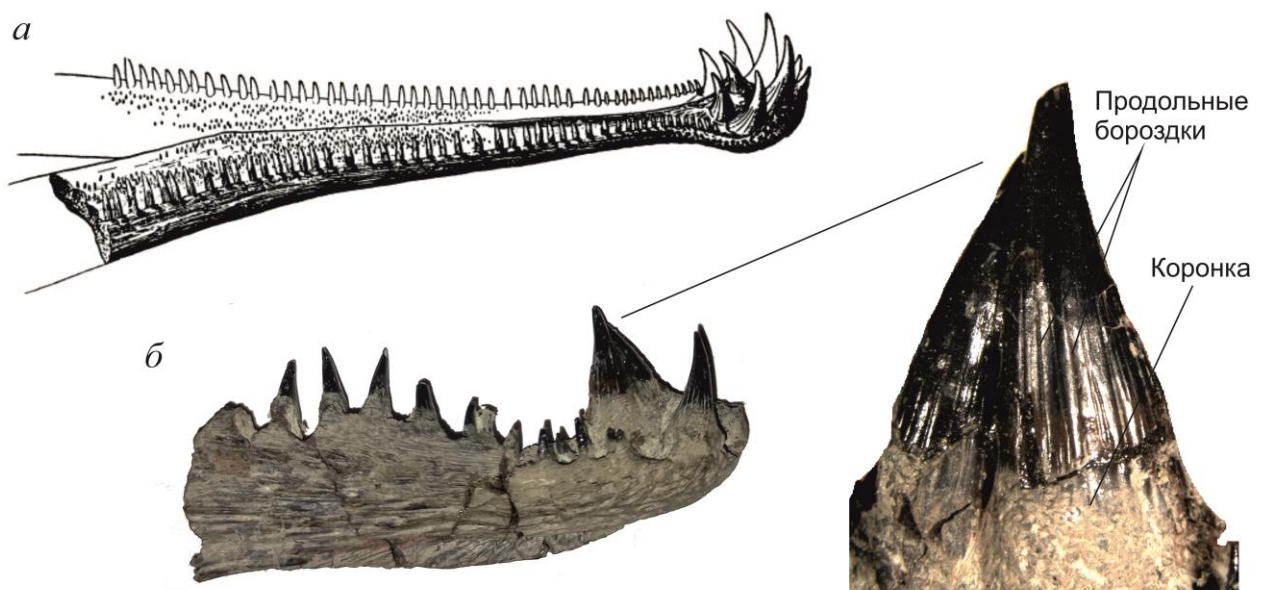


Рис. 28. Характер озубления симфиза нижней челюсти *Platyoposaurus*: *а* – общий вид

(Конжукова, 1955б), б – образование клыковой пары на примере *Platyoposaurus* sp. (экз. ПИН № 4275/1).

Шагрень у *Platyoposaurus* присутствует на костях черепа, так и нижней челюсти в виде характерных полей (рис. 27, з, д). Общая площадь этих полей довольно существенна на костях небного комплекса. На черепе шагрень отмечается на предчелюстной, челюстной, костях, кости небного комплекса (сошник, небная кость и эктоптеригоид), круловидная кость, парасфеноид. На нижней челюсти шагрень присутствует на всех трех элементах короноидной серии. Разные по площади и форме, в зависимости от приуроченности к той или иной кости, шагреньевые поля представляют собой участки, в пределах которых располагаются многочисленные зубцы. По своей общей морфологии зубцы схожи с зубами, но с выпрямленными коронками, имеющими одинаковый размер с диаметром основания коронки до 0.4 мм и высотой до 1 мм. Диаметр пульпы составляет 1/3 от диаметра коронки. Продольные бороздки на поверхности эмали узкие и слабо выраженные. Дентиновых складок значительно меньше, чем на зубах. Шагреньевые поля могут быть следующих типов:

1. Непрерывное расположение зубцов без видимых промежутков.
2. Прерывистое расположение зубцов с видимыми промежутками.
  - 2.1. Промежутки меньше или равные диаметру основания зубца.
  - 2.2. Промежутки больше диаметра основания зубца.

Взаимное расположение зубцов друг относительно друга может быть как упорядоченным, так и хаотичным.

### **ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ**

В главе охарактеризована морфология только покровных элементов плечевого пояса (ключица, межключица), являющихся наиболее многочисленными среди прочих элементов посткrania, что важно для рассмотрения изменчивости на основании выводов, сделанных по части морфологии. Также охарактеризована морфология бедренной кости с целью пересмотра описания по этому элементу скелета отдельного вида *P. vjuschkovi* (Губин, 1989), валидность которого кажется сомнительной. Морфология остальных элементов посткrania рассмотрена в приложении к главе.

**Плечевой пояс**<sup>2</sup>. Плечевой пояс представителей рода *Platyoposaurus* (рис. 29), прилегающий передним концом ключиц и межключицы к вентральной стороне основания черепа, состоял из полностью окостеневающих элементов: парных клейтрумов и ключиц, непарной межключицы, образующих в сочленении рамаподобную скелетную структуру. Ключичный симфиз, судя по всему, отсутствовал, как у близкородственного рода *Archegosaurus*, внутренние края ключиц в переднем отделе не сходились, соединяясь с узким и сильно вытянутым передним отделом межключицы. Передний отдел межключиц представителей рода *Platyoposaurus* на всех экземплярах не сохранился. Наружная поверхность ключицы и межключицы представителей рода *Platyoposaurus* скульптурирована подобно покровным элементам крыши черепа и нижней челюсти, что является хорошим диагностическим признаком, учитывая также высокую вероятность сохранности этих элементов в ископаемом состоянии по сравнению с другими частями скелета. Скульптура ключицы и межключицы представителей рода *Platyoposaurus* отличалась от таковых у прочих архегозавроидов, в частности, представителей семейства *Melosauridae*, встречаемых в местонахождении совместно с *Platyoposaurus*.

---

<sup>2</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

**Ульяхин А.В.** Изменчивость покровных элементов плечевого пояса *Platyoposaurus* (*Temnospondyli*, *Archegosauridae*) из средней перми Восточной Европы // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2021. Т. 163. Кн. 2. С. 238-250. RSCI (0,81 п.л., личный вклад – 100%, импакт-фактор РИНЦ – 0,511).

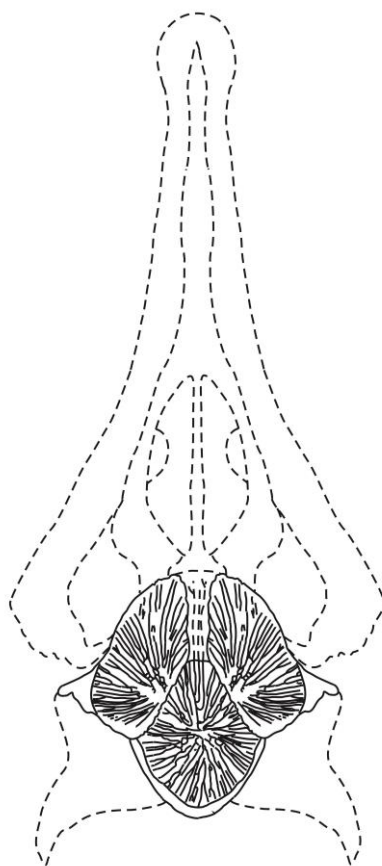


Рис. 29. Строение покровных элементов плечевого пояса (ключиц и межключицы) *Platyosaurus* и их положение относительно черепа (Ульяхин, 2021).

**Ключица.** Ключица представителей рода *Platyosaurus*, как и всех прочих *Temnospondyli*, состоит из двух основных отделов: орнаментированной ключичной пластины и отходящего от нее в дорсальном направлении отростка (*processus dorsalis*) (рис. 30, I). Задний край ключичной пластины находится под прямым или тупым углом относительно наружного края, как и у *Tryphosuchus paucidens*. У ключиц *Melosaurus compilatus* и *Koinia silantjevi* рассматриваемый угол острый. Длина ключичной пластины ( $L_{ca}$ ) *P. stuckenbergi* равна 110-120 мм, ширина ( $L_{cb}$ ) – 50-54 мм (48.5-52.4% от максимального значения). Для *P. watsoni* эти значения находятся в пределах 40-91 мм и 20-42 мм соответственно (26.2-55.0% от максимального значения). Показатель  $K_c$  для *P. stuckenbergi* составляет 0.45, для *P. watsoni* – 0.46-0.50. Показатель  $Y_1$  у *P. stuckenbergi* составляет 70-84°, близкий к таковому у *M. compilatus* и *K. silantjevi*, у которых показатель  $Y_1$  составляет около 90°. У соразмерных экземпляров ключиц *P. watsoni* показатель  $Y_1$  равен 57-62°, что указывает на более низкий и широкий плечевой пояс. Показатель  $Y_t$  у соразмерных экземпляров ключиц практически не различается: *P. stuckenbergi* – 42-53°; *P.*



watsoni – 40°. Для *K. silantjevi* показатель  $Yt$  равен 47°, а для *M. compilatus* – 35-40°. Задняя пластина (lamina posterior) у *P. watsoni* заметно шире, чем у соразмерных экземпляров ключиц *M. compilatus* и *K. silantjevi*. Покровный орнамент вентральной стороны ключичной пластины характеризуется ячеистым полем (рис. 30, I, а), расположенным в центре окостенения, и отходящими от него прямыми или слабоизогнутыми радиальными гребнями (рис. 30, I, а), связанными друг с другом за счет поперечных перемычек (рис. 30, III, д), а также единичными бугорками (рис. 30, III, б). Ячеистое поле представлено чаще пентагональными и реже гексагональными и тетрагональными ячейками (рис. 30, III, в) с расположенными в их центре васкулярными отверстиями для питающих кожу сосудов. В периферийных частях ключичных пластин далеко не у всех экземпляров встречаются единичные узловидные округлые ячейки (рис. 30, г). Ячеистое поле *P. stuckenbergi* в целом состоит из большего числа ячеек (31-127), нежели у *P. watsoni* (14-35) при сравнении соразмерных экземпляров. Для ключиц представителей рода *Platyrosaurus* характерно древовидное ветвление радиальных гребней от центра к периферии, когда покровный орнамент приобретает вильчатый характер (рис. 30, I, а). У *T. raucidens* и *M. compilatus* рассматриваемая скульптура гребенчато-морщинистая, у *K. silantjevi* – крупноячеистая на всей площади ключичной пластины. Для представителей рода *Platyrosaurus* было выделено четыре порядка ответвлений (I – IV) (рис. 30, б). Гребенчатый покровный орнамент ключичной пластины представителей рода *Platyrosaurus* несет черты видовых различий. Так для *P. stuckenbergi* характерны толстые и извилистые радиальные гребни, вершины которых в значительной степени сглажены. Для соразмерных ключиц *P. watsoni* гребни более узкие, прямые и лезвиевидные. Бугорчатый тип скульптуры представителей рода *Platyrosaurus* представлен единичными бугорками. Соединяющие соседние гребни и расположенные к ним перпендикулярно или под острым углом короткие перемычки развиты в латеральных частях ключичной пластины. Для *P. watsoni* их число 2-5, для *P. stuckenbergi* – 16. В единичном случае у *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/153) хорошо просматривается короткий желобок (рис. 30, III, а), протягивающийся от центра окостенения в передне-латеральном направлении, возможно, имеющий отношение к боковой линии. Дорсальная сторона достаточно гладкая, с редкими и плохо просматривающимися лентовидными следами от сосудов (рис. 30, I, б).

**Межключица.** Межключица, как основной медиовентральный элемент плечевого пояса, характеризуется у представителей рода *Platyrosaurus* ромбовидной формой, слабо или в значительной степени вытянутой сагиттально, с хорошо развитыми ключичными площадками (рис. 30, II), грацильная, в отличие от *K. silantjevi*. Передний узкий отдел,

судя по всему, был вытянут сильнее, чем задний. Длина единственного не полностью сохранившегося экземпляра межключицы *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-9) от заднего края до центра окостенения (Lia) составляет около 25 мм при ширине (Lib) с учетом длины ключичных площадок – 50 мм (48.5% от максимального значения). Показатель Kіс равен 2.0. Для *P. watsoni* указанные значения длины и ширины – 18-30 мм и 19-53 мм соответственно (33.9-56.5% от максимального значения); показатель Kіс равен 1.1-1.6, и близок по значению к таковому у *K. silantjevi* (показатель Kіс равен 1.3) и у представителей рода *Melosaurus* (показатель Kіс равен 1.0). Области налегания межключицы на дорсальную поверхность ключиц, представленные сочленовными площадками, хорошо развиты.

На вентральной стороне межключицы покровный орнамент с ячеистым полем в центре окостенения и отходящими от него во всех направлениях радиальными ветвистыми гребнями и редкими бугорками очень близок к таковому у ключицы (рис. 30, II, *a*). Этот тип скульптуры межключицы отличается от покровного орнамента соответствующей части скелета представителей рода *Melosaurus*, у которых скульптура морщинистая, с нечеткими гребнями и ячейками, более схожая с *K. silantjevi*. Ячейки пентагональные, округлые, овальные с расположенными в центре васкулярными отверстиями. Гребенчатый покровный орнамент у *P. watsoni* имеет ветвистый характер, для которого выделено четыре порядка ветвлений (I-IV) радиальных гребней. Бугорчатый тип скульптуры встречен только у межключиц малого и среднего размеров.

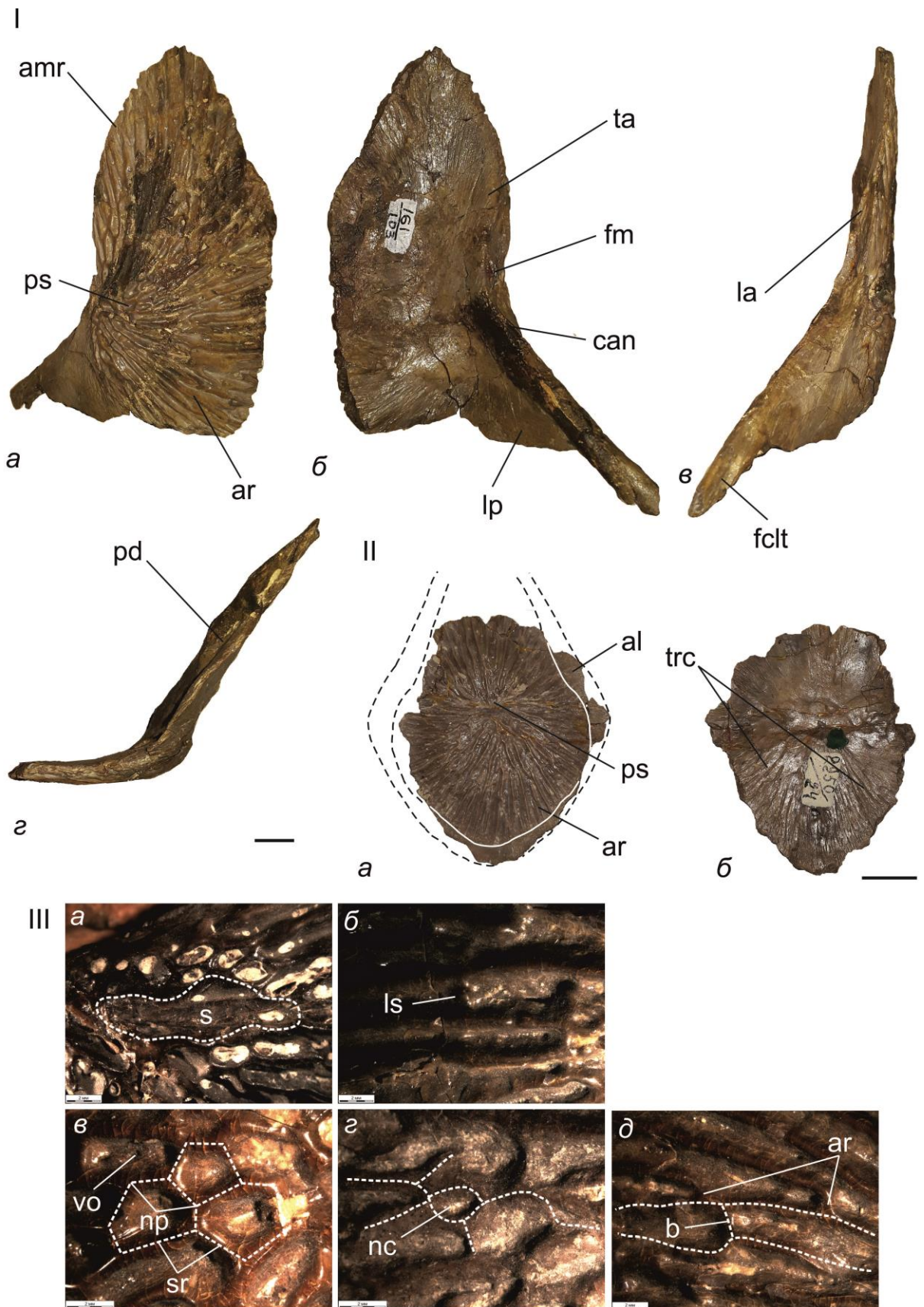


Рис. 30. Морфология и характер орнаментации покровных элементов плечевого пояса *R. watsoni*: I – ключица (по экз. ПИН № 161/103): *a* – снизу; *б* – сверху; *в* – сбоку; *г* – сзади;

II – межключица (по экз. ПИН № 2250/24): *a* – снизу; *b* – сверху; III (*a-d*) – тип скульптуры, общий для ключицы и межключицы (по экз. ПИН №№ 161/102, 153; № 2250/25). Обозначения: *al* – ключичная (сочленовная) площадка; *amr* – *area marginalis*; *ar* – радиальные гребни; *b* – перемычка; *can* – *crista anterior*; *fcft* – *facies cleithralis*; *fm* – *fossa muscularis*; *la* – *lamina anterior*; *lp* – *lamina posterior*; *ls* – бугорчатая скульптура; *nc* – узловая ячейка; *np* – узловые точки; *pd* – *processus dorsalis*; *ps* – ячеистая скульптура в центре окостенения (ячеистое поле); *s* – желобок неясной природы; *sr* – гребни ячей; *ta* – *torus anterior*; *trc* – радиальные желобки на дорсальной стороне межключицы; *vo* – васкулярные отверстия. Длина масштабной линейки (для I и II) 10 мм (Ульяхин, 2021).

**Задняя конечность.** Бедренные кости известны только у *P. stuckenbergi*, *P. vjuschkovi* и *Platyorosaurus* sp. из местонахождения Аксаково (рис. 31). Все бедренные кости грацильные за счет большой длины (80-129 мм) относительно ширины диафиза (10-13 мм). Для *P. stuckenbergi*  $Kf1$  равен 0.09-0.11, для *P. vjuschkovi* – 0.09. Для сравнения с *Melosauridae* у *T. paucidens* этот показатель равен 0.11-0.16. Диафиз в сечении треугольный за счет хорошо выраженного на вентральной стороне аддукторного гребня (*crista aspera femoris*), к которому прикреплялись аддукторные мышцы. Гребень протягивается от начала проксимального расширения, где он переходит в бугорок 4-го трохантера (*trochanter tetricus*). У начала дистального расширения гребень переходит в уплощенную впадину (*fossa poplitea*), от которой отходило сухожилие икроножной мышцы. 4-ый трохантер, к которому прикреплялись бедренно-хвостовые мышцы, развит слабо и представлен коротким, утолщенным гребнем (Губин, 1991) и при этом выражен хуже, чем у *Melosauridae*. У *P. stuckenbergi* данный гребень вертикальный, у *P. vjuschkovi* – относительно высокий, нависающий над межтрохантерной площадкой и развитый лучше. Отношение ширины диафиза к его высоте ( $Kf2$ ) у *P. stuckenbergi* составляет 0.58-0.72, у *P. vjuschkovi* – 0.77 за счет более низкого *crista aspera femoris*. Для сравнения с *Melosauridae* у *M. vetustus* этот показатель равен 0.64, а у *T. paucidens* – 0.54-0.87. В пределах проксимального эпифиза располагается относительно пологая впадина (*fossa tendinalis*) – место прикрепления сухожилий мышц разгибателей голени. Суставная поверхность проксимального эпифиза у *Platyorosaurus* менее скругленная, чем у *M. vetustus* и *T. paucidens*. У *Melosauridae* она более глубокая с внутренней стороны. Проксимальный эпифиз слабо окостеневший, при этом большая часть межтрохантерной впадины оставалась хрящевой (Губин, 1991). Угол скрученности у *P. stuckenbergi* составляет 38-80°, у *P. vjuschkovi* – 35°. Для сравнения у *T. paucidens* рассматриваемый

угол равен 18-28°. Стоит отметить, что используемые в работе морфометрические показатели бедренной кости не являются таксономически строго различными не только на уровне рассматриваемого рода, но также на уровне надсемейства.

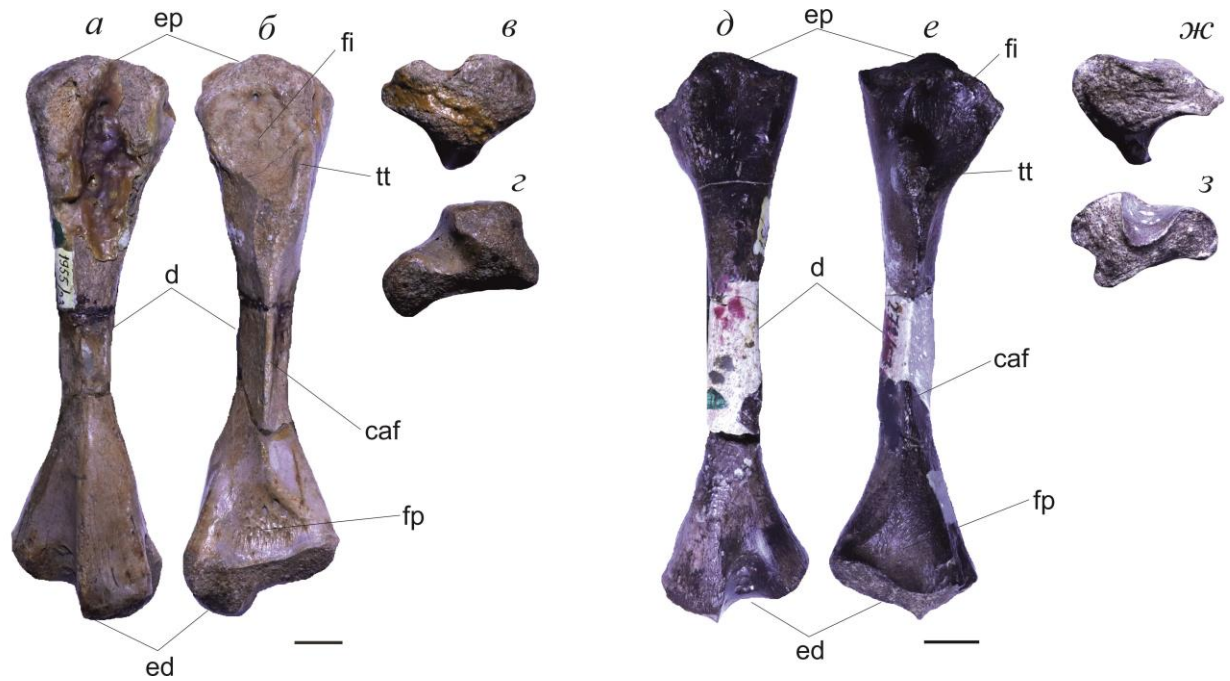


Рис. 31. Бедренная кость *Platyrosaurus*: *a, б, в, з* – *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 1955/23), *д, е, ж, з* – *P. vjuschkovi* (экз. ПИН № 272/57). Вид с передней стороны – *a, д*, вид с задней стороны – *б, е*, вид со стороны проксимального эпифиза – *в, ж*, вид со стороны дистального эпифиза – *з, з*. Длина масштабной линейки 10 мм.

## ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ PLATYOSAURUS

**5.1. Возрастная изменчивость.** Установление характера возрастной изменчивости темносpondильных амфибий не менее важно, чем для других групп тетрапод. При этом важно понимать, что размер *Temnospondyli* не является строгим и надежным критерием возраста (Быстров, Ефремов 1940; Steyer, 2000, 2003), в связи с чем, при рассмотрении возрастной изменчивости, фактически стоит подразумевать изменчивость размерную.

Установление закономерностей роста и его динамики на примере конкретных частей скелета для двух видов *Platyosaurus* (*P. stuckenbergi* и *P. watsoni*) и сопоставление возрастной изменчивости рассматриваемых видов является необходимым для выявления специфических видовых различий, что немаловажно как для правильной таксономической интерпретации, так и общих закономерностей роста.

Наиболее показательна возрастная изменчивость на примере *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки, представленного многочисленными черепными и малочисленными посткраниальными элементами с минимальной реконструируемой длиной черепа 132 мм, а максимальной – 360 мм с разницей 228 мм (рис. 32). Для менее многочисленного черепного и посткраниального материала *P. stuckenbergi* из местонахождений Акбатыровский Рудник, Большой Китяк-1,2, Медный Рудник, Белебей и Камские Поляны минимальная длина черепа составляет 216 мм, а максимальная – 540 мм, с разницей 324 мм (рис. 33). Для местонахождения Акбатыровский Рудник с наибольшим числом экз. – 216, 454 и 238 мм соответственно (рис. 34).

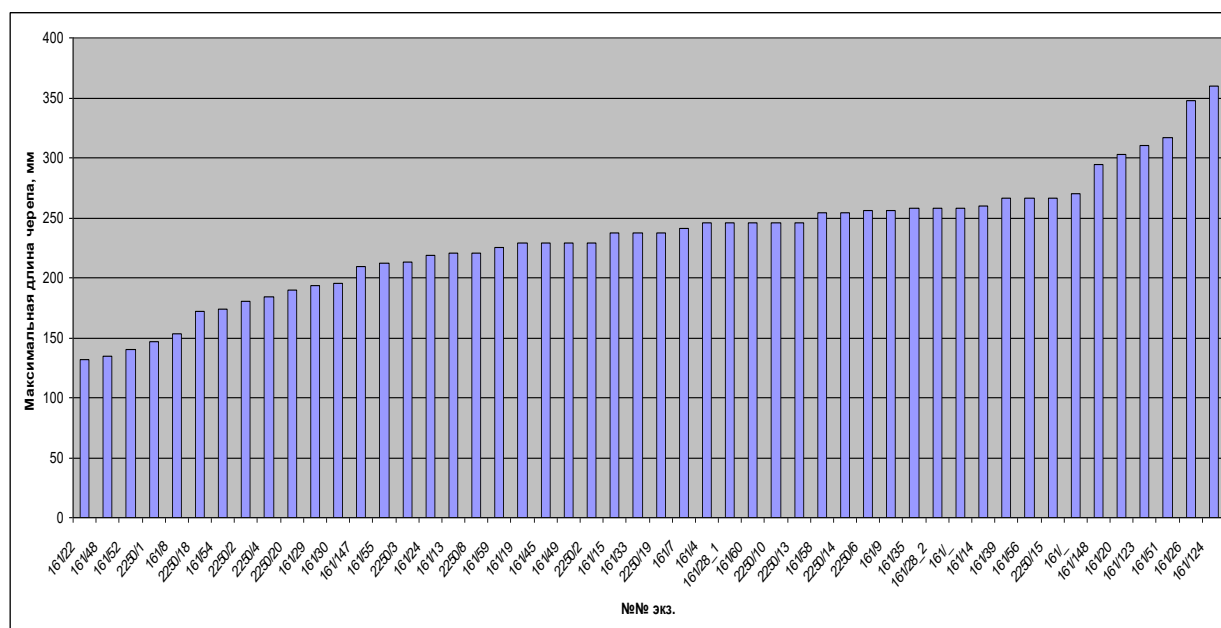


Рис. 32. Размерный ряд для *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки по максимальной реконструируемой длине черепа по всем элементам скелета.

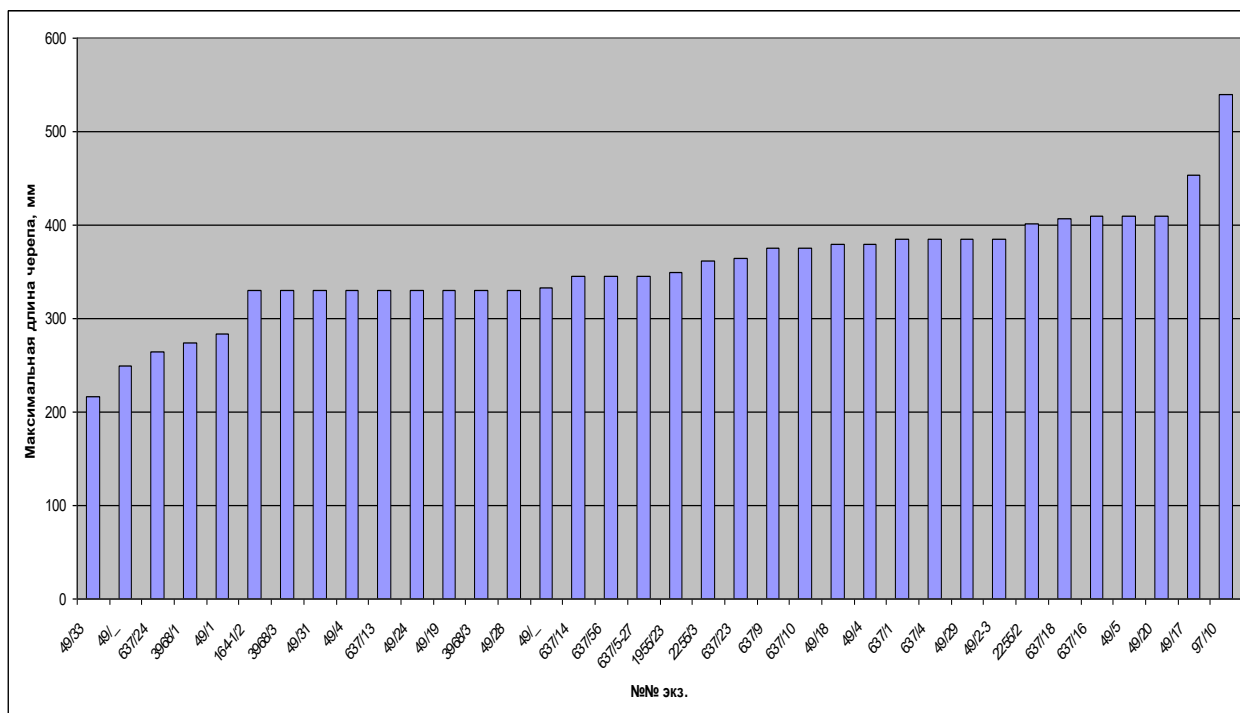


Рис. 33. Размерный ряд для *P. stuckenbergi* из местонахождений Акбатыровский Рудник, Большой Китяк-1,2, Медный Рудник, Белебей и Камские Поляны по максимальной реконструируемой длине черепа по всем элементам скелета.

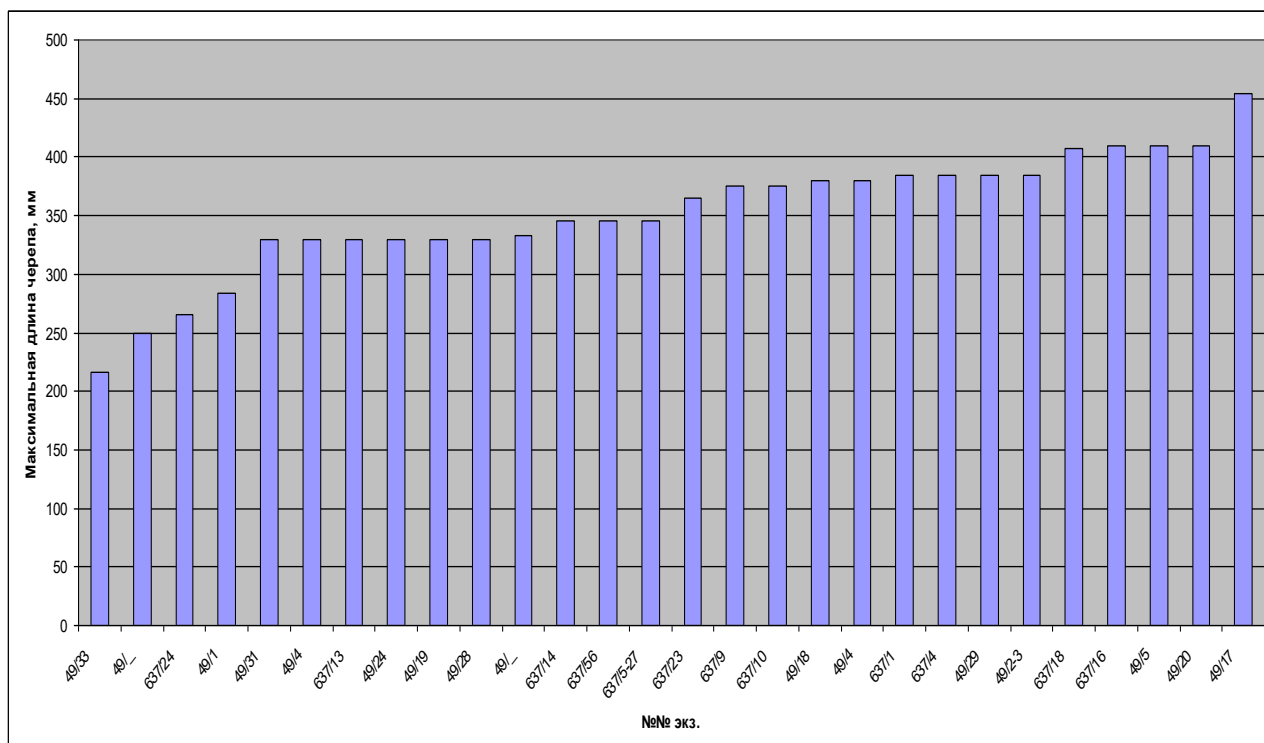


Рис. 34. Размерный ряд для *P. stuckenbergi* из местонахождения Акбатыровский Рудник по максимальной реконструируемой длине черепа по всем элементам скелета.

## CRANIUM

**Общие пропорции черепа по данным морфометрии** (табл. 11-12). Для ювенильных особей темноспондильных амфибий в целом характерны такие морфологические особенности, как укороченная предорбитальная часть черепа, крупные орбиты, слабо выраженный покровный орнамент и простые по своей конфигурации соединительные швы между покровными элементами. При этом черепная крыша подвергалась более ранней оссификации, нежели нейрокраниум (Fröbisch et al., 2010). Подобные возрастные изменения претерпевал и череп *Platyoposaurus*. Возрастные изменения общих пропорций черепа были оценены для трех относительно целых черепов *P. watsoni*, у которых индекс удлинения черепа меняется в сторону уменьшения (экз. ПИН № 161/8 – 0.33; экз. ПИН № 161/28\_2 – 0.26; экз. ПИН № 161/14 – 0.28), что указывает на непропорциональный (аллометрический) рост, при котором удлинение черепа вдоль продольной оси происходило быстрее, чем его расширение.

Аллометричность роста черепа *Platyoposaurus* была оценена также по четырем ростовым зонам (рис. 35):

I – участок черепа от переднего края предчелюстной кости до центра ноздрей.

II – участок черепа от центра ноздрей до центра орбит.

III – участок черепа от центра орбит до центра пинеального отверстия.

IV – участок черепа от центра пинеального отверстия до заднего края заднетеменных костей.



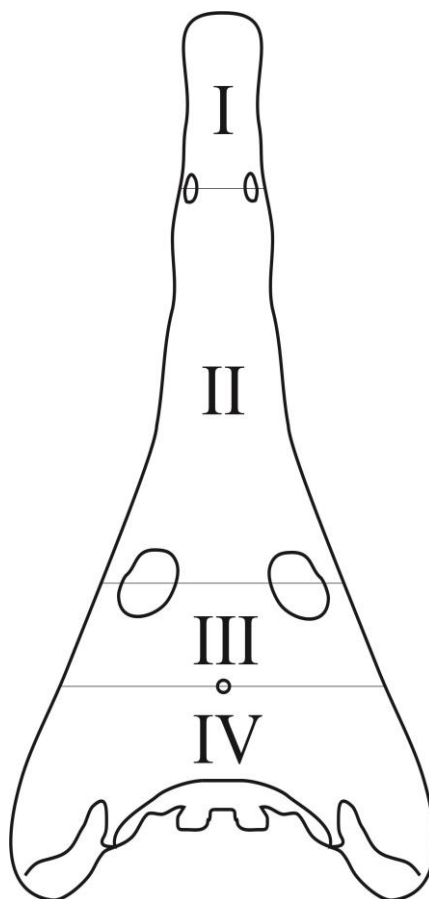


Рис. 35. Схема обозначения зон роста I-IV для черепа *Platyoposaurus*.

Для *P. watsoni* (рис. 36) удлинение зон I и II происходило одинаково пропорционально относительно общего удлинения черепа, при этом без заметного изменения темпов роста. Удлинение зон III и IV также происходило одинаково пропорционально относительно общего удлинения черепа, но медленнее, чем для зон I и II. То есть преорбитальная часть черепа удлинялась быстрее, чем посторбитальная с заметной аллометричностью роста. Расширение черепа для зон I+II (на уровне середины ноздрей) и зон III+IV (на уровне середины орбит) происходило одинаково пропорционально относительно общего удлинения черепа. При этом для зон I+II расширение происходило пропорционально их удлинению, тогда как для зон III+IV череп расширялся быстрее, чем удлинялся. То есть преорбитальная часть черепа расширялась практически с той же скоростью, что и посторбитальная, при том, что для последней наблюдался аллометрический рост с более быстрым расширением относительно удлинения.

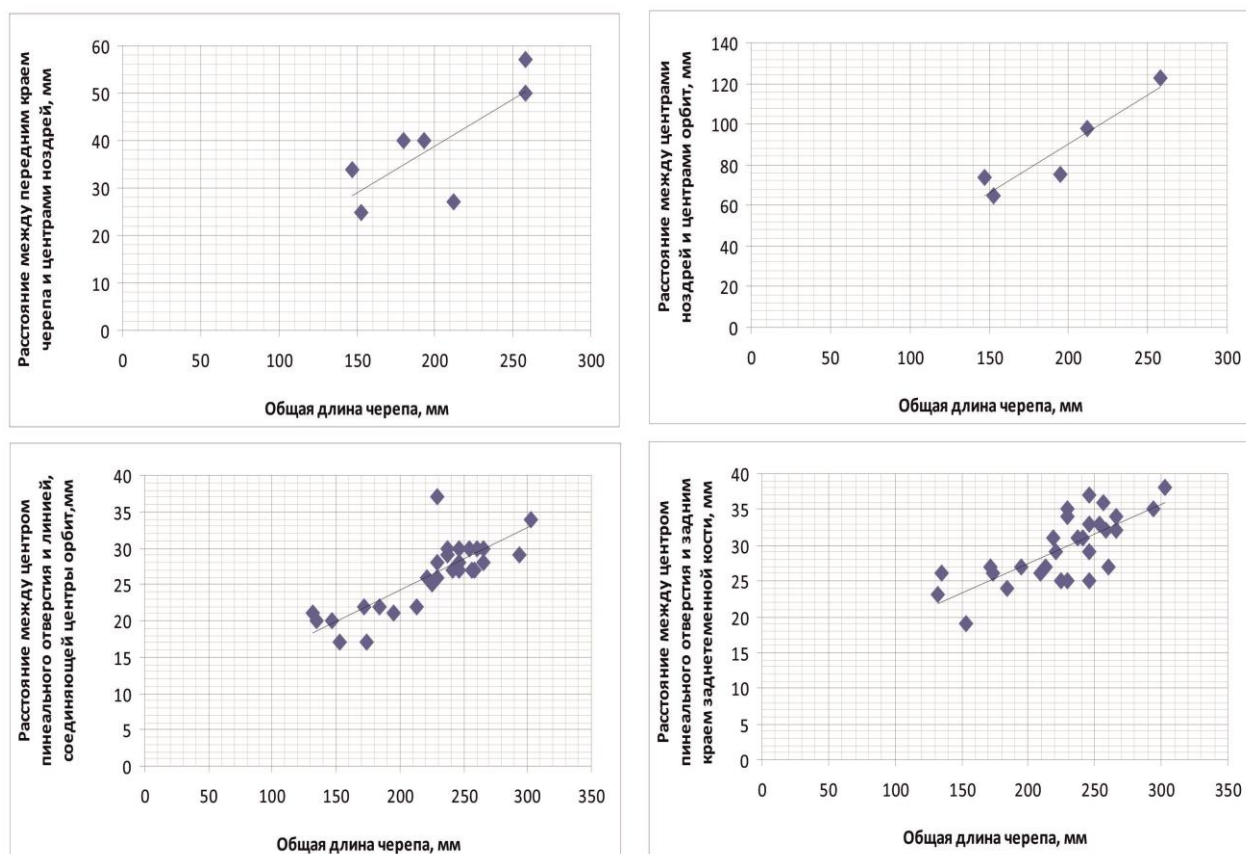


Рис. 36. Графики, отражающие характер онтогенетического изменения (удлинение, расширение) ростовых зон I-IV *P. watsoni*.

Аналогичные онтогенетические изменения общей морфологии черепа характерны и для *Archegosaurus decheni*, при которых длина увеличивалась заметно быстрее ширины, что приводило по мере взросления к формированию более узкого и при этом вытянутого вдоль продольной оси черепа (Burmeister, 1850; Meyer, 1858; Gubin, 1997; Witzmann, 2006). Для *A. decheni* также отмечается пропорциональное удлинение преорбитальной части черепа, обусловленное существенным аллометрическим ростом в длину предчелюстной, челюстной, носовой и передней части слезной костей в переднем направлении, а также положительной аллометрией в заднем направлении роста префронтальной и задней части слезной кости, что коррелирует с пропорциональным уменьшением длины орбит вдоль продольной оси. В отличие от преорбитального отдела черепа относительная длина посторбитального отдела уменьшается, как и у *Platyrosaurus*. При этом происходило пропорциональное сужение рассматриваемого отдела в онтогенезе, а все покровные элементы черепной крыши росли в ширину с отрицательной аллометрией (Witzmann, Scholz, 2007). Таким образом, характер

остеогенеза черепа с его общими морфологическими преобразованиями у длинномордых *Archosauridae* был схож.

**Скуловой изгиб.** Скуловой изгиб (табл. 15) в преорбитальной части несет характерные черты возрастной изменчивости на примере *P. watsoni*, которая выражается в увеличении угла на боковой стороны черепа в отмеченной области перегиба, приближающегося с увеличением размера к  $180^\circ$  (рис. 37). То есть для наиболее крупноразмерных особей характерен более плавный переход орбитальной зоны в ростральную за счет усиления массивности основания ростральной области.

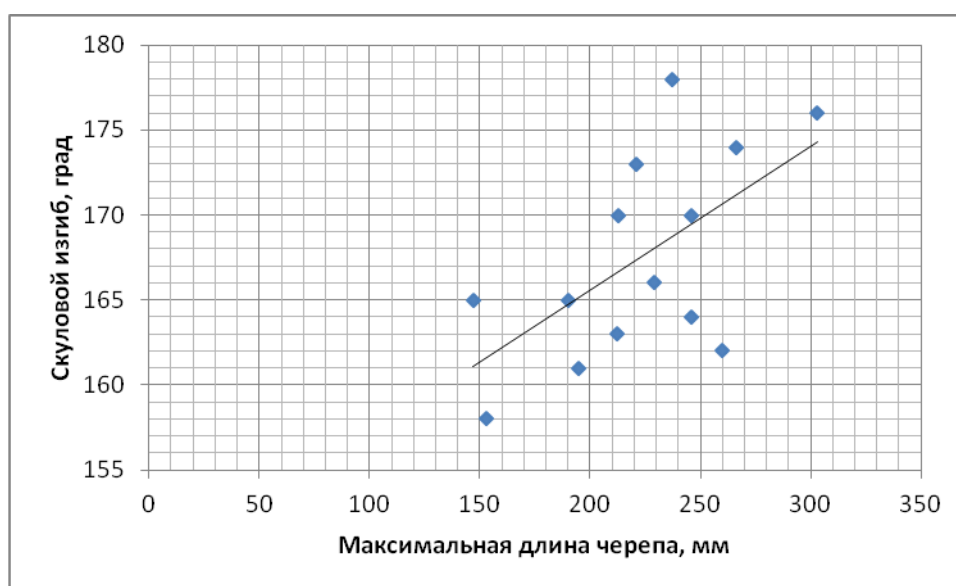


Рис. 37. График отнoгенетического изменения величины скулового изгиба у *P. watsoni*.

**Ложкообразное расширение передней части черепа.** По мере увеличения размера черепа ложнообразное расширение *P. watsoni* на переднем конце предчелюстной кости становилось немного шире за счет увеличения размера симфизных клыков.

**Затылочный край черепа.** При довольно сильной вариабельности степень углубления затылочного края *P. watsoni* с увеличением размера черепа уменьшалась (табл. 16). Так у черепов с длиной затылочного края 40-42 мм степень углубления находится в диапазоне от 0.19 до 0.30. У черепов с длиной 60-62 мм – 0.18-0.27, с длиной 66-67 мм – 0.20-0.28, с длиной 76-78 мм – 0.17-0.22. Разница в степени углубления затылочного края соразмерных черепов составляет 0.5-0.11, причем у наиболее мелкоразмерных экземпляров она выражена сильнее. То есть по мере увеличения размера черепа разница в длине отростков таблитчатых костей становилась менее выраженной у соразмерных особей.

Затылочный край между отростками таблитчатых костей (табл. 17) у наиболее мелкоразмерных *P. watsoni* с длиной черепа 132-184 мм (экз. ПИН № 161/8, 22, 2250/4)

нависает в виде характерного карниза, тогда как у более крупных особей он либо слабо нависает (экз. ПИН № 161/4, 20, 26, 60, 2250/3), либо не нависает (экз. ПИН № 161/39, 59, 147, 2250/10) без зависимости от размера. У *P. stuckenbergi* с длиной черепа 274-330 мм затылочный край не нависает.

**Ушная вырезка.** Глубина и ширина ушной вырезки *P. watsoni* по мере увеличения размера черепа в целом становилась меньше относительно максимальной ширины, при этом ее пропорции практически не менялись.

**Форма орбит и их положение.** В работе не рассматривается характер изменения длины орбиты относительно длины черепа, поскольку для *Temnospondyli* здесь отмечается одинаковая зависимость ее пропорционального уменьшения (Schoch, 2019). Минимальное расстояние между внутренними краями орбит у *P. watsoni* с увеличением размера черепа становилось меньше относительно его ширины за счет отклонения длинной оси орбит вовнутрь, что подтверждается увеличением угла схождения орбит. Центры орбит отдалялись друг от друга с приближением к латеральному краю. С увеличением размера черепа размер орбит менялся по длинной и короткой осям пропорционально одинаково, при этом наблюдается незначительная тенденция увеличения орбитального коэффициента. По мере увеличения размера у *P. watsoni* и, видимо, у *P. stuckenbergi*, орбиты становились более вытянутыми по длинной оси.

**Форма ноздрей и их положение.** Ноздри *P. watsoni* с увеличением размера черепа становились шире. Изменение морфологии от сильно вытянутого овала до овала. Наблюдается тенденция увеличения  $K_n$  за счет поперечного расширения. При этом положение ноздрей меняется за счет удаления от переднего края предчелюстной кости. Увеличение расстояния между центрами ноздрей происходит, как и у орбит, но с более значительным приближением к латеральному краю.

**Форма пинеального отверстия и его положение.** Для *Platyoposaurus*, в отличие от архегозавроидов рода *Melosaurus*, не обнаруживаются возрастных изменений вокруг пинеального отверстия, связанного с образованием у наиболее крупных форм характерного возвышения с некрутыми стенками, как на черепе *M. kamaensis* (экз. ПИН № 683/1). Овальная форма пинеального отверстия обусловлена положением пинеального отростка на ранних стадиях онтогенеза и его выпрямление по мере взросления и достижение округлой формы (Шишкин, 1973). В целом для *P. watsoni* обнаруживается прямая зависимость величины отклонения и топографии пинеального отверстия от длины черепа. Пинеальное отверстие с увеличением размера черепа удаляется от заднего края орбит, что типично для *Temnospondyli* (рис. 38).

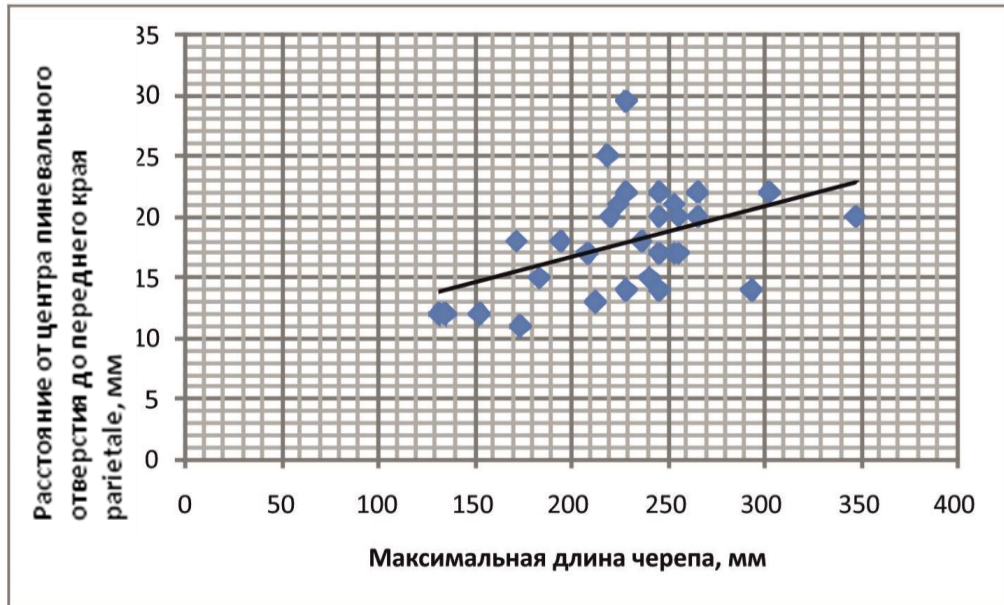


Рис. 38. График отнoгенетического изменения положения центра пинеального отверстия относительно переднего края теменной кости.

**Боковая линия.** Для *P. watsoni* можно отметить схожие возрастные изменения, как и для *Archegosaurus decheni* – расширение сенсорных ямок с увеличением размера, однако, при уменьшении их глубины.

**Толщина черепной крыши.** Наибольшая толщина покровных элементов разноразмерных черепов *P. watsoni* характерна для области орбит, а также для области между хоанами и передней частью предчелюстной кости (рис. 39). Для области орбит утолщение оконтуривает внутренний орбитальный край по предлобной, лобной, заднелобной и заглазничной костями с уменьшением толщины в шовной части лобных костей. Утолщение орбитальной области с увеличением размера меняется таким образом, что у крупноразмерного черепа (экз. ПИН №161/28) по сравнению с более мелким (экз. ПИН №161/55), становится массивнее межорбитальная часть, при этом толщина у орбитального края меняется более резко, увеличиваясь в сторону этого края. Площадь утолщения в ростральной части увеличивается с увеличением размера. Для мелкоразмерного черепа (экз. ПИН №161/55), эта область находится вокруг хоан. Для более крупного черепа (экз. ПИН №161/28) – вытягивается в переднем направлении, доходя до переднего края предчелюстной кости.

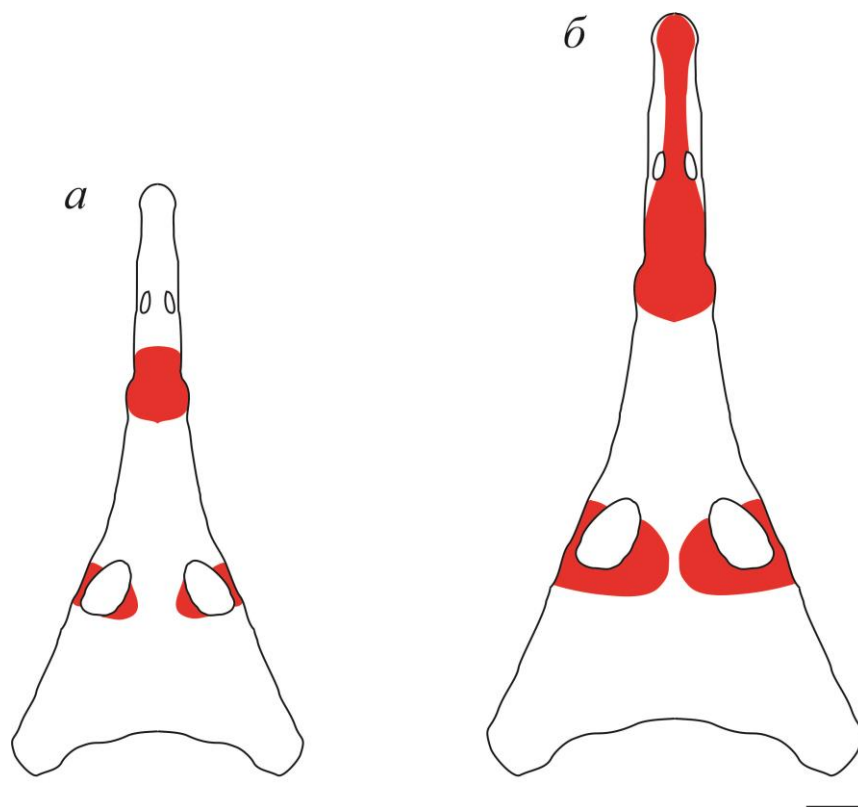


Рис. 39. Области развития наибольшего утолщения черепной крыши (выделены красным) разноразмерных *P. watsoni*: *a* – мелкоразмерная особь (экз. ПИН № 161/55), *б* – крупноразмерная особь (экз. ПИН № 161/28). Длина масштабной линейки 20 мм.

#### **Покровные элементы черепа.**

**Челюстная кость.** Степень бокового раздутия челюстной кости на уровне задней половины хоаны несет возрастные черты за счет усиления размерной дифференциации зубов и их увеличения в пределах рассматриваемой области с увеличением размера. Раздутия начинают заметно проявляться у особей с размером черепа 140-195 мм (экз. ПИН № 161/30, 52, №2250/1) и с возрастом становятся более выраженными (экз. ПИН №161/28; 246 мм). У *P. stuckenbergi* хорошо выраженные раздутия отмечаются только у достаточно крупных особей (экз. ПИН №49/31, 3968/3).

**Теменная кость.** Для теменных костей, расположенных в наиболее подверженной онтогенетическим, в частности, ростовым, изменениям центральной части заглазничного отдела, характерен слабо выраженный аллометрический рост с небольшим превышением поперечного расширения над продольным удлинением (рис. 40).

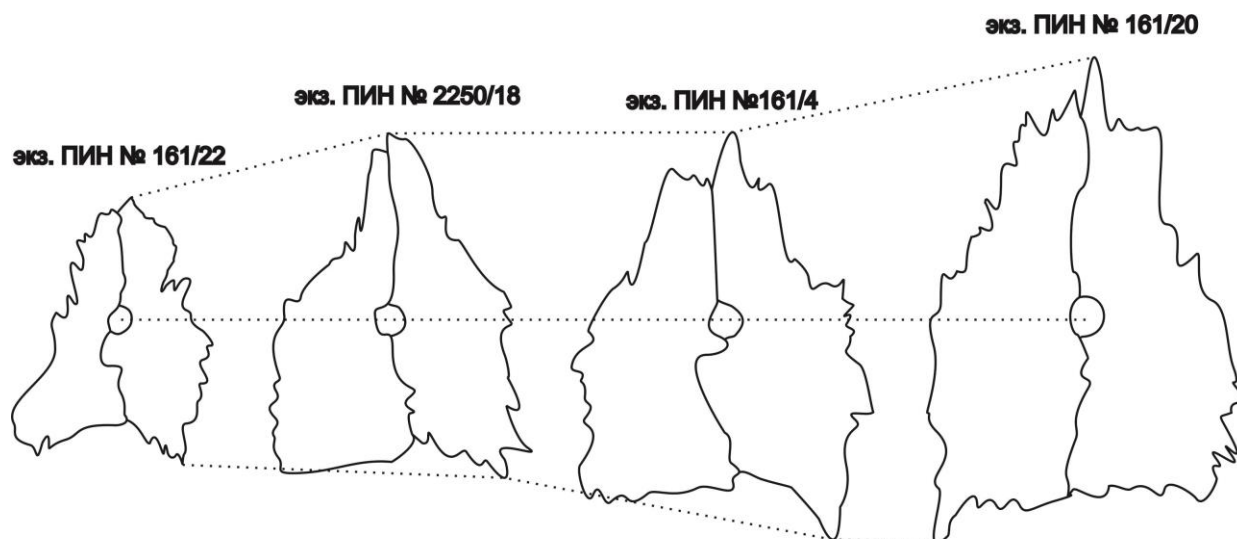


Рис. 40. Онтогенетический ряд пары теменных костей у *P. watsoni*. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Небный комплекс.** Изменчивость, которая проявляется у элементов небного комплекса в большинстве своем связана с характером озубления, рассматриваемым отдельно.

**Хоаны.** На примере *P. watsoni* хоаны с увеличением размера в целом становились более вытянутыми, что согласуется с характером роста роstralной части черепа.

**Крыловидная кость.** Напротив базиптеригоидного сочленения снаружи от *t. lateralis* отмечается отверстие от канала, идущего назад и разделяющегося на более мелкие (Губин, 1991). Положение отверстия у *P. watsoni* в пределах треугольной площадки может быть различным в зависимости от размера особи. У наиболее мелкоразмерных черепов отверстие находится ближе к проксимальному краю базиптеригоидного сочленения (экз. ПИН №161/54, 55), либо вовсе отсутствует (экз. ПИН №2250/8) вследствие зарастания (?). У более крупноразмерных черепов отверстие располагается дистальнее (экз. ПИН №161/20, 28, 39). У *P. stuckenbergi* отверстие на более или менее соразмерных черепах, но более крупных, чем у *P. watsoni*, находится ближе к дистальному краю треугольной площадки (экз. ПИН №49/1, 18, №3968/1).

**Межптеригоидные окна.** Межптеригоидные окна имеют несколько отличную друг от друга морфологию за счет разной степени изгиба крыловидной кости (рис. 115). Различное положение боковой вершины: ближе к середине, ближе к заднему краю. Для *P. stuckenbergi*  $Kip$  равен 0.2-0.23. Для *P. watsoni*  $Kip$  равен 0.19-0.30. Форма межптеригоидного окна соразмерных черепов *P. stuckenbergi* и *P. watsoni* не различается. На примере *P. watsoni* межптеригоидные ямы аллометрически уменьшались в размере по

мере увеличения размера черепа. У наиболее мелкой особи (экз. ПИН № 161/55) отношение длины межптеригоидного окна к длине черепа составляет 0.34, тогда как у более крупной (экз. ПИН № 161/28) – 0.28. С увеличением размера межптеригоидные окна обоих видов в целом становились шире.

**Положение орбит относительно межптеригоидных окон.** В качестве возрастных изменений у наиболее крупноразмерных особей *P. watsoni* наблюдается полное (экз. ПИН №161/20, 2250/2) совмещение площади орбиты с площадью межптеригоидного окна, тогда как у более мелкоразмерных особей (экз. ПИН № 161/28, 55, 2250/8) перекрывание может достигать только половины площади орбиты.

**Орбито-темпоральные гребни.** Лезвиевидные участки орбито-темпоральных гребней (*laminae orbitotemporale*) *P. watsoni*, расположенные между пинеальным отверстием и задней половиной орбиты, различаются по высоте и протяженности в зависимости от размера черепа, а также несут черты индивидуальной изменчивости (рис. 41). По положению передних концов гребней относительно заднего края орбиты можно выделить три морфотипа:

- 1) Гребни не доходят до уровня заднего края орбит (экз. ПИН №2250/8, №161/28, 55).
- 2) Гребни достигают уровня заднего края орбит (экз. ПИН №161/45, 54).
- 3) Гребни заходят за уровень заднего края орбит (экз. ПИН №161/20).

Гребни наиболее мелкоразмерных черепов, как правило, наиболее низкие и короткие (экз. ПИН № 161/54, №2250/8), начинающиеся на уровне пинеального отверстия и не достигающие, либо достигающие уровня заднего края орбит. С увеличением размера происходило увеличение гребней по высоте и длине. Наиболее хорошо выраженные гребни отмечаются у экз. ПИН № 161/20, высота которых достигает 4 мм (наибольшая высота на уровне пинеального отверстия), при этом они заходят за уровень заднего края орбит и немного продолжают в сторону затылочного края.



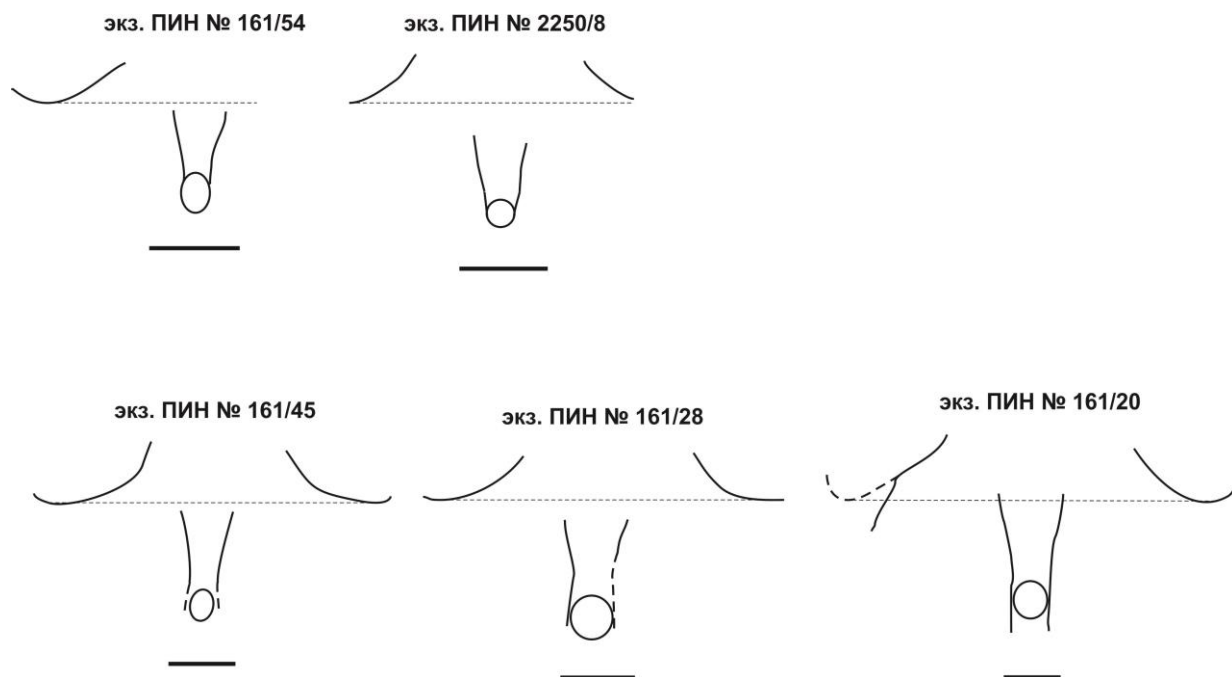


Рис. 41. Морфология и положение орбито-темпоральных гребней у разноразмерных *R. watsoni* относительно пинеального отверстия и заднего края орбит (пунктирная линия). Длина масштабной линейки 10 мм.

**Мечевидный отросток парасфеноида.** У наиболее мелкоразмерного черепа (экз. ПИН № 161/55) форма сечения отростка точно такая же, как и у рассмотренного более крупного экземпляра №2250/2. На самом крупноразмерном черепе (экз. ПИН № 161/20) отросток достаточно массивный, имеющий трапециевидную форму поперечного сечения в наиболее узкой части. При этом показатель отношения ширины к высоте остается практически неизменным и равен 1. С увеличением размера отросток становился массивнее за счет увеличения площади сечения по всей длине за счет преобразования вентральной стороны.

### ОЗУБЛЕНИЕ

**Челюстная кость.** На челюстной кости *R. watsoni* лабиальные вздутия за счет парных клыков внешнего ряда на уровне задней половины хоаны отчетливо выделяется на черепах, размер которых достигает 210 мм и более. На черепах (экз. ПИН №161/8, 52) длиной до 140 мм вздутия не отмечаются или проявляются крайне слабо. Наибольшее число зубов, расположенное на челюстной кости, не меняется по количеству с увеличением размера. Так на участке кости до первых клыков у заднего края хоаны у мелкоразмерной особи (экз. ПИН № 161/55) число зубов составляет 80 шт., тогда как у более крупноразмерной особи (экз. ПИН № 161/28) – 77 шт.

**Небная кость.** На небных костях разноразмерных *P. watsoni* число зубов доходит до 7 (экз. ПИН № 161/55, длина черепа 212 мм), либо 8 (экз. ПИН № 161/28, длина 258 мм), что может быть результатом возрастной изменчивости, проявленной в увеличении числа зубов ряда (табл. 23-24; рис. 61). Передний зуб ряда отстоит от заднего постхоанального клыка на расстоянии, равном длине клыкового ряда (экз. ПИН № 161/28, 55, 2250/20), меньше длины клыкового ряда (экз. ПИН № 161/52). Данная вариация также может быть результатом возрастной изменчивости. У наиболее мелкоразмерных особей *P. watsoni* прехоанальные и постхоанальные клыки практически не различаются по размеру (экз. ПИН № 161/52, 55). У более крупноразмерных особей (экз. ПИН № 161/28) постхоанальные клыки практически вдвое крупнее прехоанальных.

**Эктоптеригоид** (табл. 25; рис. 62). У *P. stuckenbergi* из одного местонахождения зубы могут быть как соразмерны (экз. ПИН № 49/1), так и разноразмерны наиболее крупным в передней половине ряда (экз. ПИН № 49/17). Дифференциация зубов по размеру у наиболее крупной особи, вероятнее всего, является признаком возрастной изменчивости.

**Шагреновые поля.** Шагреновые поля *Platyrosaurus*, развитые на костях неба, птеригоидах, парасфеноиде черепа и костях короноидной серии нижней челюсти несут черты возрастной изменчивости, связанной с топографией полей, их плотностью и характером взаимного расположения зубцов друг относительно друга. С увеличением размера черепа и нижней челюсти уплотнение полей происходило неравномерно. Поля, расположенные ближе к переднему концу морды, уплотнялись в целом позже полей, расположенных ближе к суставной области. Так на черепе длиной 212 мм (экз. ПИН № 161/55) поля на сошнике и небной кости сильно разреженные, на эктоптеригоиде – слаборежеженное, на крыловидной кости и парасфеноиде – плотное. На черепе длиной 258 мм (экз. № 161/28) поля на сошнике плотные, на небной кости – слаборежеженное, на эктоптеригоиде – плотное, на крыловидной кости и парасфеноиде – слаборежеженное.

Для костей короноидной серии экз. ПИН № 161/42 шагреновое поле прекороноида сильно разреженное, тогда как интеркороноиде – слаборежеженное.

Отдельно рассматриваемое шагреновое поле формировалось поэтапно:

- 1) Закладка локальных участков, состоящих из нескольких зубцов, расположенных друг от друга на расстоянии меньше диаметра основания коронки зубца.
- 2) Образование плотного шагренового поля без зияющих участков.

На сошнике в целом наблюдается дифференциация плотности шагреновых полей в зависимости от размера черепа. На черепках с длиной 140-212 мм (экз. ПИН № 161/52, 55)

поля сильно разреженные, а черепах длиной 193-360 мм (экз. ПИН № 161/29, 35, 123, 124) – слаборазреженные.

На небной кости отмечается дифференциация плотности шагреневых полей. У экз. ПИН № 161/55 (длина черепа 212 мм) поле сильно разреженное, у экз. ПИН № 161/28 (длина 258 мм) поле слаборазреженное.

Рост самих зубцов происходил неравномерно (рис. 42):

- 1) Появление лунки с диаметром, меньше диаметра основания коронки зубца.
- 2) Увеличение диаметра лунки и появление небольшого сквозного отверстия в центре.
- 3) Увеличение диаметра лунки до диаметра основания коронки зубца и увеличение диаметра сквозного отверстия.
- 4) Рост зубца и его прохождение через отверстие, равное диаметру основания коронки крупного зубца.
- 5) Достижение зубцом максимальной высоты и диаметра коронки, равным диаметру сквозного отверстия.

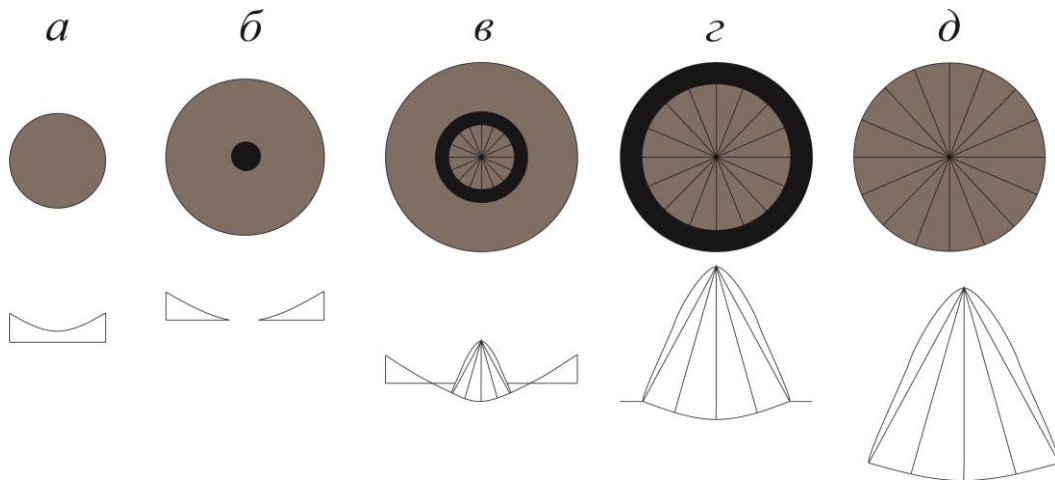


Рис. 42. Этапы роста отдельно взятого зубца шагреневого поля на примере *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55): *а* – появление лунки с диаметром, меньше диаметра основания коронки зубца, *б* – увеличение диаметра лунки и появление небольшого сквозного отверстия в центре, *в* – увеличение диаметра лунки до диаметра основания коронки зубца и увеличение диаметра сквозного отверстия, *г* – рост зубца и его прохождение через отверстие, равное диаметру основания коронки крупного зубца, *д* – достижение зубцом максимальной высоты и диаметра коронки, равным диаметру сквозного отверстия. Верхний ряд – вид сверху; нижний ряд – вид сбоку.

На примере современных амфибий в их полифиодонтной зубной системе проявляется как индивидуальная, так и возрастная изменчивость. Возрастная изменчивость связана с тем, что у некоторых видов число зубов по мере взросления может уменьшаться (Wake et al., 1983), что справедливо также и для *Temnospondyli*, в частности, *Platyoposaurus*. При этом характер озубления хвостатых и бесхвостых часто определяется не функциональной адаптивностью, а уровнем, при котором реализуется генерализованная программа его развития.

### ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ<sup>3</sup>

Рассмотрение возрастной изменчивости посткраниального скелета *Platyoposaurus* особенно важно для понимания возможных морфологических преобразований в онтогенезе, которые могут быть связаны со сменой палеоэкологии и, в частности, палеобиотопов. Палеоэкологические изменения, связанные с морфофункциональными преобразованиями, в заметной степени находят отражение в особенностях морфогенеза посткраниальных элементов. Наиболее информативными для этого выступают кости плечевого и тазового поясов, передней и задней конечности, а также элементы осевого скелета. В данном разделе рассмотрена только изменчивость покровных элементов плечевого пояса (ключица, межключица) с наибольшим числом экземпляров, а также бедренной кости для выяснения возможной вариабельности, которая ранее могла быть видовой особенностью. Одним из таких заметных проявлений являются онтогенетические особенности оксификации каждого из элементов посткrania. Посткраниальные элементы скелета *Temnospondyli* и, в том числе, *Platyoposaurus*, окостеневали в передне-задней последовательности при резком контрасте, который проявляется в медленном окостеневании и дифференциации посткrania по отношению к полностью сформированному черепу уже на личиночной стадии развития. Подобную неравномерность можно считать плезиоморфным состоянием (Fröbisch et al., 2010). Окостеневание конечности начиналось с плечевой кости и продолжалось в

---

<sup>3</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

**Ульяхин А.В.** Изменчивость покровных элементов плечевого пояса *Platyoposaurus* (*Temnospondyli*, *Archegosauridae*) из средней перми Восточной Европы // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2021. Т. 163. Кн. 2. С. 238-250. RSCI (0,81 п.л., личный вклад – 100%, импакт-фактор РИНЦ – 0,511).

проксимодистальном направлении вплоть до элементов мезоподия, которые, как и элементы автоподия, могли оставаться хрящевыми у самых крупных форм.

**Плечевой пояс.** Характер скульптуры в дополнение к морфологическим особенностям строения ключицы и межключицы являются важными показателями для установления изменчивости. Изменчивость покровных элементов плечевого пояса представителей рода *Platyrosaurus* рассматривается по количеству разноразмерного коллекционного материала, позволяющего в полной мере решить поставленную задачу.

**Ключица.** Индивидуальные и возрастные особенности покровных элементов плечевого пояса *Platyrosaurus* рассматриваются только на примере *P. watsoni* (табл. 26). Так показатель  $Kc$  у *P. watsoni* меняется в зависимости от размера ключицы – для наиболее мелких экземпляров ключиц он равен 0.50, для наиболее крупных – 0.46. Из приведенных данных следует, что ключица с увеличением размера вытягивались сагиттально (рис. 43, а). Показатель  $Yl$  увеличивается с увеличением размера: от  $30^\circ$  до  $62^\circ$ . Показатель  $Yt$  возрастает с увеличением размера: от  $20^\circ$  до  $40^\circ$ . Изменение углов  $Yl$  и  $Yt$  в сторону их увеличения приводило к тому, что плечевой пояс становился уже и выше в процессе роста.

Также у *P. watsoni* были отмечены следующие изменения в морфологии ключиц по мере увеличения их размера. Продольная пластина (*lamina anterior*), являющейся продолжением дорсального отростка, вытягивается, переходя от субвертикального положения к субгоризонтальному и нависая над вентрально заглубленной выемкой (*fossa muscularis*) (рис. 43, в). Выступ продольной пластины (*torus anterior*), в который выполаживается *lamina anterior*, становится в сечении менее лезвиевидным и более широким и сглаженным, как у *M. compilatus* и в отличие от *K. silantjevi*. Отверстие, находящееся на внутренней стороне в основании дорсального отростка (экз. ПИН № 161/153) и отмечающееся на всех экземплярах ключиц, отделяется от него в латеральном направлении и переходит практически на вентральную сторону ключичной пластины (экз. ПИН № 161/103). Назначение данного отверстия не ясно.

Количество ячеек возрастает с увеличением размера за счет образования дополнительных перемычек между гребнями от центра к периферии. На примере ключиц *Metoposaurus krasiejowensis* отмечается возрастная изменчивость, связанная с количеством перегородок между радиальными гребнями (Antczak, Bodzioch, 2018). Однако на мелкоразмерных ключицах *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/156) число ячеек может быть сопоставимо с таковым у крупноразмерных экземпляров (экз. ПИН № 161/156), и наоборот (экз. ПИН № 161/102). Количество узловидных ячеек не зависит от размера

ключицы. Наличие тех или иных порядков ветвления, общее количество ответвлений каждого порядка находится в более или менее прямой зависимости от размера ключицы. Так ответвления I, II и III порядков, встреченные у всех размерных классов, численно возрастают с увеличением размера ключицы, причем у крупноразмерных экземпляров их количество практически не различается со среднеразмерными, т.е. наступает стабилизация. Ответвления IV порядка встречены только у ключиц среднего и крупного размеров. Бугорчатый тип скульптуры отмечается на средне- и крупноразмерных экземплярах. С увеличением размера ключицы количество перемычек в целом увеличивалось: у наиболее мелких ключиц – 2-3; у наиболее крупных – до 5.

**Межключица.** Для межключицы *P. watsoni* с увеличением размера форма межключичной пластины меняется от каплевидной до правильно ромбовидной (рис. 43, 2). Изменения показателя  $K_{ic}$  прямо пропорционально в размерной последовательности. Межключица, также как и ключица, с увеличением размера вытягивалась сагиттально.

С увеличением размера межключицы количество ячеек, находящихся, как и в случае с ключицей, в центре окостенения, увеличивается во многом за счет образования дополнительных перемычек в периферийных частях. Ответвления I и II порядков отмечаются у всех экземпляров, причем с увеличением размера количество ответвлений каждого порядка увеличивается. Ответвления III порядка отмечаются только у средне- и крупноразмерной межключиц, IV – только у крупноразмерного экземпляра. Стоит отметить, что число ответвлений II и III порядков постепенно стабилизировалось, т.к. оно практически не различается у средне- и крупноразмерной межключиц. Бугорчатый тип скульптуры встречен только у межключиц малого и среднего размеров. Количество перемычек, соединяющих радиальные гребни, с увеличением размера заметно увеличивается. Так, у межключицы малого размера их 5, среднего размера – 9; крупного размера – 27.

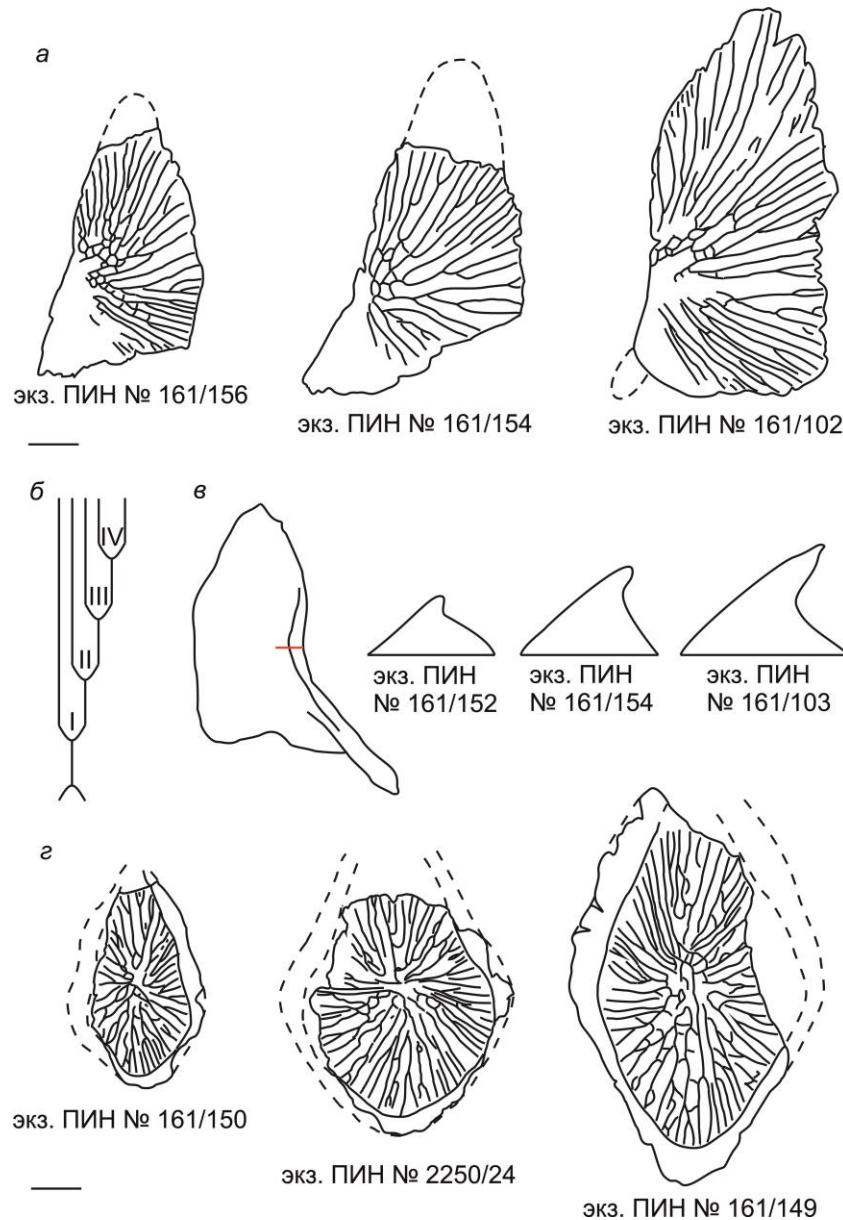


Рис. 43. Изменчивость покровных элементов плечевого пояса *P. watsoni*: *a* – изменение общей формы и покровного орнамента ключицы (по экз. ПИН №№ 161/102, 154, 156); *б* – характер ветвления радиальных гребней на ключице и межключице с обозначением порядков ветвления (I-IV); *в* – изменчивость гребневого покровного орнамента на ключице (поперечное сечение); *з* – изменение общей формы и орнамента межключицы (по экз. ПИН №№ 161/149, 150; 2250/24) (Ульяхин, 2021). Длина масштабной линейки 10 мм.

*Platyrosaurus* характеризуется разным типом орнаментации на покровных элементах плечевого пояса, что может быть результатом видового разнообразия, онтогенетического разнообразия, полового диморфизма и индивидуальной изменчивости, разных мест обитания двух популяций или факультативной неотении (Antczak, Bodzioch, 2018).

Установленное усложнение оргаментации с увеличением размера за счет появления дополнительных продольных элементов радиальной скульптуры при ее древовидном ветвлении, а также образование поперечных переычек между гребнями, способствовало упрочнению костного матрикса. Это вполне коррелирует с возрастающей нагрузкой, приходящейся на рассматриваемые элементы за счет увеличения массы тела животного, в особенности, вне водной среды обитания.

Изменчивость других элементов плечевого пояса, таких как скапулокораконд и клейтрум рассмотрены в приложении к главе.

**Бедренная кость.** Изменчивость бедренной кости рассмотрена только для *P. stuckenbergi*, так как для *P. watsoni* коллекционный материал отсутствует. Пропорции бедренной кости с увеличением размера меняются на начальном этапе на примере *Ked* и триангуляционных моделей дистальной суставной площадки, после чего постепенно стабилизируются, что противоречит мнению Ю.И. Губина о том, что с увеличением размера происходило пропорциональное увеличение всех основных структур кости (Губин, 1991). Площадь дистальной суставной площадки (область *fibc*) увеличивалась с увеличением общего размера кости за счет разрастания *icc*, из-за чего кость наименьшего размера выглядит более уплощенной. Ямка *icf* углублялась пропорционально росту кости. Расширение и рост в высоту проксимального и дистального эпифиза, а также диафиза происходили изометрично по мере увеличения размера кости.

**Обобщение результатов по возрастной изменчивости.** По наиболее хорошо рассмотренной при имеющейся выборке (преимущественно череп и нижняя челюсть) возрастной изменчивости морфогенеза *P. watsoni* удалось выявить целый комплекс онтогенетических изменений при аллометрическом и изометрическом росте выбранных ростовых зон. Так удлинение черепа *P. watsoni* в целом происходило быстрее, чем его расширение. При этом удлинение преорбитальной части происходило быстрее, чем посторбитальной. Расширение же преорбитальной и посторбитальной частей черепа происходило изометрично, при том, что для последней наблюдался аллометрический рост с более быстрым расширением относительно удлинения. Аналогичные онтогенетические изменения общей морфологии черепа характерны и для длиннорылого *Archegosaurus decheni* (Witzmann, Scholz, 2007), что предполагается и для *P. stuckenbergi*. Высота черепа *P. watsoni* менялась изометрично в пределах всей его длины, что, вероятно, правомерно и для *P. stuckenbergi*. С увеличением размера происходило усиление черепных структур за счет утолщения стенки покровных элементов, особенно в преорбитальной части черепа, лезвиевидных участков орбито-темпоральных гребней (*laminae orbitotemporale*) на



теменной кости. Также в области скулового изгиба с наибольшим перегибом между основанием черепа и сильно вытянутой и узкой ростральной частью по мере увеличения размера отмечается сглаживание этого перегиба за счет утолщения рассматриваемого участка. По мере увеличения размера черепа ложнообразное расширение *P. watsoni* на конце морды становилось немного шире за счет увеличения размером симфизных клыков. Для ушной вырезки *P. watsoni* выявлена отрицательная аллометрия по мере увеличения размера черепа при сохранении пропорций. Минимальное расстояние между внутренними краями орбит у *P. watsoni* с увеличением размера черепа становилось меньше относительно его ширины за счет разворота орбит вовнутрь, при этом центры орбит отдалялись друг от друга с приближением к латеральному краю. Ноздри *P. watsoni* увеличивались аллометрично (становились шире) с увеличением размера черепа, при этом происходило их отдаление друг от друга, как и орбит, но с более значительным приближением к латеральному краю. Пинеальное отверстие по мере увеличения размера удалялось от заднего края орбит.

Для *P. watsoni*, в отличие от *A. decheni*, происходило расширение сенсорных ямок и уменьшение их глубины с увеличением размера. Рост теменных костей происходил с небольшим опережением расширения относительно удлинения. Челюстная кость на уровне задней половины хоаны с увеличением размера раздувается за счет увеличения зубов в пределах рассматриваемой области.

Хоаны с увеличением размера в целом становились более вытянутыми. С увеличением размера межптеригоидные ямы обоих видов становились шире.

На птеригоидах снаружи от *t. lateralis* отмечается отверстие, которое у наиболее мелкоразмерных *P. watsoni* находится ближе к проксимальному краю базиптеригоидного сочленения, а у более крупноразмерных располагается дистальнее.

С увеличением размера мечевидный отросток парасфеноида *P. watsoni* становился массивнее за счет увеличения площади сечения по всей длине в процессе преобразования вентральной стороны, при этом рос изометрично.

Затылочный край *P. watsoni* с увеличением размера становился менее глубоким. Это указывает на уменьшение округлости затылка за счет укорочения длины отростков таблитчатых костей относительно ширины черепа, что полностью противоположно черепному морфогенезу *A. decheni* (Witzmann, 2006) и аналогично *A. congriffi* (Eltink et al., 2015).

Для нижней челюсти (см. Приложение) артикулярная область разноразмерных *P. stuckenbergi* и *P. watsoni* характеризуется высокой степенью окостеневания. Для нижней

челюсти *P. watsoni* и очевидно для *P. stuckenbergi* был характерен изометричный рост, тогда как удлинение наиболее длинной зубной кости, соответствующее роstralной зоне черепа, очевидно, происходило также аллометрично. При этом с увеличением размера происходило укорачивание симфиза относительно роста челюсти в длину. Покровная скульптура в онтогенезе меняется также, как и на черепе. С увеличением размера *P. watsoni* удлинение ретроартикулярного отростка происходило аллометрично. В строении арочного гребня (*crista arcuata*) *P. watsoni* возрастная изменчивость не обнаруживается. Степень прогибания лингвальной стенки аддукторной ямы *P. watsoni* уменьшается с увеличением размера. С увеличением размера *P. watsoni* заднее меккелево отверстие удаляется от заднего края челюстной ветви. В центре окостенения угловой кости у разноразмерных *P. watsoni* приводящий отросток (*processus adductorius*) может как присутствовать, так и отсутствовать, а желобок, подходящий к отверстию в основании угловой кости позади площадки *processus adductorius* иметь разное положение и длину, как вероятные возрастные проявления. Ангулярный изгиб при этом не меняется. У мелкоразмерной особи *P. watsoni* задний конец зубной кости не достигает середины *s. arcuata*, а у более крупной особи – сильно не доходит до нее.

Для разноразмерных *P. watsoni* наблюдается увеличение числа клыков в пределах ложкообразного расширения предчелюстных и небных костей, а также вздутия на челюстных костях за счет усиления размерной дифференциации зубов с увеличением размера, как, например, для пре- и постхоанальных клыков, зубов на эктоптеригоиде. С увеличением размера происходило неравномерное уплотнение шагреневых полей на черепе и нижней челюсти. Поля, расположенные ближе к переднему концу морды, уплотнялись в целом позже, расположенных ближе к суставной области.

Неравномерный остеогенез посткrania (см. Приложение) на примере *P. stuckenbergi* демонстрирует явные отличия не только от других *Archegosauridae*, таких как *Archegosaurus*, но и очень многих *Temnospondyli*. Для *Platyoposaurus*, размер тела которого не был максимальным, характерно высокая степень оксификации элементов автоподия как передней, так и задней конечности. При этом наблюдается неокостеневание суставных поверхностей (проксимальный и дистальный эпифизы) плечевой и бедренной костей у крупноразмерных особей. Заметной онтогенетической разницы в степени окостеневания скапулокоракоида у обоих видов *Platyoposaurus* с прочими *Temnospondyli* при неполной оксификации рассматриваемого элемента плечевого пояса для всех размерных групп не обнаруживается. В тазовом поясе у двух видов *Platyoposaurus* отмечается неполная оксификация только подвздошной кости. Наиболее заметная вариабельность в характере

оксификации частей скелета соразмерных особей *Temnospondyli* наблюдается у костей таза. Выявленная у таких *Archegosauroida*, как *Melosauridae*, для *Platyoposaurus* она не обнаруживается из-за малочисленности материала, хотя этого нельзя исключать. Позвонковые элементы (гипо- и плевроцентры, невральные дуги) также хорошо окостеневали. Возрастная изменчивость элементов плечевого пояса рассмотрена на примере *P. watsoni* (Ульяхин, 2021). Так для ключицы с увеличением размера происходит уменьшение показателя отношения ширины ключичной пластины к ее длине ( $K_c$ ), как следствие сагиттального вытягивания, увеличение угла тыльного наклона дорсального отростка ( $Y_t$ ), увеличение угла латерального наклона дорсального отростка ( $Y_l$ ), вытягивание пластины *lamina anterior*, переходящей от субвертикального положения к субгоризонтальному, увеличение ширины и сглаженности *torus anterior*, отдаление в латеральном направлении отверстия, находящегося в основании дорсального отростка. В целом с увеличением размера плечевой пояс становился ниже, за счет увеличения углов  $Y_l$  и  $Y_t$  ключиц. Для межключицы с увеличением размера происходит изменение формы межключичной пластины от каплевидной до правильно ромбовидной, увеличение значения отношения ширины межключичной пластины к ее длине от заднего конца до центра окостенения ( $K_{ic}$ ) при сагиттальном вытягивании. При существенном возрастном изменении покровного орнамента для ключицы и для межключицы с увеличением размера в целом характерно увеличение количества ячеек в центре окостенения за счет образования дополнительных перемычек в периферийных частях, усложнение ветвления радиальных гребней за счет появления ответвлений более высокого порядка (III-IV) и возрастания общего числа ответвлений каждого из порядков (I-IV) до состояния их практически полной стабилизации (I-III порядки) у средне- и крупноразмерных особей. Все преобразования покровного орнамента создавали дополнительную прочность при увеличении нагрузки на плечевой пояс с возрастом за счет увеличения массы тела. Скапулокоракоид *P. watsoni* по мере увеличения размера сильно вытягивается вдоль осевой линии конечности за счет активного роста участка, соединяющего с клейтрумом, при этом происходит выпрямление всей кости. Клейтрум *P. watsoni* с увеличением размера выпрямляется в лопастной части по мере увеличения ширины. Возрастные различия плечевой кости *P. watsoni* проявляются в увеличении ее массивности. Происходит расширение и усиление короткой стволовой части, экте- и энтепикондилярные гребни, бугорок для широчайшей мышцы спины (*m. latissimus dorsi*) и у *P. watsoni* и *P. stuckenbergi* становятся более выраженными. Ямка для клювовидно-плечевой мышцы (*m. coracobrachialis brevis*) с увеличением размера углубляется. С

увеличение размера возрастает массивность за счет утолщения проксимального и дистального эпифизов. Установить возрастную изменчивость по ребрам, костям таза, элементам мезо- и автоподия не представляется возможным из-за отсутствия какой-либо выборки.

**5.2. Индивидуальная изменчивость.** Индивидуальная изменчивость является важнейшей составляющей в вопросах, касающихся механизма эволюционных процессов (Чайковский, 2003; Воронцов, 2004; Назаров, 2005; Попов, 2005; Юнкер, Хоссфельд, 2007). Проблематика соотношения нормы и проявляющихся в развитии организма отклонений от нормы, которые выражаются в различных аномалиях, является очень важной в палеонтологии позвоночных, поскольку: 1) для задач по систематике это является источником данных по таксономическому диагностированию и выявлению, таким образом, филогенетических взаимодействий (Lynch, 1973; Trueb, 1996; Haas, 2003); 2) для морфологических задач индивидуальная изменчивость важна для установления закономерностей формообразования элементов скелета (Ridewood, 1897; Hodler, 1949 a, b; Борхвардт, 1975; Борхвардт, 1982; Коваленко, 1981, 1985) и 3) непосредственное установление закономерностей индивидуальной изменчивости (Коваленко, 1996 а, б; Коваленко, 2000; Коваленко, Данилов, 2006). В рамках данной работы выявление спектра возможных комбинаций состояний признаков для *Platyosaurus* на фоне индивидуальных морфологических проявлений было важно понять:

- каковы были особенности индивидуальной изменчивости для одномерных или близкоразмерных и максимальных по численности особей.
- какова степень вариабельности для тех или иных частей скелета, как возможное проявление устойчивости или неустойчивости морфологических признаков, являющихся отклонением от нормы.
- какова вариабельность конктерных признаков на разных возрастных стадиях и в отогенезе в целом.
- может ли индивидуальная изменчивость являться следствием половых различий.

При этом учитывалась случайная элиминация в неравновероятных условиях проявления вариантов изменчивости, при которой диапазон изменчивости будет сокращен за счет выпадения малочисленных ее вариантов. То есть в условиях реального разнообразия при наблюдаемой норме будут фиксироваться наиболее высокочастотные варианты изменчивости.

Высокий уровень индивидуальной изменчивости у *Temnospondyli* может быть вызван следующими альтернативными факторами (Schoch, 2021):

- 1) генетические причины без компонента пластичности (полиморфизма).
- 2) следствие полового диморфизма.
- 3) пластическая реакция на колебания параметров окружающей среды (полифенизм).

Наиболее показательна индивидуальная изменчивость также на примере *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки, представленного многочисленным черепным материалом в количестве 50 экз. с определенной для них максимальной длиной черепа, из которых 12 экз. – черепа с длиной в диапазоне 100-200 мм, 33 экз. – 200-300 мм, 5 экз. – 300-400 мм (рис. 44). При этом исключается вариабельность для рассматриваемого вида, как результат географической изменчивости и изменчивости, связанной с разными возрастными популяциями. Весь коллекционный материал стоит относить если не одной популяции (данных о захоронении остатков в одном слое без тафономического фактора переноса), то точно к одному палеоэкоотопу, в пределах которого обитали представители *P. watsoni*. Для *P. stuckenbergi* индивидуальная изменчивость установима только по материалу (28 экз.) из местонахождения Акбатыровский Рудник (рис. 45).

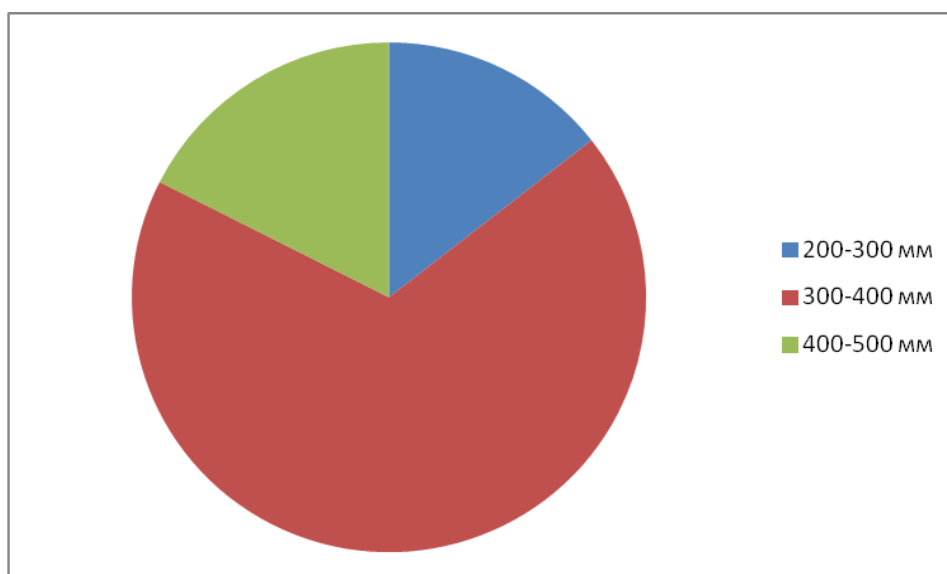


Рис. 44. Диаграмма соотношения (число экз., %) основных размерных категорий по максимальной реконструируемой длине черепа для *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки с шагом 100 мм.

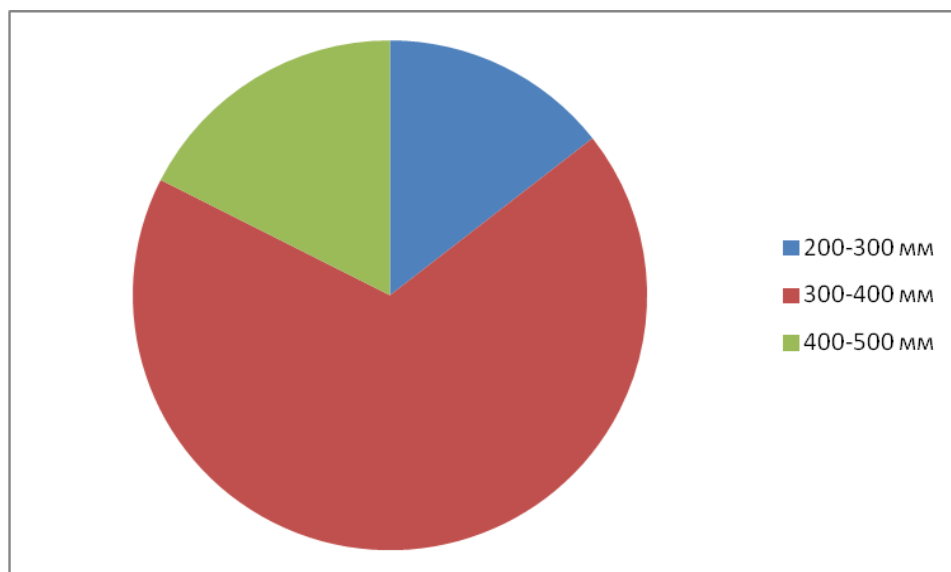


Рис. 45. Диаграмма соотношения (число экз., %) основных размерных категорий по максимальной реконструируемой длине черепа для *P. stuckenbergi* из местонахождения Акбатыровский Рудник с шагом 100 мм.

Отдельно стоит отметить индивидуальную изменчивость, которая проявляется между группами особей различных популяций, развивавшихся в разной степени различных палеогеографических условиях. Рассматриваемая изменчивость установима только для *P. stuckenbergi*, поскольку материал по рассматриваемому виду *Platyoposaurus* происходит из шести местонахождений (Акбатыровский Рудник, Большой Китяк-1,2, Медный Рудник, Белебей и Камские Поляны). Для данного вида, представленного черепным и поскраниальным материалом в количестве 36 экз. с определенной для них максимальной длиной черепа, из которых 5 экз. – черепа с длиной в диапазоне 200-300 мм, 24 экз. – 300-400 мм, 6 экз. – 400-500 мм, 1 экз. – 500-600 мм (рис. 46). Из них большая часть приходится на местонахождение Акбатыровский Рудник. Остальные местонахождения – крайне малочисленный материал.

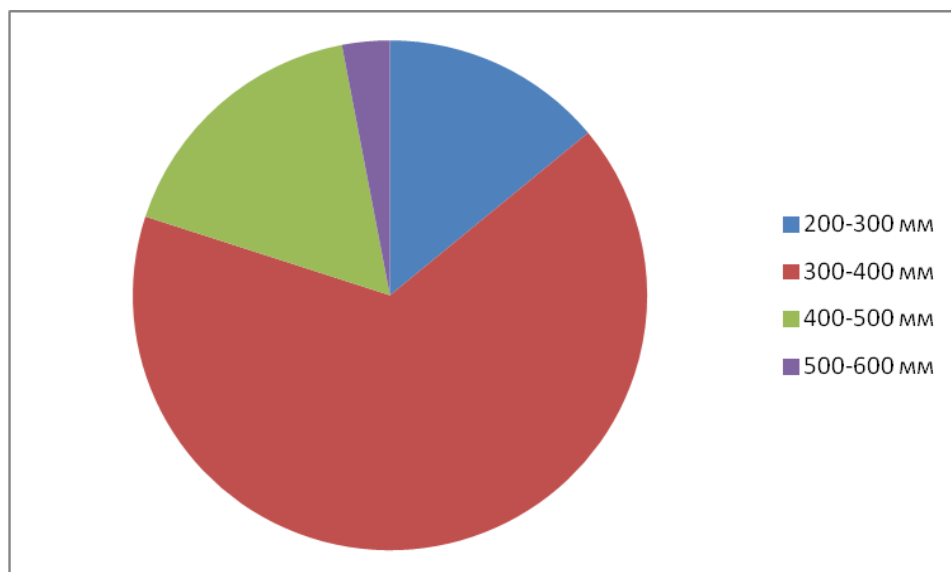


Рис. 46. Диаграмма соотношения (число экз., %) основных размерных категорий по максимальной реконструируемой длине черепа для *P. stuckenbergi* из местонахождений Акбатыровский Рудник, Большой Китяк-1,2, Медный Рудник, Белебей и Камские Поляны с шагом 100 мм.

### ЧЕРЕП

**Скуловой изгиб.** Для *P. stuckenbergi*, вероятно, отмеченная возрастная изменчивость также справедлива, однако, по имеющейся размерной выборке (всего 4 экз.) из трех местонахождений отмечается скорее индивидуальная изменчивость. На примере черепов (экз. ПИН № 3968/1, 49/1, 164/1 и 637/4) из трех разных местонахождений рассматриваемый угол в размерной последовательности равен  $177^\circ$  (для черепа с длиной 274 мм),  $178^\circ$  (для черепа с длиной 284 мм),  $170^\circ$  (для черепа с длиной 330 мм) и  $174^\circ$  (для черепа с длиной 385 мм) соответственно, что может быть связано с географическими условиями обитания и проявлением в этой связи индивидуальной изменчивости. Однако минимальная выборка не позволяет это уверенно утверждать.

**Ложкообразное расширение передней части черепа.** Также для ложкообразного расширения *P. watsoni* можно отметить и некоторую вариабельность для соразмерных экземпляром со значением индекса расширения рассматриваемой области от 0.84 до 1.1.

**Затылочный край черепа.** Положение отверстия (*foramen paraquadratum accessorium* (fpga)) у *P. watsoni* относительно *foramen paraquadratum* (fpq) проявляет черты индивидуальной изменчивости. Оно может быть меньше, чем расстояние до затылочного края (экз. ПИН № 161/8, 39), равно ему (экз. ПИН № 2250/10), больше, чем до него (экз. ПИН № 161/4, 20). Для *P. stuckenbergi* отверстие *foramen jugulare* (fj) проявляет индивидуальную вариабельность: ориентировано вбок (экз. ПИН № 164/1, 3968/1), либо –

назад (экз. ПИН № 49/1). Для *P. stuckenbergi* высота верхнего отростка *eccosipitalia* относительно высоты суставной поверхности также проявляет индивидуальную вариабельность: равно высоте (экз. ПИН № экз. ПИН № 164/1, 3968/1), меньше высоты (экз. ПИН № 49/1).

**Форма орбит и их положение.** Значения угла схождения орбит для соразмерных черепов *P. watsoni* находят довольно большой разброс данных (от 30° до 60°), связанный с индивидуальной изменчивостью относительно орбитальной формы.

Орбиты *Platyrosaurus* могут быть довольно разнообразны по своей форме. Всего было выделено два типа, в каждом из которых по три подтипа (рис. 47):

1. Прямая ось симметрии проходит вдоль орбиты, разделяя ее на равные правую и левую половины

1.1. Орбиты яйцевидной формы.

1.2. Орбиты овальной формы.

1.3. Орбиты округлой формы.

2. Изогнутая ось симметрии проходит через орбиту так, что симметричными оказываются внешний и внутренний края передней половины орбиты, в то время как внешний край задней половины по отношению к внутреннему несколько оттянут наружу.

2.1. Орбиты яйцевидной формы.

2.2. Орбиты овальной формы.

2.3. Орбиты округлой формы.

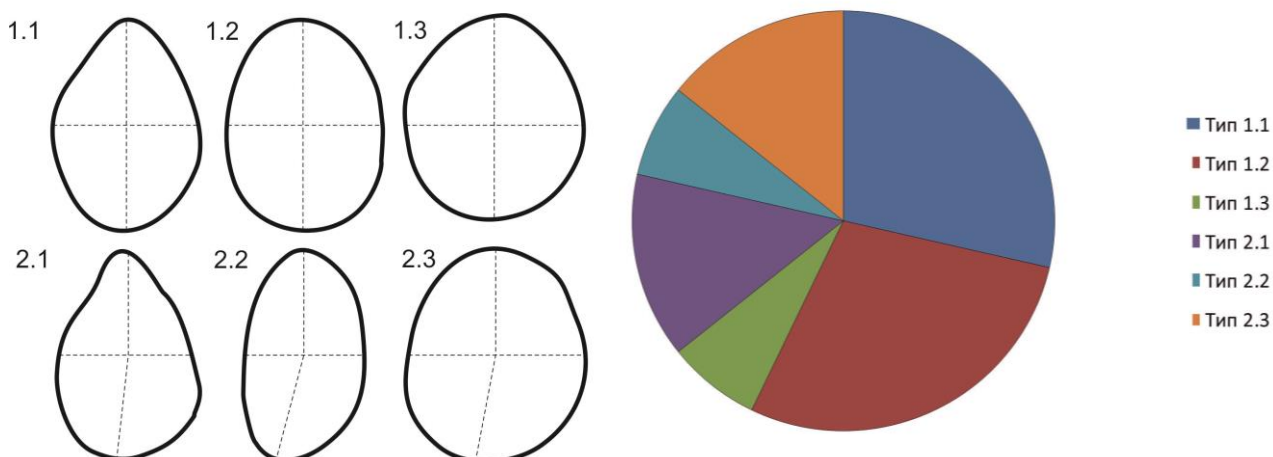


Рис. 47. Морфология орбит *P. watsoni* для черепов размером 180-266 мм и их численное соотношение.

Орбиты *P. stuckenbergi* по своей форме от несильно вытянутого овала до почти круглых с орбитальным коэффициентом (отношение ширины орбиты к ее длине),



находящимся в пределах 0.77-0.92. Орбиты *P. watsoni* в целом более вытянутые, чем у *P. stuckenbergi* с орбитальным коэффициентом, равным 0.59-0.86. Выделены все типы.

Орбиты *P. stuckenbergi* занимают передне-боковое положение с высокой степенью наклона орбиты вперед (экз. ПИН № 49/1, 164/1) и низкой (экз. ПИН № 3968/1). Для *P. watsoni* в целом положение орбит с наклоном вперед без бокового отклонения (экз. ПИН № 161/4) (рис. 48).

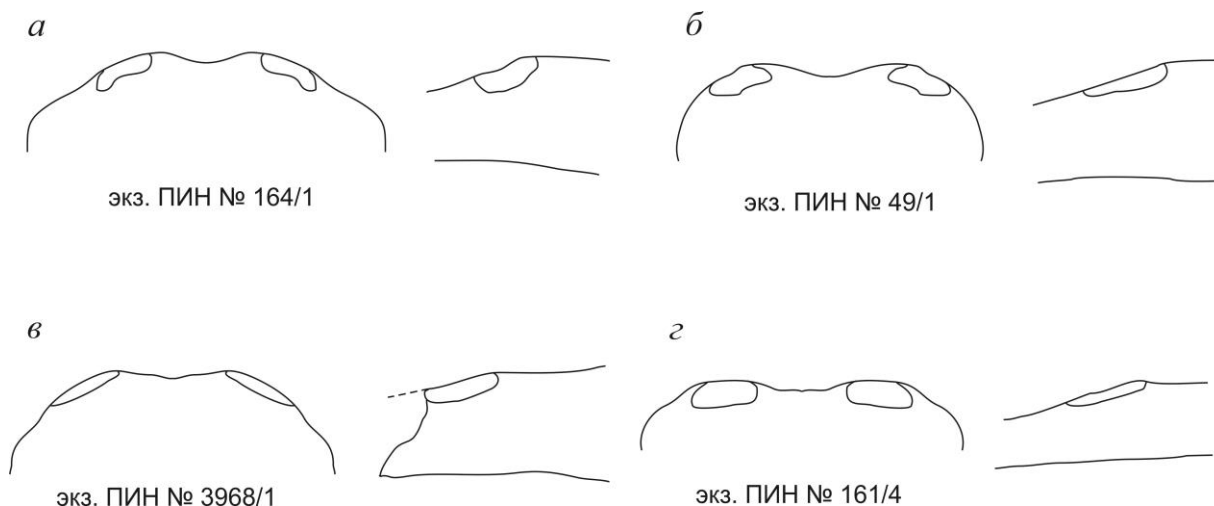


Рис. 48. Вариации положения орбит *Platyoposaurus* при виде спереди и виде сбоку: а, б, в – *P. stuckenbergi*, г – *P. watsoni*.

**Орбитальные тетрамодели.** На основании топографии точечных контактов границ скуловой и предлобной (1), предлобной и заднелобной (2), заднелобной и заглазничной (3), заглазничной и скуловой костей (4) с краем орбиты было выделено три типа тетрамоделей в зависимости от их геометрии (рис. 114):

1. Равнобедренная трапеция.

1.1. Равнобедренная трапеция с основаниями в передней и задней частях орбитального края.

1.2. Равнобедренная трапеция с основаниями в боковых частях орбитального края.

2. Прямоугольная трапеция.

2.1. Прямоугольная трапеция с прямым углом в передней части орбитального края.

2.2. Прямоугольная трапеция с прямым углом в задней части орбитального края.

3. Ромб.

У *P. stuckenbergi* орбитальные тетрамодели различаются положением шовных контактов у внешнего орбитального края: длина внешнего основания больше длины внутреннего – тип 1.2 (экз. ПИН № 49/1) и наоборот – тип 2.2 (экз. ПИН № 164/1). У *P.*

*watsoni* вариабельность в геометрии тетрамоделей более разнообразна при гораздо большей выборке. Тип 1.1 встречается 5 раз, тип 1.2 – 1 раз, тип 2.1 – 2 раза, тип 2.2 – 5 раз, тип 3 – 5 раз. Тип 1.1 характерен для наиболее мелких черепов, а тип 2.2 – крупных в рамках возрастной изменчивости. Типы 2.1 и 3 проявляют в большей степени индивидуальную изменчивость.

**Форма ноздрей и их положение.** Вариабельность ноздрей *P. stuckenbergi* отмечается в топографии шва между предчелюстной и челюстной костями, входящего во внешний край ноздри. Шов входит в срединную часть внешнего края ноздри (экз. ПИН № 3968/3) и в нижнюю половину (экз. КФУ № 637/10). Шовная граница между носовой и предчелюстной костями, подходящая к внутреннему краю ноздри, находится выше ее средней части (экз. КФУ № 637/10). Установить топографию данного шва на других экз. не представляется возможным. Шов между носовой и челюстной костями входит в середину заднего края ноздри (экз. ПИН № 3968/3).

Вариабельность ноздрей *P. watsoni* отмечается в топографии шва между предчелюстной и челюстной костями (рис. 49). Шов в основном входит в край ноздри выше ее середины (экз. ПИН № 161/29, 35, 55, 123), но и в срединную часть (экз. ПИН № 161/28, 124). Топография границы между носовой и предчелюстной костями также менее вариабельна и связаны с местом положения шва относительно середины ноздри. Практически на всех черепах с сохранившейся нариальной областью граница проходит выше середины ноздри (экз. ПИН № 161/8, 28, 35, 123, 124). В двух случаях – на уровне середины ноздри (экз. ПИН № 161/29, 55). Топография шва между носовой и челюстной костями аналогична *P. stuckenbergi* и, при этом, неизменна.

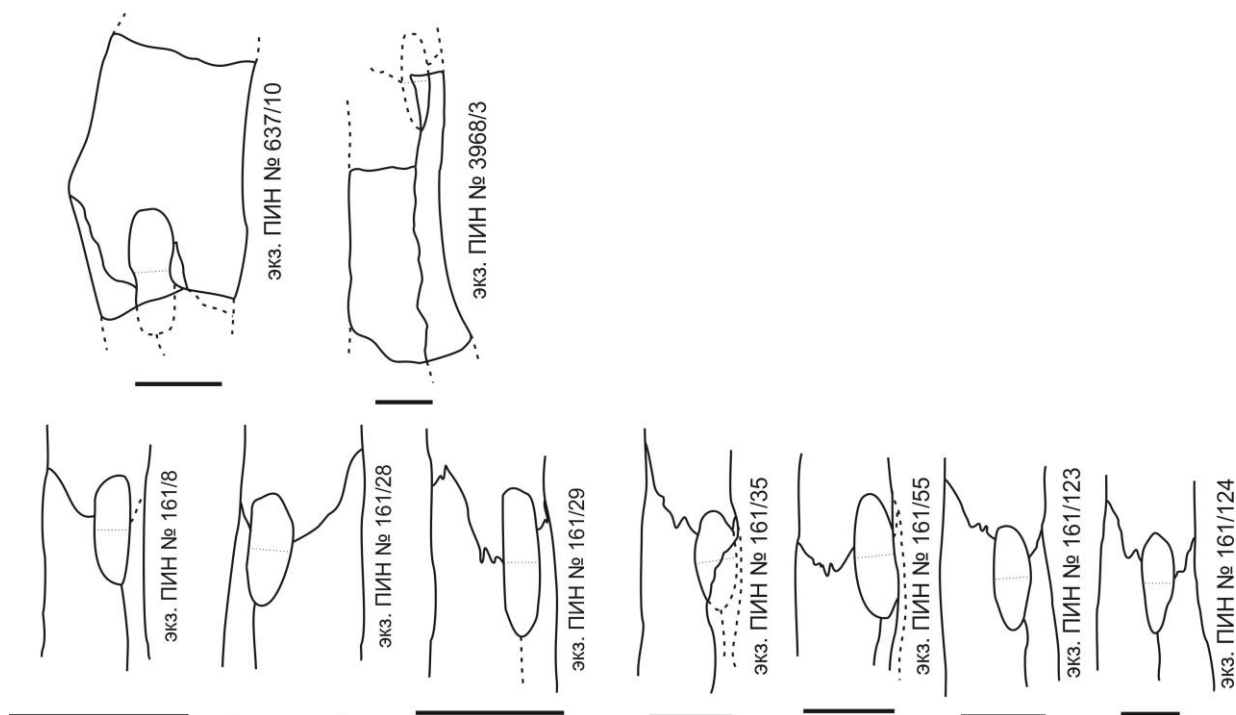
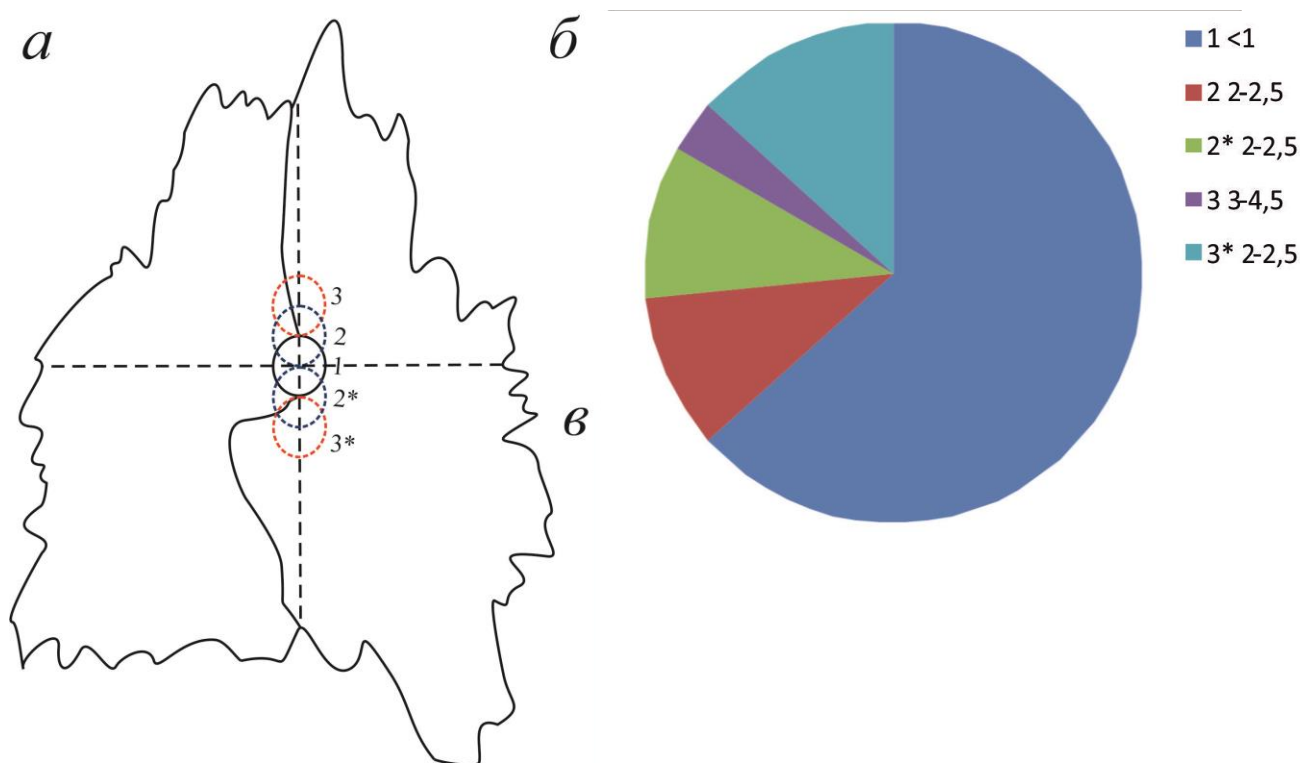


Рис. 49. Вариабельность в топографии швов покровных элементов в пределах ноздри у *P. stuckenbergi* (ряд сверху) и *P. watsoni* (ряд снизу). Длина масштабной линейки 10 мм.

**Форма пинеального отверстия и его положение.** Положение центра пинеального отверстия на линии, соединяющей крайние точки шва между парой теменных костей, для *Platurosaurus* проявляет вариабельность относительно середины этой линии (рис. 50).

Из 30 черепов *P. watsoni* с сохранившимися теменными костями (табл. 1) для 19 из них пинеальное отверстие по своему положению отклоняется от середины шовной линии не больше, чем на 1 мм, т.е. условно занимает срединное положение. Для 6 черепов данное отклонение находится в пределах 2-2.5 мм, причем в 3 случаях пинеальное отверстие лежит в передней половине шва, а в стольких случаях – в задней. Для остальных 5 черепов отклонение максимально и находится в пределах 3-4.5 мм, из которых только в одном случае пинеальное отверстие лежит в передней половине шва. Максимальная величина отклонения характерна для черепов с реконструируемыми длинами, находящимися в пределах 219-229 мм. Для *P. stuckenbergi* из двух черепов выявлены только положение в передней половине теменной кости (2-2.5 мм), а также в задней половине (3-4.5 мм).

	Тип положения пинеального отверстия	Величина отклонения пинеального отверстия от середины, мм	Кол-во черепов <i>P. watsoni</i>	Кол-во черепов <i>P. stuckenbergi</i>
Срединное положение	1	<1	19	0
Положение в передней половине	2	2-2.5	3	1
Положение в задней половине	2*	2-2.5	3	0
Положение в передней половине	3	3-4.5	1	0
Положение в задней половине	3*	3-4.5	4	1

Табл. 1. Вариации положения пинеального отверстия *Platyoposaurus*.Рис. 50. Вариации положения пинеального отверстия *P. watsoni* (а), соотношения вариаций (б).

**Боковая линия.** Желобки каналов боковой линии у *Platyoposaurus* практически не развиты (Ефремов, 1932; Конжукова, 1955б). Исключением являются четыре черепа (экз. ПИН № 161/22 – 36.7% от максимальной длины черепа; № 161/8 – 42.5%; № 161/15 – 65.8%; № 161/9 – 71.1%), у которых отмечаются цепочки из отдельных сенсорных ямок (рис. 51), разделяющихся невысокими перегородками в пределах межглазничного участка (предлобная, лобная и заднелобная кости) супраорбитального желоба (Губин, 1991). У *P.*

*stuckenbergi* следы от каналов боковой линии не известны. Проявление на покровных костях следов боковой линии, как показателя степени водности животного (Bystrow, 1947), для *Platyosaurus*, как и для прочих *Temnospondyli*, нельзя считать возрастным критерием, поскольку сенсорные ямки у *P. watsoni* выявлены у разноразмерных особей – от наиболее мелкоразмерных, до достаточно крупных. У *Archegosaurus decheni* узкие и относительно протяженные желобки боковой линии уже фиксируются на самом мелкоразмерном экземпляре (МВ.Ам.222b) с длиной черепа 30 мм, которые с увеличением размера становятся более глубокими, широкими и короткими (Witzmann, 2005). Аналогичная ситуация по ранней закладке желобков боковой линии отмечается и на мелкоразмерных черепах (около 15 мм) *Dvinosaurus* sp. из местонахождения Сундырь-1. В связи с этим для *Temnospondyli* совсем необязательна схема возникновения невромаст независимо от покровных костей без оставления на ранних стадиях онтогенеза характерных следов в виде желобков (Шишкин, 1973). Среди других *Archegosauridae* следы боковой линии могут либо полностью отсутствовать, как у *Collidosuchus* (Губин, 1986), либо быть хорошо развитыми, как у *Prionosuchus* (Price, 1948), либо могут проявлять сходную с *Platyosaurus* вариабельность, как у *Archegosaurus* (Goldfuss, 1847). Для *A. decheni* вариабельность в топографии и морфологии желобков боковой линии, расположенных на гораздо большем числеразличных покровных элементах, чем у *Platyosaurus*, хорошо выражена, при этом отмечается их существенный индивидуальный характер ветвления (Witzmann, 2005). У *Melosauridae* также отмечается определенная вариабельность (Конжукова, 1955б; Губин, 1986): полное отсутствие желобков от каналов боковой линии, слабо проявленные следы супраорбитального желоба спереди от орбиты у *Melosaurus uralensis* (экз. ПИН № 161/1), хорошо выраженная боковая линия у *Tyrphosuchus raucidens*. Для *P. watsoni* можно отметить схожие возрастные изменения, что и для *A. decheni* – расширение сенсорных ямок с увеличением размера, однако, при уменьшении их глубины.

Боковая линия у *P. watsoni* проявлена крайне плохо (на 6 экз.) в виде коротких желобков с заметными индивидуальными вариациями, не зависящими от размера черепа (табл. 18). Желобки развиты у разноразмерных особей с длиной черепа 132-303 мм. Желобки, различающиеся по топографии и морфологии, могут в равной степени присутствовать как на заднелобной и лобной костях позади и сбоку относительно орбитального края, являясь проявлением супраорбитального канала (экз. ПИН № 161/9, 161/19, 2250/2), так и на заглазничной и скуловой костях, являясь проявлением инфраорбитального канала (экз. ПИН № 161/20, 2250/4). При этом фиксируется

неравномерное развитие желобков на правом и левом покровных элементах черепной крыши при возможном проявлении только на одной стороне. Прерывистый характер желобков боковой линии может быть следствием неравномерного погружения невромастов в эпидермис.

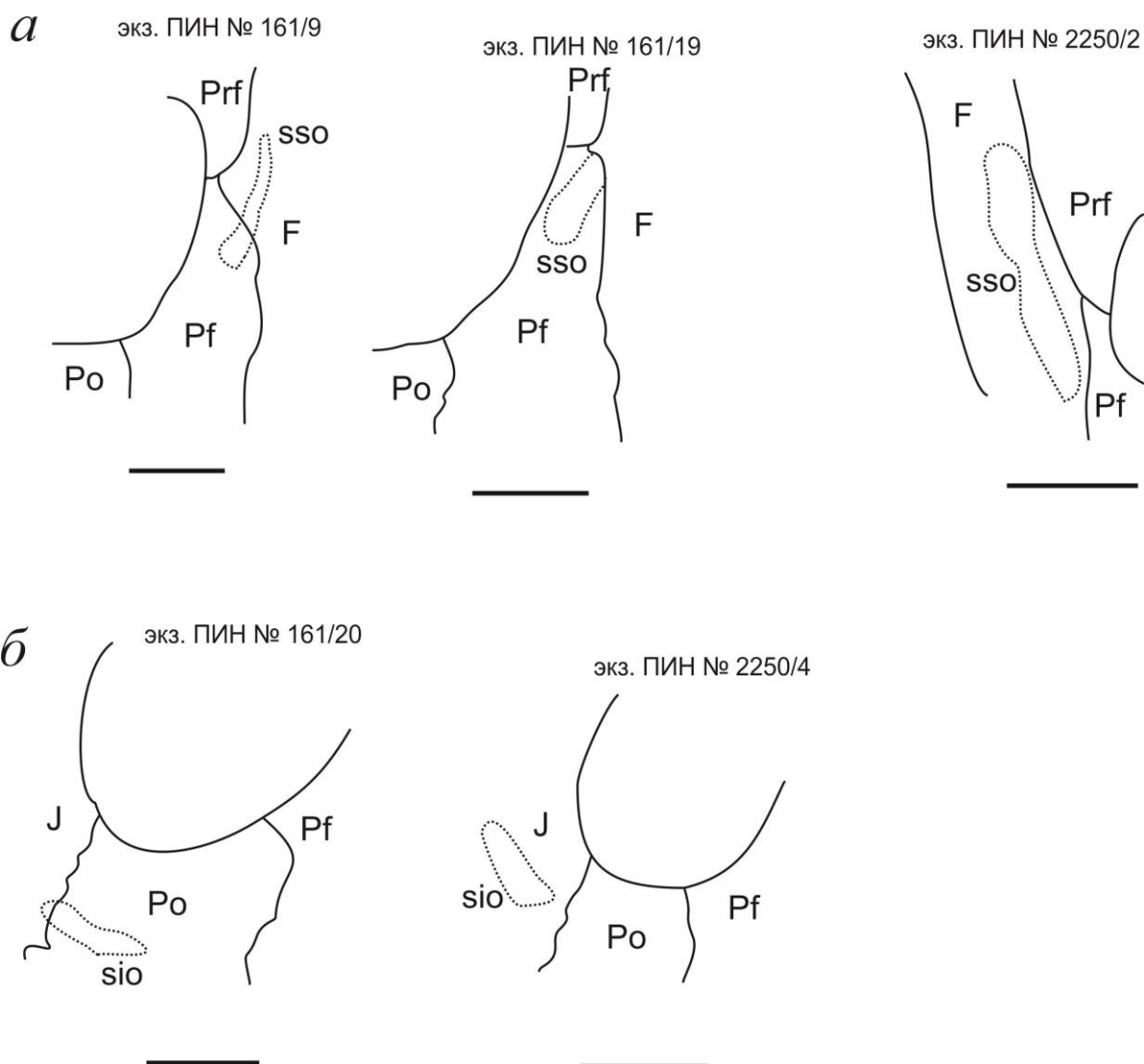


Рис. 51. Вариации желобков боковой линии у *P. watsoni*: *a* – желобок супраорбитального канала на заднелобной и лобной костях (*sso*), *б* – желобок инфраорбитального канала на заглазничной и скуловой костях (*sio*). Пунктирной линией отмечены границы желобков *sso* и *sio*. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Покровные элементы черепа.** Наиболее ярко выраженный характер индивидуальной изменчивости в морфологии и связанная с ней топография контактов покровных элементов черепа отмечается на примере костей заглазничного (теменная, чешуйчатая, надвисочная, заглазничная кости, обособление межвисочной кости), глазничного (лобная, челюстная кости) и носового (носовая кость) отделов.

**Челюстная кость.** Степень раздутия правой и левой челюстных костей у одной особи *P. watsoni* может быть как одинаковой (экз. ПИН №161/52), так и разной: с более раздутым левым элементом (экз. ПИН №161/28, №2250/20), правым (экз. ПИН №161/55).

**Лобная кость.** В большинстве случаев наблюдается несвязанность лобной кости с краем орбиты, что характерно для пермских *Temnospondyli*. На одном черепе наблюдается небольшое вклинивание лобной кости на границе предлобной и заднелобной костей (экз. ПИН № 161/28). На двух разноразмерных черепах *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/4, 8) отмечается точечное соприкосновение левой лобной кости с орбитальным краем, притом что на правой стороне – «нормальное» состояние (рис. 52). Сходная аномалия известна на примере черепов среднепермских *Melosaurus compilatus* и *M. uralensis* (экз. ПИН №161/1) (Конжукова, 1955а), *Konzhukovia vetusta* (экз. ПИН №520/1) (Конжукова, 1955а), триасового *Venthosuchus sushkini* (экз. ПИН № 1-9/2243) (Быстров, Ефремов, 1940).

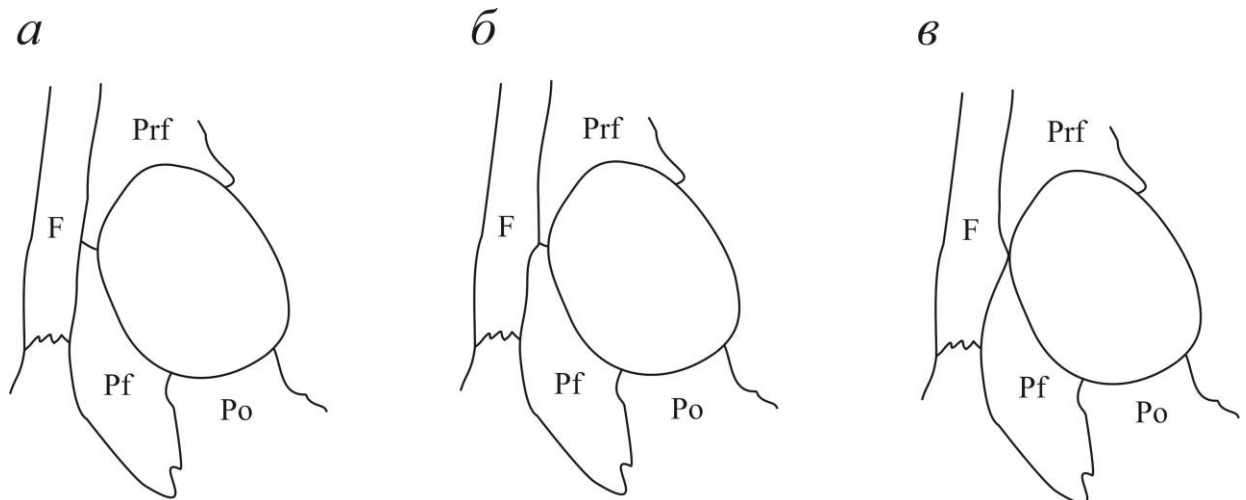


Рис. 52. Связь лобной кости с краем орбиты у *P. watsoni*. Вариации: *a* – нормальное состояние, *б* – вклинивание лобной кости в сторону края орбиты на границе предлобной и заднелобной костей, *в* – точечное соприкосновение лобной кости с краем орбиты.

**Заглазничная кость.** Для заглазничной кости отмечается индивидуальная изменчивость, которая проявляется в степени удаленности ее заднего края от заднего края заднелобной кости, а также топографии шовной границы с надвисочной и чешуйчатой костями. Всего было выделено три типа (рис. 53):

- 1) Коленообразный шов с короткой границей с надвисочной костью (экз. ПИН № 161/15, 148, 2250/15)
- 2) Дугообразный шов с короткой границей с надвисочной костью (экз. ПИН № 161/8, 60)

- 3) Клиновидный шов с длинной границей с надвисочной костью (экз. ПИН № 161/59, 2250/8, 18)

Типы 1 и 3 являются наиболее распространенными.

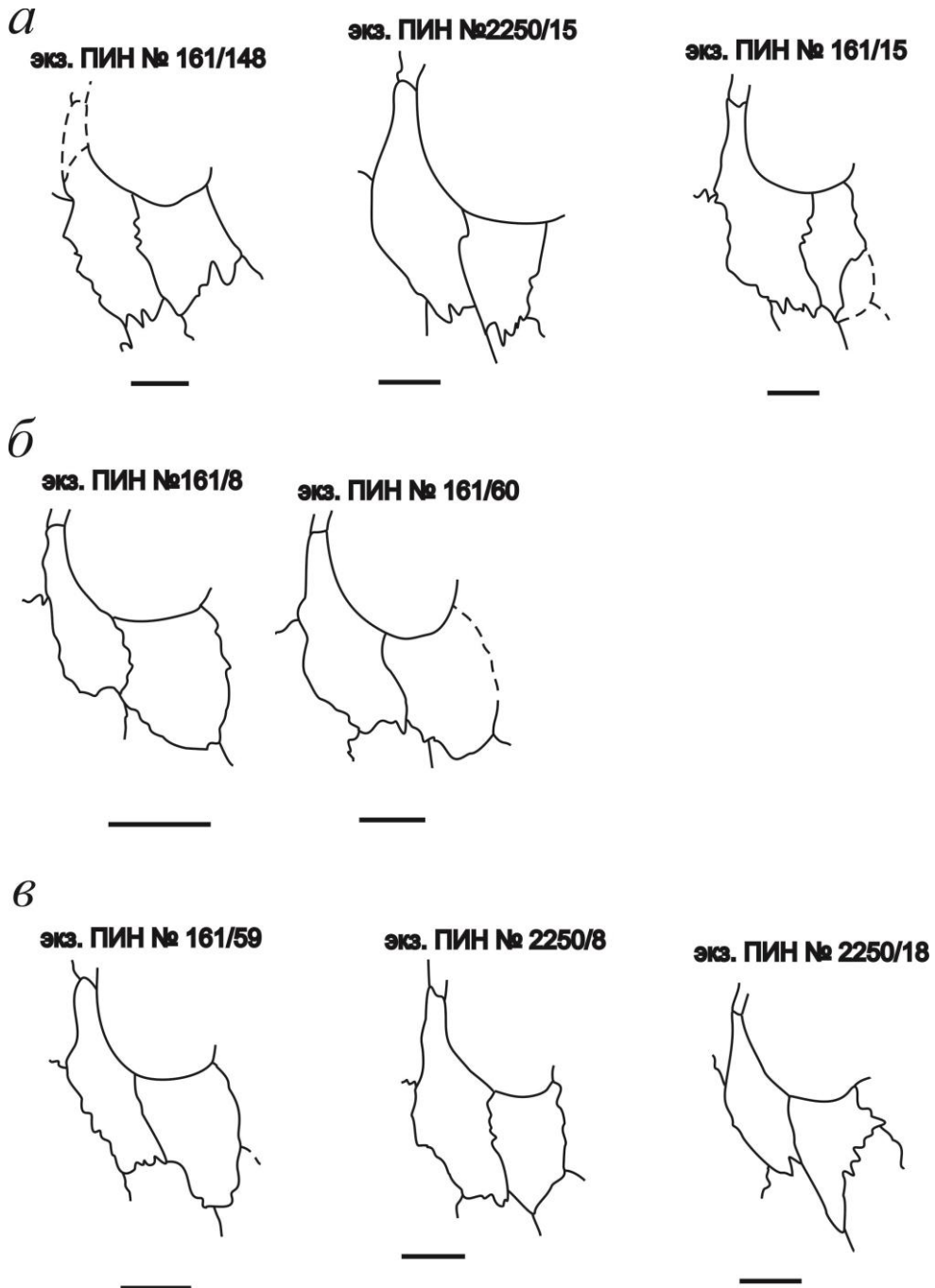


Рис. 53. Шовная граница заглазичной с надвисочной и чешуйчатой костями у *P. watsoni*. Вариации: *а* – коленообразный шов с короткой границей с надвисочной костью, *б* – дугообразный шов с короткой границей с надвисочной костью, *в* – клиновидный шов с длинной границей с надвисочной костью. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Межвисочная кость.** Одной из особенностей строения покровных костей черепа среднепермских *Temnospondyli* является отсутствие межвисочной кости в качестве



самостоятельного элемента, расположенного между заднелобной и надвисочной костями (рис. 54). При этом, обособление межвисочной кости не является редким случаем среди *Temnospondyli* и проявляется у представителей таких семейств, как *Actinodontidae*, *Branchiosauridae*, *Trimerorachidae*, *Eobrachyopidae*, *Dissorophoidea*, *Benthosuchidae* (Шишкин, 2012; Huene, 1920; Efremov, 1929; Steen, 1938; Romer, 1942; Werneburg, 1986; Werneburg, 1988; Boy, 1988, 1993; Gubin et al., 2000; Schoch, 2004). Среди *Archegosauridae* межвисочная кость встречена только в правой половине единственного черепа *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/4), а во всех остальных случаях она ассимилирована за счет срастания с заднелобной костью (Gubin et al., 2000). Обособление межвисочной кости на примере *Platyrosaurus* является следствием исходной неустойчивости эволюционных изменений, как и у неотенического *Dvinosaurus* (Шишкин, 2012).

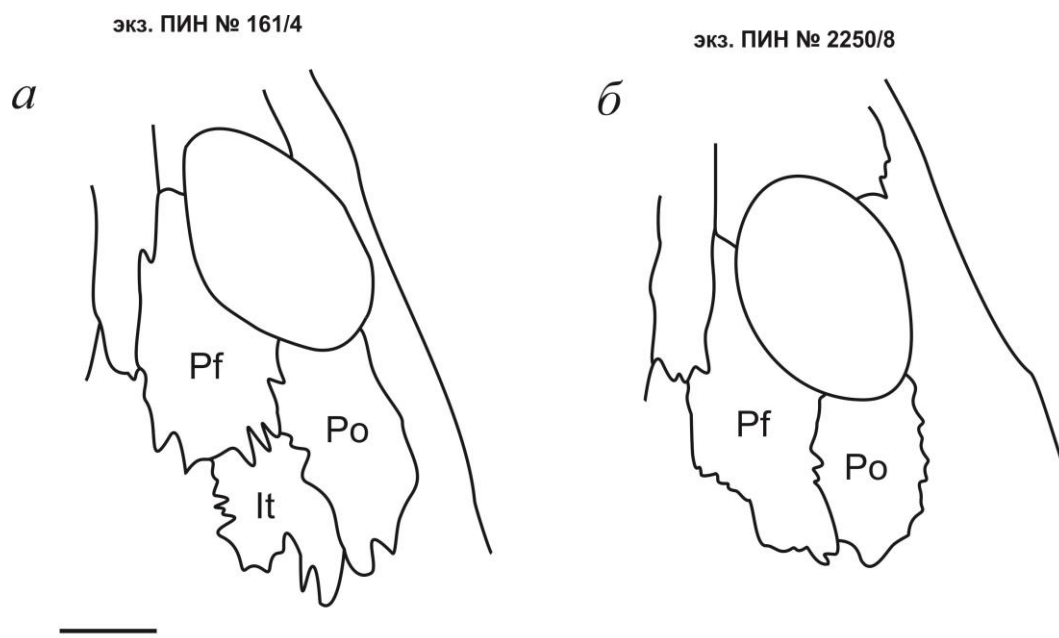


Рис. 54. Обособление межвисочной кости (а) на черепной крыше при аномальном состоянии и нормальное состояние (б) для *P. watsoni*. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Заднелобная кость.** Для заднелобной кости отмечается индивидуальная изменчивость в положении шовной границы *postfrontale* с *parietale* на примере *P. watsoni* (рис. 55). Удалось выделить три основных типа рассматриваемой границы заднелобной кости:

- 1) Имеет прямой контакт с теменной костью (экз. ПИН № 161/59, 2250/4, 19)
- 2) Имеет изогнутой дугообразно контакт с теменной костью (экз. ПИН № 161/20, 148, 2250/15, 20)
- 3) Имеет ступенчатый контакт с теменной костью (экз. ПИН № 161/4, 15, 22)

Каждая из выделенных вариаций практически равновстречаема.

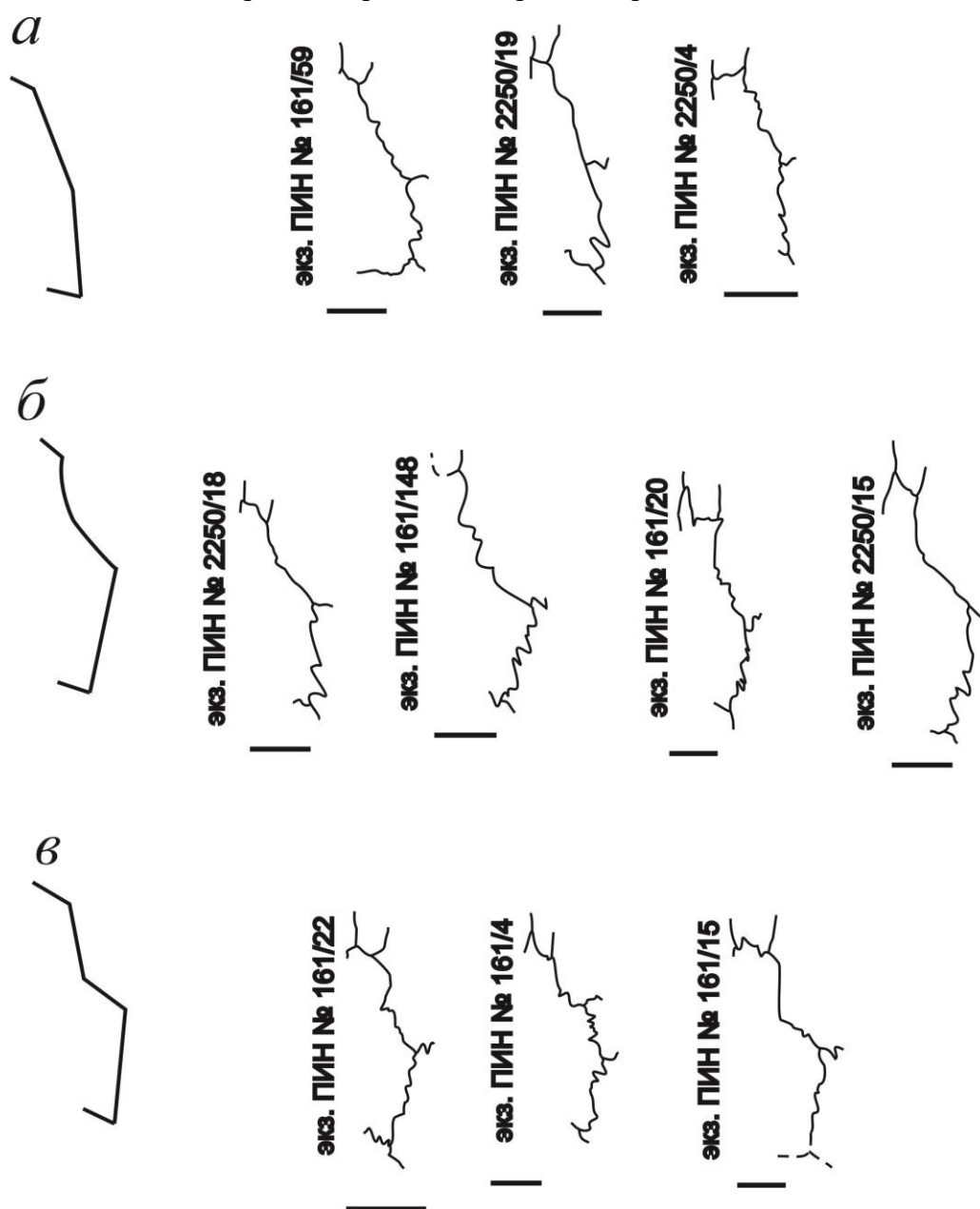


Рис. 55. Шовная граница заднелобной и теменной костей *P. watsoni*. Вариации: *a* – заднелобная кость имеет прямой контакт с теменной костью, *б* – имеет изогнутой дугообразно контакт с теменной костью, *в* – имеет ступенчатый контакт с теменной костью. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Теменная кость.** Для теменной кости *P. watsoni* отмечается вариабельность в положении шва между лобной и теменной костями, которое может быть следующим (рис. 56):

- 1) Ближе к линии, соединяющей центры орбит;

- 2) На середине между линией, соединяющей центры орбит и линией, соединяющей задние края орбит;
- 3) Ближе к линии, соединяющей задние края орбит;
- 4) На линии, соединяющей задние края орбит.

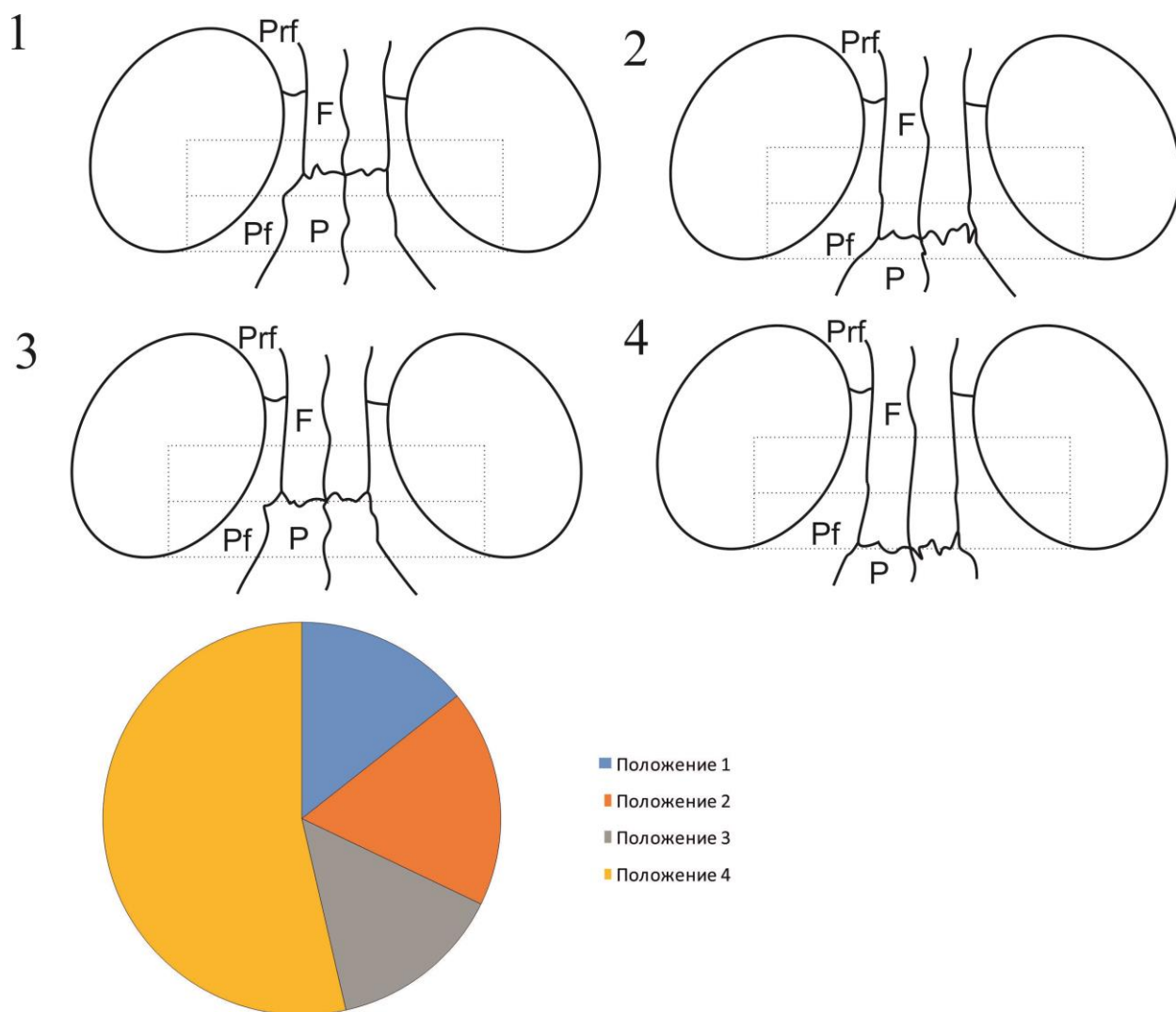


Рис. 56. Вариации в топографии шовной границы между лобной и теменной костями у *P. watsoni* и соотношение выделенных вариаций.

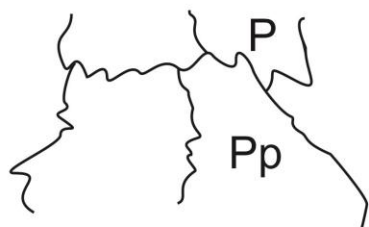
Для *P. watsoni* положение №4 наиболее частое (в 15 случаях из 28), в то время как положения 1, 2 и 3 одинаково часты и редко встречаемы (4-5 случаев из 28). Зависимость топографии контакта от максимально реконструируемой длины черепа отсутствует. Каждое из положений равновероятно, что является признаком индивидуальной изменчивости (табл. 19).

**Заднетеменная кость.** Для заднетеменной кости отмечается вариабельность, связанная с топографией шва с теменной костью (рис. 57). Всего было выделено два типа границ:

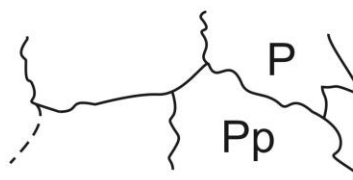
- 1) Граница правой и левой заднетеменной кости с теменной костью находится на одном уровне (экз. ПИН № 161/4, 2250/18)
- 2) Граница правой и левой заднетеменной кости с теменной костью находится на разных уровнях: левая выше правой (экз. ПИН № 161/147), правая выше левой (экз. ПИН № 2250/19).

*а*

экз. ПИН № 161/4

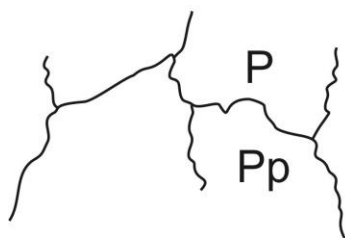


экз. ПИН № 2250/18



*б*

экз. ПИН № 161/147



экз. ПИН № 2250/19

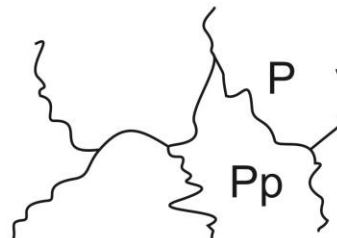


Рис. 57. Шовная граница заднетеменной и теменной костей *P. watsoni*. Вариации: *а* – граница правой и левой заднетеменной кости с теменной костью находится на одном уровне, *б* – граница правой и левой заднетеменной кости с теменной костью находится на разных уровнях. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Вздутия покровных элементов.** На заглазничной, надвисочной и чешуйчатой костях у *Platyrosaurus* наблюдается различной степени выраженности, топографии и морфологии вздутия (Губин, 1991) (табл. 20; рис. 58). Для *P. stuckenbergi* вздутия обнаруживаются на чешуйчатой кости трех черепов: и на левых, так и на правых элементах. На одном черепе вздутие есть и на левой заглазничной кости. На одном черепе с максимальной длиной 330 мм вздутия присутствуют как на чешуйчатой, так и на

заглазничной костях. Для *P. watsoni* наиболее часто вздутия обнаруживаются на чешуйчатой кости (на 16 экз. есть, на 5 – нет), как правило, и на правых и на левых элементах (5 на обоих, на двух экз. только на левом, на одном экз. только на правом). Реже вздутия встречаются на заглазничной кости (7 экз., и право- и левосторонние элементы, в одном случае – и правый и левый), надвисочной кости (на трех экз., правосторонние элементы), и заднелобной кости (один экз., и правый и левый элементы). Вздутия, отмечающиеся сразу на нескольких элементах (чешуйчатая, надвисочная и заглазничная кости на двух экз., или чешуйчатая и заглазничная кости на двух экз.) характерны для особей с максимальной длиной черепа  $>237$  мм. На пяти черепах какие-либо вздутия вовсе отсутствуют, при этом, для девяти черепов это нельзя достоверно установить. Вздутия могут отсутствовать как у мелко- так и у крупноразмерных черепов – размерной зависимости нет. У соразмерных черепов вздутия могут как присутствовать, так и полностью отсутствовать. Степень проявления вздутия плохо коррелирует с размером черепа. Вздутия покровных окостенений могут быть связаны с челюстной мускулатурой, в частности с медиальной частью *m. adductor mandibulae internus* и *m. adductor mandibulae posterior*.

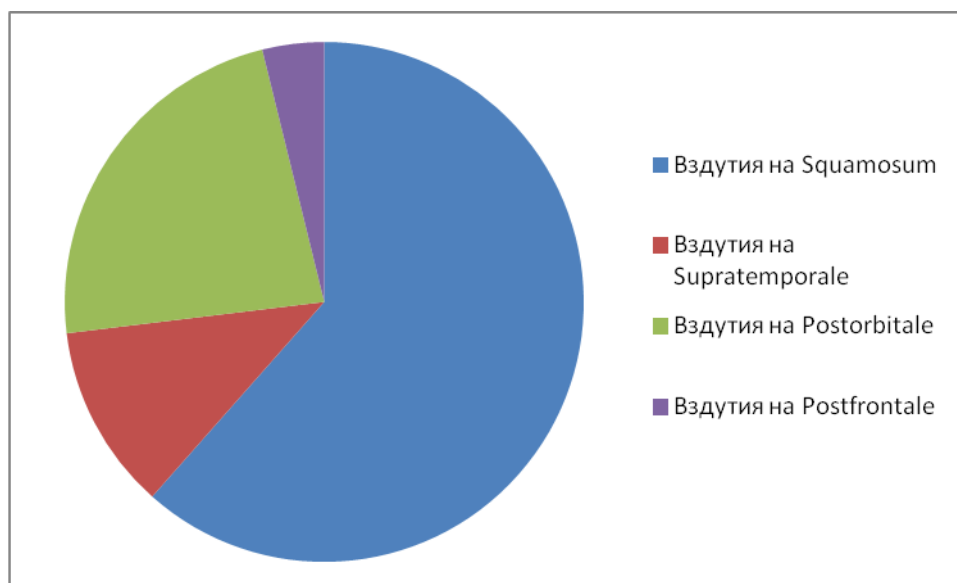


Рис. 58. Численное соотношение вздутий на покровных элементах черепа *P. watsoni*.

### Небный комплекс.

**Хоаны.** На примере *P. watsoni* у наиболее крупного черепа (экз. ПИН № 161/51) *Kh* сопоставим по значению с мелко-размерными черепами и равен 0.29, как результат индивидуальной изменчивости.

**Межптеригоидные окна.** Для *P. stuckenbergi* форма межптеригоидного окна для соразмерных черепов может варьировать (рис. 115). Так для экз. ПИН № 49/18 наиболее

отдаленная точка птеригоида находится практически на середине длины межптеригоидного окна относительно отростка парасфеноида (равнобедренный треугольник на триангуляционной модели). На экз. ПИН № 49/1 и № 164/1 эта точка смещена в сторону парасфеноида, как и у большинства черепов *Platurosaurus* за счет более сильно оттянутого назад внутреннего края круловидной кости (разносторонний треугольник на триангуляционной модели). Варьирование по ширине практически не заметно. Для *P. watsoni* отмечается схожая вариабельность на примере соразмерных черепов. Так у экз. ПИН № 161/28 при построении триангуляционной модели получается равнобедренный треугольник, тогда как у экз. ПИН № 2250/8 – разносторонний треугольник (рис. 116). Также отмечается варьирование по ширине (в 1.2 раза), более заметное, чем у *P. stuckenbergi*.

**Положение орбит относительно межптеригоидных окон.** Индивидуальная изменчивость на примере *P. watsoni* проявляется в том, что центр орбиты может быть расположен практически по середине относительно длины межптеригоидного окна (экз. ПИН № 161/20, 28, 55), либо смещен в его заднюю половину (экз. ПИН № 2250/2, 8). Для соразмерных *P. stuckenbergi* (из разных местонахождений) положение может быть центральным (экз. ПИН № 3968/1) или смещенным в заднюю половину (экз. ПИН № 164/1).

**Орбито-темпоральные гребни.** У соразмерных экземпляров *P. watsoni* гребни могут как не доходить до уровня заднего края орбит (экз. ПИН № 161/28), так и доходить до него (экз. ПИН № 161/45). Аналогично на примере экз. ПИН № 2250/8 и экз. ПИН № 161/54.

**Парасфеноид.** В общей морфологии парасфеноида заметно проявляются черты индивидуальной изменчивости. Так показатель отношение ширины к длине у *P. watsoni* у особей с длиной черепа 221-303 мм находится в пределах 0.76-0.87 без какой-либо размерной зависимости данного показателя. Для *P. stuckenbergi* из разных местонахождений с длиной черепа 274-330 мм наблюдается аналогичная ситуация – 0.77-0.92.

Шагреновое поле у *P. watsoni* может быть как округлым (экз. ПИН № 161/20, 2250/8) с К (отношение ширины к длине) равным 0.87-1.0, так и овальным (экз. ПИН № 161/39), вытянутым продольно с К равным 0.67. Шагреновое поле у *P. stuckenbergi* также может быть как округлой (экз. ПИН № 49/1) с К равным 0.86, так и овальной формы (экз. ПИН № 3968/1, экз. ПИН № 97/10, Медный Рудник) вытянутой продольно с К равным 0.67-0.75.

Гребни места прикрепления крыловидной кости у *P. stuckenbergi* могут быть как низкими (экз. ПИН № 49/1, 164/1), так и высокими (экз. ПИН № 49/18, 3968/1, № 97/10 (Медный Рудник)) без проявления размерной зависимости. Данные гребни могут быть ориентированы под малым острым углом к длинной оси черепа (экз. ПИН № 49/1, 164/1), либо под углом близким к 45 (экз. ПИН № 49/18, 3968/1, экз. ПИН № 97/10 (Медный Рудник)) также без проявления возрастной зависимости.

Наибольшая изменчивость отмечается для следов прохождения сосудов. У *P. stuckenbergi* желобок для небной вены (*svr*) с возрастом может закрываться в канал в передней части (на одной стороне, экз. ПИН № 97/10) за счет разрастания шагренового поля. У более мелкой особи выходные отверстия для внутрочерепной сонной артерии (*fsc*) практически не видны, а у более крупной просматриваются хорошо. Аналогичная ситуация для входного отверстия для внутренней сонной артерии (*fc*). Желобок под Видиан канал (*cv*) и у мелкой и у крупной особей хорошо просматриваются.

Вариабельность *P. stuckenbergi* в большей степени наблюдается в характере прохождения сонной артерии. Канал может быть как наружным (экз. ПИН № 49/1), так и внутренним (экз. ПИН № 49/18, 164/1). Также есть вариация, при которой канал может быть с одной стороны открыт, а с другой – закрыт. Так на экз. ПИН № 3968/1 канал слева открыт, а справа – проходит в кости. На экз. ПИН № 97/10 (Медный Рудник) слева канал проходит в кости, а справа – полуоткрыт в передней части за счет расросшегося шагренового поля. У *P. watsoni* *svr* может уходить в канал в передней части (на двух сторонах, экз. ПИН № 161/20), либо практически полностью уходить в канал (экз. ПИН № 2250/8). Следы от мелких нутритивных (питающих сосудов) крайне изменчивы в своем расположении.

**Мечевидный отросток парасфеноида.** При рассмотрении индивидуальной изменчивости у соразмерных черепов *P. watsoni* данный отросток может быть разной формы поперечного сечения в наиболее узкой центральной части (рис. 59); от практически равностороннего треугольника с вершиной на вентральной стороне, практически соотносимой с осевой линией (экз. ПИН № 2250/2), до разностороннего треугольника с вершиной, смещенной в сторону от осевой линии и поэтому более низкого (экз. ПИН № 161/28).

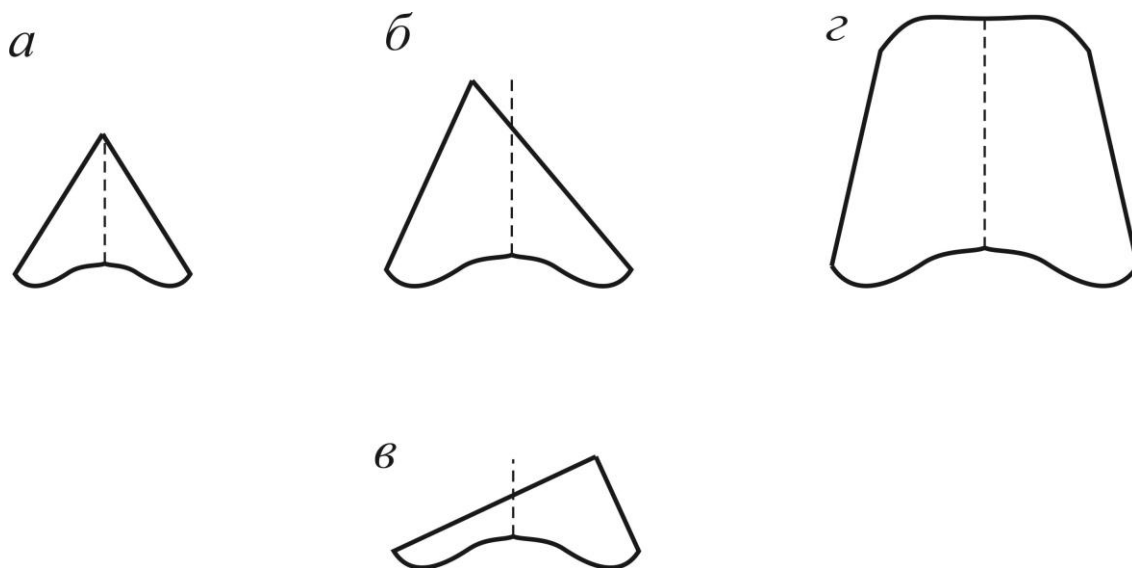


Рис. 59. Форма поперечного сечения мечевидного отростка парасфеноида: *а* – мелкоразмерный череп (экз. ПИН № 161/55), *б* – среднеразмерный череп (экз. ПИН № 2250/2), *в* – среднеразмерный череп (экз. ПИН № 161/28), *г* – крупноразмерный череп (экз. ПИН № 161/20).

### ОЗУБЛЕНИЕ

Вынесенный отдельно для рассмотрения характер озубления черепа (предчелюстная, челюстная кости, сошник, небная кость, эктоптеригоид, парасфеноид) и нижней челюсти (зубная кость, элементы короноидной серии) обусловлен существенными проявлениями индивидуальной изменчивости. В целом для *Platyosaurus*, как и для прочих *Temnospondyli* характерна размерная дифференциация зубов, усиливающаяся с возрастом (Шишкин, 1973). При этом по внешнему строению коронки зубы практически не различаются между собой, за исключением внутреннего строения – числа дентиновых складок.

**Предчелюстная кость** (табл. 22; рис.60). На предчелюстной кости разноразмерных *P. watsoni* фиксируется увеличение числа клыков от 4 (экз. ПИН №2250/2) до 6, начиная с черепа длиной 193 мм (экз. ПИН № 161/29), которое в последующем по мере роста стабилизируется и не меняется.

Положение передней ямки у *P. watsoni* в основном вклинивается в зубной ряд (экз. ПИН № 161/171, 28, 35, 170) у особей с длиной черепа 235-270 мм. У более мелкоразмерных особей ямка может быть рядом с зубным рядом (экз. ПИН № 161/29, длина 193 мм) или же разделять его (экз. ПИН № 2250/2, длина 180 мм), как результат индивидуальной изменчивости. Положение задней ямки относительно зубного ряда в основном более стабильное, чем передней. Она может располагаться (в основном) рядом с



зубным рядом (экз. ПИН № 161/29, 28, 35) для черепов размером 193-258 мм. Только у наиболее мелкоразмерного черепа (экз. ПИН № 2250/2, длина 180 мм) ямка вклинивается в зубной ряд – индивидуальная изменчивость. Наиболее заметная вариабельность, не зависящая от размера, отмечается в положении площадки *tuberculum subrostrale medium* (tsm). В основном ее передний край находится на уровне передних ямок (экз. ПИН № 2250/2, 161/29, 35), но также и позади них (экз. ПИН № 161/171, 28).

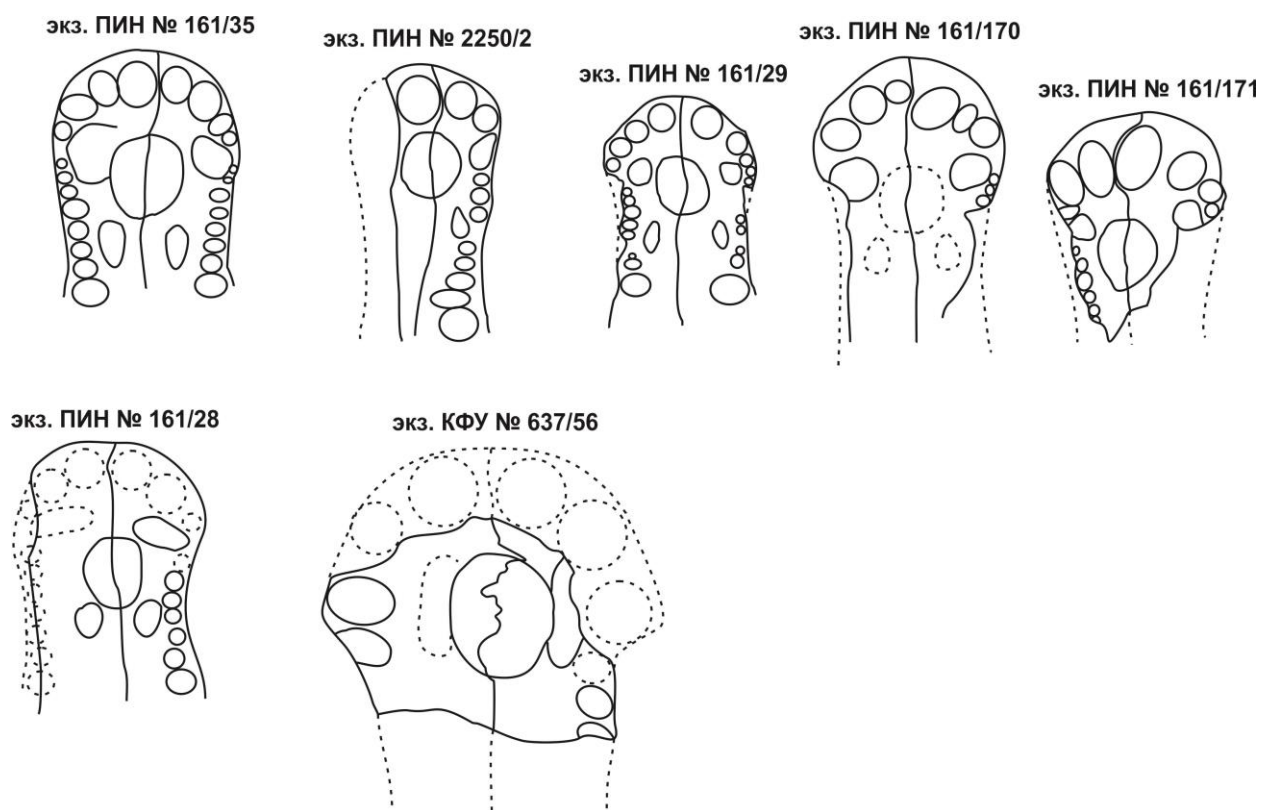


Рис. 60. Характер озубления предчелюстных костей *P. watsoni* и *P. stuckenbergi* (нижний ряд, справа). Длина масштабной линейки 10 мм.

**Сошник.** На сошнике разноразмерных *P. watsoni* размеры прехоанальных клыков на правом и левом элементах не различаются. Число прехоанальных клыков – два (экз. ПИН № 161/28, 34, 52, 55, 124).

Размеры основания коронки переднего и заднего клыков *P. watsoni* чаще всего одинаковые (экз. ПИН № 161/28, 55, 124) у разноразмерных особей, могут различаться, так что передний меньше заднего (экз. ПИН № 161/35, 123) или наоборот (экз. ПИН № 161/52), как результат индивидуальной изменчивости.

На сошнике *P. stuckenbergi* размеры прехоанальных клыков с постоянным числом два на правом и левом элементах могут заметно различаться по размеру (аномалия

развития) – правые крупнее левых (экз. ПИН № 3968/3), либо не различаться (экз. ПИН № 49/4).

**Небная кость.** Число постхоанальных клыков (табл. 23-24; рис. 61) может варьировать, как результат индивидуальной изменчивости. У мелкогабаритных *P. watsoni* их два (экз. ПИН № 161/35, 52, 55, 2250/20), у крупногабаритных – два (экз. ПИН № 161/51) или три (экз. ПИН № 161/28). Передний клык чаще соразмерен позади стоящему у разногабаритных форм (экз. ПИН № 161/28, 51, 52, 55) либо может быть мельче позади стоящего (экз. ПИН № 2250/20).

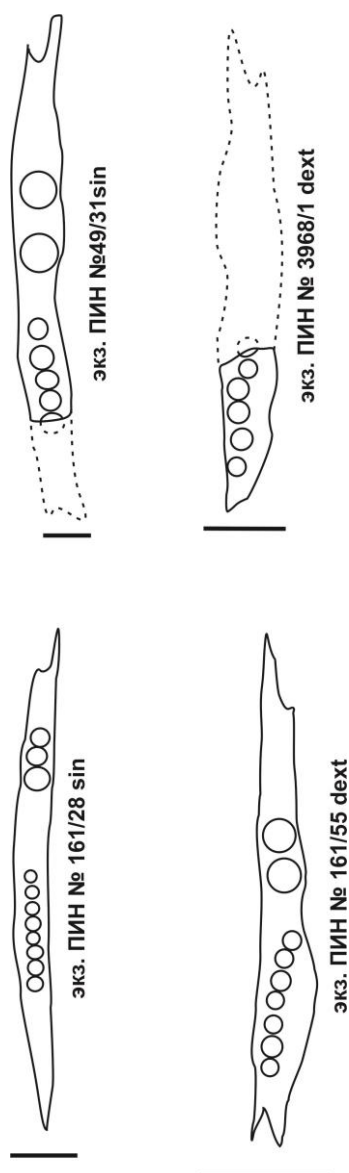


Рис. 61. Характер озубления небной кости у *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (нижний ряд). Длина масштабной линейки 5 мм.

**Эктоптеригоид** (табл. 25; рис. 62). У *P. watsoni* характер озубления эктоптеригоида существенно различается у более или менее соразмерных особей, как следствие

индивидуальной изменчивости. Число зубов колеблется от 8 до 16. Причем у соразмерных особей число зубов может быть как 8 (экз. ПИН № 161/28), так и 13 (экз. ПИН № 161/55). В большинстве случаев зубы соразмерны. На экз. ПИН № 161/55 передние три зуба, немного отстоящие от остального ряда, заметно крупнее. Размерная дифференциация в данном случае не является признаком возрастной изменчивости в силу того, что зубы в ряду на соразмерных черепах не различаются по размеру. Зубной ряд может быть как линейным (экз. ПИН № 161/28, 55), так и нелинейным. Нелинейность проявляется в виде изогнутой лабиально дуги (экз. ПИН № 161/20, 54) или же в виде коленообразного изгиба с резким перегибом в задней части (экз. ПИН № 2250/8) и в средней части ряда (экз. ПИН № 161/172).

В характере озубления *P. stuckenbergi* из двух местонахождений наблюдается определенная вариабельность, как результат индивидуальной изменчивости. Число зубов от 5 до 14. Примечательно, что число зубов варьирует у соразмерных особей с разницей минимум в два раза. Зубной ряд может быть как линейным (экз. ПИН № 49/1, 17), так и коленообразным (экз. ПИН № 3968/1).

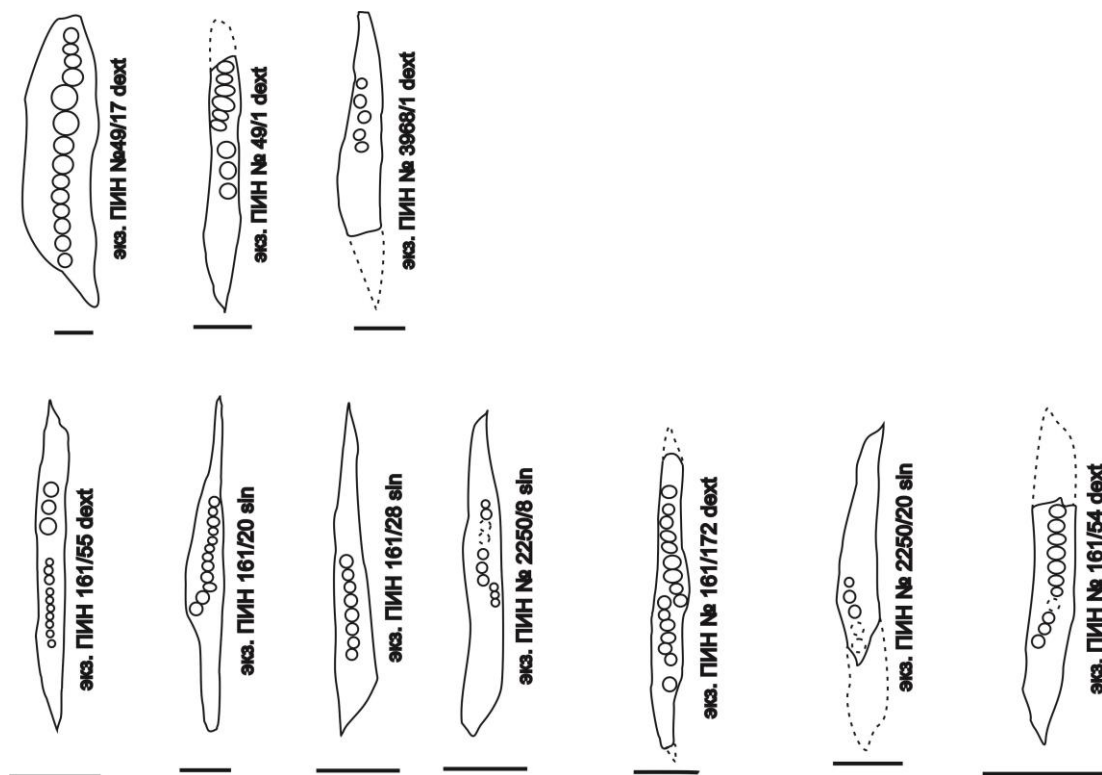


Рис. 62. Характер озубления эктоптеригоида *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (нижний ряд). Длина масштабной линейки 5 мм.

**Шагреновые поля.** У *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/28) поле плотное, тогда как у соразмерного экз. ПИН №161/35 – слабоуплотненное – индивидуальная изменчивость, проявившееся на среднеразмерных черепах.

На эктоптеригоиде, как и для зубов, размерной зависимости для плотности шагреновых полей у разноразмерных черепов не выявлено. Для наиболее мелкоразмерного (экз. ПИН № 161/55, длина 212 мм) и крупноразмерного (экз. ПИН № 161/20, длина 303 мм) поле слаборазреженное, при этом у черепов длиной 221 мм и 258 мм (экз. ПИН № 2250/8 и 161/28) поля плотные.

На крыловидной кости и парасфеноиде, как и для эктоптеригоида, размерной зависимости для плотности шагреновых полей у разноразмерных черепов не выявлено. Сильно разреженные и слаборазреженные поля у черепов длиной 210 мм (экз. ПИН № 161/172) и 258 мм (экз. ПИН № 161/28) и плотные поля у черепов длиной 212 мм (экз. ПИН № 161/55), 221 мм (экз. ПИН № 2250/8) и 303 мм (экз. ПИН № 161/20).

Для костей короноидной серии видимо было схожее строение шагреновых полей. По короноиду только можно сказать, что они уже имели плотные шагреновые поля на черепах экз. ПИН № 2250/16 и экз. ПИН № 5021/1.

На примере современных амфибий в их полифиодонтной зубной системе проявляется индивидуальная изменчивость. Так у *Anura* отсутствует какая-либо строгая приуроченность появления и смены типов зубов к конкретным стадиям метаморфоза. Это особенность является причиной существенной межвидовой и внутривидовой изменчивости (Васильева, 1999). Отмеченная для *Platyoposaurus* высокая степень индивидуальной изменчивости характера озубления черепа и нижней челюсти имеет схожий с бесхвостными характер проявления.

## ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

### Плечевой пояс.

**Ключица.** Индивидуальные различия проявляются более значительно в строении дорсального отростка, как, например, у *Benthosuchus sushkini* (Быстров, Ефремов, 1940). Край заднего утонченного продолжения дорсального отростка, представленный задней пластиной (*lamina posterior*), может быть выпрямленным или дугообразным. *Lamina anterior* может проходить прямо или дугообразно изгибаться. Существенных различий в строении *are amarginalis*, *crista anterior*, *facies cleithralis* не выявлено.

**Бедренная кость.** Изменчивость бедренной кости рассмотрена только для *P. stuckenbergi*. Угол скрученности, как и для плечевой кости не несет никаких признаков возрастной изменчивости. Для соразмерных костей из трех местонахождений с длиной в

диапазоне 107-112 мм угол скрученности составляет  $38^\circ$  (экз. ПИН № 2255/\_),  $50^\circ$  (экз. ПИН № 1955/23) и  $80^\circ$  (экз. ПИН № 164/1-7), как результат индивидуальной изменчивости. Для наиболее крупной кости с длиной 129 мм угол скрученности составляет  $55^\circ$  (экз. ПИН № 2255/2). Ямка ffo у соразмерных экземпляров может несильно различаться по глубине.

Учитывая выявленный характер индивидуальной изменчивости бедренных костей *Platyrosaurus*, ставится под сомнение принадлежность экземпляра из местонахождения Малая Кинель (экз. ПИН № 272/57) новому виду *P. vjuschkovi*, который по данным морфометрии наиболее заметно отличается от соразмерных *P. stuckenbergi* только индексом высоты диафиза – 0.47 вместо 0.54-0.72. По данным геометрической морфометрии *P. vjuschkovi* близок *P. stuckenbergi* из местонахождения Большой Китяк- 2 и *Platyrosaurus* sp. из местонахождения Аксаково (рис. 63). Таким образом, на примере бедренных костей *Platyrosaurus* не исключает вариабельность, связанная с палеогеографическими условиями.

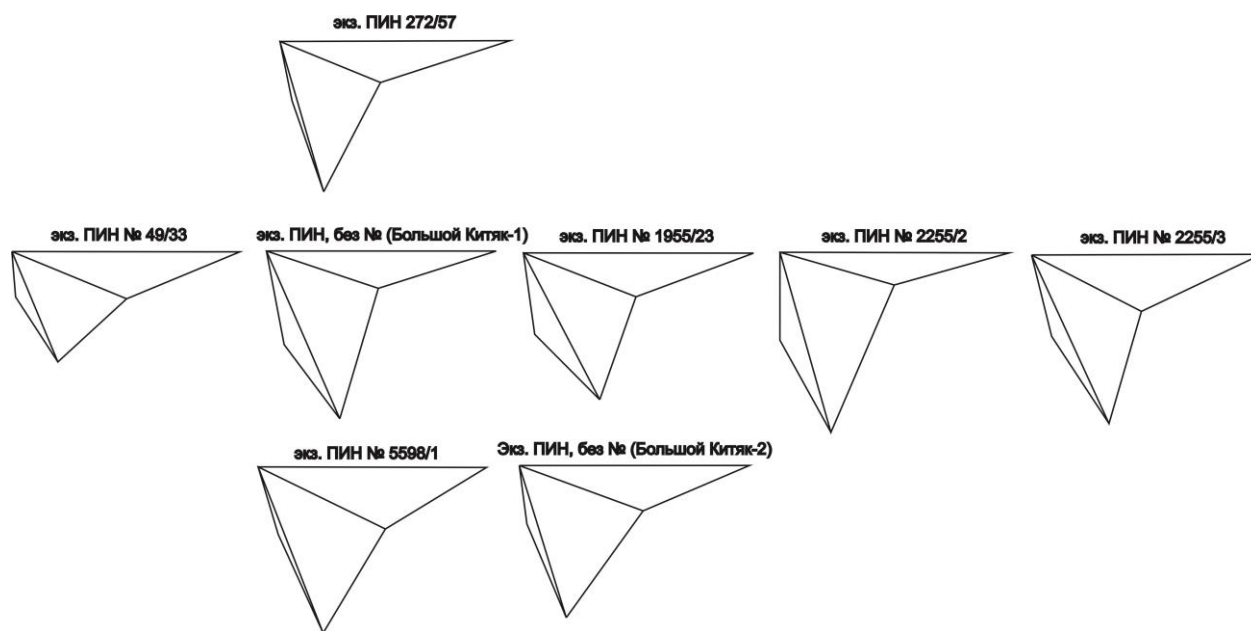


Рис. 63. Триангуляционные плоскостные модели дистальной суставной площадки бедренных костей *Platyrosaurus*. Верхний ряд – *P. vjuschkovi*, средний ряд – *P. stuckenbergi*, нижний ряд – *Platyrosaurus* sp. (слева), *P. stuckenbergi* (справа).

**Обобщение результатов по индивидуальной изменчивости.** Форма орбит *P. watsoni* варьирует в значительных пределах без четкого прослеживания возрастной изменчивости.

Следы сейсмодатчиков системы у *P. watsoni* на черепе проявляются крайне слабо – фиксируются цепочки из отдельных сенсорных ямок всего на четырех экземплярах, имеющих различную топографию. У *P. watsoni* обнаруживается исходная неустойчивость эволюционных изменений в виде обособления межвисочной кости на единственном во всей выборке черепе (экз. ПИН № 161/4). Положение шва между теменной и лобной костями относительно заднего края орбит у *P. watsoni* не находит строгой связи с размером черепа, проявляя высокую степень вариабельности. При этом положение на линии, соединяющей задние края орбит, является наиболее частым – практически в половине случаев. Раздутия на правой и левой челюстных костях для одной особи *P. watsoni* могут быть как одинаковыми, так и различными. На единичных черепках *P. watsoni* отмечается аномальное для *Platyoposaurus* точечное соприкосновение левой лобной кости с орбитальным краем. Выявленные по большей части на чешуйчатой кости и реже на надвисочной и заглазничной костях вздутия неясной природы у *P. watsoni* на черепках длиной больше 237 мм проявляют значительную вариабельность по числу, в том числе относительно правых и левых элементов, а также топографии. Вариабельность отмечается в топографии шва между предчелюстной и челюстной костями, носовой и предчелюстной костями у *P. watsoni*. Для обоих видов *Platyoposaurus* форма межптеригоидной ямы для соразмерных черепов варьирует. Лезвиевидные участки орбито-темпоральных гребней могут как не доходить до уровня заднего края орбит, так и доходить до него.

У соразмерных черепов *P. watsoni* длинный отросток парасфеноида может быть разной формы поперечного сечения в наиболее узкой центральной части.

У соразмерных нижних челюстей *P. stuckenbergi* из одного местонахождения в рамках индивидуальной изменчивости гребень *crista arcuata* может иметь различную форму верхнего края и форму сечения по его длине. Для разноразмерных *P. watsoni* наблюдается не связанная, вероятнее всего, с размером вариабельность положения переднего конца аддукторной ямы относительно переднего конца заднего меккелева отверстия. У *P. stuckenbergi* задний клиновидный конец зубной кости может приближаться к середине *crista arcuata*, а может не доходить до нее.

Положение передней и задней ямок, а также площадки *tuberculum suborbitale medium* на предчелюстной кости *P. watsoni* заметно варьирует. Наибольшая вариабельность проявляется на костях небного комплекса: у *P. watsoni* разница в размерах клыков на сошнике, вариация в числе и размере постхоанальных клыков на небной кости, и особенно заметная вариабельность эктоптеригоида, выраженная в числе зубов, размерах, линейности зубного ряда. Для шагреневых полей черепа *P. watsoni* отмечается

вариабельность в характере их плотности, не зависящей от размера, особенно на эктоптеригоиде, крыловидной костях и парасфеноиде, в меньшей степени на сошнике, без признаков индивидуальной изменчивости на небной кости.

Индивидуальная изменчивость посткраниального скелета *Platyrosaurus* менее выражена, что может быть связано с малочисленными выборками соразмерных костей. Индивидуальные различия ключицы *P. watsoni* проявляются, в основном, в строении дорсального отростка: выпрямленная или дугообразная пластина *lamina posterior*, пластина *lamina anterior* прямая или дугообразно изгибающаяся. Клейтрумы *P. watsoni* могут иметь заостренные боковые края при общей грацильности длинного отростка, либо скругленные при большей массивности. Несмотря на то, что индивидуальная изменчивость по элементам позвонков для *Platyrosaurus* трудноустановима, тем не менее, редкие проявления аномалий развития позволяют выявить определенную вариабельность. У скелета *P. stuckenbergi* из местонахождения Белебей была описана врожденная патология позвоночного столба при неестественном характере срастания позвонковых элементов, что отмечается и у ископаемых и у современных амфибий, как результат нарушений сегментации на начальных стадиях индивидуального развития. Установить индивидуальную изменчивость по плечевым и бедренным костям, ребрам, костям таза, элементам мезо- и автоподия, дермальным окостенениям не представляется возможным из-за отсутствия какой-либо выборки.

Отдельно стоит коснуться индивидуальной изменчивости для соразмерных *P. stuckenbergi* из разных местонахождений. Отмечающиеся для *P. stuckenbergi* вздутия на чешуйчатой и заглазничной костях различаются числом, в том числе относительно правых и левых элементов. Для *P. stuckenbergi* отмечается вариабельность в топографии шва между предчелюстной и челюстной костями.

Наибольшая вариабельность парасфеноида *P. stuckenbergi* проявляется в морфологии прохождения сосудов, в особенности для небной вены *svr*. Желобок под нее может быть как открытым, так и полуоткрытым и закрытым в разной степени относительно правой и левой сторон.

Для нижней челюсти индивидуальная изменчивость довольно разнообразна в вариантах своих проявлений для тех или иных отделов и элементов, а также отверстий. Характерная вариабельность в степени дохождения покровной скульптуры до верхнего края гребня *s. arcuata* и формирования карнизоподобного уступа в основании угловой кости. Для артикулярной области отмечается разница в морфологии суставных впадин, различная степень выраженности желобка *s. marginalis*, степень удлинения и утолщения

конца ретроартикулярного отростка. Наиболее заметная вариабельность связана со степенью выраженности, численностью и топографией взаимного расположения отверстий на лингвальной стороне артикулярной области. В строении *s. arguata* индивидуальная изменчивость не обнаружена. Для аддукторной впадины при вариациях степени ее удлинения относительно длины постдентальной области и степени прогибания лингвальной стенки отмечается различное положение ее переднего конца относительно переднего конца заднего меккелева отверстия. Степень удлинения большого меккелева отверстия у одноразмерных особей может различаться, при этом никаких заметных различий для пары малых меккелевых отверстий не выявлено. На предсочленовой кости отверстия *f. praearticulare inferius* численно могут различаться, задний восходящий до суставной площадки край может быть разной формы. Шовная граница между предсочленовой и угловой костями имеет различное положение относительно заднего края заднего меккелева отверстия. Ангулярный угол может несильно различаться. На угловой кости парное округлое отверстие, лежащее позади заднего меккелева отверстия, может иметь различное положение и расстояние друг относительно друга. Шовная граница между угловой и заднепластинчатой костями может проходить значительно позади небольшого овального отверстия, лежащего между большим и вторым малым меккелевыми отверстиями, либо непосредственно позади указанного отверстия, как у *P. watsoni*.

По характеру озубления сошника *P. stuckenbergi* размеры право- и левосторонних прецоанальных клыков могут различаться, а также заметная разница в числе зубов и линейности зубного ряда на эктоптеригоиде.

Для плечевых костей из двух местонахождений (Белебей и Большой Китяк-2) ямка для *m. coracobrachialis brevis* она может быть практически полой у наиболее крупного экземпляра (экз. ПИН №164/1-3). Для бедренных, как и для плечевых костей *P. stuckenbergi* из разных местонахождений отмечается довольно существенная разница угла скрученности для соразмерных экземпляров от 38° до 80°, а также отмечается вариабельность в глубине ямки *ffo*. Соразмерные подвздошные кости из местонахождений Белебей и Большой Китяк-2 демонстрируют индивидуальную изменчивость, которая проявляется в строении переднего края верхнего отростка. У белебеевского образца он выпрямленный, переходящий плавно в месте перегиба в длинное основание, у китяковского – вогнутый с более резким и заостренным перегибом. По характеру групповой изменчивости в морфологии бедренных костей ставится под сомнение принадлежность экз. № ПИН 272/57 к отдельному виду *P. vjuschkovi*.



Как возможное следствие индивидуальной изменчивости, половой диморфизм у *Temnospondyli* изучен крайне слабо и до сих пор не имеет четких критериев своего выделения, а те предположения, которые делаются, во многом бездоказательны и спекулятивны (Gruntmejer et al., 2016). К выводам о проявлении в морфологии возможной половой изменчивости исследователи пришли на основании установления большой размерной разницы. Это может быть разница в размере черепа на примере темноспондила *Xenotosuchus* (Damiani, 2008), а может быть и на примере бимодального роста плечевой кости у *Eryops* и *Metoposaurus* (Teschner et al., 2018). У современных саламандр примерно у 61% из 79 видов самки крупнее самцов (Shine, 1979). Более крупные плечевые кости, как возможно принадлежавшие самкам, могли быть связаны с их приспособлением к более активному режиму плавания и, таким образом, это являлось бы очевидным преимуществом для самок, которым приходится откладывать икру в воде (Gruntmejer et al., 2016). Также при изучении скелетного материала по брахиозавридам была отмечена различная степень фоссилзации хорды спинного мозга. Из 110 скелетов *Araucarioxylon* *draculiensis* хорда сохранилась у 68 экземпляров (мужские особи?), что, может быть следствием половых различий (Werneburg 2008). На примере изучения *Onchiodon labyrinthicus*, его размеров и частотного распределения, удалось выяснить, что половозрелые особи в ископаемом состоянии сохранялись только в период размножения (Boy, 1990). Для установленного повышенного уровня изменчивости для ювенильных (неполовозрелых) особей *O. labyrinthicus* гипотеза полового диморфизма наименее вероятна (Schoch, 2021). Более надежным кажется исследование *Zatrachys serratus*, для которого при наблюдающейся с увеличением размера усилении шиповатости, как результат усложнения покровной скульптуры черепа, и имеющейся разнице для соразмерных особей может быть следствием половой изменчивости (Urban, Berman, 2007).

Установление возрастной и индивидуальной (без отклонений от нормы) изменчивости *Platyoposaurus* по таким многочисленным элементам в скелете, как позвонки и дермальные окостенения крайне затруднительно. Это связано с выраженной в той или иной степени морфологической дифференциацией элементов позвонков в осевом скелете у одной особи, которая была установлена на примере скелета *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1). Морфологическая вариабельность дермальных окостенений и их различные морфотипы в зависимости от положения на теле также исключает надежное установление по ним возрастной изменчивости при отсутствии нескольких разноразмерных брюшных панцирей. Также стоит отметить, что изолированный материал по гипо- и плевроцентрам из разных местонахождений исключает определение по ним

изменчивости, поскольку при отсутствии по типу сохранности сочленения с наиболее таксономически информативными невральными дугами, надежное установление их принадлежности даже к роду *Platyosaurus* затруднительно.

**5.3. Степень индивидуальной изменчивости в онтогенезе.** На примере черепа *P. watsoni* с установленной максимальной длиной, находящейся в диапазоне 180-266 мм, была оценена степень вариабельности для пяти онтогенетических стадий на основе возрастной морфологической матрицы признаков (табл. 28). Наибольший диапазон вариабельности (рис. 64) (не менее трех вариаций на выборку) установлена для формы орбит (6 вариаций), орбитальных тетрамоделей (5 вариаций), топографии желобков боковой линии (4 вариации), топографии шва между теменной и лобной костями (4 вариации), характера озубления эктоптеригоида (4 вариации), орбито-пинеального треугольника (3 вариации), характера нависания затылочного края таблитчатой кости (3 вариации), степени бокового раздутия челюстной кости (3 вариации), топографии шва между заглазничной и надвисочной костями (3 вариации), топографии шва между заднетеменной и теменной костями (3 вариации), числа вздутий на чешуйчатой кости (3 вариации), числа вздутий на заглазничной кости (3 вариации), характера озубления предчелюстной кости (3 вариации) и плотности шагреневых полей на крыловидной костях, эктоптеригоиде, парасфеноиде (3 вариации). Наибольшее число вариаций (рис. 65) для соразмерных черепов характерно для таких морфологических признаков, как число вздутий на чешуйчатой кости (до 4 вариаций на размерную стадию), характер озубления эктоптеригоида (до 4 вариаций на размерную стадию), форма орбит (до 3 вариаций на размерную стадию), орбитальных тетрамоделей (до 3 вариаций на размерную стадию), топография шва между теменной и лобной костями (до 3 вариаций на размерную стадию) и число вздутий на заглазничной кости (до 3 вариаций на размерную стадию). В большинстве случаев наибольшая вариабельность характерна для размерных стадий 1, 4 и 5. Исключением являются число вздутий на чешуйчатой кости (максимум для 3 размерной стадии) и характер озубления эктоптеригоида (максимум для 2 размерной стадии). Характер изменения числа вариаций, определяющих диапазон изменчивости, тех или иных признаков в онтогенезе в целом проявляет характер убывания от возрастной стадии 1 к стадиям 2 и 3, и затем новый рост на стадиях 4 и 5 (рис. 66). Вопрос распознавания половой изменчивости у *Temnospondyli* даже у заведомо половозрелых особей и ее отличия от индивидуальной вариабельности, имеющей иную природу, в настоящее время крайне проблематичен. Для этого важно понимать, какие особенности морфологии непосредственно связанные с палеобиологией были характерны только для

самцов и только для самок. В отношении половой изменчивости *Platyoposaurus* варибельность из набора выбранных морфологических признаков выявлена не была. На поздних стадиях онтогенеза у современных амфибий увеличивается выраженность половых различий, связанных преимущественно с размером тела, в частности, с размером передней и задней конечностей, которая может по-разному проявляться в зависимости от вида и в географических популяций одного вида (Песков, Петренко, 2014). Для черепа *P. watsoni* отсутствуют явные варианты парных признаков, степень проявления которых с увеличением размера оказалась бы заметной.

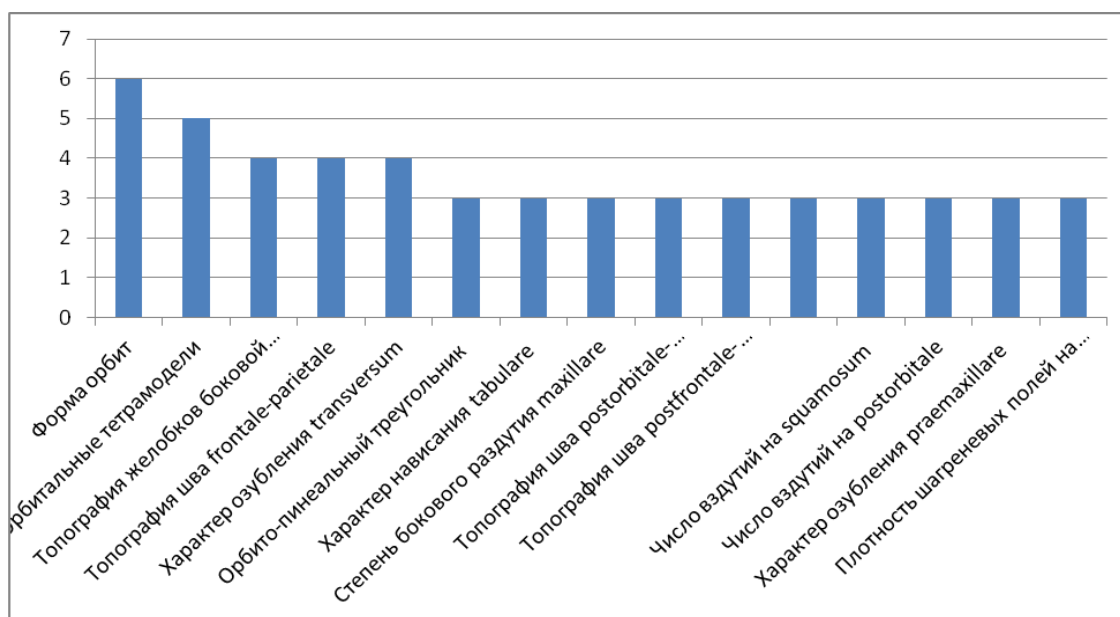


Рис. 64. Наибольший диапазон варибельности (не менее трех вариаций на выборку) для черепов *P. watsoni* размером 180-266 мм.

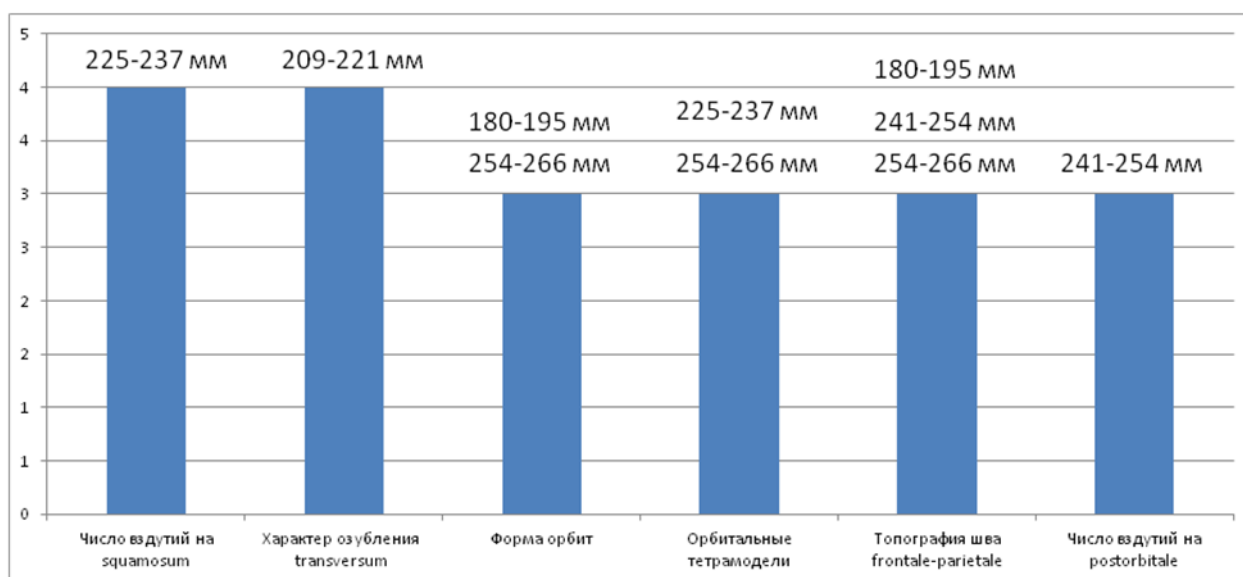


Рис. 65. Наибольшее число вариаций для соразмерных черепов *P. watsoni*.

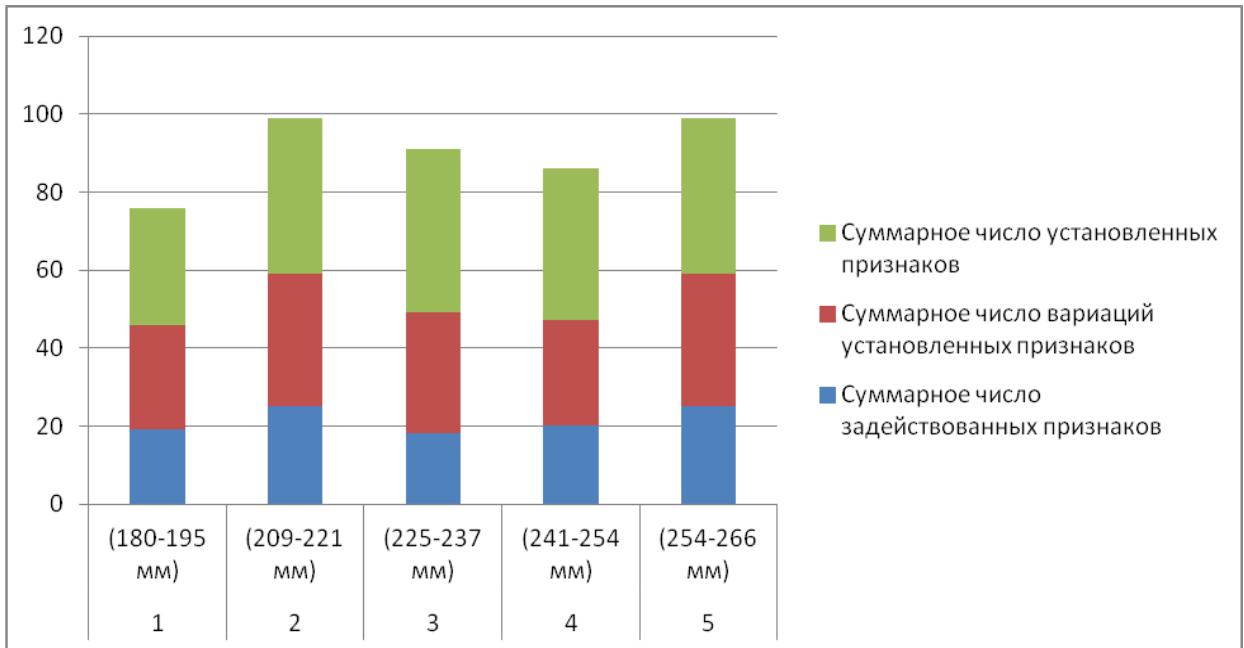


Рис. 66. Графики суммарных чисел установленных признаков, их вариаций, а также задействованных признаков для пяти размерных стадий.

## ГЛАВА 6. ГИСТОЛОГИЯ PLATYOSAURUS

### 6.1. Значение микроанатомического и палеогистологического исследований.

Палеогистологические исследования ископаемых позвоночных, таких как *Temnospondyli*, нацелены на решение целого ряда важных задач, связанных с различными аспектами их палеобиологии. Методика изучения особенностей строения костного матрикса позволяет делать выводы о физиологических особенностях, под которыми понимается выявление стратегий роста, возраста (Erickson, 2005; Vybe et al., 2006; Erickson et al., 2006), реконструкция терморегуляторных процессов (Chinsamy, 1990; Chinsamy, Hillenius, 2004), определение времени достижения половозрелости (Lee, Werning, 2008), возможного полового диморфизма (Schweitzer et al., 2005), среды обитания (например, климатические особенности), а также обстоятельства гибели. В настоящее время установлена прямая связь между микроанатомическим строением костей и образом жизни животных (Ricqlès, Buffrénil, 2001; Laurin et al., 2004), которая не является абсолютной и требует проверки с использованием дополнительных методов исследования. Палеогистологические исследования способны выявить характер возрастной изменчивости, связанной с особенностями индивидуального развития, в частности, темпами роста, что стало важным в рамках изучения гистологии *Platyosaurus*. Возрастная изменчивость, в свою очередь, способна установить влияние тех или иных внешних условий, при которых происходило развитие организма (Ульяхин, 2022б). Сюда входит определение возможных стратегий питания, а также трофических взаимодействий (Sanchez et al., 2010). Известно, что существует прямая связь не только между морфологическими особенностями костей и характером локомоции (Wall, 1983; Botha, Chinsamy, 2004; Ray, Chinsamy, 2004; Ray et al., 2005; Kriloff et al., 2008). Помимо прочего информативными для понимания биомеханики позвоночных оказываются также микроанатомические и гистологические показатели (Sanchez et al., 2010). Остановка и замедление роста костей часто проявляются присутствием в костном матриксе ростовых меток: линий остановки (LAGs) и линий задержки роста (*annuli*). Ростовые метки не только отражают характер индивидуального развития, но и способны охарактеризовать довольно общие особенности среды обитания (Steyer et al., 2004). Также LAG's применимы для скелетохронологии и определения индивидуального возраста. Однако здесь необходимо учитывать, что количество LAG's чаще всего позволяет судить лишь о приблизительном возрасте на момент смерти. Неточность связана с тем, что первые LAG's по мере взросления животного часто пропадали вместе с внутренними частями кортекса в процессе резорбции и увеличении костномозговой полости на примере

длинных костей. При этом здесь необходимо учитывать, что количество ростовых меток на разных элементах скелета может быть различным, что связано с особенностями оссификации каждого из них. У *Temnospondyli* наибольшее количество ростовых меток отмечается на поперечном срезе дорсального отростка подвздошной кости на примере триасового *Rhinesuchus*, который был исследован гистологически наиболее полно (Mchugh, 2014). Также число ростовых меток меняется в зависимости от прохождения среза для длинных костей – максимальное их количество будет в пределах диафиза, наиболее рано подвергающегося оссификации, в отличие от эпифизов, которые часто оставались хрящевыми у *Temnospondyli*. Ростовые метки последних лет жизни могли разрушаться вместе с внешними частями кортекса, что связано с тафономическими особенностями захоронения. Для современных и ископаемых амфибий не редкими являются, так называемые двойные LAG's, формирующиеся за один год. Двойные LAG's часто на поперечных гистологических срезах сливаются в одну толстую линию, местами разделяющуюся, что установимо в наиболее целостных срезах. Учитывая все эти факторы, материал по заведомо взрослым особям дает возможность судить только о том, что животному было не меньше столько-то лет. Определенный индивидуальный возраст, в свою очередь, позволяет находить связи с размерами тела животных (Steyer et al., 2004; Gee et al., 2020). Однако для амфибий, в частности *Temnospondyli*, корреляция между количеством прожитых лет и размером далеко не всегда точна (Gee et al., 2020), притом, что палеогистологическое исследование проводилось на сегодняшний день всего для двух десятков родов, из более чем 300 известных.

Микроанатомические и гистологические особенности элементов скелета *Platyoposaurus* в настоящее время практически не охарактеризованы, в отличие от давно описанной морфологии на макроуровне (Конжукова, 1955б; Губин, 1991). Вопросы, связанные с особенностями онтогенеза, предполагаемого индивидуального возраста (Конжукова, 1964а), палеоэкологии и типов адаптации (Конжукова, 1955б; Губин, 1991; Witzmann, Brainerd, 2017) представителей *Archegosauridae* и *Platyoposaurus*, в частности, по-прежнему спорны вследствие недостаточной изученности и неоднозначности выводов, которые делаются на основании только морфологического анализа. Поэтому для *Platyoposaurus* стало необходимым с учетом дополнительных гистологических данных уточнить характер индивидуального развития и происходящих при этом изменений в онтогенезе в рамках вопроса о возрастной изменчивости. На основании сравнения *Platyoposaurus* по гистологическим данным с другими *Temnospondyli*, в том числе

постоянноводного и неотенического *Dvinosaurus campbelli* (Ульяхин и др., 2020), дается определение не только особенностей экологии, но и ее смена в онтогенезе.

В настоящее время палеогистология Archegosauridae изучена крайне слабо. Первые результаты о микроанатомическом строении костей представителей рассматриваемого семейства были получены Г.А. Траутшольдом – описание микроанатомического строения по специально изготовленным для этого шлифовкам покровных костей черепа, нижней челюсти и зубам *P. stuckenbergi* (Trautschold, 1884). Впоследствии А.П. Быстровым была дана характеристика микроанатомического строения покровных костей черепа для *P. watsoni*, сравненного с *Benthosuchus sushkini* и *Dvinosaurus* (Bystrow, 1938; Быстров, 1957). По результатам исследования Быстров отметил схожесть в строении больших каналов, расположенных в базальной части костей, и сети анастомозирующих канальцев у *P. watsoni* и *B. sushkini*. Палеогистологические исследования Archegosauridae, которые начал Траутшольд и продолжил Быстров, до настоящего времени не были поддержаны. В рамках данной работы представляются результаты микроанатомического и гистологического анализа наиболее информативных посткраниальных элементов скелета *P. stuckenbergi*, таких как разноразмерные бедренные кости и гипоцентры. Не часто используемые при палеогистологических исследованиях позвонки (Mukherjee et al., 2010) были выбраны в силу частой встречаемости в захоронениях с фауной *Temnospondyli*.

**6.2. Возрастная изменчивость по микроанатомическим и гистологическим данным<sup>4</sup>.** На основании полученных данных по микроанатомии и палеогистологии костного матрикса разноразмерных бедренных костей и гипоцентров *P. stuckenbergi* (см. приложение) представляется возможным установление возрастных различий на

---

<sup>4</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **Ульяхин А.В., Скучас П.П., Сабуров П.Г.** Возрастная изменчивость в гистологическом строении посткраниальных элементов *Platyosaurus stuckenbergi* (*Temnospondyli*, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 2021. № 3. С. 70-82. RSCI (1,5 п.л., личный вклад – 33,3%, импакт-фактор РИНЦ – 0,807).
2. **Ульяхин А.В., Скучас П.П., Сабуров П.Г.** Гистология *Dvinosaurus campbelli* (*Temnospondyli*, *Dvinosauria*) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область // Палеонтологический журнал. 2020. № 6. С. 74-82. RSCI (1 п.л., личный вклад – 33,3%, импакт-фактор РИНЦ – 0,807).

микроуровне. Важно указать, что между мелко- и крупноразмерными особями *Temnospondyli* заметная разница в гистологической организации может быть не всегда обнаруживаема, поскольку отсутствует онтогенетическая смена биомеханических и экологических особенностей, так или иначе находящие отражение в строении костного матрикса (Sanchez et al., 2010).

Проведенные микроанатомический и гистологический анализы поперечных срезов посткраниальных элементов *P. stuckenbergi* позволили установить общие для разноразмерных костных элементов особенности:

1) Как в мелко- (32.3 % от максимального размера), так и крупноразмерной (58.8 % от максимального размера) бедренных костях отмечается высокая степень вторичных преобразований в примедуллярной области кортекса.

2) Мелко- и крупноразмерный гипоцентры (48.5% и 67.6% от максимального размера соответственно) характеризуются остеопорозным (облегченным) строением костного матрикса, при этом существенных онтогенетических различий. Несмотря на отсутствие сильно выраженной дифференциации по размеру и морфологии у элементов осевого скелета в предкрестцовом отделе, особенно, гипо- и плевроцентров, как *P. stuckenbergi*, так и у прочих *Temnospondyli*, нельзя исключать, что размерность с учетом морфологических особенностей может быть результатом и возрастной и индивидуальной изменчивости (Konietzko-Meier et al., 2013).

3) Важной особенностью, характерной для всех исследуемых элементов скелета *P. stuckenbergi* с описанными микроанатомическим и гистологическим строением, является полное отсутствие кальцинированного хряща в разноразмерных костях. Рассматриваемая особенность может объясняется резорбированием хрящевой ткани на довольно ранних стадиях онтогенеза. Это в свою очередь указывает на отсутствие в гистологическом строении костного матрикса *P. stuckenbergi* явных педоморфных черт.

Также по результатам микроанатомического и гистологического анализов были установлены следующая возрастная изменчивость для *P. stuckenbergi*:

1) В периостелиальном кортексе мелко-размерной бедренной кости (32.3 % от максимального размера) присутствует первичная рыхло-волокнистая костная ткань, как результат быстрого роста на ранних онтогенетических стадиях. Преобладание в кортексе крупноразмерной бедренной кости (58.8 % от максимального размера) более уплотненной и упорядоченной параллельно-волокнистой костной ткани указывает на замедление темпов роста, как вероятное следствие достижения половозрелости (Steyer et al., 2004).



2) В периостелиальном кортексе мелкоразмерной бедренной костисодержатся продольно-ориентированные васкулярные каналы, при этом в крупноразмерной бедренной кости присутствуют как продольные каналы, так и поперечные радиальные сосуды в пределах аддукторного гребня (*crista aspera femoris*), а также в кортексе формируется васкулярная сеть ретикулярного типа, как результат усложнения ориентации сосудов в костном матриксе.

3) Линии остановки роста (LAG's) присутствуют как мелко- так и в крупноразмерной бедренной кости. Это указывает на циклический рост *P. stuckenbergi* и испытываемый вследствие различных факторов экологический стресс на протяжении жизни животного, уже достигшего 1/3 от максимально известного размера. При этом для мелкоразмерной бедренной кости характерно наличие меньшего количества ростовых меток и, соответственно, меньшей толщины кортекса. Заметное во внешней части периостелиального кортекса сближение ростовых меток, как следствие замедления темпов роста, фиксируется только в крупноразмерной бедренной кости.

4) Для мелкоразмерного гипоцентра, в отличие от крупноразмерного, характерно присутствие развитых волокон Шарпея и меньшая площадь эрозионных пустот.

Для личиночных и ювенильных особей *Temnospondyli* совершенно обычным является присутствие в костях большого количества кальцинированного хряща. С ростом количество хряща существенно уменьшалось за счет одновременно происходящим с этим процессом формирования эндохондральной кости (Konietzko-Meier et al., 2013). Для неотенического *Dvinosaurus* с большим количеством хряща в костях и не неотенического *Metoposauridae* с меньшей степенью охрящевания костной ткани характерно в целом присутствие хряща как у мелко- так и у крупноразмерных особей. Однако у *Platyoposaurus* кальцинированный хрящ в исследованных разноразмерных образцах полностью отсутствует. Морфологический анализ *Temnospondyli* так или иначе предполагает неотению для облигатноводных таксонов, таких как *Dvinosaurus* и *Stereospondyli* (Pawley, Warren, 2004), но не для *P. stuckenbergi*, что вполне согласуется с полученными результатами исследования его палеогистологии. Отсутствующий кальцинированный хрящ в диафизарной части мелко- и крупноразмерной бедренных костей *P. stuckenbergi* косвенно является указанием на отсутствие выраженной педоморфности в гистологическом строении. Микроанатомические и палеогистологические выводы об отсутствии большого числа педоморфных особенностей помимо прочего подкрепляются данными по морфологии скелета и его отдельных элементов, сопоставляемых по микро- и макроанатомическим данным строения костей с *Dvinosaurus*, чья неотеничность

не оспаривается (Шишкин, 1973). Окостеневание скелета *Platyoroposaurus* было практически полным, за исключением таких элементов, как плечевые и бедренные кости со слабо окостеневающими эпифизными частями, коракоидным участком скапулокоракоида, промежуточной кости запястья и неокостеневающие лобковая и седалишная костей (Губин, 1991). Для сравнения у *Dvinosaurus* число частично окостеневающих и неокостеневающих элементов скелета больше, чем у *P. stuckenbergi*.

Сравнение микроанатомического и гистологического строения бедренных костей *P. stuckenbergi* с другими *Temnospondyli* с известными для них особенностями строения костного матрикса находит ряд схожих черт. Сопоставление с метопозавридами *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Konietzko-Meier, Klein, 2013) и *Dutuitosaurus ouazzouii* (Steyer et al., 2004) обнаруживает наличие рыхло-волокнистой ткани у мелкоразмерных особей, линий остановки роста, а также формирование трабекул в медуллярной области. При этом в отличие от *Metoposaurus* и *Dutuitosaurus*, для бедренных костей *P. stuckenbergi* характерно более губчатое строение костного матрикса и меньшая его компактность, что может быть обусловлено другим типом экологической адаптации по сравнению с *Metoposauridae*.

Скелетохронологические данные, полученные в ходе изучения поперечных гистологических срезов бедренных костей *P. stuckenbergi* ставят под сомнение утверждение Е.Д. Конжуковой, касающегося того, что *Archegosauroida* достигали 300-летнего возраста (Конжукова, 1964а). Данное заключение основывалось во многом на данных макроанатомического строения крупноразмерного черепа мелозавриды *Melosaurus uralensis* из местонахождения Мамадыш Кировской обл. (экз. ПИН № 683/1). Конжукова отмечает для «старческой» особи грубые и резкие гребни и желобки покровной скульптуры покровных элементов, практически не различимые швы, наличие большой впадины в предлобной части неба, немногочисленность зубов костей небного комплекса вследствие не появления зубов новой генерации на месте выпавших, сильно выраженную размерную дифференциацию зубов. Все перечисленные особенности никак не позволяют установить индивидуальный возраст; по ним лишь условно можно судить о стадии индивидуального развития. Череп *M. uralensis* с максимальной длиной 390 мм по сравнению с прочим черепным материалом представителей рода *Melosaurus*, был, вероятно, близок по размеру к максимально возможному и сопоставим со среднеразмерным черепом *P. stuckenbergi*. Рассматриваемая группа среднепермских *Temnospondyli* скорее достигала максимального индивидуального возраста в первые десятки лет, но никак не сотни. Этому утверждению не противоречат данные по

скелетохронологии *P. stuckenbergi* с числом подсчитанных по бедренной кости одинарных LAG's – не менее 15 годичных ростовых меток для особей с длиной черепа 58.8 % от максимального. Для тех *Temnospondyli*, которые в процессе онтогенеза полностью проходили метаморфоз от стадии личинки до стадии взрослой особи, это, вероятно, был нормальный возраст. Двойные LAG's установлены не были. Индивидуальный возраст раннепермского мелкоразмерного *Doleserpeton annectens* не превышал по изученным экземплярам 17 лет (Gee et al., 2020). Скелетохронологические исследования средне- и крупноразмерных поздне триасовых *Metoposauridae*, наиболее хорошо изученных в точки зрения палеогистологии, показывает маловероятность достижения ими индивидуального возраста, не превышающего таковой у *Platyosaurus* – для *Dutuitosaurus ouazzoui* – 12 лет (Steyer et al., 2004), для *Metoposaurus diagnosticus*, известного по остаткам ювенильных особей – только 4 года (Konietzko-Meier, Klein, 2013). В противовес темноспондильным амфибиям с нормальным развитием и полным метаморфозом выступает неотенический *Dvinosaurus campbelli* из поздней перми, чей возраст, вероятно, мог доходить до полусотни лет. Стоит отметить, что в ходе исследования были посчитаны все тесно расположенные друг относительно друга ростовые метки, включая явные LAG's и возможные аннулы числом не менее 57 (Ульяхин и др., 2020). При этом не учитывались возможные двойные LAG's, не фиксируемые на срезах, формирование которых на примере упомянутого *Arateon* происходило за один, а не за два года. Другая неотеническая и постоянноводная форма – раннепермские мелкоразмерные брахиозавриды *Arateon pedestris* и *A. caducus* достигали возраста не менее 9 и 8 лет соответственно (Sanchez et al., 2010). На примере современных хвостатых амфибий неотеническая личинка тигровой амбистомы *Ambystoma tigrinum* живет в среднем 1.5 раза дольше, чем полностью прошедшая метаморфоз особь, при этом, ее максимальный возраст доходит до 25 лет (Severand Dineen, 1978). Средняя продолжительность жизни среди представителей облигатных неотеников, не известных по взрослой стадии развития, таких как европейский протей *Proteus anguinus*, может составлять 68 лет (Bulog, Schlegel, 2000). Продолжительность жизни выводимых в неволе исполинских саламандр для *Andrias* достигает 60 лет и порядка 30 лет для *Cryptobranchus* (Browne et al., 2014).

Причинами формирования ростовых меток у *Platyosaurus*, испытывавших экологический стресс, могли быть:

- 1) Особенности палеобиологии этих *Temnospondyli*, как обитателей речных и озерно-лагунных палеобиотопов.

- 2) Климатические сезонные смены и связанные с ними а) температурные колебания; б) как следствие, динамика среды обитания со сменой периодов засух и периодов обводнений с учетом гидрологической специфики речных и озерно-лагунных систем, в) и, как следствие, изменение состояния пищевых ресурсов.
- 3) Трофические взаимодействия тетрапод водного блока: хищничество и конкуренция сопоставимых по размеру особей между собой за пищевые ресурсы.

Исходя из приведенных результатов микроанатомического и гистологического исследований разноразмерных посткраниальных элементов скелета (бедренные кости, гипоцентры) *P. stuckenbergi*, удалось определить на микроуровне его возрастные различия. Возрастная изменчивость позволяет судить о степени онтогенетической зрелости мелко- и крупноразмерных экземпляров рассматриваемого вида и в состоянии ответить на вопросы, касающиеся особенностей индивидуального развития. При этом учитывалась разница в гистологической организации между мелкими и крупными особями, которая не всегда бывает очевидной из-за возможно происходящих в течение жизни биомеханических и экологических изменений. В той или иной степени, проявляющиеся у *Temnospondyli* педоморфные черты, например, наличие кальцинированного хряща, у *P. stuckenbergi* по гистологическим данным установить не удалось, учитывая, что определенные части костей и целые элементы скелета не подвергались оссификации. Подобная особенность может объясняться резорбированием хрящевой ткани хряща на ранней онтогенетической стадии, характеризующейся быстрым ростом. Изучение крупноразмерной бедренной кости *P. stuckenbergi* позволило установить явное замедление остеогенеза при достижении размеров, близких к 60 % от максимально известных значений. Также скелетохронологические данные о количестве подсчитанных LAG's (не менее 15) у *P. stuckenbergi* кардинально меняют устоявшееся представление об индивидуальном возрасте, опровергая точку зрения о сотнях лет жизни *Archegosauroidea*.

## ГЛАВА 7. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ PLATYOSAURUS<sup>5</sup>

Эволюционный путь развития Temnospondyli проходил при непосредственной связи с водной средой обитания, как и у амфибий современного типа. Это неизбежно отражалось на формах приспособления в строении черепа, нижней челюсти и посткраниального скелета. Водная обстановка во многом стимулировала развитие, при котором, с учетом замедленного метаболизма и часто невысокой физиологической активности при больших размерах тела и слабых конечностях, должен был развиваться иной способ охоты без активного преследования добычи (Конжукова, 1955б). Здесь подразумевается пассивное хищничество. Однако для представителей рода *Platyosaurus* можно исключить если не полностью, то точно частично роль придонного хищника, подстерегающего свою жертву и нападающего на нее из засады. Представители группы *Temnospondyli* занимали различные экологические ниши, включая водные, полуводные и наземные (Lindemann, 1991; Schoch, 2014).

Первые палеоэкологические выводы о среде обитания и образе жизни *Platyosaurus* были сделаны И.А. Ефремовым (Ефремов, 1933). Ефремов находил связь длинномордых амфибий вроде *Platyosaurus* с пресноводными бассейнами, где они вели активный хищнический образ жизни, охотясь на основную добычу – рыбу (Ефремов, 1933). Впоследствии вопрос палеоэкологии рассматриваемого рода ставился Е.Д. Конжуковой и Ю.М. Губиным, ответом на который были диаметрально противоположные точки зрения о типах экологической адаптации – преимущественно наземный или же водный. Конжукова в отдельной работе, посвященной *Platyosaurus*, существенно дополняет и пересматривает краткие выводы Ефремова, сделанные ранее. Она полагала, что эти темноспондилы были в большей степени сухопутными, нежели водными, ссылаясь на отсутствие органов боковой линии, строение слуховой косточки, элементов

---

<sup>5</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. **Ульяхин А.В.** Об образе жизни пермского *Platyosaurus* // Природа. 2022. №1. С.39-50. RSCI (1,5 п.л., личный вклад – 100%, импакт-фактор РИНЦ – 0,218).
2. *Naugolnykh S.V., Ivanov A.V., Uliakhin A.V., Novikov I.V.* Paleocological and Depositional Environment of Permian Copper-Bearing Sandstone Fossil Plants and Tetrapod Localities: Records from Bashkortostan and Kargalka River Basin, Orenburg Region, Russia // *Paleontological Journal*, 2022, Vol. 56. No. 11. P. 1538–1555. WoS (1 п.л., личный вклад – 25%, импакт-фактор WoS 0,816).

осевого скелета, бедренной кости и костей стопы, а также на наличие брюшного панциря для защиты при перемещении по суше (Конжукова, 1955б). Губин в своей кандидатской работе, посвященной пермским Archegosauroida, опроверг точку зрения Конжуковой, сделав вывод, схожий с заключением Ефремова о том, что для *Platyosaurus* был характерен водный тип экологической адаптации и активное хищничество (Губин, 1991). Обусловленная узостью подхода в восстановлении экобиоморф возникшая проблема разнящихся точек зрения была решена настоящим исследованием.

На сегодня накопилось достаточно комплексных данных по рассматриваемым Archegosauroida, которые в совокупности определяют наиболее вероятный тип адаптации, характер биотопов и их возможную смену в онтогенезе, способ передвижения, тип и характер питания, биоценотические связи для *Platyosaurus* (Ульяхин, 2022б). Подобные палеоэкологические задачи при изначальном сравнительно-морфологическом подходе, которые применяли Конжукова и Губин, были гораздо более трудно решаемы без привлечения методик, подкрепляющих или опровергающих данные по морфологии *Platyosaurus*. В настоящем исследовании делаются палеоэкологические выводы на основании: 1) данных о пространственной дифференциации и палеогеографии регионов распространения *Platyosaurus*, 2) литолого-фациальных особенностей местонахождений с фауной *Platyosaurus*, 3) тафономии, 4) морфологии, в том числе сравнительной не только по ископаемым, но и современным животным, в том числе находящими конвергентное сходство, 5) микроанатомии и гистологии посткраниальных элементов скелета, 6) копрологических данных.

### **7.1. Пространственная дифференциация и палеогеографические особенности.**

*Platyosaurus* на сегодняшний день достоверно известны из 18 местонахождений, расположенных на территории Восточной Европы. Остатки наиболее северного *Platyosaurus cf. watsoni* происходят из местонахождения Божьюдор республики Коми, наиболее южных, *Platyosaurus rickardi*, из Каргалинских Рудников и *Platyosaurus sp.* из местонахождения Старосейка Оренбургской обл. Последний представитель рода является также наиболее восточным. Наиболее западный *Platyosaurus sp.* известен из местонахождения Сентяк республики Татарстан. С учетом мест находок остатков *Platyosaurus* в отложениях средней перми складывается пространственное распределение, соответствующее довольно узкой полосе, протягивающейся вдоль Уральского хребта. При этом фауна *Platyosaurus* демонстрирует выраженную пространственную неоднородность, связанную как с таксономическими особенностями, так и со временем развития представителей рассматриваемого рода в пределах

выделенных регионов. На фоне наблюдаемой пространственной дифференциации можно выделить три биогеографических региона распространения (рис. 67): 1) северный, включающий местонахождения Божьюдор с *P. cf. watsoni* и Шихово-Чирки с *P. watsoni*, 2), центральный (наиболее крупный) с фауной *P. stuckenbergi* местонахождений Большой Китяк 1 и 2, Камские Поляны, Белебей и *Platyoposaurus* sp. местонахождений Сентяк, Чарли, Голюшерма и Аксаково, 3) южноприуральский, включающий местонахождения Малая Кинель с *P. vjuschkovi*, Каргалинские Рудники с *P. rickardi*, Сурошный Овраг с *P. cf. watsonii* Старосейку с *Platyoposaurus* sp.

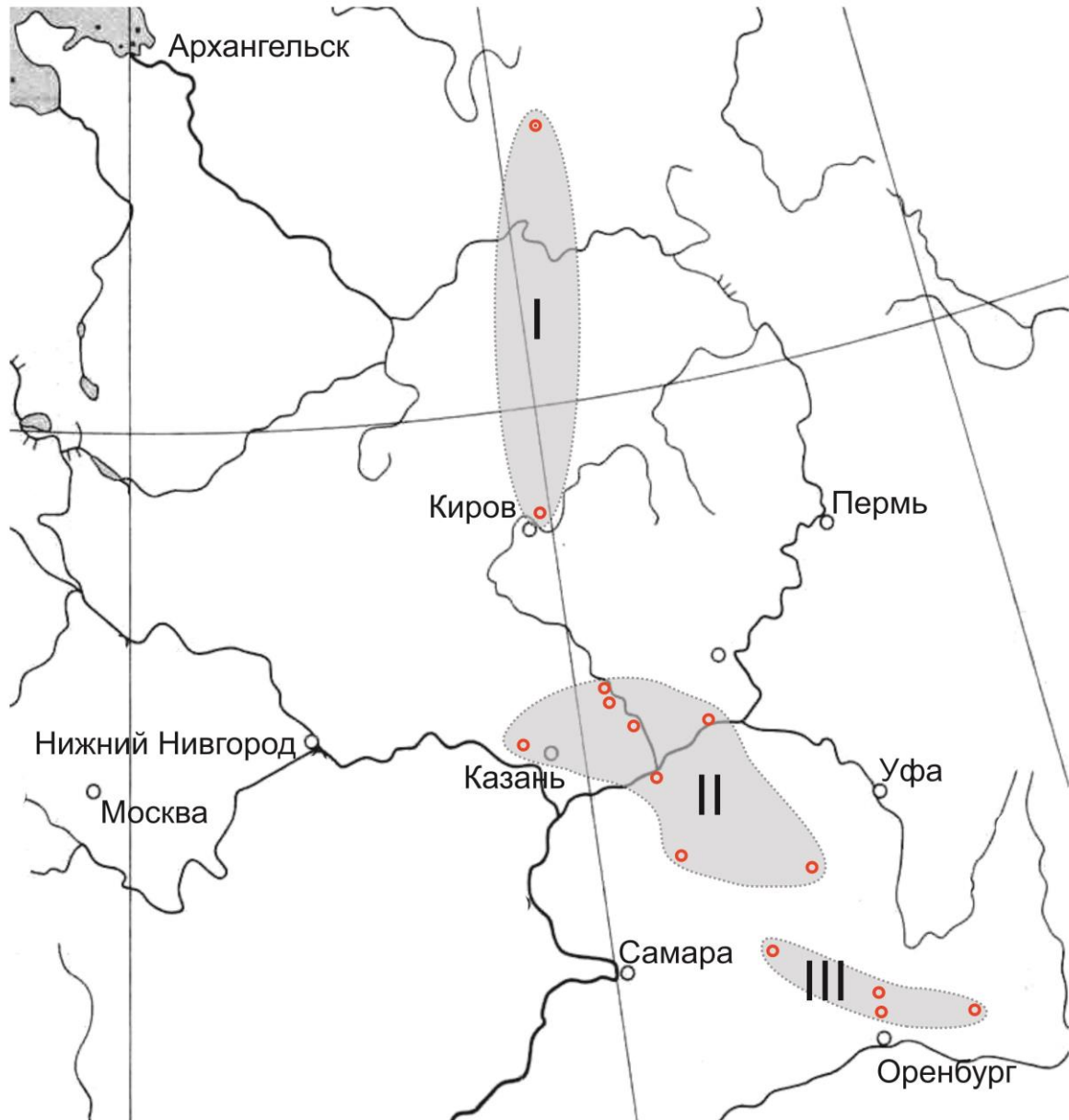


Рис. 67. Зоогеографическое районирование территории Восточной Европы по фауне *Platyoposaurus* в средней перми. Обозначения: I – северный регион, II – центральный регион, III – южноприуральный регион.

*Platyosaurus* характеризуют очерский и ишеевский комплексы тетрапод (Ивахненко и др., 1997). Наиболее ранние свидетельства их обитания на территории Восточно-Европейского плакката относятся к казанскому веку. Исчезновение, вероятнее всего, произошло в конце уржумского или, возможно, в начале северодвинского века. Древнейший *Platyosaurus* sp. известен из нижнеказанских отложений местонахождения Голюшерма республики Удмуртия, которое является реперным для голюшерминского фаунистического субкомплекса (Голубев, 1996; Ивахненко и др., 1997). Наиболее ранний из *P. stuckenbergi* происходит из верхнеказанского местонахождения Белебей республики Башкирия (голюшерминский фаунистический субкомплекс) (Новожилов, 1955; Ивахненко и др., 1997). *Platyosaurus watsoni*, занимающий более высокое стратиграфическое положение, известный из верхнеказанского местонахождения Шихово-Чирки Кировской области (голюшерминский фаунистический субкомплекс) (Ефремов, 1932; Ивахненко и др., 1997). Наиболее поздняя среди всех *Platyosaurus* форма *Platyosaurus vjuschkovi* происходит из отложений верхнеуржумского подъяруса (?) местонахождения Малая Кинель Оренбургской области (ишеевский фаунистический комплекс) (Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997). Стратиграфическое положение *Platyosaurus rickardi* (Twelvetrees, 1880; Ивахненко и др., 1997) из местонахождения Рождественский Рудник (группа Каргалинских рудников) по-прежнему не уточнено из-за недостатка информации по биостратиграфии (Naugolnykh et al., 2022).

В середине перми территория Восточно-Европейского плакката (Ивахненко, 2001), где обитали *Platyosaurus*, представляла собой относительно узкий и протяженный в субмеридианальном направлении участок суши, находящийся между западным склоном Палеоурала и восточным берегом Восточнорусского эпиконтинентального морского палеобассейна. Бассейн представлял собой большой залив Бореального океана, занимающего в казанском и уржумском веках наибольшую часть Восточной Европы (Сенников, Голубев, 2017). Это была прибрежная равнина, занятая речными и озерно-лагунами системами (рис. 68).



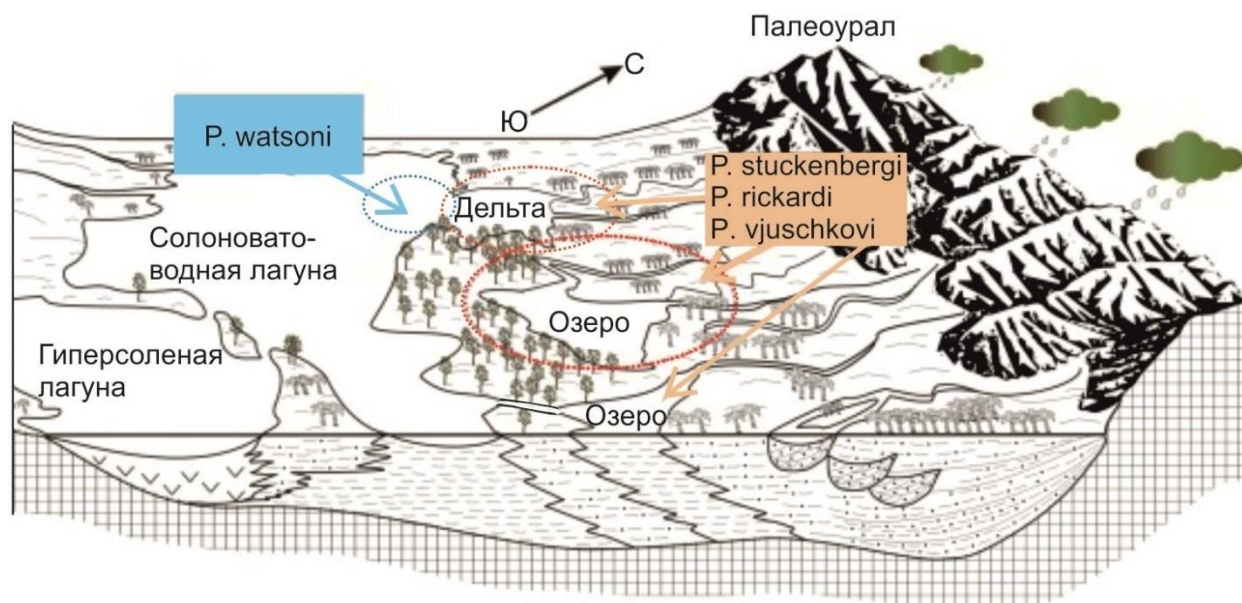


Рис. 68. Палеогеографическая реконструкция Восточно-Европейского плакката и основных биотопов *Platyosaurus* в средней перми.

Древнейшие представители *Platyosaurus* приурочены к центральному региону, более молодые – к северному и южноприуральскому регионам. Было ли продвижение *Platyosaurus* из Центральной Европы в двух направлениях в сторону Южного Урала (Конжукова, 1955б) и северной Печоры, или же инвазия происходила последовательно с юга на север через сухопутный мост между Западной и Восточной Европой – сказать сложно из-за отсутствия точных стратиграфических привязок для местонахождений Бюжьюдор северного региона, Сурошный Овраг, Каргалинские Рудники, Старосейка южноприуральского региона.

**7.2. Палеоэкологические особенности *Platyosaurus* по данным костной морфологии.** Одной из главных особенностей строения черепа *Platyosaurus* является длинная и узкая предорбитальная часть с ложкоподобным расширением на конце. Здесь уместен метод гомологии при реконструкции образа жизни. И в пермском, и в триасовом периодах, а также в настоящее время, выделяются морфологически схожие длиннорылые формы, которые при этом являются представителями не только амфибий, но и рептилии. Явное конвергентное сходство обнаруживается при сравнении черепов *Platyosaurus* с современными представителями гавиалов (рис. 69), таких как гангский гавиал (*Gavialis gangeticus*) и гавиаловый крокодил (*Tomistoma schlegelii*). Средой обитания наиболее водного среди крокодилов гангского гавиала являются спокойные и мутные участки рек с быстрым течением. Сходный речной биотоп, вероятно, могли занимать и *Platyosaurus*. Из вымерших амфибий морфологически схожие с *Platyosaurus* темноспондилы известны из ранней и средней перми, а также начала триаса. Древнейший длиннорылый

архегозаврид происходит из отложений ранней перми Германии и Чехии – *Archegosaurus*, известный по наиболее представительным скелетным находкам среди прочих. Моложе бразильский *Prionosuchus* (средняя пермь). Помимо прочего из ранней перми известен индийский *Kashmirosaurus*. *Bashkirosaurus* происходит из средней перми России. В начале триаса существовали потомки длиннорылых пермских форм, однако, между последними пермскими и первыми триасовыми длиннорылыми темноспондилами из палеонтологической летописи выпадает вся поздняя пермь для более детальных и надежных филогенетических реконструкций. Потомками же *Platyoposaurus* считаются раннетриасовые *Lonchorhynchinae* (Новиков, 2018).

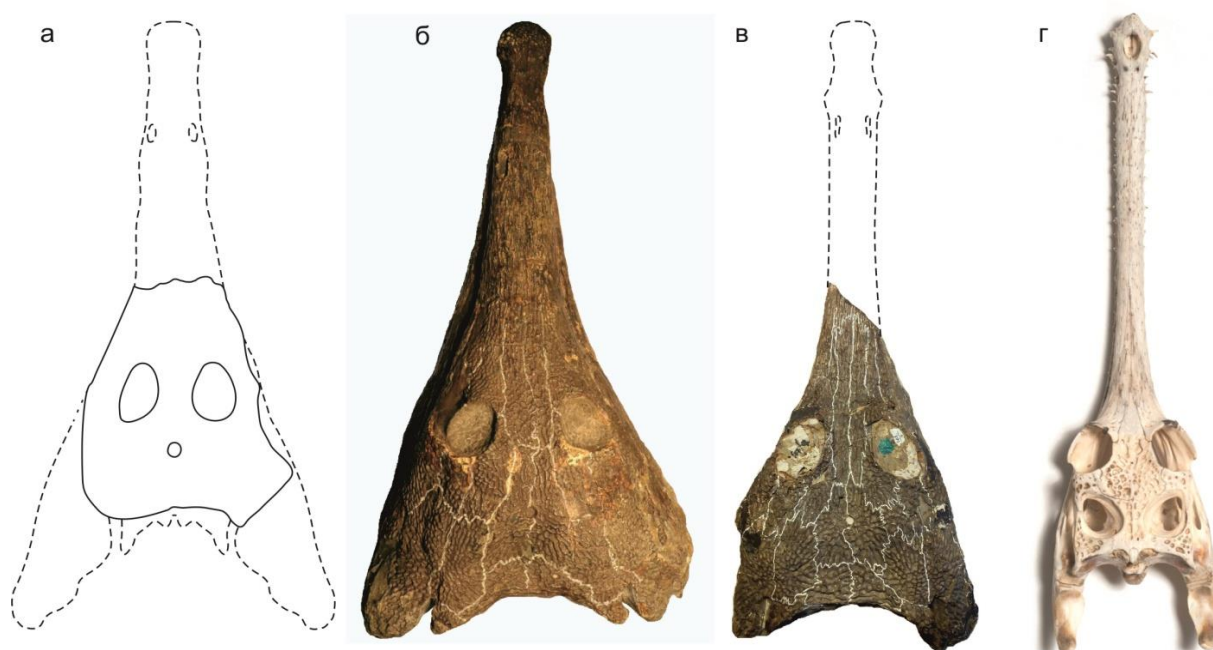


Рис. 69. Общая морфология черепов *Platyoposaurus* и схожего с ними современного крокодила: *а* – *Platyoposaurus rickardi*, *б* – *P. stuckenbergi*, *в* – *P. watsoni*, *г* – *Gavialis gangeticus* (Зоологическая коллекция Филдовского музея естественной истории в Чикаго, экспонат №82681; фото М.Шлоссмана). Череп приведены к одному масштабу (Ульяхин, 2022б).

Узкая и сильно вытянутая предорбитальная часть черепа *Platyoposaurus* обеспечивало меньшее сопротивление в воде, что важно при нахождении животного в состоянии активного плавания (Witzmann, Scholz, 2007). Так для сходного морфологического плана строения черепа *A. decheni* предполагается рассматривать сужение и вытягивание рыла в онтогенезе, как возрастную адаптацию к рыбадности (Witzmann, 2006).

При аллометрическом росте черепа *Platyoposaurus* по мере увеличения его размера, вероятно, повышалась способность к боковому удару, применяемая при отлове рыбы, как это установлено для длиннорылого *Archegosaurus decheni* (Witzmann, Scholz, 2007). Быстрый боковой удар характерен для хищников, питающихся преимущественно рыбой, таких как гавиал и речной дельфин (Taylor, 1987; Cleuren, De Vree, 2000). На примере *P. watsoni* можно говорить об усилении роstralной части черепа, особенно в области хоан, по мере ее удлинения в процессе онтогенеза. Это в свою очередь определяет увеличение нагрузки на рассматриваемую часть черепа при заметном утонении относительно ширины затылка, по сравнению с более мелкоразмерными особями. Исходя из этого можно предполагать, что взрослые *Platyoposaurus* активно использовали переднюю часть морды для захвата и удержания добычи. Черепа стереоспондилов подвергались большому напряжению в задней части, в особенности в окологлазничной и мозговой областях. Напряжения в отмеченных областях были сопряжены мощным прямым укусом, как у крокодилов, поэтому стереоспондилы не использовали систему всасывания для ловли добычи наподобие современных исполинских саламандр (Fortuny et al., 2016). В отличие от короткомордых форм, которые при высоком уровне стресса на череп не могли ловить добычу быстрыми боковыми взмахами головы во время активного плавания, морфология черепа *Platyoposaurus* приспособлена для уменьшения торможения головы при ее боковом движении. Это в свою очередь увеличивает эффективность поимки мелкой и быстрой добычи, как это наблюдается у современных водных хищников с длинной и узкой мордой (Taylor, 1987), в противоположность, например, *Wetlugasaurus angustifrons*. У последнего величина напряжения в орбитальной области указывает на довольно слабый череп при боковой нагрузке (Fortuny et al., 2012). На примере длинномордого *Archegosaurus* можно говорить о значительных напряжениях и степени деформации в околоорбитальной области во время двустороннего и одностороннего укуса, тогда как в случае бокового напряжения и деформации речь идет о роstralной части, что справедливо и для *Platyoposaurus* (Fortuny et al., 2011). Усиление за счет толщины покровных элементов орбитальной части черепа, которое повышалось по мере увеличения размера за счет утолщения костей в межорбитальной области, свидетельствует о самой высокой нагрузке, приходящейся на эту рассматриваемую область.

Геометрический морфометрический анализ, проведенный с использованием относительных деформаций и примененный к крыше черепа 62 видов стереоспондилов и их ближайших внешних групп (т.е. базальных архегозавровых форм) среди

темноспондильных амфибий, показал следующее. Среди Archegosauridae такие виды, как *Platyosaurus stickenbergi*, *Australerpeton cosgriffian* и *Archegosaurus decheni* весьма схожи по черепной функциональности по строению узкой роstralной части черепа, плавно сужающейся в переднем направлении. Рассматриваемые формы занимают промежуточное положение между гавиалоподобными трематозавроидами (*Aphaneramma rostratum*, *Wantzosaurus elongatus*) и ширококрылыми капитозавроидами (*Cherninia denwai*, *Eocyclotosaurus woschmidti*, *Stanocephalosaurus pronus*).

Среди базальных стереоспондиломорф у *Platyosaurus*, в отличие о более поздних форм, наиболее узкие межптеригоидные окна, в которых размещались челюстные аддукторы (передняя часть *m. adductor mandibulae internus*) для увеличения силы укуса (Witzmann, Werneburg, 2017). На примере других темноспондильных доказано, что размер межптеригоидных окон имеет положительную корреляцию с силой укуса, поскольку большие крупные окна биомеханически являются наиболее выгодными для передачи мышечных усилий (Lautenschlager et al., 2016).

У наиболее мелкой особи *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55) межптеригоидные окна относительно размера черепа сопоставимы с наиболее крупными *P. stuckenbergi* (0.31, экз. ПИН № 164/1), *Archegosaurus decheni* (0.33; экз. МВ.Ам.116) и *Melosaurus kamaensis* (0.32, экз. ПИН № 683/1), у которых также наблюдается обратная аллометричность роста. Исходя из полученных данных, можно говорить о том, что у *P. watsoni* челюсти были с более сильным укусом, чем у *P. stuckenbergi*. Примечательно, что у длиннорылой триасовой *Aphaneramma* (длина черепа 270 мм) это соотношение равно 0.51. Признанная отрицательная аллометрия челюсти в области прикрепления мышц щеки, дала повод считать силу укуса *Archegosaurus* меньше, чем у других таксонов, в особенности, ширококрылых форм (Schoch, 2002; Witzmann, Шольц, 2007).

Судя по строению орбитальной области черепа, глаза *P. stuckenbergi* смотрели в передне-боковом направлении, что не типично для засадных охотников, тогда как у *P. watsoni* они смотрели больше вверх и для данного вида придонный образ жизни более вероятен (рис. 70).

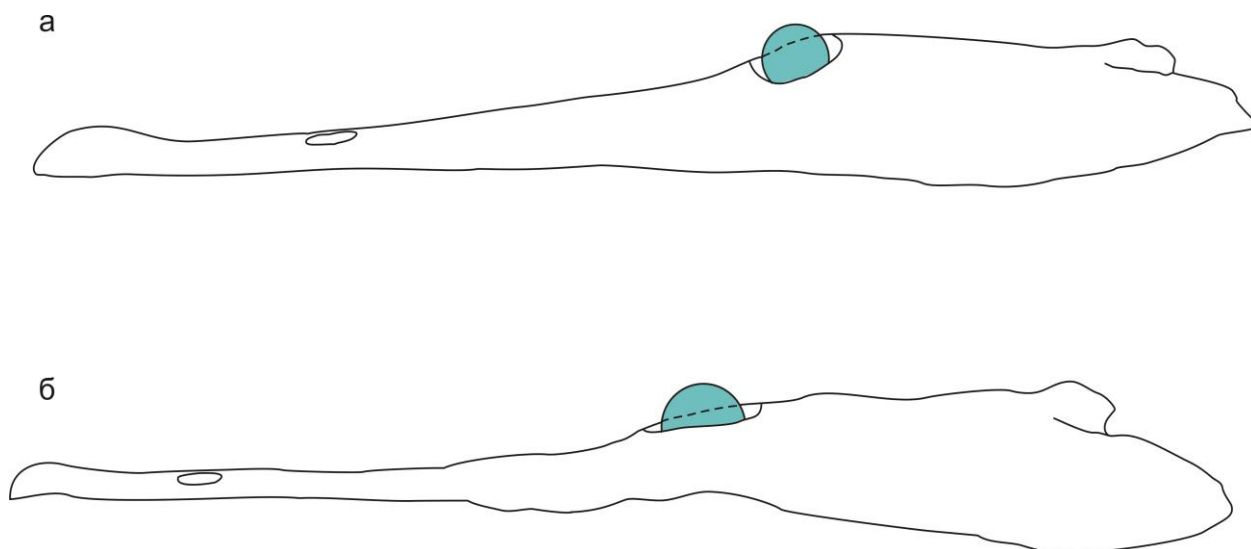


Рис. 70. Положение глазниц и глаз у *P. stuckenbergi*(а) и *P. watsoni* (б) (Ульяхин, 2022б).

Для *Temnospondyli* не исключается такое явление, как глазная ретракция (Witzmann, Werneburg, 2017), сопоставимая с современными амфибиями. Глазная мышца (*m. retractor bulbi*), которая могла участвовать в ретракции глазных яблок в качестве вспомогательного механизма для проталкивания пищи к пищеводу с их втягиванием в ротоглотку (Levine et al., 2004), вероятнее всего, у *Platyoposaurus* отсутствовала. Череп *Platyoposaurus* довольно низкий, особенно у *P. watsoni*. Уплощенность черепа в свою очередь предполагает почти горизонтальный угол прикрепления потенциальной мышцы-ретрактора, пусть и не такой длинной, как, например, у *Metoposaurus* с его передним положением орбит, но, тем не менее, это исключает ее эффективность (Witzmann, Ruta, 2019).

Для *P. watsoni* по мере увеличения размера, в отличие от *A. decheni*, характерно выпрямление округлости затылочного края за счет более сильного разрастания черепа в ширину относительно удлинения таблитчатых костей. Данная особенность морфогенеза при наличии коротких таблитчатых костей может быть связана с ослаблением с возрастом функции подъема черепа и усилением быстрых боковых движений головы при активном плавании, как это предполагается для *Trematosaurus* (Fortuny et al., 2016). Степень удлинение таблитчатых костей, как и морфология ушной вырезки, является важным фактором, влияющим на функциональную морфологию черепа (Sulej, Majer, 2005). То есть личинки и ювенильные особи *P. watsoni*, вероятнее всего, вели менее подвижный образ жизни, используя в основном засадную стратегию охоты, во время которой резкий подъем головы был чаще используемым. Отличалась ли в онтогенезе рассматриваемая биомеханическая особенность *P. stuckenbergi* от *P. watsoni*, из-за малой выборки сказать

затруднительно. Однако для соразмерных особей в целом строение затылочной области было одинаковым.

Поверхность черепа и нижней челюсти имела типичный для всех темноспондилов орнамент. У *Platyrosaurus* это различные по форме ячеи, каждая из которых сообщалась с сетью питающих кожный покров сосудов. Орнаментация покровных элементов *Temnospondyli*, покрывающая 20-25% от общей площади тела животных могла быть связана с: механической прочностью кости (Coldiron, 1974; Rinehart, Lucas, 2013), снижением водоотдачи (Lillywhite, Wassersug, 1974), интеграцией кости и дермального покрова (Romer, 1947; Bossy, Milner, 1998), улучшением кожного дыхания (Быстров, 1947), терморегуляцией (Seidel, 1979; Grigg, Seebacher, 2001), метаморфозом (Boy, Sues, 2000), буферизацией ацидоза и накоплением молочной кислоты в тканях за счет анаэробной активности (Janis et al., 2012). Результаты ранее исследований показали, что покровный орнамент увеличивает площадь поверхности кости (Rinehart, Lucas, 2013) и, таким образом, улучшает его терморегуляторные способности и, возможно, его интеграцию с кожей, так как гистологические тонкие срезы демонстрируют множественные волокна Шарпея, расположенные глубоко в гребнях (Gadek, 2012). Наиболее плотная и сложно устроенная покровная текстура приурочена к местам наибольшего прикладываемого напряжения в процессе кормления. То есть характер покровной текстуры в некоторой степени зависит от расположения мест прикрепления мышц (Rinehart, Lucas, 2013). Сотовидный характер покровной скульптуры, характерный для *Platyrosaurus*, обеспечивал значительный прирост прочности в среднем на 39% и в локальных участках до 95% (Rinehart, Lucas, 2013) при незначительном увеличении костной массы, что важно для активно плавающих, а не засадных форм. При этом скульптура не такая выраженная, как у наземных *Dissorophidae*. Гипотеза, выдвинутая Janis et al. (2012), утверждает, что покровный орнамент развился у примитивных четвероногих с целью буферизации ацидоза и молочной кислоты и их накопления в тканях из-за анаэробной активности. Это позволяло темноспондилам дольше находиться на суше, что согласуется с исследованием Witzmann et al. (2010) с выводами о том, что наземные формы (в зависимости от вида или популяции) проявляют более выраженную скульптуру, чем водные или полуводные формы.

Присутствие следов от каналов боковой линии в виде характерных неглубоких желобков на покровных костях у *Platyrosaurus* практически не читается, что не обязательно указывает на неразвитость этот типичной для водных и полуводных форм особенности. Нельзя исключать, что характеризующие сейсмодатированную систему

невромасты в онтогенезе оставались в пределах дермального покрова без погружения в кость с образованием характерных углублений в виде сети каналов при разрастании костного матрикса в толщину.

Для *Platyoposaurus* не обнаруживается вокруг пинеального отверстия возвышения с некрутыми стенками, как, например, на черепе архегозавроида *Melosauruskamaensis* (экз. ПИН № 683/1). Подобное возвышение обнаруживается у наиболее наземных темноспондильных из семейства *Dissorophidae*, для которых предполагается утолщенный дермальный покров, так или иначе связанный с условиями обитания на суше (Ивахненко, 2001).

В сильно вытянутой ростральной части черепа *Platyoposaurus* между ноздрями отсутствует дополнительное отверстие, так называемая фантанель, которая характерна для наиболее наземных групп темноспондильных амфибий, таких как *Dissorophoidea*, *Zatracheidae*, *Amphibamidae*, рептилиоморф *Chroniosuchidae*, а также древнейших из четвероногих – *Acanthostegidae* (Schoch, 2014). Фантанель может выступать в качестве морфологического признака наличия солевыводящих желез (Ивахненко, 2001). Однако природа данного отверстия, учитывая его приуроченность к формам с определенным типом экологической адаптации (наземный), может быть иной. На примере современных саламандр в фантанели располагается межчелюстная железа, продуцирующая липкие выделения для захвата и удержания добычи языком, что важно для амфибий, охотящихся на наземную добычу (Whipple, 1906).

По мнению Конжуковой (1955а) слуховая косточка *P. stuckenbergi* является хорошим индикатором наземной среды обитания *Platyoposaurus* и подвижного характера его локомоции в водной среде. Кость выполняла двойную функцию, связанную с передачей в среднее ухо воздушных колебаний и незначительных колебаний при перемещении по твердой поверхности вне водной среды. При этом животное было маневренным в воде. Это связано с усложнением развития дополнительного отростка.

При рассмотрении функционирования челюстного аппарата стоит отметить у *Platyoposaurus* хорошо развитые мышцы (*m. adductor mandibulae internus* и *m. adductor mandibulae posterior*), участвовавшие в смыкании челюстей. Они располагались в большой аддукторной яме между суставной площадкой и задним концом зубной кости. Челюсти имели способность быстро смыкаться и с большой силой. На примере *P. watsoni* аддукторная яма аллометрически увеличивалась в размере по мере увеличения размера челюстной ветви, в отличие от межптеригоидных окон с обратной аллометричностью. При этом с увеличением размера мускулатура непропорционально усиливалась

относительно увеличения размера нижней челюсти. У наиболее мелкой особи *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55) отношение размера аддукторной ямы относительно размера челюстной ветви сопоставимо с более крупноразмерным *P. stuckenbergi* (0.21-0.22, экз. ПИН № 164/1, 3968/1). В подтверждение морфометрических данных о строении межптеригоидных окон, у *P. stuckenbergi* укус был слабее, чем у *P. watsoni*. У наиболее крупной особи *P. watsoni* (экз. № 5021/1) размер аддукторной ямы относительно размера челюстной ветви аналогичен близкоразмерным *Melosaurus kamaensis* (0.3; экз. ПИН № 683/1) и *Uralosuchus tverdochlebovae* (0.3; экз. ПИН № 4405/1). Примечательно, что у длиннорылой триасовой *Aphaneramma* (длина черепа 200 мм) это соотношение равно 0.18.

Суставная поверхность чешуйчатой кости *Platyoposaurus* не образует большого перегиба между ее нижним и передним отделами, в отличие от, например, *Plagiosternum* (до 90°). Большой перегиб способствовал раскрытию пасти практически под прямым углом (Шишкин, 1987). Амплитуда движения челюстей *Platyoposaurus* была явно меньше, что не предполагает охоту на крупную добычу. При этом способ открывания пасти, скорее всего, отличался от гомологичного гавиала, притом что у последнего нижнюю челюсть венчает длинный ретроартикулярный отросток. У *Platyoposaurus* рассматриваемый отросток был довольно коротким, что не позволяло эффективно смыкать челюсти посредством усилия мускула *m. interhyoideus* (Держинский, 2005).

Челюсти *Platyoposaurus* были усеяны множеством некрупным и практически не различающихся по размеру зубов внешнего ряда на черепе (табл. 28). По общему числу зубов внешнего ряда (230 у *P. watsoni* и примерно 190 у *P. stuckenbergi*) *Platyoposaurus* превосходил прочих *Archegosauroidea*. У *Archegosaurus decheni* их число достигает 138, у *Melosaurus uralensis* – около 106. Примечательно, что число зубов внешнего ряда имеет тенденцию возрастания при усилении степени водности *Temnospondyli* или вернее, увеличения зависимости от водных источников пищи. Так у наземных *Sacops morrisi* и *Eryops megacephalus* число зубов внешнего ряда – 46 и 64 соответственно. У полуводных *Sclerocephalus haeuseri* и *Dendrerpeton acadianum* – 76 и 120 соответственно. У водных *Trematolestes hagdorni*, *Gerrothorax pulcherrimus* и *Dvinosaurus egregius* – 114, 120 и 122 соответственно. При этом нужно учитывать, что формы с вытянутыми продольно черепами обычно имеют больше число зубов внешнего ряда, нежели формы с параболическими черепами, как у *Dvinosaurus* и *Gerrothorax*, а также формы с минимальным озублением неба, как у *Dendrerpeton*. Озубление *Platyoposaurus* осложнялось дополнительными хорошо развитыми зубными рядами и клыками на небе. У *P. watsoni* их в целом было больше (22-25), чем у *P. stuckenbergi* (около 17). Таким



образом, характер озубления *Platyoposaurus* в целом типичен для форм, питавшихся водной добычей.

Озубление *Platyoposaurus* хорошо развито не только на верхне- и нижнечелюстных костях, но и на костях небного комплекса с большим числом коротких зубов внешнего ряда, крупных парных клыков на небе и симфизе, шагреневыми полями. Благодаря хорошо развитым полям шагрени обеспечивалось высокое трение при соприкосновении с гладкой поверхностью тела жертвы, такой как рыба. Топография и степень развития достаточно дифференцированных зубных элементов типична для водных и полуводных форм, охотящихся в водной среде. Предхоанные и постхоанные клыки неба, по-видимому, служили для удержания пойманной добычи. Этим объясняется направление вершин коронок немного назад. По мере увеличения размера на примере *P. watsoni* происходило уплотнение шагреневых полей по направлению к переднему концу предчелюстной кости и становилась наибольшей и равномерной по всей длине для особей, достигших размера 72% от максимального. Увеличение числа клыков на предчелюстной кости по аналогии с *P. watsoni* характерно для особей, достигших размера 54% от максимального, на небной кости – 72%. Наиболее выраженная размерная дифференциация зубов (челюстная кость) по аналогии с *P. watsoni* проявляется у особей, достигших размера 41% от максимального. Это может быть связано с продольным вытягиванием роstralной части черепа, ее усилением при прикладываемой нагрузке во время непосредственного использования в процессе ловли добычи. У наземных *Dissorophidae* озубление на черепе менее развито и более дифференцированно, при этом зубы внешнего ряда, в отличие от *Platyoposaurus* более грацильные и крупные, сопоставимые по размеру с клыками, с режущим кантом в верхней половине коронки. Подобное строение зубов отмечается также у более водных, чем диссорофиды, трематозавроидов (Schoch, 2011).

Возможно, принцип охоты *Platyoposaurus* напоминал гавиаловый: продвижение рывками к глотке пойманной добычи вроде рыбы с высовыванием длинного рыла над поверхностью воды для увеличения сцепления с телом жертвы и подавлением ее мобильности. *Platyoposaurus*, как и прочие темноспондилы, вероятно, заглатывали свою жертву целиком. Об этом можно говорить на примере неполного скелета личиночной или ювенильной особи *Cheliderpeton latirostre* из нижнепермских отложений Лебаха близ Саарбрюккена Юго-Западной Германии (Kriwet et al., 2008). Среди остатков *Cheliderpeton* были обнаружены частично переваренные им кости акантодной рыбы *Acanthodes bronni*.

Отсутствие гиобранхиальных окостенений для не ювенильных особей *Platyoposaurus* указывает на полностью легочное или частично жаберное дыхание с

использованием легких у взрослых особей. Предполагается, что у наиболее близкого к *Platyoposaurus* рода *Archegosaurus* наружные ветвистые жабры присутствовали на начальных этапах онтогенеза, после чего в процессе метаморфоза происходила их преобразование во внутренние примитивные легкие, как у полиптеридных рыб (Witzmann, Brainerd, 2017). Данный тип дыхания нельзя исключать и для *Platyoposaurus*. Полной противоположностью архегозавридам были такие формы как *Dvinosaurus*, не проходившие полный метаморфоз вследствие неотении и сохранявшие жабры в течение всей жизни, что подтверждается хорошо окостеневающими элементами гиобранхиального аппарата у крупноразмерных особей (Шишкин, 1973).

Осевой скелет *Platyoposaurus* состоит из, примерно, полусотни позвонков. Короткий шейный отдел включал только два позвонка – атлант и последующий за ним. Атлант *Platyoposaurus* отличается от атланта наземных *Dissorophidae* своим несрастанием дорсальных элементов, характеризующих парную невральную дугу, тем самым не перекрывая хорду (Губин, 1991). Также на взрослой стадии развития атлант *Platyoposaurus* имел небольшой хрящевой участок между половинами гипоцентра, тогда как у наземного *Eryops* небольшие хрящевые участки сохранялись между плевроцентрами и гипоцентром, а у водного *Dvinosaurus* хрящевыми оставалась вся площадь парного затылочного мышелка за исключением периферийных участков (Шишкин, 2000). Схожий по степени окостеневания в наземным *Eryops*, атлант *Platyoposaurus* мог подвергаться большим нагрузкам, в том числе вне воды, чем атлант водного *Dvinosaurus*. При этом обособленный, но, тем не менее, очень короткий шейный отдел и довольно уплощенные поверхности суставных фасеток не позволяли *Platyoposaurus* совершать высокоамплитудные движения головой.

Последующие за шейным отделом предкрестцовые позвонки устроены очень примитивно (рахитомный тип), включающие хорошо обособленные три элемента: гипоцентр, примыкающие к нему с боков плевроцентры и лежащая сверху на всю эту сборную конструкцию невральная дуга. Гипоцентры *Platyoposaurus* достаточно высокие и сильно искривленные, что указывает на водный, либо полуводный тип экологической адаптации (Carter et al., 2021). Остистые отростки относительно короткие, вертикальные, расширяющиеся на конце, как массивные, так и грацильные в зависимости от положения в скелете, в большей степени соответствующие водным формам (Carter et al., 2021). Спинные и межостистые мышцы с небольшой площадью прикрепления были с высоким крутящим моментом. Есть предположение, что к верхней плоской или слабовыпуклой площадке отростков мог примыкать спинной панцирь в виде узкого ряда перекрывающих

друг друга дермальных окостенений (остеодерм), которые обеспечивали дополнительную жесткость позвоночнику. Примечательно, что на ископаемом материале у наиболее наземных темноспондилов из семейства *Dissorophidae* присутствовал ряд в виде сильно уплощенных, со скульптурированной наружной поверхностью костных щитков, наподобие тех, что были у пермских и триасовых храниозухий. Все элементы позвонка у *Platyosaurus* между собой обычно не срастались. Это обеспечивало высокую гибкость позвоночнику, что важно для водных и полуводных и при этом активно плавающих форм.

Грудные относительно короткие ребра *Platyosaurus* снабжены ориентированными назад длинными крючковидными отростками, которые есть у современных крокодилов и птиц, а также целого ряда ископаемых амфибий, достигавших средних и больших размеров. Крючковидные отростки обеспечивают современным пернатым продольную ориентацию наружных межреберных мышц для эффективного дыхания с расширением грудной клетки во время вдоха. У *Archegosaurus* они были единичные и заметно короче, чем у *Platyosaurus*. У *Platyosaurus* и прочих темноспондилов из-за двухголовчатого строения проксимального конца ребра (головка располагалась под бугорком) получался жесткий скелетный каркас при имеющихся крючковидных отростках, а не подвижная конструкция для эффективного реберного дыхания (Ивахненко, 2001). Описанные у многих темноспондилов и не коррелирующие с предполагаемым типом экологической адаптации (отсутствуют у полуводного *Dendrerpeton* и наземного *Sacops*), эти отростки усиливали жесткость скелета в слабом грудном отделе. Снижение гибкости передней части туловища могло быть существенным для предотвращения рыскания и достижения, таким образом, более эффективного плавания.

Особенности строения плечевого пояса *Platyosaurus* указывают на высокую степень оксификации скапулоракоида на примере *P. watsoni* на всех известных стадиях онтогенеза, что не типично для многих *Temnospondyli*, у которых данный элемент мог частично оставаться хрящевым даже у самых крупных особей (Fröbisch et al., 2010). Так у *Archegosaurus decheni* скапулоракоид начинал окостеневать довольно поздно, что может быть связано с преимущественно водным образом жизни не только ювенильных, но и взрослых особей, которые практически не использовали свои конечности для наземного передвижения (Witzmann, Schoch, 2022), чего нельзя сказать о *Platyosaurus*. У наиболее крупноразмерной особи *P. watsoni* отмечаются хорошо выраженные бороздки для прикрепления мускулатуры, что говорит о хорошем развитии плечевого пояса и его достаточно высоком локомоторном потенциале. Это более всего типично для наземных и

полуводных темносπονдилов. Покровные элементы плечевого пояса едино представляли собой хорошо развитую рамоподобную конструкцию, которая могла принимать активное участие в процессе дыхания «нагнетающим насосом» за счет качательного движения при опускании плечевого пояса и расширении полости рта во время вдоха (Ивахненко, 2006). На примере *P. watsoni* покровные элементы плечевого пояса были значительно приближены к задней части черепа, прилегая передним концом к вентральной стороне его основания. Подобная морфология могла ограничивать быстрые боковые движения головы, как это предполагается для *A. decheni*. При этом ключица играла ключевую роль в поднятии головы, поскольку ключично-сосцевидная мышца прикреплялась от ключичного дорсального отростка к концу таблитчатой кости. Противоположностью является пример с *Trematosaurus*. Для этой формы с характерен узкий плечевой пояс, расположенный дальше от затылочной области при менее развитых таблитчатых костях и области ушной вырезки, что свидетельствует о менее развитой функции поднятия головы при ее более быстрых боковых движениях (Fortuny et al., 2016).

Элементы тазового пояса *Platyoposaurus* окостеневали крайне плохо. Оссификации подвергалась только подвздошная кость: дорсальный отросток и основание в пределах вертлужной впадины у *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) и более полное окостеневание до шовных границ с лобковой и седалишной костями у *P. watsoni* (экз. ПИН № 2250/28). При сравнении с наземными темноспондилами, у которых кости таза подвергались полной оссификации, у *Platyoposaurus* также хуже развит дорсальный отросток: не такой массивный и широкий, как, например, у *Eryops* и *Sacops*. Окостеневание таза у полуводных форм, таких как наиболее крупных *Archegosaurus* включало помимо подвздошной еще и седалишную кость (Witzmann, Schoch, 2006), тогда как у *Dendrerpeton* и *Scleroserphalus* окостеневали все элементы. Слабое развитие костей таза свидетельствует о плохом развитии мускулатуры задних конечностей. По степени развития дорсального отростка все перечисленные полуводные формы схожи с *Platyoposaurus*. По степени окостеневания и особенностям строения дорсального отростка подвздошной кости *Platyoposaurus* ближе к водным формам, таким как *Dvinosaurus*.

При сравнении *P. stuckenbergi* с неотеническим постоянноводным *D. campbelli* был выявлен ряд морфологических отличий в строении костей конечностей. У более вытянутых бедренных костей *P. stuckenbergi* диафиз в сечении треугольный за счет хорошо выраженного гребня аддуктора (*crista aspera femoris*), который отсутствует у *D. campbelli* с округлым сечением диафиза. Плоскость проксимального конца относительно дистального конца у *P. stuckenbergi* развернута сильнее (34-37°) (Губин, 1991), чем у *D.*

*campbelli* (23-27°). У *P. stuckenbergi* проксимальный эпифиз слабо окостеневший, большая часть межтрохантерной впадины оставалась хрящевой, 4-ый трохантер развит слабо, представленный коротким и утолщенным гребнем (Губин, 1991). Для бедренной кости *D. campbelli* характерны слабо окостеневшие как проксимальный, так и дистальный эпифизы, 4-й трохантер выражен хуже, чем у *P. stuckenbergi* и представлен коротким, узким и более низким гребнем (Губин, 2004).

И плечевая и бедренная кости *Platyosaurus* имели плохо окостеневающие эпифизы, что характерно не только для водных, но и полуводных форм. К последним относятся и современные крокодилы, сопоставимые по размерам с *Platyosaurus*, у которых по остеологическим данным суставные головки плечевых и бедренных костей несут хрящевую ткань (Molnar, 2021). Не полностью окостеневающие кости конечностей *P. stuckenbergi* оставались слаборазвитыми как у молодых, так и у взрослых особей даже по сравнению с вполне водным стереоспондилморфом *Australerpeton*, у которого окостеневание было более полным (Dias, Schultz, 2003).

Элементы автоподия как передней, так и задней конечностей у *Platyosaurus* окостеневали достаточно хорошо, подобно наземным формам или полуводным вроде *Dendrerpeton*, чего нельзя сказать о полуводных *Archegosaurus* и *Sclerocephalus*, у которых элементы запястья и предплюсны оставались, как правило, хрящевыми даже у самых крупных особей (Witzmann 2006; Schoch, 2014).

При реконструкции возможной биомеханики на ее фоне среды обитания для *Platyosaurus* стоит сравнить его с близкородственными формами (контрольные таксоны с более или менее известным типом экологической адаптации) и современными крокодилами, находящими не только конвергентное сходство, но и вероятную схожесть по образу жизни (табл. 29). Так длина передней конечности *P. stuckenbergi* по реконструкции скелета из местонахождения Белебей составляла 48% от длины позвоночного столба до крестцового отдела, длина задней конечности – 51%. При сравнении с другими ископаемыми формами, палеоэкологический тип адаптации которых наиболее вероятен, выясняется следующее. Для наземных темноспондильных рассматриваемые показатели у *Eryops* равны 70% и 79%, *Sacops* – 67% и 76%, *Chemnitzion* – 58% и 78%. Для полуводных *Sclerocephalus* – 55% и 62%, *Dendrerpeton* – 33% и 45%. Для другого архегозаврида *Archegosaurus decheni*, известного по цельноскелетному материалу (Witzmann, Brainerd, 2017) рассматриваемые показатели равны 34% и 48%. Для водных *Trematolestes* – 27% и 42%, *Gerrothorax* – 25% и 37%, *Dvinosaurus* (*D. primus*, экз. ПИН № 2005/41) – 20% и 22%. Таким образом, по рассматриваемым показателям *Platyosaurus*

ближе к полуводным темноспондилам *Sclerocephalus* и *Dendropeton*, а также к современному миссисипскому аллигатору *Alligator mississippiensis*, у которого они равны 45% и 52% соответственно. Примечательно, что у наиболее водного среди прочих крокодилов, гангского гавиала *Gavialis gangeticus*, эти показатели близки к *A. decheni* – 28% и 48%. Исходя из приведенного морфологического сравнения бедренных костей, а также относительной длины реконструируемых конечностей, у *P. stuckenbergi* последние были длиннее относительно длины туловища и лучше развиты, чем у постоянноводного *D. campbelli*. Это может указывать на их опорно-локомоторную функцию в условиях спорадического пребывания в сухопутной обстановке, как это предполагается для *Archegosaurus* (Witzmann, Brainerd, 2017) с более короткими конечностями, чем у *Platyosaurus*. В целом относительно короткие конечности были развиты довольно слабо, совершенно не эффективные для полноценного передвижения по суше. Исходя из приведенных размерных показателей, выясняется, что длина конечностей *P. stuckenbergi* соответствует в большей степени по приведенной аналогии тетраподам, ведущим полуводный образ жизни, при этом пояс передних конечностей заметно превосходил по степени развития пояс задних конечностей.

О длине хвоста *Platyosaurus* и его морфологии можно судить только исходя из аналогии с близкородственным *Archegosaurus decheni*, у которого он был длиннее остальной части тела (Witzmann, Schoch, 2006). Скорее всего, хвост состоял из позвонков числом не меньше 20, при этом степень их окостенения уменьшалась по направлению к концу хвоста, как это часто бывало у *Temnospondyli*. По единичным закрестцовым позвонкам *P. stuckenbergi* можно предполагать у него хорошо развитые гемальные дуги (Губин, 1991). Выступающий в роли основной тяги при плавании сильный хвост вполне мог иметь кожный гребень сверху и снизу, как у тритона, для увеличения боковой площади и наиболее эффективного толчка.

Характерной особенностью *Platyosaurus* было наличие у него брюшного панциря, состоящего из довольно массивных, похожих по форме на рыбью чешую дермальных окостенений. Схожесть *Platyosaurus* с водным плагиозавридом *Plagiosuchus* проявляется в том, что на брюхе они имели сплошной покров (Конжукова, 1955б; Губин, 1991; Witzmann, Soler-Gijón, 2010), состоящий из костных кожных чешуй, добавляющих вес к общей костной массе. Это могло быть дополнительной приспособленческой особенностью для придонного образа жизни (Sanchez, Schoch, 2013). Подобная адаптация похожа на ту, которая характерна для современных черепах или вымерших плакодонтот (Witzmann, Soler-Gijón, 2010; Witzmann, 2011). Однако морфология остального скелета

*Platyoposaurus* противоречит тому, что он был придонным хищником, в особенности *P. stuckenbergi*. Среди прочих архегозавроидов брюшной панцирь был также хорошо развит у *Archegosaurus*, а у *Melosaurus*, возможно, его не было. Защита брюха на суше также не кажется убедительной, поскольку известна целая группа водных и придонных плагиозаврид с аналогичных брюшным панцирем, который мог выполнять ту же функцию и на дне. Однако у водного и придонного *Dvinosaurus* он не известен, как и у активно плавающего длиннорылого *Trematolestes*. Полуводные формы, такие как *Dendrerpeton*, брюшных дермальных окостенений не имели, при этом у *Sclerocephalus* они были хорошо развиты. Дермальный брюшной панцирь также известен у *Temnospondyli* с наземным типом экологической адаптации, таких как *Chemnitzion* (Werneburg et al., 2022). Однозначно, что брюшные дермальные окостенения характерны в разной степени для *Temnospondyli* всех типов экологической адаптации.

**7.3. Палеоэкологические особенности *Platyoposaurus* по данным костной гистологии.** Отдельно рассматриваемые микро- или макроанатомические показатели костей скелета не всегда могут надежно указывать на тот или иной тип экологической адаптации. Так для *Eryops* на основании изучения костей конечности адаптация была определена как наземная, не исключая пребывание в водной среде (Pawley, Warren, 2006). Однако губчатое строение его гипоцентров указывает на преимущественно водный образ жизни (Sanchez et al., 2010).

Исследования толщины кортекса бедренных костей у нескольких современных крокодилов, ящериц и млекопитающих, а также ископаемых терапсид показали, что для большинства исследованных животных с полуводным типом адаптации индекс RBT близок или больше 30% (Magwene, 1993). Значение RBT в 30% считается пороговым для определения экологических особенностей. Для животных, у которых кости конечностей с более чем 30% RBT, предполагается водный образ жизни (Mukherjee et al., 2010). У *P. stuckenbergi* RBT бедренной кости, равный 22 – 26 %, очень близок по значению к раннетриасовым *Trematosauridae* (Mukherjee et al., 2010). Для сравнения, у постоянноводных *D. campbelli* RBT бедренной кости составляет 27.2%, схожий по значению с таковым для мелкоразмерной бедренной кости *P. stuckenbergi* (RBT равен 26.4%). Стоит отметить, что RBT бедренной кости *P. stuckenbergi* наименьшего размера на 4.5% больше, чем для бедренной кости наибольшего размера, что может указывать на изменение типа адаптации по мере взросления от постоянноводного образа жизни в сторону полуводного. Компактность (CDI) бедренной кости *P. stuckenbergi* с возрастом закономерно уменьшалась за счет резорбции внутренних частей кортекса, причем для

мелкоразмерного экземпляра показатель CDI равен 0.59, что близко по значению для крупноразмерной бедренной кости *D. campbelli* (CDI равен 0.54). Высокая пористость и низкая компактность костного матрикса для крупноразмерной бедренной кости *P. stuckenbergi* указывает на низкое биомеханическое сопротивление (Teschner et al., 2018) и меньшую устойчивость к скручивающей нагрузке (Sanchez et al., 2010). Все перечисленные показатели могут указывать скорее на водную адаптацию *P. stuckenbergi*, как активно плавающего, нежели малоподвижного и придонного хищника. Конечности при передвижении в воде, по всей видимости, мало использовались.

Сохранение плотного и сильно минерализованного хряща в эндохондральной части костей у водных *Temnospondyli* могло играть роль дополнительного балласта для контроля плавучести при придонном образе жизни (de Buffrénil, Mazin, 1990; Danto et al., 2017). Отсутствие в бедренных костях как у мелко- так и у крупноразмерных особей *P. stuckenbergi* кальцинированного хряща и остеопорозное строение позвонков не свидетельствует в пользу упомянутого типа адаптации. Однако длинные кости вполне придонных представителей семейства *Plagiosauridae* и рода *Plagiosuchus* в частности несут явные признаки остеопороза (Konietzko-Meier, Schmitt, 2013).

Сезонные климатические колебания у экзотермических животных отражены в характере циклического роста костей, который устанавливается по видимым границам, представленных чередующимися слоями медленно и быстро растущей костной ткани, а также линиями остановок роста (LAG's), маркирующими прекращение остеогенеза (Konietzko-Meier, Klein, 2013). Для зависимых от водной среды обитания животных, таких как *Platyoposaurus*, неблагоприятным временем года являлся период, когда происходило повышение температуры, уменьшение количества осадков и, как следствие, сокращение водного ареала обитания и связанных с ним непосредственно кормовых площадей (сухой сезон). Непостоянная толщина промежутков между LAG's в глубоких слоях кортекса у *P. stuckenbergi*, скорее всего, указывает на неодинаковую продолжительность благоприятных сезонов.

**7.4. Палеоэкологические особенности *Platyoposaurus* по данным копрологического анализа.** Из среднепермского местонахождения Шихово-Чирки известны копролиты (рис. 71), отнесение которых к *Platyoposaurus* высоко вероятно. Основанием для данного утверждения являются следующее:

- 1) В ориктокомплексе Шихово-Чирков преобладает гидробионтная фауна *P. watsoni* (65% от суммарного количество остатков тетрапод), на



Nyctiphruretidae приходится 22%, на Leptorophidae – 9%, на Melosauridae – 4%.

- 2) Амфибионты Nyctiphruretidae и гидробионты Leptorophidae были растительноядными-альгофагами, в то время как копролиты из Шихово-Чирков по составу непереваренных остатков указывают на явную ихтиофагию.
- 3) Морфотипы копролитов Шихово-Чирков очень схожи с морфотипами копролитов из Монастырского Оврага (Наугольных, 2011), откуда среди позвоночных известны только остатки гидробионтных Archegosauroida.
- 4) Некоторые копролиты (экз. ПИН № 161/48) непосредственно связаны с остатками *P. watsoni*.

Уп্লощенные копролиты серого и светло-буровато-серого цвета имеют округло-цилиндрическую и округло-луковичную форму с максимальной длиной 23-около 50 мм, максимальным диаметром 22-25 мм.

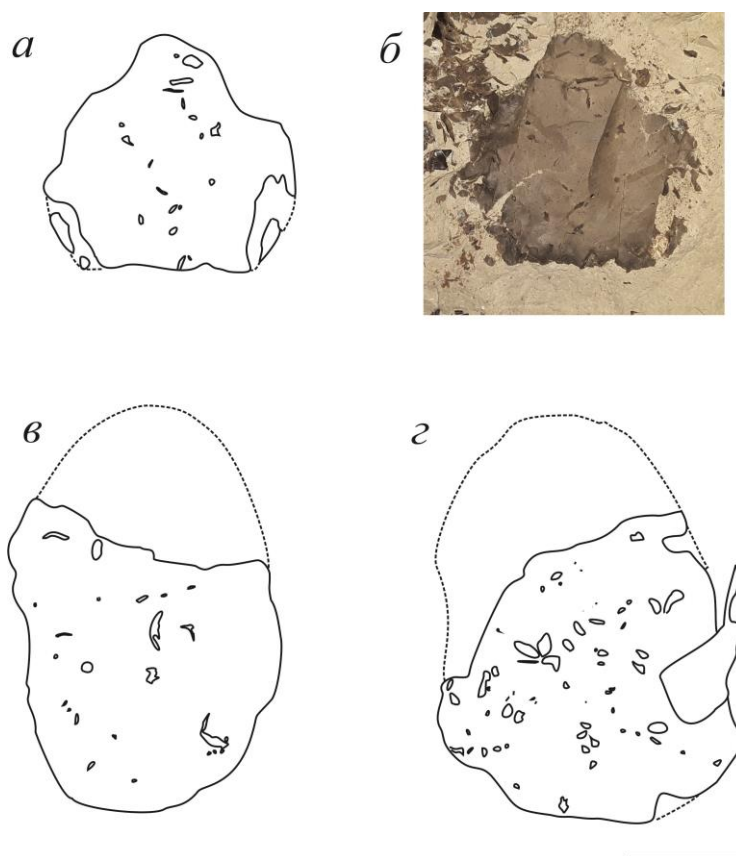


Рис. 71. Морфотипы копролитов *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки с указанием характера распределения в них непереваренных остатков. *a-b* – изометричный копролит (*a* – прорисовка, *b* – фотоизображение); *в-г* – овальные копролиты. Пунктирной линией указана утраченная часть. Длина масштабной линейки 10 мм.

Копролитовый матрикс со ступенчатым или землистым изломом, по своей структуре бесструктурный, с массивной или зернистой внутренней текстурой. Микроструктура матрикса довольно плотная, включает разряжено расположенные минеральные сферы и тонкостенные пузырьки размером до 7 мкм, оставленные микробиотой. Малочисленность биогенных сферических образований по сравнению, например, с копролитами из местонахождений окрестностей Вязников, указывает на довольно быстрое захоронение в субаквальной обстановке со спокойной гидродинамикой в карбонатном осадке «in situ», в то время как вязниковские копролиты захоранивались менее быстро в условиях активной гидродинамики в русловых осадках с возможным пребыванием в субаэральной обстановке и переносом, что способствовало существенному развитию в копромассе микробиоты.

Выделенные морфотипы шихово-чирковских копролитов не обнаруживают явного сходства с морфотипами копролитов из верхнепермских местонахождений Сундырь и окрестностей г.Вязники, при этом схожесть наблюдается с копролитами позвоночных из среднепермского местонахождения Монастырский Овраг, а также верхнетриасовой Кар Stewart Formation (Hansen et al., 2016).

По элементному составу основной массы у всех образцов в порядке уменьшения весового % преобладают следующие элементы: О, Са, С, Р (рис. 73). Наличие перечисленных элементов предполагает двухкомпонентный минеральный состав, включающий кальцит и апатит. Апатит может быть представлен двумя разновидностями: фтор- и хлорапатитом по наличию в спектре соответствующих элементов. Данные минералы характерны для зубов и костей. В одном из копролитов обнаружен натрий содержащий минерал. Соотношение основных элементов для всех образцов практически не различается, что может указывать при общей морфологической схожести на их принадлежность к одному и тому же таксону.

Наполнение копролитов представлено остатками рыб *Palaeonisciformes* (кости, чешуя, зубы) темно-серого и бурого цвета размером до 2.5 мм хорошей сохранности, а также многочисленными мелкими и неопределимыми костными фрагментами, равномерно рассеянными в копролитовом матриксе (рис. 72). Наиболее крупные остатки занимают 5-10% от площади продольного сечения копролита, распределены более или менее равномерно, но могут быть сосредоточены в центральной осевой части. Поверхность костных остатков до слабо корродированной.

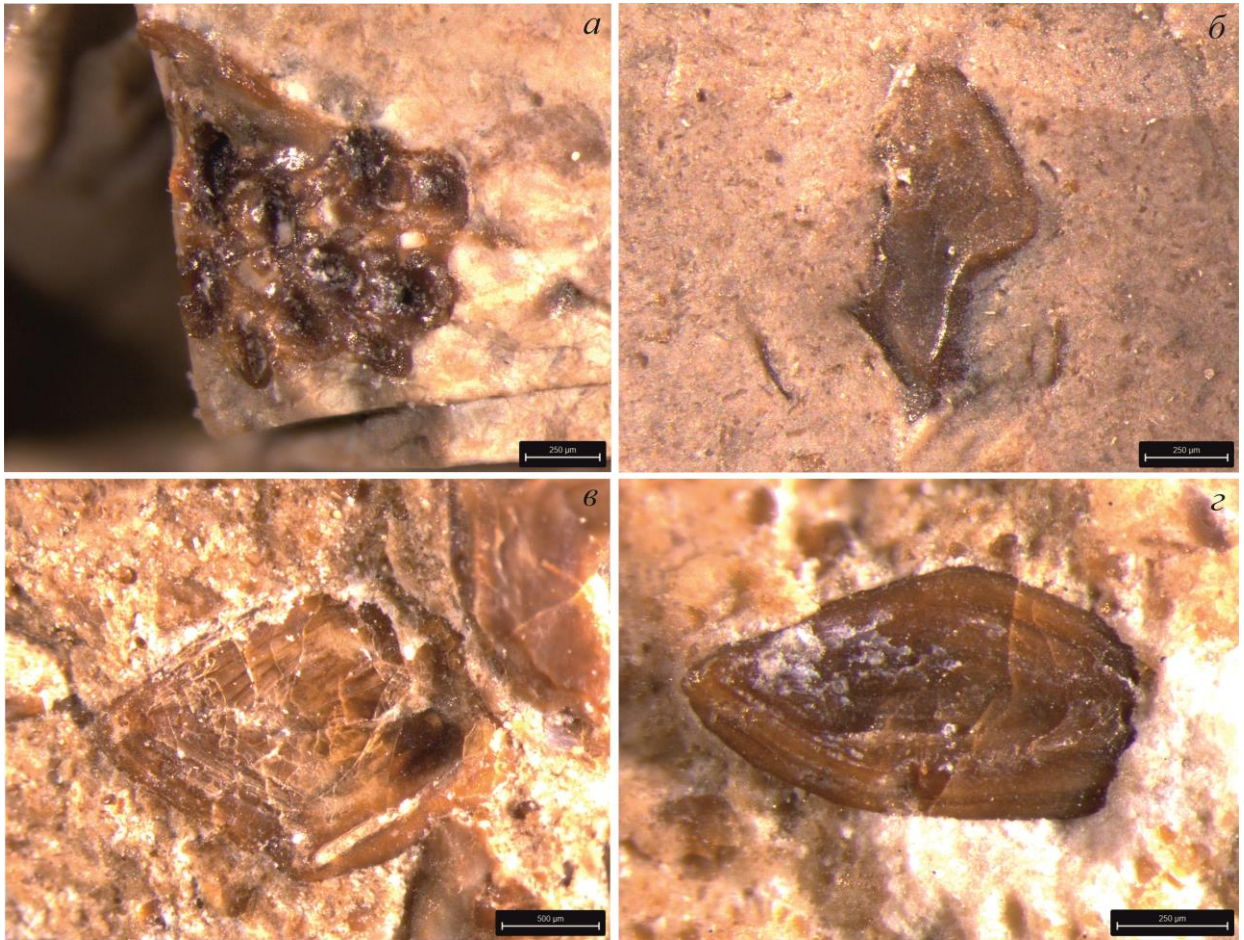
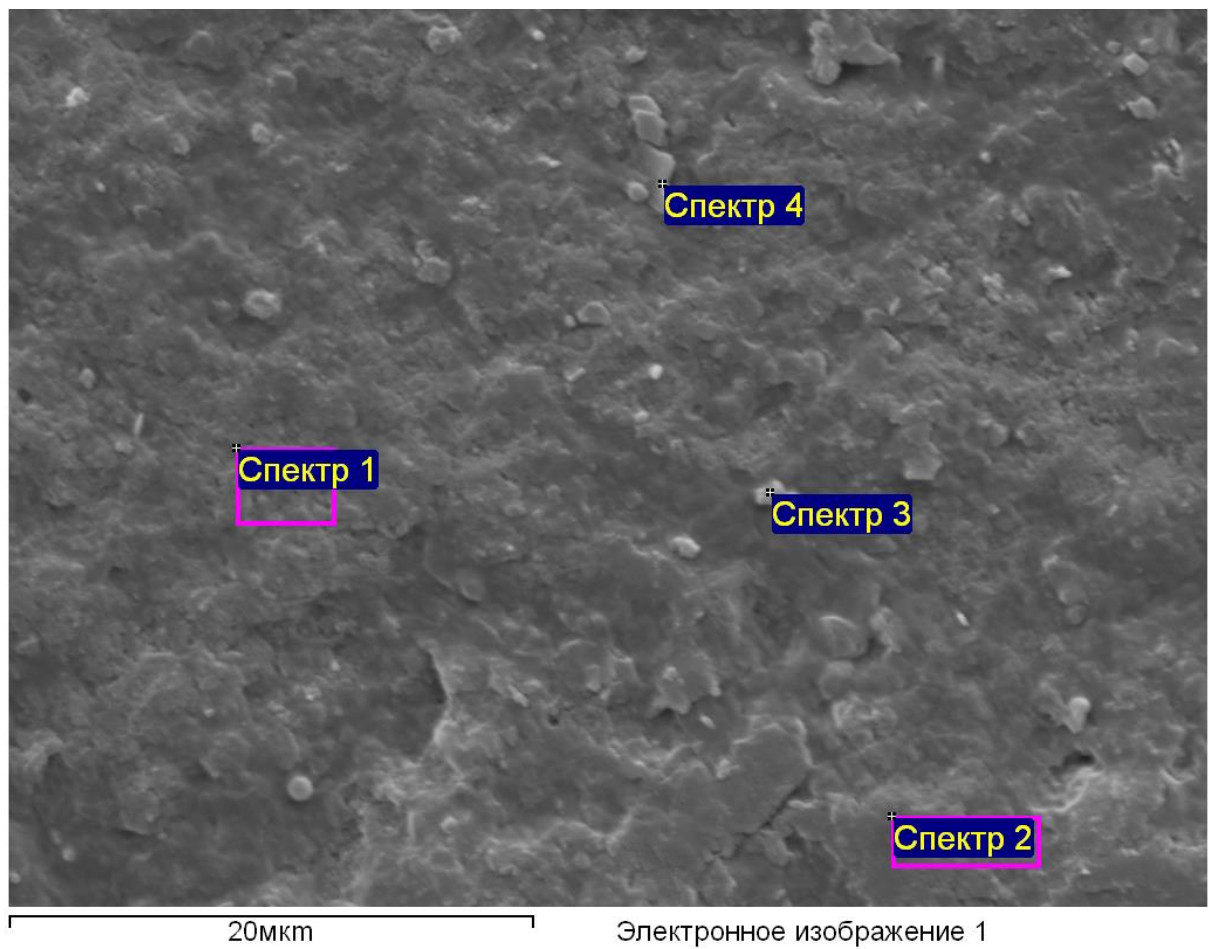


Рис. 72. Непереваренные макроскопические остатки в копролитах *P. watsoni*. *a* – элемент наружного скелета; *б-г* – чешуя *Palaeonisciformes*.

Помимо переваренных остатков копролиты имеют светло-серые и кремовые овальной и округлой формы включения, а также включения неправильной формы размером до 2  $\mu\text{m}$ , соответствующие барий содержащему минералу – предположительно, витериту (рис. 73). По весовому % уровень пика бария соответствуют уровню пика углерода. Такое не фоновое содержание бария может указывать на связь с морским бассейном той лагуны, в которой обитали и питались *Platyoposaurus*. Факт наличие в карбонатных отложениях Шихово-Чирков быстро захоронившихся и инситуальных копролитов свидетельствует если не о постоянном, то о спорадическом пребывании *Platyoposaurus* в условиях лагуны.



Спектр	В стат.	C	P	Ca	Ba	O	Итог
Спектр 1	Да	13.75	9.31	20.22		56.72	100.00
Спектр 2	Да	13.68	9.49	20.12		56.72	100.00
Спектр 3	Да	15.84		29.99		54.17	100.00
Спектр 4	Да	13.34		24.63	14.92	47.11	100.00
Макс.		15.84	9.49	29.99	14.92	56.72	

Рис. 73. Электронное изображение копроматрикса копролита *P. watsoni* с результатами элементного анализа (весовые %) из разных точек.

По реконструируемым объектам питания с учетом копрологических данных *Platyrosaurus* определенно соответствуют хищникам-ихтиофагам, которые специализировались на *Palaeonisciformes*.

**7.5. Палеоэкологические особенности *Platyoposaurus* по данным литолого-фациального анализа.** В качестве дополнительной информации в разрешении вопроса об особенностях экологической адаптации *Platyoposaurus* в пределах конкретных биотопов были привлечены данные по литологии костеносных пород (см. Приложение) тех местонахождений, откуда известны все достоверные находки представителей рассматриваемого рода (Ульяхин, 2022б). Остатки *Platyoposaurus* примерно в равной степени приурочены к песчано-гравийным литофациям русел и глинисто-карбонатным литофациям озерно-лагунных водоемов. В шести местонахождениях остатки приурочены к русловым песчаникам; в одном – к гравелитам и конгломератам временных и быстрых потоков; в восьми – к мергелям, алевролитам и глинам непроточных опресненным водоемов переходного типа (озерно-лагунные обстановки); в одном – к известнякам непроточных слабосоленых (?) водоемов типа лагуны. Это может указывать на большую экологическую пластичность по сравнению с архегозавроидами семейства *Melosauridae*, остатки которых чаще всего встречаются в русловых отложениях. Для сравнения остатки других архегозаврид найдены в следующих типах отложений: *Archegosaurus* – в озерных и речных (Geinitz, Deichmüller, 1882; Witzmann, Brainerd, 2017); *Bashkirosaurus* – в речных (Новожилов, 1955; Губин, 1981а), *Collidosuchus* в речных (Ефремов, Вьюшков, 1955; Губин, 1986); *Prionosuchus* – в озерных (Iannuzzi et al., 2018).

Касаясь вопроса экологической пластичности, стоит отметить, что для каждого из известных видов *Platyoposaurus* характерна своя/свои литофациальные особенности пород, в которых были обнаружены их остатки (рис. 74). Так *P. stuckenbergi* характерны для речных и озерно-лагунных литофаций, *P. vjuschkovi* – речных, *P. rickardi* – озерно-лагунных, *P. watsoni* – лагунных и, возможно, озерно-лагунных.

Тип литофаций	<i>P. stuckenbergi</i>	<i>P. vjuschkovi</i>	<i>P. rickardi</i>	<i>P. watsoni</i>
Речной				
Озерно-лагунный				?
Лагунный				

Рис. 74. Палеобиотопы *Platyoposaurus*, реконструированные на основе литолого-фациального анализа костеносных пород (Ульяхин, 2022б).

Наличие большого количества остатков *P. watsoni* в известняках местонахождения Шихово-Чирки предполагает обитание этого вида в условиях солоноватоводной (опресненной) лагуны. Лагунные водоемы, находясь в переходной зоне, могли иметь сезонные колебания уровня солености в зависимости от прямой связи с речными потоками или ее отсутствия.

Остатки темноспондилов в карбонатных отложениях переходных литофаций довольно редки. Наиболее распространенные примеры относятся к триасовым Plagiosauridae. Так *Plagiosternum granulosum* и *Plagiosuchus pustulomeratus* известны из раковинных известняков, встреченных совместно с остатками завроптеригий из района Крайльсхайма Германии (Fraas, 1889; Huene, 1922; Шишкин, 1987), *Plagiosternum granulosum* из раковинного известняка Франконии (Broili, 1927; Trusheim, 1935), *Plagiosternum granulosum* и *Plagiosuchus pustulomeratus* из морского известняка район Люневиля (Франция) (Corroy, 1928), *Plagiosternum granulosum* и *Plagiosuchus pustuliferus* из мергелей и доломитов Тюрингии (Германия) (Schmidt, 1931), *Plagiosuchus?* из морских глин Шпицбергена (Cox, Smith, 1973), *Gerrothorax striopustulatus* из доломитов области Вюртенберга (Huene, 1922), впервые обнаруженные в 2022 году Plagiosauridae из прибрежных ракушняков Индера (Казахстан). Также из прибрежно-морских отложений известны *Tupilakosauridae* – *Tupilakosaurus heilmani* из Гренландии (Nielsen, 1954). В раковинных известняках встречены остатки *Capitosauroida*. *Capitosauroida* из района Крайльсхайм Германии (Fraas, 1889; Huene, 1922; Шишкин, 1987). Из пелитоморфных комковато-сгустковых известняков с остатками двустворок (пакстоун, биомикрит) Большое Богдо известны *Parotosuchus bogdoanus*, *Inflectosaurus amplus* и *Rhytidosteus* sp. (Стародубцева, Новиков, 2018; Новиков, и др., 2021; Новиков и др., 2022, Уляхин и др., 2022).

На примере современных амфибий можно сказать, что эвригалинность для них в основном не характерна. Однако известны случаи возможности кратковременного пребывания в солоноводной и солоноватоводной обстановке взрослых особей некоторых видов бесхвостых и хвостатых. Так *Bufo viridis* способна до одного месяца находиться в воде с соленостью до 29‰ (Stoicovici, Pora, 1951). *Fejervarya cancrivora* в ходе экспериментов в воде с соленостью 18‰ жила 7-12 дней, а *Hopllobatrachus tigerinus* с соленостью до 9‰ – как минимум 8 дней (Gordonetal., 1961). *Rhinella marina* способна переносить соленость до 14‰ (León, Castillo, 2015). Головастики в состоянии переносить более высокую соленость. Среди хвостатых также известны случаи толерантности животных к соленой воде: *Ambystoma subsalsum* может жить в воде соленостью до 8‰

(Taylor, 1943), *Batrachoseps* – 15‰, до одного месяца (Lieht, 1975). Местом обитания эвригалинных амфибий в основном служат приливные отмели, пляжи, мангровые болота.

В условиях лагуны с переменной соленостью *P. watsoni* могли как обитать, так и погибать. В первом случае уровень солености был низким, благоприятным для обитания заходящих в опресненную лагуну по рекам средне- и крупноразмерных *Platyoposaurus*. Мелкоразмерные особи, по всей вероятности, обитали в пределах лагуны постоянно. Во втором случае – уровень солености был сопоставим с таковым для морского бассейна. Непереносимость морской солености и невозможность покинуть засоленную лагуну можно обозначить, как возможную причину смерти животных и захоронения их тел в непосредственной близости от места гибели.

Анализ костных остатков *Platyoposaurus*, обнаруженных в тех или иных литофациальных комплексах, в сочетании с реконструкцией максимальной длины черепа указывает на смену с возрастом типа занимаемых палеобиотопов (рис. 75-76; табл. 30). *P. watsoni* с длиной черепа 130-360 мм обитали в лагунных условиях. Очень похожие на них *P. cf. watsoni* (160-225 мм), *P. stuckenbergi* (215-528 мм) – в лагунно-озерных условиях. *P. stuckenbergi* (275-680 мм), *P. vjuschkovi* (330 мм) – в условиях речных русел. Иными словами, наиболее мелкоразмерные особи *P. watsoni*, *P. cf. watsoni* и *P. stuckenbergi* (молодые особи и, должно быть, личинки) в большей степени тяготели к изолированным и полуизолированным водоемам (озера и лагуны) с более или менее гидродинамически спокойной обстановкой. Наиболее крупноразмерные (взрослые особи) *Platyoposaurus* населяли более разнообразные биотопы: помимо озер и лагун в качестве основным мест обитания могли выступать реки с активной гидродинамикой. Это означает, что для *Platyoposaurus*, по крайней мере, на примере *P. stuckenbergi*, была характерна экологическая пластичность с возможностью смены палеобиотопов. Палеобиотоп мог сменяться на речной для особей достигших длины черепа 40% от максимального значения.

Длина черепа, мм	150	200	250	300	350	400	450	500	550	600	650	700
Тип биотопа												
Речной				<i>Platyoposaurus stuckenbergi</i>								
					<i>Platyoposaurus vjuschkovi</i>							
					<i>Platyoposaurus sp.</i>							
Озерно-лагунный			<i>Platyoposaurus stuckenbergi</i>									
		<i>Platyoposaurus cf. watsoni</i>										
			<i>Platyoposaurus sp.</i>									
Лагунный	<i>Platyoposaurus watsoni</i>											

Рис. 75. Связь палеобиотопов *Platyoposaurus* с размерами тела (по реконструкции максимальной длины черепа).

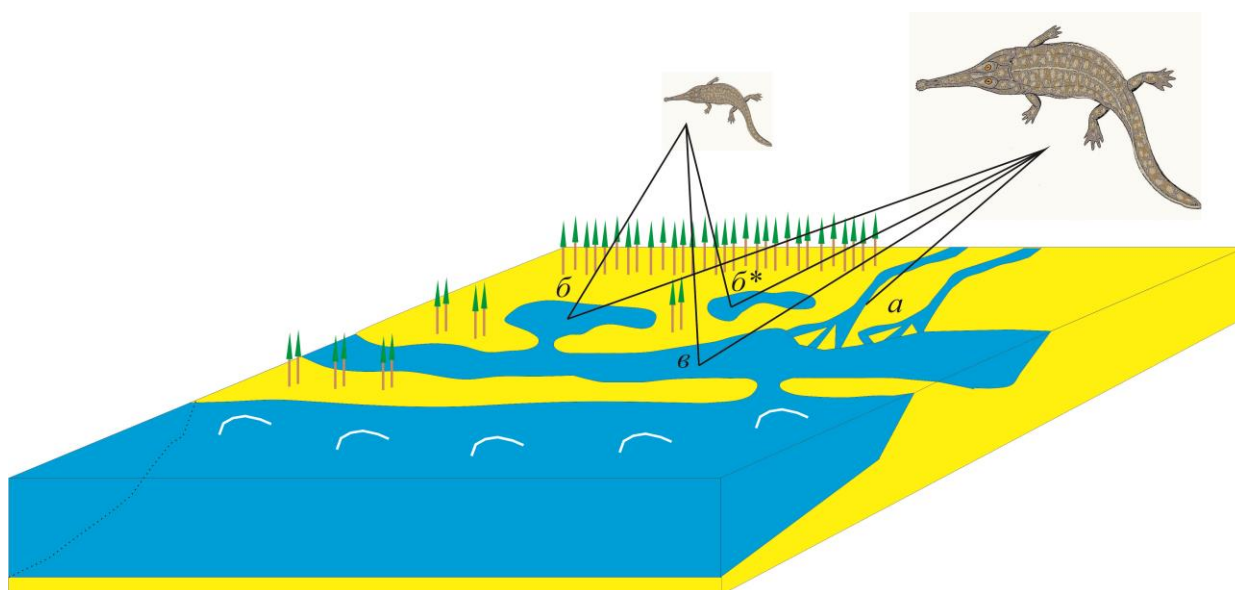


Рис. 76. Палеобиотопы для разноразмерных *Platyoposaurus*: *a* – речные обстановки, *б* – озерные обстановки, *б\** – озерно-лагунные обстановки, *в* – лагунные обстановки.

### 7.6. Палеоэкологические особенности *Platyoposaurus* по данным тафономии<sup>6</sup>.

Необходимость привлечения тафономических данных для палеоэкологического исследования *Platyoposaurus* во многом обусловлена тем, что часто в отложениях,

<sup>6</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

**Ульяхин А.В., Новиков И.В.** Тафономия реперных среднепермских-раннетриасовых местонахождений тетрапод Восточно-Европейской платформы. Статья 1. Местонахождение Перволоцкое (фауна *Tupilakosaurus*) // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2020. Т. 162. Кн. 2. С. 218-227. RSCI (0,62 п.л., личный вклад – 50%, импакт-фактор РИНЦ – 0,511).



формирование которых происходило в условиях водных потоков, будь то временных (паводки) или постоянных (реки), костные остатки захоранивались:

- 1) не на месте непосредственной гибели животных (первичное захоронение).
- 2) не всегда в тех же отложениях, в которых были изначально захоронены, откуда впоследствии вымылись вследствие размыва (вторичное захоронение).

Подтверждение захоронения *insitu* и отсутствия его вторичности – задача, поставленная при установлении связи костеносных пород и реконструируемых по ним палеообстановок с биотопами, в которых обитали *Platynosaurus* (рис. 77). Для установления факта возможного переноса и перезахоронения костных остатков с попаданием их в осадки, не связанные с биотопами, привлекаются тафономические данные о характере захоронения (Янин, 1983). Одним из показателей длительности и дальности переноса может выступать такой показатель сохранности костных остатков, как окатанность. Однако здесь необходимо учитывать, что костные остатки могли длительное время пребывать в активной гидродинамической обстановке, подвергаясь абразии, при этом пространственного перемещения, как такового не происходило. В этом случае необходимы данные о количественном составе частей скелета, происходящих из одних и тех же вмещающих пород. Здесь важно учитывать количество парных элементов скелета, таких как покровные кости черепной крыши, ветви нижней челюсти, ключицы, кости передней и задней конечностей, подвздошные кости, плевроцентры. При полном отсутствии влияния различных внешних факторов, процентное соотношение парных элементов скелета составит 50/50. В водной обстановке с активной гидродинамикой будет происходить не только перемешивание элементов скелета от разных костяков, в особенности, сконцентрированных в одном месте, но и их перемещение относительно места гибели. В этом случае соотношение 50/50 будет меняться. Длительное пребывание костных остатков в активной гидродинамической обстановке, подразумевающее именно дальность сноса, отразится на более существенной разнице в соотношении лево- и правосторонних элементов скелета (Ульяхин, Новиков, 2020). Однако данная методика лучше всего применима для большого по численности изолированного материала, особенно плевроцентров, как наиболее многочисленных парных элементов скелета у рахитомов, таких как *Platynosaurus*. В этом случае статистические данные получатся с минимальной погрешностью и максимальной вероятностью неслучайного захоронения и не влияния на выборку условий раскопочных работ. Парные элементы посткrania *Platynosaurus* наилучшим образом представлены ключицами *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки. Из общего числа ключиц (18 экз.), левых элементов 8,

а правых – 10. При столько небольшой выборке, но с довольно небольшой разницей правых и левых ключиц, можно говорить об отсутствии переноса костных остатков от места гибели животных.

Установление вторичности захоронения возможно при выяснении генезиса костеносных отложений с применением литолого-фациального анализа, а также статистических данных по всем имеющимся частям скелета с учетом их типа сохранности, составу ориктоценоза. В частности, присутствие неокатанных костных остатков белых оттенков в терригенных отложениях (песчаники, гравелиты, конгломераты) руслового генезиса с приуроченностью их к средней части слоя, является наиболее вероятным свидетельством их вторичного захоронения (табл. 31).



Рис. 77. Положение скелета *P. stuckenbergi*, найденного на местонахождении Белебей (Башкортостан) (Конжукова, 1955б; Новожилов, 1955).

Копролиты из местонахождения Шихово-Чирки, потенциально относимые к *P. watsoni*, по типу сохранности без явных следов переноса и переотложения (нарушение целостности, окатывание сломов) и с признаками быстрого захоронения (отсутствие заметно выраженных следов бактериального поражения копроматрикса) имеют инситуное захоронение. Присутствие копролитов в костеносной породе совместно с черепными остатками (экз. ПИН № 161/48) свидетельствует о вероятной однофазности захоронения, что указывает на непосредственное нахождение *Platyrosaurus* в пределах бассейна седиментации (лагуны) на момент смерти.

Преобладание черепных и нижнечелюстных элементов *P. watsoni* в местонахождении может быть обусловлено особенностями захоронения следующего

характера. Находящееся в воде тело животного в процессе разложения раздувало за счет активного развития гнилостных газов. В результате это приводило к снижению удельного веса и всплытию трупа. В ходе продолжающегося разложения одной из первых от тела отделялась тяжелая голова. Поверхностное объедание мягких тканей различными падаледами могло способствовать достаточно быстрому отделению головы и ее быстрому погружению на дно с последующим захоронением. Оставшаяся часть тела в плавучем состоянии была способна переместиться под действием течения и в итоге захорониться в другом месте – пример захоронения посткрания в местонахождениях Большой Китяк-1, 2 (Ульяхин, 2022б). Отсутствие в местонахождении большинства посткраниальных элементов, за исключением плечевого пояса, по причине их возможного неокостеневания маловероятно, поскольку единичные элементы (гипо- и плевроцентры, невральные дуги, большая и малая берцовые кости) в суммарном наборе костных остатков *P. watsoni* присутствуют. Таким образом, залегание остатков рассматриваемого вида можно считать инситуальным.

На примере экз. ПИН № 161/45, представленным черепом, нижней челюстью и некоторыми элементами посткрания, о характере залегания и тафономических особенностях можно заключить следующее:

- 1) Учитывая размер черепа и посткраниальных элементов, все они, вероятнее всего, принадлежат одной особи.
- 2) Воздействие на костяк происходило на стадии неполной дезинтеграции скелета при отсутствии мягких тканей с отделением нижней челюсти от черепа, разделении покровных элементов плечевого пояса, разделении позвонков и позвонковых элементов с сохранением сочленений покровных элементов черепа и нижней челюсти.
- 3) Вероятнее всего, на дне происходила мацерация целого костяка (в блоке присутствуют как череп с фрагментом правой нижнечелюстной ветви, так и правая ключица, правый клейтрум, а также гипоцентр, плевроцентр и дермальные элементы брюшного панциря).
- 4) Смещение крупных элементов нижней челюсти и плечевого пояса происходило в передне-боковом направлении и в задне-боковом осевого скелета, в результате чего:
  - левая нижнечелюстная ветвь сместилась назад и вправо относительно черепа, заняв срединное положение у правого ушного края с ориентированием симфиза практически параллельно линии черепа.

- правая ключица сместилась также назад примерно на половину своей длины и немного влево, заняв положение на продолжении осевой линии черепа, при этом была перевернута с обращением переднего конца.

- гипоцентры, плевроцентры и ребро из предкрестцового отдела заметно сместились влево в сторону левого ушного края немного отделившись от него в боковом направлении.

С учетом положения элементов скелета друг относительно друга, захоронение тела происходило дорсальной стороной кверху. Принимая во внимание пункт 4, остатки тяготеют к подошве прослая известняка мощностью 5 см. С учетом подошвенного залегания остатков *P. watsoni*, захоронение произошло до начала формирования карбонатных илов. С учетом двух противоположно-направленных смещений элементов скелета относительно черепа, в водной среде происходило либо волновое воздействие, либо следует учитывать фактор падаеядства и нарушение положения костей.

Захоронение остатков *P. watsoni* из Шихово-Чирков происходило в достаточно мелководной обстановке, для которой предполагается минимальный уровень солености из-за удаленности от области, связываемой с открытым морским бассейном. Остатки тяготеют к границе литофациальной смены в начале цикла седиментации карбонатных илов вследствие повышения уровня солености, что и могло привести животных к массовой гибели.

Палеогистологические данные указывают на то, что *Platyrosaurus* в течение всей жизни испытывали экологический стресс, связанный отчасти с влиянием внутри биологических факторов, таких как конкуренция за пищевые ресурсы. Довольно часто выводы о трофических взаимодействиях ископаемых позвоночных основываются на косвенных данных, будь то следы на костях, оставленные зубами хищников, микроповреждения на самих зубах, ископаемые экскременты – копролиты. Целые скелеты, и уж тем более с непереваренным содержимым желудочно-кишечного тракта, попадают в ископаемую летопись крайне редко. Причиной тому являются «уникальные» обстоятельства, при которых хищник должен был погибнуть в момент, когда еще не успел переварить добычу или переварил, но частично. Также нужно учитывать, что особенности захоронения тел умерших организмов и их дальнейшие разложение и фоссилизация чаще всего происходили в условиях, которые препятствовали хорошему сохранению целостных скелетов и их отдельных элементов. Если все-таки было найдено ископаемое, прямо указывающее, на то, чем питалось животное при жизни, то реконструкция пищевых цепей обычно ограничивается вторым уровнем. В этом случае удастся узнать кто в паре «хищник-жертва» был непосредственно хищником, а кто непосредственно жертвой без

возможности установить, а был ли «хищник» из этой пары сам жертвой или «жертва» – хищником. Наиболее конкурентными для *Platyosaurus* в водном блоке хищных среднепермских тетрапод Восточной Европы были сопоставимые с ними по размеру *Melosauridae*. Так, остатки *Platyosaurus* достоверно известны в 16 ориктокомплексах, а *Melosauridae* – в 18, причем только в 7 из них установлено их совместное нахождение. Наблюдаемая зависимость – если из местонахождения известно много остатков *Platyosaurus*, то мало *Melosauridae*, и наоборот – может указывать на высокую конкуренцию этих архегозавроидов внутри водных биотопов (табл. 32).

Анализ совместной встречаемости остатков *Platyosaurus* и *Melosauridae* показал, что они примерно в равной степени связаны отложениями закрытых и полуоткрытых водоемов и русел рек. Совместная встречаемость *Platyosaurus* и *Melosauridae* в озерно-лагунных литофациях на примере местонахождений Большой Китяк-1, 2 показывает приуроченность данных форм к обитанию в закрытых пресных водоемах с длиной черепа, соответствующего средне- и крупноразмерным животным, но никак не мелкоразмерным. Совместная встречаемость *Platyosaurus* и *Melosauridae* в лагунных литофациях на примере местонахождения Шихово-Чирки показывает приуроченность данных форм к обитанию в полуоткрытом солоноватоводном водоеме с длиной черепа, соответствующего мелко-, средне- и крупноразмерным животным. Совместная встречаемость *Platyosaurus* и *Melosauridae* в русловых литофациях на примере местонахождений Малая Кинель, Камские Поляны, Голюшерма и Аксаково показывает приуроченность данных форм к обитанию в руслах рек с длиной черепа, соответствующего только средне- и крупноразмерным животным для *Platyosaurus*, и мелко-, средне- и крупноразмерным животным для *Melosauridae* (табл. 33).

В фаунистических комплексах средней перми *Platyosaurus* представляют гидробионтную группу экобиоморф среди тетрапод водного блока (Ивахненко, 2001). Совместно встречаемые с ними темноспондильные амфибии семейств *Archegosauridae*, *Melosauridae* и *Konzhukoviidae*, а также крупные терапсиды доминантного блока *Deuterosauridae* представляют все вместе консументов 3-го порядка, которые являлись наиболее крупными водными и охотящимися в воде формами. Другие гидробионты водного блока, растительоядные альгофаги *Leptogorphidae*, являлись консументами 2-го порядка. Так в ориктокомплексе местонахождения Большой Китяк-1 совместно с *P. stuckenbergi* присутствуют другие темноспондилы – гидробионты (крупные хищники) *Melosauridae*. В ориктокомплексе местонахождения Белебей водный блок представлен помимо *P. stuckenbergi* гидробионтами (крупные хищники) *Archegosauridae*

(*Bashkirosaurus cherdyncevi*). В местонахождении Шихово-Чирки вместе с *P. watsoni* присутствуют гидробионты (крупные хищники) *Melosauridae* (*Melosaurus platyrhinus*) и растительноядные альгофаги *Leptorophidae* (*Leptoropha talonophora*). В местонахождении Малая Кинель вместе с *P. vjuschkovi* присутствуют гидробионты (крупные хищники водного блока) *Melosauridae* (*Tryphosuchus kinelensis*), а также представители доминантного блока - крупные хищники *Deuterosauridae* (*Deuterosaurus* sp.). В ориктокомплексе местонахождения Камские Поляны помимо *Platyoposaurus* sp. известны гидробионты (крупные хищники) *Konzhukoviidae* (*Konzhukovia* cf. *tarda*). В местонахождении Голюшерма вместе с *Platyoposaurus* sp. присутствуют гидробионты (крупные хищники) *Melosauridae* (*Melosaurus compilatus*) и растительноядные альгофаги *Leptorophidae*. В местонахождении Аксаково совместно с *Platyoposaurus* sp. присутствуют гидробионты (крупные хищники) *Melosauridae*.

Совместно встречаемые с *Platyoposaurus* амфибионты представлены мелкими хищниками субдоминантного блока (консументы 2-го порядка), такими как темноспондильные амфибии семейства *Dissorophidae* (местонахождения Большой Китяк-1, Белебей – *Iratusaurus vorax*, Аксаково – *Kamacops* sp.). Также к субдоминантному блоку относятся мелкие хищники *Enosuchidae* (Большой Китяк-1, *Nyctiboetus kassini* – Шихово Чирки, *Enosuchus* cf. *breviceps* – Малая Кинель). Помимо прочего субдоминантный блок представлен нанофагами *Nycteroleteridae* (*Bashkyroleter bashkyriticus* - Белебей), фитофагами *Rhipaeosauridae* (*Rhipaeosaurus tricuspidentis* - Белебей). Доминантный блок (консументы 3-го порядка) представлен амфибионтами, среди которых известны фитофаги *Rhopalodontidae* (Большой Китяк-1, *Phthinosaurus borissiaki* – Белебей, Аксаково, *Parabradysaurus silantjevi* – Сурошный Овраг) растительноядные альгофаги *Estemmenosuchidae* (*Molybdopygus arcanus* – Большой Китяк-1) и крупные хищники *Syodontidae* (*Microsyodon orlovi* – Голюшерма, *Syodon* sp. – Малая Кинель).

Среди группы террабионтов, встречаемых совместно с *Platyoposaurus* в субдоминантном блоке (консументы 2-го порядка) присутствуют фитофаги *Bolosauridae* (Аксаково, *Belebey vegrandis* – Белебей), нанофаги *Captorhinidae* (*Gecatogomphius kavejevi* – Аксаково), а также мелкие хищники *Pristerognathidae* (*Porosteognathus* (?) sp. – Малая Кинель).

Реконструируя биоценотические связи (рис. 78), нельзя исключать, что молодые *Platyoposaurus* могли становиться жертвами не только более крупных особей *Archegosauridae*, *Melosauridae* и *Konzhukoviidae*, но и себе подобных. Каннибализм среди *Temnospondyli*, очевидно был не редким явлениям (Witzmann, 2009), что также не

является исключением на примере современных амфибий. При этом сами *Platyoposaurus* могли питаться мелкоразмерными особями представителей перечисленных семейств темноспондилов, а также взрослыми и молодыми растительноядными альгофагами *Leptorophidae*. В условиях водоемов переходной от морского бассейна к суше зоны мелкоразмерные *Platyoposaurus* могли становиться жертвами морских хищников, таких как акулы. Так среди хорошо сохранившихся скелетных остатков некрупного (до 50 см в длину) ксеноканта *Triodus sessilis* (экз. № УНС-Р 0682) из Германии в его области кишечника присутствовали кости двух темноспондильных амфибий (череп *Archegosaurus decheni* и практически полный скелет *Cheliderpeton latirostre*) (Kriwet et al., 2007). Череп *A. decheni*, близкородственного *Platyoposaurus*, с длиной всего 35 мм при максимально известной длине более 280 мм указывает на его принадлежность личиночной особи. Биотоп, в пределах которого совместно обитали акулы, темноспондильные амфибии и акантоды представлял собой в ранней перми озерный водоем Хумберг, периодически связывающийся с морским бассейном, что обеспечивало фаунистический обмен в течение довольно продолжительного периода времени. Считается, что уже в начале перми морские ксеноканты были неплохо адаптированы к обитанию в пресноводных условиях. Они заходили в озера не только спорадически во время охоты, но, судя по ископаемым остаткам яичных капсул в озерных отложениях, могли в них успешно размножаться даже тогда, когда связь озера с морем прекращалась. Несмотря на то, что нет прямых свидетельств того, что мелкоразмерные *Platyoposaurus* становились объектом охоты на них акул, гипотетически это можно допускать, учитывая характер занимаемых ими палеобиотопов. Как мелко-, так и среднеразмерные *Platyoposaurus* могли становиться жертвами крупных наземных *Deuterosauridae*, охотящихся в водной среде. Личинками *Platyoposaurus* могли питаться и хищники-амфибионты субдоминантного блока, такие как *Dissorophidae* и *Enosuchidae*, а также крупные хищники доминантного блока *Syodontidae*. Нельзя исключать, что *Platyoposaurus*, особенно их мертвые тела, оказавшиеся на берегу, могли вполне становиться пищей для мелких хищников-террабионтов субдоминантного блока, таких как *Priesterognathidae*.

Исходя из анализа непереваренных костных остатков, обнаруженных в копролитах *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки, этот вид однозначно питался рыбой (консументы 1-го порядка). Вероятно, ихтиокомплексы, представленные в основном *Palaeonisciformes*, и выделенные в ориктокомплексах с *Platyoposaurus* можно учитывать при реконструкции биоценологических связей. Мелкоразмерные особи *Platyoposaurus*, помимо доступной по размеру рыбы, могли питаться ракообразными. Из

местонахождения Сентяк известен копролит, находящийся в одном блоке породы с зубной костью *Platurosaurus* sp. По морфотипу он схож с копролитами, относимые в архегозавроиднам. В рассматриваемом копролите была обнаружена раковина конхостраки. Случаи питания некрупными тетраподами водного блока конхостраками известны. Так продуцентами копролитов выступали сеймуриаморфы рода *Microphon* (Сенников и др., 2020).



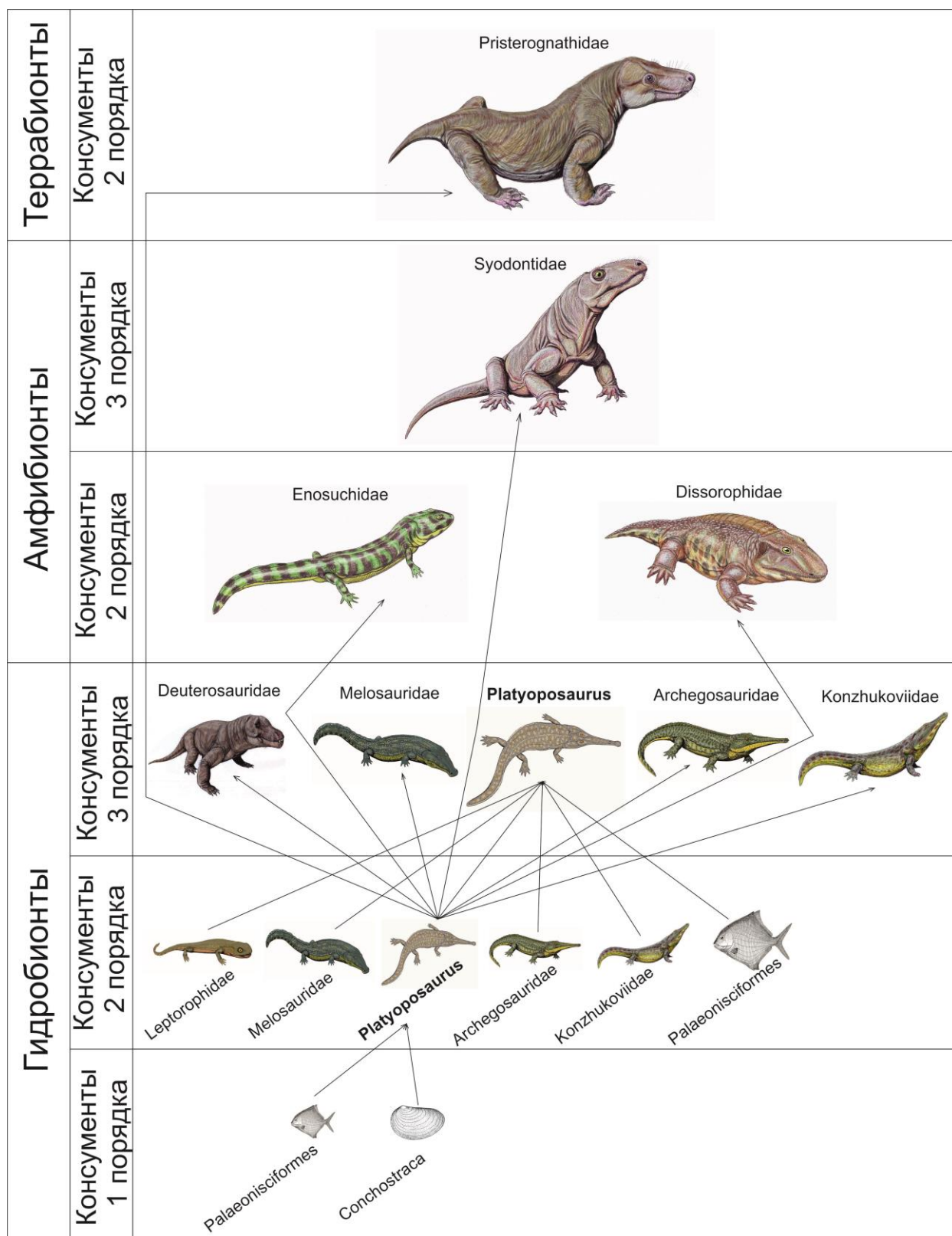


Рис. 78. Реконструкция биоценологических связей для *Platyoposaurus*.

**7.7. Общие выводы.** Исходя из суммарных по всем направлениям исследования палеоэкологических особенностей *Platyoposaurus*, результаты палеоэкологической матрицы (табл. 2) для не ювенильных *Platyoposaurus* из 37 выбранных признаков

следующие: 31 приходится на водный тип экологической адаптации, 34 – полуводный, 9 – наземный. Таким образом, для рассматриваемой формы более характерен полуводный тип экологической адаптации.

Характеристика для <i>Platyoposaurus</i>	Тип экологической адаптации		
	Водный	Полуводный	Наземный
<b>Особенности морфологии элементов скелета</b>			
Отношение длины передней и задней конечностей к длине тела от шейного отдела до тазового пояса			
Плохо окостеневающая подвздошная кость при неокостеневающих лобковой и седалишной костей			
Дорсальный отросток подвздошной кости узкий и относительно тонкий			
Хорошо окостеневающие элементы автоподия			
Хорошо окостеневающие элементы плечевого пояса (скапулокораконд, клейтрум)			
Плохо окостеневающие эпифизы плечевой и бедренной костей			
Высота гипоцентра относительно ширины			
Высота невральная дуги относительно высоты позвонка			
Развитость 4-ый трохантера			
Ориентация орбит			
Сейсмочувствительная система на покровных элементах черепа и нижней челюсти практически не развита			
Пинеальное отверстие и орбитальный край не имеют возвышения: тонкий дермальный покров без ороговевшего слоя			
Отсутствие режущего канта на клыках			
Диаметр коронки клыка к его длине			
Отсутствие в передней части черепа фантанели			

Отсутствие явных признаков наличия спинного остеодермального покрова			
Присутствие хорошо выраженных крючковидных отростков на ребрах			
Отсутствие гиобранхиальных окостенений: отсутствие жаберно-подъязычного аппарата			
Ушная вырезка не замкнута			
Озубление костей небного комплекса значительное			
Покровная скульптура без выраженных бугорков и прочих разрастаний			
Шагреновые поля на небе развиты очень хорошо			
Ушные вырезки узкие			
Остистый отросток занимает вертикальное положение			
Наличие хорошо развитого брюшного панциря в виде дермальных окостенений			
<b>Особенности микроанатомического строения и гистологии костей посткrania</b>			
Отсутствие кальцинированного хряща в диафизе бедренных костях и гипоцентрах			
Пористость			
Индекс CDI			
Индекс RBT			
<b>Копрологические особенности</b>			
Присутствие исключительно рыбьих остатков в копролитах			
<b>Тафономические особенности</b>			
Костные остатки не светлых и белых оттенков: захоронение в субаквальной обстановке			
Совместное нахождение с остатками <i>Platyosaurus</i> в местонахождениях копролитов без существенных следов бактериального поражения, изломов и окатывания: захоронение			

в пределах палеобиотопа			
Преобладание черепных и нижнечелюстных остатков в местонахождениях: захоронение в водной обстановке			
Частое совместное нахождение остатков <i>Platyosaurus</i> с остатками рыб в местонахождениях			
Захоронение половины черепов <i>P. watsoni</i> вентральной стороной кверху: постмортальное нарушение положения тела в водной обстановке			
<b>Литолого-фациальные особенности костеносных отложений</b>			
Присутствие костных остатков в отложениях озерно-лагунного (не береговые) генезиса			
Присутствие костных остатков в отложениях речного (руслового, пойменного) генезиса			

Табл. 2. Палеоэкологическая матрица для не ювенильных особей *Platyosaurus*.

Комплекс полученных данных позволяет говорить о *P. stuckenbergi*, как о достаточно подвижном водном хищнике, который при передвижении в большей степени использовал хвост, нежели конечности. *P. stuckenbergi* с возрастом, вероятно, мог изменять тип адаптации от постоянноводного образа жизни в сторону полуназемного, что разительно отличает его от неотенического *Dvinosaurus* – засадного хищника, не способного покидать водную среду. Для *P. watsoni*, видимо, был более характерным менее подвижный образ жизни и засадная стратегия охоты, в отличие от *P. stuckenbergi*. Также этот вид характеризует более развитая челюстная мускулатура и сильный укус.

В качестве биотопов для *Platyosaurus* примерно в равной степени выступали реки и озера, что очень схоже с *Archegosaurus*, и может указывать на значительную экологическую пластичность представителей *Archegosauridae* в целом. Скелетохронологические данные о количестве подсчитанных линий остановки роста (не менее 15) у *P. stuckenbergi* дают совершенно новое представление о возрасте и опровергают ранее высказанное предположение о нескольких сотнях лет жизни архегозавроидов.

Проведенное исследование позволило внести важные уточнения и новые дополнения в палеоэкологию не только *Platyosaurus*, но и всей группы архегозавроидов

в целом. О самих представителях исследуемого рода можно сказать, что они быстро росли и в начале своего развития были, скорее всего, исключительно водными. С возрастом животные могли спорадически выбираться на сушу, что объясняет отчасти, почему они предстают по литолого-тафономическим данным столь экологически пластичными, способными занимать различные биотопы от речных, до лагунно-озерных (озера связанные и несвязанные с лагунами) и лагунных (опресненные лагуны, связанные с реками). Возможность пребывать в различных местообитаниях может быть связана и конкуренцией за пищевые ресурсы с соразмерными *Melosauridae*. Последние были более консервативны в выборе мест для охоты и жизни. Несмотря на возможность спорадического пребывания на суше, *Platyoposaurus* охотились на свою добычу исключительно в водной среде, оставаясь преимущественно водными и при этом активно плавающими формами. Будучи специализированными рыбающими хищниками, они питались в основном *Palaeonisciformes*, но нельзя исключать питание прочими мелкоразмерными *Archegosauroides* с возможным каннибализмом, а также *Leptorophidae*.

Благодаря палеогистологическим данным, были отвергнуты некоторые из ранее высказанных идей, в частности по существенно завышенному индивидуальному возрасту архегозавроидов. *Platyoposaurus*, как, скорее всего, и другие представители надсемейства, жили первые десятки, а не сотни лет, что согласуется с длительностью жизни других неотенических темноспондилов.

Привлечение к исследованию дополнительных методик показало эффективность комплексного подхода для более точного установления палеоэкологических особенностей и, в частности, типа экологической адаптации, которая для темноспондилов на протяжении всей долгой истории развития этой группы вымерших амфибий была различной.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования удалось установить, что диапазон вариабельности по числу вариаций того или иного морфологического признака для разноразмерных черепов *P. watsoni* может значительно различаться (до 6) и в большей степени характерен для орбитальной области: форма орбит и топография контактов покровных элементов, формирующих орбиту. Число вариаций признаков для соразмерных черепов (до 4) также находит различия и в большей степени характерно для вздутий на чешуйчатой кости и озубления поперечной кости неба. Степень вариабельности при этом не является постоянной в размерной последовательности с учетом каждой из выбранных пяти онтогенетических стадий. Она не находит прямой зависимости от размера черепа. Несмотря на то, что на поздних стадиях онтогенеза у современных амфибий увеличивается выраженность половых различий, на примере *P. watsoni* выявленная индивидуальная изменчивость и степень ее возрастной вариабельности не позволяют установить какие-либо половые признаки.

Изменение плотности развитых на небе черепа шагреневых полей у *P. watsoni* по мере увеличения размера менялось неравномерно – в заднепереднем направлении. Одновременно в пределах областей уплотнения шагрени происходило усиление костей черепа за счет утолщения костных стенок, уменьшения перегиба в основании преорбитальной зоны и образования дополнительных усилительных структур. Все это свидетельствует об увеличении нагрузки на роstralную часть черепа, которая удлинялась по мере увеличения размера сильнее, чем орбитальная и посторбитальная зоны. Возрастающая частота использования передней части морды в процессе захвата и удержания добычи при помощи хорошо развитой шагрени в сочетании с дифференцированными по размеру зубами уменьшала вероятность повреждений из-за возросшего сопротивления к прикладываемой нагрузке.

Впервые проведенные для Archegosauridae микроанатомический и гистологический анализы разноразмерных посткраниальных элементов скелета *P. stuckenbergi* выявили по результатам ряд возрастных различий в строении костного матрикса. В частности, подсчет линий остановок роста (LAGs) при рассмотрении скелетохронологии позволил с большой достоверностью говорить о минимальном возрасте животных на момент смерти. Отсутствие кальцинированного хряща в бедренных костях и гипоцентрах у наиболее мелкогабаритных экземпляров указывает на неестественно раннюю, по сравнению с другими водными, полуводными и даже наземными Temnospondyli, оксификацию. Строение костного матрикса исследованных элементов скелета *P. stuckenbergi* заметно

отличается от неотенического постоянноводного *D. campbelli*, как засадного придонного хищника. Для *Platyoposaurus* по гистологическим данным был более вероятен полуводный и достаточно подвижный образ жизни.

Привлечение к исследованию дополнительных методик показало эффективность комплексного подхода для более точного установления палеоэкологических особенностей, и в частности типа экологической адаптации. Исследования позволили внести важные уточнения и существенно дополнить представления об экологических особенностях как *Platyoposaurus*, так и *Archegosauroida* в целом. Удалось установить, что *Platyoposaurus* были активно плавающими и специализированными рыбоядными хищниками с, вероятнее всего, характерным для них полуводным типом экологической адаптации при высокой экологической пластичности. По сравнению с известными *Archegosauridae*, которые достоверно обитали в речных и озерных обстановках, *Platyoposaurus* часто занимали палеобиотопы переходных между морским бассейном и континентом зон с характерными озерно-лагунными водоемами с переменным режимом. При этом для *Platyoposaurus* установлена смена палеобиотопов в процессе индивидуального развития с относительно спокойной гидродинамикой (озерно-лагунные водоемы) на реки с более активной гидродинамикой при сохранении прежних мест обитания.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Амалицкий В.П.* Dvinosauridae (Северо-Двинские раскопки проф. В.П. Амалицкого, в. 1). Петроград, 1921. 20 с.
2. *Бакаев А.С., Голубев В.К., Буланов В.В., Мороз В.П., Морозова А.А.* Фауна позвоночных местонахождения Аксаково (средняя пермь, Самарская область) // LXIV сессия палеонтологического общества. Санкт-Петербург, 2-6 апреля 2018 г. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. 2018. С. 173-174.
3. *Борхвардт В.Г.* Строение и развитие позвоночника бесхвостых земноводных // Зоологический журнал. 1975. Т. 54, № 1. С. 68-79.
4. *Борхвардт В.Г.* Морфогенез и эволюция осевого скелета. Л., 1982. 144 с.
5. *Буланов В.В.* Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // В сб.: Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 394-415.
6. *Быстров А.П.* Некоторые данные о скульптуре и росте накладных костей черепа стегоцефалов. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1935. Т. 15, № 4, с. 583-609.
7. *Быстров Б.П., Ефремов И.А.* *Venthosuchus suchkini* Efr. – лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги. // Труды Палеонтологического института АН СССР. 1940. Т. 10. Вып. 1. 152 с.
8. *Быстров А.П.* Гидрофильные и ксерофильные лабиринтодонты // Acta Zoologica, Стокгольм, A.Bonniers forlag. 1947. Т. 28. № 1. С. 137-164.
9. *Быстров А.П.* микроструктура панциря бесчелюстных позвоночных силура и девона. - В книге: Памяти академика Л.С.Берга. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955. С. 472-523.
10. *Быстров А.П.* Стегоцефалы как показатели климата. Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат. 1957. С. 147–153 (Тр. I сессии Всес. палеонтол. о-ва 24-28 января 1955 г.).
11. *Васильева А.Б.* Зубная система амфибий: Онтогенез и эволюция: дис. кандидат биологических наук: 03.00.08 - Зоология. Москва, 1999. 198 с.
12. *Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О.* Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: КМК, 2018. 471 с.
13. *Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. Издание 2, 2004. 432 с.



14. *Вьюшков Б.П.* О фауне верхнепермских наземных позвоночных с реки Малая Кинель. М.: изд-во АН СССР. 1955. 177 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 49).
15. *Гартман-Вейнберг А.П.* *Melosaurus uralensis* Н. von Meyer - верхнепермский архегозавроид // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1939. Т. 5. С. 7-20
16. Геологические памятники природы Республики Татарстан /под ред. И.А. Ларочкиной, В.В. Силантьев. Казань: Акварель-Арт, 2007. 296 с.
17. Геологические памятники природы России. М., Лориен, 1998. 200 с.
18. *Голубев В.К.* Род *Melosaurus* и его стратиграфическое значение // Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Тезисы докладов совещания. М.: ПИН РАН, 1992. С. 2-3.
19. *Голубев В.К.* Наземные позвоночные // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 381–389.
20. *Голубев В.К.* Узкопанцирные хрониозухии (*Amphibia, Anthracosauromorpha*) поздней перми Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 1998. № 3. С. 64-73.
21. *Голубев В.К., Буланов В.В., Мороз В.П., Морозова А.А.* Первая находка тетрапод в пермских отложениях Самарской области (Россия) // *Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2017*. Казань, 19-23 сентября 2017 г. Тезисы докладов. Казань. 2017. С. 63-64.
22. *Гоманьков А.В., Голубев В.К., Есин Д.Н., Силантьев В.В., Шелехова М.Н.* Палеонтологическая характеристика верхнепермских отложений местонахождения Шихово-Чирки (бассейн р. Вятка) // Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 1993. Вып. 2. С. 93-96.
23. *Губин Ю.М.* Новый платипозаврид из Башкирии // Палеонтологический журнал. 1981а. № 2. С. 141–143.
24. *Губин Ю.М.* Ревизия архегозаврид // Бюллетень МОИП. Отделение Геология. 1981б. Т.56, вып.4. С.111.
25. *Губин Ю.М.* Первые эриопиды из перми Восточно-Европейской платформы // Палеонтологический журнал. 1983. № 4. С. 110-114.
26. *Губин Ю.М.* О систематическом положении интазухид // Палеонтологический журнал. 1984. № 2. С. 118-120.

27. *Губин Ю.М.* Новые данные об архегозавроидах Восточно-Европейской платформы // Палеонтологический журнал. 1986. № 2. С. 75–80.
28. *Губин Ю.М.* Морфологическая эволюция архегозавроидов (амфибий) // Бюллетень МОИП. Отделение Геология. 1986. Т.61, вып.2. С.142.
29. *Губин Ю.М.* О фауне наземных позвоночных медистых песчаников (Оренбургская обл., Каргалинские рудники) // Палеонтологический журнал. 1988. № 3. С. 116–120.
30. *Губин Ю.М.* О систематическом положении лабиринтодонтов из местонахождения Малая Кинель // Палеонтологический журнал. 1989. № 4. С. 116–120.
31. *Губин Ю.М.* Пермские архегозавроидные амфибии СССР. М.: Наука, 1991. 140 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 249).
32. *Губин Ю.М.* Новый двинозавр (*Amphibia: Temnospondyli*) из верхнетатарских отложений Среднего Поволжья // Палеонтологический журнал. 2004. № 2. С. 72–80.
33. *Дзержинский Ф.Я.* Сравнительная анатомия позвоночных животных: Учебник для студентов вузов - 2-е издание. М.: Аспект Пресс, 2005. 304 с.
34. *Ефремов И.А.* Остатки стегоцефалов с р. Камы. // Тр. Геол. муз. АН СССР, 1930. Т. 6, стр. 173-179.
35. *Ефремов И.А.* Местонахождения пермских наземных позвоночных в медистых песчаниках юго-западного Приуралья // Известия АН, отделение физико-математических наук, 1931. Т. XII. № 5. С. 691–704.
36. *Ефремов И.А.* Материалы по пермо-триасовым лабиринтодонтам. М.: Изд-во АН СССР, 1932. С. 57 - 67 (Труды Палеозоологического института АН СССР. Т. 1).
37. *Ефремов И.А.* О лабиринтодонтах СССР: Пермские лабиринтодонты из б. Вятской Губернии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 159-164 (Труды Палеозоологического института АН СССР. Т. 2).
38. *Ефремов И.А.* О лабиринтодонтах СССР. IV. Заметки об утерянных формах *Zygosaurus lucius* Eichwald и *Chalcosaurus rossicus* Meyer. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937а. С. 18–27 (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 8).
39. *Ефремов И.А.* О некоторых конгломератах костеносной пермской толщи медистых песчаников Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1937б. С. 39 – 43 (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 8).

40. *Ефремов И.А.* Предварительные описания новых форм пермской триасовой фауны наземных позвоночных СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 140 с. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 10, вып. 2).
41. *Ефремов И.А.* Краткий обзор фауны пермских и триасовых Tetrapoda СССР. Советская геология. 1941. № 5, С.96-103.
42. *Ефремов И.А.* К вопросам стратиграфии верхнепермских отложений СССР по наземным позвоночным//Известия АН СССР. Серия Геология. 1944. № 6. С.52-60.
43. *Ефремов И.А.* Тафономия и геологическая летопись. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Труды Палеонтологического института АН СССР; Т. 24).
44. *Ефремов И.А.* Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 416. (Труды Палеонтологического института АН СССР; Т. 54).
45. *Ефремов И.А., Вьюшков Б.П.* Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 186 с. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 46).
46. *Иванов А.В., Яшков И.А., Снакин В.В., Новиков И.В., Ульяхин А.В., Дорошко Т.В.* «Маршрутами Оренбургской физической экспедиции И.И.Лепехина по Поволжью и Приуралью в музейном пространстве» – проект выставки к 280-летию со дня рождения выдающегося ученого и путешественника // Ежегодная Всероссийская научная конференция с международным участием «Наука в вузовском музее» к 70-летию со дня основания Музея землеведения. Сборник научных материалов. Москва, 17-19 ноября 2020 г. Москва. 2020. С. 68-70 (0,19 п.л., личный вклад – 16,7%).
47. *Иванов А.В., Наугольных С.В., Новиков И.В., Ульяхин А.В.* Ориктоценоз медистых песчаников Оренбургского Приуралья (бассейн реки Каргалки): тафономические, палеоэкологические и геохимические особенности // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева / Под ред. А.В. Васильева, И.В. Новикова, А.В. Иванова, В.П. Морова и А.И. Файзулина. – Москва – Самара – Тольятти: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН – Институт географии РАН – СамГТУ, 2021. С. 56-58 (0,37 п.л., личный вклад – 25%).

48. *Ивахненко М.Ф.* Новые примитивные терапсиды из перми Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 1995. № 4. С. 110–119.
49. *Ивахненко М.Ф.* Примитивные аномодонты-венюковии поздней перми Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 1996. № 4. С. 77-84.
50. *Ивахненко М.Ф.* Новые позднепермские никтеролетеры Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 1997. № 5. С. 114-120.
51. *Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Наука, 1997. 216 с. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 268).
52. *Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Гос. учр. Культуры “Пермский областной краеведческий музей”, 2001. 200 с. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 283).
53. *Ивахненко М.Ф.* Эволюция позднепалеозойских тетрапод как эволюция их биоморф / ред. С. В. Рожнов. – Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 373-393.
54. *Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П., Чудинов П.К., Шишкин М.А.* Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР. Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С.72-92.
55. *Коваленко Е.Е.* О сочленении тел позвонков травяной лягушки *Rana temporaria* // Вопросы герпетологии: автореферат доклада Пятой Всесоюзной герпетологической конференции. Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1981. С. 65 - 66.
56. *Коваленко Е.Е.* Особенности строения позвоночника у личинок травяной лягушки при высокой плотности развития // Вопросы герпетологии: автореферат доклада Шестой Всесоюзной герпетологической конференции Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1985. С. 97 - 98.
57. *Коваленко Е.Е.* Анализ изменчивости крестца *Anura*. 1. Метод анализа изменчивости крестца бесхвостых амфибий // Зоологический журнал. 1996а. Т. 75.№ 1. С. 52 - 66.
58. *Коваленко Е.Е.* Анализ изменчивости крестца *Anura*. 2. Изменчивости крестца у представителей рода *Rana* // Зоологический журнал. 1996б. Т. 75.№ 2. С. 222 - 236.
59. *Коваленко Е.Е.* Массовые аномалии конечностей у бесхвостых амфибий // Журнал общей биологии. 2000. Т. 61. № 4. С. 412 - 427.

60. Коваленко Е.Е., Данилов И.Г. Разнообразие крестцово-уростильного отдела в семействе Bufonidae (Amphibia, Anura). 1. Фактическое разнообразие крестца у буфонид // Зоологический журнал. 2006. Т. 85. № 4. С. 500 - 516.
61. Коваленко Е.Е., Кружкова Ю.И. Индивидуальная изменчивость развития серой жабы *Bufo bufo* (Anura, Bufonidae). 2. Диагностические признаки осевого скелета // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 4. С. 249 - 264.
62. Конжукова Е.Д. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955а. С. 8-58. (Труды Палеонтологического института АН СССР; Т. 49).
63. Конжукова Е.Д. *Platyops stuckenbergi* Trautsch. – архегозавроидный лабиринтодонт нижних зон верхней перми Приуралья. В: Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955б. С. 89-127. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 49).
64. Конжукова Е.Д. Старческая особь мелозавра из верхней перми р. Вятка // Палеонтологический журнал. 1964а. № 4. С. 122–126.
65. Конжукова Е.Д. Надсемейство Archegosauroidea // Основы палеонтологии: Земноводные и пресмыкающиеся. Птицы. М.: Наука, 1964б. С. 72-74.
66. Кузнецов В.Г. Литология. М.: Недра-Бизнесцентр, 2007. 511 с.
67. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных. М.: Мир, 1992. Т. 1. 280 с.
68. Лепехин И. Дневные записки путешествия по разным провинциям Российского государства, ч. I (1768—1769 гг. ) и ч. II (1770). Издательство Академии Наук. СПб.
69. Малютин В.Л. Отчет по разведке медистых песчаников Каргалинских рудников, произведенной Оренбургской (Каргалинской) геологоразведочной партией в 1931 г. // ЮУГУ, 1931. 70 с.
70. Малютин В.Л. Геологическое строение и генезис медистых песчаников Каргалинских и других рудников Западного Приуралья. Рукопись // Фонды Оренбургского геологического управления, 1946. 53 с.
71. Миртова А.В., Дмитриев П.В. Гидрогеологический очерк «Геология Татарской АССР» и прилегающей территории в пределах 109-го листа. Часть 2. М, 1939. 103 с.
72. Мусихин Г.Д. Палеонтологическая изученность Каргалинских рудников // Вопросы степеведения. Оренбург (Печатный дом Димур). 1999. С. 71-75.

73. *Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели: Учебное пособие. М.: КомКнига, 2005. 519 с.
74. *Наугольных С.В.* Палеоэкологический палимпсест // Природа. 2011. № 2. С. 69-75.
75. *Нечаев А.В.* Геологические исследования в области 130-го листа десятиверстной карты Европейской России. Известия Геологического комитета, 1902. Т. XXI, № 1.
76. *Никитин В.Б.* К морфологии посткраниального скелета *Dvinosaurus* (Amphibia, Temnospondyli). 1. Структурное разнообразие передней конечности // Палеонтологический журнал. 1995. № 3. С. 76-85.
77. *Новиков И.В.* Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: Издательство РАН, 2018. 358 с. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 296).
78. *Новиков И.В., Сенников А.Г., Ульяхин А.В., Зенина Ю.В., Малышев А.А., Гунчин Р.А.* Раннетриасовое местонахождение Переволоцкое (Оренбургская область): состав ориктоценоза, датировка и тафономия // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Всероссийская научная конференция, посвященная памяти профессора В.Г. Очева. Сборник научных материалов. Москва-Самара-Тольятти, 2020. С. 48-50 (0,19 п.л., личный вклад – 16,7%).
79. *Новиков И.В., Ульяхин А.В., Силантьев В.В.* Ранее не известный образец темноспондильной амфибии *Parotosuchus bogdoanus* (Woodward, 1932) из нижнего триаса Восточной Европы // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2021. Т. 163. Кн. 4. С. 581-590.
80. *Новиков И.В., Сенников А.Г., Ульяхин А.В.* Первая находка рептилий в прибрежно-морском нижнем триасе горы Большое Богдо (Прикаспийская впадина) // Палеонтологический журнал. 2022. №11. С. 111-118.
81. *Новожилов Н.И.* Об остатках амфибий из пермских медистых песчаников Каргалинских рудников Западного Приуралья // Изв. АН СССР. Отд. геол. 1940. №1. С. 420-425.
82. *Новожилов Н.И.* Белебеевское местонахождение пермских Tetrapoda // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. М. Изд-во АН СССР, 1955. С. 190-200. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 49).
83. *Орлов А.Н.* Математический метод исследования позвоночных // Палеонт. журн. 1990. №2. С.112-118.

84. Орлов Ю.А. Хищные дейноцефалы фауны Ишеева (титанозухи). М.: Изд-во АН СССР, 1958. 114 с. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 72).
85. Основы палеонтологии: справочник палеонтологов и геологов СССР. Т. 11. М.: Госгеолтехиздат, 1964. 623 с.
86. Очев В. Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во СГУ, 1966. 184 с.
87. Очев В.Г., Янин Б.Т., Барсков И.С. Методическое руководство по тафономии позвоночных организмов. М.: Изд-во МГУ, 1994. 143 с.
88. Поляков К.Б. Пути развития Оренбургской горной промышленности. Оренбург, 1928. С. 11–17.
89. Попов И.Ю. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эволюции. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. 207 с.
90. Песков В.Н., Петренко Н.А. Половые различия в морфометрии зеленых (*Pelophylax*) и бурых (*Rana*) лягушек (*Ranidae*, *Amphibia*) // Труды Украинского герпетологического общества. 2014. № 5. С. 90–104.
91. Рябинин А. Об остатках стегоцефалов из Каргалинских рудников Оренбургской губ. // Записки Санкт-Петербургского Минералогического общества. 1911. Т. 30, № 1, стр. 25-37.
92. Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтологический журнал. 2017. № 6. С. 30–41.
93. Сенников А.Г., Шишкин М.А., Алифанов В.Р., Буланов В.В., Вислобокова И.А., Власов А.Г., Голубев В.К., Карху А.А., Курзанов С.М., Куркин А.А., Лебедев О.А., Морковин Б.И., Новиков И.В., Раутиан А.С., Суханов В.Б., Сыромятникова Е.В., Терещенко В.С., Туманова Т.А., Тюваев А.Г., Ульяхин А.В. Памяти Юрия Михайловича Губина (1950–2018) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел геологический. М.: Изд-во Московского университета. 2019. Том 94, № 4. С. 85-87.
94. Силантьев В.В. Органический мир казанского века на Восточно-Европейской платформе // Сборник научных трудов Международного симпозиума «Эволюция органического мира. Эволюция биот». Томск, 2001. С.732-737.
95. Силантьев В.В. Пермские неморские двустворчатые моллюски Восточно-Европейской платформы: стратиграфическое распространение и корреляция // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. 2016. Т. 91. № 1. С. 50–66.

96. Стратотипический разрез татарского яруса на реке Вятке. М.: ГЕОС, 2001. 140 с. (Труды ГИН РАН. Вып. 532).
97. *Стародубцева И.А., Новиков И.В.* История геологического и палеонтологического изучения горы Большое Богдо // Известия ВУЗов. Геология и разведка. 2018. № 2. С. 65–72.
98. *Татаринов Л.П.* Териодонты СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1974. 240 с. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 143).
99. Теория и опыт тафономии. Изд-во Саратовского университета, Саратов, 1989. 164 с.
100. *Твердохлебова Г.И.* Каталог местонахождений тетрапод верхней перми Южного Приуралья и юго-востока Русской платформы. Саратов: Изд-во СГУ, 1976. 88 с.
101. *Твердохлебова Г.И.* Роль тафономического анализа при реконструкции пространственной дифференциации сообществ позднепермских тетрапод востока Европейской части СССР // Материалы по методам тафономических исследований. Саратов, 1992. С. 128-136.
102. *Тихонович Н.Н.* Материалы по организации экспедиции / Горн. отд. Оренб. казачьего войска. Оренбург: Войсковая типография, 1918. 67 с. (Отчеты горно-развед. экспедиции по учету минеральных богатств).
103. *Ульяхин А.В.* Морфологические и тафономические особенности двинозавра (Amphibia: Temnospondyli) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область. Магистерская дипломная работа. М., 2019. 72 с.
104. *Ульяхин А.В., Новиков И.В.* Тафономия реперных среднепермских-раннетриасовых местонахождений тетрапод Восточно-Европейской платформы. Статья 1. Местонахождение Переволоцкое (фауна Turilakosaurus) // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2020. Т. 162. Кн. 2. С. 218-227. RSCI (0,62 п.л., личный вклад – 50%, импакт-фактор РИНЦ – 0,511).
105. *Ульяхин А.В., Скучас П.П., Сабуров П.Г.* Гистология Dvinosaurus campbelli (Temnospondyli, Dvinosauria) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область // Палеонтологический журнал. 2020. № 6. С. 74-82. RSCI (1 п.л., личный вклад – 33,3%, импакт-фактор РИНЦ – 0,807).
106. *Ульяхин А.В.* Изменчивость покровных элементов плечевого пояса Platyrosaurus (Temnospondyli, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки.



2021. Т. 163. Кн. 2. С. 238-250. RSCI (0,81 п.л., личный вклад – 100%, импакт-фактор РИНЦ – 0,511).
107. **Ульяхин А.В., Скучас П.П., Сабуров П.Г.** Возрастная изменчивость в гистологическом строении посткраниальных элементов *Platyoposaurus stuckenbergi* (Temnospondyli, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 2021. № 3. С. 70-82. RSCI (1,5 п.л., личный вклад – 33,3%, импакт-фактор РИНЦ – 0,807).
108. **Ульяхин А.В.** Литофации костеносных отложений с фауной *Platyoposaurus* (Amphibia, Temnospondyli) средней перми Восточной Европы // XI Всероссийская географическая научно-практическая конференция с международным участием «Трещниковские чтения-2022» (14-15 апреля 2022 г.). Сборник научных материалов. Ульяновск, 2022а. С. 285-286.
109. **Ульяхин А.В.** Об образе жизни пермского *Platyoposaurus* // Природа. 2022б. №1. С.39-50. RSCI (1,5 п.л., личный вклад – 100%, импакт-фактор РИНЦ – 0,218).
110. **Ульяхин А.В., Новиков И.В., Иванов А.В., Габдуллин Р.Р.** Палеогеографические условия формирования богдинской свиты (нижний триас, Прикаспийская синеклиза) // Вестник Московского университета. Серия 4. Геология. 2022. № 5. С. 78-89.
111. **Чайковский Ю.В.** Эволюция. М., 2003. 472 с.
112. **Чепиков К.Р.** К вопросу о расчленении верхнепермских красноцветов по фауне Tetrapoda // Известия АН СССР, серия Геология. 1946. № 4.
113. **Черных Е.Н., Исто К.Дж.** Начало эксплуатации Каргалов: радиоуглеродные даты // РА. 2002. №2. С. 45–55.
114. **Чудинов П.К.** Котилозавры из верхнепермских красноцветных отложений Приуралья. Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР. М.: Изд-ко АН СССР, 1957. С. 19-88. (Труды Палеонтологического института РАН. Т. 68).
115. **Чудинов П.К.** Ранние терапсиды. М.: Наука, 1983. 229 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 202).
116. **Чудинов П.К.** Наземные позвоночные и ярусное деление верхней перми // Материалы по геологии востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казанского университета, 1987. С. 54–73.
117. **Шишкин М.А.** Новый триасовый трематозаврид *Inflectosaurus amplius* // Палеонтологический журнал. 1960б. № 2. С. 130-148.

118. *Шишкин М.А.* Плагיוзавры в триасе СССР // Палеонтологический журнал. 1967. № 1. С. 92-99.
119. *Шишкин М.А.* Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 137).
120. *Шишкин М.А.* Эволюция древних амфибий. М.: Наука, 1987. 142 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 225).
121. *Шишкин М.А.* Эволюция шейных позвонков у темносpondильных амфибий и дифференциация ранних тетрапод // Палеонтологический журнал. 2000. Т. 34. No 5. С. 62-74.
122. *Шишкин М.А.* О реликтах палеозойских архегозавроидов (*Amphibia*, *Temnospondyli*) в триасе Евразии // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. IV Всероссийская конференция, г. Москва, 4–5 апреля 2002 г.: тезисы докладов. М.: ПИН РАН, 2002. С. 99.
123. *Шишкин М.А.* Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи // Палеонтологический журнал. 2012. № 4. С.3–15
124. *Юнкер Т., Хосфельд У.* Открытие эволюции: Революционная теория и ее история. СПб: Издательство СПбГУ, 2007. 217 с.
125. *Янин Б.Т.* Основы тафономии. М.: Недра, 1983. 184 с.
126. *Antczak M., Bodzioch A.* Diversity of fish scales in Late Triassic deposits oKrasiejów (SW Poland) // *Paleontological Research*. 2018. V. 22. N. 1. P. 91–100.
127. *Barberena M.C., Daemon R.F.* A primeira ocorrência de *Amphibia* (*Labyrinthodontia*) na Formação Rio do Rasto, implicações geocronológicas e estratigráficas// In: congresso brasileiro de geologia. 1974. V. 27. p. 251–261.
128. *Barberena M.C.* *Australerpeton cosgriffi*, n.g., n.sp., a Late Permian rhinesuchoid amphibian from Brazil // *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 1998. V. 70. P. 125–137.
129. *Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N.* The age of dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge University Press, 2003. 696 p.
130. *Bosnyk K.A., Milner A.C.* Order *Nectridea* Miall 1875. In: Wellnhofer P, ed. *Handbuch der paläoherpetologie*, 1. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 1998. P. 73–131.

131. *Botha J., Chinsamy A.* Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2004. V. 49. P. 619–627.
132. *Boy J.A.* Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (höchstes Karbon-Perm). 1. *Scleurocephalus* // *Paläontologische Zeitschrift*. 1988. V. 62. P. 107–132.
133. *Boy J.A.* Über einige Vertreter der Eryopoidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (höchstes Karbon-Perm). 3. *Onchiodon* // *Paläontologische Zeitschrift*. 1990. V. 64. P. 287–312.
134. *Boy J.* Über einige Vertreter der Eryopidea (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (höchstes Karbon-Perm). 4. *Cheliderpeton latirostre* // *Palaeontol. Z.* V. 67. P. 123–143.
135. *Broili F.* Ein Stegocephalenrest aus dem Hauptmuschelkalk von Poppenlauer (Unterfranken) // *Zeitschrift Mineralogie, Geologie, Paläontologie*. 1927. P. 18-21.
136. *Browne R.K., Li H., Wang Z., Okada S., Hime P., McMillan A., Wu M., Diaz R., McGinnity D., Briggler J.T.* The giant salamanders (Cryptobranchidae): Part B. Biogeography, ecology and reproduction. // *Amphibian and Reptile Conservation*. 2014. V. 5. P. 30–50.
137. *Bulog B., Schlegel P.* Biology and functional morphology of *Proteus anguinus* (Amphibia, Caudata) // *Pflügers Archiv*. 2000. V. 439. P. 165–167.
138. *Burmeister H.* Die Labyrinthodonten aus dem Saarbrucker Steinkohlengebirge. Georg Reimer, Berlin, 1850. 74 p.
139. *Bybee P.J., Lee A.H., Lamm E.T.* Sizing the Jurassic theropod dinosaur *Allosaurus*: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs // *Journal of Morphology*. 2006. V. 267. N. 3. P. 347–359.
140. *Bystrow A.P.* Morphologische Untersuchungen der Deckknochenschädel der Wirbeltiere: Schädel der Stegocephalen // *Acta Zoologica*. 1935, V. 16, P. 65–77.
141. *Bystrow A.P.* Zahnstruktur der Labyrinthodonten // *Acta Zoologica*. 1938. V. 19. P. 387–425.
142. *Carroll R.L.* *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Co., New York, 1988. 698 p.

143. *Carter A.M., Hsieh S.T., Dodson P., Sallan L.* Early amphibians evolved distinct vertebrae for habitat invasions // PLOS ONE. 2021. V. 16 N 6. e0251983.
144. *Case E.C.* Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North America // Carnegie Institute Publications. 1911. V. 146. P. 1-179
145. *Chinsamy A.* Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda) // Palaeontologia Africana. 1990. V. 27. P. 77–82.
146. *Chinsamy A., Hillenius W.* Dinosaur physiology. In: Weishampel D, Dodson P, Osmolska H. editors. The Dinosauria, 2nd ed. Berkeley: University of California Press. 2004. P. 643–659.
147. *Cleuren J., De Vree F.* Feeding in Crocodylians. In K. Schwenk (ed.), Feeding: Form, Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrates. Academic Press, San Diego, California, 2000. P. 337–358.
148. *Coldiron R.W.* Possible functions of ornament in labyrinthodont amphibians // Occasional Papers of the Museum of Natural History of Lawrence. 1974 V. 33 .P. 1–19.
149. *Corroy M.G.* Les vertebres du Trias de Lorraine et le Trias Lorrain // Annales de Paléontologie. 1928. V. 27. P. 83-136.
150. *Cox C.B., Smith D.G.* A review of the Triassic vertebrate faunas of Svalbard // Geological Magazine. 1973. V. 110. P. 405–418.
151. *Damiani R.* A giant skull of the temnospondyl *Xenotosuchus africanus* from the Middle Triassic of South Africa and its ontogenetic implications // Acta Palaeontologica Polonica. 2008. V. 53. N 1. P. 75–84.
152. *Danto M., Witzmann F., Pierce S.E., Fröbisch N.B.* Intercentrum versus pleurocentrum growth in early tetrapods: A paleohistological approach // Journal of Morphology. 2017. P. 1–22.
153. *de Buffrénil V, Mazin J.M.* Bone histology of the Ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation // Paleobiology. 1990. V. 16. P. 435–447
154. *De Mar R.* The Permian labyrinthodont amphibian *Dissorophus multicinctus*, and adaptations and phylogeny of the family Dissorophidae // Journal of Paleontology. 1968. V. 42. P. 1210–1242.
155. *Dias E.V., Barberena M.C.* A temnospondyl amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil // Anais da Academia Brasileira de Ciências. 2001. V. 73. N. 1. P. 136-143.
156. *Dias, E.V., Schultz C.L.* The first Paleozoic temnospondyl postcranial skeleton from South America // Revista Brasileira de Paleontologia. 2003. V. 6. P. 29–42.

157. *Efremov I.A.* Benthosaurus sushkini, ein neuer Labyrinthodont der permotriassischen Ablagerungen der Sharschenga Flusses // Bulletin Academia Science USSR. 1929. № 8. P. 757-770.
158. *Eiehwald E.D.* Lethaea Rossica ou Paleontologie de la Russie. Vol. 1. Ancienne periode. Stuttgart, 1860. 1657 p.
159. *Eltink E., Langer M.C.* A new specimen of the temnospondyl Australerpeton cosgriffi from the Late Permian of Brazil (Rio do Rasto Formation, Paraná Basin): comparative anatomy and phylogenetic relationships // Journal of Vertebrate Paleontology. 2014. V. 34. N. 3. P. 524-538.
160. *Eltink E., Dias E.V., Dias-da-Silva S., Schultz C.L., Langer M.C.* The cranial morphology of the temnospondyl Australerpeton cosgriffi (Tetrapoda: Stereospondyli) from the Middle–Late Permian of Paraná Basin and the phylogenetic relationships of Rhinesuchidae // Zoological Journal of the Linnean Society. 2015. V. 176 .P. 835–860.
161. *Eltink E., Dias E.V., Dias-da-Silva S., Schultz C.L., Langer M.C.* The cranial morphology of the temnospondyl Australerpeton cosgriffi (Tetrapoda: Stereospondyli) from the Middle-Late Permian of Paraná Basin and the phylogenetic relationships of Rhinesuchidae // Zoological Journal of the Linnean Society. 2016. V. 176. N. 4. P. 835-860.
162. *Erickson G.M.* Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution // Trends in Ecology & Evolution. 2005. V. 20. N 12. P. 677–84.
163. *Erickson G.M., Currie P.J., Inouye B.D., Winn A.A.* Tyrannosaur life tables: an example of nonavian dinosaur population biology // Science. 2006. V. 313. N 5784. P. 213-217.
164. *Fortuny J., Marcé - Nogué J., de Esteban - Trivigno S., Gil L., Galobart À.* Temnospondyli bite club: ecomorphological patterns of the most diverse group of early tetrapods // Journal of Evolutionary Biology. 2011. V. 24. N. 9. P. 2040-2054.
165. *Fortuny J., Marce-Nogue J., Steyer J.S.* 3D Finite Element Analysis of a Capitosaurian Skull (Temnospondyli) from the Triassic of Madagascar // Journal of Vertebrate Paleontology. 2012. V. 32. P. 96-96.
166. *Fortuny J., Marcé-Nogué J., Steyer J.S., de Esteban-Trivigno S., Mujal E., Gil L.* Comparative 3D analyses and palaeoecology of giant early amphibians (Temnospondyli: Stereospondyli) // Scientific Reports. 2016. V. 6, 30387.

167. *Fraas E.* Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias // Stuttgart: E. Schweizerbart (Koch), Palaeontographica, 1889. V. 36. P. 1-158.
168. *Francillon-Vieillot H., de Buffrénil V., Castanet J., Géraudie J., Meunier F., Sire J., Zylberberg L., de Ricqlès A.* Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: Carter J, editor. Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.
169. *Fröbisch N.B., Olori J.C., Schoch R.R., Witzmann F.* Amphibian development in the fossil record, Semin // Cell Developmental Biology. 2010. V. 21. P. 424–431.
170. *Gądek K.* Palaeohistology of ribs and clavicle of *Metoposaurus diagnosticus* from Krasiejów (Upper Silesia, Poland) // Opole Scientific Society, Nature Journal. 2012. V. 45. P. 39–42.
171. *Gee B.M., Parker W.G., Marsh A.D.* Redescription of *Anaschisma* (Temnospondyli: Metoposauridae) from the Late Triassic of Wyoming and the phylogeny of the Metoposauridae // Journal of Systematic Palaeontology. 2019. V. 18. P. 233– 258.
172. *Gee B.M., Haridy Y., Reisz R.R.* Histological skeletochronology indicates developmental plasticity in the early Permian stem lissamphibian *Doleserpeton annectens* // Ecology and Evolution. 2020. P. 1–17.
173. *Geinitz H.B., Deichmüller J.V.* Die Saurier der unteren Dyas von Sachsen [Saurians from the Lower Dyas of Saxony] // Palaeontographica. 1882. V. 9. P. 1–46.
174. *Grigg G.C., Seebacher F.* Crocodylian thermal relations // Surrey Beatty & Sons. 2001. V. 1. N. 3. P. 297-309.
175. *Goldfuss G.A.* Beiträge zur vorweltlichen Fauna des Steinkohlengebirges. (Henry & Cohen), Bonn. 1847. 28 p.
176. *Gordon M.S., Schmidt-Nielsen K., Kelly H.M.* Osmotic regulation in the euryhalinecrab-eating frog (*Rana cancrivora*) of southeast Asia // Federation Proceedings. 1961. V. 30. 208 p.
177. *Gruntmejer, K., Konietzko-Meier, D., Bodzioch, A.* Cranial bone histology of *Metoposaurus krasiejowensis* (Amphibia, Temnospondyli) from the Late Triassic of Poland // PeerJ. 2016. V. 4. e2685.
178. *Gubin Y.M.* Skull morphology of *Archegosaurus decheni* Gold-fuss (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Permian of Germany // Alcheringa. 1997. V. 21. P. 103–121.

179. *Gubin Y.M., Novikov I.V., Morales M.* A review of anomalies in the structure of the skull roof of temnospondylous labyrinthodonts // *Paleontological Journal*. 2000. V. 34. N. 2. P. 154-164.
180. *Haas A.* Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura) // *Cladistics*. 2003. V. 19. P. 23-89.
181. *Hansen B.B., Milàn J., Clemmensen L.B., Adolfsson J.S., Estrup E.J., Klein N., Mateus O., Wings, O.* Coprolites from the Late Triassic Kap Stewart Formation, Jameson Land, East Greenland: morphology, classification and prey inclusions. In: *Kear, B.P., Lindgren, J., Hurum, J.H., Milàn, J. & Vajda, V. (eds): Mesozoic Biotas of Scandinavia and its Arctic Territories // Geological Society Special Publication (London)*. V. 434. P. 49–69.
182. *Hodler F.* Zur Entwicklung der Anurenwirbelsäule // *Revue suisse de Zoologie*. 1949a. T. 56. Fasc. 2. P. 327-330.
183. *Hodler F.* Untersuchungen über die Entwicklung von Sacralwirbel und Urostyl bei den Anuren, Ein Beitrag, zur Deutung des anuren Amphibientypus // *Revue suisse de Zoologie*. 1949b. V. 56. Fasc. 4. P. 747-790.
184. *Huene F.V.* Gonioglyptus, ein altriassischer Stegocephale aus Indien // *Acta Zoologica*. 1920. V. 1. N. 3. P. 433-464.
185. *Huene F.V.* Die Ichthyosaurier des Lias und ihre Zusammenhänge. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger. 1922.
186. *Huene F.V.* Neue Studien über Ichthyosaurier aus Holzmaden // Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, 1931. 423.
187. *Huene F.V.* Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden: Mit 690 Abb. im Text. Gustav Fischer Verlag, Jena. 1956.
188. *Iannuzzi R., Neregato R., Cisneros J.C., Angielczyk K.D., Rößler R., Rohn R., Marsicano C., Fröbisch J., Fairchild T., Smith R.M.H., Kurzawe F., Richter M., Langer M.C., Tavares T.M.V., Kammerer C.F., Conceição D.M., Pardo J.D., Roesler G.A.* Re-evaluation of the Permian macrofossils from the Parnaíba Basin: biostratigraphic, palaeoenvironmental and palaeogeographical implications // *Geological Society, London, Special Publications*. 2018. V. 472. P. 223–249.
189. *Jaekel O.* Die Organisation von Archegosaurus // *Zeitschrift der Deutsche Geologische Gesellschaft*. 1896. V. 58. P. 505–521.

190. *Janis C.M., Devlin K., Warren D.E., Witzmann F.* Dermal bone in early tetrapods: a paleophysiological hypothesis of adaptation for terrestrial acidosis. *Proceedings of the Royal Society B // Biological Sciences*. 2012. V. 279 .P. 3035–3040.
191. *Konietzko-Meier D., Bodzioch A., Sander, P. M.* Histological characteristics of the vertebral intercentra of *Metoposaurus diagnosticus* (Temnospondyli) from the Upper Triassic of Krasiejów (Upper Silesia, Poland) // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth and Environmental Sciences*. 2013. V. 103. P. 1–14.
192. *Konietzko-Meier D., Klein N.* Unique growth pattern of *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Amphibia, Temnospondyli) from the Upper Triassic of Krasiejów, Poland // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2013. V. 370. P. 145–157.
193. *Konietzko-Meier D., Schmitt A.* A histological study of a femur of *Plagiosuchus*, a Middle Triassic temnospondyl amphibian from southern Germany, using thin sections and micro-CT scanning // *Netherlands Journal of Geosciences*. 2013. V. 92. P. 65–71.
194. *Krilloff A., Germain D., Canoville A., Vincent P., Sache M., Laurin M.* Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference // *Journal of Evolutionary Biology*. 2008. V. 21. P. 807–826.
195. *Laurin M., Girondot M., Loth M.-M.* The evolution of long bone microanatomy and lifestyle in lissamphibians // *Paleobiology*. 2004. V. 30. P. 589–613.
196. *Lautenschlager S.* Digital reconstruction of soft-tissue structures in fossils // *Journal of Paleontology*. 2016. V. 22. P. 101-117.
197. *Lee A.H., Werning S.* Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008. V. 105. N. 2. P. 582–587.
198. *León L.F., Castillo A.M.* *Rhinella marina* (Cane Toad). Salinity tolerance // *Herpetological Review*. 2015. V. 46. N. 2. P. 237-238.
199. *Levine R.P., Monroy J.A., Brainerd E.L.* Contribution of eyeretraction to swallowing performance in the northern leopard frog, *Ranapipiens* // *Journal of Experimental Biology*. 2004. V. 207. P. 1361–1368.
200. *Licht L.E.* Comparative life history features of the Western Spotted Frog, *Rana pretiosa*, from lowland and high-elevation populations // *Canadian Journal of Zoology*. 1975. V. 53. N. 9. P. 1254-1257.
201. *Lillywhite H.B., Wassersug R.J.* Comments on a postmetamorphic aggregate of *Bufo boreas* // *Copeia*, 1974. P. 984-986.



202. *Lindemann F.J.* Temnospondyls and the Lower Triassic paleogeography of Spitsbergen. 39-40. In: Kielanjaworowska, Z., Heintz, N. and Naktrem, H. A. (eds). Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Contributions from the Paleontological Museum, University of Oslo, 1991. V. 364. 72 pp.
203. *Lohmann U., Sachs S.* Observations on the postcranial morphology, ontogeny and palaeobiology of *Sclerocephalus haeuseri* (Amphibia: Actinodontidae) from the Lower Permian of Southwest Germany // *Memoirs of the Queensland Museum*. 2001. V. 46. N. 2. P. 771-781.
204. *Lozovsky V.R.* Olson's gap or Olson's bridge, that is the question // *NewMexico Museum of Natural History and Science*. 2005. Bulletin 30, this volum.
205. *Lydekker R.* Palaeozoology. Part III. Vertebrata // *Edinburgh and London, William Blackwood and Sons*. 1889. V. 2. P. 889–1474.
206. *Lydekker R.* On a cervine jaw from Algeria // *Proceedings of Zoological Society*. 1890. P. 602 - 604.
207. *Lynch J.D.* The transition from archaic to advanced frogs. In: Vial J. L. (ed.) *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. University of Missouri Press: Columbia. 1973. P. 133-182.
208. *Magwene P.M.* What's bred in the bone: histology and cross-sectional geometry of mammal-like reptile long bones-evidence of changing physiological and biomechanical demands. Unpublished MSc thesis, Harvard University, Cambridge, 1993.
209. *Mazaev A.V.* Early Kazanian (Middle Permian) Gastropods // *Paleontological Journal*. 2018. V. 52 .N. 7. P. 796-827.
210. *McHugh J.B.* Paleohistology and histovariability of the Permian stereospondyl *Rhinesuchus* // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2014. V. 34. P. 59– 68.
211. *McMaster M.* Congenital scoliosis. In: *The Pediatric Spine. Principles and Practice* (S. L. Weinstein, ed) // *Philadelphia: Lippincott Williams and Wilkins*. 2001. P. 161–177.
212. *Meyer H.* Saurier aus der Kreide-Gruppe in Deutschland und der Schweiz // *Palaeontographica*. 1856. V. 6. N 1. P. 3-13.
213. *Meyer H.* Uber fossile Saurier-Knochen des Orenburgischen Gouvernements // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 1857. V. 1. P. 539–543.
214. *Meyer H.* Reptilien aus der Steinkohlenformation in Deutschland // *Palaeontographica, Abteilung A*. 1858. V. 6. P. 59–219.

215. *Meyer H.* Reptilien aus dem Kupfer-Sandstein des West-Uralischen Gouvernements Orenburg // *Palaeontographica*. 1866. Bd. 15. Liefer III. Cassel. P. 97-130.
216. *Milner A.R.* A reappraisal of the early Permian amphibians *Memonomenos dyscriton* and *Cricotillus brachydens* // *Palaeontology*. 1978. V, 21. P. 667-686.
217. *Molnar J.L.* Variation in Articular Cartilage Thickness Among Extant Salamanders and Implications for Limb Function in Stem Tetrapods // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021. V. 9. P. 1-14.
218. *Moulton J.M.* A description of the vertebral column of *Eryops* based on the notes and drawings of A. S. Romer // *Breviora*. 1974. V.428. P. 1-44.
219. *Mukherjee D., Ray S., Sengupta D.P.* Preliminary observations on the bone microstructure, growth patterns, and life habits of some Triassic temnospondyls from India // *J. Vertebral Paleontology*. 2010. V. 30. P. 78–93.
220. *Naugolnykh S.V., Ivanov A.V., Uliakhin A.V., Novikov I.V.* Paleoecological and Depositional Environment of Permian Copper-Bearing Sandstone Fossil Plants and Tetrapod Localities: Records from Bashkortostan and Kargalka River Basin, Orenburg Region, Russia // *Paleontological Journal*, 2022, V. 56. N. 11. P. 1538–1555. WoS (1 п.л., личный вклад – 25%, импакт-фактор WoS 0,816).
221. *Nielsen E.* *Tupilakosaurus heilmani* n.g. et sp.n. – an interesting batrachomorph from Triassic of East Greenland // *Meddelelser om Grønland*. 1954. V.72. N. 8. P. 1-33.
222. *Olson E.C.* Late Permian terrestrial vertebrates, USA and USSR // *Transactions of the American Philosophical Society*. 1962. V. 52. N. 2. P. 1-196.
223. *Pawley K.* The postcranial skeleton of temnospondyls (Tetrapoda: Temnospondyli) // La Trobe University. 2006.
224. *Pawley K.* The postcranial skeleton of *Trimerorhachis insignis* Cope, 1878 (Temnospondyli: Trimerorhachidae): a plesiomorphic temnospondyl from the Lower Permian of North America // *Journal of Paleontology*. 2007. V. 81 N. 5. P. 873-894.
225. *Pawley K., Warren A.A.* Immaturity vs. paedomorphism: A rhinesuchid stereospondyl postcranium from the Upper Permian of South Africa // *Palaeontologia Africana*. 2004. V. 40. P. 1–10.

226. *Pawley K., Warren A.A.* A terrestrial stereospondyl from the Lower Triassic of South Africa: the postcranial skeleton of *Lydekkerina huxleyi* (Amphibia: Temnospondyli) // *Palaeontology*. V. 48 N. 2. P. 281-298.
227. *Pawley K., Warren A.A.* The appendicular skeleton of *Eryops megacephalus* (Temnospondyli: Eryopoidea) from the Lower Permian of North America // *Journal of Paleontology*. 2006. V. 80. P. 561–580.
228. *Pardo J.D., Small B.J., Huttenlocker A.K.* Stem caecilian from the Triassic of Colorado sheds light on the origins of Lissamphibia // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2017. V. 114. N 27. P.5389–5395.
229. *Price L.I.* Um anfíbio labirintodonte da formação Pedra de Fogo, estado do Maranhão // *Bol. Div. Geol. Mineral.* 1948. V. 124. P. 1–32.
230. *Ray S., Chinsamy A.* *Diictodon feliceps* (Therapsida, Dicynodontia): bone histology, growth and biomechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2004. V. 24. P. 180–194.
231. *Ray S., Chinsamy A., Bandyopadhyay S.* *Lystrosaurus murrayi* (Therapsida Dicynodontia): bone histology, growth and lifestyle adaptations // *Palaeontology*. 2005. V. 48. P. 1169–1185.
232. *Ricqlès A, Buffrénil V.* Bone histology, heterochronies and the return of tetrapods to life in water: where are we. In *Secondary adaptation of tetrapods to life in water* (eds Mazin J, Buffrénil V.) // München, Germany: Verlag Dr Friedrich Pfeil. P. 289–310.
233. *Ridewood W.G.* On the development of the vertebral column in *Pipa* and *Xenopus* II *Anat* // *Anz.* 1897. Bd. 13. N 13. P. 359-376.
234. *Rinehart L.F., Lucas G.L.* The functional morphology of dermal bone ornamentation in temnospondyl amphibians. In: Tanner L.H., Spielmann J.A., Lucas S.G., editors. *The triassic system*. vol. 61. New Mexico Museum of Natural History; Albuquerque: 2013. (New Mexico museum of natural history and science, bulletin).
235. *Romer A.S.* *Edops*, a primitive rhachitomous amphibian from the Texas red beds // *Journal of Geology*. 1942. V. 50. P. 925–960.
236. *Romer A.S., Witter R.V.* *Edops*, a primitive rhachitomous amphibian from the Texas red beds // *Journal of Geology*. 1952. V. 50. P. 925-960.
237. *Romer A.S.* Review of the Labyrinthodontia // *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 1947. V. 99. № 1. P. 3-368.
238. *Romer A.S.* *Vertebrate Paleontology*. 3rd edition. Chicago (Chicago University Press). 1966.

239. *Sanchez S., Germain D., de Ricqlès A., Abourachid A., Goussard F., et al.* Limb-bone histology of temnospondyls: implications for understanding the diversification of palaeoecologies and patterns of locomotion of Permo-Triassic tetrapods // *Journal of Evolutionary Biology*, Wiley. 2010. V. 23. P. 2076–2090.
240. *Sanchez S., Schoch R.R.* Bone histology reveals a high environmental and metabolic plasticity as a successful evolutionary strategy in a long-lived homeostatic temnospondyl // *Evolutionary Biology*. 2013. V. 40. P. 627–647.
241. *Säve-Söderbergh G.* On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland // *Meddelelser om Grønland*. 1935. V. 98. № 3. P. 1-211.
242. *Säve-Söderbergh G.* On the dermal skulls of *Lyrocephalus*, *Aphaneramma*, and *Benthosuchus*, labyrinthodonts from the Triassic of Spitsbergen and N. Russia // *Bulletin of the Geological Institution of the University of Upsala*. 1937. Bd. 27. P. 189-208.
243. *Sawin H.J.* The cranial anatomy of *Eryops mega-cephalus* // *Bulletins of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College*. 1941. V. 89. P. 407-463.
244. *Schoch R.R.* Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) from the Middle Triassic (Lettenkeuper: Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). *Staatl. Museum für Naturkunde*, 1999. 175 p.
245. *Schoch R.R., Milner A.R.* Stereospondyli // *Encyclopedia of Paleoherpitology*. Pt 3B. München: Pfeil, 2000. 203 p.
246. *Schoch R.R.* The evolution of metamorphosis in temnospondyls // *Lethaia*. 2002. V. 35 N. 4. P. 309-327.
247. *Schoch R.R.* Skeleton formation in the Branchiosauridae: a case study in comparing ontogenetic trajectories // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2004. V. 24. N. 2. P. 309-319.
248. *Schoch R.R., Fastnacht M., Fichter J., Keller T.* Anatomy and relationships of the Triassic temnospondyl *Sclerothorax* // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2007. V. 52 N. 1.
249. *Schoch R.R.* Life-cycle evolution as response to diverse lake habitats in Paleozoic amphibians // *Evolution: International Journal of Organic Evolution*. 2009. V. 63. N. 10 P. 2738-2749.
250. *Schoch R.R.* A trematosauroid temnospondyl from the Middle Triassic of Jordan // *Fossil Record*. 2011. V. 14. N. 2. P. 119-127.

251. *Schoch R.R.* The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis // *Journal of Systematic Palaeontology*. 2013. V.11. P. 673–705.
252. *Schoch R.R.* Amphibian evolution: the life of early land vertebrates // Wiley Blackwell, Chichester, 2014. 276 p.
253. *Schoch R.R.* Osteology of the temnospondyl *Trematosaurus brauni* Burmeister, 1849 from the Middle Buntsandstein of Bernburg, Germany // *Palaeodiversity*. 2019. V. 12. P. 41–63.
254. *Schoch R.R.* The life cycle in late Paleozoic eryopid temnospondyls: developmental variation, plasticity and phylogeny // *Fossil Record*. 2021. V. 24. P. 295–319.
255. *Schmidt M.* Labyrinthodonten und Reptilien aus den thüringischen Lettenkohlschichten // *Geologische und Paläontologische Abhandlungen N.F.* 1931. V. 18. P. 229–276.
256. *Schweitzer M.H., Wittmeyer J.L., Horner J.R.* Gender-specific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex* // *Science*. 2005. V. 308. N 5727. P. 1456–1460.
257. *Seidel M.R.* The osteoderms of the American alligator and their functional significance // *Herpetologica*. 1979. V. 35. P. 375–380.
258. *Sever D.M., Dineen C.F.* Reproductive Ecology of the Tiger Salamander, *Ambystomatigrinum*, in Northern Indiana // *Proceedings of The National Academy of Sciences India*. 1978. V. 87. P. 189–203.
259. *Shine R.* Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibian // *Copeia*. 1979. P. 297–306.
260. *Shishkin M.A., Ochev V.G., Lozovsky V.R., Novikov I.V.* Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe. In: M. Benton, M.A. Shishkin, D. Unwin, and E. Kurochkin (eds) *Dinosaur Age in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, Cambridge, 2000. P. 120–139.
261. *Skutschas P.P., Stein K.* Long bone histology of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // *Journal of Anatomy*. 2015. V. 226. P. 334–347.
262. *Steen M.C.* On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nýřany and other deposits in Czechoslovakia // *Proceedings of the Zoological Society of London (B)*. 1938. V. 108. P. 205–283.
263. *Steyer J.S.* Ontogeny and phylogeny in temnospondyls: a new method of analysis // *Zoological journal of the Linnean Society*. 2000. V. 130. N. 3. P. 449–467.

264. *Steyer J.S.* The first articulated trematosaur ‘amphibian’ from the Lower Triassic of Madagascar: implication for the phylogeny of the group // *Palaeontology*. 2002. V. 45. Pt 4. P. 771-793.
265. *Steyer J.S.* A revision of the early Triassic “capitosaurs” (Stegocephali, Stereospondyli) from Madagascar, with remarks on their comparative ontogeny // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2003. V. 23. N. 3. P. 544-555.
266. *Steyer J. S., Laurin M., Castanet J., de Ricqlès A.* First histological and skeleto-chronological data on temnospondyl growth: palaeoecological and palaeoclimatological implications // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2004. V. 206. P. 193–201.
267. *Stoicovici F., Pora E.A.* Comportarea la variatiuni de salinitate // *Nota XXX*. Bucharest: Academia Republicii Populare Romane. 1951. V. 2. P. 159-219.
268. *Taylor E.H.* Herpetological novelties from México // *University of Kansas Science Bulletin, Lawrence*. 1943. V. 29. P. 343-362.
269. *Taylor M.A.* How tetrapods feed in water: a functional paradigm // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 1987. V. 91. P. 171–195.
270. *Teschner E., Sander P.M., Konietzko-Meier D.* Variability of growth pattern observed in *Metoposaurus krasiejowensis* humeri and its biological meaning // *Journal of Iberian Geology*. 2018. V. 44 . P. 99–111.
271. *Trautschold H.* Die Reste Permischer Reptilien des Paläontologischen Kabinetts der Universität Kasan. Moscou: Imprimerie de l'Université Impériale, 1884. 38 pp.
272. *Trueb L.* Historical constraints and morphological novelties in the evolution of the skeletal system of pipid frogs (Anura: Pipidae) // In: *The biology of Xenopus* (Edit. Tinsley R.C. and Kobel H.R). London-Oxford. 1996. P. 349-377.
273. *Trusheim F.* Ein Labyrinthodontenrest aus dem Buntsandstein des Spessarts // *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, (B)*. 1935. P. 294-298.
274. *Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Minikh A.V., Surkov M.V., Benton M.J.* Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia // *Earth-Science Reviews*. 2005. V. 69. P. 27–77.
275. *Twelvetrees W.H.* On a labyrinthodont skull (*Platyops rickardi*, Twelvetr.) from the Upper Permian cupriferous strata of Kargala, near Orenburg // *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou*. 1880. V. 55. P. 117–122.

276. *Urban D.S., Berman M.* First occurrence of the Late Paleozoic amphibian *Zatrachys serratus* (Temnospondyli, Zatrachydidae) in the eastern United States // *Annals of Carnegie Museum*. 2007. V. 76. P. 157–164.
277. *Wake D.B., Roth G., Wake M.H.* On the problem of stasis in organismal evolution // *Journal of Theoretical Biology*. 1983. V. 101. P. 211–224.
278. *Wall W.P.* The correlation between high limb–bone density and aquatic habits in recent mammals // *Journal of Paleontology*. 1983. V. 57. P. 197–207.
279. *Warren A., Snel N.* The postcranial skeleton of Mesozoic temnospondyl amphibians: a review // *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. 1991. V. 15. N.1. P. 43-64.
280. *Watson D.M.S.* The structure, evolution, and origin of the Amphibia. The orders Rachitomi [sic] and Stereospondyli // *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological Sciences Vols*. 1919. V. 209. P. 1–73.
281. *Welles S.P.* A review of the lonchorhynchine trematosaurs (Labyrinthodontia), and a description of a new genus and species from the Lower Moenkopi Formation of Arizona // *PaleoBios*. 1993. V. 14. № 3. P. 1-24.
282. *Werneburg R.* Die Stegocephalen (Amphibia) der Goldlauerer Schichten (Unterrotliegendes, Perm) des Thüringer Waldes. Teil I: *Apateon flagrifer* (Whitt.) // *Freiberger Forschungsheft, Hefte*. 1986. V. 410. P. 87–100.
283. *Werneburg R.* Die Stegocephalen der Gold-lauerer Schichten (Unterrotliegendes, Unterperm) des Thüringer Waldes, Teil II: *Apateon kontherin. sp.*, *Melanerpeton eisfeldi n. sp.* und andere // *Freiberger Forschungsheft, Hefte*. 1988. V. 427. P. 7–29.
284. *Werneburg R., Schneider J.* The Permian Temnospondyle Amphibians of India, In: A. R. Milner, Ed., *Studies on Carboniferous and Permian Vertebrates* // *Special Paper Palaeontology*. 1996. V. 52. P. 105-128.
285. *Werneburg R.* Der “Manebacher Saurier” – ein neuer großer Eryopide (Onchiodon) aus dem Rotliegend (Unter-Perm) des Thüringer Waldes, Veröff // *Naturhistorischen Museums Schleusingen*. 2008. V. 22. P. 3-40.
286. *Werneburg R., Witzmann F., Schneider J. W., Rößler R.* A new basal zatracheid temnospondyl from the early Permian Chemnitz Fossil Lagerstätte, central-east Germany // *PalZ: journal*. 2022. Vol. in press.
287. *Whipple I.L.* The ypsiloid apparatus of urodeles // *Biological Bulletin*. 1906. V. 10. N 6, P. 255-263.

288. Williston S.W. Cacops, Desmospondylus; new genera of Permian vertebrates // Bulletin of the Geological Society of America. 1910 V. 21 N 1. P. 249–284.
289. Witzmann F. Cranial morphology and ontogeny of the Permo-Carboniferous temnospondyl *Archegosaurus decheni* Goldfuss, 1847 from the Saar–Nahe Basin, Germany // Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh. 2005. V. 96. N. 2. P. 131-162.
290. Witzmann F. Developmental patterns and ossification sequence in the Permo-Carboniferous temnospondyl *Archegosaurus decheni* (Saar-Nahe Basin, Germany) // Journal of Vertebrate Paleontology. 2006. V. 26. N. 1. P. 7-17.
291. Witzmann F., Schoch R.R. The postcranium of *Archegosaurus decheni*, and a phylogenetic analysis of temnospondyl postcrania // Palaeontology. 2006. V. 49. P. 1211–1235.
292. Witzmann F. The evolution of the scalation pattern in temnospondyl amphibians // Zoological Journal of the Linnean Society. 2007. V. 150. N. 4. P. 815-834.
293. Witzmann F., Scholz H. Morphometric study of allometric skull growth in the temnospondyl *Archegosaurus decheni* from the Permian/Carboniferous of Germany // Geobios. 2007. V. 40. N. 4. P. 541-554.
294. Witzmann F. Cannibalism in a small growth stage of the branchiosaurid *Apateon gracilis* (Credner, 1881) from the Early Permian Döhlen Basin, Saxony // Fossil Record. 2009. V. 12. N. 1. P. 7-11.
295. Witzmann F., Scholz H., Mueller J., Kardjilov N. Sculpture and vascularization of dermal bones, and the implications for the physiology of basal tetrapods // Zoological Journal of the Linnean Society. 2010. V. 160. N. 2. P. 302-340.
296. Witzmann F., Soler-Gijón R. The bone histology of osteoderms in temnospondyl amphibians and in the chroniosuchian *Bystrowiella* // Acta Zoologica. 2010. V. 91. P. 96–114.
297. Witzmann F. Morphological and histological changes of dermal scales during the fish-to-tetrapod transition // Acta Zool. 2011. V. 92. P. 281–302.
298. Witzmann F., Rothschild B.M., Hampe O., Sobral G., Gubin Y.M., Asbach P. Congenital malformations of the vertebral column in ancient amphibians // Anatomia, histologia, embryologia. 2014. V. 43. N. 2. P.90-102.
299. Witzmann F., Brainerd E. Modeling the physiology of the aquatic temnospondyl *Archegosaurus decheni* from the early Permian of Germany // Fossil Record. 2017. V. 20. P. 105–127.



300. *Witzmann F., Werneburg I.* The Palatal Interpterygoid Vacuities of Temnospondyls and the Implications for the Associated Eye - and Jaw Musculature // The Anatomical Record. 2017. V. 300. N. 7. P. 1240-1269.
301. *Witzmann F., Ruta M.* Evolutionary changes in the orbits and palatal openings of early tetrapods, with emphasis on temnospondyls // Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh. 2019. V. 109. N. 1-2. P. 333–350.
302. *Witzmann F., Schoch R.R.* The larval brachyopid *Platycepsion wilkinsoni* from the Triassic of New South Wales provides insight into the stereospondyl life cycle // Journal of Paleontology. 2022. P. 1-14.
303. *Yates A.M., Warren A.A.* The phylogeny of the ‘higher’ temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli // Zoological Journal of the Linnean Society. 2000. V. 128. N. 1. P. 77–121.
304. *Zittel K.A.* Handbuch der Palaeontologie: I.Abtheilung. Palaeozoologie, V. III. Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves). Rudolf Oldenbourg, Berlin, 1890. 900 p.

## ОБЪЯСНЕНИЕ К ФОТОТАБЛИЦАМ

### Таблица I

Фиг. 1-3. *Platyoposaurus stuckenbergi* Trautschold, 1884.

1 – экз. № 164/1 ПИН, череп, Башкортостан, Белебеевский р-н, местонахождение Белебей; средняя пермь, биармийский отдел, уржумский ярус, уржумский горизонт, белебеевская свита, зона *Estemmenosuchus uralensis*; 2 – экз. № 3968/1 ПИН, фрагмент черепа, Татарстан, Нижнекамский р-н, местонахождение Камские Поляны; средняя пермь, биармийский отдел, уржумский ярус, уржумский горизонт, зона *Estemmenosuchus uralensis*; 3 – экз. № 49/1 ПИН, лектотип, фрагмент черепа, Кировская обл., Малмыжский р-н, местонахождение Акбатыровский Рудник; средняя пермь, биармийский отдел, уржумский ярус, уржумский горизонт, белебеевская свита, зона *Estemmenosuchus uralensis*. Длина масштабной линейки 20 мм.

### Таблица II

Фиг. 1-4. *Platyoposaurus watsoni* Efremov, 1933. Кировская обл., Слободской р-н, местонахождение Шихово-Чирки; средняя пермь, биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои, зона *Parabradysaurus silantjevi*.

1 – экз. № 161/8ПИН, череп; 2 – экз. № 161/28-1ПИН, череп; 3 – экз. № 161/55ПИН, череп; 4 – экз. № 161/14ПИН, череп. Длина масштабной линейки 20 мм.

### Таблица III

Фиг. 1-4. *Platyoposaurus watsoni* Efremov, 1933. Кировская обл., Слободской р-н, местонахождение Шихово-Чирки; средняя пермь, биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои, зона *Parabradysaurus silantjevi*.

1 – экз. № 161/7 ПИН, череп; 2 – экз. № 161/28-2 ПИН, череп; 3 – экз. № 161/4ПИН, фрагмент черепа; 4 – экз. № 161/15 ПИН, фрагмент черепа. Длина масштабной линейки 20 мм.

### Таблица IV

Фиг. 1-4. *Platyoposaurus watsoni* Efremov, 1933. Кировская обл., Слободской р-н, местонахождение Шихово-Чирки; средняя пермь, биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои, зона *Parabradysaurus silantjevi*.

1 – экз. № 2250/8ПИН, лектотип, фрагмент черепа; 2 – экз. № 161/20ПИН, фрагмент черепа; 3 – экз. № 161/59ПИН, череп; 4 – экз. № 161/19 ПИН, фрагмент черепа. Длина масштабной линейки 20 мм.

## Таблица V

Фиг. 1-4. *Platyoposaurus watsoni* Efremov, 1933. Кировская обл., Слободской р-н, местонахождение Шихово-Чирки; средняя пермь, биармийский отдел, казанский ярус, верхнеказанский подъярус, верхнеуслонские слои, зона *Parabradysaurus silantjevi*.

1 – экз. № 2250/4 ПИН, фрагмент черепа; 2 – экз. № 2250/2 ПИН, фрагмент черепа; 3 – экз. № 161/22 ПИН, фрагмент черепа; 4 – экз. № 2250/3 ПИН, фрагмент черепа. Длина масштабной линейки 20 мм.





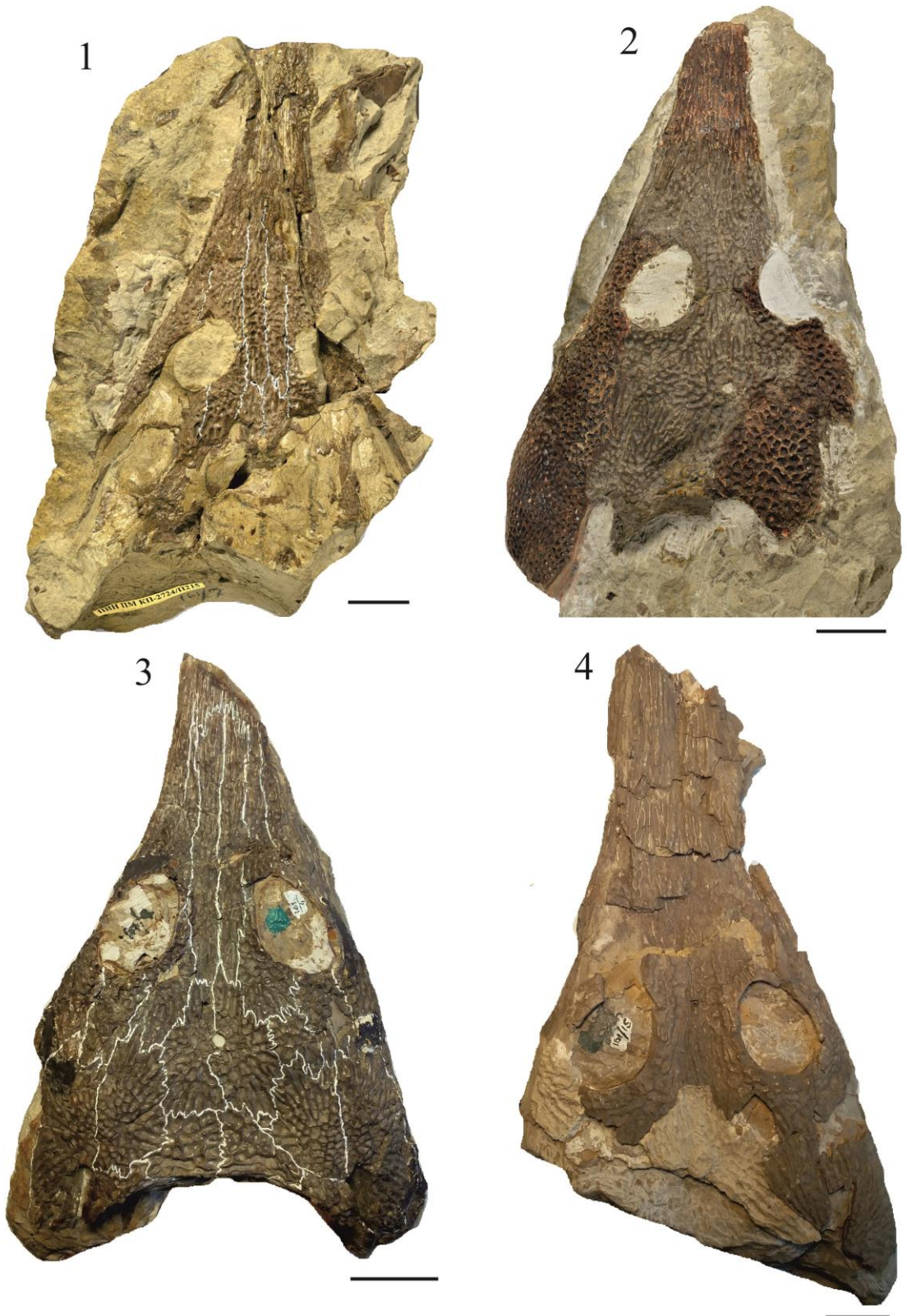
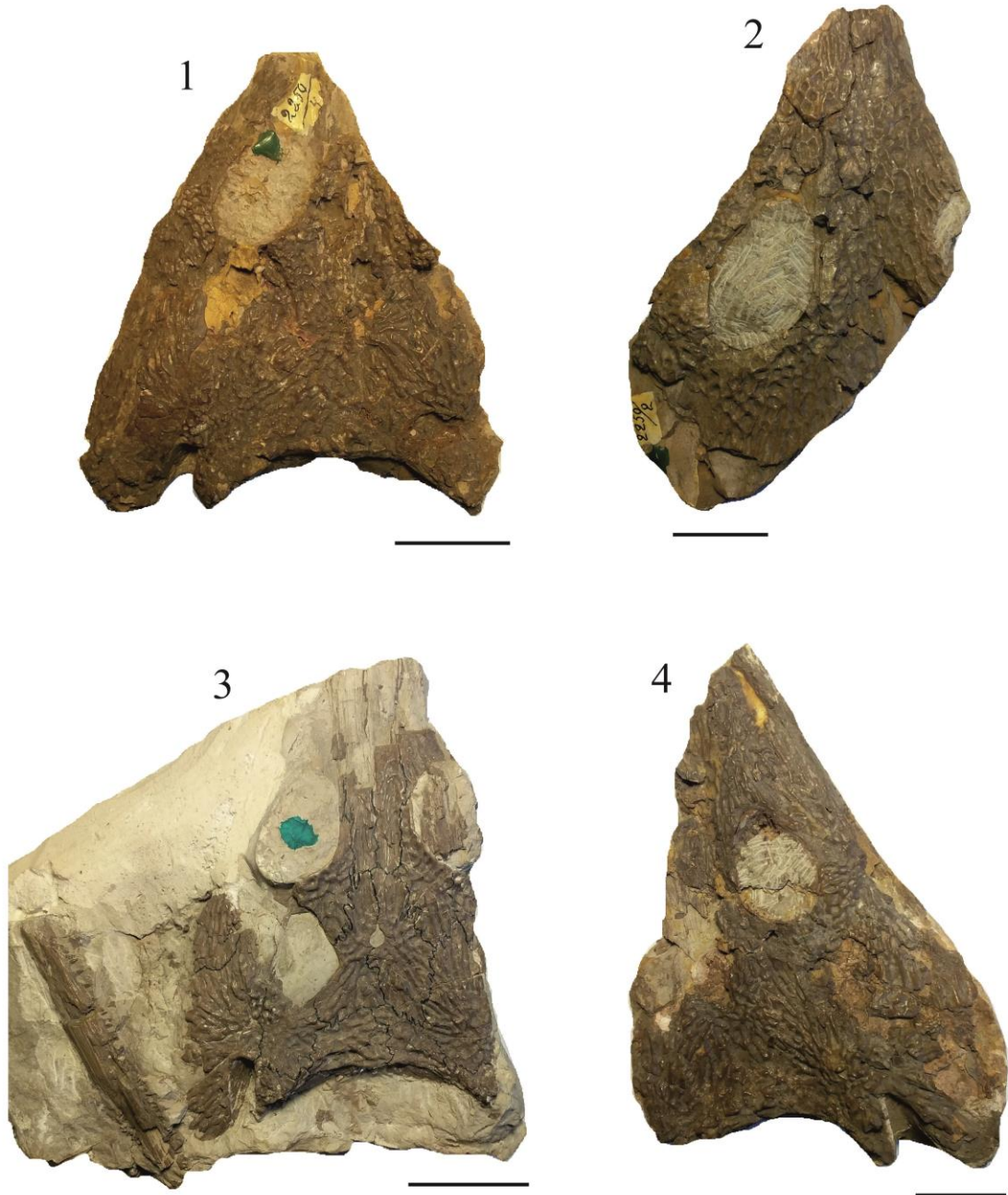


Таблица IV







## ПРИЛОЖЕНИЕ I. К ГЛАВЕ «ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ PLATYOPOSAURUS»

**Исторический взгляд на систематику Archegosauridae.** На протяжении XX и XXI веков было найдено несколько новых архегозавроидных форм, которые не только увеличили таксономическое разнообразие Archegosauridae, но и существенно расширили стратиграфическое и географическое распространение представителей рассматриваемого семейства, а также позволили установить филогенетические связи между ними, в частности, с *Platyoposaurus*.

В 1948 году Л. Прайс описал первую архегозавроидную амфибию *Prionosuchus plummeri* с территории Нового Света и вместе с тем одну из самых крупных за всю историю. Предорбитальная часть черепа, найденная в штате Марайон (Бразилия) имеет общие признаки с *Platyoposaurus* (Price, 1948).

В 1974 году описали еще одного архегозавроида *Australerpeton cosgriffi*, найденного в штате Парана (Бразилия). Изначально рассматриваемый род относили к *Platyoposaurus*, поэтому он был определен, как *Platyops* sp. (Barberena, Daemon, 1974) и включен в состав подсемейства *Platyoposaurinae* (Barberena, 1998).

В 80-ые годы было сделано несколько важных находок на территории Восточной Европы.

В 1981 году Ю.М. Губиным был описан по черепу без предорбитального отдела новый архегозаврид *Bashkirosaurus cherdyncevi* из среднепермского местонахождения Белебей, откуда известен цельноскелетный материал по *Platyoposaurus*. От *Platyoposaurus* рассматриваемый род отличается более крупными и сближенными орбитами, отсутствием зубов на эктоптеригоидах и формой тела парасфеноида (Губин, 1981a). В этом же году он делает ревизию архегозаврид (Губин, 1981b).

В 1986 году Ю.М. Губиным был описан по целому черепу еще один архегозаврид *Collidosuchus tchudinovi* из среднепермского местонахождения Ежово. Губин рассматривал его как переходную форму между *Archegosaurinae* и *Platyoposaurinae*, в частности, на основании соотношения длин предглазничной и заглазничной частей черепа. Таким образом, была показана определенная преемственность в цепи *Archegosaurus-Collidosuchus-Platyoposaurus*, отражающая одно из филогенетических направлений в развитии Archegosauridae (Губин, 1986).

В 1996 году был описан *Kashmirosaurus ornatus* из Индии, отнесенный к надсемейству *Archegosauroidae* (Werneburg, Schneider, 1996), а позднее и к семейству *Archegosauridae* (Schoch, Milner, 2000).

В 2001 году Е.В. Диасом и М.С. Барбереной по фрагменту нижней челюсти была описана архегозавроидная амфибия *Vageherpeton longignathus* из Бразилии, отнесенная к подсемейству *Platyoposaurinae*, но отличающейся от восточноевропейских форм, в том числе *Platyoposaurus*, сильно удлинённым прекоронаидом на нижней челюсти и более крупными зубами в средней части симфиза (Dias, Barberena, 2001).

Первые попытки разобраться с систематикой архегозавроидных *Temnospondyli* и места в ней *Platyoposaurus* были предприняты ещё в 1884 году. Траутшольд на основании очень ненадежного элемента скелета для морфологического сопоставления гипоцентров *Platyoposaurus* и уже известного на тот момент *Archegosaurus* делает вывод о таксономическом родстве этих двух форм и принадлежности новоописанного рода к выделенному в 1858 году Г. Мейером семейству *Archegosauridae* (Meyer, 1858).

Следует отметить, что изначальное наименование рода – *Platyops* (преокупированное название, как неверная форма написания, опубликованная в 1840 году Л. Агассицем для рода *Platops*) (Ивахненко, 2001). Впоследствии в 1889 году название было заменено Лидеккером на *Platyoposaurus* (Lydekker, 1889). Однако вплоть до второй пол. XX века основным написанием, особенно в отечественных публикациях, было именно *Platyops*. В 1918 году Виллистон ошибочно был определен, как *Platyops* представитель лепоспондильных амфибий *Diplocaulus* (Williston, 1918).

В это же время К. Циттель выстраивает систематику известных на тот момент *Temnospondyli* на основании строения их позвонков, однако *Platyoposaurus*, в отличие от *Archegosaurus*, к рахитомам отнесен не был. На основании морфологии черепа (его вытянутой формы) Циттель объединяет его с антракозаврами в подотряде *Phyllospodyli* (Zittel, 1890).

К концу XIX века среди архегозавроидов были известны помимо уже упомянутых родов также представители рода *Melosaurus*, однако, филогенетической связи между ними ещё не находили.

Только в 1920 году Д. Уотсон, активно занимаясь эволюционной систематикой *Temnospondyli*, свел роды *Archegosaurus*, *Platyoposaurus* и *Melosaurus* с другими формами в составе *Rachitomi* без рассмотрения генетической связи между ними (Watson, 1919). *Platyoposaurus* в его понимании стоило относить к отдельному от остальных семейству.

В 1931 году Ф. Хюне продолжает начатую Уотсоном работу и относит *Platyosaurus* к самостоятельному семейству *Platyoridae* (Huene, 1931).

Занимаясь изучением *Platyosaurus* в 30-ые гг. и опираясь во многом на сборы черепного материала с Шихово-Чирков, И.А. Ефремов рассматривает род в качестве наиболее эволюционно продвинутого архегозавроида, в отличие от *Archegosaurus*, которого А.П. Гартман-Вейнберг считала довольно примитивной формой (Гартман-Вейнберг, 1939). По этой причине Ефремовым было выделено самостоятельное подсемейство *Platyosaurinae* в составе семейства *Archegosauridae*.

В конце 30-ых гг. Г. Севе-Седерберг на основании сделанных выводов о количестве зон роста черепа относит архегозаврид, включающего только два подсемейства *Archegosaurinae* и *Platyorinae*, к подотряду *Trematosauroida* (Save-Soderbergh, 1935, 1937). Последующие взгляды на систематику Быстрова, Ефремова и Ромера позицию Севе-Седерберг полностью отвергли, потому как, основываясь на принципе его классификации, оказывается очень вероятным отнесение к одной группе генетически неродственных форм (Быстров, Ефремов, 1940; Romer, 1947).

В 1947 году А. Ромер пересматривает систематическое положение архегозавроидов. Он включает *Archegosauridae* в состав надсемейства *Micropholoidea*, при этом не соглашается с мнением О. Иекеля, Ф. Древермана и И.А. Ефремова о том, что архегозавриды являются прямыми предками трематозавров (Romer, 1947).

В 1955 году, рассматривая систематику *Platyosaurus*, Е.Д. Конжукова придерживается мнения Ефремова о выделении надсемейства *Archegosauroida* с включением в него четырех семейств, в том числе *Platyoridae* (Конжукова, 1955а).

В 1964 году выходит XII том «Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы», составленный коллективом из десяти авторов (Основы..., 1964). Разделы по ископаемым амфибиям писали Е.Д. Конжукова и Л.П. Татаринев, используя материалы из международных публикаций, благодаря чему стало возможным пересмотреть систематику отдельных групп, а также выявить филогенетические взаимоотношения некоторых из них. В разделе, касающемся систематики, *Platyosaurus* по-прежнему относится к семейству *Platyoridae*, выделенному ранее Ф. Хюне и поддержанному Е.Д. Конжуковой – одному из четырех семейств в составе надсемейства *Archegosauroida* (Конжукова, 1964б).

В 1965 О. Кухн в своей работе «Die Amphibien: system und stammesgeschichte» выделяет отдельное семейство *Platyoposauridae* (Kuhn, 1965).

Однако в 1966 году А. Ромер, не согласный с выделением надсемейства *Archegosauroida*, снова вводит два семейства, опираясь на такие морфологические показатели, как длинно- и короткомордость, и относит *Platyoposaurus* к *Archegosauridae* надсемейства *Euryorsoidea* (Romer, 1966). Взгляды Ромера поддерживает Э. Милнер, пытаясь уточнить объем и положение семейства *Archegosauridae* (Milner, 1978).

В 1981 году Ю.М. Губин проводит полную ревизию архегозаврид по последним имеющимся данным (Губин, 1981б), а в 1986 году он касается вопроса морфологической эволюции архегозавроидов (Губин, 1986).

В 1988 году Р.Л. Кэрролл относит семейство *Archegosauridae* с эриопоидам (Carroll, 1988).

В 1997 году Ю.М. Губин выделяет в составе семейства *Archegosauridae* два подсемейства: *Archegosaurinae* и *Platyoposaurinae*. К первому среди архегозавроидов Восточной Европы он относит род *Collidosuchus*, ко второму роды *Platyoposaurus* и *Baschkirosaurus*, объединяя последние два на основании строения заднетеменной кости, базиптеригоидного отростка и симфиза нижней челюсти (Gubin, 1997).

В 2000-ые годы таксономический статус представителей *Archegosauridae* по-прежнему остается окончательно не решенным и весьма спорным.

В 2000 году А.М. Йейтс и А.А. Варрен в своей работе, посвященной филогении «высших» *Temnospondyli* и происхождения *Stereospondyli*, выделяют в составе семейства *Archegosauridae* роды *Platyoposaurus*, *Archegosaurus* и *Konzhukovia* на основании отсутствия на предчелюстной кости выступающего сзади треугольного отростка и морщинистого медиального предчелюстного бугорка между передними небными ямками (Yates, Warren 2000).

В том же году Р.Р. Шох и А.Р. Милнер в работе, посвященной *Stereospondyli*, в разделе систематики более глобально затронули пермских *Temnospondyli*, в том числе семейство *Archegosauridae* и подсемейство *Platyoposaurinae* с входящими в него восточноевропейскими родами *Platyoposaurus* и *Baschkirosaurus* и бразильскими *Prionosuchus* и *Australerpeton* (Schoch, Milner, 2000).

Так же в 2000 году М.А. Шишкин, И.В. Новиков и Ю.М. Губин в работе, посвященной систематике пермских и триасовых *Temnospondyli* России, придерживаясь ранее изложенных взглядов Губина, относят *Platyoposaurus* совместно с родами

*Collidosuchus* и *Baschkirosaurus* к семейству *Archegosauridae*, а *Konzhukovia* к *Melosauridae* (Shishkin et al., 2000).

В 2009 году А.М. Уэйтс и А.А. Варен в совместной работе рассмотрели филогению «высших» темноспондильных амфибий и показали ее значение для монофилии и происхождения *Stereospondyli*. Основой послужили 37 таксонов, в частности *P. stuckenbergi*, и 121 выделенных для них остеологических признаков. На одной из филогенетических диаграмм на основании данных по сравнительной морфологии переднего отдела небного комплекса, постдентальной части нижнечелюстной ветви и ушной области затылка в *Limnarchia* были сведены роды *Dvinosaurus*, *Platyoposaurus* и *Benthosuchus*. Также делается сравнительный анализ прохождения сонной артерии на парасфеноиде у разных форм (Yates, Warren, 2000).

В 2014 году были описаны ранее неизвестные части скелета (нижняя челюсть, кости таза и задних конечностей) *Australerpeton cosgriffi* из верхнепермской формации *Riudo Rasto* (Южная Бразилия), систематическое положение которого изначально не было столь однозначно. Данную форму относили и к стереоспондильным *Rhinesuchidae* и к архегозавроидным *Platyoposaurinae*. Благодаря новому материалу стало очевидным, что *A. cosgriffi* ближе к базальным стереоспондилам и находится между *Peltobatrachus pustulatus* и *Rhinesuchidae* (Eltink, Langer, 2014). В итоге *A. cosgriffi* отнесли к самостоятельному подсемейству *Australerpetinae* (Eltink et al., 2015).

В 2017 году, рассматривая физиологию *Archegosaurus decheni*, Ф. Вицман и Э. Брайнерд помещают *Platyoposaurus* рядом с *Archegosaurus* на кладограмме *Temnospondyli* в ветке *Stereospondylomorpha* (Witzmann, Brainerd, 2017).

По данным Палеонтологической базы данных *Fossilwork* за 2020 год в семействе *Archegosauridae* роды *Bashkirosaurus*, *Collidosuchus*, *Kashmirosaurus* и *Platyoposaurus* оказываются не включенными в состав подсемейства *Platyoposaurinae*, в котором остаются только два рода – *Vageherpeton* и *Prionosuchus*.

В период с 2019 по 2022 гг. автором была произведена полная ревизия материала по *Platyoposaurus* из коллекций ПИН РАН, а также КФУ. Хранящиеся в Геологическом музее им. А.А. Штукенберга многочисленные остатки *P. stuckenbergi* из Акбатыровского Рудника, собранные еще в конце XIX столетия, в 2020 году были ревизированы с установлением не только таксономической принадлежности (в коллекции есть *Melosauridae*), но и с определением частей скелета.

Описание бедренной кости Ю.М. Губиным, как *P. vjuschkovi* (Губин, 1989), на сегодняшний день кажется сомнительным при сравнении всех имеющихся в коллекции

ПИН РАН бедренных костей *Archegosauroida* из-за отсутствия иных частей скелета, особенно черепных элементов, которые достоверно можно отнести к *Platyosaurus*. По этой причине в 2021 году в ходе совместной палеонтологической экспедиции ПИН РАН и Самарского палеонтологического общества были предприняты поиски местонахождения Малая Кинель за западе Оренбургской области для сбора дополнительного материала. В ходе поисковых работ после привязки на местности по описанию разреза старая точка не была обнаружена ввиду полного срытия костеносной песчаной линзы, при этом удалось найти костные остатки в другом залегающем выше по разрезу слое, костеносность которого ранее не была установлена. Однако найденный малочисленный материал по тетраподам не дал результатов по поставленным задачам. По этой причине валидность *P. vjushkovi* сохраняется, несмотря на то, что в 2000 году Р.Р. Шох и А.Р. Милнер свели *P. vjushkovi* к *Platyosaurus* sp. (Schoch, Milner, 2000).

Из перечисленных Ефремовым (Ефремов, 1954) остатков *Platyosaurus* из Каргалинских рудников на сегодня только часть из них можно достоверно отнести к *Archegosauroida* и лишь с определенной долей вероятности, к *Platyosaurus* sp.: гипсовый слепок с фрагмента посторбитальной части скуловая+заглазничная кости (экз. ПИН № 294/2-1) и слепок с фрагмента преорбитальной части черепа челюстная+небная кости (экз. ПИН № 294/2-2) из Рождественского Рудника (Ефремов, 1954), фрагмент лобной кости (экз. ПИН № 273/11) и фрагмент дорсального отростка подвздошной кости (экз. ПИН № 273/12) из отвалов Федоровского Рудника. Несмотря на то, что лектотип черепа утерян, в коллекции ПИН РАН есть один экземпляр (Л.Г.П./Ч.М.П. 95) из неизвестного рудника, найденный автором в 2022 году в хранилище ПИН РАН. Рассматриваемый экземпляр достоверно можно отнести к *Platyosaurus* sp. Экземпляр представлен ядром внутренней полости правой ветви нижней челюсти на уровне интрекороноида с отпечатками швов покровных элементов. Экземпляр № 94 переопределен, как принадлежащий *Pelycosauria* fam. indet. (Губин, 1988), а № 273/10 – ожелезненные растительные остатки.

В дальнейшем Pardoetal. (2017) при создании топологии *Temnospondyli* отмечает на кладограмме *Platyosaurus* и *Archegosaurus*, как наиболее таксономически схожие роды, отдаляя от них *Australerpeton*, в отличие от результатов филогенетического анализа Р. Шоха, который отмечает филогенетическую преемственность по линии *Archegosaurus-Platyosaurus-Australerpeton* (Schoch, 2013). Позднее в ходе масштабного филогенетического анализа на основе палеобиологических исследований как черепных, так и посткраниальных остатков темноспондильных амфибий, Б. Ге относит роды

*Platyosaurus* и *Archegosaurus* к последнему ответвлению нестереоспондильных стереоспондиломорф, при этом включает *Australerpeton* в семейство стереоспондильных *Rhinesuchidae* (Gee, 2022).

До недавнего времени *Lonchorhynchidae* обычно рассматривались как особое подсемейство *Trematosauridae* – *Lonchorhynchinae* (Welles, 1993; Steyer, 2002); однако их общее происхождение с другими представителями этого семейства подвергалось сомнению (Шишкин, 2002). Ефремов (1933) одним из первых обратил внимание на это обстоятельство и вывел раннеоленинского «лонхоргинхина» *Aphaneramma* от позднепермского архегозавроида *Platyosaurus*, противопоставив эту линию типичным трематозавридам (Новиков, 2018).

В итоге систематика рода *Platyosaurus* в настоящее время остается без изменений: валидность ранее признанных таксонов сохраняется, при этом новые таксоны установлены не были.

**ПРИЛОЖЕНИЕ II. К ГЛАВЕ «МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА»**

<b>№№</b>	<b>Местонахождение</b>	<b>Таксон</b>	<b>Часть скелета</b>
294/2-1	Рождественский	Platyoposaurus sp.	Jugale+postorbitale dext, слепок
294/2-2	Рождественский	Platyoposaurus sp.	Maxillare+palatinum, фр.
273/11	Федоровский Рудник	Platyoposaurus sp.	Frontale, фр.
273/12	Федоровский Рудник	Platyoposaurus sp.	Пium sin, фр.
ЛГМ/ЧПМ № 95	Каргалинские Рудники (отвалы)	Platyoposaurus sp.	Mandibula фр. (ядро)
49/1	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium
49/2	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium преорбитальная часть
49/3	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium преорбитальная часть
49/4	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
49/5	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula
49/17	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Pars cranii фр.
49/18	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Pars cranii фр.
49/18	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium посторбитальная
49/19	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula dext
49/20	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
49/21	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Vertebra
49/21b	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Arcus neuralis фр.
49/21a	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Vertebra
49/21c	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Arcus neuralis фр.
49/22	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Costae фр.
49/24	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Pars jugalis cranii фр.
49/28	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Clavicula
49/29	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula sin
49/30	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Vertebra thoracalis
49/31	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare
49/32	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Ulna
49/33	Акбатырово	Platyoposaurus stuckenbergi	Femur
164/1	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium
164/1/3	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Scapula+cleithrum+clavicula,
164/1/4	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Clavicula sin
164/1/5	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Ulna+radius dext
164/1/6	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Пium sin
164/1/6a	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Пium dext
164/1/7	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Femur dext
164/1/8	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Manus sin
164/1/8a	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Pes sin
164/1/9	Белебей	Platyoposaurus stuckenbergi	Брюшной панцирь
1955/23	Камские Поляны	Platyoposaurus stuckenbergi	Femur dext
2250/2	Большой Китяк-1	Platyoposaurus stuckenbergi	Femur
3968/1	Камские Поляны	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium+mandibula
3968/3	Камские Поляны	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare фр.



2255/2	Большой Китяк-1	Platyoposaurus sp.	Femur
ГМ КФУ КП 1044/П 637/4	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/21	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare
ГМ КФУ КП 1044/П 637/17	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/13	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/12	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/15	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare+vomer sin
ГМ КФУ КП 1044/П 637/8	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Dentale sin
ГМ КФУ КП 1044/П 637/10	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Nasale dext
ГМ КФУ КП 1044/П 637/3	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Dentale фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/22	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/25	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/16	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium+mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/2	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Dentale sin
ГМ КФУ КП 1044/П 637/24	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare sin
ГМ КФУ КП 1044/П 637/1	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Angulare+supraangulare dext
ГМ КФУ КП 1044/П 637/14	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Angulare+ supraangulare +articulare sin
ГМ КФУ КП 1044/П 637/23	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр. sin
ГМ КФУ КП 1044/П 637/9	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Tabulare+squamosum+articulare dext
ГМ КФУ КП 1044/П 637/4	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/17	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare
ГМ КФУ КП 1044/П 637/17	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/4	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium предорб. часть фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/21	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare сочлененная

ГМ КФУ КП 1044/П 637/17	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/13	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/12	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/15	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Maxillare+Vomer sin
ГМ КФУ КП 1044/П 637/8	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Dentale sin симф.часть
ГМ КФУ КП 1044/П 637/10	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Nasale dext
ГМ КФУ КП 1044/П 637/3	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Dentale фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/22	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/25	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Mandibula фр.
ГМ КФУ КП 1044/П 637/16	Акбатыровский Рудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Cranium+mandibula предорб.часть фр.
97/10	МедныйРудник	Platyoposaurus stuckenbergi	Parasphenoideum
161/2	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/4	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/8	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/9	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/13	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/14	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/15	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/16	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Hypocentrum
161/18	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Angulare+supraangulare
161/19	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/20	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/22	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/26	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/27	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula
161/28	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/29	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/30	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/32	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula sin
161/33	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/35	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium фр.
161/38	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Dentale sin
161/38a	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Scapula
161/38б	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Costa
161/39	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/41	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula

161/42	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula
161/45	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/47	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula
161/48	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/49	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/52	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/54	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/55	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/56	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/58	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/59	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/60	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium
161/102	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/103	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/104	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Scapula
161/146	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Jugale dext
161/147	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium фр.
161/148	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium фр.
161/149	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Interclavicula
161/150	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Interclavicula
161/152	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/153	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/154	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/155	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/156	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/157	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/158	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/159	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/160	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/161	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/162	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/163	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/164	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Clavicula
161/165	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Dentale dext симф.
161/166	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula dext фр.
161/167	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Dentale sin симф.
161/168	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula dext фр.
161/169	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Mandibula симф.
161/170	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Dentale dext симф.
161/171	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Praemaxillare
161/172	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Tibia
161/173	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Fibula
161/174	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Fibula
161/175	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Phalanx
2250/1	Шихово-Чирки	Platyoposaurus watsoni	Cranium фр.

2250/2	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/3	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/4	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/6	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/8	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/10	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium фр.
2250/13	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium (отпечаток)
2250/14	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/15	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/16	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Mandibula dext
2250/18, 18a	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/19	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/20	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Cranium
2250/21	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Hypocentrum
2250/22	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Arcus neuralis
2250/23	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Scapulocoracoideum
2250/24	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Interclavicula
2250/25	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Clavicula sin
2250/26	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Humerus
2250/27	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Humerus
2250/28	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Ilium dext
5021/1	Шихово-Чирки	<i>Platyoposaurus watsoni</i>	Mandibula sin
4452/1	Божьюдор	<i>Platyoposaurus cf. watsoni</i>	Dentale dext
4648/2	Сурошный Овраг	<i>Platyoposaurus cf. watsoni</i>	Cranium фр.
272/57	Малая Кинель	<i>Platyoposaurus vjushkovi</i>	Femur dext
4275/1	Чарли	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Dentale
4276/37	Голюшерма	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Postparietale
5392/1	Семигорье	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Vertebra
5392/2	Семигорье	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Arcus neuralis
5392/3	Семигорье	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Arcus neuralis
5392/4	Семигорье	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Arcus neuralis
5392/5	Семигорье	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Costa
5392/6	Семигорье	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Элементы брюшного панциря
5392/7	Сентяк	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Dentale sin
104В/3524	Старосейка	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Cranium фр.
5598/1	Аксаково	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Femur фр.
5598/60	Аксаково	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Покровная кость черепа
5598/61	Аксаково	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Покровная кость черепа
5598/62	Аксаково	<i>Platyoposaurus sp.</i>	Покровная кость черепа

Табл. 3. Коллекционный материал по *Platyoposaurus*, использованный в работе.

№№ экз.	Местонахождение	Часть скелета	Количество срезов
49/33	Акбатыровский Рудник	Femur (мелкоразмерный)	1
2255/3	Большой Китяк-1	Femur (крупноразмерный)	1
164/1	Белебей	Hurocentrum (мелкоразмерный)	1
49/21	Акбатыровский Рудник	Hurocentrum (крупноразмерный)	1

Табл. 4. Гистологические срезы костей *P. stuckenbergi*, использованные в работе.

№№ коллекций/образцов	Местонахождение	Таксон	Количество шлифов
5392/2	«Семигорье»	<i>Platyoposaurus</i> sp.	1
164/1	Белебей	<i>P. stuckenbergi</i>	1
161/48	Шихово-Чирки	<i>P. watsoni</i>	1
5598	Аксаково	<i>Platyoposaurus</i> sp.	2
4648/2	Сулошный Овраг	<i>Platyoposaurus</i> cf. <i>watsoni</i>	1
Без №	Сентяк	<i>Platyoposaurus</i> sp.	1
Без №	Большой Китяк-2	<i>P. stuckenbergi</i>	2
1044 П 637/1	Акбатыровский Рудник	<i>P. stuckenbergi</i>	1

Табл. 5. Шлифы костеносных пород с фауной *Platyoposaurus*, использованные в работе.

Онтогенетическая стадия	1	2	3	4	5
Диапазон максимальных длин черепа, мм	180-195	209-221	225-237	241-254	256-266
Средняя максимальная длина черепа, мм	188	216	231	247	260
Число экз., шт.	5	6	8	8	9

Табл. 6. Онтогенетические стадии для черепа *P. watsoni*.

Костеносные отложения представлены псефитовой и псаммитовой разностями (алевролит, песчаник, гравелит, конгломерат) – литофации рек и временных потоков		Костеносные отложения представлены пелитовой разностью (мергель, известняк) – литофации озер и лагун	
Аутигенное захоронение (insitu, со смещением)	Аллотигенное захоронение		Аутигенное захоронение (insitu, со смещением)
	Перенос в пределах палеобиотопа	Перенос за пределы палеобиотопа	
Скелетные остатки с черепом	Скелетные остатки без черепа		Преобладание черепных, нижнечелюстных, покровных элементов плечевого пояса, в том числе, в сочленении
Отсутствие, либо минимальная разница числа право- и левосторонних элементов, в особенности, наиболее многочисленных в скелете гипо- и плевроцентров	Заметная разница числа право- и левосторонних элементов, в особенности, наиболее многочисленных в скелете гипо- и плевроцентров		Преобладание посткраниальных элементов скелета, в том числе, в сочленении
Скопление изолированных разноразмерных элементов одноименных частей скелета	Скопление изолированных элементов разного типа сохранности		Неокатанность
Присутствие совместно с костными	Присутствие наиболее мелкогабаритных, уплощенных и легких элементов скелета, обладающих хорошей плавучестью		Присутствие черепных остатков, в том числе, в сочленении с нижней челюстью, ориентированных небной стороной вверх
			Неокатанность, слабая окатанность

остатками цельных копролитов с массивной микротекстурой, относимых к тем же таксонам, что и скелетные элементы			
Неокатанность, слабая окатанность	Слабая и сильная окатанность		
	Средняя и хорошая сортировка обломочного материала для вмещающей породы	Плохая сортировка для обломочного материала вмещающей породы	
		Скопление изолированных элементов таксонов, относимых к разным палеоэкотопам	
		Грубый гранулометрический состав вмещающей породы (гравелит, конгломерат)	

Табл. 7. Основные характеристики костеносных пород с фауной *Platyoposaurus*, тип сохранности костных остатков, характер их залегания и соотношения по частям скелета в зависимости от не влияния/влияния процессов переноса костного материала в пределах или за пределы палеобитотопа.

### ПРИЛОЖЕНИЕ III. ГЕОЛОГИЯ И ТАФОНОМИЯ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ С PLATYOSAURUS

На территории Восточно-Европейской платформы отложения средней перми с фауной *Platurosaurus* известны из 18 местонахождений (Каландадзе и др., 1968; Ивахненко и др., 1997; Ивахненко и др., 2001) (рис. 79): Божьюдор республики Коми, Акбатьоровский Рудник, Большой Китяк-1, Большой Китяк-2, Шихово-Чирки, Медный Рудник Кировской области, Белебей республики Башкортостан, Аксаково Самарской области, Чарли, Камские Поляны, Сентяк республики Татарстан, Голюшерма республики Удмуртия, Каргалинские рудники (Рождественский Рудник, Федоровский Рудник), Сурошный Овраг, Старосейка, Малая Кинель Оренбургской области. Точная географическая привязка местонахождений «Семигорье» и Медного Рудника в настоящее время затруднительна.



Рис. 79. Географическое положение местонахождений с фауной *Platurosaurus* в Восточной Европе.



## БИАРМИЙСКИЙ ОТДЕЛ

Относимые к биармийскому отделу по ископаемой фауне позвоночных Каргалинские рудники в настоящее время являются комплексным памятником природы и представляют собой рассредоточенные на большой площади колодцеобразные и воронковидные формы степного микрорельефа (Иванов и др., 2021). Стратиграфическое положение не ниже яруса местонахождений (Рождественский Рудник, Федоровский Рудник) рассматриваемой группы рудников, откуда достоверно известны остатки *Platyosaurus rickardi* и *Platyosaurus* sp., в настоящее время остается неясным. Причина заключается в отсутствии точной стратиграфической привязки палеонтологического материала, происходящего из старых, не доступных в настоящее время, подземных выработок и связанных с ними отвалов меденосной породы (Naugolnykh et al., 2022). Материалы по *Platyosaurus* sp. из местонахождений Рычковка-3 и Претория-2 (Суворовка) Оренбургской обл., установленные Tverdokhlebov et al. (2005), в коллекции неизвестны. Стратиграфическое положение Каргалинских рудников, как и местонахождений Божьюдор, Сурошный Овраг, Старосейка, Медный Рудник и «Семигорье», скорее всего, выше Голюшермы.

### Рождественский Рудник (Каргалинские рудники)

**Расположение.** Местонахождение расположено в 2.5 км восточнее поселка Горный на правом берегу реки Верхняя Каргалка. Старые заброшенные шахты рудника находятся непосредственно напротив Горного. Глубина верхних шахт составляет порядка 22 м, нижних – 60 м.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Описание разреза не известно.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода с остатками *Platyosaurus rickardi* и *Platyosaurus* sp. представлена линзовидными прослоями серого мергеля, высокой крепости, со следами оруденения. Флористические остатки углефицированные. Фаунистические остатки, помимо тетрапод, представлены двустворками (Вьюшков, Ефремов, 1955; Ивахненко, 1997).

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальные, озерно-лагунные.

**Тафономия.** Костные остатки *Platyosaurus* белого и кремового цветов, хорошей сохранности, высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности фрагментарные. По степени мацерации сочлененные кости в виде фрагментов черепов, в

частности, череп *P. rickardi* без предорбитальной части. Костные остатки представлены: череп (фрагменты) – 3. Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в наиболее глубоководной части опресненной лагуны-озера.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел.

#### **Федоровский Рудник (Каргалинские Рудники)**

**Расположение.** Местонахождение расположено между реками Верхняя Каргалка и Янгиза на водоразделе в 3.5 км западнее д. Татьянаовка.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Разрез представляет собой толщу переслаивающихся известковистых глин и медистых песчаников с конгломератами. Видимая мощность: 15 м.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода с остатками *Platyrosaurus* sp. (слой № 6 по Ефремов, Вьюшков, 1955) представлена светло-буровато-серым песчаником, слоистым, высокой крепости, со следами медного оруденения. Песчаник переходит в конгломерат со светло-серой, почти белой глинистой галькой. Мощность: 1.6 м.

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой.

**Тафономия.** Костные остатки *Platyrosaurus* sp., белого и кремового цветов, хорошей и средней сохранности, высокой крепости. По степени окатанности не окатанные и среднеокатанные. По целостности фрагментарные. По степени мацерации изолированные кости. Костные остатки представлены: лобная кость – 1; подвздошная кость – 1. Остатки рассеяны в костеносной породе совместно с фрагментами древесных стволов, обугленными флористические остатки, раковинами остракод.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в мелководной части равнинной реки в условиях активной гидродинамической обстановки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел.

#### **Божьюдор**

**Расположение.** Местонахождение расположено на правом берегу р. Вымь (приток р. Вычегда) в 4.3 км выше р. Божьюзор в Усть-Вымском р-не Коми.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Описание разреза не известно.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода представлена светло-серым мергелем. Фаунистические остатки представлены *Platyoposaurus cf. watsoni* (Голубев, 1996; Ивахненко и др., 1997).

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальные, озерно-лагунные.

**Тафономия.** Остатки *Platyoposaurus cf. watsoni* черные, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности фрагментарные. По степени мацерации изолированные кости. Костные остатки представлены единственной изолированной зубной костью. Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в наиболее глубоководной части опресненной лагуны-озера.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел.

#### Сурошный Овраг

**Расположение.** Местонахождение расположено на берегу р. Салмыш к югу от д. Людвиновка Октябрьского р-на Оренбургской обл. (т.н. 6903, Салмышская геологическая партия). Точное расположение, а также привязка костеносных пород к разрезу не известны.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Описание разреза не известно.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода представлена серым глинистым алевролитом. Фаунистические остатки представлены *Platyoposaurus cf. watsoni*, *Parabradysaurus silantjevi* (Голубев, 1996; Ивахненко и др., 1997)

**Микролитологическая характеристика** (по шлифу с экз. ПИН № 4648/2) (рис. 80). Обломочная часть занимает около 90% от площади шлифа. Распределение обломков равномерное. Размер обломков – 0.01-0.04 мм; преобладание – 0.01-0.02 мм. Обломки преимущественно изометричной формы, по степени окатанности полуокатанные, средне отсортированные. По минеральному составу обломочная часть представлена в основном кварцем. Органические остатки не выявлены. Многочисленные нескелетные форменные элементы в виде сгустков размером 0.02-0.08 мм, равномерно распределенных в породе. Цементирующая часть занимает около 10% от площади шлифа. Цемент поровый, равномерный сплошной, аморфной структуры. По минеральному составу преобладает глинистый цемент, и в меньшей степени кальцитовый. Пустотное пространство в виде

немногочисленных округлых каверн размером 0.05-0.3 мм. Среди вторичных изменений отмечается вадозная цементация по пустотному пространству.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *Platyosaurus* cf. *watsoni* порода представлена алевролитом мелкозернистым полиминеральным с глинисто-карбонатным цементом порового типа аморфной структуры.

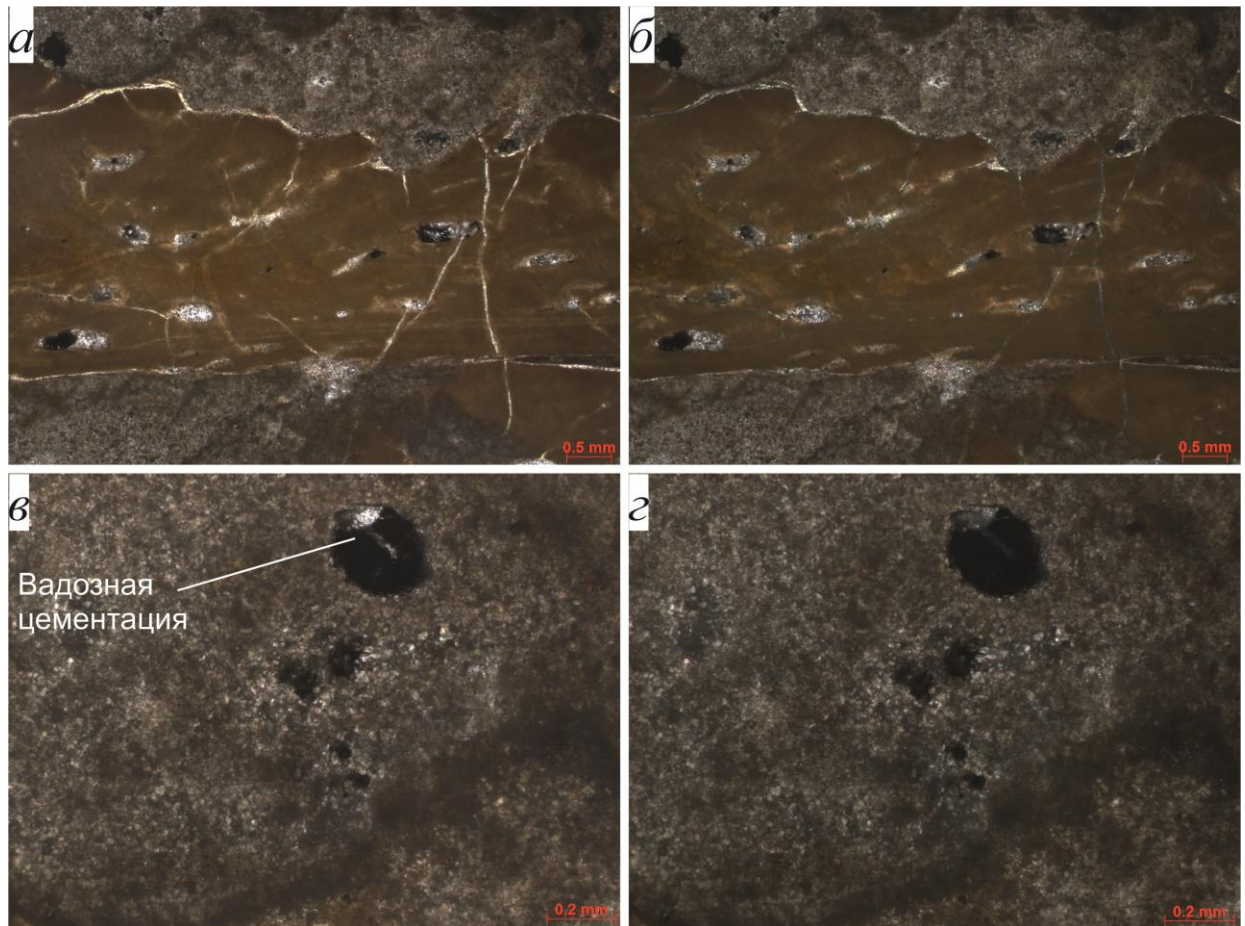


Рис. 80. Фото шлифа вмещающей породы с экз. ПИН № 4648/2 костеносного алевролита местонахождения Сурошный Овраг без анализатора (а, в) и с анализатором (б, г).

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, пойменный.

**Тафономия.** Остатки *Platyosaurus* cf. *watsoni* серого цвета, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности неокатанные. По целостности фрагментарные. По степени мацерации сочленовные. Костные остатки представлены основанием предорбитальной части черепа с сочлененным фрагментом нижней челюсти. Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в условиях заливаемой поймы равнинной реки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел.

### Старосейка (Спасское)

**Расположение.** Местонахождение расположено на левом берегу ручья Старосейка в 2.7 км вверх по ручью от южной окраины с. Старосейка Саракташского р-на Оренбургской обл.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Костеносные породы залегают в основании пачки песчаников мощностью до 2 м, ограниченной в подошве зеленовато-серыми глинами с прослойками песчаников мощностью 0.8 м, а в кровле – светло-серыми, сильно глинистыми, горизонтально слоистыми известняками мощностью 5 м.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода (Слой 4: по Твердохлебова, 1976) представлена песчаником серовато-зеленым, среднезернистым, массивным, постепенно переходящим в песчаник зеленовато-серый, плитчатый с большим количеством растительных остатков в виде отпечатков листьев, стеблей и веток *Comia* sp., *Lereophyllum* sp., *Samaropsis* sp., *Equisetina* sp.; в подошве слоя встречены остатки двустворчатых моллюсков; остатки тетрапод представлены только с остатками *Platyrosaurus* sp. (Твердохлебова, 1976; Ивахненко и др., 1997).

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой.

**Тафономия.** Остатки *Platyrosaurus* sp. светло-бурого цвета, плохой сохранности и высокой крепости. По степени окатанности неокатанные. По целостности фрагментарные. По степени мацерации сочленовные. Костные остатки представлены фрагментом основания черепа. Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование аллювиальных костеносных отложений происходило в мелководной части равнинной реки в условиях активной гидродинамической обстановки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел.

### Медный Рудник

**Расположение.** Местонахождение локализовано в 1998 году В.В. Силантьевым и расположено в Кировской обл. Более точная привязка не известна. По типу сохранности костного материала и вмещающей породе не соответствует ни одному из

местонахождений указанного региона, в частности, единственному местонахождению с меденосными отложениями – Акбатыровскому Руднику.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Описание разреза не известно.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода с остатками *Platyrosaurus stuckenbergi*, происходящая из отвалов медных рудников, представлена песчаником зеленовато-серым, мелкозернистым, с глинистым цементом и карбонатными нодулями. Среди фаунистических остатков, помимо тетрапод, встречены чешуи рыб, обугленный растительный детрит.

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой.

**Тафономия.** Костные остатки *Platyrosaurus stuckenbergi* светло-бурого цвета, очень хорошей сохранности, высокой крепости. По степени окатанности не окатанные и среднеокатанные. По целостности фрагментарные. По степени мацерации изолированные кости. Костные остатки представлены: парасфеноид – 1. Характер залегания остатков в породе не известен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в мелководной части равнинной реки в условиях активной гидродинамической обстановки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел.

#### «Семигорье»

**Расположение.** Название точки спутано с несуществующим ныне нижнетриасовым местонахождением фауны тетрапод Семигорье, располагавшимся в Вичугском р-не Ивановской обл. (Новиков, 2018). По литолого-фациальным особенностям костеносная порода не находит ничего общего с таковыми всех известных местонахождений с *Platyrosaurus*. По этой причине точное расположение местонахождения и стратиграфическая привязка его костеносных отложений остаются не известными. Посткраниальные остатки морфологически схожи с *P. stuckenbergi*. Данный вид характерен для уржума приволжских регионов, таких как Кировская обл., республики Татарстан и Башкортостан. Однако нельзя исключать происхождение материала из Южного Приуралья (Оренбургская обл.). Выведение местонахождение из списка не целесообразно, поскольку дополняет рассмотрение палеоэкологии *Platyrosaurus*.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Описание разреза не известно.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода с остатками *Platyrosaurus* sp. представлена песчаником серым, мелкозернистым, средней крепости с белой глинистой (?) галькой размером до 1 см.

**Микролитологическая характеристика** (рис. 81). Обломочная часть занимает около 60% от площади шлифа. Распределение обломков равномерное. Размер обломков – 0.1-0.5 мм; преобладание – 0.2-0.3 мм. Обломки преимущественно изометричной и удлиненной формы, по степени окатанности в основном полуокатанные и хорошо окатанные и в меньшей степени неокатанные, средне отсортированные. Отмечается малочисленное присутствие (<5%) резко удлиненных угловатых обломков предполагаемого эолового генезиса. По минеральному составу обломочная часть представлена в основном кварцем. Органические остатки отсутствуют. Форменные элементы отсутствуют. Цементирующая часть занимает около 40% от площади шлифа. Цемент поровый, равномерный несплошной, аморфной структуры. По минеральному составу преобладает глинистый цемент, и в меньшей степени кальцитовый. Суммарное пустотное пространство очень низкое: каверны до 1.5 мм. Среди вторичных изменений отмечаются кальцитовые регенерационные каемки вокруг органических частиц.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *Platyrosaurus* sp. порода представлена песчаником мелко-среднезернистым полиминеральным с глинисто-карбонатным цементом порового типа аморфной структуры.

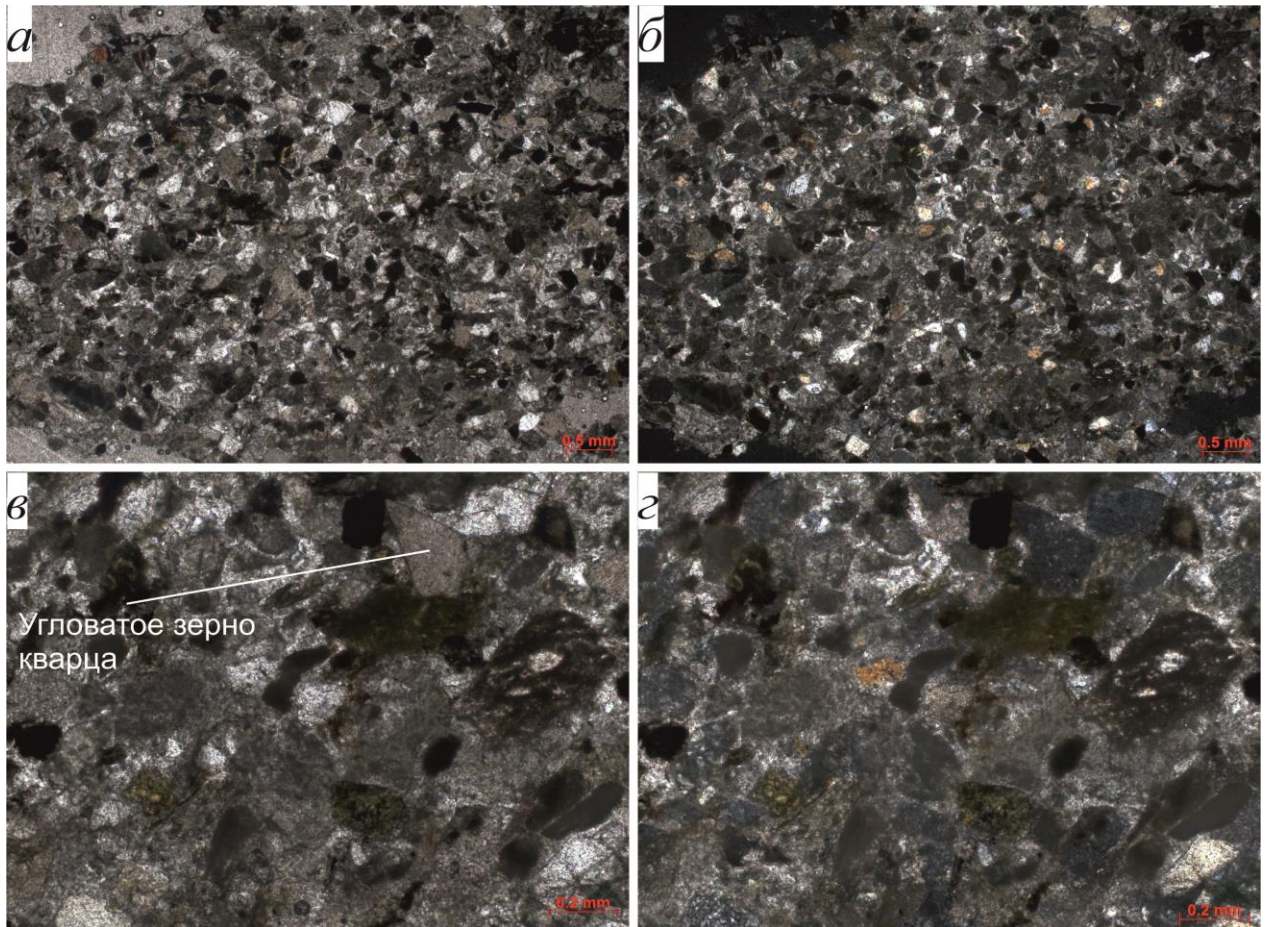


Рис. 81. Фото шлифа вмещающей породы костеносного песчаника местонахождения «Семигорье» без анализатора (а, в) и с анализатором (б, г).

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой.

**Тафономия.** Костные остатки *Platyosaurus* sp. бурого цвета, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности как целые, так и фрагментарные. По степени мацерации в основном изолированные кости, однако, встречаются экземпляры с сочлененными элементами, в частности, целый позвонок. Костные остатки представлены исключительно элементами посткрания (позвонки, дермальные окостенения). Остатки образуют довольно плотные скопления в породе и могут принадлежать одной особи.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в мелководной части равнинной реки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел.



## КАЗАНСКИЙ ЯРУС

### Голюшерма

**Расположение.** Местонахождение расположено в овраге Первые Прудки поблизости от д. Благодать Алнашского р-на республики Удмуртия.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений** (рис. 82). Костеносные уровни приурочены к основанию и кровле глинисто-песчаной толщи мощностью 10 м, залегающей несогласно на красноцветах уфимского яруса и согласно перекрытых угленосными отложениями казанского яруса. Костные остатки тетрапод встречаются как в терригенных, так и в карбонатных отложениях разреза (Голубев, 1992). Из слоя 10 (по С.П. Егорову), представленным темно-серым битуминозным известняком мощностью 0.5 м, известны остатки рыб и амфибий (Ефремов, Вьюшков, 1955). Из слоя 10 (по В.К. Голубеву) зеленовато-серого мелкозернистого песчаника с марказитовым цементом и с линзами песчаников с серым мергелевым гравием мощностью 0.5 м также известны остатки рыб и тетрапод (Геологические памятники природы рес. Татарстан, 2007). В слое 14 (по С.П. Егорову) тонкослоистого сланца с многочисленными включениями пирита и марказита в виде выклинивающихся прослоев с замещением на мергели и известковистые конгломераты с мергельной галькой мощностью 1.55 м с обугленными растительными остатками и многочисленными костями рыб и тетрапод, образующих костную брекчию (Ефремов, Вьюшков, 1955).

**Макролитологическая характеристика.** Порода с остатками *Platyrosaurus* (слой 6 по Голубеву) – голубовато-серый песчаник, среднезернистый, глинистый, высокой крепости с рассеянными катунами зеленовато-серых глин, овальными, разной степени уплощенности, размером до 1.5 см. Остатки биоты представлены углефицированным детритом размером до 3 см, многочисленными створками двустворок размером до 2.5 см, буровато-серого цвета, плохой сохранности, разноориентированными. Остатки рыб многочисленны, равномерно распределены. Уплощенные остатки ориентированы преимущественно вдоль плоскости напластования. Костные остатки тетрапод в виде изолированных костей, светло-бурые, хорошей сохранности, крепкие, слабоокатанные. Тип сохранности соответствует типу сохранности *Platyrosaurus* sp. Также костеносен алевролит, глинистый, голубовато-серый, средней крепости, с углефицированным детритом, образующим линзовидные прослойки мощностью до 2 мм и протяженностью не менее 8 см. Остатки тетрапод в виде изолированных костей, буровато-темно-серые, хорошей сохранности, крепкие, без следов окатывания. Мощность слоя 0.3-0.5 м. Остатки

биоты представлены макро- и микрофлористическими остатками, в частности фитолеймами и обугленными остатками корневой системы, раковинами двустворок, многочисленными зубами и чешуями рыб *Alilepis esini*, *Palaeoniscum kasanense*, *Kasanichthys golyushermensis*, *Palaeostrugiarhom bifera*, *Acrolpholis stensioei*, *Elonichthys contortus*, *Platysomus biarmicus*, *Koinichthys ivachenkoi* (?), *Kargalichthys cf. pritokensis*, *Palaeoniscidae gen. indet.*, костями тетрапод помимо *Platyrosaurus sp.*, *Melosaurus compilatus*, *Leptorophidae gen. indet.*, *Microsyodon orlovi* (Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997).

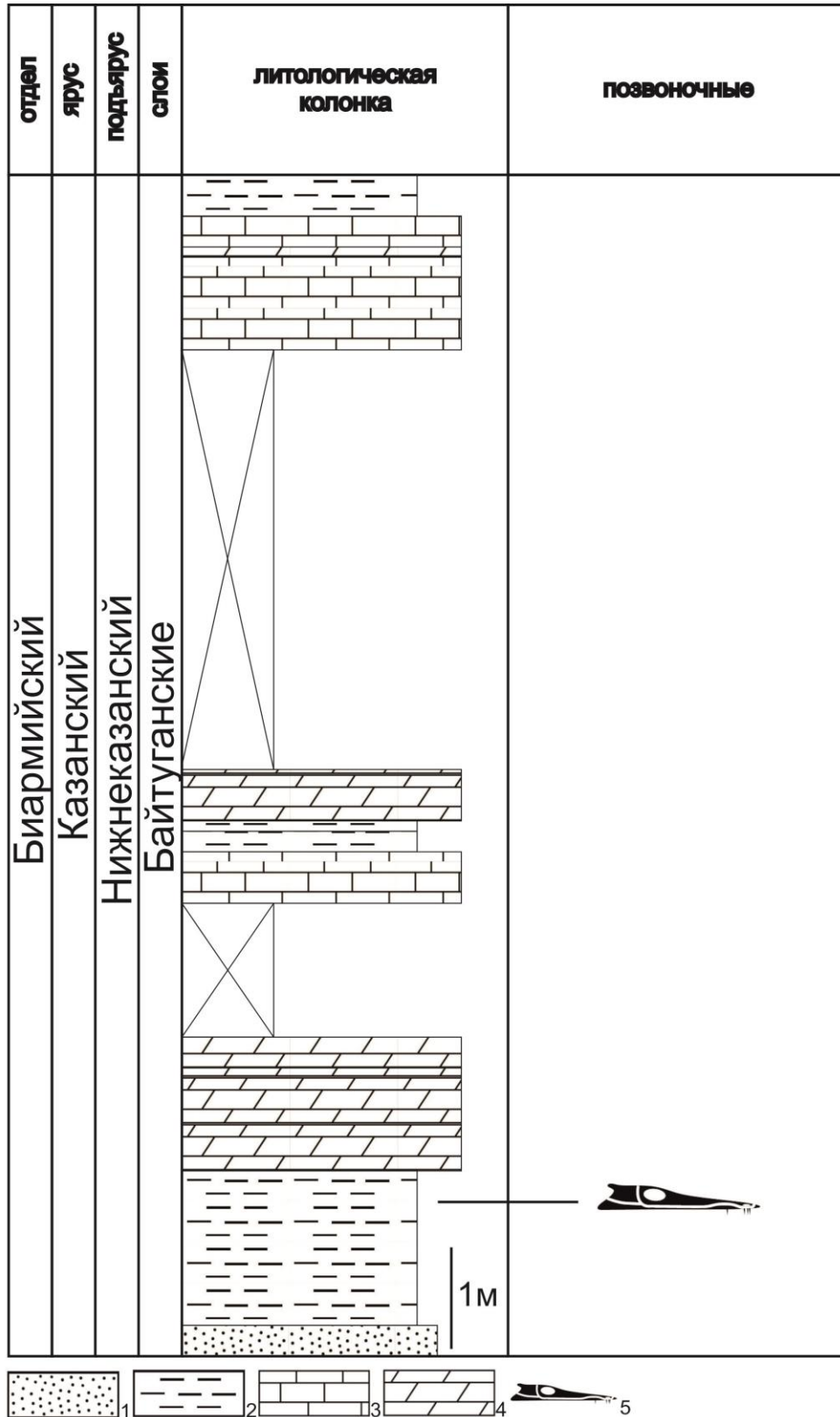


Рис. 82. Сводная литолого-стратиграфическая колонка местонахождения Голюшерма. Обозначения: 1 – песчаник; 2 – глина; 3 – известняк; 4 – мергель; 5 – остатки *Platyosaurus*.

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, устье.

**Тафономия.** Остатки *Platyoposaurus* sp. буровато-серого цвета, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности слабоокатанные. По целостности целые. По степени мацерации изолированные. Костные остатки представлены единственной заглазничной костью. Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в условиях приустьевой части опресненной лагуны в условиях гумидного климата.

**Стратиграфический уровень.** Биармийский отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганские слои (Lozovsky, 2005).

#### Сентяк

**Расположение.** Местонахождение расположено в естественном обнажении на правом берегу р. Кама у юго-восточной оконечности с. Покровское Елабужского р-на Татарстана.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Костеносные отложения залегают в основании карбонатной пачки мощностью около 5 м в верхней части разреза S1 (Type and preference..., 2015). Карбонатная пачка в кровле и подошве ограничена косослоистым песчаником.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода представлена мергелем серым, тонкослоистым, высокой крепости, однородным, на свежем сколе и характерным битуминозным запахом. Органические остатки представлены углефицированным растительным детритом размером до 7 см, а также копролитами, остракодами, конхостраками, морскими гастроподами *Goniasma*, остатками рыб *Alilepis esini*, *Palaeoniscum kasanense*, *Kasanichthys golyushermensis*, *Platysomus biarmicus*, лепидотрихии, тетраподы *Platyoposaurus* sp.

**Микролитологическая характеристика** (рис. 83). Органические остатки (<5% от площади шлифа) костеносной породы распределены неравномерно и представлены отдельными створками и целыми раковинами остракод средней сохранности, а также обугленным растительным детритом размером. Нескелетные форменные элементы в виде сгустков и реже комков, равномерно распределенных в породе. Кристаллическая часть (около 95% от площади шлифа) представлена пелитоморфным кальцитом (50%) и глинистым заполнителем (50%). Присутствуют неравномерно распределенные округлые и

овальные включения кристаллического кальцита. Пустотное пространство отсутствует. Вторичные изменения по створкам раковин остракод в виде локальных проявлений растворения стенки.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *Platyoposaurus* sp. порода представлена мергелем с остатками флоры и остракод.

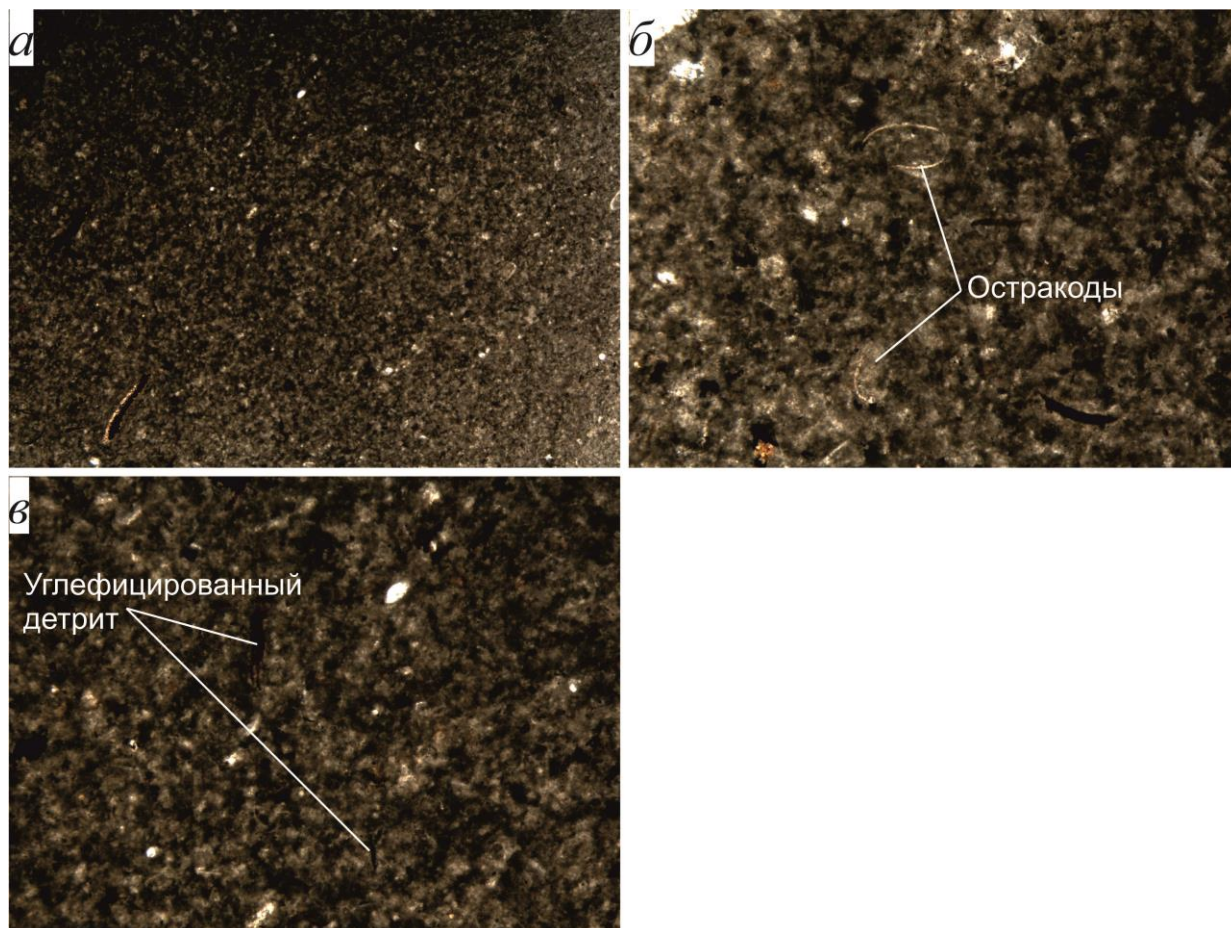


Рис. 83. Фото шлифа вмещающей породы костеносного мергеля местонахождения Сентяк без анализатора.

**Тип литофаций.** Континентальные, озерно-лагунные.

**Тафономия.** Остатки *Platyoposaurus* sp. светло-серого цвета, средней сохранности и высокой крепости. По степени окатанности слабоокатанные. По целостности целые. По степени мацерации изолированные. Костные остатки представлены единственной зубной костью. Залегание на боку, вдоль плоскости напластования.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в условиях приближенного к морскому бассейну участка опресненной лагуны в условиях гумидного климата. В отложениях присутствует явно морская фауна брюхоногих моллюсков (Mazaev, 2018). В целом комплекс беспозвоночных довольно обедненный, что может указывать на опресненные обстановки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, нижеказанский подъярус, зона по тетраподам *Parabradysaurus silantjevi*.

#### **Аксаково**

**Расположение.** Местонахождение расположено в песчаном карьере в 1 км северо-восточнее пос. Аксаково Шенталинского р-на Самарской обл.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений** (рис. 84). Костеносная порода залегает в виде линзовидного тела в пачке косослоистых, желтовато-бурых, крупнозернистых, полимиктовых, рыхлых песчаников с крупноразмерными (до 6 м в длину) древесными остатками кордаитов, замещенных черным кварцем, и со следами ожелезнения.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода представлена линзовиднозалегавшим интраформационным конгломератом мощностью до 0.5 м, располагающимся в основании мощной (14-15 м) толщи вишневых, грубозернистых, полимиктовых, пологоволнисто-слоистых и косослоистых песчаников средней крепости. Подошвенная граница конгломерата резкая, пологоволнистая, падение в восточном направлении под углом 20 градусов. Обломочная часть представлена светло-серой и красновато-бурой глинистой галькой, уплощенной и сферической формы, размером до 10 см. Галька от очень плотной до почти несцементированной, поверхность которой часто покрыта черными пятнами. В линзе выделены лентовидные, округлые в сечении вместоформенные (?) пустоты, внутренняя поверхность которых покрыта бурым корковым мелкозернистым кварцем. Помимо костных остатков рыб и тетрапод в конгломерате обнаружены растительные остатки в виде крупного фрагмента древесного ствола длиной около 40 см, окварцованного, со следами ожелезнения. Фаунистические остатки представлены рыбами *Acropholis* sp., *Acropholis stensioei*, *Kazanichthys golyushermensis*, *Watsonichthys noinski*, *Paramblypterus aff. Gubini*, *Kargalichthys efremovi*, *Kargalichthys cf. pritokensis*, *Platysomus biarmicus*, *Platysomus cf. bashkirus*, *Xenosynechodus egloni*, *Kazanichthys golyushermensis* (?), тетраподами *Platyoposaurus* sp., *Melosaurinae* gen. indet., *Dissorophidae* gen. indet., *Gecatogomphius kavejevi*, *Phthinosaurus borissiaki* (Бакаев и др., 2018).

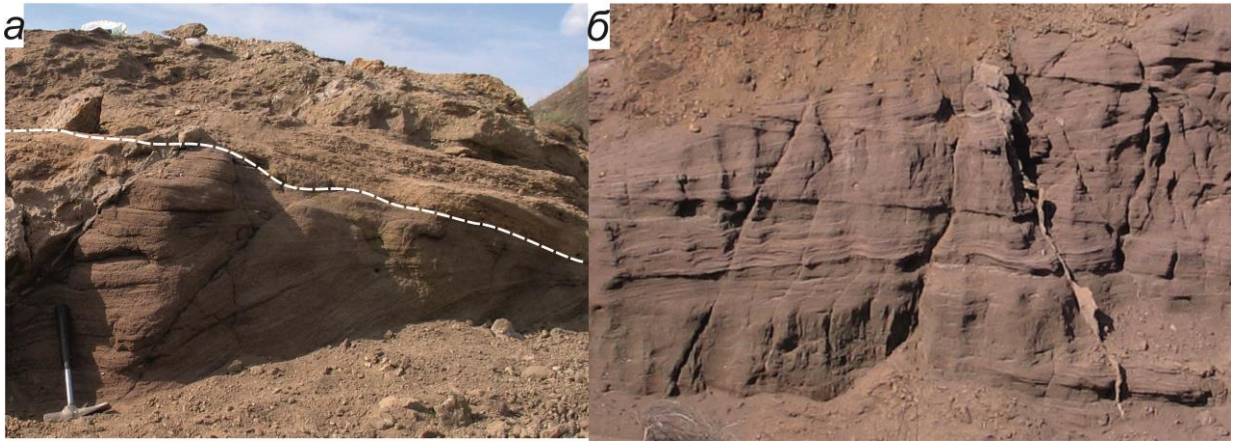


Рис. 84. Отложения местонахождения Аксаково: *а* – костеносная линза гравелита (над белой штрихпунктирной линией), перекрывающая косолосистые песчаники, *б* – толща косослоистых песчаников.

**Микролитологическая характеристика** (рис. 85). Обломочная часть занимает около 40% от площади шлифа. Распределение обломков не равномерное. Размер обломков – 0.1-1 мм; преобладание – 0.25-1 мм (без учета грубообломочной (псефитовой) фракции). Обломки преимущественно изометричной и реже удлиненной формы, по степени окатанности полуокатанные и неокатанные, плохо отсортированные. Отмечается малочисленное присутствие (не более 5%) резко удлиненных угловатых обломков предполагаемого эолового генезиса. По минеральному составу обломочная часть представлена в основном кварцем. Органические остатки не выявлены. Форменные элементы представлены железистыми комками размером до 1 мм. Цементирующая часть занимает около 60% от площади шлифа. Цемент базальный, неравномерный сплошной, пойкилитовой структуры. По минеральному составу цемент глинисто-карбонатный. Суммарное пустотное пространство среднее: неравномерно распределенные каверны 0.25-1 мм. Среди вторичных изменений отмечаются пустоты выщелачивания.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *Platyrosaurus* порода представлена конгломератом с глинисто-карбонатным цементом со следами ожелезнения базального типа пойкилитовой структуры.

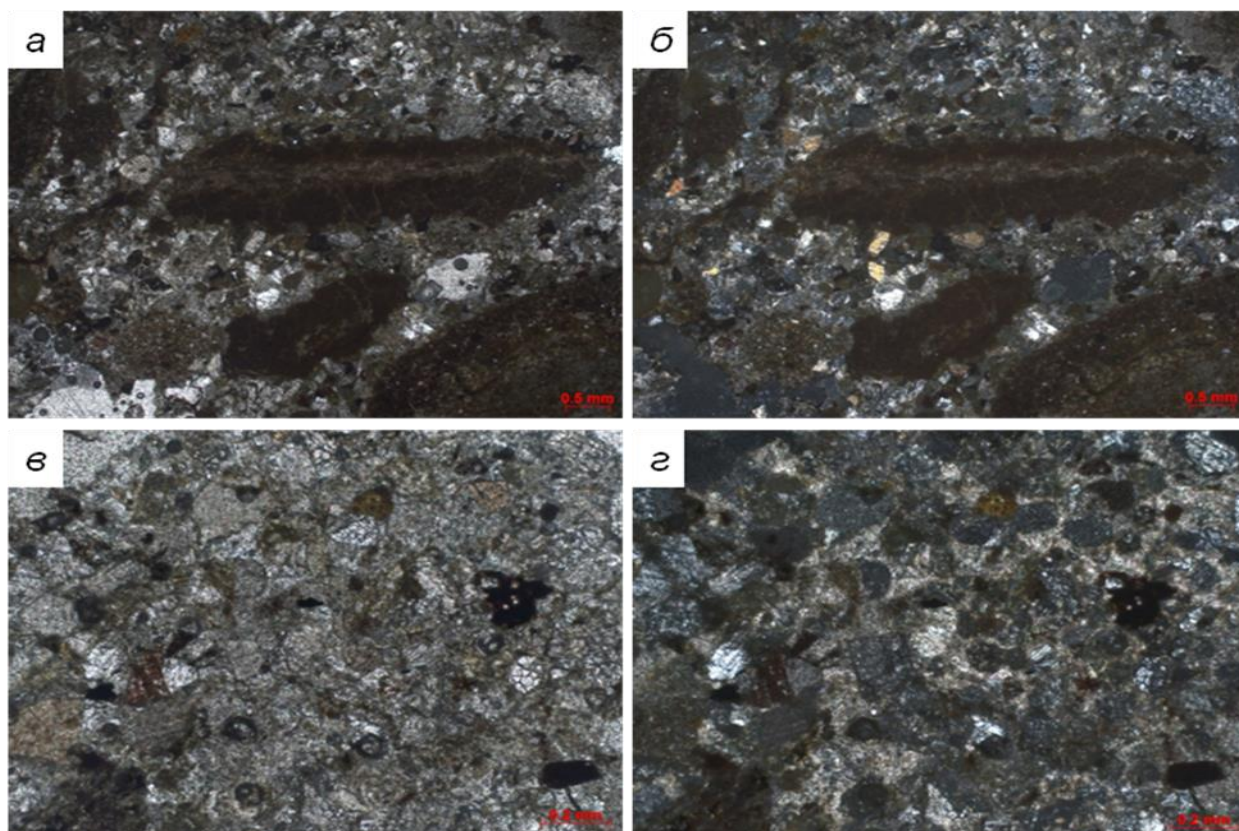


Рис. 85. Фото шлифа вмещающей породы костеносного конгломерата местонахождения Аксаково без анализатора (а, в) и с анализатором (б, г).

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой (временный поток).

**Тафономия.** Малочисленные остатки *Platyraptor sp.* от бурого до темно-бурого цветов, средней сохранности и средней крепости. По степени окатанности от неокатанных до среднеокатанных. По целостности целые и фрагментарные. По степени мацерации изолированные. Костные остатки представлены фрагментами покровных элементов роstralной части черепа с характерными для представителей рассматриваемого рода сильно вытянутыми ячейками, а также фрагментом бедренной кости и дермальными окостенениями, вероятно, также относимыми к рассматриваемому роду. Залегание разноориентированное, неравномерное. Максимальная концентрация отмечается в отдельных участках, в особенности тех, где прослеживается обломочный материал наибольшей размерности.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в русловых условиях равнинной реки при участии временных и быстрых потоков.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, казанский ярус, нижнеказанский подъярус, зона по тетраподам *Parabradysaurus silantjevi*.



## УРЖУМСКИЙ ЯРУС

### Белебей

**Расположение.** Местонахождение расположено на левом берегу р. Белебейка ниже ул. Набережная г. Белебей Белебеевского р-на Башкирии.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений** (рис. 86). Разрез представляет собой толщу переслаивающихся песчаников, известковистых глин, мергелей и известняков. Мощность – более 60 м. Костеносные отложения приурочены к толще бурых песчаных глин с растительным детритом, в частности, корневыми остатками, остатками двустворок и плавниковыми шипами акул, скелетными остатками тетрапод (слои 4 и 6 по Н.И. Новожилову), песчаников (слой 5) общей мощностью до 6.5 м, ограниченной в подошве светло-красным мергелем мощностью 0.5 м, а в кровле – светло-серым мергелем мощностью 0.1 м.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода (слой 5 по Н.И. Новожилову) с остатками *P. stuckenbergi* представлена буровато-малиновым песчаником, рыхлым, местами высокой крепости, косослоистым, включающего небольшие линзочки красных и серых конгломератовидных песчаников с включениями уплощенной гальки красных мергелей, хорошо окатанной в серых и плохо окатанной в красноцветных песчаниках. Фауна тетрапод представлена *P. stuckenbergi*, *Bashkirosaurus cherdyncevi*, *Iratusaurus vorax*, *Bashkyroleter bashkyricus*, *Rhipaeosaurus tricuspis*, *Belebey vegrandis*, *Phthinosaurus borissiaki*. Мощность 3.2 м (Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997).

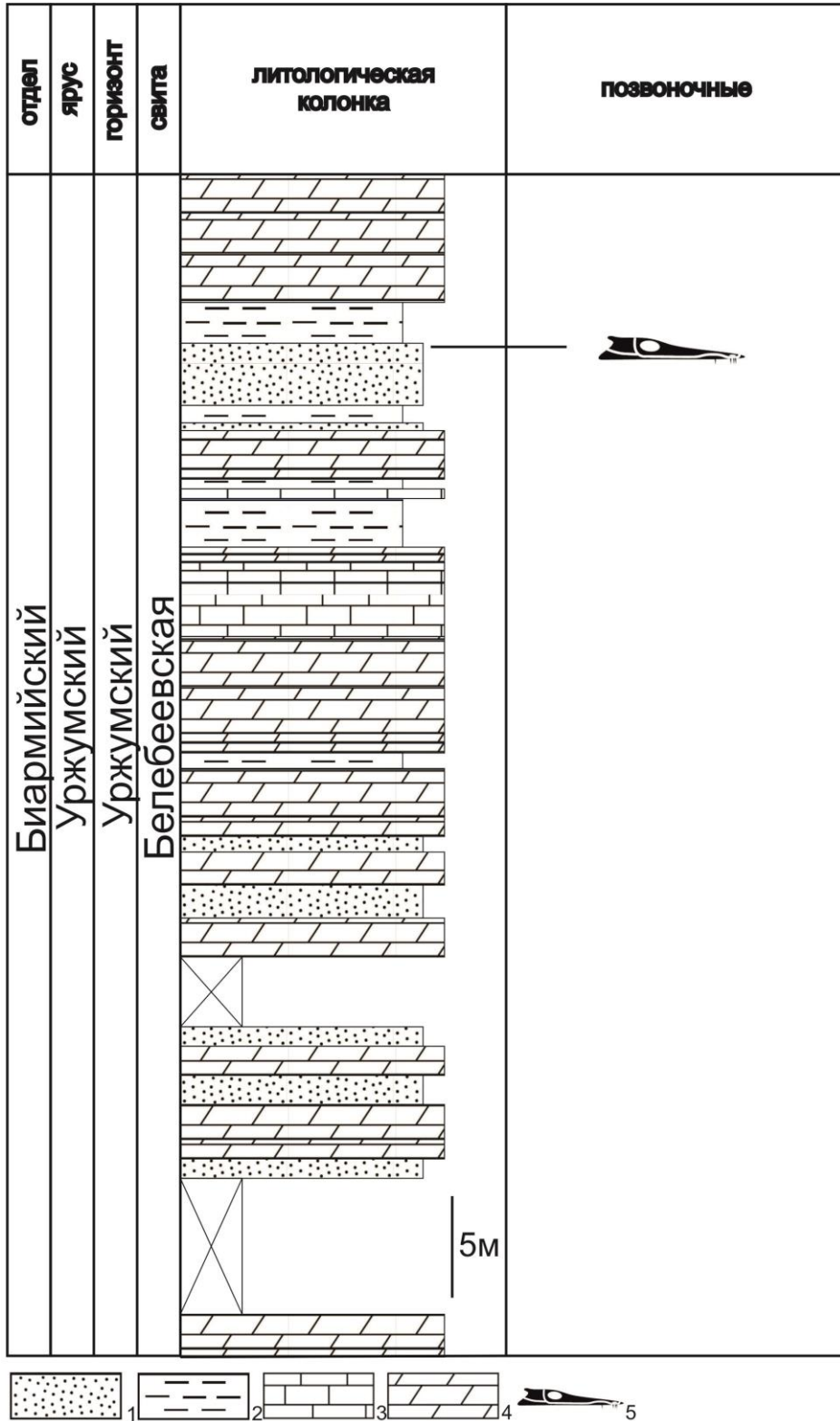


Рис. 86. Сводная литолого-стратиграфическая колонка местонахождения Белебей. Обозначения: 1 – песчаник; 2 – глина; 3 – известняк; 4 – мергель; 5 – остатки *Platyosaurus*.

**Микролитологическая характеристика** (по шлифу с обр. ПИН №164/1) (рис. 87). Обломочная часть занимает около 50% от площади шлифа. Распределение обломков

равномерное. Размер обломков – 0.1-0.4 мм; преобладание – 0.25-0.4 мм. Обломки преимущественно удлиненной и изометричной формы, по степени окатанности в основном полуокатанные и в меньшей степени неокатанные, средне отсортированные. Отмечается малочисленное присутствие (не более 5%) резко удлиненных угловатых обломков предполагаемого эолового генезиса. По минеральному составу обломочная часть представлена в основном кварцем. Органические остатки составляют не более 1% и представлены растительным детритом плохой сохранности. Форменные элементы отсутствуют. Цементирующая часть занимает около 50% от площади шлифа. Цемент поровый, неравномерный сплошной, пойкилитовой структуры. По минеральному составу преобладает глинистый цемент, и в меньшей степени кальцитовый. Микротекстура характеризуется наличием округлых образований кальцитовой цементирующей части размером до 6 мм. Среди вторичных изменений отмечаются кальцитовые регенерационные каемки вокруг органических частиц.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *R. stuckenbergi* порода представлена песчаником среднезернистым полиминеральным с глинисто-карбонатным цементом порового типа пойкилитовой структуры.

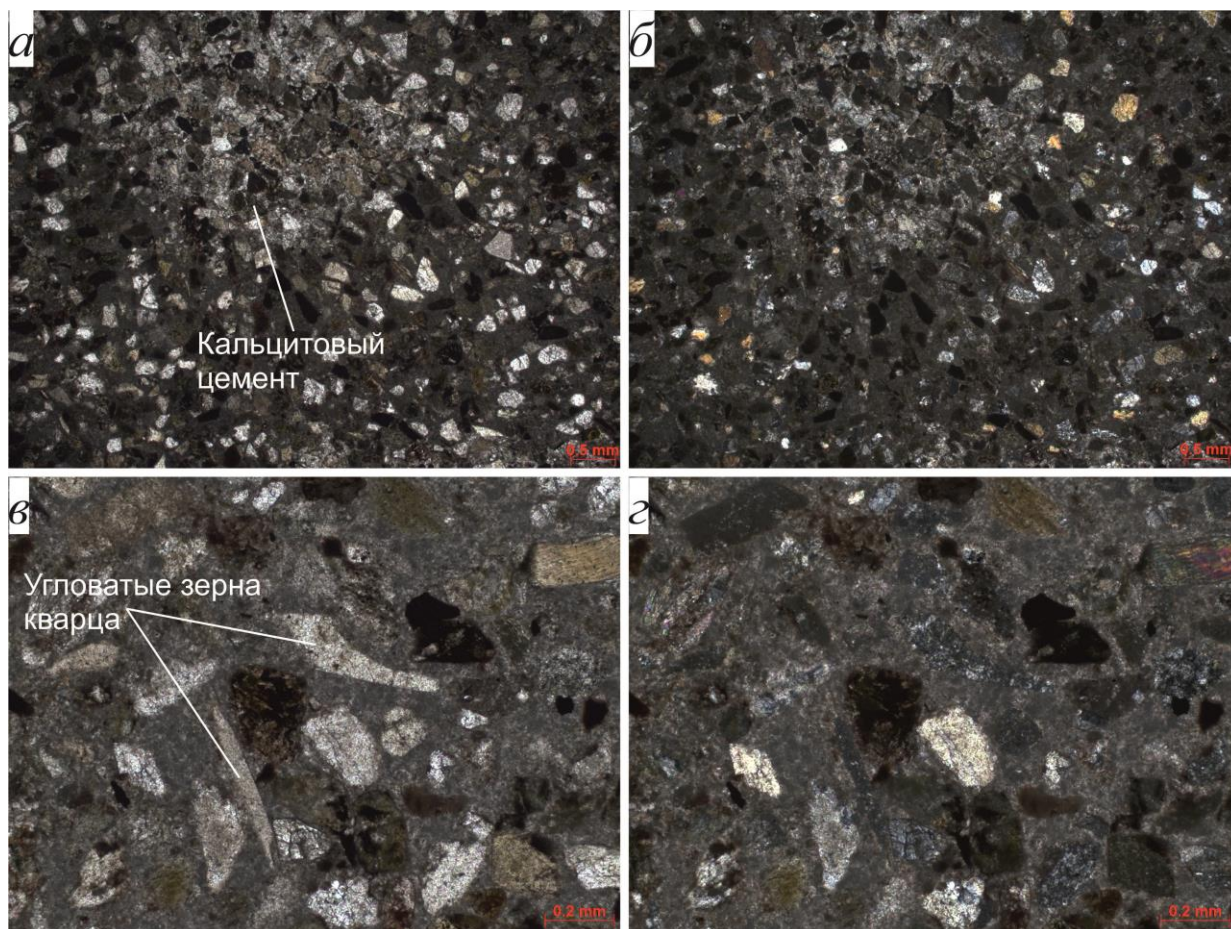


Рис. 87. Фото шлифа вмещающей породы с экз. ПИН № 164/1 костяного песчаника местонахождения Белебей без анализатора (а, в) и с анализатором (б, г).

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой.

**Тафономия.** Остатки *P. stuckenbergi* бурого цвета, хорошей и средней сохранности, высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности как целые, так и фрагментарные. По степени мацерации сочлененные элементы скелета. Костные остатки представлены единственным нецелым костяком. В целом остатки тетрапод рассеяны в костяном слое и залегают в виде редких гнезд, причем наиболее крупноразмерный скелетный материал тяготеет к песчаникам, в то время как мелкостелетный – к глинистым отложениям (Новожилов, 1955). Скелет *Platyoposaurus* залегают в центральной части линзовидного тела, вокруг которого обнаружены растительные остатки в виде фрагментов стволов, а также локальные гнездовые скопления изолированных костей *Tetrapoda* (Ефремов, 1950). Череп длинной осью ориентирован в направлении СВ-ЮЗ, осевой скелет резко изогнут под углом  $150^\circ$  относительно осевой линии позвоночного столба примерно в своей середине (между 11 и 12 позвонками). Скелет залегают на правом боку. Череп и предкрестцовый отдел позвоночника с ребрами сочленены, хвостовой отдел, вероятнее всего не полон,

представлен размацерированными посткрестцовыми элементами, передняя левая конечность ориентирована назад и располагается под острым углом к осевой линии позвоночного столба, задняя левая конечность вытянута вперед и расположена практически параллельно загнутой части предкрестцового отдела. Обе конечности были сочленены со скелетом, пальцы не растопырены; передняя и задняя правые конечности отсутствуют. Брюшной панцирь представлен сочлененными дермальными элементами без заметного его смещения относительно плечевого пояса. Захоронение тела происходило до начала активной мацерации мягких тканей, о чем свидетельствует наличие целого брюшного панциря на месте своего формирования. Заметный перегиб позвоночника может быть обусловлен закориванием после смерти животного крупного и тяжелого черепа и возникновением заворота тела, указывающего на направление течения (Очев и др., 1994). Неестественно ориентированная для скелетного материала *Temnospondyli* задняя конечность (обычно ориентирована назад при захоронении в гидродинамически спокойной обстановке) может быть обусловлена действием течения сзади вперед в направлении осевой линии тела. То есть посмертное положение тела было ориентировано головой вперед по направлению потока. Весь процесс захоронения происходил явно в субаквальной обстановке, чем обусловлен темный цвет скелетных элементов. При этом в осадок оказалось погруженным не все тело: большая часть хвоста, а также передняя и задняя правые конечности должны были оставаться на поверхности осадка до состояния их полной мацерации и утрачивания. Схожий характер захоронения наблюдается на примере скелета *Dvinosaurus primus* из местонахождения Соколки (Амалицкий, 1921). Вероятность дальнего переноса тела маловероятна, скорее всего, захоронение произошло в незначительной удаленности от места гибели (Теория и опыт..., 1989), о чем в частности говорит скопление позади скелета *Platyoposaurus* изолированных элементов *Temnospondyli* со следами окатывания уже размацерированных и разнесенных скелетов (Новожилов, 1955).

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в мелководной части равнинной реки в условиях активной гидродинамической обстановки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус, уржумский горизонт, белебеевская свита, зона *Estemmenosuchus uralensis*.

### **Шихово-Чирки**

**Расположение.** Местонахождение расположено на правом берегу реки Вятка в Слободском р-не Кировской области: 1) в старом карьере по добыче известняка на правом

берегу реки Вятка в 500 м юго-западнее деревни Чирковский Завод, 2) на месте старых подземных каменоломен в 1 км юго-западнее от упомянутой деревни, откуда происходит большая часть материала по *P. watsoni*; 3) в карьере между деревнями Чирки (Шихово) и Чирковским Зааводом.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений** (рис. 88). В основании разреза как по берегу Вятки, так и в карьерах отмечается карбонатная «белая» пачка (толща №4 по Н.Г. Кассину) мощностью более 3 м. В обнажении № 12 (Стратотипический разрез..., 2001) она характеризует слой 10, сложенный прослоями доломитизированного и строматолитового известняка в светло-сером, плотном, крепком, тонко- и среднеслоистом мергеле с рассеянными закрученными следами илоедов (мощность 1.6 м). Слой подстилается темно-серой, плотной, тонковолнистослоистой глиной (1.5 м) и перекрывается глиной темно-серой, плотной, тонковолнистослоистой с отпечатками водорослей и папоротников (3.5 м). Среди флористических остатков по выделенному палинокомплексу установлены двухмешковая стриятная пыльца, азонолетные формы, единичные находки виттатин и тэниатной пыльцы, преобладание для отдельных спектров характерно зеленых водорослей класса сцеплянок и монолетных спор (?) (Геологические памятники природы России, 1998).

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода с остатками *P. watsoni* представлена светло-серым и кремевым глинистым известняком, массивным и реже волнисто-линзовиднослоистым (экз. ПИН № 161/24), высокой и средней крепости, биотурбированным, желваками черного кремня без следов ожелезнения. Известняк формирует прослой («беляк») мощностью от 5 до 20 см. По образцу с отпечатком черепа *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/24) удалось установить важные текстурные особенности, такие как следы биотурбации. В породе экз. ПИН № 161/14 выявлены трещины усыхания шириной до 2 мм

Среди фаунистических остатков встречены неморские двустворки *Palaeomutela viatkensis*, *Prilukiella lata*, *Anthraconauta volgensis*, рыбы *Kazanichthys viatkensis*, *Samarichthys nikolaevae*, *Palaeoniscum kasanense*, *Platysomus biarmicus*, *Elonichthys cf. contortus*, лепидотрихии; тетраподная ассоциация помимо *Platyoposaurus watsoni* представлена *Leptoropha talonophora*, *Melosaurus platyrhinus*, *Nyctiboetus kassini* (Ефремов, Вьюшков, 1955; Чудинов, 1957; Гоманьков и др., 1993; Ивахненко и др., 1997; Силантьев, 2001, 2016; Стратотипический разрез..., 2001; Буланов, 2006).

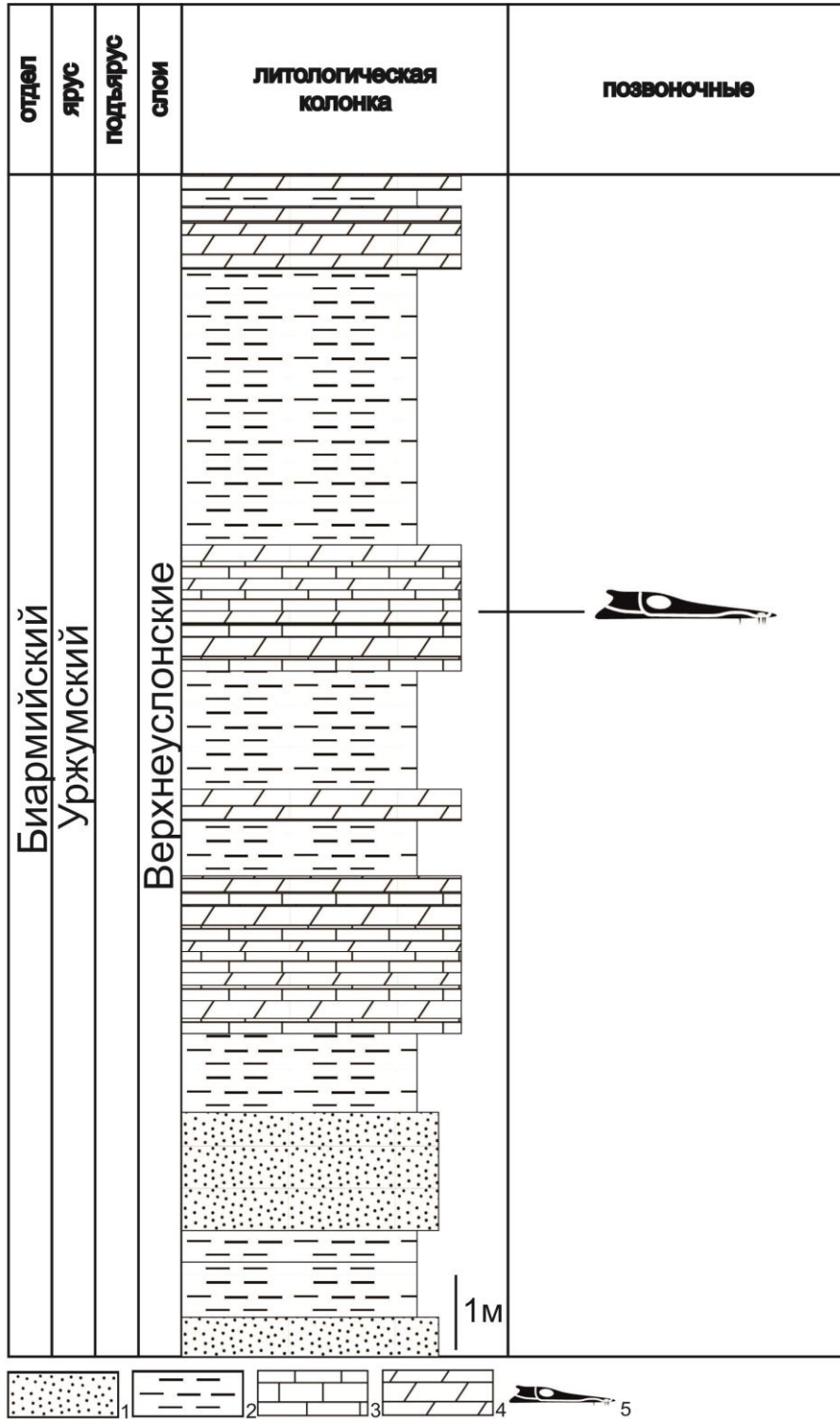


Рис. 88. Сводная литолого-стратиграфическая колонка местонахождения Шихово-Чирки (обнажение 12). Обозначения: 1 – песчаник; 2 – глина; 3 – известняк; 4 – мергель; 5 – остатки *Platyraptor*.

**Микролитологическая характеристика** (по шлифу с экз. ПИН № 161/48) (рис. 89). Органические остатки (около 1% от площади шлифа) костеносной породы распределены равномерно и представлены как отдельными створками, так и целыми

раковинами остракод средней сохранности размером до 0.7 мм, также органическими частицами округлой и овальной формы размером 0.005-0.02 мм. Многочисленные несkeletalные форменные элементы в виде сгустков и реже комков размером 0.02-0.07 мм, равномерно распределенных в породе. Кристаллическая часть (около 99% от площади шлифа) представлена пелитоморфным кальцитом. Встречаются малочисленные округлые и овальные включения размером до 0.2 мм, заполненные кристаллическим кальцитом. Пустотное пространство практически отсутствует: единичные каверны в кальцитовых включениях размером до 0.04 мм. Вторичные изменения проявляются в виде крайне слабой кавернозности, по створкам раковин остракод в виде локальных проявлений растворения стенки.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *P. watsoni* порода представлена пелитоморфным комковато-сгустковым известняком биотурбированным (вакстоун, дисмикрит).



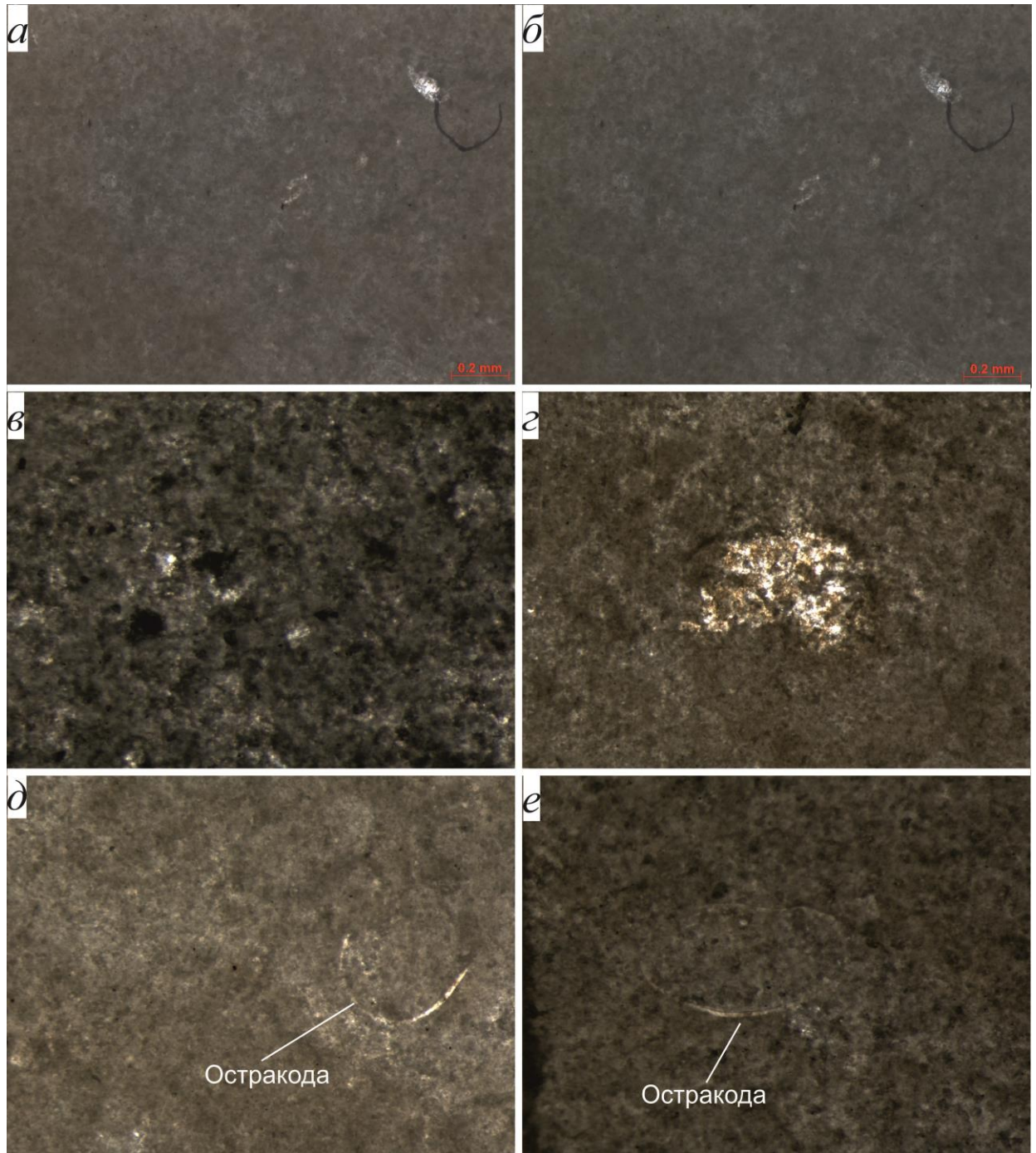


Рис. 89. Фото шлифа вмещающей породы с экз. ПИН № 161/48 костеносного известняка местонахождения Шихово-Чирки без анализатора (*а, в, г, д, е*) и с анализатором (*б*).

**Тип литофаций.** Переходный, лагунный.

**Тафономия.** Многочисленные остатки *P. watsoni* темно-бурого и буровато-серого цвета, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности неокатанные. По целостности как целые, так и фрагментарные. Большинство черепов без предорбитального отдела. По степени мацерации, как сочлененные (череп, ветви нижней челюсти, сочленения черепа и нижней челюсти), так и изолированные. Остатки рыб представлены как отдельными чешуями и скелетными элементами, так и целыми

скелетами. Некоторые из черепов со следами небольшой плоскостной деформации. Костные остатки *P. watsoni* представлены преимущественно черепным и нижнечелюстным материалом, а также элементами плечевого пояса и единичными элементами позвонков, плечевых и подвздошных костей. Залегание остатков тетрапод и рыб беспорядочное, выдержанным по мощности тонким прослоем в средней части слоя костеносного известняка, вдоль плоскости напластования. Остатки тетрапод распространены по площади развития известняка неравномерно: максимальная концентрация в северной части каменоломен, в прочих частях выработок остатки немногочисленны либо вовсе отсутствуют. Остатки *P. watsoni* тяготеют к подошве известняковых прослоев, что удалось выяснить благодаря наличию волнистой слоистости и установлению по ней валиков и понижений между ними (экз. ПИН № 161/24), а также по характеру залегания черепных и нижнечелюстных остатков. Остатки рыб имеют более широкое и равномерное площадное распространение, нежели остатки тетрапод. Совместно с остатками рыб и тетрапод встречены редкие копролиты, относимые к *P. watsoni*.

**Генезис костеносных отложений.** Костеносные отложения формировались в условиях приближенного к морскому бассейну участка опресненной лагуны в условиях аридного климата. Схожий литотип известен на местонахождении Донгуз VI, генетически интерпретируемый как эвапоритовые известняки с большим количеством костных остатков, формировавшихся в условиях дельтовой поймы.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус.

### **КАЗАНСКИЙ ЯРУС-УРЖУМСКИЙ ЯРУС**

Местонахождения Акбатыровский Рудник, Большой Китяк-1,2, Чарли, Камские Поляны стратиграфически занимают положение между местонахождениями Сентяк и Малая Кинель.

#### **Акбатыровский Рудник**

**Расположение.** Местонахождение расположено на левом берегу реки Малая Китянка напротив д. Акбатырева в Малмыжском р-не Кировской обл.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Костеносные отложения пачки перемежающихся красных известковистых глин, серых и желтых песчаников и мергелей мощностью 12-15 м залегают в основании разреза, перекрывающиеся серыми песчаниками мощностью 8-10 м (Ефремов, Вьюшков, 1955).

**Макролитологическая характеристика** (рис. 90). Костеносные отложения (слой 6 по Кротов, Ефремов, 1955) представлены зеленовато-серым мергелем массивным, однородным, высокой крепости, с гнездами мелкокристаллического кальцита и со следами медного оруденения. Мергель перемежается с линзовидными прослоями красных известковистых глин, а также желтовато-серыми слабооруденелыми песчаниками (Ефремов, 1937; Ефремов, Вьюшков, 1955). И в песчаниках и в мергелях многочисленны флористические остатки. Фаунистические остатки приурочены как к битуминозным мергелям, так и к песчаникам и представлены среди беспозвоночных раковинами двустворок. Костные остатки из мергелей представлены рыбами и тетраподами, в частности, *P. stuckenbergi* (Ивахненко и др., 1997; Ефремов, Вьюшков, 1955).

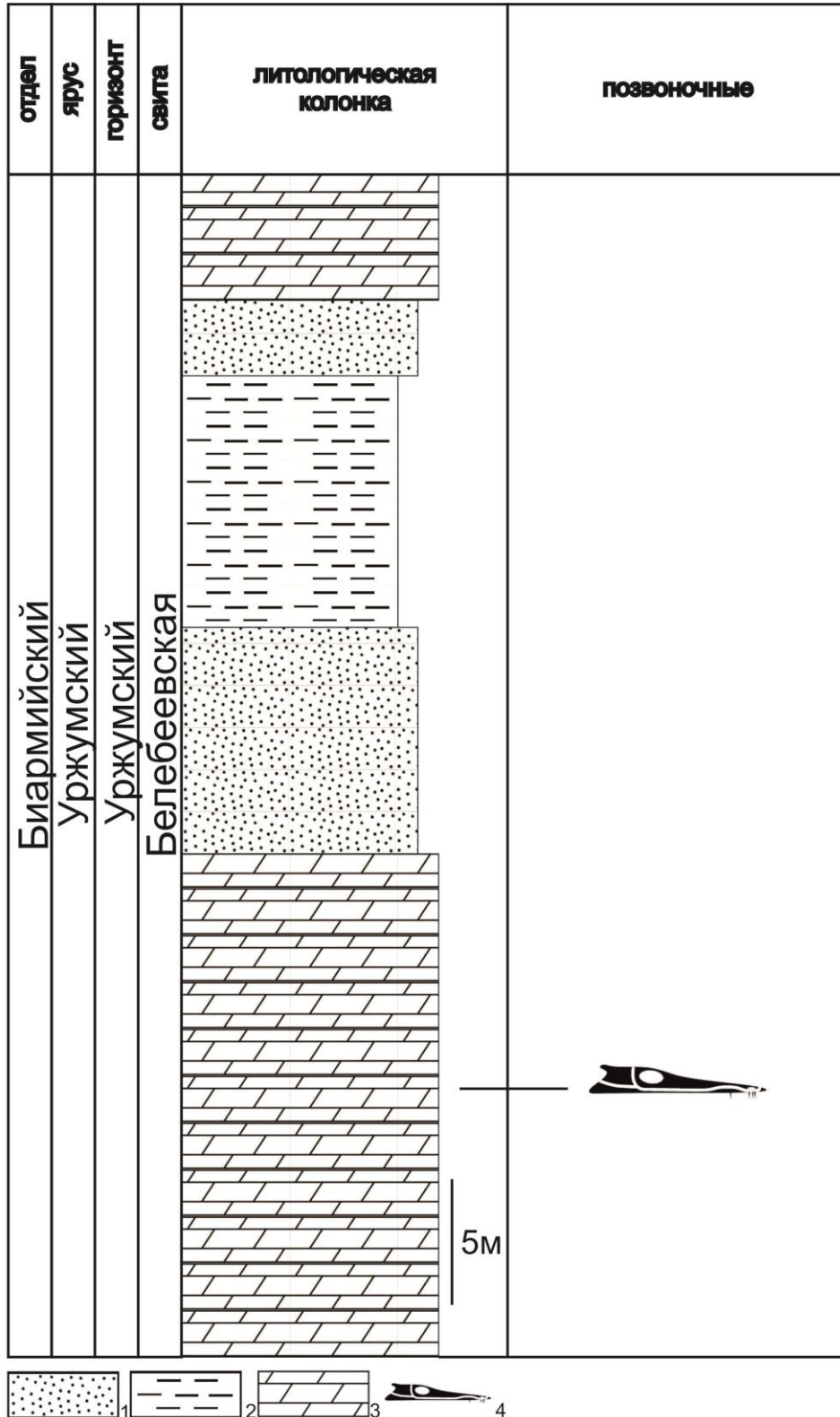


Рис. 90. Сводная литолого-стратиграфическая колонка местонахождения Акбатыровский Рудник. Обозначения: 1 – песчаник; 2 – глина; 3 – мергель; 4 – остатки *Piatyoposaurus*.

**Микролитологическая характеристика** (по шлифу с обр. КФУ №1044П/637/1) (рис. 91). Органические остатки (около 5% от площади шлифа) костеносной породы распределены равномерно и представлены растительным детритом, остракодами.

Растительный детрит в виде углефицированных остатков от округлой до сильно вытянутой формы размером 0.01-0.1 мм. Остракоды в виде чаще отдельных створок и реже целых раковин размером до 0.07-0.3 мм хорошей сохранности. Сворки расположено не ориентировано. Нескелетные форменные элементы в виде сгустков размером 0.02-0.2 мм, заполненных хорошо раскристаллизованным кальцитом, равномерно распределенных в породе. Кристаллическая часть (около 95% от площади шлифа) представлена пелитоморфным кальцитом и глинистыми сгустковым заполнителем. Некарбонатные примеси в виде пятен ожелезнения по нераскрытым трещинам. Суммарное пустотное пространство низкое: вместоформенные каверны по включениям кальцита размером 0.02-0.08 мм. Вторичные изменения отмечаются по включениям кристаллического кальцита в виде каверн выщелачивания, а также ожелезнения и заполнения раскристаллизованным кальцитом трещин.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *Platyrosaurus* порода представлена мергелем с остатками флоры и остракод.

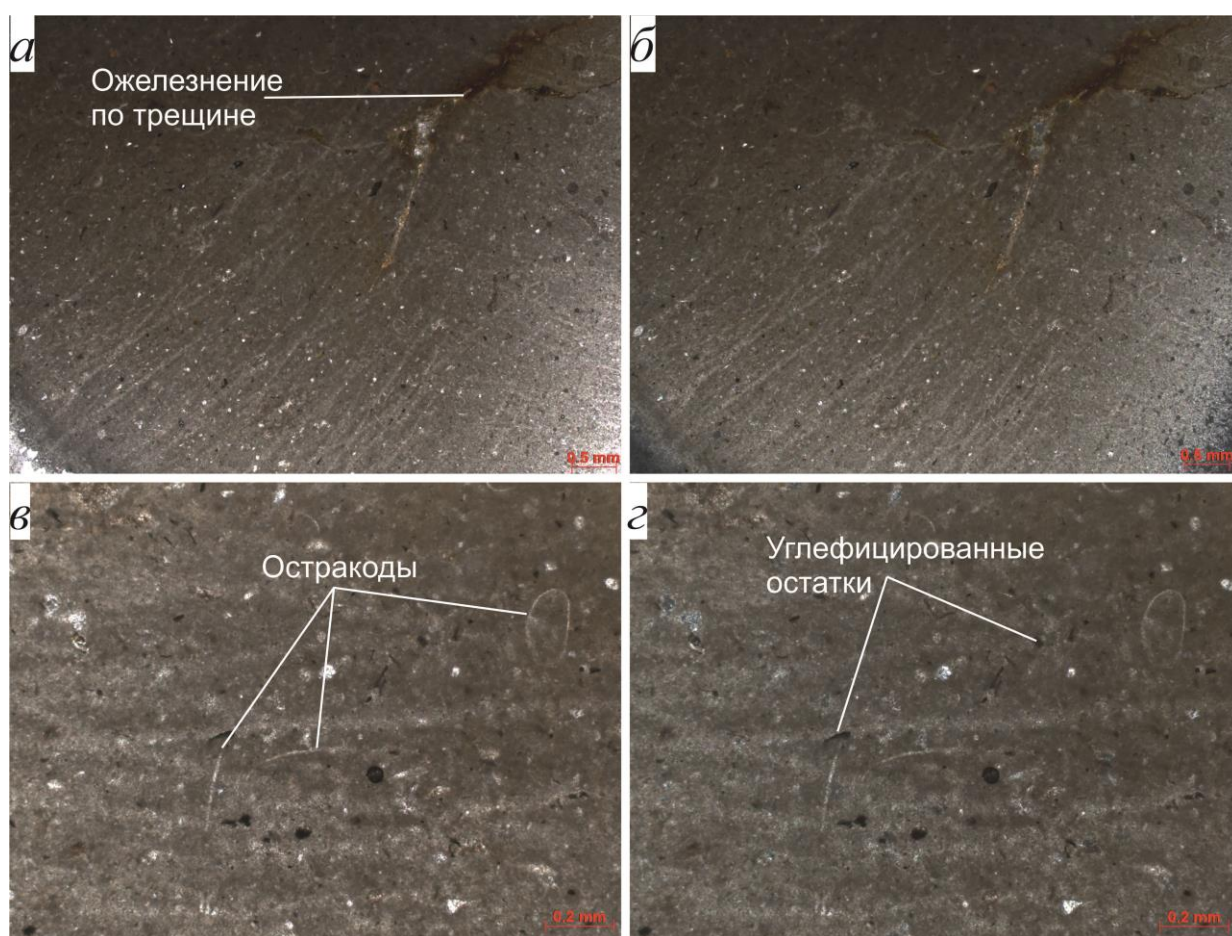


Рис. 91. Фото шлифа вмещающей породы с экз. КФУ №1044П/637/1 костеносного мергеля местонахождения Акбатыровский Рудник без анализатора (а, в) и с анализатором (б, г).

**Тип литофаций.** Континентальные, озерно-лагунные.

**Тафономия.** Многочисленные кости *Platyosaurus* в основном от темно- до светло-бурых, реже – светло-серые и серые, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности не окатанные и слабо окатанные (единичные). По целостности преимущественно фрагментарные элементы (следствие раскопочных работ). По степени мацерации в основном изолированные кости, однако, встречаются экземпляры с сочлененными элементами, в частности, фрагменты черепов с причлененной нижней челюстью. Костные остатки представлены преимущественно черепными и нижнечелюстными элементами и гораздо реже посткранием (позвонки, ключица, подвздошная кость). Остатки тетрапод тяготеют преимущественно к верхам рудного горизонта и надрудным песчаникам с остатками флоры.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в наиболее глубоководной части лагуны-озера.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус-казанский ярус.

### **Большой Китяк-1**

**Расположение.** Местонахождение расположено на левом берегу р. Большая Китянка напротив центральной части с. Большекитякское в Малмыжском р-не Кировской обл.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** По описанию В.К. Голубева 2020 года в разрезе выделяются толща костеносных темно-серых меденосных мергелей, подстилающихся желтыми, фиолетовыми, бурыми костеносными полимиктовыми песчаниками, косо- и горизонтально слоистыми, с линзовидными прослоями конгломератов и глин мощностью до 40 см. Ныне сильно задерновано.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносные отложения представлены толщей темно-серых мергелей, со следами медного оруденения, которые подстилают ржаво-коричневатые песчаники с остатками *Dinocerphalia*. Фауна рыб представлена *Alilepis esini*, *Palaeoniscum kasanense*, *Kasanichthys golyushermensis*, *Progyrolepis* sp., *Varialepis* sp., *Xenosynechodus* sp., лепидотрихии, тетраподы *P. stuckenbergi*, *Melosauridaegen. indet.*, *Dissorophidaegen. indet.*, *Enosuchidaegen. indet.*, *Rhopalodontidae gen. indet.*, *Molybdopygus arcanus* (Чудинов, 1983; Голубев, 1996; Ивахненко и др., 1997).

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальные, озерно-лагунные.

**Тафономия.** Малочисленные остатки *P. stuckenbergi* желтовато-бурые и коричневатые, хорошей и средней сохранности, высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности как целые, так и фрагментарные элементы. По степени мацерации изолированные кости. Костные остатки представлены исключительно посткранием (плечевая и бедренная кости). Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в наиболее глубоководной части опресненной лагуны-озера.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус-казанский ярус.

### **Большой Китяк-2**

**Расположение.** Локализованное в 2018 году В.В. Булановым и А.В. Уляхиным, местонахождение расположено на левом берегу р. Большая Китянка напротив западной части с. Большекитяжское в Малмыжском р-не Кировской обл.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений** (рис. 92). По описанию В.К. Голубева 2020 года разрез представлен четырьмя пачками (снизу вверх): песчаная (мощность около 15 м), глинистая с линзовидными прослоями песчаников, в основании которой встречены флористические и фаунистические остатки (мощность около 10 м), песчаник зеленовато-серый и бурый, косослоистый (мощность около 10 м), карбонатно-глинистая пачка серых и розовых глин, серых мергелей и известняков (мощность около 6 м).

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода с остатками *P. stuckenbergi* представлена алевролитом серовато-бурым, средней крепости, с крупными карбонатными нодулями высокой крепости размером до 5 см и редким углефицированным детритом. Фаунистические остатки в виде многочисленных раковин двустворок размером до 2 см, представленных преимущественно ядрами; сохранившиеся створки раковин светло-серые, сильно трещиноватые; чешуей рыб. Среди ихнофоссилий отмечаются единичные копролиты.

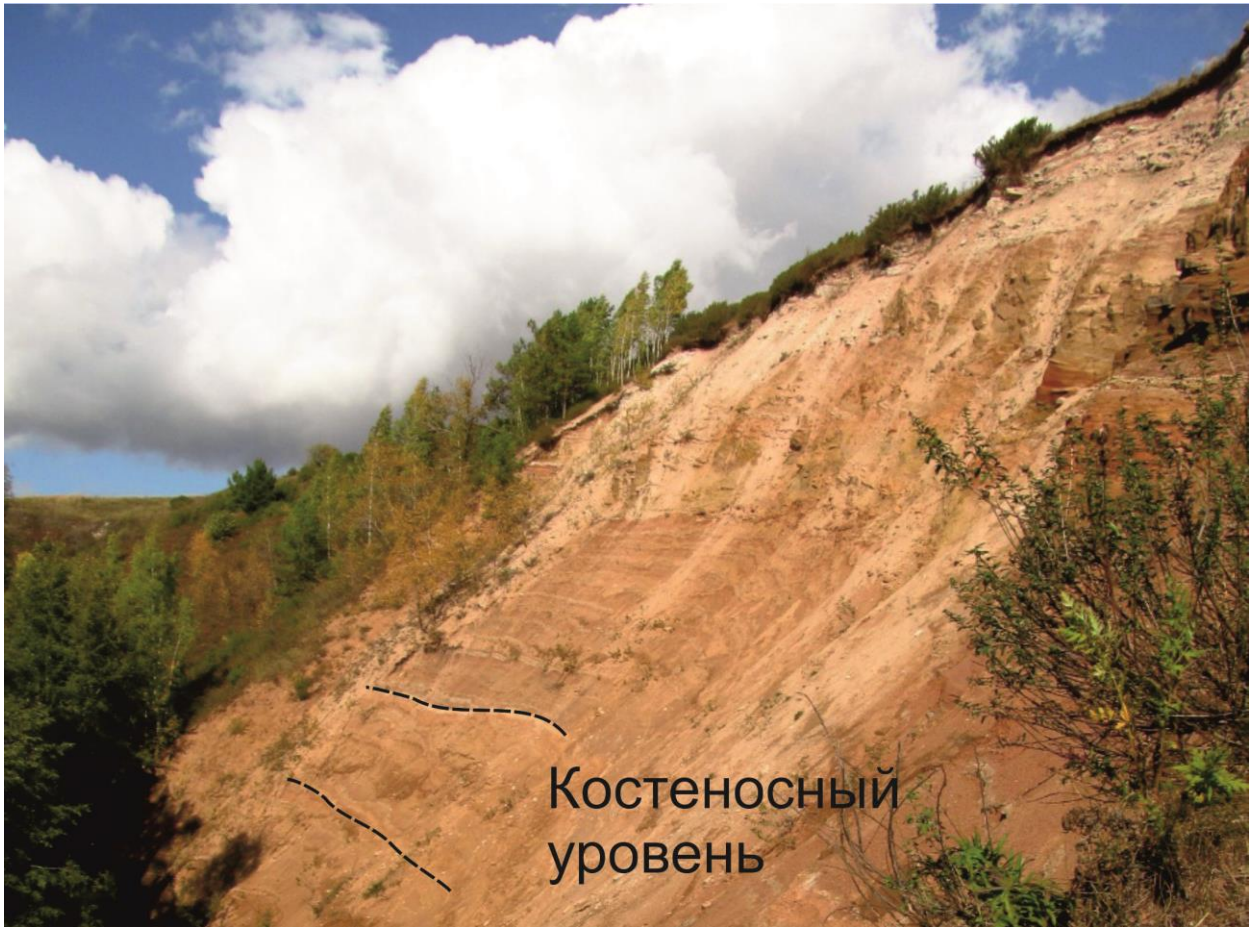


Рис. 92. Разрез Большой Китяк-2

**Микролитологическая характеристика** (по шлифу) (рис. 93). Обломочная часть занимает около 50% от площади шлифа. Распределение обломков неравномерное. Размер обломков – 0.05-0.3 мм; преобладание – 0.05-0.1 мм. Обломки преимущественно изометричной и реже удлиненной формы, по степени окатанности в основном полуокатанные и в меньшей степени неокатанные, плохо отсортированные. По минеральному составу обломочная часть представлена в основном кварцем. Некоторые зерна крустифицированы тонкой каемкой из пелитоморфного кальцита. Органические остатки не превышают 1% и представлены единичными створками остракод размером до 0.2 мм хорошей сохранности, а также чешуями рыб размером до 2 мм. Форменные элементы представлены равномерно распределенными глинистыми комками и сгустками размером 0.05-0.1 мм. Цементирующая часть занимает около 50% от площади шлифа. Цемент базальный, неравномерный сплошной, неравномерно-кристаллической структуры. По минеральному составу преобладает глинистый цемент, и в меньшей степени кальцитовый. Микротекстура характеризуется наличием микролинзовидной слоистости. Суммарное пустотное пространство невысокое: каверны по карбонатному цементу



размером 0.2-1.5 мм. Среди вторичных изменений отмечаются регенерационные каемки пелитоморфного кальцита вокруг кварцевых зерен.

С учетом микролитологической характеристики, вмещающая остатки *R. stuckenbergi* порода представлена глинистым алевролитом крупнозернистым мономинеральным с глинисто-карбонатным цементом базального типа неравномерно-кристаллической структуры с микролинзовидной слоистостью и включениями карбонатных нодулей.

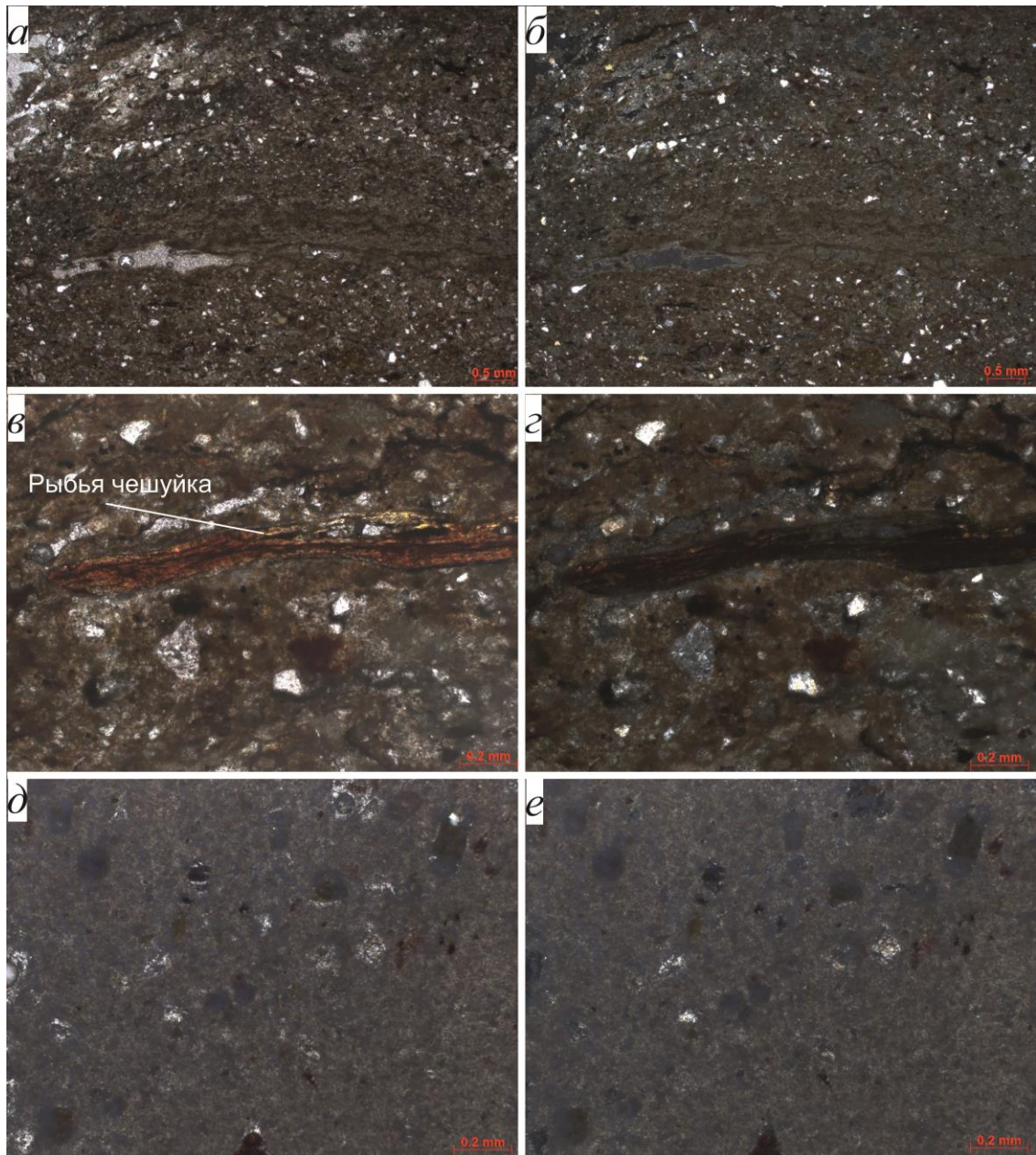


Рис. 93. Фото шлифа вмещающей породы костеносного глинистого алевролита местонахождения Большой Китяк-2 без анализатора (*a*, *в*, *д*) и с анализатором (*б*, *г*, *е*). Фото карбонатного нодуля (*д*, *е*).

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, пойменный.

**Тафономия.** Остатки *P. stuckenbergi* бурого цвета, хорошей сохранности и средней крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности как целые, так и фрагментарные элементы. По степени мацерации изолированные кости. Костные остатки представлены только посткранием, как и в местонахождении Большой Китяк-1 (плечевая и бедренная кости, позвонки, скапулоторакалоид, подвздошная кость, дермальные окостенения). Встречаются как в глине, так и в карбонатных нодулях. По характеру залегания костные остатки образуют локальное скопление. Расположение двустворок хаотичное, чаще вдоль плоскости напластования и реже – поперек.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в условиях заливаемой поймы равнинной реки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус-казанский ярус.

### Чарли

**Расположение.** Местонахождение представляет собой скважину № 44 (гл. отбора керна с костными остатками 139.0-139.6 м), пробуренную СВТГУ (Горьковская ГРЭ, Вятская геологическая партия) поблизости от села Чарли Кукморского р-на Татарстана (Губин, 1991)

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Описание разреза не известно.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносная порода представлена мергелем с остатками флоры и остракод, рыб *Acropholidae*, *Kazanichthys viatkensis*, *Palaeoniscum kasanense*, *Alilepis esini*, *Platysomus* sp., тетраподы *Platyoposaurus* sp. (Губин, 1991; Голубев, 1996; Ивахненко и др., 1997).

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальные, озерно-лагунные.

**Тафономия.** Остатки *Platyoposaurus* sp. темно-серые, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности фрагментарные. По степени мацерации изолированные кости. Костные остатки представлены единственной изолированной зубной костью. Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в наиболее глубоководной части опресненной лагуны-озера.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус-казанский ярус.

### Камские Поляны

**Расположение.** Местонахождение расположено в основании уступа левого берега р. Кама в 1 км ниже с. Камские Поляны Нижнекамского р-на Татарстана.

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений.** Пачка костеносных песчаников мощностью пестрыми мергелистыми отложениями.

**Макролитологическая характеристика.** Макроописание костеносных отложений дано по указанию М.Э. Ноинского, который отмечает в разрезе местонахождения выходы зеленовато-серых песчаников малой крепости. Мощность до 2 м. Фауна тетрапод представлена *P. stuckenbergi*, *Konzhukovia* cf. *Tarda* (Ефремов, 1930; Миртова, Дмитриев, 1936; Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997).

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой.

**Тафономия.** Редкие остатки *P. stuckenbergi* буровато-серого цвета, хорошей сохранности и высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности как целые, так и фрагментарные элементы. По степени мацерации изолированные кости. Костные остатки представлены единичными как черепными, так и посткраниальными элементами. Характер залегания не ясен.

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в мелководной части равнинной реки.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, уржумский ярус-казанский ярус.

### УРЖУМСКИЙ ЯРУС-НИЖНЕСЕВЕРОВДВИНСКИЙ ПОДЪЯРУС (?)

#### Малая Кинель

**Расположение.** Местонахождение расположено на правом берегу р. Малая Кинель в 500 м северо-западнее крайних домов д. Брянчаниново Асекеевского р-на Оренбургской обл. в непосредственной близости от основания горы Брянчаниновская шишка (Шихан).

**Литолого-фациальные особенности костеносных отложений** (рис. 94). Основной костеносный песчаник подстилает и перекрывает глинистый известняк мощностью 0.7 м и 0.8 м соответственно. При более детальном анализе во время полевых работ 2021 года автором было отмечено, что перекрывающие породы представлены органогенно-обломочным известняком глинистым, кремневым, высокой крепости, с редкими красноглиняными катунами размером до 1 см, водорослевым с многочисленными остатками двустворок (пакстоун, биоспарит с участками микрита). Редкие остатки

тетрапод бурого цвета, хорошей сохранности, высокой крепости. По степени окатанности не окатанные. По целостности как целые. По степени мацерации изолированные. Остатки рыб гораздо более многочисленные. Отдельные створки раковин как целые, так и фрагментарные, черные, размером до 3 см. Положение створок параллельно напластованию. Распределение остатков рыб равномерное, тетрапод – неравномерное.

**Макролитологическая характеристика.** Костеносные отложения с остатками *P. vjuschkovi* (слой 4 по В.В. Буцуре. Вьюшков, 1955) представлены зеленовато-серым глинистым, сильно известковистым песчаником высокой крепости с углефицированным растительным детритом, многочисленными ядрами двустворок, костями рыб и тетрапод. Мощность 0.2-0.4 м. Фауна рыб представлена *Platysomus biarmicus*, *Palaeoniscidae* gen. indet., тетраподы *P. vjuschkovi*, *Tryphosuchus kinelensis*, *Enosuchus* cf. *breviceps*, *Syodon* sp., *Deuterosaurus* sp., *Porosteognathus* (?) sp. (Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997; Tverdokhlebov et al., 2005).

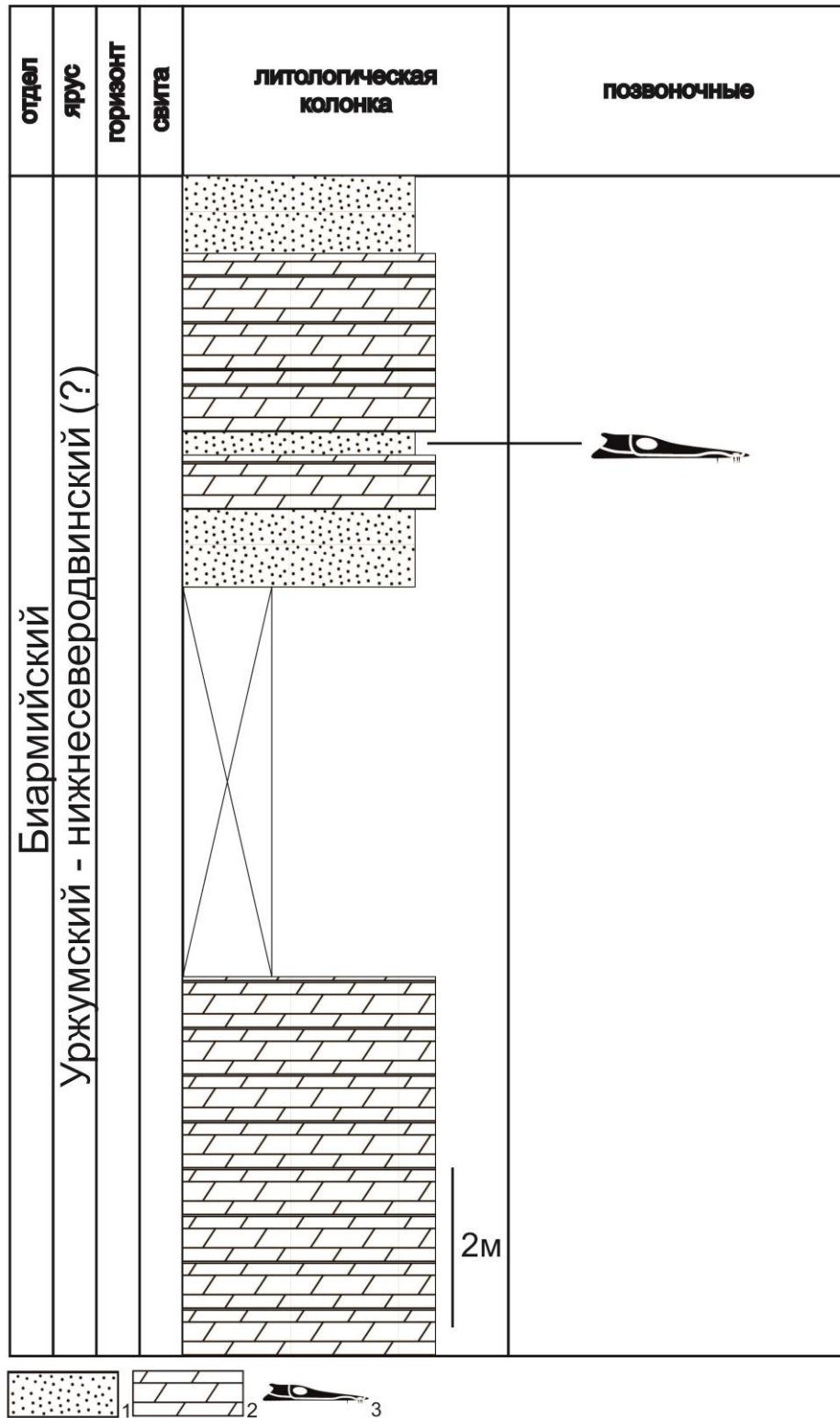


Рис. 94. Сводная литолого-стратиграфическая колонка местонахождения Малая Кинель. Обозначения: 1 – песчаник; 2 – мергель; 3 – остатки *Platyoposaurus*.

**Микролитологическая характеристика.** Для проведения анализа образцы костеносной породы отсутствуют.

**Тип литофаций.** Континентальный, речной, русловой.

**Тафономия.** Остатки тетрапод и, в частности остатками *P. vjuschkovi*, буровато-светло-серого, бурого и темно-бурого цветов, хорошей сохранности, высокой крепости. По степени окатанности чаще не окатанные и реже слабо окатанные. По целостности как целые, так и фрагментарные. По степени мацерации преимущественно изолированные элементы, но встречен экземпляр фрагментарной нижнечелюстной ветви с сочленовными элементами. Остатки *P. vjuschkovi* представлены единственной бедренной костью. Остатки тетрапод и рыб хаотично залегают в костеносном слое на площади 15x5 м (Ефремов, Вьюшков, 1955).

**Генезис костеносных отложений.** Формирование костеносных отложений происходило в мелководной части равнинной реки в условиях активной гидродинамической обстановки. По данным Твердохлебовой (1992) накопление отложений происходило в условиях аккумулятивной озерной равнины с терригенной аккумуляцией. Местонахождения связаны с фрагментами русел многочисленных дельтовых рукавов.

**Стратиграфический уровень.** Пермская система, биармийский отдел, нерасчлененный уржумский ярус-нижнесеверодвинский подъярус, зона по тетраподам *Ulemosaurus svijagensis*.

По данным тафономии (тип сохранности, характер залегания в костеносных отложениях, соотношение элементов скелета по типу и таксономической принадлежности) удалось выяснить, что остатки *Platyoposaurus* имеют характер залегания, указывающий либо на смещение элементов скелета на месте гибели с нарушением посмертного положения, либо на незначительный перенос исключительно в пределах палеобиотопа. Литолого-фациальные особенности и тип сохранности остатков местонахождения Аксаково указывает на вероятное их захоронение после переноса за пределы существовавшего палеобиотопа (табл. 8).

М-ние	Костеносные отложения представлены алевритовой, псаммитовой и псефитовой разностями (алевролит, песчаник, гравелит, конгломерат) – литофации рек и временных потоков			Костеносные отложения представлены пелитовой разностью (мергель, известняк) – литофации озер и лагун	
	Аутигенное захоронение (insitu, со смещением)	Аллотигенное захоронение		Аутигенное захоронение (insitu, со смещением)	Аллотигенное захоронение (перенос в пределах палеобиотопа)
		Перенос в пределах палеобиотопа	Перенос за пределы палеобиотопа		
Рождественский Рудник					
Федоровский Рудник					
«Семигорье»					
Медный Рудник					
Божьюдор					
Чарли					
Сурошный Овраг					
Шихово-Чирки					
Старосейка					
Голюшерма					
Сентяк					
Аксаково					
Акбатыровский Рудник					
Большой Китяк 1					
Большой Китяк 2					
Камские Поляны					
Белебей					

Малая Кинель				
--------------	--	--	--	--

Табл. 8. Характер захоронения остатков *Platyosaurus*.

Обобщая приведенные выше данные по литологии костеносных пород, можно утверждать, что *Platyosaurus* приурочены к генетически связанным с реками озерно-лагунным комплексам. Остатки тяготеют преимущественно к песчано-гравийным литофациям русел и мергелистым литофациям озерно-лагунных опресненных водоемов, а также песчано-алевритовым литофациям заливаемой части поймы и речного устья, карбонатным литофациям лагунных опресненных водоемом (Ульяхин и др., 2021; Ульяхин, 2022а). В семи местонахождениях остатки приурочены к русловым песчаникам; в одном – к гравелитам и конгломератам временных и быстрых потоков; в трех – песчаники и алевролиты заливаемой части речной поймы и речного устья, в шести – к мергелям озерно-лагунных водоемов, существовавших в условияхгумидного климата; в одном – к известнякам солоноватоводных водоемов (лагун), существовавших в условияхгумидного климата (табл. 9). С учетом тафономических данных, подтверждающих связь палеобиотопов с ориктоценозами местонахождений с фауной *Platyosaurus*, можно реконструировать среду обитания по литофациям.



Литотип	Тип литофаций	Количество местонахождений с достоверно известной фауной <i>Platyoposaurus</i>
Конгломерат	Русло реки (временные и быстрые потоки)	1
Песчаник	Русло реки (мелководная часть) и устьевая часть	8
Алеврит	Заливаемая часть поймы	2
Мергель	Переходные опресненные водоёмы (озерно-лагунного типа) при гумидном климате	6
Органо-обломочный известняк	Переходные солоноватоводные водоёмы (лагуны) при аридном климате	1

Табл. 9. Приуроченность представителей *Platyoposaurus* к различным типам отложений с указанием количества местонахождений для тех или иных литофаций.

**ПРИЛОЖЕНИЕ IV. К ГЛАВЕ «МОРФОЛОГИЯ PLATYOSAURUS»**

**ЧЕРЕП**

<b>Морфометрические показатели/№№ экз.</b>	
Lo	32
Bo	23
Ko	0,71875
Yo	30
Ym	10

Табл. 10. Морфометрические показатели черепа *P. rickardi*.

<b>Морфометрические показатели/№№ экз.</b>	<b>3968/1</b>	<b>49/1</b>	<b>164/1</b>	<b>3968/3</b>	<b>49/31</b>	<b>49/4</b>	<b>49/17</b>	<b>КГУ/ЧП М 19</b>
Lc1	274	284	330	330	330	330	454	528
Lc2	0	0	300					0
Lc3	0	0	217					0
Lc4	80	73	82					0
Lc5	0	0	87					0
Lc6	0	0	130					0
Lc7	40	29	40					0
Lc8	40	43	42					0
Bc1	143	148	172				237	275
Bc2	95	84	100					210
Bc3	0	0	31					0
Bc4	0	0	19					0
Ln	0	0	16					0
Bc	0	0	6					0
Kn	0	0	0,375					0
Lo	32	30	27					43
Bo	25	23	25					33
Ko	0,78125	0,766667	0,925926					0,767442
Bc5	50	47	50					80
Bc6	27	26	28					23
Yo	41	62	62				0	60
Bc7	91	74	93					0
La	23	18	13					0
Ba	5	10	9					0
Ka	0,217391	0,555556	0,692308					
Lc9	38	47	36					0
Kc1	0,521898	0,521127	0,521212				0,522026	0,520833
Hc3 sin	52	50	45					
Hc3 dext	53	55	49					
Hc2 sin	31	35	38					
Hc2 dext	0	38	38					
Hc1sin	0	0	0					

Hc1 dext	0	0	0					
Kc2	0,37062 9	0,37162 2	0,28488 4					
Hc	45	47	50					
Lpt	0	0	15					
Bpt	90	95*	112					
Kpt1	18	24	26					
Kpt2	0,2	0,25263 2	0,23214 3					
Lc10								
Bc8								
Kc3								
Bc9			36	36*	37	36		
Lch				18*	22			
Bch				6	6			
Kch				0,33333 3	0,27272 7			

Табл. 11. Морфометрические показатели черепа *P. stuckenbergi*.

Морфометрические показатели/ №№ экз.	161/22	161/48	161/5 2	2250/1	161/8	2250/18	161/54	2250/2	2250/4
Lc1	132	135	140	147	153	172	174	180	184
Lc2	0	0		0	127	0	0		0
Lc3	0	0		111	92	147	0		0
Lc4	45	46		0	36	53	45		44
Lc5	0	0		34*	25	0	0	40	0
Lc6	0	0		74*	65	0	0		0
Lc7	21	20		20	17	22	17		22
Lc8	23	26		0	19	27	26		24
Bc1	62	63		84	72	84	82		90
Bc2	0	48		40	50	62	56		60
Bc3	0	0		13	11	0	0	14*	0
Bc4	0	0		7*	7	0	0	8*	0
Ln	0	0		0	6	0	0	7	0
Bc	0	0		0	1,5	0	0	2	0
Kn	0	0		0	0,25	0	0	0,28571 4	0
Lo	21	19		20	17	24	19		20
Bo	13	14		13	12	17	16		14
Ko	0,61904 8	0,73684 2		0,65	0,70588 2	0,70833 3	0,84210 5		0,7
Bc5	26	34		24	23	32*	32		30
Bc6	12	14		9	8	13	16		14
Yo	35				55				49
Bc7	43	52		0	48	0	44		45
La	12	12		0	13	0	10		11
Ba	5	0		0	6	0	5		5
Ka	0,41666 7	0			0,46153 8		0,5		0,45454 5
Lc9	18	0		0	23	0	33		20
Kc1	0,46969 7	0,46666 7		0,57142 9	0,47058 8	0,48837 2	0,47126 4		0,48913
Hc3 sin					9				12
Hc3 dext					8				0

Hc2 sin					0					9
Hc2 dext					4					0
Hc1sin					0					0
Hc1 dext					2					0
Kc2					0,125					0,13333
Hc					12					3
Lpt										18
Bpt										
Kpt1										
Kpt2										
Lc10									10	
Bc8									14*	
Kc3									1,4	
Bc9				13						
Lch				5						
Bch				1,5						
Kch				0,3						

2250/20	161/29	161/30	161/147	161/55	2250/3	161/24	161/13	2250/8	161/59	161/19
190	193	195	209	212	213	219	221	221	225	229
		0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	124	0	0	0	0	0	0
		50	0	37	48	0	0	54	52	73
	40	0	0	27	0	0	0	0	0	0
		75	0	98	0	0	0	0	0	0
		21	0	0	22	0	0	26	25	37
		27	26	0	27	31	0	29	25	35
89		92	114	100	104	107	108	108	110	112
		57	0	60	74	0	0	70	76	87
	15	20	0	15	0	0	0	0	0	0
	10	10	0	8	0	0	0	0	0	0
	8	7	0	10	0	0	0	0	0	0
	2	3	0	2	0	0	0	0	0	0
		0,42857								
	0,25	1	0	0,2	0	0	0	0	0	0
		25	0	20	19	0	0	26	23	32
		17	0	15	16	0	0	18	16	19
		0,68	0	0,75	0,84210	0	0	0,69230	0,695652	0,59375
		32	0	26	5	0	0	8	2	46
		17	0	14	40	0	0	36	35	24
			0		22	0	0	16	18	67
		46*	65	56*		0			40	
		8	20	0	52	68	0	62	66	65
		6	0	0	14	19	15	16	0	0
					7	5	7	5	0	0
		0,75	0		0,5	0,26315	0,46666			
		21	0	25	25	8	7	0,3125		
						36	32	32	37	0
0,46842		0,47179	0,54545	0,47169	0,48826	0,48858	0,48868	0,48868	0,488888	0,48908
1		5	5	8	3	4	8	8	9	3
0				0	0			0	18	
0				0	0			19	0	
0				0	0			13	12	
0				8	10			11	12	
5				0	0			0	0	
4				0	0			0	0	
0				0	0			0,17592	0,163636	

								6	4	
								23	23	
				64				62		
				12				15		
				0,1875				0,24193		
				0,30188				5		
				7				0,28054		
	11									
	15									
	1,27272									
	7									
				19						
				7						
				2						
				0,28571						
				4						

161/45	161/49	2250/2	161/15	161/33	2250/19	161/7	161/4	161/28_1	161/60	2250/10
229	229	229	237	237	237	241	246	246	246	246
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
61	52	0	0	0	60	56	62	57	62	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	26	0	30	0	29	27	28	27	28	0
34	25	0	0	0	31	31	33	29	37	0
112	112	112	116	116	116	118	120	120	120	120
73	88	88	85	90	80	66	65	62	68	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	25	30	26	28	24	24	26	25	29	0
18	18	20	20	19	15	16	17	19	19	0
0,642	0,72	0,666	0,769	0,678	0,625	0,666	0,653	0,76	0,655172	0
40	36	50*	42	42	42	36	36	33	42	0
20	18	23	22	21	20	18	17	18	21	0
			54		38		62		60	0
60	69	0	0	0	62	52	68	50	58	64
16	0	0	0	0	18	17	17	16	17	20
5	0	0	0	0	7	0	7	9	0	5
0,3125					0,388	0	0,411765	0,5625	0	0,25
38	0	0	0	0	37	28	35	30	40	43
0,489	0,489	0,489	0,489	0,489	0,489	0,489	0,487	0,487	0,487	0,487
		0	0		0		0		0	0
		0	0		0		25		0	24
		0	20		20		18		0	0
		11	21		15		19		11	0
		0	0		0		0		0	0
		0	0		0		0		0	0
		0	0		0		0,208		0	0,2
							27			28

2250/13	161/58	2250/14	2250/6	161/9	161/35	161/28_2	161/169	161/14	161/39	161/56
246	254	254	256	256	258	258	258	260	266	266

0	0	0	0	0	0	0		217	0	0
0	0	0	0	0	0	177		157	0	0
53	65	63	0	0	0	60		55	0	63
0	0	0	0	0	50	57		0	0	0
0	0	75?	0	0	0	123		0	0	0
30	30	0	0	27	0	27		30	0	30
25	33	0	36	0	0	32		27	0	34
120	124	124	125	125	0	134*		127	130	130
82	77	80	0	72	0	68		73	0	86
0	0	20	0	0	21	20		20	0	0
0	0	16	0	0	15	15		0	0	0
0	0	8	0	0	9	12		0	0	0
0	0	3	0	0	4	4		0	0	0
0	0	0,375	0	0	0,444	0,333		0	0	0
22	30	25	0	25		31		26	0	26
19	20	18	0	21		21		21	0	18
0,863	0,666	0,72	0	0,84		0,677		0,807	0	0,692
50	41	40	0	40		40		35	0	36
28*	20	23	0	22		21		13	0	18
	43	31		48		75		61	0	
80*	76	75	78	0		60*		0	82	86*
12	20	14	16	0		13		0	14	0
6	0	7	9	0		7		0	6	0
0,5	0	0,5	0,5625			0,538462			0,428571	
30*	35	34	37	0		37		0	60	0
0,487	0,488	0,488	0,488	0,488		0,519		0,488	0,488	0,488
	0		24					0	35	0
	0		0					0	34	0
	0		20					9	0	0
	12		20					15	0	10
	0		0					0	0	0
	0		0					5	0	0
	0		0,192					0	0,269	0
									45	
						72				
						16				
						0,222				
						0,279				
					22	19	25			
					21	21	21			
					0,954	1,105	0,84			
					21	26				
					8	17				
					2	4				

					0,25	0,235			
--	--	--	--	--	------	-------	--	--	--

2250/15	161/_	161/148	161/20	161/123	161/51	161/26	161/124
266	270	294	303	310	317	348	360
0		0	0			0	
0		0	0			0	
60		60	70			70	
0		0	0			0	
0		0	0			0	
28		29	34			0	
32		35	38			0	
150		165	148			170	
87		96	108			100	
0		0	0	24*			28*
0		0	0	16*		0	16*
0		0	0	8		0	12
0		0	0	4		0	5
0		0	0	0,5		0	0,416667
30		25	32			30	
21		19	20			30	
0,7		0,76	0,625			1	
50		44*	48			50*	
24		20	26			0	
56							
0		0	65			100	
15		0	16			13	
8		0	14			6	
0,533333			0,875			0,461538	
0		0	42			0	
0,56391		0,561224	0,488449			0,488506	
0			26			0	
0			24			22	
15			21			0	
0			0			0	
0			0			0	
0			0			0	
0			0,175676			0,129412	
			24				
			87				
			26				
			0,298851				
			0,287129				
	17						
	22						

	1,294118						
				27	32		24*
					24*		
					7		
					0,291667		

\*- примерные значения

Табл. 12. Морфометрические показатели черепа *P. watsoni*.

**Триангуляционные модели.** Используемый в качестве метода геометрической морфометрии орбито-пинеальный (ОПТ) треугольник для *P. watsoni* был построен по 28 черепам. Удалось выделить два типа ОПТ: равносторонний (1) и равнобедренный (2). Равнобедренный ОПТ подразделяется на два подтипа: 1) длина основания меньше длины боковой стороны (2.1); 2) длина основания больше длины боковой стороны (2.2). Стоит отметить, что выделенные типы ОПТ не связаны со степенью имеющей место незначительной деформации черепного материала. К примеру, у черепов с ОПТ типа 2.2 не наблюдается расплющивания и уплощения межорбитальной прогнутой части с предполагаемым увеличением минимального расстояния между внутренними краями орбит. Для *P. stuckenbergi* ОПТ был построен по 3 черепам. Удалось выделить также, как и для *P. watsoni*, два типа: равносторонний и равнобедренный, причем второй – только подтипа 2.2. Для *P. ricardi* ОПТ был построен по одному единственному рисунку черепа (голотип), соответствующий 1 типу.

Пинеально-ушной треугольник (ПУТ) для *P. stuckenbergi* был построен по трем черепам. Выделен только тип 2. Для *P. watsoni* ПУТ был построен по 24 черепам. Выделены оба типа, причем типа 1 – всего 4 экз.

**Сагиттальная морфометрическая модель** (рис. 95) *P. stuckenbergi* отличается от таковой *P. watsoni* для соразмерных черепов. Предглазничная прямоугольная трапеция с прямым углом между нижним основанием и боковыми сторонами *P. stuckenbergi* короче, чем у *P. watsoni* за счет дальше расположенных от переднего конца черепа ноздрей и выше за счет более высоко расположенных орбит с учетом их переднебокового положения. Заглазничная область у *P. stuckenbergi* на модели соответствует прямоугольнику, а у *P. watsoni* прямоугольной трапеции с прямым углом между верхним основанием и боковыми сторонами. Нижнее основание предглазничной и заглазничной областей у *P. stuckenbergi* образуют угол, близкий к 180°, а верхние основания – тупой угол. У *P. watsoni* наблюдается обратная картина: нижние основания образуют тупой угол,



верхние – близкий к  $180^\circ$ . Такая геометрическая разница обусловлена тем, что у *P. watsoni* ушная область сильнее оттянута вниз, а черепная крыша при этом более уплощена.

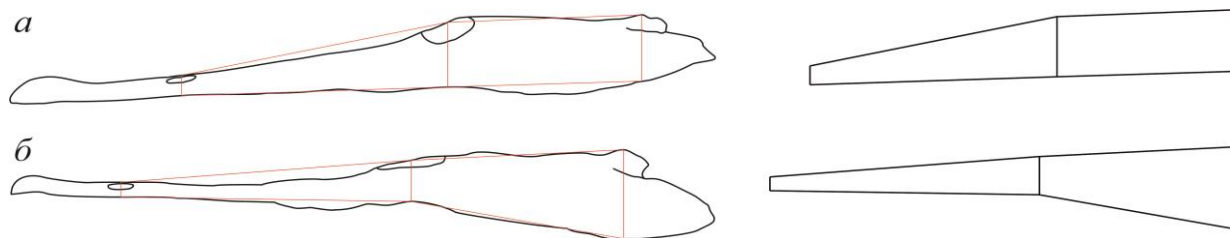


Рис. 95. Сагиттальная модель черепа *P. stuckenbergi* (а) и *P. watsoni* (б).

### Покровные окостенения черепа.

**Предчелюстная кость.** В значительной степени удлинена, в переднем конце образует ложкообразное расширение, сходное по степени выраженности с нижней челюстью. У *P. stuckenbergi* данное расширение может быть более сильно выражено, чем у соразмерных *P. watsoni*. Предчелюстная кость участвует в образовании края ноздри в передней его половине. В основании ложкообразного расширения на вентральной стороне между краевыми зубами и *tuberculum subrostrale medium* находятся глубокие парные канавки, которые вмещали вершины симфизальных клыков нижней челюсти при закрытой пасти.

**Челюстная кость.** Сильно вытянута, узкая. Участвует в образовании вентролатерального края черепа и задней части латерального края ноздри. У *P. watsoni* шов с предчелюстной костью находится на уровне середины ноздри с ее внешней стороны, у *P. stuckenbergi* – у заднего внешнего края. Задняя граница челюстной кости доходит до начала аддукторной ямы. Задний конец заходит за эктоптеригоид, ограничивая латерально переднюю часть височного окна.

**Скуловая кость.** Имеет хорошо выраженный небный отросток *processus alaris*, поддерживающий эктоптеригоид и переднюю ветвь крыловидной кости при давлении на них со стороны неба (Быстров, Ефремов, 1940).

**Таблитчатая кость.** Самая мелкоразмерная покровная кость черепа. Имеет треугольную форму, участвует в образовании медиального края ушной вырезки, граничит преимущественно с надвисочной костью и несет очень короткий шов с заднетеменной костью. Для задних концов характерно наличие шишковидного вздутия на дорсальной стороне.

**Квадратная кость.** Представлена суставной площадкой и проксимальной ветвью в виде тонкой вытянутой вдоль медиальной стенки аддукторной впадины пластины.

Верхний край суставной области перекрывается квадратно-скуловой костью. Суставная впадина бобовидной формы, с шероховатой поверхностью, которая могла быть покрыта хрящевой пластинкой (Губин, 1991). Угол между длинной осью челюстного мышцелка и длинной осью черепа у *P. stuckenbergi* 65°, у *P. watsoni* – 75°. Проксимальная ветвь тянется по затылочной поверхности в виде длинной клинообразной полосы. Затылочная поверхность несет вырост (*tuberculum hyoideum*), продольно вытянутый, кзади увеличивается по высоте с заметным расширением. Поверхность выроста в большинстве своем гладкая, только на середине медиальной стороны – мелкоморщинистая. Вырост вероятно служил для прикрепления гио-квадратной связки и части *m. depressor mandibulare*. Вентральная поверхность гладкая, с выходом в аддукторную полость. Торцевая поверхность губчатая, продолжавшаяся вперед в небно-квадратный хрящ. Вдоль медиальной стороны *t. hyoideum* тянется огибающий выступ снизу желоб в сторону *f. paraquadratum accessorium quadratojugale*. Желоб, по всей вероятности, предназначался для *n. mandibularis externum* (VII) (Шишкин, 1973).

**Квадратно-скуловая кость.** Соответствует большей части ушной области, доходит до заднего края затылочного мышцелка, образуя внешнюю стенку аддукторной впадины. Задняя часть кости субтреугольной формы могла служить местом прикрепления *m. depressor mandibulae* (Губин, 1991). В центральной части этой площадки присутствует большое углубление, на дне которого находится крупное отверстие *f. paraquadratum* и отходящий от него канал с выходным отверстием на шве с квадратной костью. Затылочная поверхность несет меньшее по размер отверстие *f. paraquadratum accessorium*, которое открывается в аддукторную яму 1-3 мелкими отверстиями снаружи от челюстного сустава.

**Чешуйчатая кость.** Наиболее крупная кость заглазничного отдела. Сильно вытянута, постеромедиально образует внешний ушной вырезки. На середине медиальный край резко отгибает наружу, чем отличается от *Archegosaurus*, у которого аналогичный изгиб отсутствует (Sawin, 1941; Romer, Witter, 1942). Вдоль шовной границы с надвисочной костью, как правило, присутствуют 1-3 вздутия (рис. 96). Усложнение покровного орнамента у *Temnospondyli* за счет хорошо выраженных бугорков в местах пересечения гребней не является редким явлением (Новиков, 2018). Формирование бугорчатой скульптуры приводило к утолщению кости. Бугорки на примере триасовых *Plagiosauridae* могут сливаться в валикоподобные структуры (Шишкин, 1967, 1987). Однако у *Platyorosaurus* в местах вздутий, которые также могут образовывать при слиянии червеобразные валики, наблюдается не утолщение, а выгибание кости с

сохранением толщины, которая отмечается за пределами рассматриваемых образований. Вентральная вогнутая поверхность вздутий у *P. watsoni* слабо морщинистая, овальной (экз. ПИН № 161/13, 48) или округлой формы (экз. ПИН № 161/54), с отверстиями от подходящих сосудов, расположенных по периферии. Степень вогнутости может быть различной: с пологими или достаточно крутыми стенками. У *Melosaurus uralensis* (экз. ПИН № 1758/253) вдоль внутреннего шва на правой чешуйчатой кости практически до самой ушной вырезки тянется валик с пережимом в центральной части, заходящий на заглазничную кость и не достигающий орбитального края. Подобные образования наблюдаются у *Dvinosaurus* (Шишкин, 1973) между теми же покровными окостенениями, что и у *Platyoposaurus*.

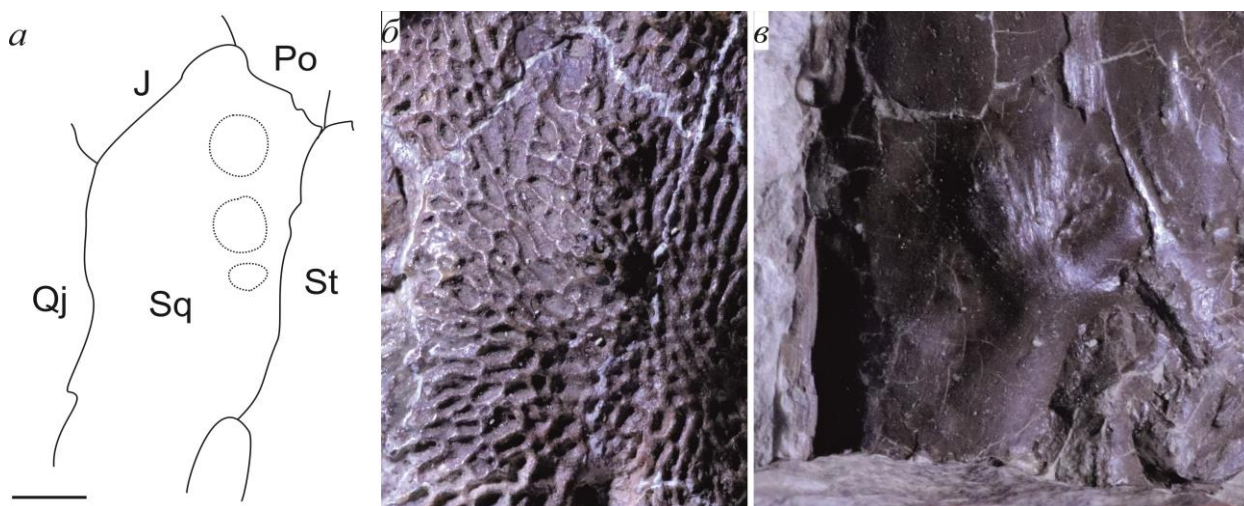


Рис. 96. Вздутия на чешуйчатой кости *Platyoposaurus*: *a* – топография вздутий у *P. stuckenbergi* (отмечены пунктиром) (экз. ПИН № 164/1), *б* – вздутия с дорсальной стороны у *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1), *в* – вздутие с морщинистой поверхностью в вентральной стороны у *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/48). Длина масштабной линейки 10 мм.

**Теменная кость.** Имеет форму прямоугольной трапеции с клиновидным передним и притупленным задним концом. Передний конец у *P. watsoni* доходит практически до уровня середины орбиты, у *P. stuckenbergi* – чуть дальше заднего края орбиты. Контакт между теменной и заднетеменной костями у *P. stuckenbergi* находится на уровне середины надвисочной кости, у *P. watsoni* – ниже середины за счет более короткой заднетеменной кости.

**Надвисочная кость.** Длинная, участвует в образовании антеромедиального края ушной вырезки на очень коротком участке.

**Лобная кость.** Наиболее узкая покровная кость, значительно вытянута. Передним концом доходит до срединного уровня слезной кости. Задним концом доходит до задней половины орбиты, с которой в большинстве случаев не образует орбитального края, отделяясь коротким швом между предлобной и заднелобной костями. Шовная область теменная-заднелобная кость у *P. watsoni* более клиновидная, тогда как у *P. stuckenbergi* она – притупленная.

**Носовая кость.** Длинная и узкая. Образует медиальный край ноздри. Шов с предчелюстной костью у *P. watsoni* находится на уровне переднего конца ноздри, у *P. stuckenbergi* – на уровне середины.

**Септомаксиллярная кость.** Обнаруженная только у *P. watsoni* (экз. ПИН №161/123), это небольшая кость треугольной формы, которая окаймляет заднюю часть ноздри и формирует ее задний край. Схожа с таковой у *A. decheni* (Witzmann, 2006).

**Слезная кость.** Достаточно сильно вытянута. Не доходит передним клиновидным концом до ноздри, задним сильно вытянутым у *P. stuckenbergi* и более коротким клиновидным концом у *P. watsoni* до орбиты. По своему положению не отличается от прочих Archegosauroidea.

**Предлобная кость.** Сильно вытянута, трапециевидной формы, участвует в образовании орбитального края. Короткий шов с заднелобной костью находится выше линии, соединяющей центры орбит. Шов со скуловой костью у *P. watsoni* короче, чем у *P. stuckenbergi*.

**Заднелобная кость.** У *P. watsoni* заметно короче, чем у *P. stuckenbergi*, при этом у *P. stuckenbergi* передний конец находится ближе к переднему краю орбиты, чем у *P. watsoni*.

**Заглазничная кость** у *P. watsoni* заметно короче, чем у *P. stuckenbergi*, при этом задний конец более клиновидный.

**Заднетеменная кость.** Имеет форму прямоугольной трапеции. Участвует в образовании затылочного края. Контакт обеих костей из пары происходит с одной из теменных костей.

**Небный комплекс и основание черепа.** К покровным элементам небного комплекса и основания черепа относятся сошник, небная кость, эктоптеригоид, крыловидная кости и парасфеноид.

**Сошник** клиновидной формы, приостренный в предхоанном отделе. Значительно вытянут вдоль осевой линии черепа, находясь в пределах столь же сильно вытянутого преорбитального отдела. Латеральный край сзади граничит с небной и крыловидной

костями, образуя медиальную и антеромедиальную хоанальные стенки. Спереди граничит с челюстной и предчелюстной костями. На вентральной поверхности отмечается два продольных желоба. Задний желоб короткий и широкий, находится на шве с небной костью между постхоанальным клыком и хоаной. Более длинный и узкий передний желоб протягивается медиально между предчелюстным отверстием и предхоанным клыком. На дорсальной стороне *P. watsoni* отмечается приостренный гребень вдоль межсошникового шва (экз. ПИН № 161/52), который ограничивает с противоположным гребнем место приращения мечевидного отростка парасфеноида. Медиальнее от срединного уровня хоаны начинается направленный вперед низкий гребень. Латеральнее от него спереди от хоаны присутствует субтреугольная впадина, которая могла вмещать заднюю часть обонятельного канала (Губин, 1991).

**Небная кость.** Несет на шве с сошником гладкий желоб, участвующий в образовании заднего края хоаны. Медиально и спереди небная кость ограничена сошником, образуя с ним длинный контакт и более короткий медиальный контакт с передним концом небного отдела крыловидной кости. Передний конец выклинивается на уровне передней части хоаны. Вентрально небная кость граничит с челюстной, сзади – с эктоптеригоидом.

**Хоаны** в виде не сильно вытянутых овалов ограничены челюстной костью, сошником и небной костью, не различающихся у *P. stuckenbergi* и *P. watsoni*.

**Эктоптеригоид** узкий и довольно сильно вытянутый. Передний конец граничит с небной костью на уровне  $1/7$  длины переднего отростка парасфеноида *processus cultriformis*. Особых различий у *P. stuckenbergi* и *P. watsoni* нет.

**Крыловидная кость.** Парная крыловидная кость делится на три отдела: передний (небный), ограничивающий межптеригоидную яму, средний, контактирующий с парасфеноидом и задний (квадратный), соединяющийся с передним концом квадратной кости. По всей видимости, неподвижное срастание с парасфеноидом могло происходить посредством толстой хрящевой прокладки (Конжукова, 1955б). Направленная постеромедиально квадратная ветвь разделяет аддукторную и тимпанальную области. Задний конец ветви налегает постеромедиально на квадратную кость, образуя сверху пластину (*lamina ascendens*). Восходящая *l. ascendens* не доходит до чешуйчатой кости, образуя щелевидное разделение, косо ориентирована к продольной оси черепа. В передней части более вертикальна, с максимальной высотой над базиптеригоидным соединением. Спереди на медиальной стороне пластина образует незначительное углубление (*excavation tympanica*) под полость среднего уха. Отверстие выполаживается

кзади, снизу дистально ограничено валикоподобным образованием (*crista oblique*). Вентральный край усложнен серией продольных гребней, к которым прикреплялись челюстные аддукторы. Средний отдел крыловидной кости в виде полуцилиндрического чехла с довольно тонкой стенкой, который снизу и по краям соединяется с базиптеригоидным отростком парасфеноида. Антеровентральный участок торцевой поверхности морщинистый, соединяющийся с парасфеноидом посредством шва. Остальная часть контактовой поверхности гладкая. Переднелатеральный край небного отдела образует контакт с эктоптеригоидом и небной костью, достигая в передней части сошника. Входящий в аддукторную яму постеролатеральный край небной ветви отогнут вниз слабее, нежели у *Melosauridae*. Дорсальная поверхность имеет углубление по всей своей длине, ограниченную по бокам валиками (*torus lateralis*, *t. medialis*). Вдавленность помещала небную ветвь небно-квадратного хряща. Медиальный валик сохраняется только на уровне задней трети длины межптеригоидных ям, тогда как латеральный заходит на эктоптеригоиде и небной кости. На дорсальной поверхности ветви снаружи от *t. lateralis* напротив базиптеригоидного соединения отмечается крупное отверстие, от которого назад отходит канал с признаками ветвления, присутствующий и у *Melosauridae*. Мелкие ветвления открываются в основании базиптеригоидного соединения, а также на антеролатеральной поверхности задней ветви. Углубление *fovea ovalis* на *crista preotica*, совершенно обычное для пермских и менее характерное для триасовых *Temnospondyli*, установлено на фрагменте птеригоида *Platyoposaurus* sp. (экз. ПИН № 104/3524). *F. ovalis* переходит в четкий желобок для сосуда (Очев, 1966).

**Межптеригоидные ямы.** Небные окна межптеригоидных ям достаточно длинные, вытянутые сагиттально, ограниченные медиально сошником и *processus cultriformis*, латерально – небной костью и передней ветвью крыловидной кости. Отношение длины к общей длине черепа у *P. stuckenbergi* составляет 0.33-0.34, у *P. watsoni* – 0.28-0.30. У последнего они были немного меньше. При этом межптеригоидные окна одни из самых узких среди *Archegosauroida* за счет поперечного разрастания эктоптеригоида и передних концов крыловидной кости. Отношение ширины к длине у *P. stuckenbergi* составляет 0.20-0.25, у *P. watsoni* – 0.19-0.30, что ближе всего к *A. decheni* (0.30) и *K. vetusta* (0.29). У *M. uralensis* этот показатель составляет 0.31-0.33, у *Baschkirosaurus* – 0.48. Морфология положение середины орбит относительно межптеригоидных окон у *P. watsoni* (0.53-0.59) и *P. stuckenbergi* (0.53-0.59) не различается. Размер межптеригоидных окон относительно размера черепа *Platyoposaurus* сопоставим с другими длинномордыми архегозавроидами *Archegosaurus* и *Australerpeton*.

**Височные окна.** Височные окनावисочной ямы крупные, куда входила группа жевательных мышц, сложной формы. Располагаются в задней части черепа по бокам, ограничены медиально задними ветвями крыловидных костей, сзади – квадратной, латерально – квадратно-скуловой, спереди – задним концом челюстной костей и processus alaris. По длине сопоставимы с межптеригоидными окнами.

**Эндокраниальные окостенения.** Эндокраний *Platyoposaurus*, в том числе парасфеноид (рис. 97), подробно охарактеризованный Губиным (Губин, 1991) и в данной работе не приводится.

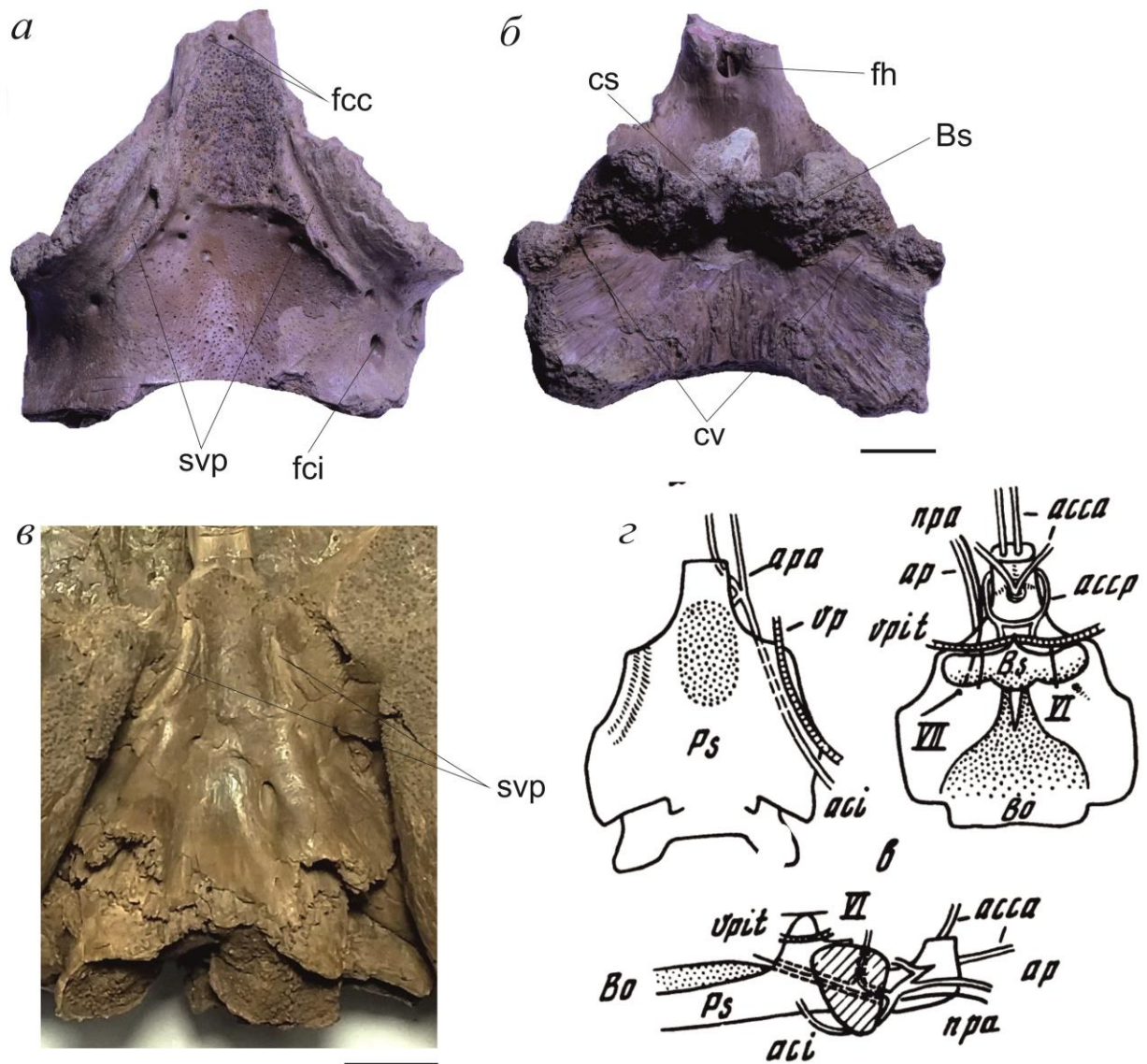


Рис. 97. Парасфеноид *Platyrosaurus*: а, б – *P. stuckenbergi* (экз. ПИН, № 97/10 (Медный Рудник)); в – *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/20), г – характер иннервации парасфеноида для *P. stuckenbergi* (по экз. ПИН № 3968/1) (Губин, 1991). Вид с вентральной стороны – а, в, вид с дорсальной стороны – б. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Слуховая косточка.** Особенности строения слуховой косточки *P. stuckenbergi* и ее положение в пределах эндокrania хорошо охарактеризована в работе Губина (1991).

### НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ

Нижняя челюсть *Platyrosaurus* (рис. 98) сильно вытянута за счет длинного преорбитального отдела. Достаточно низкая за счет невысокого гребня *crista arcuata*, с характерным ложкообразным расширением переднего конца зубной кости, аналогичным



таковому на верхней челюсти. Отношение высоты к длине у *P. stuckenbergi* составляет 0.18, у *P. watsoni* – 0.20. Для сравнения у *U. tverdochlebovae* – 0.20, у *M. kamaensis* – 0.22.

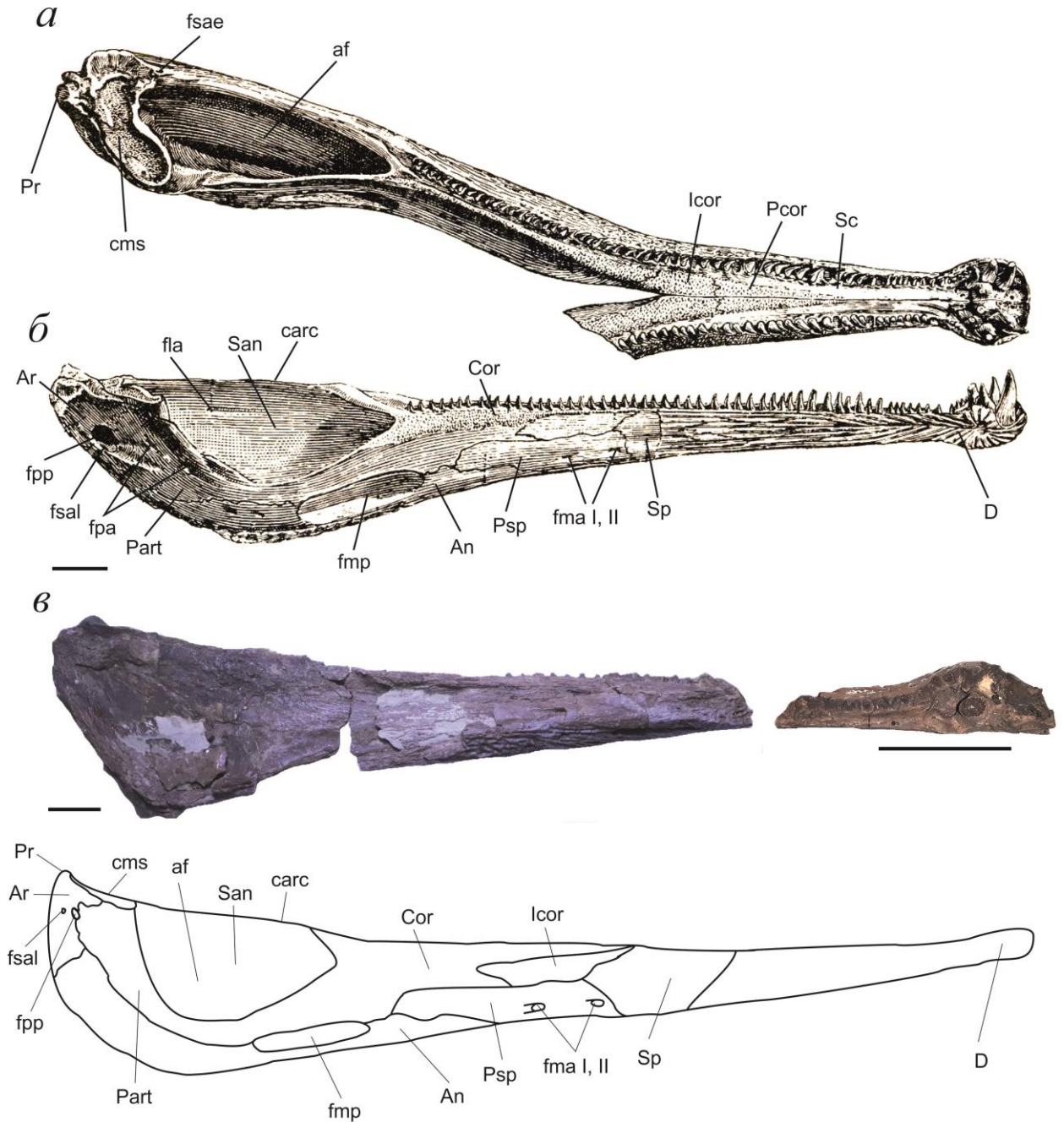


Рис. 98. Реконструкция нижнечелюстной ветви с дорсальной (а) и лингвальной (б) *P. stuckenbergi* (по экз. ПИН № 164/1, 3968/1) (Губин, 1991), в – *P. watsoni* (по экз. ПИН № 161/42, 55, 2250/16, 5021/1).

Симфизный отдел, включающий зубную и часть пластинчатой костей, довольно длинный в отличие от *Melosauridae*. Показатель отношения длины симфиза относительно длины самой челюсти у *P. stuckenbergi* составляет 0.50, у *P. watsoni* – 0.45. Задний край

симфиза у всех *Platyoposaurus* находится на уровне задней половины пластинчатой кости плавно выклинивается у вентральной стороны, образуя характерную треугольную сочленовную поверхность. Ложкообразное расширение по степени выраженности не несет видовых различий. Показатель отношения его ширины к длине составляет у *P. stuckenbergi* 0.53-0.92 и у *P. watsoni* 0.53-0.95, при этом перегиб у заднего края у последнего менее резкий. У *P. stuckenbergi* на уровне задних клыков отмечается большая ямка с парным отверстием (экз. ПИН № 49/19).

Ангулярный изгиб у *Platyoposaurus* наименьший среди прочих *Archegosauroidea*. У *P. stuckenbergi* он составляет 125-137°. Среднее значение 130°. Близкие значения у *Koinia silantjevi* – около 130°, *Konzhukovia vetusta* (экз. ПИН № 520/11) – 130°, *Truphosuchus* – 130-136°, *Melosaurus kamaensis* (экз. ПИН № 683/1) – 137°, *Uralosuchus* (экз. ПИН № 4405/1) – 140-142°. У *P. watsoni* данный угол меньше, чем у *P. stuckenbergi* – 120-125°. Среднее значение 122°.

Суставная впадина бобовидной формы (рис. 99), более всего схожая с таковыми у *Melosaurus kamaensis* (экз. ПИН № 683/1) и *Koinia silantjevi* (экз. ПИН № 4416/17). Впадина у *P. stuckenbergi* находится под углом к длинной оси черепа 53-72°, у *P. watsoni* – в тех же пределах. Это в среднем наименьший показатель по сравнению с *Melosauridae*. У *Konzhukovia* – 47°, *Truphosuchus* – 60-88°, *Uralosuchus* – 62-76°, *Koinia* – 68-80°, *Melosaurus* – 70-77°.

Отношение максимальной ширины к длине у *P. stuckenbergi* составляет 0.46-0.53, у *P. watsoni* – 0.48 (по реконструкции). Степень пережима (отношение ширины в области пережима к ширине лингвальной части) у *P. stuckenbergi* составляет 0.65-0.75, у *P. watsoni* – 0.82. Рассмотренные морфометрические показатели для суставной впадины у представителей *Archegosauroidea* могут меняться в существенных пределах – ненадежный диагностический признак. Пережим разделяет суставную впадину на неравные по длине лабиальную и лингвальную части. У *P. stuckenbergi* отношение длины лабиальной части к длине лингвальной составляет 0.36-0.46, у *P. watsoni* – 0.40. Эта разница для *Platyoposaurus* в целом более заметна, чем для *Melosauridae*: *Melosaurus* – 0.48-0.61, *Uralosuchus* – 0.65-1.75, *Truphosuchus* – 0.83-1.37, *Koinia* – 0.85-1.15. Для *Konzhukoviidae* (*K. vetusta*) – 0.33. Обе части несильно прогнуты с образованием слабозаметного седловиноподобного возвышения между ними. Лабиальная часть расширена сильнее, чем лингвальная за счет клином заходящего на *s. arcuata* переднего конца. У прочих *Archegosauroidea* данный край не заходит на *s. arcuata*. Край с характерным бортом, выраженным у *P. stuckenbergi* сильнее, чем у *P. watsoni*. Длина суставной впадины

относительно высоты челюсти у *P. stuckenbergi* составляет 0.58-0.63, у *P. watsoni* – 0.62. Для *Melosaurus* – 0.45, *Uralosuchus* – 0.51, *Konzhukovia* – 0.56, *Tryphosuchus* – 0.75-0.82, *Koinia* – 0.80-0.96.

Образованный сочленовной и надугловой костями ретроартикулярный отросток *Platyoposaurus* короткий, представляющий собой равносторонний треугольник при виде сверху, схожий с *Melosauridae*. Отношение длины отростка к высоте челюсти у *P. stuckenbergi* составляет 0.18-0.20, у *P. watsoni* – 0.12-0.20. Для соразмерных экземпляров рассматриваемых видов *Platyoposaurus* данный показатель практически не различается. Также этот показатель не превосходит значений у прочих *Archegosauroida* (0.09-0.31) и не является диагностичным. Отросток выражен слабее, чем у *Konzhukoviidae* (*K. vetusta*).

Длина аддукторной ямы относительно длины челюсти у *P. stuckenbergi* составляет 0.26, у *P. watsoni* – 0.24. У *Melosauridae* аддукторная яма более вытянута: *U. tverdochlebovae* – 0.31, у *M. kamaensis* – 0.31. У *Platyoposaurus* аддукторная яма наиболее расширена по сравнению с *Melosauridae*. Так у *P. stuckenbergi* отношение максимальной ширины аддукторной ямы в ее длине составляет 0.21-0.25, что ближе всего к *K. vetusta* (0.25). У *M. kamaensis* – 0.19, у *U. tverdochlebovae* – 0.21.

Лингвальная стенка достаточно низкая, образует вогнутую дугу, степень прогибания которой у *P. stuckenbergi* составляет 0.51-0.67, у *P. watsoni* – 0.34-0.48. У *U. tverdochlebovae* – 0.52, у *K. vetusta* – 0.55, у *M. kamaensis* – 0.58.

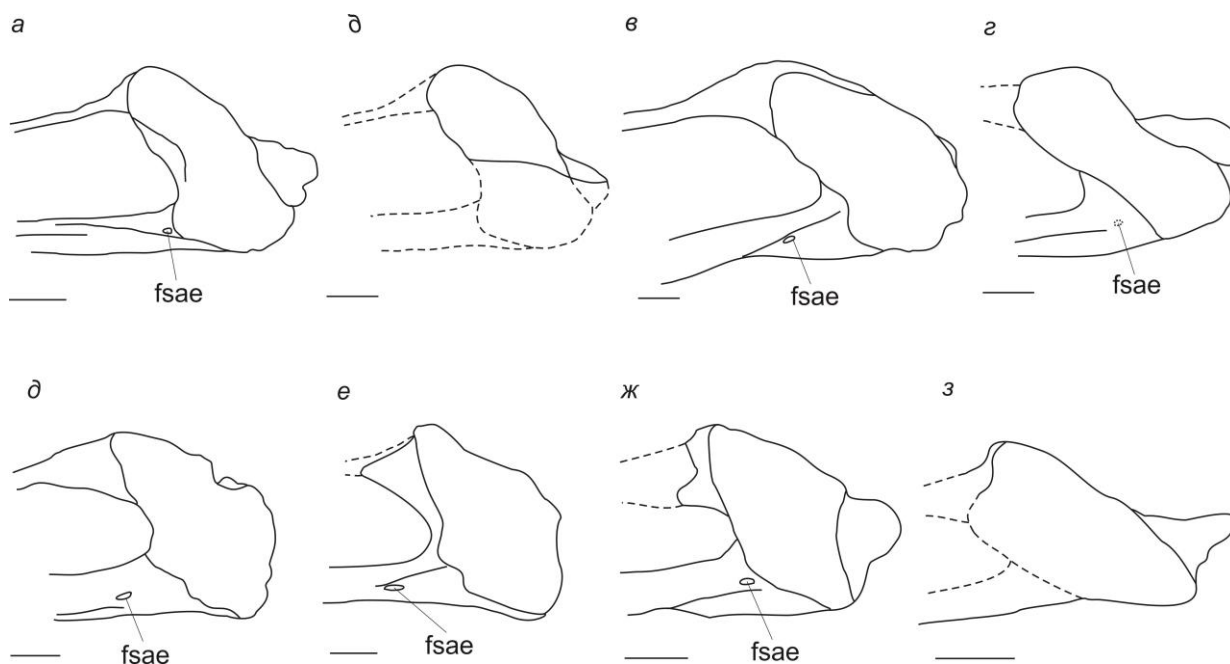


Рис. 99. Суставные впадины нижней челюсти *Archegosauroida*. *а* – *Platyoposaurus stuckenbergi* (экз. ПИН № 3968/1; sin), *б* – *Platyoposaurus watsoni* (экз. ПИН № 2250/16; dext), *в* – *Melosaurus kamaensis* (экз. ПИН № 683/1; sin), *г* – *Koinia silantjevi* (экз. ПИН №

4416/17; dext), *д* – *Uralosuchus tverdochlebovae* (экз. ПИН № 4405/1; dext), *е* – *Tryphosuchus paucidens* (экз. ГМ КФУ № В 823/1; sin), *ж* – *Tryphosuchus kinelensis* (экз. ПИН № 272/71; dext), *з* – *Konzhukovia vetusta* (экз. ПИН № 520/11; dext). Все правосторонние экземпляры приведены к виду левосторонних. Длина масштабной линейки 10 мм.

Гребень *crista arquata* у представителей рода *Platyoposaurus* один из самых низких среди прочих *Archegosauroida* (рис. 100); край дугообразно изогнут, при этом передний и задний края нерезкие. Вершина *torus arquatus* у *P. stuckenbergi* отстоит от переднего конца на расстоянии равном 1/3 от длины всего гребня, но может быть не выражена. У *P. watsoni* верхний край *c. arquata* слегка прогнут в центральной части и имеет слабозаметное возвышение *t. arquatus* у переднего края (экз. ПИН №№ 161/18, 55). Наибольшая морфологическая схожесть отмечается с *Tryphosuchus* и, в особенности, *T. kinelensis*.

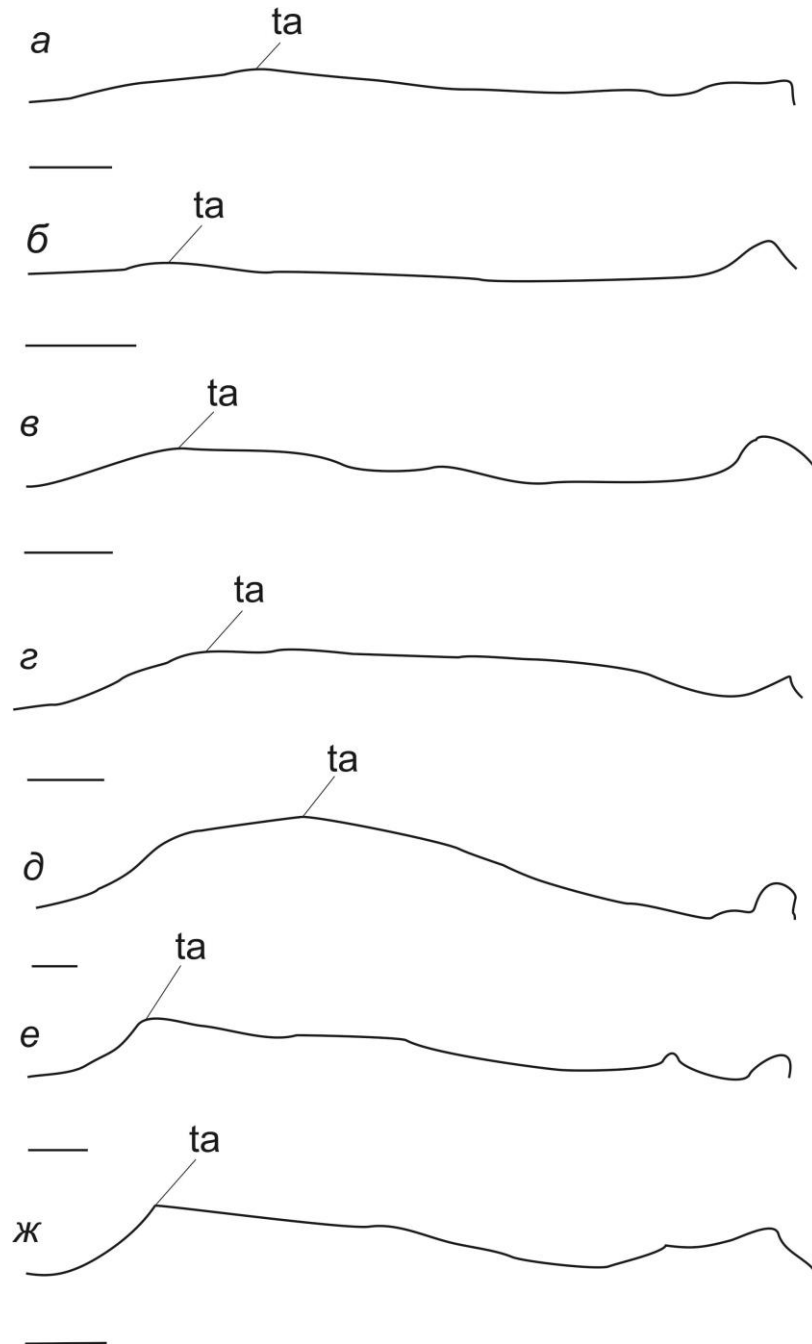


Рис. 100. Форма *crista arcuata* у Archegosauroidae. *a* – *Platyoposaurus stuckenbergi* (экз. ПИН № 3968/1; sin), *б* – *Platyoposaurus watsoni* (экз. ПИН № 161/55; sin), *в* – *Tryphosuchus kinelensis* (экз. ПИН № 272/71; dext), *г* – *Tryphosuchus paucidens* (экз. ПИН № 157/112; sin), *д* – *Melosaurus kamaensis* (экз. ПИН № 683/1; sin), *е* – *Uralosuchus tverdochlebovae* (экз. ПИН № 4405/1; dext), *ж* – *Konzhukovia vetusta* (экз. ПИН № 520/11; dext). Все правосторонние экземпляры приведены к виду левосторонних. Длина масштабной линейки 10 мм.

На лингвальной и лабиальной сторонах располагаются отверстия, несущих важные диагностические признаки (рис. 101).

Расположенное на лабиальной стороне мелкое овальное отверстие *foramen supraangulare externum (fsae)* и у *P. stuckenbergi* и у *P. watsoni* находится в самом начале плавного подъема гребня *s.arquata* с его внутренней стороны в непосредственной близости от переднего конца суставной впадины. Его положение ближе всего к *T. kinelensis* по сравнению с прочими *Melosauridae*, у которых *fsae* отдалено от переднего конца суставной ямы на расстояние, равное примерно половине ширины этой ямы и находится на внешней стороне *s. arquata*, кроме *U. tverdochlebovae* и уже упомянутого *T. kinelensis*.

Отверстие *foramen laterale anterius (fla)* у *P. stuckenbergi* располагается на лингвальной стороне нижней части *supraangulare* в задней половине аддукторной ямы. У *P. watsoni* не обнаружено.

Средних размеров овальное и хорошо выраженное отверстие *foramen praearticulare posterius (fpp)* располагается на лингвальной стороне на стыке сочленовной и предсочленовной костей на уровне заднего края суставной впадины. От переднего конца *fpp* отходит короткий, широкий и неглубокий с некрутыми бортами желобок, тянущийся до середины суставной впадины (*P. watsoni*) или до ее переднего края (*P. stuckenbergi*) с последующим выполаживанием. У *P. stuckenbergi* *fpp* тяготеет ближе к вентральному краю сочленовной кости, у *P. watsoni* – к середине сочленовной кости по ее высоте.

Мелкое отверстие *foramen supraangulare linguale (fsal)* располагается на лингвальной стороне сочленовной кости в непосредственной близости от *fpp*. У *P. stuckenbergi* *fsal* находится под *fpp* на уровне его середины, как у *K. vetusta*. Для *P. watsoni* характерно положение *fsal* позади *fpp*, как у *U. tverdochlebovae* и *T. kinelensis*.

Парное отверстие *foramen praearticulare anterius (fpa)* выделено только у *P. stuckenbergi*. Заднее отверстие располагается выше *fpp* и несколько спереди от последнего, переднее – ближе к перегибу предсочленовной кости.

Заднее меккелево отверстие *foramen meckelianum posterius (fmp)* овальное, сильно вытянутое, располагается на лингвальной стороне вдоль вентрального края на стыке угловой и предсочленовной костей. Его передний конец заходит немного вперед относительно переднего конца аддукторной ямы. Среди всех *Archegosauroida* у *Platyrosaurus fmp* наиболее узкое. Отношение высоты к длине у *P. stuckenbergi* составляет 0.28-0.39, у *P. watsoni* – 0.27. У *M. kamaensis* – 0.38, *U. tverdochlebovae* – 0.43, *K. vetusta* – 0.65. При этом *fmp* наиболее длинное относительно длины аддукторной ямы

по сравнению с прочими Archegosauroidea. У *P. stuckenbergi* - 0.39-0.42, у *P. watsoni* - 0.31?. У *K. vetusta* - 0.28, *U. tverdochlebovae* - 0.29, *M. kamaensis* - 0.36.

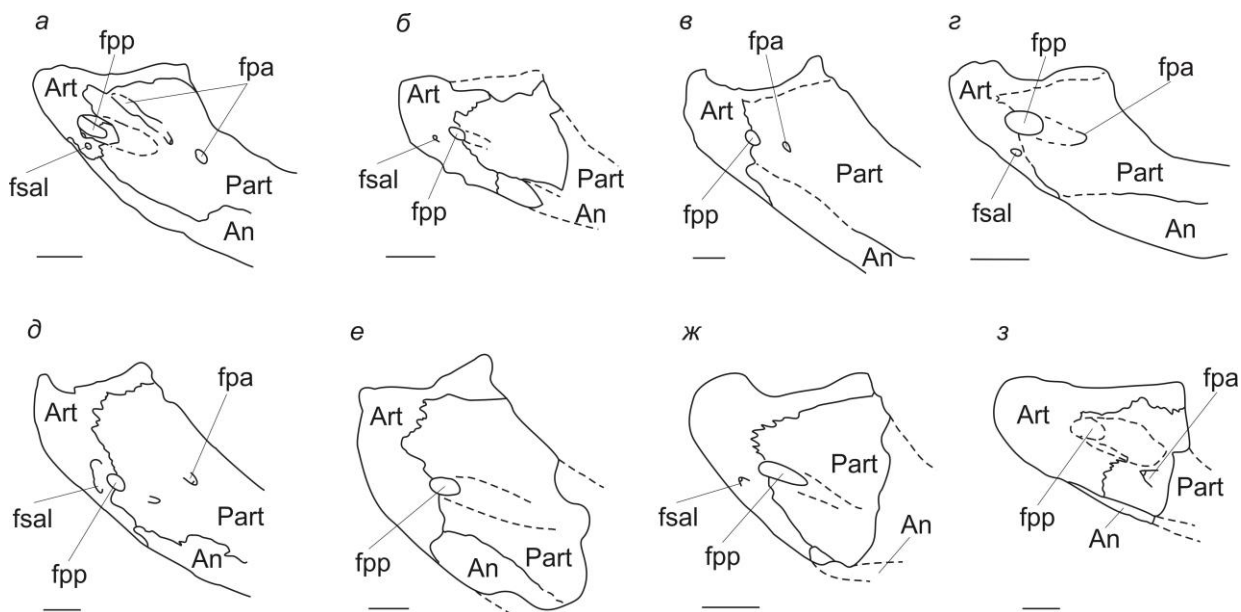


Рис. 101. Строение постдентальной области у Archegosauroidea (вид с лингвальной стороны). *a* – *Platyoposaurus stuckenbergi* (экз. ПИН № 3968/1; sin), *б* – *Platyoposaurus watsoni* (экз. ПИН № 2250/16; dext), *в* – *Melosaurus kamaensis* (экз. ПИН № 683/1; sin), *г* – *Konzhukovia vetusta* (экз. ПИН № 520/11; dext), *д* – *Uralosuchus tverdochlebovae* (экз. ПИН № 4405/1; dext), *е* – *Tryphosuchus paucidens* (экз. ГМ КФУ № В 823/1; sin), *ж* – *Tryphosuchus kinelensis* (экз. ПИН № 272/71; dext), *з* – *Koinia silantjevi* (экз. ПИН № 4416/17; dext). Все правосторонние экземпляры приведены к виду левосторонних. Длина масштабной линейки 10 мм.

Два передних меккелева отверстия (*fma* I, II) с отходящими от них широкими желобами располагаются на лингвальной стороне в пределах задней пластинчатой кости ближе к ее вентральному краю. Переднее, более крупное, в форме вытянутого овала, находится вблизи от контакта пластиначатая-заднепластинчатая кость. Более мелкое заднее отверстие такой же формы располагается в центральной части заднепластинчатой кости. Расстояние между *fma* I и *fma* II меньше длины заднего меккелева отверстия.

Радиально-ячеистая покровная скульптура развита на лабиальной стороне покровных элементов. Ячеи аналогичны тем, что отмечаются на покровных костях черепа: от тетрагональной до гексагольной формы, в центре каждой из которых находится отверстие для питающего сосуда. На зубной кости преобладает радиальный тип за исключением симфизной области, где отмечается ячеистая скульптура с преобладанием

гексагональных ячеек, переходящих к зубному краю в мелкоячеистую скульптуру с округлыми ячейками. На пластинчатой кости также преобладает радиальный тип, однако, вдоль шва на вентральной стороне скульптура ячеистая. На задней пластинчатой кости ячейки отмечаются на внутренних частях вентральной поверхности. На угловой кости в центре окостенения скульптура ячеистая, заходящая на лингвальную сторону с образованием вдоль вентрального края слабо выступающего короткого карниза. На надугловой кости скульптура радиальная в виде тянущихся вдоль осевой линии ветви гребней доходящих до нижнего края *crista arquata*. Скульптура в периферийной части угловой кости переходит в радиальную в виде слабо ветвящихся гребней.

Каналы органов боковой линии развиты очень слабо и представлены короткими бороздами в пределах ретроартикулярного отдела надугловой кости (*sulcus marginalis*), в отличие от *Tryphosuchus* и *Koinia*, у которых на ветвях хорошо развиты не только *sulcus marginalis*, но также *sulcus articularis* и *sulcus dentalis*. Также борозды отмечаются на симфизной орнаментированной части (*sulcus dentalis*).

#### **Покровные элементы.**

**Угловая кость.** На угловой кости в центре окостенения с лингвальной стороны у *Platyrosaurus* присутствует овальная несильно выступающая каплевидной формы площадка (*processus adductorius - pad*) с вытягиванием в сторону суставной области, являющаяся производной меккелева хряща (Губин, 1991) и служащая для прикрепления депрессорных мышц. Подобная же площадка есть и у *Dvinosaurus campbelli* (экз. ПИН № 4818/1178), но более сильно выраженная. Слабее *pad* выражена у *Tryphosuchus paucidens* (экз. ПИН №№ 157/113, 114). В основании кости позади *pad* отмечается отверстие с подходящим к нему коротким желобком у *P. watsoni* и без желобка у *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 3968/1). У *Tryphosuchus paucidens* (экз. ПИН № 157/114) отверстие выражено лучше, но не имеет подходящего желобка. Шовная граница с надугловой костью у заднего края челюстной ветви и у *P. stuckenbergi* и у *P. watsoni* проходит абсолютно одинаково, образуя неглубокий, но хорошо выраженный и ориентированный вниз клин примерно на середине высоты ветви. Похожая топография контакта просматривается у *Tryphosuchus kinelensis* (экз. ПИН № 272/71), *Benthosuchus*, *Mastodonsaurus*, приближенного, однако, к нижнему краю.

**Зубная кость.** У *Platyrosaurus* задний конец зубной кости в основании гребня *cristaarquata* клиновидно входит в *supraangulare*, как и у многих *Temnospondyli*, не достигая при этом середины *s. arquata*. Индекс отношения глубины вхождения зубной кости к длине *sa* у *P. stuckenbergi* составляет 0.35-0.39, у *P. watsoni* – 0.28-0.33. У



*Konzhukovia vetusta* (экз. ПИН № 520/11) индекс приближен к *Platyoposaurus* и составляет 0.36. Глубина вклинивания зубной кости у прочих архегозавроидов заметно отличается от *Platyoposaurus*, заходя за середину длины *s.arquata*. Так у *Melosaurus kamaensis* (экз. ПИН № 683/1) индекс 0.63, у *Uralosuchus tverdochlebovae* (экз. ПИН № 4405/1) – 0.67, у *Tryphosuchus kinelensis* (экз. ПИН № 272/71) – 0.69.

**Пластинчатая кость.** Шовная граница с задней пластинчатой костью с лингвальной стороны прослеживается только у *P. watsoni* и проходит перед первым малым меккелевым отверстием (fma I) (экз. ПИН № 5021/1).

Остальные покровные элементы нижней челюсти, включающие надугловую, предсочленовую, заднюю пластинчатую кости, а также элементы короноидной серии (прекороноид, интеркороноид, короноид морфологически хорошо охарактеризованы в работе Губина (1991) без каких-либо существенных дополнений.

### ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

**Осевой скелет.** На примере скелета *P. stuckenbergi* (экз. ПИН, № 164/1) из местонахождения Белебей всего в осевом скелете представителей рода *Platyoposaurus* было, вероятно, не меньше 50 позвонков (Конжукова, 1955б; Губин, 1991). Шейный отдел состоял из двух позвонков, включая атлант. Предкрестцовых позвонков позвоночного столба было не меньше 22: 15 – в грудном отделе, 7 или чуть больше – в поясничном. Крестцовый отдел, по всей видимости, включал один единственный позвонок, хотя среди представителей семейств *Dissorophidae*, *Parioxyidae* и *Micropholidae* их может быть два (Pawley, 2006). Количество позвонков в хвостовом (закрестцовом) отделе неизвестно – у скелета *P. stuckenbergi* их только 7. На примере *Temnospondyli* с сохранившимся целым скелетом, таких как *Sacops aspidephorus* (deMar, 1968), *Sclerocephalus haeuseri* (Lohmann, Sachs, 2001) и *Eryops megacephalus* (Moulton, 1974), количество предкрестцовых и закрестцовых позвонков примерно совпадает – от 20 до 25. У близкородственного *Archegosaurus decheni*, также известного по целым скелетам, было 24 предкрестцовых, один крестцовый и не меньше 27 закрестцовых позвонков (Witzmann, Schoch, 2006). Точное число последних установить невозможно, поскольку степень их окостеневания постепенно уменьшалась по направлению к кончику хвоста (Jaekel, 1896). Максимально удаленные от крестца хвостовые позвонки оставались хрящевыми на протяжении всей жизни и в ископаемом состоянии не сохранялись. С большой долей вероятности рассмотренное численное соотношение позвонков по отделам осевого скелета справедливо и для представителей рода *Platyoposaurus*.

Позвонки представителей рода *Platyoposaurus* отличаются примитивным для тетрапод рахитомным планом строения, наиболее распространенным среди *Temnospondyli*, что является плезиоморфной особенностью саркоптеригий и ранних тетрапод (Pawley, 2006).

Близкий к капитазавроидному типу, архегозавроидный атлант *Platyoposaurus* (на примере *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1), монолитный, удлинненно-овальной формы, лишенный реберных фасеток, что типично для *Temnospondyli* (Шишкин, 2000). Образован сросшимися гипоцентром с плевроцентрами и вентральными частями невральной дуги (Губин, 1991). Тело атланта отличается от *Dvinosaurus* сильной укороченностью в передне-заднем направлении, при этом дорсально сужается сбоку (Шишкин, 2000). По строению аксиса можно говорить о значительно расширяющемся в передне-заднем направлении остистом отростке. Шов между невральной дугой и плевроцентрами короткий и слабый. Морфологическое строение атланта *Archegosaurus* схоже с *Dissorophidae* и *Trematorpidae* (Williston, 1910; Case, 1911; Конжукова, 1955а). Невральная дуга разделена на два несрастающихся между собой отростка, ориентированных назад под углом 20°. Презигапофизы сформированы плохо, тогда как постгизапофизы – достаточно хорошо. Второй шейный позвонок массивный, гипоцентр и плевроцентры частично слиты. Остистый отросток массивный, диапофизы хорошо выражены, что указывает на наличие коротких шейных ребер (Конжукова, 1955б; Губин, 1991).

Предкрестцовые позвонки *Platyoposaurus* состоят из следующих отдельных и, как правило, не срастающихся друг с другом элементов: непарного гипоцентра, парного плевроцентра и верхней невральной дуги. Для всех закрестцовых позвонков помимо перечисленных элементов характерно отсутствие ребер и срастающаяся с гипоцентром нижняя гемальная дуга.

Хорошо окостеневающие гипоцентры представителей рода *Platyoposaurus* имеют характерную для пермских *Temnospondyli* подковообразную с закругленными верхними краями или серповидную с заостренными верхними краями форму (рис. 102, е, ж). Основные морфометрические показатели гипоцентров предкрестцового отдела в количестве 21 экз. для одной особи *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) меняются в незначительных пределах (см. Изменчивость *Platyoposaurus*). В качестве сравнения для прочих *Archegosauroida* Khc будет следующий: *T. kinelensis* – 0.55-0.67; *T. paucidens* – 0.50-0.79; *M. vetustus* – 0.54-0.67; *M. kamaensis* – 0.72; *M. uralensis* – 0.75. Исходя из приведенных данных, можно говорить в целом о более малых значениях Khc среди

представителей семейства Melosauridae, когда гипоцентры со значениями  $0.50 < K_{hc} < 0.65$  условно можно относить к Melosauridae.

Наиболее упрощенного плана строения по сравнению с другими элементами позвонков плевроцентры представителей рода *Platyoposaurus* имеют клиновидную форму, схожую с прочими пермскими *Temnospondyli*, и дорсально расположенные фасетки для сочленения с невральной дугой (рис. 102, *г, д*). Также как и гипоцентры, хорошо окостеневали, что свойственно далеко не всем *Temnospondyli*. Для *P. stuckenbergi* из местонахождения Акбатыровский Рудник  $K_{pc}$  равен 0.52-0.56; для *P. watsoni* – 50-0.62; для *T. kinelensis* – 0.58; для *M. vetustus* – 0.47-0.50. Таким образом, уверенных таксономических различий по морфометрическим показателям плевроцентров у *Archegosauroida* нет, при этом отмечаются довольно существенные различия в пределах одной особи *P. stuckenbergi*.

Хорошо окостеневающие невральные дуги представителей рода *Platyoposaurus*, как наиболее сложно устроенные элементы позвонков, причленяются сверху к паре плевроцентров в местах плевроцентральных фасеток; имеют типичный архегозавроидный план строения (рис. 102, *а-в*). Вертикально ориентированный остистый отросток не сильно вытянут, при этом высота дуги близка к ее ширине, как у *T. paucidens*. У *M. vetustus* рассматриваемый отросток вытянут сильнее. Дорсальная часть остистого отростка расширяется в поперечном направлении, образуя на примере экз. ПИН № 164/1 гладкую или же слабо орнаментированную, слегка выпуклую площадку овальной или ромбовидной формы, напоминая *T. paucidens* и *M. vetustus*. У последнего верхняя площадка расширена сильнее за счет разрастания боковых частей с образованием коротких отростков, что особенно заметно у представителей рода *Melosaurus*. Расширенная дорсальная часть остистого отростка может образовывать помимо слабо выпуклой также уплощенную площадку на примере *P. stuckenbergi*. Длина и толщина дорсальной части остистого отростка одной особи *P. stuckenbergi* меняется в пределах 2 мм; ширина – 5 мм;  $K_{ap}$  равен 0.59-0.75. В целом для *Platyoposaurus* рассматриваемый показатель находится в пределах 0.46-0.75, что соотносится с *T. paucidens* ( $K_{ap}$  равен 0.63-0.72) и отличается от *M. vetustus* ( $K_{ap}$  равен 0.81-0.94). Дорсальное разрастание остистого отростка наблюдается у наземных пермских *Temnospondyli* (*Dissorophidae*, *Eryopidae*) и раннетриасовых примитивных *Capitosauroida* (Warren, Snell, 1991), *Chroniosuchia*, *Pareiasaurida*, а также ископаемых и современных *Eusuchia* и *Pseudosuchia*, для которых был характерен спинной панцирь, состоящий из остеодерм или щитков. Так у

Dissorophidae, таких как *Sacops* и *Dissorophus*, остистые отростки были схожи с представителями рода *Platyosaurus*: к ним в процессе онтогенеза прирастали остеодермы с образованием шва или же соединение происходило посредством связок (Gee et al., 2019). У Chroniosuchidae остистый отросток соединялся со спинным щитком с помощью связок (экз. ПИН № 1100/105) или же прирастал к последнему (экз. ПИН № 1100/109) (Голубев, 1998). На примере позвонка *Chroniosuchus licharevi* из местонахождения Гороховец (экз. ПИН № 4818/619) отмечается некоторое сходство с остистыми отростками позвонков представителей рода *Platyosaurus* по наличию у *C. licharevi* расширенного наверхшия с уплощенной площадкой и отсутствием выраженного щитка с характерными крыльями (закрестцовый отдел). У Bystrowianidae, как наиболее эволюционно продвинутых Chroniosuchia, вентральный отросток щитка исключительно прирастал к остистому в процессе онтогенеза с образованием шва (экз. ПИН №№ 1100/1, 18) (Голубев, 1998). Полной противоположностью являются остистые отростки без расширяющейся дорсальной части неотенических и облигатноводных представителей рода *Dvinosaurus*, у которых явно отсутствовали кожные окостенения. Наличие у Archegosauroidae остеодерм или панцирных щитков не известно. Косвенно можно предположить наличие у *Platyosaurus* внутренних остеодерм, причем связывание дорсальной части остистого отростка с кожными окостенениями могло происходить только посредством связок. У верхнебоковых краев остистого отростка на некоторых экземплярах наблюдаются округлые костные выступы (*tubera*), служившие для прикрепления связок и мышц. Фасетки парного презигапофиза ориентированы вверх и медиально, по форме представляют собой вытянутый овал. Для Melosauridae (*M. vetustus*, *T. raucidens*) презигапофизные фасетки округлые. Фасетки схожих по развитию постзигапофизов ориентированы вниз и немного латерально, в форме вытянутого овала. Поперечные отростки (диапофизы) короткие и уплощенные. На некоторых экземплярах могут иметь заметную разницу в длине при отсутствии явного скола (экз. ПИН № 49/21). Отмеченная особенность с наличием шероховатой поверхности на концах, указывает на хрящевое продолжение отростков, как это было, например, у *Venthosuchus sushkini* (Быстров, Ефремов, 1940). Нижняя сторона невральная дуги совместно с верхней стороной гипоцентра и боковыми сторонами плевроцентров замыкались в единое кольцо под хордальный канал.

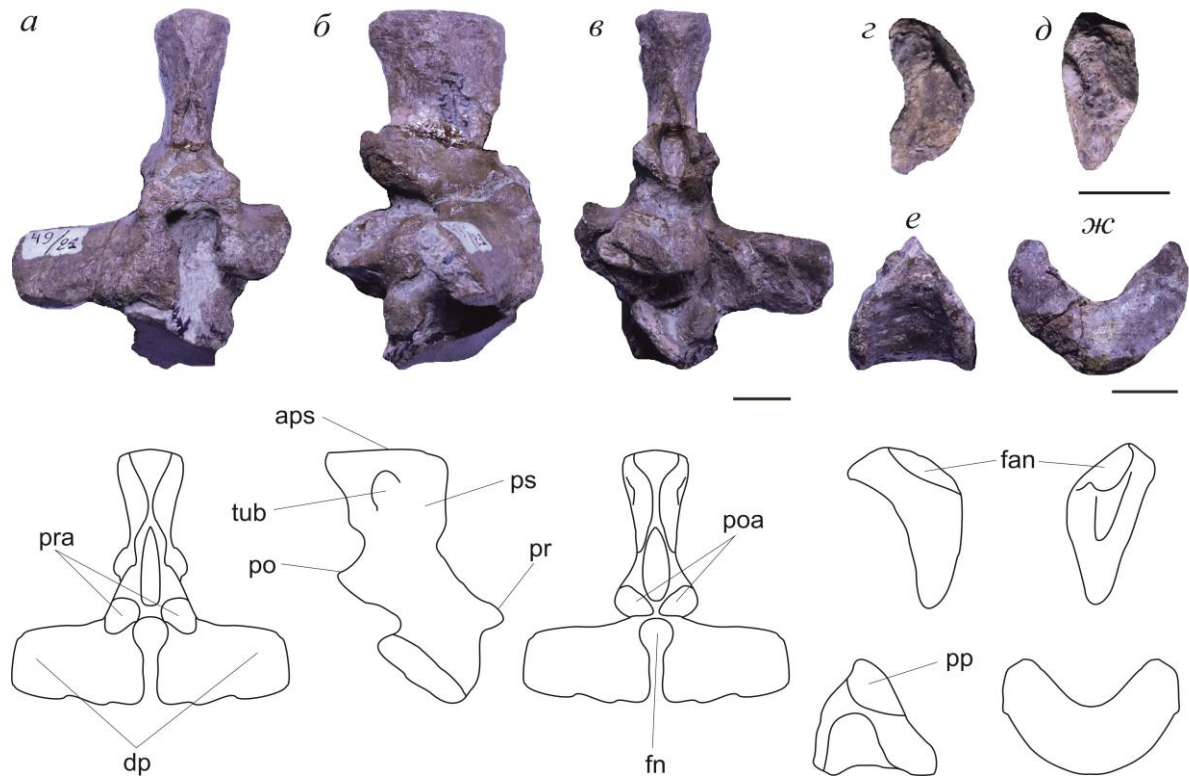


Рис. 102. Позвоночные элементы предкрестцового позвонка *P. stuckenbergi*: *a*, *б*, *в* – невральная дуга (экз. ПИН № 49/21), *г*, *д* – плевроцентр (экз. ПИН № 164/1), *е*, *ж* – гипоцентр (экз. ПИН № 164/1). Вид спереди – *a*, *г*, *ж*, вид сбоку – *б*, *д*, *е*, вид сзади – *в*. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Ребра.** Ребра *Platyrosaurus* относительно короткие, хорошо окостеневающие. Двураздельный проксимальный конец тела ребра (*corpus costae*) примыкал нижней головкой (*caput costae*) с уступоподобным расширением к реберной фасетке гипоцентра переднего позвонка, а верхним бугорком (*tuberculum costae*) – к диапофизу невральной дуги заднего позвонка. Стыковка ребер с позвонками образовывала неподвижную жесткую конструкцию. Морфологически ребра можно разделить на два основных типа:

- 1) Ребра сильноизогнутые с крючковидным отростком
- 2) Ребра слабоизогнутые без крючковидного отростка

Ребра первого типа развиты на грудных позвонках 3-14. Степень изогнутости составляет 0.19-0.23. Проксимальный край уплощенный, в сечении в форме сильно вытянутого овала, дистальный край более массивный, овальный в сечении. Внутренняя поверхность относительно гладкая, внешняя несет продольные бороздки в дистальной половине. Внутренний край проксимальной половины образует хорошо выраженный гребень с дугообразно изогнутой поверхностью. На ребре 3-го позвонка гребень высокий,

имеющий крутой дистальный конец. С 4-го позвонка гребень более низкий, с плавным дистальным концом. Ближе к крестцу высота гребня уменьшается. Расположенный в центральной части тела ребра крючковидный отросток (*processus uncinatus*) хорошо развит, уплощенный, направлен назад. В отличие от большинства стереоспондилов с расширенными отростками, у *Platyosaurus* наравне с *Lydekkerina*, *Micropholis* и *Dissorophus*, они узкие (Pawley, Warren, 2005). Отросток выгнут дорсально и расположен в реберной плоскости под прямым углом к длинной оси тела ребра. Проксимальный край утолщенный, образует резкий переход с телом ребра, утоньшающийся дистальный – плавный. Длина отростка равна его ширине. Ближе к крестцу отростки становились короче и располагались ниже. Лежащий впереди отросток снаружи налегал на заднележащий. Таким образом, ребра грудного отдела образовывали жесткий каркас, служивший опорой для первичного плечевого пояса (Губин, 1991).

Данные отростки обеспечивали ориентированное вдоль ребер крепление наружных межреберных мышц. Крючковидные отростки также характерны для представителей семейства пермских *Dissorophidae* (*Eryops*, *Dissorophus*, *Aspidosaurus*) и триасовых *Trematosauridae* (*Aphaneramma*, *Trematolestes*) (Schoch, 2009), *Sclerotheracidae* (*Sclerotherax* (Schoch et al., 2007)), *Mastodonsauridae* (*Mastodonsaurus* (Schoch, 1999)). Стоит отметить, что у других *Archegosauridae*, таких как *Archegosaurus decheni* (Witzmann, Schoch, 2006), ребра с крючковидным отростком отсутствовали.

Ребра второго типа развиты на поясничных позвонках 15-? (рис. 103). Данные ребра короче ребер первого типа. Утонченные, в центральной части незначительно расширяются, степень изогнутости составляет 0.05-0.1.

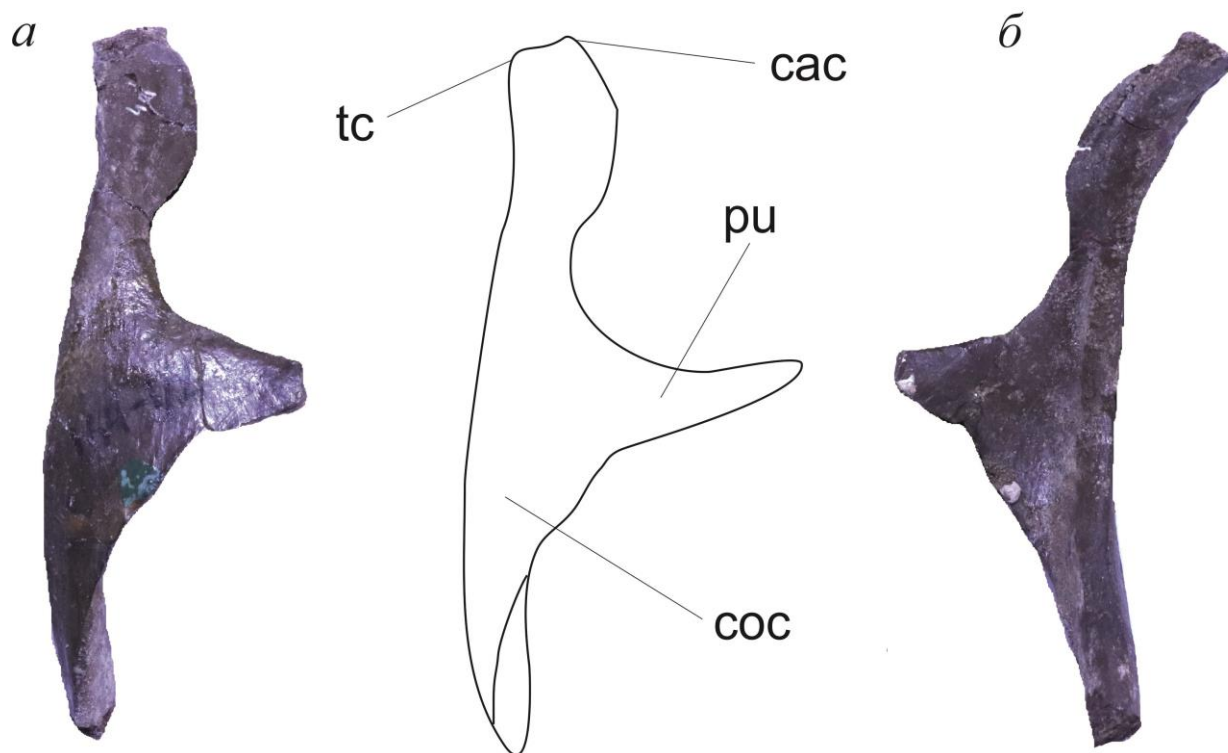


Рис. 103. Ребро из передней части брюшного отдела *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-4a) с внешней (а) и внутренней (б) сторон. Длина масштабной линейки 10 мм.

### Плечевой пояс.

**Клейтрум.** Данный элемент плечевого пояса стержневидной формы с расширенной дорсальной лопостной частью (рис. 104). Расширение кзади менее сильное, чем у *Archegosaurus* и близким к нему по строению клейтрума *Dissorophidae* (Witzmann, Schoch, 2006). Основание древкоподобной части у *P. stuckenbergi* более массивное, чем у соразмерного *P. watsoni*. Последний напоминает *Archegosaurus*. Книзу древкоподобная часть становится тоньше, не полностью закрывая заднюю поверхность дорсального ключичного отростка. Предскапулярный отросток ключицы налегает на клейтрум сверху ниже *processus supraclavicularis*. Данный отросток уходит выше под клейтрум и располагается в ложбинке между *pr. supraclavicularis* и телом клейтрума. Поверхность клейтрума у *P. stuckenbergi* слабо скульптурирована короткими и невысокими гребнями на небольшом участке в пределах утонченной лопостной части в отличие от *P. watsoni* и *Archegosaurus*.

**Скапулоракоид.** Элементы первичного пояса, лопатка и коракоид, у *Archegosauroidea*, имея независимые центры окостенения, тем не менее формировали единый скапулоракоид (рис. 104). Лопаточная часть массивная, дорсальный край широкий и высокий. Передний и верхний края имели хрящевое окончание, выстилая сзади

постеродорсальную часть клейтрума и дорсальный отросток ключицы. В сагитальном плане верхняя часть медиально отгибается, утончаясь кзади. По латеральной поверхности от центра заднего края отходит низкий пологий валик, заканчивающийся перед центром окостенения клейтрума. Толщина нижней части постепенно увеличивается, через нее в горизонтальном направлении проходит супрагленоидный овальный канал. Входное переднее отверстие канала (foramen supraglenoidale - fsg) находится на площадке, которая расширяется книзу, переходя в гленоидную впадину. Расширение площадки у *P. stuckenbergi* сильнее, чем у *P. watsoni*. У *P. stuckenbergi* fsg в форме овала, у *P. watsoni* – в форме вытянутого овала. Формирующий антеродорсальный край гленоидной впадины мощный отросток располагается почти под прямым углом к оси скелета. Коракоидная часть, в отличие от лопатки, окостеневала слабо в самом верхнем участке. Поверхность скапулокоракоида не несет покровной скульптуры, однако, имеет большое количество бороздок и морщинок, служивших местом прикрепления плечевой мускулатуры.

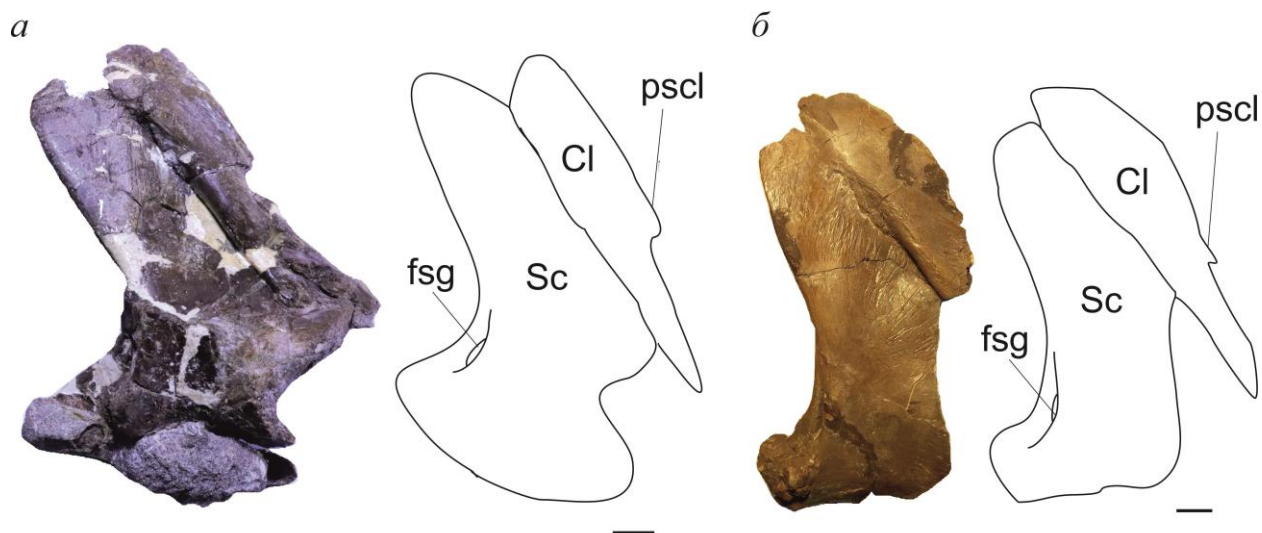


Рис. 104. Скапулокоракоид и клейтрум в сочленении: *a* – *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1), *б* – *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/104). Длина масштабной линейки 10 мм.

#### **Передняя конечность.**

**Плечевая кость.** Целые кости известны только у *P. watsoni*, в то время как у *P. stuckenbergi* они представлены фрагментарным материалом в виде проксимальных частей (рис. 105). Длина плечевой кости у *P. watsoni* составляет 50-60 мм, реконструируемая длина у *P. stuckenbergi* – 70-90 мм. Для сравнения у *M. kamaensis* она доходила до 123 мм. У *P. watsoni* плечевая кость довольно массивная за счет широкого диафиза относительно длины кости, когда этот показатель равен 0.22-0.28, в то время как у *M. kamaensis* – 0.27, у *T. paucidens* – 0.19-0.33, у *T. kinelensis* – 0.21-0.23. Эпифизарные поверхности губчатого



плана строения окостеневали плохо. Проксимальный эпифиз несколько уже дистального. Проксимальная часть отделена от хорошо выраженного дельтопекторального гребня (*crista deltopectoralis*) гладким участком (Губин, 1991). На постеродорсальной поверхности присутствует хорошо выраженный бугорок (*processus latissimus dorsi*), которым заканчивается небольшой поперечный валик, отходящий от уровня середины дельтопекторального гребня. Энтепикондилярный угол у *P. stuckenbergi* равен  $105^\circ$ , у *P. watsoni* –  $100-112^\circ$ . Для *Melosauridae* рассматриваемый угол у *M. kamaensis* равен  $106^\circ$ , у *T. paucidens* –  $100-115^\circ$ , у *T. kinelensis* –  $96-114^\circ$ . Угол скрученности для *P. watsoni* составляет  $32-48^\circ$ . Для сравнения данный угол у *M. kamaensis* равен  $76^\circ$ , у *T. paucidens* –  $40-73^\circ$ , у *T. kinelensis* –  $30-45^\circ$ . Данный морфометрический показатель имеет наиболее заметное расхождение между представителями *Archegosauroida* с учетом соразмерности плечевых костей – для *Melosauridae* среднее значение угла скрученности больше, чем для *Platyrosaurus*. По прочим показателям на уровне надсемейства таксономические различия трудноустановимы ввиду минимального морфологического расхождения.

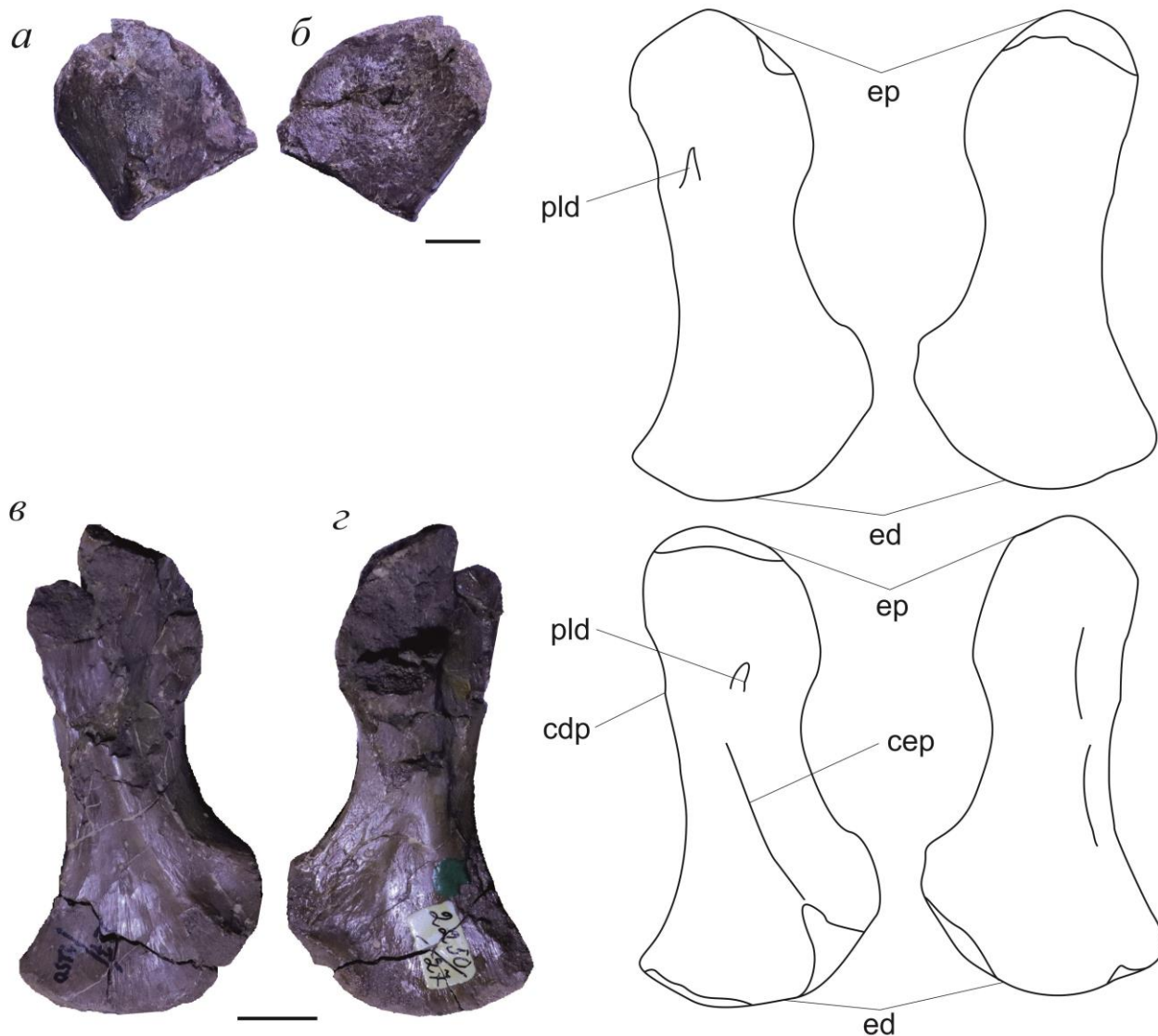


Рис. 105. Плечевая кость *Platyosaurus*: *a, б* – *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1), *в, г* – *P. watsoni* (экз. ПИН № 2250/27). Вид спереди – *a, в*, вид сзади – *б, г*. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Локтевая кость.** Локтевая кость известна только у *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-5) (рис. 107, *a*). По сохранности проксимальной и диафизарной частей грацильная, эпифиз в два раза шире диафиза. Постеромедиальный гребень диафиза (ср) выражен слабо, приближен к внутреннему краю.

**Лучевая кость.** Лучевая кость также известна только у *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-5) (рис. 107, *a*). По сохранности проксимальной и диафизарной частей грацильная, эпифиз в три раза шире диафиза.

**Тазовый пояс.** Тазовый пояс представителей рода *Platyosaurus* представлен исключительно подвздошными костями (рис. 106). Лобковая и седалищная кости, вероятно, оставались хрящевыми в отличие от *Melosauridae*, у которых степень

окостенева элемент тазового пояса могла быть различна. На примере подвздошной кости *P. watsoni* можно говорить о наиболее узких с учетом длины расширенного нижнего конца среди прочих Archegosauroida. Так отношение ширины подвздошной кости к его высоте у *P. watsoni* равно 0.36, тогда как у *T. paucidens* – 0.55-0.63, у *T. kinelensis* – 0.64, у Melosauridae gen. indet. – 0.52. Верхний отросток подвздошной кости, направленный дорсокаудально, у *P. stuckenbergi* имеет листовидную форму. Дорсальный конец отростка расширен и сплюснен, с приостренной верхней частью, несильно загнут медиально. Проходящий вдоль нижнего края боковой стороны надацетабулярный гребень (*crista supraacetabularia*) дугообразно изогнут, оконтуривает сверху небольшую округлую площадку. Нижний расширенный конец не известен. У *P. watsoni* подвздошная кость имеет более узкую верхнюю часть верхнего отростка, при этом его основание сильнее расширено. Угол наклона верхнего отростка у Archegosauroida практически не различается: у *P. watsoni* равен  $58^\circ$ , у *T. paucidens* –  $50-75^\circ$ , у *T. kinelensis* –  $48^\circ$ , у Melosauridae gen. indet. –  $40-57^\circ$ . Однако различия наблюдаются при сравнении отношения ширины вертлужной впадины к ширине подвздошной кости: у *P. watsoni* – 0.45, у *T. paucidens* – 0.26-0.38, у *T. kinelensis* – 0.22, у Melosauridae gen. indet. – 0.20. То есть у *Platyoposaurus* размер вертлужной впадины среди Archegosauridae был наибольший. По отношению толщины к ширине основания верхнего отростка у *Platyoposaurus* наблюдается наибольшая грацильность за счет меньшей толщины среди Archegosauroida: у *P. stuckenbergi* – 0.65-0.69, у *P. watsoni* – 0.55, у *T. paucidens* – 0.5-1.0, у *T. kinelensis* – 0.73, у Melosauridae gen. indet. – 0.69-0.73. Вертлужную впадину сверху оконтуривает дугообразно изогнутый супраацетабулярный гребень (*crista supraacetabulare accessoria*).

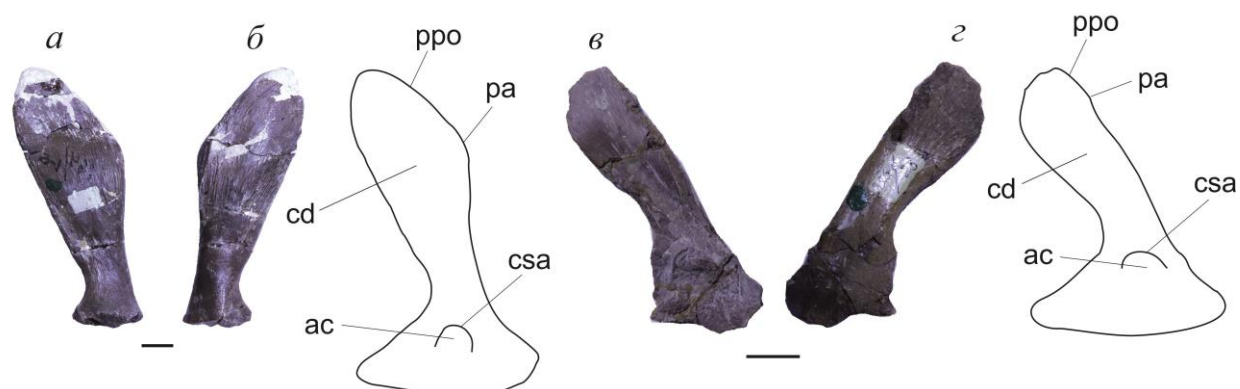


Рис. 106. Подвздошная кость *Platyoposaurus*: *a*, *б* – *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-6, sin), *в*, *г* – *P. watsoni* (экз. ПИН № 2250/28, dext). Вид с внешней стороны – *a*, *в*, вид с внутренней стороны – *б*, *г*. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Большая берцовая кость.** Большеберцовая кость известна только у *P. watsoni* (рис. 107, б). Относительно массивная, с заметно более широким и утолщенным проксимальной частью по сравнению с дистальной – большеберцовой фасетки (ft). Гребень сгибателя (cf) хорошо выражен.

**Малая берцовая кость.** Малоберцовая кость также известна только у *P. watsoni* (рис. 107, в). Более грацильная, сильноизогнутая и менее различающаяся по ширине проксимальной и дистальной (интермедиальная фасетка (fi)) частей в отличие от большеберцовой кости. Малоберцовый желобок (sf) короткий, тянется от середины диафиза в сторону внешнего края под острым углом с длинной оси. Задний малоберцовый гребень (cprf) слабо выражен, тянется вдоль длинной оси от проксимальной части практически до конца sf.

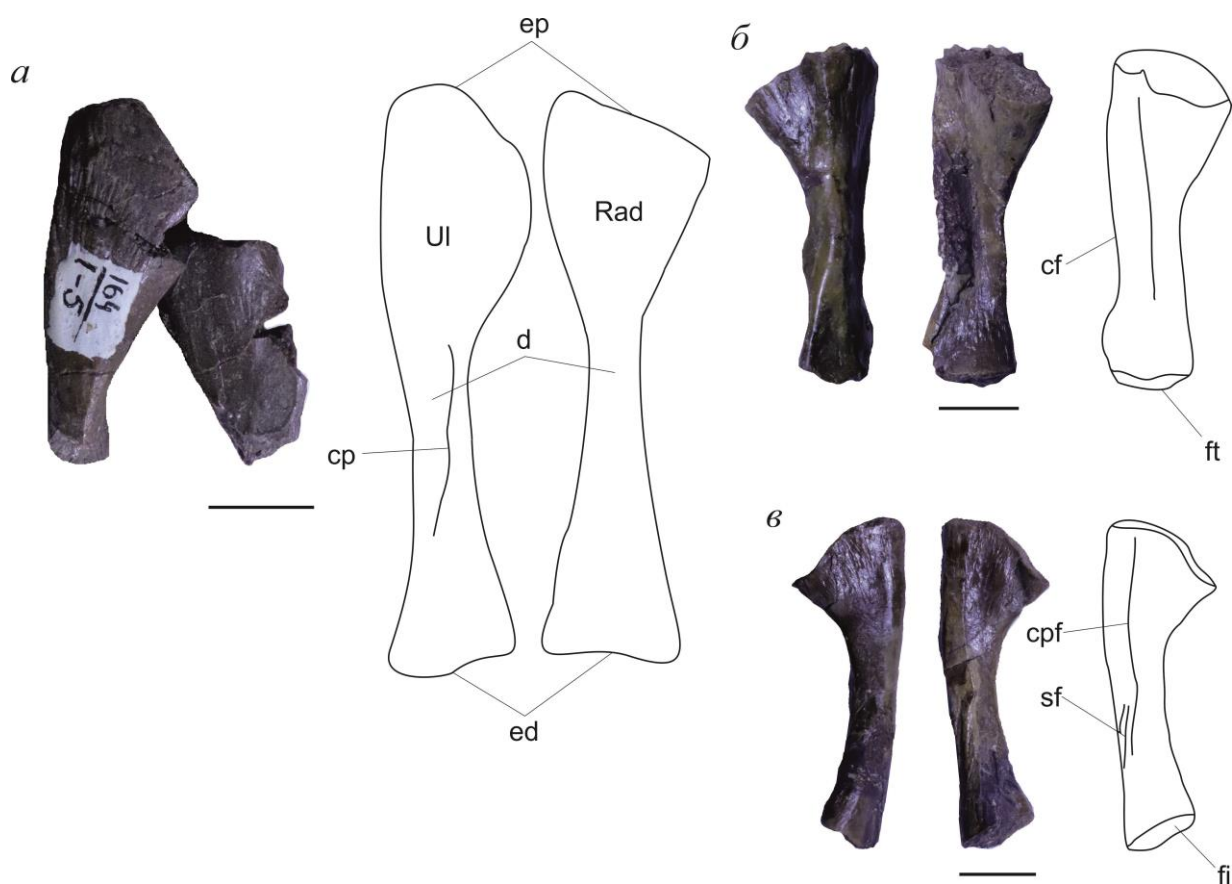


Рис. 107. Зейгоподий *Platyrosaurus*: а – локтевая и лучевая кости *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-5), б – большая берцовая кость *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/172), в – малая берцовая кость *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/173). Длина масштабной линейки 10 мм.

**Автоподий** (рис. 108). Для передней конечности *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) II, III и IV метакарпалии имеют отношение ширины диафиза к общей длине равными 0.25, 0.19 и 0.19 соответственно. III и IV элементы более грацильные. Фаланга второго пальца

имеет отношение рассматриваемых показателей 0.36. Для задней конечности *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) метатарсалии II, III и IV (?) имеют отношение ширины диафиза к общей длине равными 0.22, 0.24 и 0.19 соответственно – первые элементы более грацильны. Фаланги второго и третьего пальцев имеет отношение рассматриваемых показателей 0.25.

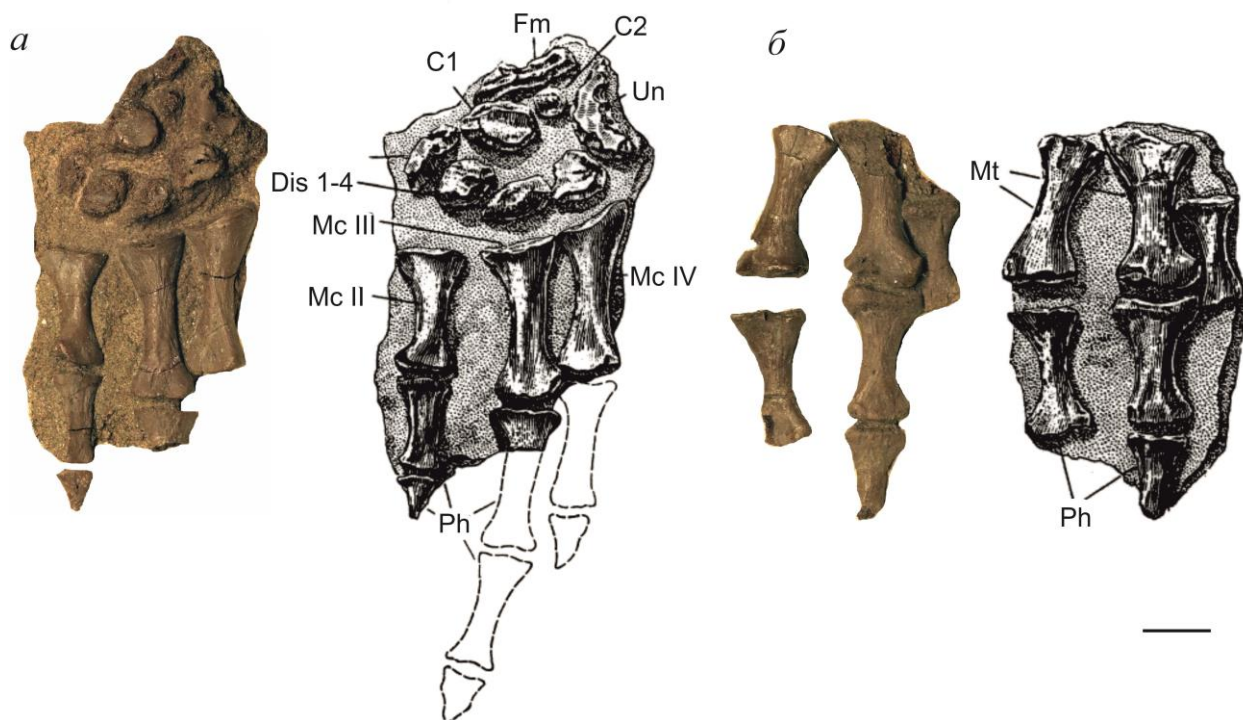


Рис. 108. Автоподий *P. stuckenbergi*: а – левая кисть (экз. ПИН № 164/1-8), б – левая стопа (экз. ПИН № 164/1-8a) (Губин, 1991). Длина масштабной линейки 10 мм.

**Дермальные окостенения.** На брюшной стороне *Platyrosaurus* располагался панцирный покров, ограниченный спереди плечевым поясом (задней половиной межключичной пластины), сзади передней частью тазового отдела, а с боков – проксимальным концом скапулакоракоида на примере скелета у *P. stuckenbergi* из местонахождения Белебей (рис. 109). Покров состоял из хорошо окостеневающих и плотно расположенных дермальных окостенений числом не меньше трех сотен, чаще всего представленных изолированными элементами (местонахождения Шихово-Чирки, Каргалинские Рудники, «Семигорье», Аксаково) и только в одном случае – в виде цельного панциря (экз. ПИН № 164/1-9). Элементы числом до 7-10 образовывали цепочечные прямые и параллельные ряды, которые сходились в осевой зоне. Ряды выше переднего края межключицы ориентированы относительно длинной оси наружу и вперед под углом 50-60°, у заднего края межключицы – практически под прямым углом. Все

последующие ряды – наружу и назад под углом 30-40°. Дермальные окостенения представляют собой чешуеподобные образования чаще в виде вытянутого ромба и реже клиновидные (рис. 110). Последние могли находиться в краевых частях, оконтуривая площадь панцирного покрова. Толщина в срединной части, равна приблизительно 1/3 длины, при этом элементы, расположенные в передней половине в два раз толще расположенных в задней. Отношение ширины к длине у *P. stuckenbergi* равно 0.23-0.47, у *P. watsoni* – 0.25-0.39. Данный показатель не сильно менялся в зависимости от топографии элемента в пределах площади брюшного панциря. В целом у *P. stuckenbergi* дермальные окостенения шире за счет разрастания вентромедиальной и дорсолатеральной фасеток, чем у *P. watsoni*. У *P. watsoni* же край рассматриваемых фасеток может быть гофрированным. Дорсальная сторона немного прогнута, с несколькими продольными желобками. Также отмечаются сквозные отверстия. Вентральная сторона несет скульптуру в виде мелких неправильной формы бугорков и ямок. Дермальные окостенения частично перекрывают друг друга в месте закругленного конца одного элемента на дорсальной стороне (дорсолатеральная фасетка), куда клиновидно входит заостренный край соседнего с ним элемента. Фасетка составляет приблизительно половину длины чешуи. В медиальной части вентромедиальная фасетка выпуклая, несущая заметный приостренный гребень, тогда как ее латеральный конец глубоко вогнутый. Отмечается ступенчатое, черепицеподобное налегание спереди назад. Сходная морфология дермальных элементов отмечается у крупных экземпляров *Sclerocephalus haeuseri*, *Australerpeton cosgriffi*, *Rhinesuchidae*, при этом отличаясь от архегозавроида *Archegosaurus decheni* (Witzmann, 2006). Остеодермальные окостенения у *Platyoposaurus* достоверно не известны, однако Е.Д. Конжукова предполагала, что вдоль осевого скелета могли располагаться изолированные дермальные окостенения, каждое из которых опиралось на дорсальный уплощенный конец остистого отростка (Конжукова, 1955б).



Рис. 109. Брюшной панцирь *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-9) (Конжукова, 1955а).  
Длина масштабной линейки 20 мм.



Рис. 110. Изолированный дермальный элемент *P. watsoni* из передней (?) части туловища:  
*а* – в антеровентральном виде, *б* – в антеродорсальном виде. Длина масштабной линейки  
5 мм.

## ПРИЛОЖЕНИЕ V. К ГЛАВЕ «ИЗМЕНЧИВОСТЬ PLATYOSAURUS»

**Сагиттальные модели черепа и индексы.** Построены три сагиттальные модели (заглазничная область) для разноразмерных черепов *P. stuckenbergi*, геометрически оказались практически идентичны друг другу, что указывает в рамках возрастной изменчивости на пропорциональный рост рассматриваемой области в сагиттальной плоскости (рис. 111). Построенные четыре сагиттальные модели (заглазничная область) для разноразмерных черепов *P. watsoni*, также подтвердили пропорциональный рост. В качестве морфометрических показателей, дополнительно характеризующих изменчивость черепа в сагиттальной плоскости, использовался индекс отношения высоты черепа ( $K_{hcr1}$ ,  $K_{hcr2}$ ,  $K_{hcr3}$ ) к его ширине в соответствующей области. Так для *P. stuckenbergi*  $K_{hcr2}$  – 0.32-0.42;  $K_{hcr3}$  – 0.28-0.37. Для *P. watsoni*:  $K_{hcr1}$  – 0.18-0.25;  $K_{hcr2}$  – 0.08-0.29;  $K_{hcr3}$  – 0.12-0.27. Данный индекс увеличивался с увеличением размера, при этом изменение высоты черепа происходило равномерно и с одинаковой скоростью в пределах всей его длины, что, вероятно, правомерно и для *P. stuckenbergi*.

По сагиттальным моделям были обнаружены морфологические отклонения, связанные с индивидуальной изменчивостью. Так третья (по экз. ПИН № 161/59) и четвертая (по экз. ПИН № 2250/8) в размерном ряду модели *P. watsoni* представляют собой не прямоугольные, а равнобедренные трапеции, близкие к прямоугольнику, что сближает их с *P. stuckenbergi*.

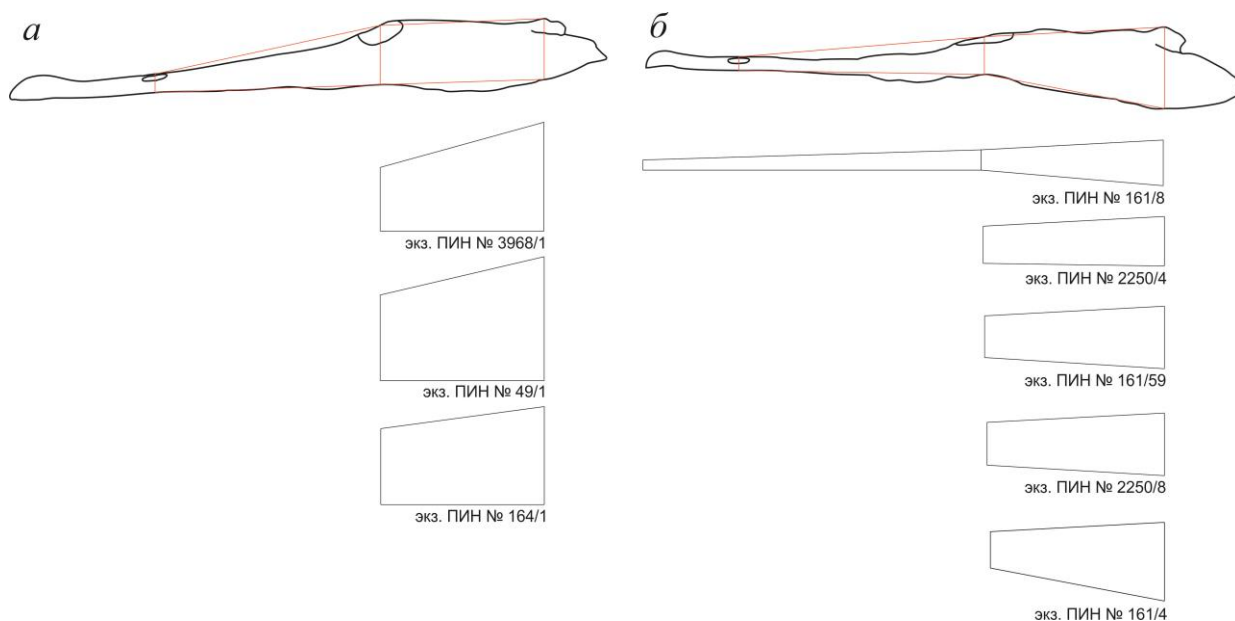


Рис. 111. Сагиттальные тетрамоделли модели черепа *Platyosaurus*: *a* – *P. stuckenbergi*, *б* – *P. watsoni*. Размерная последовательность сверху вниз.



**Триангуляционные модели черепа.** Геометрические особенности орбитопинеального (рис. 112) и пинеально-ушного треугольников (рис. 113) *Platyoposaurus* указывают на отсутствие связи вариаций их геометрических показателей с размером черепа. Оценка вариабельности в конфигурации орбитпозволила выделить несколько типов и подтипов, которые по частоте своей встречаемости не образуют закономерных градаций в сторону увеличения размера.

Для орбито-пинеального треугольника были выделены следующие типы и подтипы (табл. 13):

- 1) Равносторонний треугольник
- 2) Равнобедренный треугольник
  - 2.1) Длина основания меньше длины боковой стороны
  - 2.2.) Длина основания больше длины боковой

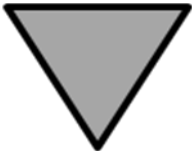

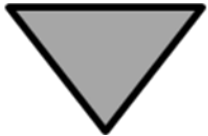
Тип треугольника			Кол-во экз. <i>P. stuckenbergi</i>	Кол-во экз. <i>P. watsoni</i>
	Равносторонний	1	2	14
	Равнобедренный (длина основания меньше длины боковой стороны)	2.1	0	1
	Равнобедренный (длина основания больше длины боковой стороны)	2.2	1	11

Табл. 13. Частота встречаемости выделенных типов орбито-пинеального треугольника *Platyoposaurus*.

На примере *P. watsoni* для черепов размером 60-115 мм треугольники типа 1 – 8 экз., 2.2 – 5. Для черепов размером 115-170 мм треугольники типа 1 – 6 экз., 2.1 – 1 экз., 2.2 – 6.

Для пинеально-ушного треугольника были выделены следующие типы и подтипы (табл. 14):

- 1) Равносторонний треугольник.

- 2) Равнобедренный треугольник (длина основания больше длины боковой стороны).



Тип треугольника			Кол-во экз. <i>P. stuckenbergi</i>	Кол-во экз. <i>P. watsoni</i>
	Равносторонний	1	0	4
	Равнобедренный (длина основания больше длины боковой стороны)	2	3	20

Табл. 14. Частота встречаемости выделенных типов пинеально-ушного треугольника *Platyoposaurus*.

На примере *P. watsoni* для черепов размером 60-115 мм треугольники типа 1 – 4 экз., 2 – 10 экз. Для черепов размером 115-170 мм треугольники типа 2 – 10 экз.

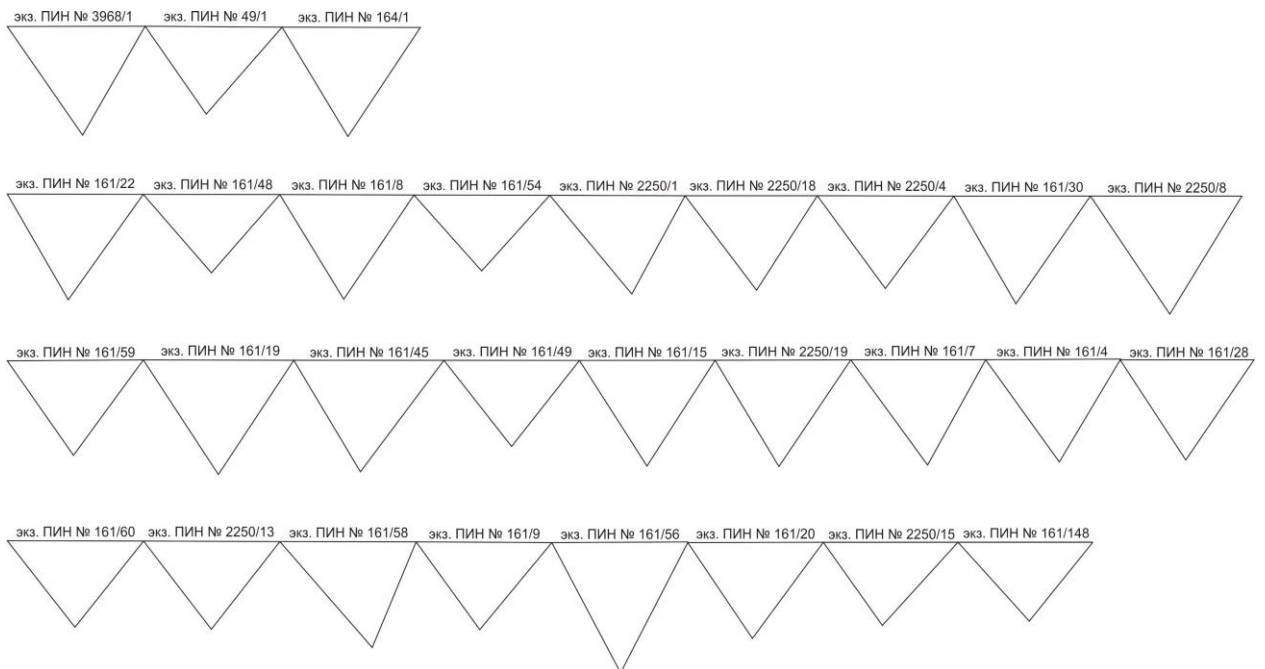


Рис. 112. Онтогенетический ряд (слева направо) для орбито-пинеальных треугольников *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (остальные ряды).

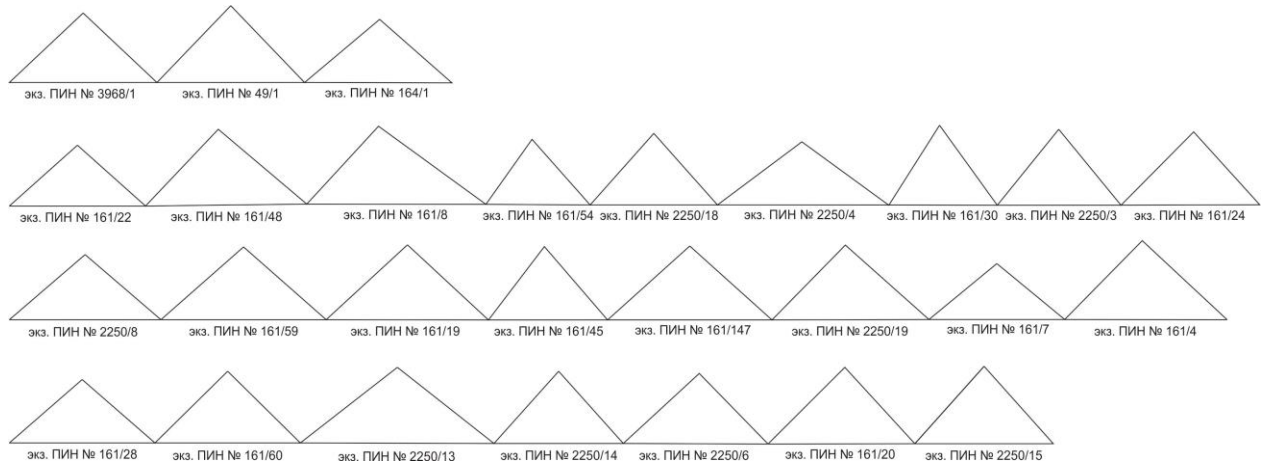


Рис. 113. Онтогенетический ряд (слева направо) для пинеально-ушных треугольников *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (остальные ряды).

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Скуловой изгиб, град
<i>P. watsoni</i>		
2250/1	147	165°
161/8	153	158°
2250/20	190	165°
161/30	195	161°
161/55	212	163°
2250/3	213	170°
2250/8	221	173°
2250/2	229	166°
161/15	237	178°
161/28	246	170°
161/4	246	164°
161/14	260	162°
2250/15	266	174°
161/20	303	176°
<i>P. stuckenbergi</i>		
3968/1	274	177°
49/1	284	178°
164/1	330	170°
637/4	385	174°

Табл. 15. Скуловой изгиб для разноразмерных черепов *Platyrosaurus*.

№№ экз.	Ширина затылочного края между отростками <i>tabulare</i>	Углубление затылочного края
<i>P. stuckenbergi</i>		
49/1	66	0.20

3968/1	80	0.29
164/1	89	0.23
P. watsoni		
161/8	37	0.30
2250/3	40	0.30
161/22	42	0.19
161/54	44	0.16
2250/4	45	0.20
161/48	46	0.22
161/59	53	0.23
161/19	55	0.20
2250/19	60	0.27
161/49	60	0.18
161/20	62	0.22
161/	62	0.22
161/60	64	0.16
161/147	66	0.27
161/45	66	0.20
161/4	66	0.20
2250/10	67	0.28
2250/6	76	0.22
161/39	78	0.17

Табл. 16. Разница в степени углубления затылочного края между отростками таблитчатых костей *Platyosaurus* в зависимости от его длины.

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Затылочный край таблитчатой кости	Положение fpg	Положение fj	Высота верхнего отростка затылочной кости
P. watsoni					
161/22	132	Нависает	-	-	-
161/8	153	Нависает	Расстояние до fpg меньше, чем до затыл.края	-	-
2250/4	184	Нависает	-	-	-
161/147	209	Не нависает, вдается вперед	-	-	-
2250/3	213	Немного	-	-	-

		нависает			
161/59	225	Не нависает	-	-	-
161/4	246	Немного нависает	Расстояние до frg больше чем до затыл.края	-	-
161/60	246	Немного нависает	-	-	-
2250/10	246	Не нависает, вдается вперед	Расстояние до frg равно расст. до затыл.края	-	-
161/39	266	Не нависает, вдается вперед	Расстояние до frg меньше, чем до затыл.края	-	-
161/20	303	Немного нависает	Расстояние до frg больше чем до затыл.края	Смотрит вбок	По высоте суст. пов
161/26	348	Немного нависает	-	-	-
P. stuckenbergi					
3968/1	274	Не нависает, вертикален	Расстояние до frg равно расст. до затыл.края	Смотрит вбок	По высоте суст. пов
49/1	284	Не нависает, вдается вперед	-	Смотрит назад	Меньше высоты с.п.
164/1	330	Не нависает, вдается вперед	-	Смотрит вбок	По высоте суст. пов

Табл. 17. Морфологические особенности затылочного края черепа *Platyrosaurus* и их вариабельность.

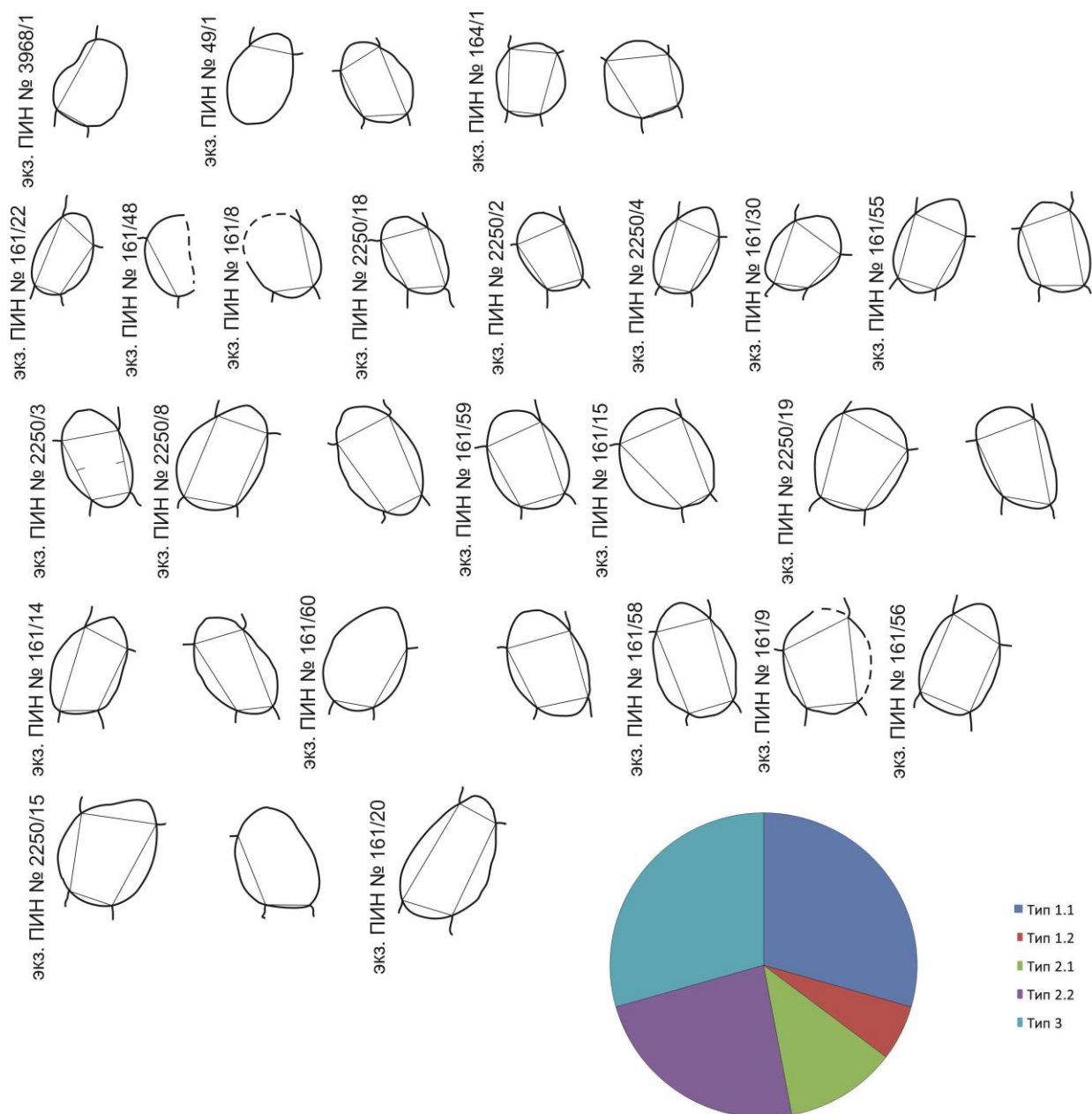


Рис. 114. Орбитальные тетрамоделли в размерной последовательности (слева направо) *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (остальные ряды). Соотношение типов тетрамоделлей для *P. watsoni*.

№.№ экз.	Максимальная длина мм	Желоб	Характер проявления
2250/2	180	Супраорбитальный	Короткий желобок на правой лобной кости
2250/4	184	Инфраорбитальный	Короткий желобок

			на левой скуловой кости
161/19	229	Супраорбитальный	Короткий желобок на левой заднелобной кости
161/9	256	Супраорбитальный	Короткий желобок на правой заднелобной-лобной костей
161/20	303	Инфраорбитальный	Короткий желобок на левой заглазничной-скуловой костей

Табл. 18. Морфология и топография желобков боковой линии у *P. watsoni*.

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Положение №1	Положение №2	Положение №3	Положение №4
161/22	132				
2250/1	147				
161/8	153				
2250/18	172				
2250/2	180				
2250/4	184				
161/30	195				
161/55	212				
2250/3	213				
2250/8	221				
161/59	225				
161/19	229				
2250/19	237				
161/15	237				
161/4	246				
2250/13	246				
161/58	254				
161/9	256				
2250/6	256				
161/28	258				
161/14	260				

2250/15	266				
161/56	266				
161/148	294				
161/20	303				
161/26	348				
2250/5	460				

Табл. 19. Положение шва между лобной и теменной костями у разноразмерных *P. watsoni*.

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Вздутия на чешуйчатой кости		Вздутия на надвисочной кости		Вздутия на заглазничной кости		Вздутия на заднелобной кости	
		sin	dext	sin	dext	sin	dext	sin	dext
<i>P. stuckenbergi</i>									
3968/1	274	2	-	0	0	0	-	0	0
49/1	284	1	1	0	0	0	0	0	0
164/1	330	3	1	0	0	1	-	0	0
49/17	454	-	-			-	0	0	0
<i>P. watsoni</i>									
161/22	132	1	-	0	0	-	-	0	0
161/48	135	-	1	0	0	-	-	0	0
161/8	153	1	1	0	0	0	0	0	0
2250/18	172	-	-	0	0	0	0	0	0
161/54	174	-	1	0	0	-	-	0	0
2250/2	180	-	-	0	0	0	-	0	0
2250/4	184	0	0	0	0	0	-	0	0
161/147	209	0	0	0	0	0	-	0	0
161/55	212	-	1	0	0	-	0	0	0
2250/3	213	-	-	0	0	-	-	0	0
2250/8	221	-	1	0	0	0	0	0	0
161/13	221	1	-	0	0	-	-	0	0
161/59	225	1	-	0	0	-	0	0	0
161/45	229	2	1	0	0	-	-	0	0
161/19	229	0	0	0	0	0	0	0	0
161/49	229	0	2	0	0	-	-	0	0
2250/19	237	1	0	0	1	0	1	0	0
161/15	237	-	-	0	0	-	-	0	0
161/33	237	-	-	0	0	0	-	0	0
161/28	246	1	-	0	0	1	0	0	0
161/4	246	0	0	0	0	0	0	0	0
2250/13	246	-	-	0	0	1	1	0	0
2250/10	246	-	0	0	2	-	-	0	0
161/60	246	-	0	0	0	0	-	0	0
2250/14	254	-	-	0	0	-	-	0	0
161/58	254	-	-	0	0	-	-	0	0
161/9	256	-	-	0	0	0	0	1	1



2250/6	256	0	0	0	0	0	1	0	0
161/14	260	-	-	0	0	-	-	0	0
2250/1 5	266	2	1	0	0	0	1	0	0
161/56	266	1	-	0	0	0	-	0	0
161/14 8	294	-	1	0	1	-	1	0	0
161/20	303	2	0	0	0	0	-	0	0
161/26	348	0	-	0	0	0	-	0	0
2250/5	460	-	-	0	0	0	-	0	0

Табл. 20. Вздутия на покровных элементах черепа *Platyosaurus*.

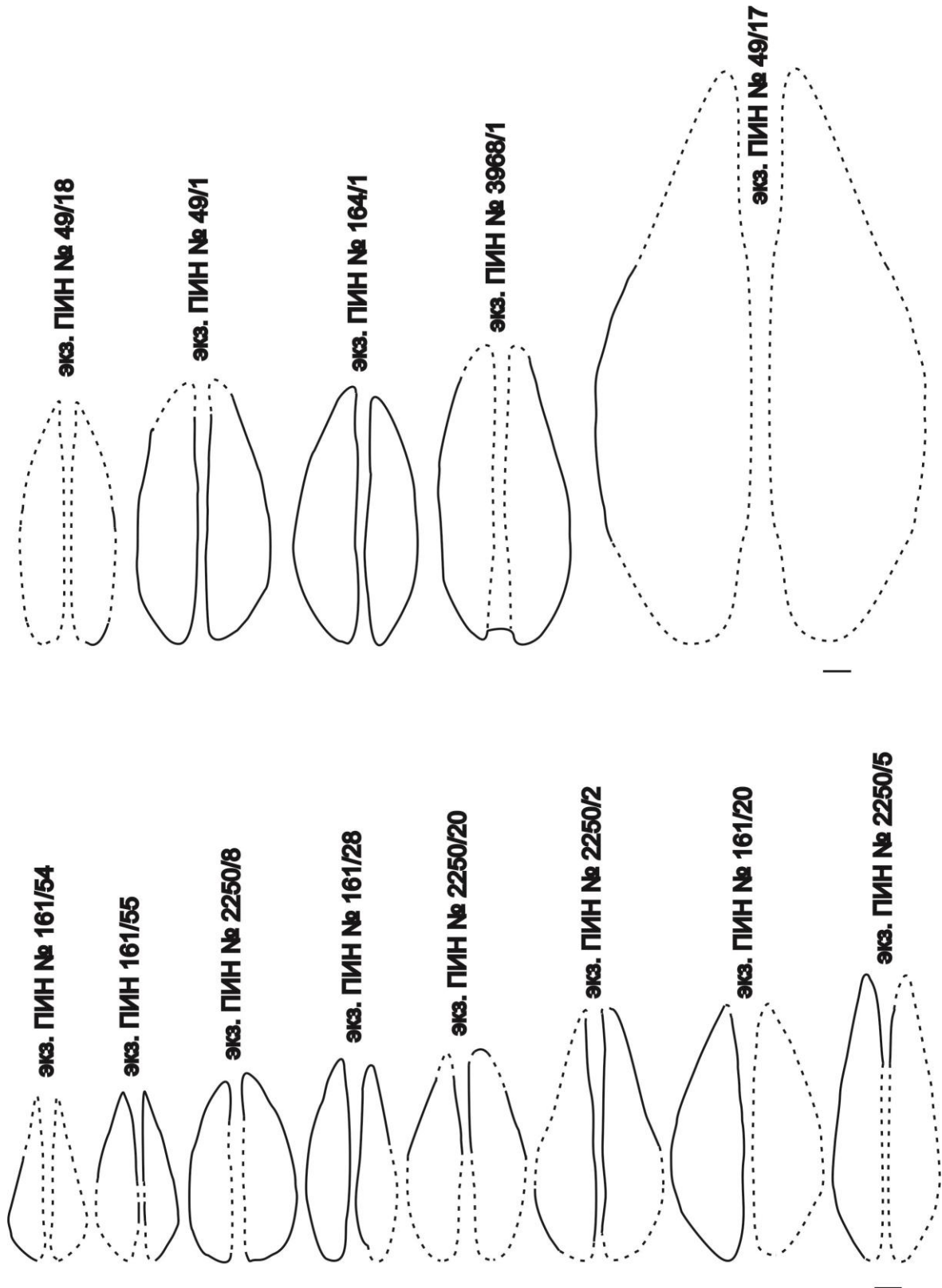


Рис. 115. Онтогенетический ряд межптеригоидных окон у *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (нижний ряд). Длина масштабной линейки 10 мм.

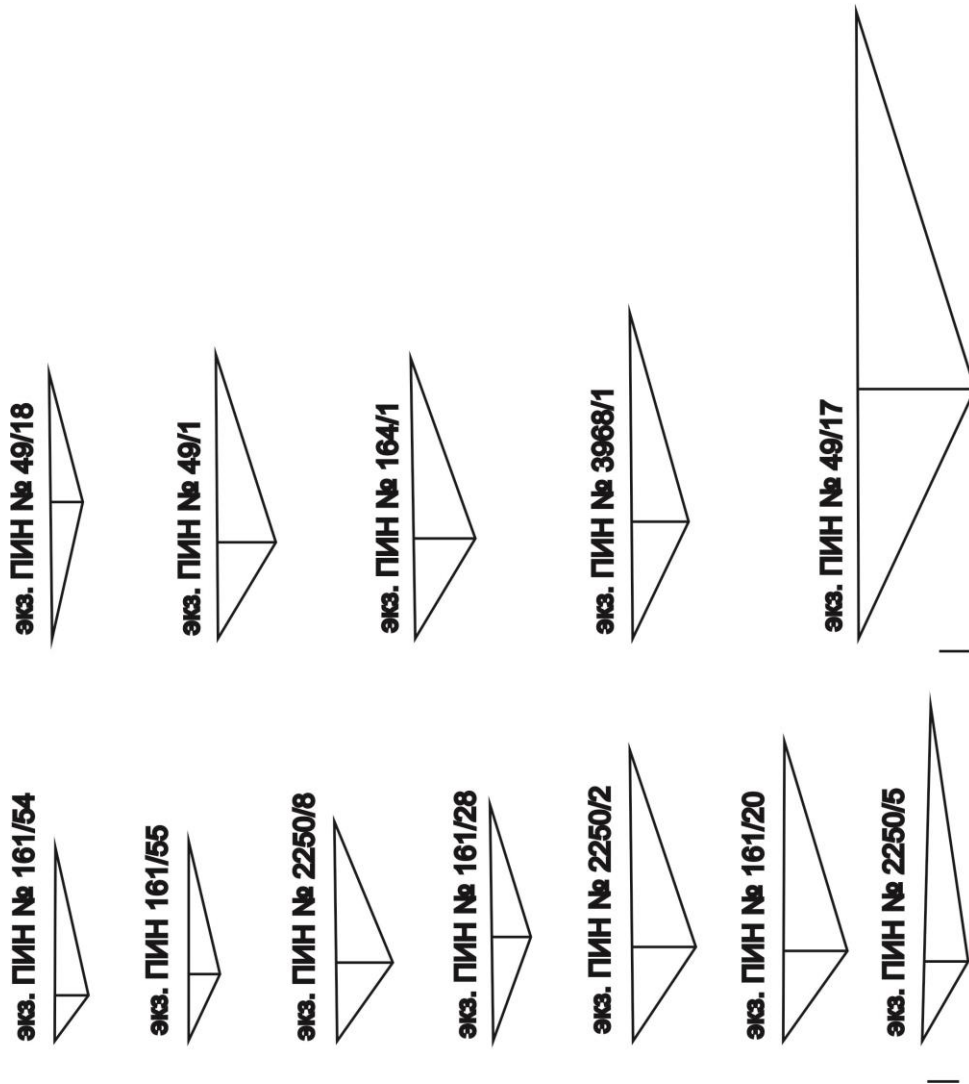


Рис. 116. Триангуляционные модели межптеригоидных окон в размерной последовательности у *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (нижний ряд). Длина масштабной линейки 10 мм.

### НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ

Общие пропорции нижней челюсти по данным морфометрии (табл. 21).

161/18	5021/1	2250/16	161/55	3968/1	164/1	49/29	49/20	Колл. №№
0	0	0	203	0	327	0	0	Lm1
47	65	56	41	60	60	60	67	Hm
0	0	0	0,20197	0	0,183486	0	0	Km1
0	115	93	48	92	85	0	0	Lad
0	0	0	0	23	18	28	0	Bad
0	0	0	0	0,25	0,211765	0	0	Kad
0	0	0	0,236453	0	0,259939	0	0	Km2
0	0	35	0	38	0	35	0	Lar1
0	0	17	0	20	0	16	0	Bar1
0	0	0,485714	0	0,526316	0	0,457143	0	Kar1
0	0	14	0	13	0	12	0	Bar2
0	0	0,823529	0	0,65	0	0,75	0	Kar2
0	0	25	0	28	0	24	0	Lar2
0	0	10	0	10	0	11	0	Lar3
0	0	0,4	0	0,357143	0	0,458333	0	Kar4
124	120	135	120	123	125	127	127	Yan
8	12	11	5	12	11	0	0	Lr
0,170213	0,184615	0,196429	0,121951	0,2	0,183333	0	0	Kr
0	0	0,625	0	0,633333	0	0,583333	0	Kar3
0	0	0	0	72	0	53	0	Yar
0	0,344828	0,425	0,47619	0,512195	0,666667	0	0	Km3
0	0	0	15	39	33	0	0	Lfmp
0	0	0	4	11	13	0	0	Hfmp
0	0	0	0,266667	0,282051	0,393939	0	0	Kfmp1
0	0	0	0,3125	0,423913	0,388235	0	0	Kfmp2

P.  
stuckenbergi

P. watsoni

Табл. 21. Морфометрические показатели нижней челюсти *Platyosaurus*.

Рост постдентальной области нижнечелюстных ветвей происходил изометрично в длину и в высоту на примере *P. watsoni*: у наиболее мелкоразмерной особи (экз. ПИН № 161/55) и наиболее крупноразмерной (экз. ПИН № 5021/1) индекс отношения длины от начала гребня *s.arquata* до заднего края ветви к высоте не различается и равен 0.55, а у среднеразмерной (экз. ПИН № 2250/16) – 0.53. Удлинение наиболее длинной зубной кости, соответствующее ростральной зоне черепа, очевидно, происходило также аллометрично – сильнее постдентальной челюстной области.

Для практически соразмерных *P. stuckenbergi* с разницей высоты челюсти 14 мм из трех разных местонахождений (экз. ПИН № 49/20, 49/29, №164/1, №3968/1) индивидуальная изменчивость не проявляется. Индексы равны 0.58, 0.54, 0.59 и 0.54 соответственно. Рост происходил также, как и у соразмерных *P. watsoni*.

Довольно протяженная симфизная поверхность на примере *P. watsoni* демонстрирует возрастную изменчивость. Индекс длины симфиза от длины нижнечелюстной ветви у наиболее мелкоразмерной особи (экз. ПИН № 161/55) равен 0.47, у более крупного (экз. ПИН № 161/42) – 0.40, у самого крупного (экз. ПИН № 5021/1) – 0.39. По мере увеличения в размере происходило незначительное укорачивание симфиза относительно роста челюсти в длину.

Поперечное разрастание ложкообразного расширения слитых зубных костей по мере увеличения размера *P. stuckenbergi* и *P. watsoni* происходило аналогично, как и у предчелюстных.

**Покровная скульптура.** Для соразмерных челюстей *P. stuckenbergi* из трех местонахождений (экз. ПИН № 49/2, 19, 20, 29, 164/1, 3968/1) демонстрирует незначительную индивидуальную изменчивость. Покровная скульптура не доходит до верхнего края *s. arquata* 7 мм (экз. ПИН № 3968/1), 9 мм (экз. ПИН № 49/20) и 10 мм (экз. ПИН № 49/29). Может формировать карнизоподобный уступ в основание угловой кости, заходя на лингвальную сторону (экз. ПИН № 49/29, № 3968/1).

Для разноразмерных *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55, 2250/16, 161/47, 161/27, 5021/1) карнизоподобный уступ, заходящий на лингвальную сторону угловой кости, отмечается только на наиболее мелкоразмерном экз. ПИН № 161/55. В целом покровная скульптура на челюстных костях с увеличением размера меняется также, как и на крыше черепа без видимых различий.

**Артикулярная область.** Артикулярная область, включающая непосредственносочленовную кость, и у *P. stuckenbergi* и у *P. watsoni* на разноразмерных экземплярах демонстрирует высокую степень окостеневания, притом, что для наиболее

мелкоразмерных *Temnospondyli* на примере *Benthosuchus* она могла окостеневать плохо (Быстров, Ефремов, 1940), являясь показателем возрастной изменчивости.

Суставная впадина демонстрирует на примере только двух фрагментов соразмерных челюстных ветвей *P. stuckenbergi* из двух разных местонахождений (экз. ПИН № 3968/1, № 49/29), индивидуальную изменчивость, которая проявляется в разной ширине лингвальной части (у экз. № 3968/1 шире, чем у экз. № 49/29), разной форме лингвального края (у экз. № 3968/1 более округлый, чем у экз. № 49/29), разной высоте края лингвальной части (у экз. № 3968/1 более высокий, чем у экз. № 49/29).

Различная степень выраженности (индивидуальная изменчивость) желобка боковой линии *sulcus marginalis* для соразмерных челюстей *P. stuckenbergi* из трех разных местонахождений, проходящего от основания ретроартикулярного отростка очень короткого и не достигающего до угловой кости (экз. ПИН № 164/1, 3968/1), длинного и достигающего до угловой кости (экз. КФУ № 637/14).

На примере соразмерных *P. stuckenbergi* из трех разных местонахождений (экз. ПИН № 164/1, № 3968/1, экз. КФУ № 637/14) отмечается индивидуальная изменчивость ретроартикулярного отростка, которая проявляется в разной толщине заднего конца отростка: у экз. № 3968/1 наиболее тонкий, у экз. № 164/1 и № 637/14 одинакового толстые. Для одноразмерных *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1, 3968/1) ретроартикулярный отросток имеет в силу индивидуальной изменчивости разную длину относительно высоты челюсти – 0.18 и 0.2 соответственно.

С увеличением размера *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55, 161/18, 2250/16, 5021/1) длина ретроартикулярного отростка в целом меняется аллометрично относительно высоты челюсти (индекс удлинения в размерном ряду равен 0.12, 0.17, 0.20, 0.18), т.е. происходит его неравномерное удлинение с возрастом.

Для соразмерных челюстей *P. stuckenbergi* из трех местонахождений (экз. ПИН № 49/29, 164/1, 3968/1) отмечается заметная вариабельность вследствие индивидуальной изменчивости. Расположенное на лабиальной стороне надугловой кости в основании подъема *s. arcuata* отверстие *fsae* может быть с образованием шишковидного бугорка (экз. ПИН № 3968/1) или без него (экз. ПИН № 49/29) и отстоящего от суставной поверхности несколько дальше, чем на экз. № 3968/1. Расположенное на лингвальной стороне предсочленовой кости крупное отверстие *fpr* может быть как сквозным (экз. ПИН № 3968/1), так и нет (экз. ПИН № 49/29), формой от сильно вытянутого овала (экз. ПИН № 3968/1) до овала (экз. ПИН № 49/29, 164/1). Небольшое отверстие *fsal* может располагаться на средней линии относительно *fpr* чуть ниже последнего, передний конец

которой переходит в короткую выполаживающуюся ложбинку (экз. ПИН № 3968/1), либо относительно передней половины *fpr* без заметной ложбинки (экз. ПИН № 164/1). Отверстие *fla* на лингвальной стороне *San* может располагаться в 10 мм от верхнего края аддукторной ямы в ее задней половине (экз. ПИН № 3968/1), либо в задней трети (экз. ПИН № 49/29). Парное отверстие *fra*, лежащее выше *fpr* и несколько спереди от последнего (на экз. ПИН № 49/29 ближе, чем на экз. ПИН № 3968/1), заднее отверстие либо переходит в желобок, направленный в сторону ретроартикулярного отростка (экз. ПИН № 49/29, 3968/1), либо не переходит (экз. ПИН № 164/1), переднее отверстие может быть относительно крупным и вытянутым перпендикулярно суставной яме (экз. ПИН № 3968/1), а может быть достаточно мелким и округлым (экз. ПИН № 49/29, 164/1). Также на *articulare* может отмечаться мелкое округлое отверстие, расположенное на осевой линии *fpr* позади последнего (экз. ПИН № 49/29, 3968/1).

Для разноразмерных челюстей *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55, 2250/16, 161/47, 161/27, 5021/1) в пределах артикулярной области на лингвальной стороне группа отверстий выражена хуже, чем у *P. stuckenbergi* для их топографического и морфологического сопоставления между собой.

**Гребень *crista arquata*.** У соразмерных *P. stuckenbergi* из одного местонахождения в рамках индивидуальной изменчивости гребень может иметь достаточно ровный верхний край, задний конец в сечении заостренный, переходящий в закругленный в сечении в середине и в передней части снова заостренный (экз. ПИН № 49/20). А может иметь незначительное возвышение в центральной части, при этом его задний конец в сечении округлый, переходящий в заостренный в сечении в передней части (экз. ПИН № 49/29).

Для соразмерного *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 3968/1) гребень идентичен по своей морфологии экз. ПИН № 49/20 без проявлений индивидуальной изменчивости.

У разноразмерных *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/47, 161/55, 2250/16) без признаков различий.

**Аддукторная яма.** У *P. watsoni* аддукторная яма аллометрически увеличивалась в размере по мере увеличения размера челюстной ветви, в отличие от межптеригоидных окон с обратной аллометричностью. У наиболее мелкой особи (экз. ПИН № 161/55) отношение длины аддукторной ямы к длине челюстной ветви составляет 0.23, тогда как у более крупной (экз. ПИН № 5021/1) – 0.30. У практически соразмерных (разницы высоты челюсти 10 мм) *P. stuckenbergi* из трех разных местонаждений (экз. ПИН № 49/29, № 164/1, № 3968/1) аддукторная яма несет черты индивидуальной изменчивости, которая проявляется в положении ее переднего конца относительно переднего конца *fpr*: у экз.

ПИН № 164/1 он находится на одной линии, у экз. ПИН № 3968/1 – немного спереди от переднего конца *fmp*. Также отмечается разный индекс расширения аддукторной ямы: у экз. ПИН № 164/1 он равен 0.28, у остальных более вытянутых – 0.23. Индекс удлинения аддукторной ямы относительно высоты челюсти также различается: у экз. ПИН № 164/1 и 3968/1 – 0.71 и 0.71 соответственно, у экз. ПИН № 49/29 – 0.52 (наиболее длинная по отношению к размеру челюсти). Для одноразмерных *P. stuckenbergi* из двух местонахождений (экз. ПИН № 164/1, № 3968/1) степень прогибания лингвальной стенки демонстрирует индивидуальную изменчивость: значения индекса равны 0.67 и 0.51 соответственно. У соразмерных *P. stuckenbergi* из двух местонахождений (экз. ПИН № 49/29, 3968/1) отмечается неясное отверстие в задней части аддукторной ямы: экз. ПИН № 49/29 – небольшое округлое, экз. ПИН № 3968/1 – большое овальное, вытянуто вдоль стенки *san*.

Для разноразмерных *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55, 2250/16, 5021/1) степень прогибания лингвальной стороны аддукторной ямы меняется в сторону уменьшения за счет уменьшения высоты предсочленованной кости (индекс прогибания в размерном ряду равен 0.48, 0.42, 0.34). Для разноразмерных *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55, 161/47, 161/27) наблюдается не связанная, вероятнее всего, с размером вариабельность положения переднего конца аддукторной ямы относительно переднего конца *fmp*. У наиболее мелкоразмерной особи (экз. ПИН № 161/55) положение спереди, у среднеразмерной (экз. ПИН № 161/47) – сзади, у наиболее крупной (экз. ПИН № 161/27) – на одной линии.

**Большое и малые меккелевы отверстия.** Для одноразмерных *P. stuckenbergi* из двух местонахождений (экз. ПИН № 164/1, № 3968/1) степень продольного удлинения *fmp* демонстрирует индивидуальную изменчивость: значения индекса равны 0.39 и 0.28 соответственно. Положение и морфология первого малого меккелева отверстия (*fma I*) не различаются. Второе малое меккелево отверстие (*fma II*) сохранилось только на одном экз. № 164/1.

Для разноразмерных *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/55, № 5021/1) заднее меккелево отверстие меняет свое положение в рамках возрастной изменчивости. С увеличением размера *fmp* удаляется от заднего края челюстной ветви.

**Предсочленованная кость.** Отверстия *f. praearticulare inferius (fpi)* численно могут различаться в рамках индивидуальной изменчивости. У *P. stuckenbergi* *fpi* может быть два (экз. ПИН № 49/29) или три (экз. ПИН № 3968/1). Задний восходящий до суставной площадки край может быть ровным (экз. ПИН № 3968/1), или же с вытянутой вдоль края неглубокой ямкой (экз. ПИН № 49/29). Шовная граница с угловой костью соразмерных *P.*



*stuckenbergi* несет черты индивидуальной изменчивости. На экз. ПИН № 3968/1 шов входит в верхнюю часть заднего края *fmp*, тогда как на экз. ПИН № 49/29 и № 164/1 – в среднюю часть (рис. 117).

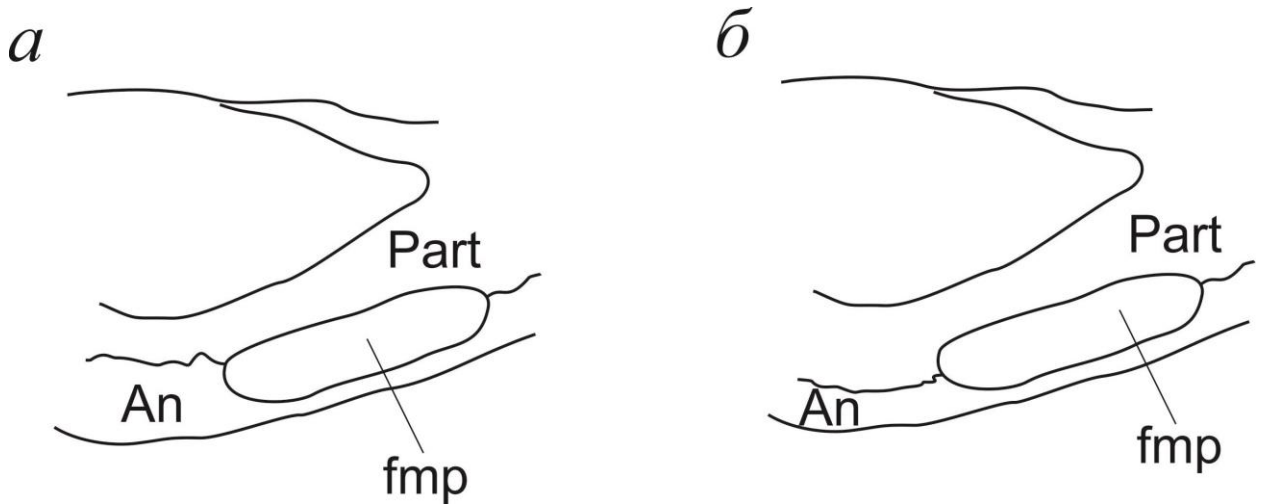


Рис. 117. Вариабельность в топографии шва между предсочленованной и угловой костями у *P. stuckenbergi*: *a* – вхождение в верхнюю часть заднего края *fmp*, *б* – в среднюю часть заднего края *fmp*.

**Угловая кость.** У разноразмерных *P. watsoni* *processus adductorius* (*pad*) присутствует как в центре окостенения кости (экз. ПИН № 161/47), так и может отсутствовать (экз. ПИН № 161/20), как вероятное возрастное проявление. Также у разноразмерных *P. watsoni* желобок, подходящий к отверстию в основании угловой вости позади *pad*, может быть очень коротким, субвертикальным (экз. ПИН № 161/20) или же коротким, подходящим под острым углом (экз. ПИН № 161/47). Ангулярный изгиб у *P. watsoni* для мелко- (экз. ПИН № 161/55) и крупноразмерной (экз. ПИН № 5021/1) особей угол равен  $120^\circ$  – без заметных возрастных различий. Для *P. stuckenbergi* из разных местонахождений отмечается индивидуальная вариабельность ангулярного угла несильно различных по размеру особей с разницей в  $12^\circ$ . Наиболее частые значения  $130^\circ$  (экз. ПИН №№49/20, 164/1, КФУ № 637/14).

На соразмерных челюстях *P. stuckenbergi* из двух местонахождений может отмечаться парное округлое отверстие, лежащее позади *fmp*, на расстоянии 6 мм друг от друга, расстояние от заднего края *fmp* равен 21 мм (экз. ПИН № 3968/1), или 12 мм, расстояние от заднего края *fmp* 33 мм (экз. ПИН № 49/29).

**Задняя пластинчатая кость.** Как следствие индивидуальной изменчивости шовная граница с угловой костью у соразмерных *P. stuckenbergi* может проходить

значительно позади небольшого овального отверстия, лежащего между большим и вторым малым меккелевыми отверстиями (экз. ПИН № 3968/1), либо непосредственно позади указанного отверстия (экз. ПИН № 164/1), как у *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/27).

**Зубная кость.** У практически соразмерных *P. stuckenbergi* из одного местонахождения задний клиновидный конец кости может приближаться к середине *s. arquata* (экз. ПИН № 49/29), индекс 0.39, а может не доходить до нее (экз. ПИН № 49/20), индекс 0.35 – проявление индивидуальной изменчивости.

У разноразмерных *P. watsoni* наблюдается возрастная изменчивость. Так у мелкоразмерной особи (экз. ПИН № 161/55) задний конец зубной кости не достигает середины *s. arquata*, индекс 0.33, практически как у крупноразмерного *P. stuckenbergi*. У более крупной особи (экз. ПИН № 161/18) задний конец сильно не доходит до середины *s. arquata*, индекс 0.28.

#### ОЗУБЛЕНИЕ

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Число клыков	Положение передней ямки относительно зубного ряда	Положение задней ямки относительно зубного ряда	Положение площадки <i>tsm</i>
<i>P. stuckenbergi</i>					
637/56	345	?	Рядом с зубным рядом	?	Передний край на уровне передних ямок
<i>P. watsoni</i>					
2250/2	180	4	Разделяет зубной ряд	Вклинивается в зубной ряд	Передний край на уровне передних ямок
161/29	193	6	Рядом с зубным рядом	Рядом с зубным рядом	Передний край на уровне передних ямок
161/171	235	6	Вклинивается в зубной ряд?	?	Передний край позади передних ямок
161/28	258	?	Вклинивается в зубной ряд?	Рядом с зубным рядом	Передний край позади передних

					ямок
161/35	258	6	Вклинивается в зубной ряд	Рядом с зубным рядом	Передний край на уровне передних ямок
161/170	270	6	Вклинивается в зубной ряд	?	?

Табл. 22. Характер озубления и морфологические особенности предчелюстной кости разноразмерных *Platyoposaurus*.

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Число зубов заднего ряда	Соразмерность зубов заднего ряда	Характер зубного ряда	Отставание от постхоанальных клыков
<i>P. stuckenbergi</i>					
3968/1	274	>6	?	?	?
49/31	330	>5	?	?	По длине клыкового ряда
49/17	454	>3	?	?	?
<i>P. watsoni</i>					
161/52	140	>2	?	?	Меньше длины клыкового ряда
2250/20	190	>5	?	?	По длине клыкового ряда
161/55	212	7	Соразмерны	Линейный	По длине клыкового ряда
2250/8	221	>2	?	?	?
161/28	258	8	Соразмерны	Линейный	По длине клыкового ряда
161/35	258	>4	?	?	?
161/20	303	>4	?	?	?

Табл. 23. Характер озубления небной кости у разноразмерных *Platyoposaurus*.

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Прехоанальные клыки		Постхоанальные клыки	
		Число	Размеры	Число	Размеры
<i>P. stuckenbergi</i>					
3968/3	330	2	Соразмерные, при этом правые крупнее левых	-	-
49/4	330	2	Соразмерные	-	-
49/31	330	-	-	2	Передний мельче заднего
<i>P. watsoni</i>					
161/52	140	2	Передний крупнее заднего	2	Соразмерные
2250/20	190	-	-	2	Передний мельче заднего
161/55	212	2	Соразмерные	2	Соразмерные
161/35	258	2	Передний мельче заднего	-	-
161/28	258	2	Соразмерные	3	Соразмерные
161/123	310	2	Передний мельче заднего	-	-
161/51	317	-	-	2	Соразмерные

Табл. 24. Характер озубления (околохоанальные клыки) у разноразмерных *Platyosaurus*.

№№ экз.	Максимальная длина черепа, мм	Число зубов	Соразмерность зубов	Характер зубного ряда
<i>P. stuckenbergi</i>				
3968/1	274	5	Соразмерны	Коленообразный
49/1	284	>9	Соразмерны	Линейный
49/17	454	14	Разноразмерны	Линейный
<i>P. watsoni</i>				
161/54	174	≥11	Соразмерны	Дугообразный
2250/20	190	>4	?	?
161/172	210	16	Соразмерны	Коленообразный; перегиб в средней части ряда
161/55	212	13	Разноразмерны	Линейный
2250/8	221	10	Соразмерны	Коленообразный; перегиб в задней части ряда
161/28	258	8	Соразмерны	Линейный
161/20	303	12	Соразмерны	Дугообразный

Табл. 25. Характер озубления эктоптеригоида у разноразмерных *Platyooposaurus*.

## ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

### Ключица

Измеряемый показатель/№ № колл.	№161/10 2	№49/2 8	№161/15 8	№161/15 2	№161/15 6	№161/16 1	№2250/2 5
Таксон	<i>P. stuckenbergi</i>		<i>P. watsoni</i>				
Длина черепа, мм	330	356	120	144	150	240	253
Ширина ключичной пластины, мм	40	54	20	24	25	40	42
Кол-во ответвлений I порядка	14	13	7	12	10	6	14

Кол-во ответвлений II порядка	14	15	4	13	10	6	7
Кол-во ответвлений III порядка	5	3	1	4	1	5	1
Кол-во ответвлений IV порядка	2	0	0	0	0	0	0
Кол-во ячеек	10	127	11	18	32	22	35
Кол-во перемычек	2	16	2	3	2	4	5

Табл. 26. Мормометрические показатели ключицы *Platyoposaurus*.

**Скапулокоракоид.** Для разноразмерных костей *P. watsoni* (№ 161/38a, № 2250/23, № 161/104) отмечается довольно сильное вытягивание вдоль продольной оси с увеличением размера, при этом сильнее вытягивается участок, соединяющийся с клейтрумом (рис. 118). Индекс отношения ширины кости к ее длине в размерном ряду меняется от 0.62 (длина 55 мм) до 0.5 (длина 64 мм), 0.51 (длина 75 мм) и 0.3 (длина 105 мм). При заметном изменении длины ширина практически не меняется и находится в пределах 32-38 мм. При сопоставлении размерных показателей стоит учитывать, что скапулокоракоид *Temnospondyli*, таких как *Archegosaurus*, не подвергался полной оссификации даже у самых крупноразмерных форм (Fröbisch et al., 2010). Медиально отгибающаяся верхняя часть становится менее изогнутой, что приводило к выпрямлению кости в продольном направлении. Формирующий антеродорсальный край гленоидной впадины отросток с увеличением размера становится более массивным и более сильно загнутым.

Установить индивидуальную изменчивость для двух соразмерным скапулокоракоидов *P. stuckenbergi* из местонахождений Белебей и Большой Китяк-2 из-за фрагментарности материала не представляется возможным.

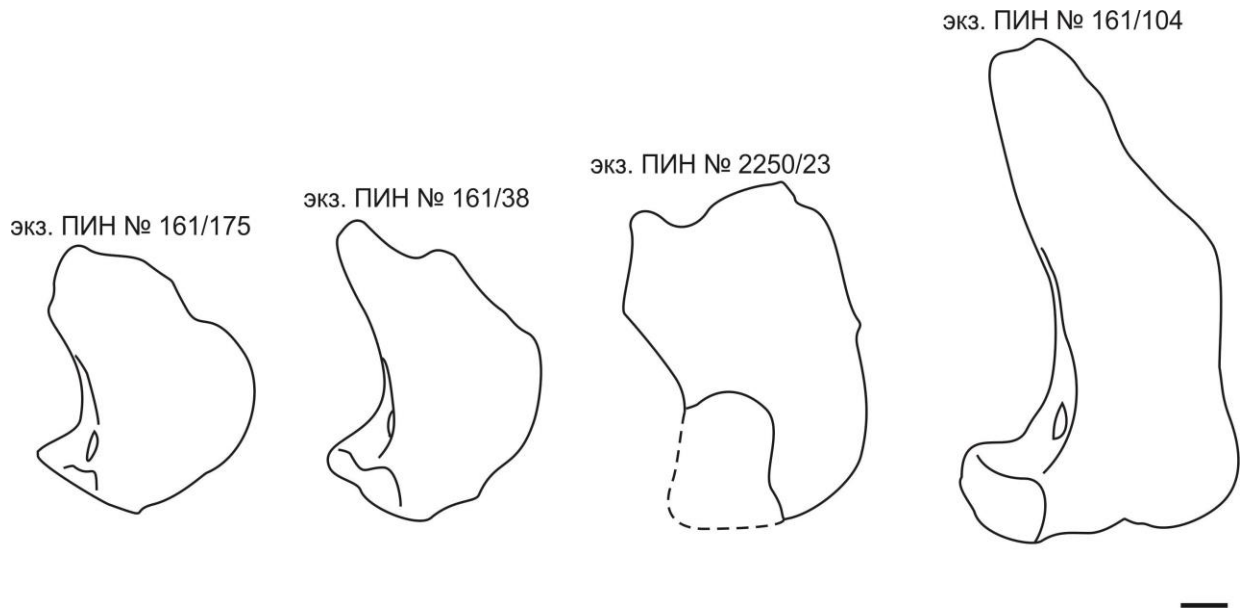


Рис. 118. Онтогенетический ряд скапулоракоида у *P. watsoni*. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Клейтрум.** Для разноразмерных костей *P. watsoni* отмечается более узкая и сильнее изогнутая лопастная часть у мелкоразмерных экземпляров (экз. ПИН № 161/386), тогда как у более крупноразмерного (экз. ПИН № 161/104) она более широкая относительно своей длины и при этом пологая.

Для одноразмерных клейтрумов *P. watsoni* (экз. ПИН № 161/386) обнаруживается индивидуальная изменчивость в строении длинного отростка, который может иметь заостренные боковые края при общей грацильности, либо скругленные при большей массивности.

**Плечевая кость.** Для *Temnospondyli* характерна резкая смена формы плечевой кости на всех стадиях морфогенеза при возрастающей массивности (Schoch, 1999; Pawley, 2007). Ранее для костей конечностей *Temnospondyli* в качестве возрастной особенности отмечалось слабая зависимость степени их окостеневания от возраста на примере *Benthosuchus* (Быстров, Ефремов, 1940). Как известно для плечевых костей неювенильных особей *Platyrosaurus* характерна невысокая степень окостеневания именно суставных поверхностей, представленных при жизни животных хрящевыми продолжениями обоих эпифизов (Конжукова, 1955б; Губин, 1991). Подобная черта свойственна для наиболее водных *Temnospondyli*, таких как, например, *Trimerorhachis insignis*, у которого отмечается, в отличие от *Benthosuchus*, увеличение степени окостеневания проксимального и дистального концов плечевой кости, притом, что проксимальный конец все равно имеет низкую степень оссификации даже у самых крупных экземпляров,

приводящее к появлению признаков, которых нет на более ранних стадиях морфогенеза (Pawley, 2007). Полноценно оценить возрастные изменения в строении разноразмерных плечевых костей *Platyosaurus* представляется возможным только на примере трех костей, относимых к *P. watsoni*. Отмечено, что короткая стволовая часть с увеличением размера становится шире по отношению к длине кости: Ksh равен 0.22 (экз. ПИН № 2250/26), Ksh равен 0.28 (экз. ПИН № 2250/27). То есть с увеличением размера плечевая кость становилась более массивной. Эпитепикондилярный гребень с увеличением размера становится более выраженным. Энтепикондилярный гребень на более крупных экземплярах также становится более выраженным. Хорошо развитый бугорок для *m. latissimus dorsi* и у *P. stuckenbergi* и у *P. watsoni* с увеличением размера становится более выраженным. Дельтоидный отросток у *P. stuckenbergi* хорошо выражен у разноразмерных форм. Ямка для *m. coracobrachialis brevis* с увеличением размера углубляется. Однако у *P. stuckenbergi*, известного по фрагментам плечевых костей из двух местонахождений (Белебей и Большой Китяк-2), она может быть практически полой у наиболее крупного экземпляра (экз. ПИН №164/1-3), как возможный результат индивидуальной изменчивости. Угол скрученности для мелкоразмерной кости (экз. ПИН № 2250/26) равен 45°, для более крупной (экз. ПИН № 2250/27) – 40°. Из-за малой выборки разноразмерных плечевых костей достоверно оценить онтогенетические изменения угла скрученности для *P. watsoni* затруднительно. Однако на примере постоянноводного *Dvinosaurus campbelli* (Ульяхин, 2019) и близкого ему *Trimerorhachis insignis* (Pawley, 2007) можно говорить об отсутствии четкой зависимости данного показателя от размера кости. Ранее делались выводы о существующей прямой зависимости угла скрученности от размера плечевых костей (Никитин, 1995), но по результатам последних исследований в этом можно усомниться.

**Позвонки.** В онтогенезе окостеневание осевого скелета *Temnospondyli*, в том числе и *Platyosaurus*, начиналось с невральных дуг сначала в передней части туловища и далее кзади. Гипо- и плевроцентры начинали окостеневать позже, при этом передне-задняя оссификация хвостового отдела сильно запаздывала и не всегда происходила в полной мере, особенно для наиболее удаленных от крестца позвонков. Ребра начинали также окостеневать позже невральных дуг в передне-заднем направлении (Fröbisch et al., 2010).

При установлении изменчивости по позвонкам важным аспектом, который был затронут в работе, стала степень морфологической дифференциации элементов осевого скелета у одной особи. Это стало возможным благодаря неполному костяку *P. stuckenbergi* из местонахождения Белебей с хорошо сохранившимся предкрестцовым отделом



позвоночного столба (рис. 119). Помимо установления характера изменчивости позвонков среди представителей рода *Platyosaurus* с учетом выявленных морфологических особенностей важным является также установление возможных сходств и различий с прочими среднепермскими Archegosauroidea, такими как представители семейства Melosauridae (*Melosaurus*, *Tryphosuchus*). Обнаружение различий при высокой степени схожести общеморфологического плана строения отдельно взятых элементов позвонков, особенно гипо- и плевроцентров, с использованием дополнительных морфометрических показателей является весьма актуальным. Выявление возможных межтаксонных различий на уровне семейства или даже рода важно не только для установления дополнительных филогенетических связей среди представителей Archegosauroidea, но также для уточнения состава ориктоценозов и биостратиграфических задач, притом, что массовая встречаемость позвонковых элементов Temnospondyli в местонахождениях не является редкостью.

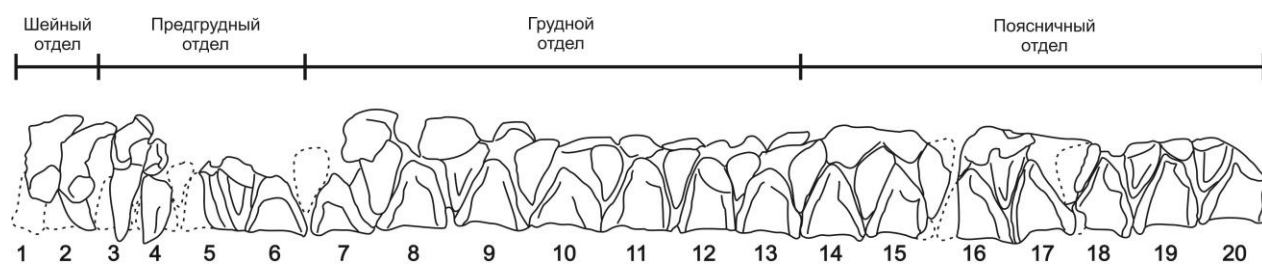


Рис. 119. Осевой скелет *Platyosaurus stuckenbergi* до крестца (экз. ПИН № 164/1) с выделенными условными отделами. Длина масштабной линейки 10 мм.

Основные морфометрические показатели гипоцентров предкрестцового отдела в количестве 21 экз. для одной особи *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) меняются в незначительных пределах. Так их длина ( $A_{hc}$ ) равна 15-19 мм с разницей 4 мм, ширина ( $B_{hc}$ ) – 22-26 мм с разницей 4 мм, высота ( $H_{hc}$ ) – 14-21 мм с разницей 7 мм толщина ( $C_{hc}$ ) – 9-10 мм с разницей 1 мм. Стоит отметить, что длина гипоцентров с 3 по 6 позвонков минимальна – 15-17 мм. Разница между минимальным и максимальным значениями длины и ширины гипоцентров обусловлена разной степенью выраженности парапофизов и степенью оттянутости в латеральном направлении краевого гребня на вентральной стороне соответственно. Показатель отношения длины гипоцентра к его ширине ( $K_{hc}$ ) равен 0.64-0.86, причем максимальные значения ( $K_{hc}$  равен 0.83-0.86) наблюдаются у 10 и 11 позвонков. Для меньших ( $A_{hc}$  равен 13;  $B_{hc}$  равен 18-20) гипоцентров *P. stuckenbergi*

$K_{hc}$  равен 0.65-0.72, для гипоцентра большего ( $A_{hc}$  равен 22;  $B_{hc}$  равен 30) размера  $K_{hc}$  равен 0.73 – отсутствие явной возрастной зависимости, как следствие равномерного роста рассматриваемых элементов. Это подтверждается на примере *T. raucidens* с более крупной выборкой (62 экз.) разноразмерных гипоцентров. От 3 до 6 позвонка расстояние от верхнего конца гипоцентра до нижнего края реберной фасетки ( $L_{fc}$ ) составляет 8-9 мм, а с 7 по 21 позвонок – 11-12 мм, что связано с увеличением последних. Длина реберных фасеток не учитывалась, поскольку в большинстве случаев их верхняя граница трудно различима. Ширина реберных фасеток ( $B_{fc}$ ) практически постоянна по всей длине предкрестцового отдела – 4-5 мм.

Основные морфометрические показатели (длина, высота) плевроцентров предкрестцового отдела для одной особи *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) меняются в незначительных пределах относительно положения в позвоночном столбе. Так их длина ( $A_{pc}$ ) равна 8-12 мм с разницей 4 мм, причем с 5 по 12 позвонков она составляет 8-12 мм, а с 13 по 19 – 8-9 мм. Высота ( $H_{pc}$ ) плевроцентров равна 17-22 мм, причем с 5 по 14 позвонков она составляет 17-22 мм, а с 15 по 19 – 17-18 мм. Отношение длины плевроцентра к его высоте ( $K_{pc}$ ) равно 0.36-0.65, причем максимальные значения (0.60-0.65) наблюдаются у 10-12 позвонков. Таким образом, плевроцентры становятся меньше относительно практически неизменных по своему размеру гипоцентров ближе к крестцу, начиная с 13-15 позвонка.

С учетом не столь выраженной размерной дифференциации позвонков *P. stuckenbergi*, проявляющейся по таким морфометрическим показателям, как отношение длины гипоцентра к его ширине, положение нижнего края реберной фасетки относительно верхнего конца гипоцентра, высоты и длины плевроцентра и отношения этих величин, можно уточнить численное соотношение позвонков для каждого из условно выделенных отделов позвоночного столба (табл. 27):

- Шейный отдел – 1-2 позвонки
- «Предгрудной» – 3-6 позвонки (наименьшие по размеру гипоцентры, наименьшая по размеру реберная фасетка гипоцентров)
- Грудной – 7-13 позвонки (крупнейшие по размеру, а также наименее вытянутые поперечно гипо- и плевроцентры)
- Поясничной – 14-21 позвонки (наименьшие по размеру плевроцентры)
- Крестцовый – 22? позвонок
- Хвостовой – 23?-50? Позвонки

11	10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	JN№
19	19	18	18	19	17	0	0	15	0	0	Ahc
23	22	26	25	25	23	24	0	23	23	0	Bhc
0	0	0	0	9	9	9	0	9	9	0	Shc
0,826086 957	0,863636 364	0,692307 692	0,72	0,76	0,739130 435	0	0	0	0	0	Khe1
20	17	18	18	16	15	15	0	14	14	0	Hhc
0	0	0	0	0,5625	0,6	0,6	0	0,642857	0,642857	0	Kcv
0,869565	0,772727	0,692308	0,72	0,64	0,652174	0,625	0	0,608696	0,608696	0	Kpc2
1,052632	0,894737	1	1	0,842105	0,882353	0	0	0,933333	0	0	Kpc3
20	18	21	22	21	22	21	0	0	0	0	Hpc
12	11	11	10	12	8	10	0	0	0	0	Apc
0,6	0,611111	0,52381	0,454545	0,571429	0,363636	0,47619	0	0	0	0	Kpc
44*	50*	46*	48*	50*	52*	44	0	44*	46	0	Ban
0	9	9	10	9	10	10	0	10	9	0	Hdp



индивидуальную изменчивость элементов осевого скелета *Platyosaurus* для изолированного материала.

**Аномалии развития позвонков**<sup>7</sup>. На примере скелета *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) из местонахождения Белебей можно говорить об отклонении от нормы и проявлении аномалии в строении осевого скелета. Аномалия наблюдается на позвонке из предкрестцового отдела, которая выражается в следующем (рис. 120). Расположенный клиновидно между первым и вторым гипоцентрами левый плевроцентр срастается с задним элементом, при этом от переднего отделен неоссифицированной щелью. С правой стороны гипоцентр полупозвонка, расположенный между двумя гипоцентрами срастается с обоими, при этом граница с задним элементом прослеживается в дорсальной части. Плевроцентр полупозвонка не развит. Переднедорсально от второго гипоцентра с правой стороны располагается плевроцентр, развитый только в дорсальной части. Парапофизные фасетки обоих гипоцентром крупнее с левой стороны. Невральная дуга заднего гипоцентра и сращенного с ним плевроцентра имеет более короткий правый поперечный отросток. Невральная дуга межпозвонкового элемента не развита. Слияние полупозвонкового тела с гипоцентром можно интерпретировать, как результат нарушения сегментации на эмбриональном уровне развития (McMaster, 2001). Подобные патологические проявления были также выявлены у *Sclerocephalus haeuseri*, *Cheliderpeton lellbachae*, *Gerrothorax pulcherrimus* и *Metoposauridae indet.* (Witzmann et al., 2014). Стоит отметить, что срастания позвонковых тел наблюдается также на примере *Tupilakosaurus* sp. из местонахождения Переволоцкое (Оренбургская область) (Ульяхин, Новиков, 2020). Из более чем 1500 экз. парных элементов (гипо- и плевроцентров) эмболомерных

---

<sup>7</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

1. *Новиков И.В., Сенников А.Г., Ульяхин А.В., Зенина Ю.В., Малышев А.А., Гунчин Р.А.* Раннетриасовое местонахождение Переволоцкое (Оренбургская область): состав ориктоценоза, датировка и тафономия // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Всероссийская научная конференция, посвященная памяти профессора В.Г. Очева. Сборник научных материалов. Москва-Самара-Тольятти, 2020. С. 48-50 (0,19 п.л., личный вклад – 16,7%).
2. *Ульяхин А.В., Новиков И.В.* Тафономия реперных среднепермских-раннетриасовых местонахождений тетрапод Восточно-Европейской платформы. Статья 1. Местонахождение Переволоцкое (фауна *Tupilakosaurus*) // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2020. Т. 162. Кн. 2. С. 218-227. RSCI (0,62 п.л., личный вклад – 50%, импакт-фактор РИНЦ – 0,511).

позвонков на 6 экземплярах (0.4%) отмечается явное срастание. На примере современных бесхвостых амфибий аномалия, связанная со срастанием тел позвонков, хорошо известна и может быть встречена на примере *Bufo bufo* у 2% особей (Коваленко, Кружкова, 2013). Описанная у *Platyrosaurus* врожденная патология позвоночного столба указывает на дефекты, возникающие при формировании и сегментации, как результат возможной фундаментальной недостаточности сомитогенеза до наступления хондрификации и окостенения зачатков позвонков (Witzmann et al., 2014). Рассмотренный образец с врожденной аномалией согласуется с гипотезой о ресегментации позвонков рахитомного типа у *Temnospondyli* (Шишкин, 1987, 1989).

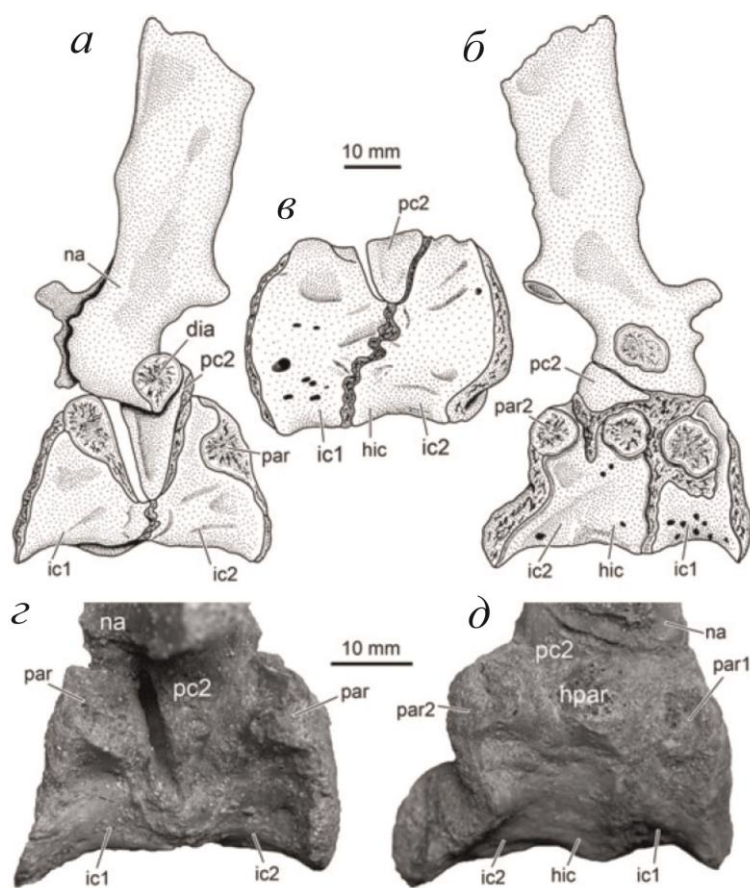


Рис. 120. Аномалия развития в осевом скелете *Platyrosaurus stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1-7). Вид слева (а), справа (б) и снизу (в). Фото тел позвонков в левой боковой (с) и правой боковой (д) проекциях. Обозначения: dia – диапофиз; hic – гипоцентр полупозвонка; hpar – парапофиз полупозвонка; ic – гипоцентр; na – невральная дуга; par – парапофиз; pc – плевроцентр (Witzmann et al., 2014).

**Тазовый пояс.** Для крестцово-тазового пояса современных бесхвостых амфибий характерна высокая степень изменчивости, в частности, индивидуальной (Кружкова,

2008), что, вполне может быть справедливо и для *Temnospondyli*. Кости тазового отдела *Platyrosaurus* для установления по ним изменчивости представлены исключительно единичными подвздошными костями *P. stuckenbergi*. Для подвздошной кости *Temnospondyli* характерно то, что эти элементы оксифицировались уже на личиночной стадии, тогда как седалишная и лобковая кости начинали окостеневать позже (Fröbisch et al., 2010). Лобковые и седалишные кости *Platyrosaurus* в коллекции отсутствуют из-за их вероятного неокостеневания. Хрящевое состояние большей части таза у особей, прошедших ювенильную стадию, не является исключением для прочих *Temnospondyli*.

**Подвздошная кость.** Оценить изменчивость подвздошной кости у *P. stuckenbergi* представляется возможным только по верхнему отростку (рис. 121). Сопоставимые экземпляры из местонахождений Белебей (экз. ПИН № 164/1) и Большой Китяк-2 демонстрируют индивидуальную изменчивость, которая проявляется в строении переднего края. У белебеевского образца он выпрямленный, переходящий плавно в месте перегиба в длинное основание, у китяковского – вогнутый с более резким и заостренным перегибом. Установить изменчивость подвздошной кости *P. watsoni*, представленной единственным экземпляром, не представляется возможным.

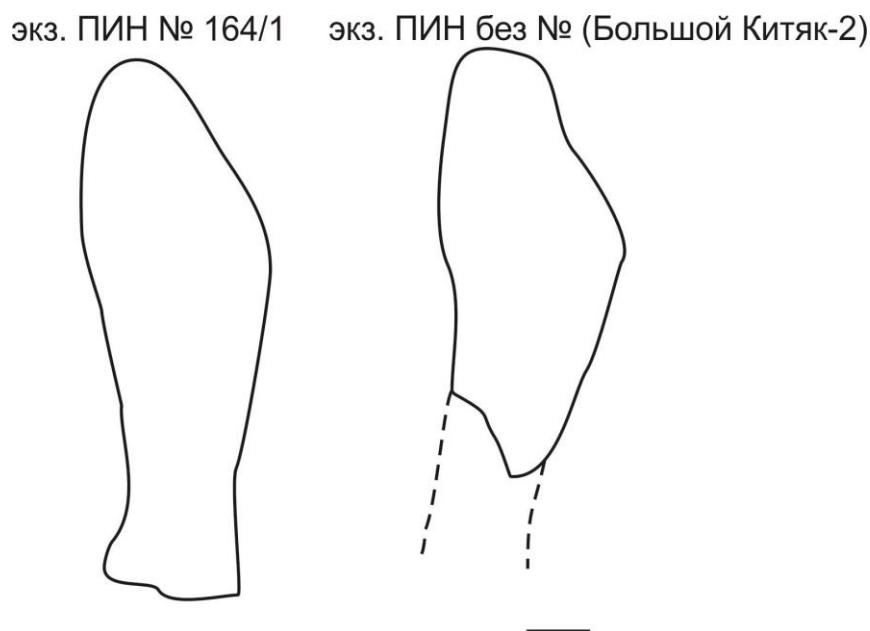


Рис. 121. Вариации в морфологии верхнего отростка подвздошной кости *P. stuckenbergi*. Длина масштабной линейки 10 мм.



**Зейгоподий, автоподий, ребра.** Изменчивость элементов зейгоподия, автоподия и ребер *Platyosaurus* не оценивалась также из-за отсутствия минимальной выборки.

**Дермальные окостенения.** На примере *P. watsoni* и *Platyosaurus* sp. из местонахождений «Семигорье» и Аксаково рассматривать морфогенез брюшных дермальных окостенений крайне затруднительно. При этом предполагается, что *Melosauridae* из тех же местонахождений подобных элементов на теле не имели. Аргументом тому служит полное отсутствие дермальных окостенений в местонахождениях, ориктокомплексы которых из тетрапод водного блока включают только *Melosauridae*, известные по многочисленным остаткам, в том числе, поткrania. При этом остатки *Platyosaurus* полностью, либо практически полностью отсутствуют. При установлении морфогенеза дермальных окостенений важно учитывать их морфологические особенности и вариабельность в зависимости от положения на теле. Так для *Archegosaurus decheni* элементы в осевой части панциря наиболее крупные, ромбовидной формы. По мере приближения к периферии они становятся более укороченными со сглаженными краями вплоть до овальных (Witzmann, 2007). Проследить морфологическую дифференциацию для неполностью сохранившегося единственного брюшного панциря *P. stuckenbergi* (экз. ПИН № 164/1) из местонахождения Белебей не представляется возможным, но, вероятно, она была схожей с *Archegosaurus*. Тем не менее, среди изолированных элементов были установлены те же морфотипы, что и для *Archegosaurus*: для наиболее мелких элементов характерен веретенovidный облик со сглаженными краями и минимальным проявлением раздутия боковых сторон до образования ромба с заостренными краями, который является типичным морфотипом для более крупноразмерных элементов. При этом для дермальных элементов всех морфотипов из всех местонахождений характерна изометричность с сохранением пропорций, которая необязательно могла соблюдаться в онтогенезе. Для выявления возрастных различий каждого морфотипа необходимо сравнение по нескольким целым брюшным панцирям.

**Степень индивидуальной изменчивости в онтогенезе.**

<b>Онтогенетическая стадия/Морфологические признаки</b>	<b>1 (180-195 мм)</b>	<b>2 (209-221 мм)</b>	<b>3 (225-237 мм)</b>	<b>4 (241-254 мм)</b>	<b>5 (254-266 мм)</b>
Сагиттальная модель черепа	1-1	2	2	1	-
Орбито-пинеальный треугольник	1-1	1	1-1-1-1-2- 2	1-1-1-1-2- 2	2-3
Пинеально-ушной	1-2	2-2-2	1-2-2-2-2	2-2-2-2-2-	2

треугольник				2-	
Нависание заднего края таблитчатой кости	1	2-3	3	2-2-2-3	3
Форма орбит	1-5-6	1-2-2	2-6-6	1-2	1-3-4-4
Орбитальные тетрамоделли	1-1-5	1-1-3	1-4-5	4-4	3-4-5-5
Топография шва предчелюстная –носовая кости	2	2	-	1	1
Топография шва предчелюстная-челюстная кости	1	1	-	2	1
Топография желобков боковой линии	1-2	-	3	-	4
Степень бокового раздутия maxillare	2	3	-	2	-
Взаимоотношение лобной кости с орбитальным краем	-	-	-	2	1
Топография шва заглазничной-надвисочной костей	-	3	1-3	2	1
Обособление межвисочной кости	0	0	0	1	0
Топография шва заднелобной-теменной костей	1-2	-	1-1-3	3	2
Топография шва лобной-теменной костей	1-3-4	3-4-4	2-4-4-4	1-2-4	1-3-4-4-4-4
Топография шва заднетеменной-теменной кости	-	2	3	1	-
Число вздутий на чешуйчатой кости	0	0	0-1-2-3	0	0-1
Число вздутий на надвисочной кости	0	0	0-1	0-2	0
Число вздутий на заглазничной кости	-	0	0-1	0-2-3	0-1-1
Число вздутий на заднелобной кости	0	0	0	0	1
Форма межптеригоидного окна	-	2	-	1	-
Положение орбит относительно	2	1-2	-	-	1

межптеригоидного окна					
Морфология орбитотемпоральных гребней	-	1-1	2	-	1
Форма шагреневого поля на парасфеноида	-	1	-	-	2
Форма поперечного сечения мечевидного отростка парасфеноида	2	1	-	-	2
Характер озубления предчелюстной кости	1	-	2	-	3
Характер озубления небной кости	-	1	-	-	2
Характер озубления интерптеригоида	-	1-2-3	-	-	4
Плотность шагреневых полей на крыловидной кости, парасфеноиде и интерптеригоиде	-	1-3-3	-	-	2
Суммарное число задействованных признаков	19	25	18	20	25
Суммарное число вариаций установленных признаков	27	34	31	27	34
Суммарное число установленных признаков	30	40	42	39	40
Коэффициент variability	0.70	0.73	0.58	0.74	0.73

Табл. 28. Набор морфологических признаков черепа *P. watsoni* и их вариации. Каждой вариации присвоен отдельный номер, 0 – нормальное состояние признака, «-» - неизвестное состояние признака.

## ПРИЛОЖЕНИЕ VI. К ГЛАВЕ «ГИСТОЛОГИЯ PLATYOSAURUS»

**Микроанатомическое и палеогистологическое описание**<sup>8</sup>. Для мелкоразмерной бедренной кости (экз. ПИН, № 49/33; 32.3 % от максимального размера) характерно губчатое строение костного матрикса, т.е. наличие хорошо выраженной спонгиозы (рис. 122, а, б). Первичный кортекс среди ростовых меток имеет линии остановки роста (LAG's) – около 3 (рис. 122, б, г). Внешняя часть представлена достаточно тонким периостелиальным кортексом, который образован первичной рыхло-волокнистой костной тканью и содержит многочисленные продольно-ориентированные васкулярные каналы и первичные остеоны, расположенные хаотично (рис. 122, в, г). Внутренняя часть кортекса со значительными вторичными преобразованиями (ремоделинг), проявляющимися присутствием крупных полостей эрозии, а также малочисленных вторичных остеонов (рис. 122, в, г). В медуллярной области кортекса содержатся трабекулы, которые образованы вторичной ламеллярной костью, вторичными остеонами, первичной костной тканью в ее внутренней части (рис. 122, д). Многочисленные лакуны кортикальных остеоцитов относительно мелкие, в основном округлой и реже овальной формы. Кальцинированный хрящ не обнаружен. Индекс RBT равен 26.4%, CDI – 0.59.

---

<sup>8</sup> При подготовке данного пункта диссертации использованы следующие публикации автора, в которых, согласно «Положению о присуждении ученых степеней в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова», отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

**Ульяхин А.В., Скучас П.П., Сабуров П.Г.** Возрастная изменчивость в гистологическом строении посткраниальных элементов *Platyosaurus stuckenbergi* (Temnospondyli, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // Палеонтологический журнал. 2021. № 3. С. 70-82. RSCI (1,5 п.л., личный вклад – 33,3%, импакт-фактор РИНЦ – 0,807).

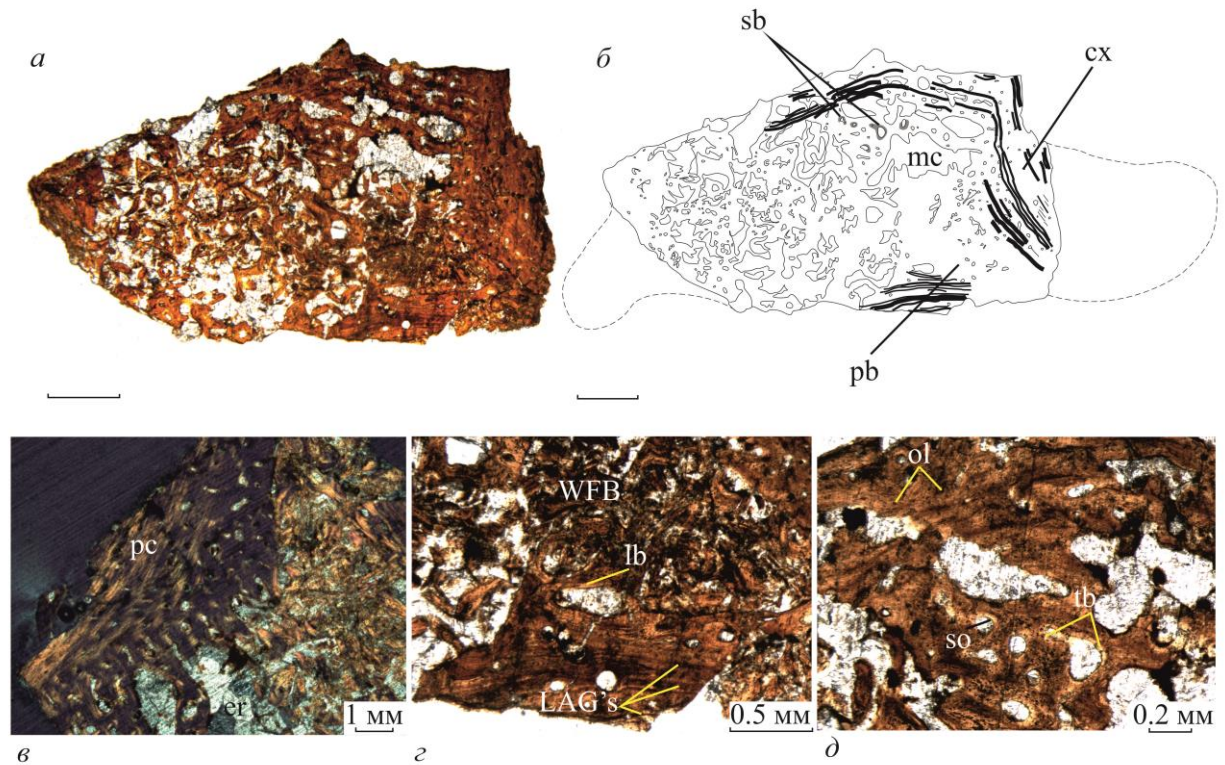


Рис. 122. *Platyoposaurus stuckenbergi*, поперечный гистологический срез мелкой бедренной кости (экз. ПИН, № 49/33; 32.3% от максимального размера): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – срез с прорисовкой ростовых меток и обозначением первичной и вторичной кости; *в* – кортикальная часть (в поляризованном свете); *г* – кортикальная часть с ростовыми метками; *д* – медуллярная часть. Обозначения: *cx* – кортекс; *erb* – эрозийные полости; *LAG's* – линии остановки роста; *lb* – ламеллярная кость; *mc* – медуллярная полость; *ol* – лакуны остеоцитов; *pb* – первичная кость; *pc* – периостелиальный кортекс; *WFB* – рыхло-волокнистая кость; *sb* – вторичная кость; *so* – вторичные остеоны; *tb* – трабекулы. Длина масштабной линейки 1 мм (Ульяхин и др., 2021).

Для крупноразмерной бедренной кости (экз. ПИН, № 2255/3; 58.8 % от максимального размера) характерно наличие относительно толстого кортекса, причем внешний (периостелиальный) кортекс плотный, а медуллярная полость заполнена сравнительно тонкими трабекулами (рис. 123, *a*, *б*). Периостелиальный кортекс представлен параллельно-волокнистой тканью и имеет большое количество ростовых меток, среди которых удалось выделить не меньше 15 линий остановки роста (*LAG's*), располагающихся ближе друг к другу во внешних частях кортекса и формирующие

внешнюю фундаментальную систему (рис. 123, в, з). Для периостелиального кортекса характерна средняя васкуляризация и присутствие продольно и косо ориентированных васкулярных каналов, а также единичных вторичных остеонов. Сосредоточение васкулярных каналов наблюдается в основном в пределах гребня аддуктора (*crista aspera femoris*). В кортексе наблюдается достаточно сложная васкуляризация. При сравнении с мелкоразмерным бедром у крупного экземпляра помимо продольных, отмечается появление поперечных косо ориентированных сосудов в пределах гребня аддуктора, а также происходит формирование ретикулярного типа васкуляризации с неравномерным анамостозированием. В перемедуллярной области отмечаются существенные вторичные преобразования, которые выражаются присутствием крупных полостей эрозии и вторичных остеонов. Медуллярная полость сравнительно крупная, содержащая относительно тонкие трабекулы, образованные плотной ламеллярной костью (рис. 123, д). Лакуны кортикальных остецитов преимущественно овальные (до сильно вытянутых) и реже округлые. Кальцинированный хрящ как в мелкоразмерной бедренной кости, отсутствует. Индекс RVT равен 21.9%, CDI – 0.46.

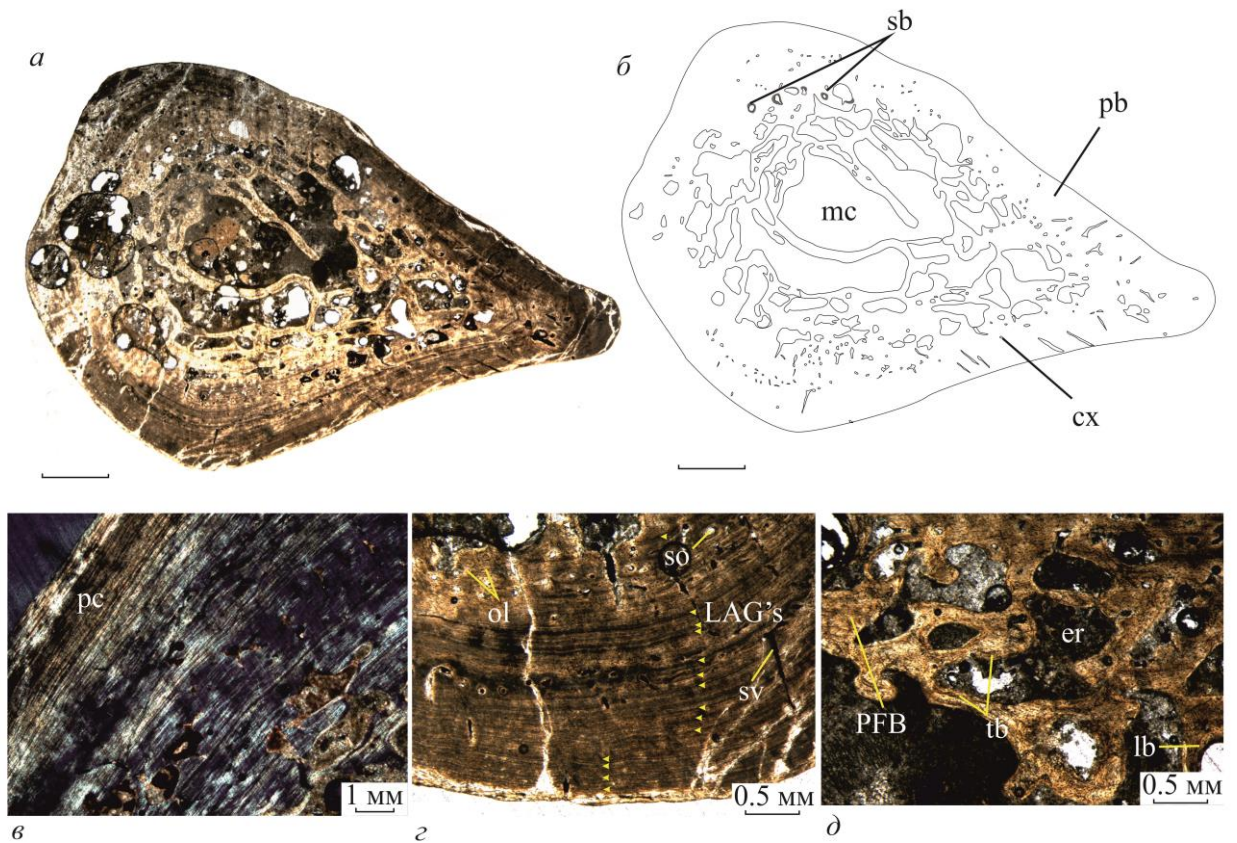


Рис. 123. *Platyrosaurus stuckenbergi*, поперечный гистологический срез крупной бедренной кости (экз. ПИН, № 2255/3; 58.8% от максимального размера): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – срез с обозначением первичной и вторичной кости; *в* – кортикальная часть (в поляризованном свете); *г* – кортикальная часть с многочисленными ростовыми метками; *д* – медуллярная часть. Обозначения: *cx* – кортекс; *er* – эрозийные полости; *LAG's* – линии останков роста (обозначены стрелками); *lb* – ламеллярная кость; *mc* – медуллярная полость; *ol* – лакуны остеоцитов; *pb* – первичная кость; *pc* – периостелиальный кортекс; *PFB* – параллельно-волокнистая кость; *sb* – вторичная кость; *so* – вторичные остеоны; *sv* – васкулярные каналы; *tb* – трабекулы. Длина масштабной линейки 2 мм (Ульяхин и др., 2021).

Мелкоразмерный гипоцентр (экз. ПИН, № 164/1; 48.5% от максимального размера) характеризуется губчатым (= «остеопорозным») строением и присутствием достаточно тонкого периостелиального кортекса (рис. 124, *a*). Плотный и аваскулярный периостелиальный кортекс сформирован параллельно-волокнистой костью (рис. 124, *б, в*). Кортекс имеет многочисленные волокна Шарпея, косо ориентированные (рис. 124, *б*). Во внутренней части кортекса наблюдается частичная резорбция и отмечаются крупные

полости эрозии (рис. 124, *в*, *д*). Во внутренней части гипоцентра трабекулы крупные, сформированные плотной ламеллярной тканью в наружной части, а во внутренних частях трабекул – менее компактной параллельно-волокнистой первичной тканью (рис. 124, *д*). Многочисленные лакуны остеоцитов различной формы: от округлых до сильно вытянутых и неправильной формы. Ростовые метки не обнаруживаются. Кальцинированный хрящ подвержен полной резорбции.

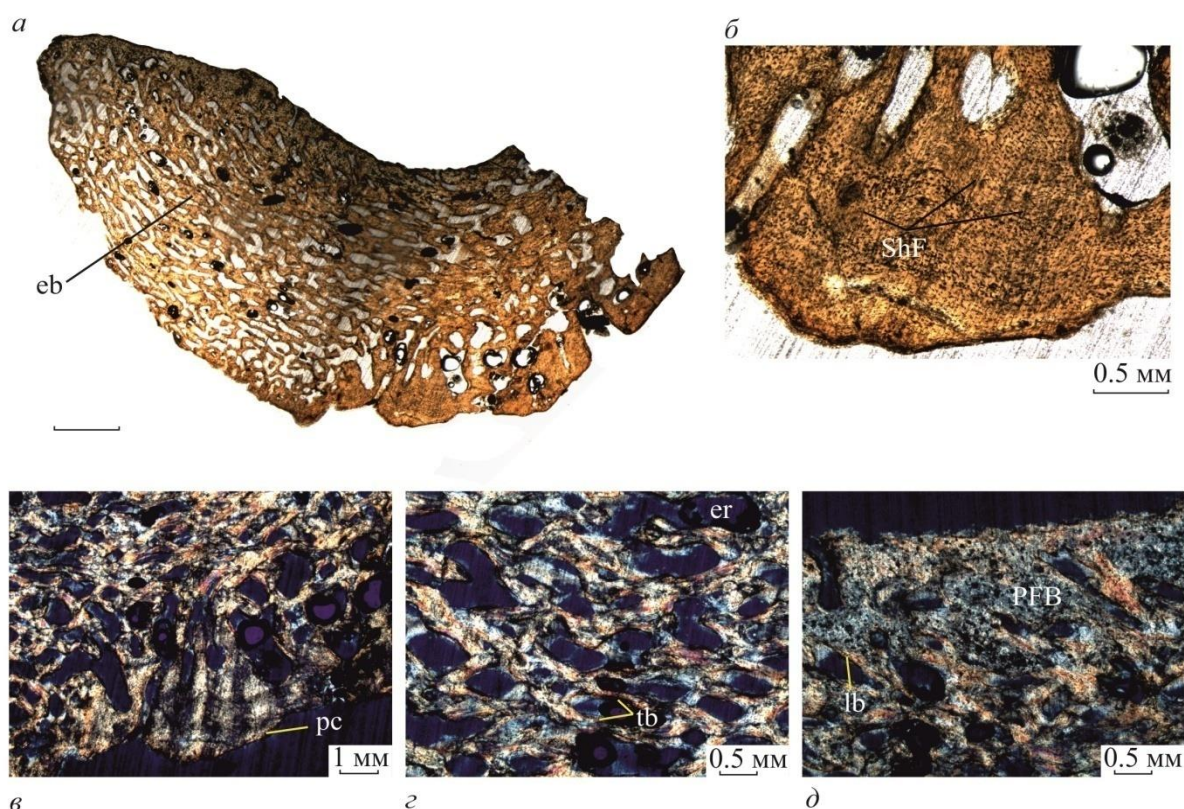


Рис. 124. *Platyrosaurus stuckenbergi*, поперечный гистологический срез мелкого гипоцентра (экз. ПИН, № 164/1; 48.5% от максимального размера): *а* – общий микроанатомический вид среза; *б* – нижняя часть с волокнами Шарпея; *в* – детали строения нижней части (в поляризованном свете); *г* – детали строения средней части (в поляризованном свете); *д* – детали строения верхней части (в поляризованном свете). Обозначения: *егв* – эрозионные полости; *лв* – ламеллярная кость; *рс* – периостелиальный кортекс; *РФВ* – параллельно-волокнистая кость; *ShF* – волокна Шарпея; *tb* – трабекулы губчатой кости. Длина масштабной линейки 2 мм (Ульяхин и др., 2021).

Крупноразмерный гипоцентр (экз. ПИН, № 49/21; 67.6% от максимального размера) имеет губчатое строение и очень тонкий периостелиальный кортекс (рис. 125, *а*, *б*). Для периостелиального кортекса, сформированного параллельно-волокнистой костью,



характерны единичные продольно ориентированные первичные сосуды (рис. 125, *в*). Во внутренней части кортекса фиксируется присутствие первичной спонгиозы – костная ткань подвержена значительной резорбции и несет крупные полости эрозии (рис. 125, *з*, *д*). Волокна Шарпея в кортикальной части отсутствуют. Во внутренней части гипоцентра крупные трабекулы в наружной части образованы плотной вторичной ламеллярной тканью, а во внутренней – остаточной первичной параллельно-волокнистой костью (рис. 125, *д*). Многочисленны лакуны остеоцитов в основном сильно вытянуты и реже округлые, а также неправильной формы. Ростовые метки в кортексе не наблюдаются. Кальцинированный хрящ отсутствует.

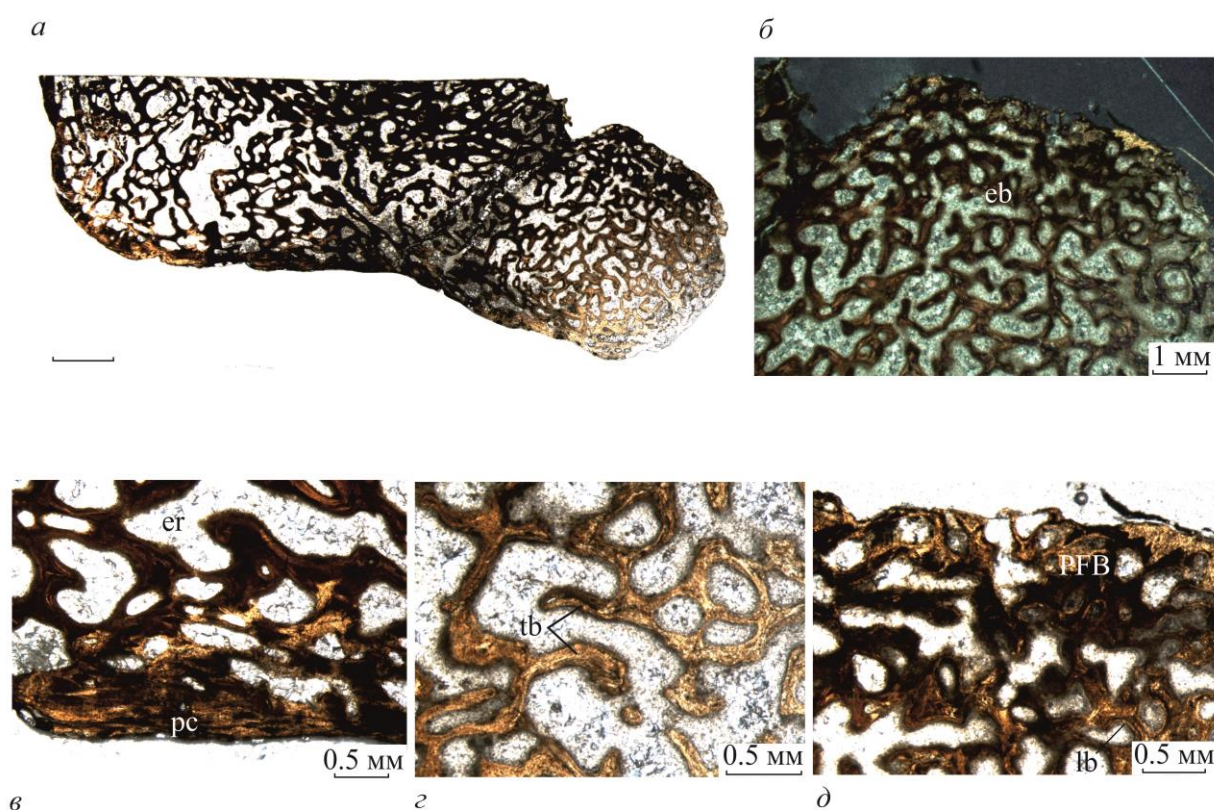


Рис. 125. *Platyoposaurus stuckenbergi*, поперечный гистологический срез крупного гипоцентра (экз. ПИН, № 49/21; 67.6% от максимального размера): *а* – общий микроанатомический вид среза; *б* – часть (в поляризованном свете); *в* – детали строения нижней части; *з* – детали строения средней части; *д* – детали строения верхней части. Обозначения: *er* – эрозионные полости; *eb* – ламеллярная кость; *pc* – периостелиальный кортекс; *PFB* – параллельно-волокнистая кость; *tb* – трабекулы губчатой кости. Длина масштабной линейки 2 мм (Ульяхин и др., 2021).

**ПРИЛОЖЕНИЕ VII. К ГЛАВЕ «ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ PLATYOSAURUS»**

<b>Таксон</b>	<b>Число зубов внешнего ряда черепа</b>
<b>Водный тип экологической адаптации</b>	
Dvinosaurus primus	122
Gerrothorax pulcherrimus	120
Trematolestes hagdorni	114
<b>Полуводный тип экологической адаптации</b>	
<b>Platyosaurus watsoni</b>	230
<b>Platyosaurus stuckenbergi</b>	Около 190
Archegosaurus decheni	138
Dendrerpeton acadianum	120
Melosaurus uralensis	Около 106
Sclerocephalus haeuseri	76
<b>Наземный тип экологической адаптации</b>	
Eryops megacephalus	64
Sacops morrиси	46

Табл. 28. Сравнение числа зубов внешнего ряда черепа Platyosaurus с контрольными таксонами Temnospondyli разных типов экологической адаптации.

<b>Таксон</b>	<b>Длина передней конечности от длины осевого скелета до крестцового отдела, %</b>	<b>Длина задней конечности от длины осевого скелета до крестцового отдела, %</b>
<b>Водный тип экологической адаптации</b>		
Dvinosaurus primus	20	22
Gerrothorax pulcherrimus	25	37
Trematolestes hagdorni	27	42
<b>Полуводный тип экологической адаптации</b>		
Gavialis gangeticus	28	48
Dendrerpeton acadianum	33	45
Archegosaurus decheni	34	48
Alligator mississippiensis	45	52

<b>Platyoposaurus stuckenbergi</b>	48	51
<i>Scleurocephalus haeuseri</i>	55	62
Наземный тип экологической адаптации		
<i>Chemnitzion richteri</i>	58	78
<i>Sacops aspidephorus</i>	67	76
<i>Eryops megacephalus</i>	70	79

Табл. 29. Сравнение длин конечностей относительно длины осевого скелета до крестцового отдела *P. stuckenbergi* с контрольными таксонами *Temnospondyli* разных типов экологической адаптации.

М-ние	Таксон	Максимальная длина черепа (реконструируемая), мм	Литотип	Тип литофаций	Число экземпляров
Каргалинские Рудники	<i>P. rickardi</i> , <i>Platyoposaurus</i> sp.	658 398-435	Мергель, песчаник	Озерно- лагунные	8
Малая Кинель	<i>P. vjuschkovi</i>	330	Песчаник	Русловые	1
Акбатыровский Рудник	<i>P.</i> <i>stuckenbergi</i>	250-528	Мергель	Озерно- лагунные	101
Большой Китяк-1	<i>P.</i> <i>stuckenbergi</i>	360-404	Мергель	Озерно- лагунные	3
Большой Китяк-2	<i>P.</i> <i>stuckenbergi</i>	270-396	Глина	Озерно- лагунные	8
Белебей	<i>P.</i> <i>stuckenbergi</i>	330	Песчаник	Русловые	1
Камские Поляны	<i>P.</i> <i>stuckenbergi</i>	267-348	Песчаник	Русловые	3
Медный Рудник	<i>P.</i> <i>stuckenbergi</i>	540	Песчаник	Русловые	1
Шихово-Чирки	<i>P. watsoni</i>	132-360	Известняк	Лагунные	118
Сурошный Овраг	<i>P. sf. watsoni</i>	250	Мергель	Озерно- лагунные	1

Божьюдор	<i>P. sf. watsoni</i>	160	Мергель	Озерно-лагунные	1
Голюшерма	<i>Platyoposaurus</i> sp.	530	Песчаник, известняк	Русловые	1
Старосейка (Ново-Александровка)	<i>Platyoposaurus</i> sp.	435	Песчаник	Русловые	1
Чарли	<i>Platyoposaurus</i> sp.	255	Мергель	Озерно-лагунные	1
Аксаково	<i>Platyoposaurus</i> sp.	300-396	Гравелит	Русловые	2
«Семигорье»	<i>Platyoposaurus</i> sp.	313-340	Песчаник	Русловые	12
Сентяк	<i>Platyoposaurus</i> sp.	280	Мергель	Озерно-лагунные	1

Табл. 30. Связь размера черепа *Platyoposaurus* с литотипами костеносных пород и типами литофаций.

М-ние	Костеносные отложения представлены алевритовой, псаммитовой и псефитовой разностями (алевролит, песчаник, гравелит, конгломерат) – литофации рек и временных потоков			Костеносные отложения представлены пелитовой разностью (мергель, известняк) – литофации озер и лагун	
	Аутигенное захоронение ( <i>insitu</i> , со смещением)	Аллотигенное захоронение		Аутигенное захоронение ( <i>insitu</i> , со смещением)	Аллотигенное захоронение (перенос в пределах палеобиотопа)
		Перенос в пределах палеобиотопа	Перенос за пределы палеобиотопа		
Рождественский Рудник					
Федоровский Рудник					
«Семигорье»					
Медный Рудник					
Божьюдор					

Чарли					
Сурошный Овраг					
Шихово-Чирки					
Старосейка					
Голюшерма					
Сентяк					
Аксаково					
Акбатыровский Рудник					
Большой Китяк 1					
Большой Китяк 2					
Камские Поляны					
Белебей					
Малая Кинель					

Табл. 31. Типы захоронения остатков *Platyoposaurus*

М-ние	<i>Archegosauridae</i>	<i>Melosauridae</i>
Каргалинские Рудники	8	0
Малая Кинель	1	11
Акбатыровский Рудник	101	0
Большой Китяк-1	3	2
Большой Китяк-2	6	1
Белебей	1 (+1 <i>Bashkirosaurus</i> )	0
Камские Поляны	3	1
Шихово-Чирки	118	8
Сурошный Овраг	1	0
Божьюдор	1	0
Голюшерма	1	64
Старосейка (Ново-	1	0

Александровка)		
Чарли	1	0
Аксаково	5	14
«Семигорье»	12	0
Сентяк	1	0
Долиновка		1
Ежово	1 (Collidosuchus)	2
Ибряево	0	2
Ишеево	0	38
Малый Уран	0	13
Мамадыш-2	0	1
Ново-Никольское-3	0	1
Подгородняя Покровка-2	0	1
Сидоровы Горы	0	1
Старобогдановка	0	1
Стерлитамак	0	1
Усть-Коин	0	6

Табл. 32. Статистические данные о количестве остатков Archegosauridae и Melosauridae в местонахождениях Восточной Европы.

<b>М-ние</b>	<b>Platyoposaurus, длина черепа, мм</b>	<b>Melosauridae, длина черепа, мм</b>	<b>Тип литофаций</b>
Большой Китяк-1	360-404	264-374	Озерно-лагунные
Камские Поляны	267-348	365	Русловые
Шихово-Чирки	132-360	177-460	Лагунные
Голюшерма	530	160-880	Русловые

Табл. 33. Сопоставление максимально реконструируемых длин черепов Platyoposaurus и Melosauridae с учетом литолого-фациальных особенностей костеносных пород.