

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Ульяхин Антон Васильевич

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

1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертация на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва – 2023

Работа выполнена на кафедре палеонтологии геологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

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

Официальные оппоненты *Ратников Вячеслав Юрьевич* – доктор геолого-минералогических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Воронежский государственный университет», профессор кафедры исторической геологии и палеонтологии геологического факультета

Веселовский Роман Витальевич – доктор геолого-минералогических наук, профессор РАН, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова», профессор кафедры динамической геологии геологического факультета

Уразаева Миляуша Назимовна – кандидат геолого-минералогических наук, Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Казанский (Приволжский) федеральный университет», Институт геологии и нефтегазовых технологий, старший преподаватель кафедры палеонтологии и стратиграфии

Защита диссертации состоится «02» марта 2023 г. в 14:30 на заседании диссертационного совета МГУ.016.7 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы д. 1, МГУ имени М.В.Ломоносова, Геологический факультет, ауд. 415.

E-mail: nvbadulina@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27), на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/526651315/> и на портале <https://dissovet.msu.ru/dissertation/016.7/2391>

Автореферат разослан «__» _____ 2023 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета МГУ.016.7,

кандидат геолого-минералогических наук



Ю.А. Гатовский

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Platyoposaurus* – гавиалоподобные крупноразмерные (общая реконструируемая длина черепа до 0.7 м; длина тела до 3.5 м) темноспондильные 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 *Platyoposaurus*;

5) тафономический анализ остатков *Platyoposaurus*.

Объект и предмет исследования – объектом исследования послужил костный материал по архегозавридным темноспондильным амфибиям рода *Platyoposaurus*. 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 *Platyoposaurus* (*P. rickardi* Twelvetrees, 1880, *P. stuckenbergi* Trautschold, 1884, *P. watsoni* Efremov, 1933, *P. vjusckovi* Gubin, 1989), а также остатки неопределенных до вида *Platyoposaurus* sp. из коллекций Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (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 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 *Platyoposaurus*, 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 детальной 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 Archegosauroidea 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 варибельности 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 *Platyosaurus stuckenbergi* указывают на отсутствие выраженных педоморфных черт, что отличает его от постоянноводного *Dvinosaurus campbelli*.

4. Среди Archegosauridae представители рода *Platyosaurus* отличаются наибольшим разнообразием по приуроченности к речным и озерно-лагунным палеобиотомам, 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. Штуkenберга 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*

В главе приводится исторический обзор изучения *Platyosaurus* на протяжении более сотни лет (Naugolnykh et al., 2022). Первые достоверные находки представителей рассматриваемого рода были сделаны в последней трети XIX века в Приуралье на территории Каргалинских медных рудников, откуда происходит утерянный в настоящее время череп *P. rickardi* (Twelvetrees, 1880; Ивахненко, 2001). Изначальное наименование рода – *Platyops* является преокупированным названием, как неверная форма написания, опубликованная в 1840 году Л. Агассисом для рода *Platops* (Ивахненко, 2001), замененная в 1889 году Лидеккером на *Platyosaurus* (Lydekker, 1889). В 1884 году Г.А. Траутшольд описывает обнаруженные в медистых песчаниках местонахождения Акбатыровский Рудник Кировской обл. новый вид *P. stuckenbergi* (Trautschold, 1884), переописанный впоследствии И.А. Ефремовым (Ефремов, 1932). Позднее Ефремовым были сделаны первые палеоэкологические выводы об образе жизни *Platyosaurus* (Ефремов, 1933). Активно проводимые в 30-ые гг. геолого-съёмочные работы позволили открыть немало новых местонахождений с пермской фауной наземных позвоночных, что сыграло существенную роль в понимании эволюции и систематики *Archegosauroida*. Так в 1932 году И.А. Ефремовым был описан новый вид *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки Кировской обл. (Ефремов, 1932). Опираясь во многом на сборы черепного материала из указанного местонахождения, Ефремов рассматривает *Platyosaurus* в качестве наиболее эволюционно продвинутого *Archegosauridae*, в отличие от *Archegosaurus*, что послужило причиной выделения самостоятельного подсемейства – *Platyosaurinae*. В 1937-38 гг. на местонахождении Белебей республики Башкортостан экспедицией, возглавляемой Н.И. Новожиловым, был обнаружен скелет *P. stuckenbergi* (Чердынцев, 1937; Новожилов, 1955), являющийся единственным в своем роде и позволяющий максимально объективно охарактеризовать скелетную анатомию *Platyosaurus*. В 1955 году Е.Д. Конжукова публикует первую комплексную работу, посвященную *P. stuckenbergi*, в которой рассматриваются не освещенные в более ранних публикациях особенности морфологии черепа, а также практически не затронутые особенности строения посткраниальных элементов скелета (Конжукова, 1955). В своей работе Конжукова касается палеоэкологического аспекта *Platyosaurus* и делает выводы о его специализации и условиях существования, пересматривая выводы И.А. Ефремова. В том же году Б.П. Вьюшковым по результатам полевых работ на местонахождении Малая Кинель Оренбургской обл. был установлен *Platyosaurus* по бедренной кости (экз. ПИН № 272/57), описанной в 1989 году Ю.М. Губиным, как новый вид – *P. vjuschkovi* (Губин, 1989). В период с 1960-80 гг. делается ряд находок *Platyosaurus*, которые позволили расширить географическое и стратиграфическое распространение данного рода на территории Восточной Европы. В 1991 году выходит монография Ю.М. Губина «Пермские архегозавроидные амфибии СССР» (Губин, 1991). 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. При этом в работе Губина практически не использовался материал по *P. watsoni*, представленный большой выборкой черепов разной степени сохранности. По этой причине не были учтены многие аспекты морфологии и связанной с ней изменчивости. В период с 2019 по 2022 гг. автором была произведена полная ревизия материала по *Platyosaurus* из коллекций ПИН РАН, а также КФУ, проведены исследования по уточнению морфологии, установлению изменчивости

(Ульяхин, 2021), исследования микроанатомических и гистологических особенностей (Ульяхин и др., 2020, 2021), тафономии (Ульяхин, Новиков, 2020) и палеоэкологии (Ульяхин, 2022).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал из 18 среднепермских местонахождений Восточной Европы представлен единичным нецелым скелетом (местонахождение Белебей, Башкортостан), а также многочисленным краниальным материалом (целые черепа и их фрагменты с причлененной нижней челюстью и без нее, изолированные как целые, так и фрагментарные черепные элементы), нижнечелюстным материалом (отдельные ветви нижних челюстей, их фрагменты и изолированные как целые, так и фрагментарные нижнечелюстные элементы). Посткраниальный материал (изолированные элементы и их фрагменты) более малочисленный. Для сравнения морфологии *Platyosaurus* с прочими *Archegosauroida* Восточной Европы использовался весь материал по среднепермским темноспондильным амфибиям из коллекций 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 в мире *Archegosauridae* (*Archegosaurus decheni*, *A. dyscriton*, *Prionosuchus plummeri*, *Vageherpeton longignathus*, *Kashmirosaurus ornatus*), материал по которым хранится в зарубежных научно-исследовательских институтах. Морфологический анализ различных частей скелета *Platyosaurus* проводился с установлением морфологических, морфометрических показателей и индексов, с применением геометрической морфометрии. Для уточнения уже существующей морфологической характеристики (151 параметр) *Platyosaurus* (Конжукова, 1955; Губин, 1991) при описании делался упор на морфометрию исследуемых частей скелета по суммарному общему количеству показателей числом 141 и индексов – 65, уже используемых ранее другими исследователями (Голубев, 1995), а также введенные автором. Для геометрической морфометрии на основе математических методов исследования позвоночных А.Н. Орлова (Орлов, 1990) автором введены триангуляционные и тетрамоделли. Анализ возрастной и индивидуальной изменчивости основывался на сопоставлении данных по морфологии различных элементов скелета, измерении морфометрических параметров и вычислении индексов. В основе палеогистологического анализа лежит изучение тонких гистологических срезов разноразмерных гипоцетров и диафизов бедренных костей с вычислением кортико-диафизарного индекса (CDI), а также индекса RBT (процентное отношение среднего значения толщины кортекса к среднему значению диаметра поперечного сечения длинной кости). Специально для изучения палеогистологии *Platyosaurus*, установления по ней изменчивости и палеоэкологии, проведения сравнительного анализа с постоянноводным *Dvinosaurus campbelli*, были использованы восемь гистологических срезов посткраниальных элементов *P. stuckenbergi* и *D. campbelli*. Для изучения палеоэкологических особенностей в работе приводится описание четырех копролитов *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки. С помощью копрологического анализа определялся тип питания по видимым на сколах непереваренным остаткам. В качестве материала для изучения геологических особенностей местонахождений с *Platyosaurus* послужили описания геологических разрезов и макроописания костеносных пород с остатками *Platyosaurus* из литературных источников, образцы костеносной породы, полученные непосредственно с костных остатков, хранящихся в ПИН РАН и КФУ, а также стандартные петрографические шлифы для описания микролитологических особенностей и уточнения состава и литотипов костеносных пород. При тафономическом анализе использовались данные по характеру залегания остатков *Platyosaurus* в костеносных отложениях, типу сохранности, процентному соотношению тех или иных

элементов скелета для установления захоронения «in situ», влияния фактора возможного переноса для выяснения прямой связи обстановок захоронения с обстановками непосредственного обитания. Палеоэкологические особенности *Platyoposaurus* рассматриваются на основании данных ранее приведенных анализов с использованием введенной палеоэкологической матрицы, включающей 37 признаков как морфологических, так микроанатомических и гистологических, копрологических, а также литолого-фациальных и тафономических особенностей. Для уточнения связи морфологических особенностей с тем или иным типом экологической адаптации были подобраны контрольные группы *Temnospondyli*, включающие таксоны, палеоэкология которых наиболее вероятна.

Гистологические срезы, копролиты и петрографические шлифы изучались в ПИН РАН с использованием модульного стереомикроскопа LeicaM165 C и сканирующего электронного микроскопа CarlZeissEVO 50, в РГУНиГ с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m, а также ВНИГНИ с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m. Детальные изображения костного матрикса были получены с помощью камер Leica DFC425, AxioCamHRc и Axio Zoom.V16. Макрофото съемка костных остатков для рисунков и фототаблиц осуществлялась с помощью цифровой фотокамеры CanonEOS77D. Обработка всех полученных изображений происходила с применением программного обеспечения CorelDRAW.

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), Witzmann et al. (2010), Eltink, Langer (2014), Pawley, Warren (2006). Микроописание шлифов делалось по методике описания терригенных и карбонатных пород, данной В.Г. Кузнецовым (Кузнецов, 2007). Развернутое название для карбонатных пород давалось с учетом классификации Данхэма.

ГЛАВА 3. СИСТЕМАТИКА PLATYOPOSAURUS

В главе приводится систематика рода *Platyoposaurus* (рис. 1), номинально представленного на сегодняшний день четырьмя видами, остатки которых известны из казанского и уржумского ярусов средней перми Восточной Европы (Ивахненко и др., 1997):

Подкласс *Batrachomorpha*

Надотряд *Temnospondyli*

Отряд *Edopiformes*

Надсемейство *Archegosauroida* Meyer, 1857

Семейство *Archegosauridae* Meyer, 1857

Подсемейство *Platyoposaurinae* Lydekker, 1889

Род *Platyoposaurus* Lydekker, 1889

Platyoposaurus rickardi Twelvetrees, 1880

Platyoposaurus stuckenbergi Trautschold, 1884

Platyoposaurus watsoni Efremov, 1933

Platyoposaurus vjusckovi Gubin, 1989

Фрагмент черепа *P. rickardi* (лектотип, без №), по которому он был описан (Twelvetrees, 1880), утерян. Однако в коллекции ПИНа имеется четыре экземпляра, в частности слепки с морфологическими особенностями, характерными для *Platyoposaurus*. Рассматриваемый материал с определенной долей вероятности можно отнести к *P. rickardi*

при условии одновозрастности отложений местонахождения Рождественский Рудник, откуда происходит лектотип, с остатками *Platyoposaurus* неясной привязки к местонахождениям и разрезам. Малочисленные остатки неопределимых до вида *Platyoposaurus* sp. известны из 9 местонахождений, при этом из двух местонахождений (Божьюдор, Сурошный Овраг) происходят остатки *P.* cf. *watsoni*. Вид *P. vjusckovi* был определен, как самостоятельный таксон (Губин, 1989) по одной единственной бедренной кости (экз. ПИН № 272/57). При отсутствии прочих элементов скелета, с учетом индивидуальной изменчивости бедренных костей *Platyoposaurus* и других *Archegosauroida* (*Tryphosuchus paucidens*), *P. vjusckovi* стоило бы отнести к *Platyoposaurus* sp. (Schoch, Milner, 2000). Однако до обнаружения черепного материала, валидность *P. vjusckovi* сохраняется из-за по-прежнему существующей неоднозначности.

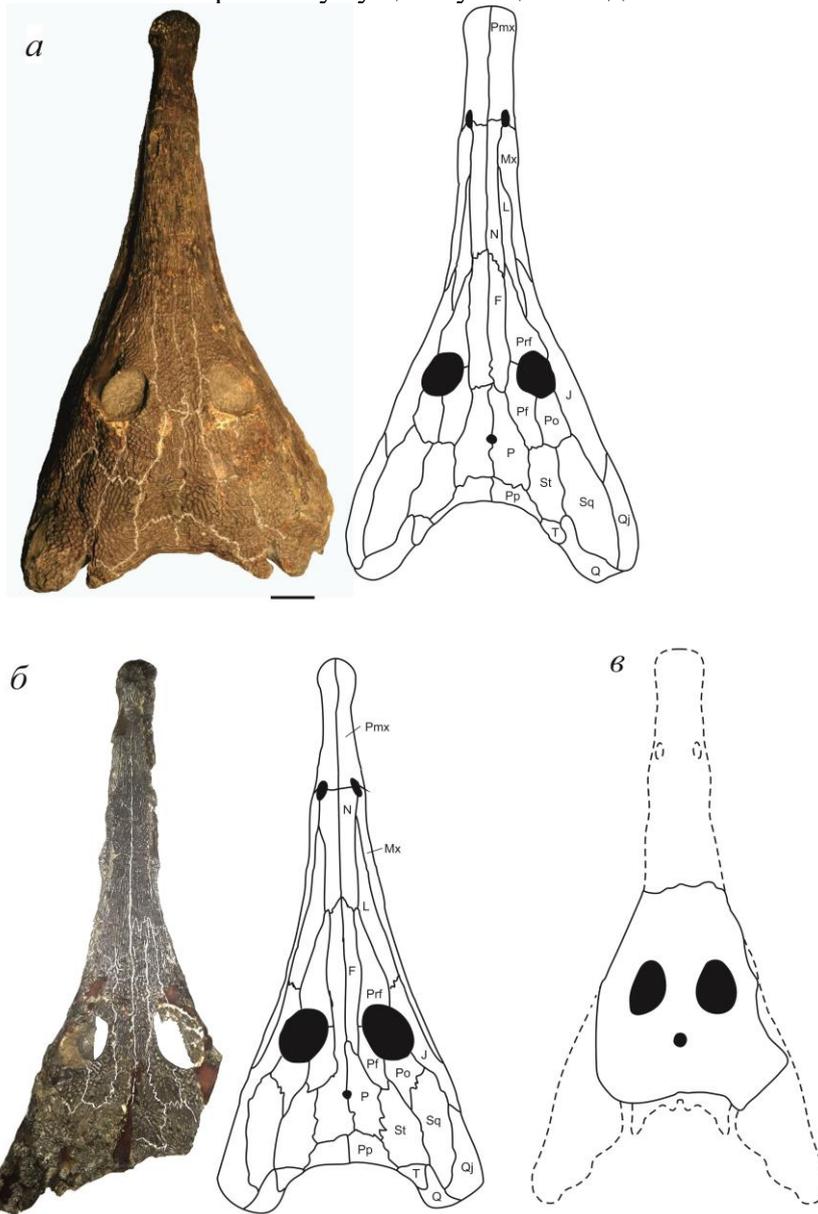


Рис. 1. Реконструкции дорсальной стороны черепа: *a* – *P. stuckenbergi* (по экз. ПИН № 164/1), *б* – *P. watsoni* (по экз. ПИН №№ 161/4, 28), *в* – *P. rickardi* (без № (Twelvetrees, 1880)). Длина масштабной линейки (для *в* – неизвестно) 20 мм.

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЯ PLATYOSAURUS

В главе подробно рассматриваются морфологические и морфометрические особенности строения скелета и его отдельных частей (череп, озубление, покровные элементы плечевого пояса) для представителей рода *Platyosaurus*, дается сравнительная характеристика не только между видами исследуемого рода, но также и с другими *Archegosauroida*. В главе не учитывались морфологические особенности, описанные Ю.М. Губиным (Губин, 1991), за исключением тех, которые позволили внести важные дополнения, уточнения и исправления.

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ PLATYOSAURUS

В основной главе, посвященной изменчивости *Platyosaurus*, приводятся результаты исследования на основании морфологических и морфометрических данных возрастных изменений для разноразмерных особей с известной и реконструируемой максимальной длиной черепа, в том числе по посткранию. При этом учитывалось, что размер у *Temnospondyli* не является строгим и надежным критерием индивидуального возраста (Быстров, Ефремов 1940; Steyer, 2000, 2003). Также рассматривается вариабельность для одно- или близкоразмерных особей в основном *P. watsoni*, а также *P. stuckenbergi*.

С учетом морфолого-морфометрических особенностей для той или иной размерности установлен характер индивидуального развития *Platyosaurus* на примере конкретных частей скелета, в особенности, черепа и его элементов. По черепу *Platyosaurus* установлен аллометрический рост (рис. 2): более быстрое удлинение преорбитальной зоны по сравнению с посторбитальной, что характерно и для длиннорылого *Archegosaurus decheni* (Witzmann, Scholz, 2007). При этом расширение черепа по всей длине происходило изометрично. По мере роста черепа происходило его упрочнение за счет утолщения стенок костей (рис. 3), уменьшения перегиба в основании преорбитальной зоны и образования дополнительных усилительных структур, в том числе в покровном орнаменте. Ноздри и орбиты с возрастом становились шире и сдвигались к латеральному краю, при этом становились несколько меньше, как и ушные вырезки относительно общего размера черепа. Пинеальное отверстие отдалялось от заднего края орбит. Озубление претерпевало существенные изменения, связанные с увеличением числа зубов и проявлением их размерной дифференциации. Для шагреневых полей черепа и нижней челюсти наблюдается их неравномерное уплотнение (сокращение расстояния между зубцами) увеличивающееся от переднего конца предчелюстной кости по направлению к затылку для наиболее мелкоразмерных особей. У наиболее крупных особей равномерная и высокая плотность отмечается по всей длине небной поверхности черепа (рис. 3). Отдельно взятое шагреневое поле формировалось в следующие этапы: 1) закладка локальных участков, состоящих из нескольких зубцов, расположенных друг от друга на расстоянии меньше диаметра основания коронки зубца; 2) образование плотного шагреневое поля без зияющих участков.

Для посткраниального скелета, в особенности плечевого пояса, отмечается продольное вытягивание покровных элементов и уменьшением их высоты, усложнение скульптуры за счет образования дополнительных порядков ветвления радиальных гребней и перемычек (Ульяхин, 2021). Бедренные кости аллометрично меняются на наиболее ранних этапах онтогенеза, после чего рост происходил более изометрично.

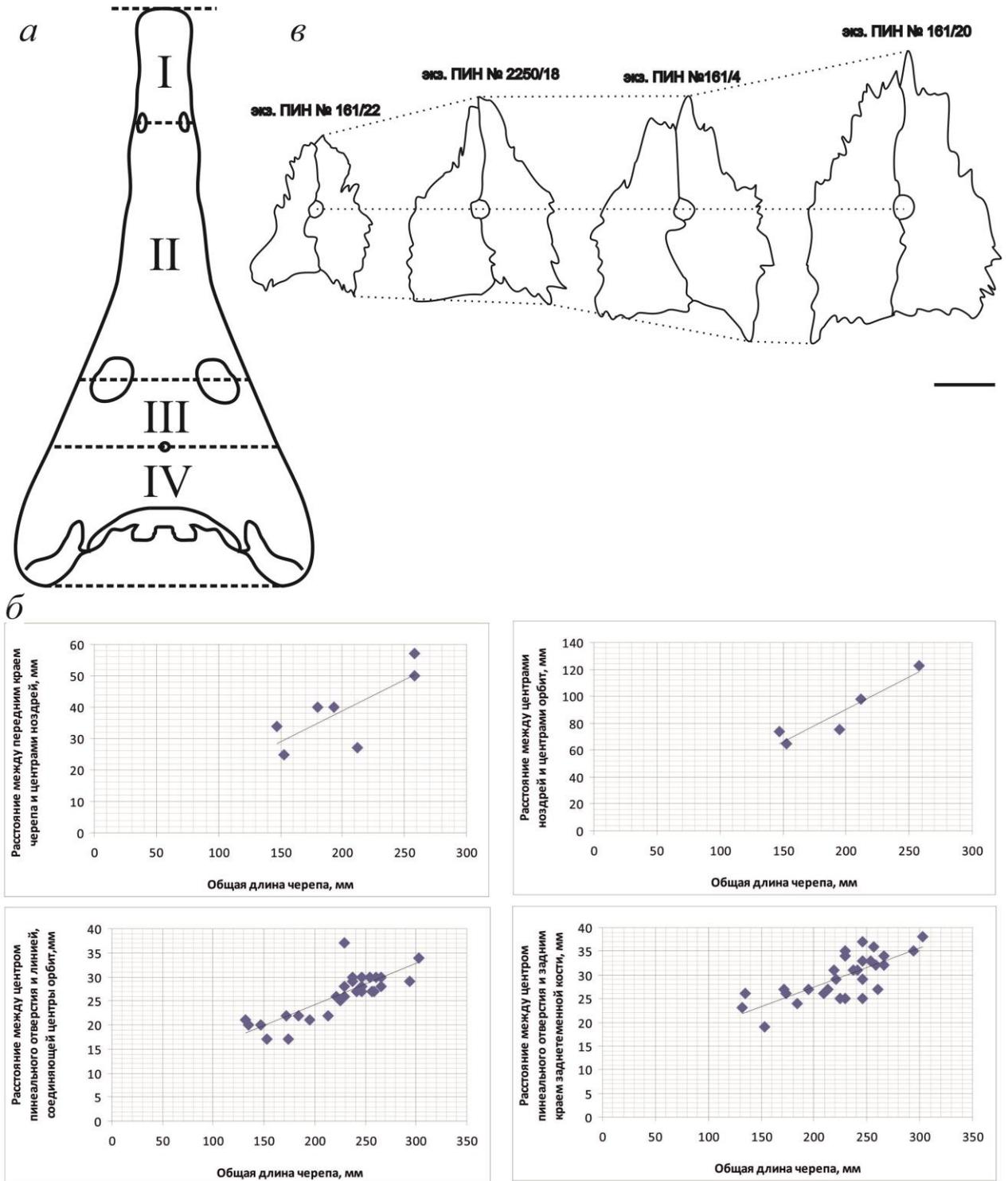


Рис. 2. Зоны роста I-IV на черепе *Platyoposaurus* (а), и графики изменения их длины относительно общей длины черепа (б). Онтогенетическая последовательность (в) для теменных костей *P. watsoni* (слева направо: экс. ПИН №161/22, 2250/18, 161/4, 161/20). Длина масштабной линейки 10 мм.

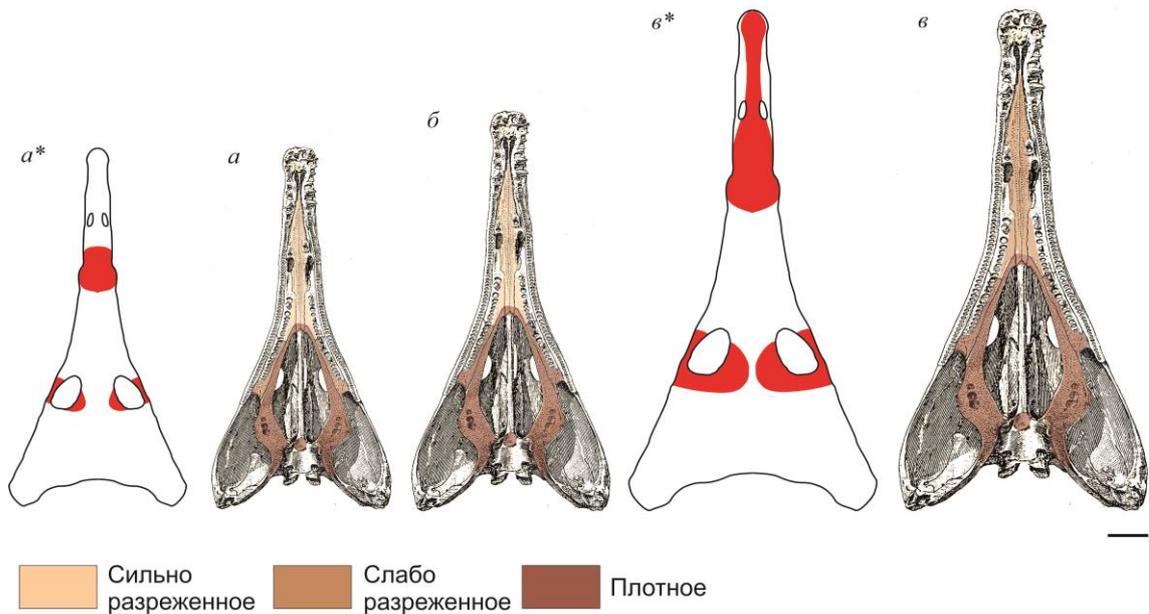


Рис. 3. Степень плотности шагреневых полей для разноразмерных черепов *P. watsoni* (а-в): а – длина 212 мм, б – длина 221 мм, в – длина 258 мм. Области развития наибольшего утолщения черепной крыши (а*, в*) для черепов а и в. Длина масштабной линейки 20 мм.

На фоне индивидуальных морфологических проявлений *Platyrosaurus* стало возможным установить характер индивидуальной изменчивости для одноразмерных или близкоразмерных особей *P. watsoni* и *P. stuckenbergi*, выявить степень варибельности для тех или иных частей скелета, как фактор устойчивости или неустойчивости морфологических признаков. Для *P. watsoni* установлена довольно разнообразная форма орбит (от яйцевидной до овальной и округлой с нарушениями прохождения оси симметрии), не связанная с морфогенезом. Крайне слабо проявленные следы сейсмочувствительной системы на небольшом числе черепов *P. watsoni* имеют различную топографию сенсорных ямок. У *P. watsoni* обнаруживается исходная неустойчивость эволюционных изменений в виде обособления межвисочной кости (плезиоморфный признак) на единственном во всей выборке черепе (экз. ПИН № 161/4) (Gubin et al., 1999; Шишкин, 2012). На единичных черепах *P. watsoni* отмечается аномальное для *Platyrosaurus* точечное соприкосновение левой лобной кости с орбитальным краем. Положение шва между теменной и лобной костями относительно заднего края орбит, характер контакта между заднелобной и заглазничной, теменной и заднетеменной костями у *P. watsoni* не находят строгой связи с размером черепа, проявляя высокую степень варибельности, что обнаруживается и в нариальной области для шовной границы предчелюстной и челюстной, предчелюстной и носовой костей. Степень раздутия правой и левой челюстных костей для одной особи *P. watsoni* может быть как одинаковой, так и различной. Выявленные по большей части на чешуйчатой и реже на височной и заглазничной костях вздутия неясной природы у *P. watsoni* проявляют значительную численную варибельность, в том числе относительно правых и левых элементов, а также топографии в пределах кости. При этом они могут и вовсе отсутствовать. По одной из версий это может быть связано с половым диморфизмом, как на примере *Zatrachys serratus*, для которого с увеличением размера и усилении шиповатости наблюдается варибельность у соразмерных особей (Urban, Verman, 2007). Для обоих видов *Platyrosaurus* форма межптеригоидной ямы для соразмерных черепов изменчива. Внутренняя сонная артерия в районе базиптеригоидного отростка парасфеноида у *Platyrosaurus* проявляла варибельность в наружном (желоб) или внутреннем (канал)

прохождении (Губин, 1991). У *P. watsoni* она лежала либо на желобке, либо проходила в закрытом или полуоткрытом канале, причем для левой и правой сторон одного экземпляра возможны вариации. У *P. watsoni* длинный отросток парасфеноида может быть разной формы поперечного сечения. Положение передней и задней ямок, а также площадки медиального субрострального бугорка 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 (рис. 4), 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 и крыловидных костях, парасфеноиде и в меньшей степени на сошнике и без признаков индивидуальной изменчивости на небной кости. Для нижней челюсти *P. stuckenbergi* гребень надугловой кости может иметь различную форму верхнего края и форму сечения по его длине. Задний клиновидный конец зубной кости приближается к середине гребня или не доходит до нее. Для *P. watsoni* наблюдается вариабельность положения переднего конца аддукторной ямы относительно переднего конца заднего меккелева отверстия. Индивидуальная изменчивость посткраниального скелета *Platurosaurus* менее выражена, что может быть связано с малочисленной выборкой соразмерных костей. Индивидуальные различия ключицы *P. watsoni* проявляются, в основном, в строении дорсального отростка.

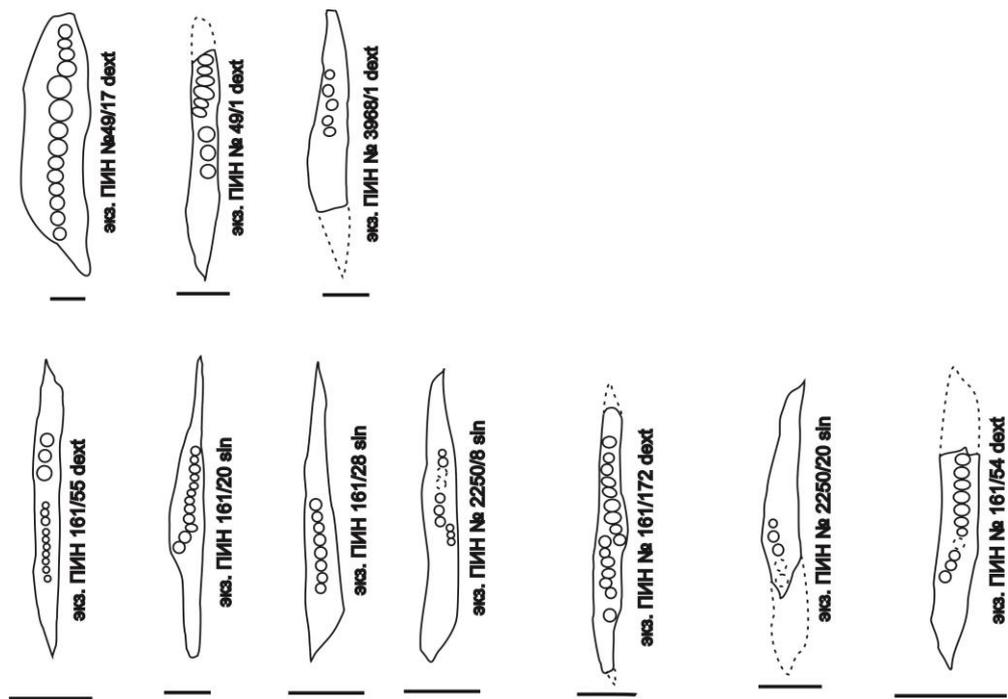


Рис. 4. Характер озубления эктоптеригоида *P. stuckenbergi* (верхний ряд) и *P. watsoni* (нижний ряд). Длина масштабной линейки 5 мм.

Установление возрастной и индивидуальной (без отклонений от нормы) изменчивости *Platurosaurus* по таким многочисленным элементам в скелете, как позвонки и дермальные окостенения крайне затруднительно. Это связано с выраженной морфологической дифференциацией всех 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 (Witzmann, 2007) также исключает надежное

установление по ним возрастной изменчивости при отсутствии нескольких разноразмерных брюшных панцирей. Также стоит отметить, что изолированный материал по гипо- и плеврострокам из разных местонахождений не предполагает надежное определение по ним какой-либо изменчивости, поскольку без сочленения с наиболее таксономически информативными невральными дугами, установление их принадлежности даже к роду *Platyosaurus* затруднительно.

На примере черепа *P. watsoni* с максимальной длиной, находящейся в диапазоне 180-266 мм, была оценена степень варибельности для пяти онтогенетических стадий на основе возрастной морфологической матрицы признаков. В большинстве случаев наибольшая варибельность 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 волнообразный и неустойчивый характер (рис. 5).

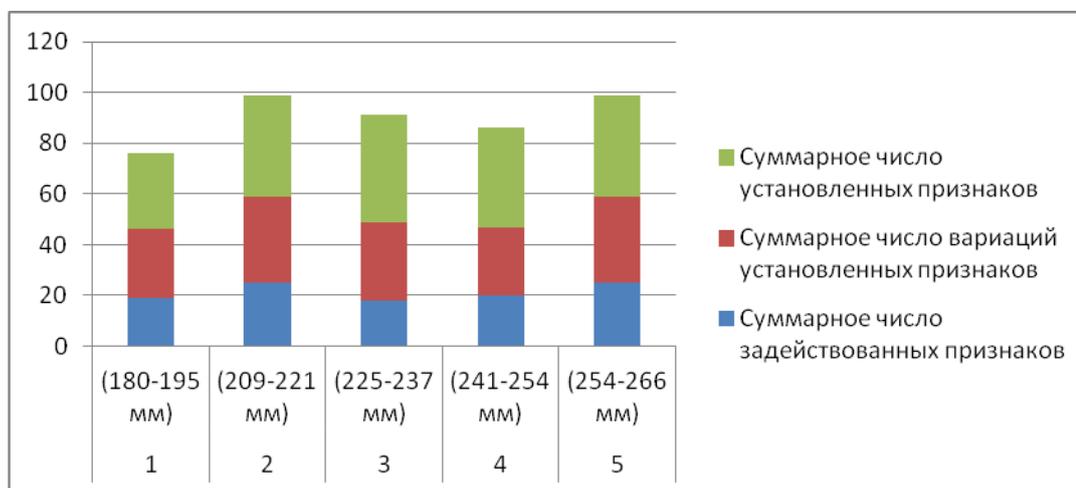


Рис. 5. Графики суммарных чисел установленных признаков, их вариаций, а также задействованных признаков для пяти размерных стадий.

ГЛАВА 6. ГИСТОЛОГИЯ PLATYOSAURUS

В главе приводятся результаты микроанатомического и гистологического анализов разноразмерных посткраниальных элементов скелета (гипоцентр, бедренная кость) *P. stuckenbergi*. Вопросы, связанные с особенностями онтогенеза, предполагаемого индивидуального возраста (Конжукова, 1964), палеоэкологии и типов адаптации (Конжукова, 1955; Губин, 1991; Witzmann, Brainerd, 2017) представителей Archegosauridae и *Platyosaurus*, в частности, по-прежнему спорны вследствие недостаточной изученности и неоднозначности выводов, которые делаются на основании только макроморфологического анализа. Поэтому для *Platyosaurus* 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 *Platyosaurus* с другими *Temnospondyli* по гистологическим данным, в том числе постоянноводного и неотенического *Dvinosaurus campbelli* (Ульяхин и др., 2020) (рис. 6), делаются выводы не только по части палеоэкологических особенностей, но и их смены в онтогенезе. Исходя из полученных результатов (Ульяхин и др., 2021) удалось определить возрастные различия *P.*

stuckenbergi по характеру строения костного матрикса. 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 *Temnospondyli*, которая не всегда бывает очевидной из-за возможно происходящих в течение жизни биомеханических и экологических изменений. В качестве надежного критерия установления возрастных, а не индивидуальных различий при малом числе гистологических срезов выступал сопоставимый с *Platyosaurus* гистологический материал по разноразмерной выборке *Metoposaurus* (Konietzko-Meier, Klein, 2013). В той или иной степени, проявляющиеся у *Temnospondyli* пedomорфные черты, например, наличие кальцинированного хряща, как, в пределах диафиза бедренной кости наиболее крупного *D. campbelli* (Ульяхин и др., 2020), у *P. stuckenbergi* по гистологическим данным установить не удалось, учитывая, что определенные части костей и целые элементы его скелета не подвергались оссификации. Данная особенность может объясняться резорбированием хрящевой ткани на ранней онтогенетической стадии. Изучение крупноразмерной бедренной кости *P. stuckenbergi* позволило установить явное замедление остеогенеза при начале формирования внешней фундаментальной системы при достижении размеров, близких к 50% от максимально известных значений, как вероятный результат наступления половозрелости. В качестве возрастных изменений также отмечается наличие периостелиального кортекса у мелкой бедренной кости (32.3 % от максимального размера), содержащей первичную рыхло-волокнистую костную ткань, что свидетельствует о быстром росте на ранних стадиях онтогенеза. Преобладание в кортексе крупной бедренной кости (58.8 % от максимального размера) более плотной и упорядоченной параллельно-волокнистой ткани свидетельствует о замедлении темпов роста. Периостелиальный кортекс мелкой бедренной кости содержит продольно-ориентированные васкулярные каналы, в то время как бедро более крупной особи характеризуется наличием как продольных каналов, так и появлением поперечных радиальных сосудов в районе гребня аддуктора и формированием васкулярной сети ретикулярного типа в кортексе – следствие смены и усложнения ориентации сосудов в костном матриксе. Стоит отметить, что индекс RBT бедренной кости наименьшего размера на 4.5% больше, чем для бедренной кости наибольшего размера, что может указывать на изменение типа адаптации с возрастом от водного образа жизни в сторону полуводного. Компактность (CDI) бедренной кости с возрастом закономерно уменьшалась за счет резорбции внутренних частей кортекса, причем для мелкогабаритного экземпляра 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 особенности могут свидетельствовать скорее о водной адаптации *P. stuckenbergi*, как активно плавающего, нежели пассивного придонного хищника. Также скелетохронологические данные о количестве подсчитанных линий остановок роста (LAG's) числом до 15 у *P. stuckenbergi* кардинально меняют устоявшееся представление об индивидуальном возрасте, опровергая точку зрения о сотнях лет жизни *Archegosauroida* (Конжукова, 1964).

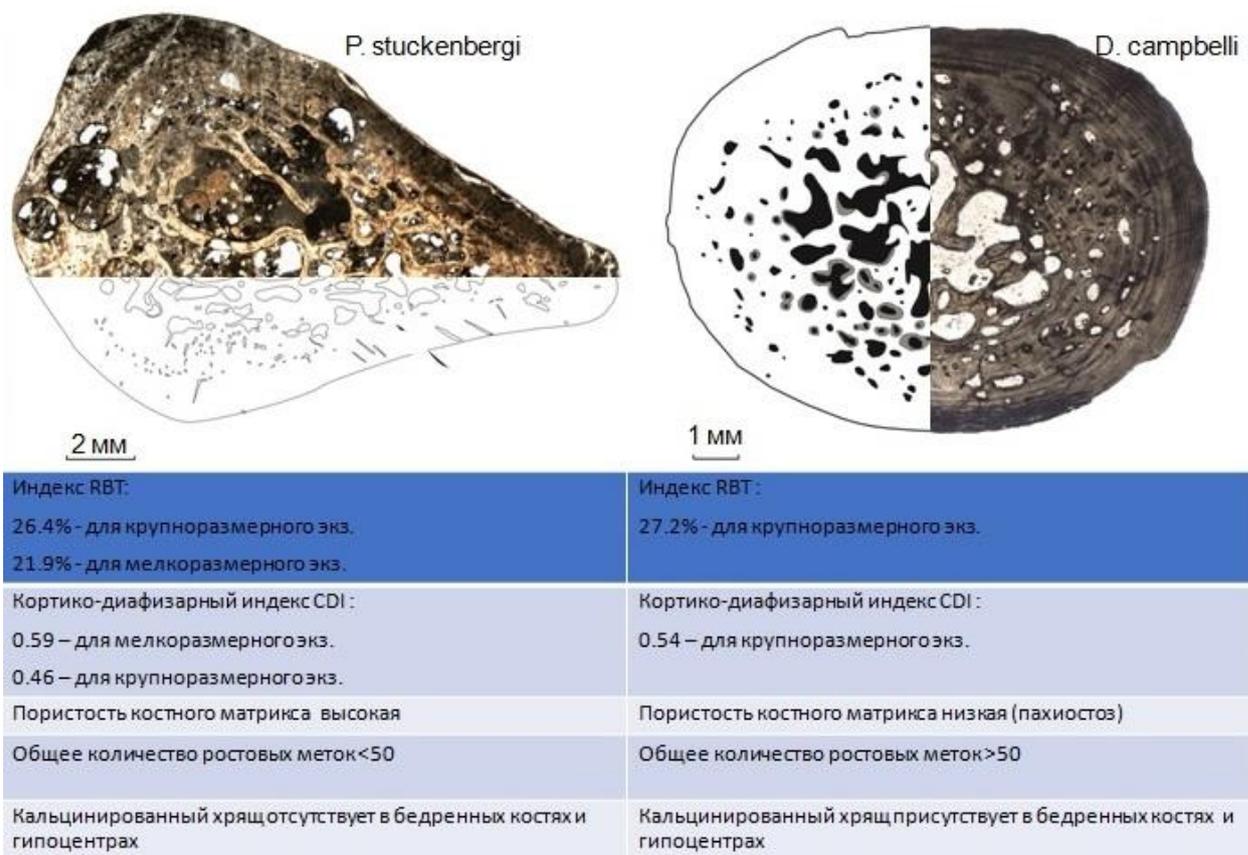


Рис. 6. Гистологическое сравнение разноразмерных *P. stuckenbergi* (срез бедренной кости в области диафиза; экз. ПИН №2255/3) и *D. campbelli* (срез бедренной кости в области диафиза; экз. ПИН №4818/1569).

ГЛАВА 7. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ PLATYOSAURUS

В главе рассматриваются палеоэкологические особенности *Platyosaurus*, которые были выявлены и уточнены на основании данных по морфологическому, палеогистологическому, копрологическому, литолого-фациальному и тафономическому анализам (Ульяхин, 2022). Судя по строению орбитальной области черепа, глаза *P. stuckenbergi* смотрели в переднебоковом направлении, что не типично для засадных хищников, тогда как у *P. watsoni* они были ориентированы больше вверх и для данного вида придонный образ жизни более вероятен. Гипоцентры *Platyosaurus* достаточно высокие и сильно искривленные, что указывает на водность либо полуводность (Carter et al., 2021). Длина передней конечности *P. stuckenbergi* по реконструкции скелета из местонахождения Белебей составляла 48% от длины позвоночного столба до крестцового отдела, длина задней конечности – 51%. Эти показатели очень близки к *Alligator mississippiensis*, у которого они равны 45% и 52% соответственно. Для другого архегозаврида *Archegosaurus decheni*, известного по цельносkeletalному материалу (Witzmann, Brainerd, 2017) рассматриваемые показатели равны 34% и 48%. Примечательно, что у наиболее водного среди прочих крокодилов, *Gavialis gangeticus*, эти показатели близки к *A. decheni* – 28% и 48%. Таз в большей степени состоял из хряща – лобковая и седалищная кости не окостеневали, в отличие от *Archegosaurus*, у которого не окостеневала только лобковая кость. Слабое развитие костей таза при довольно тонком верхнем отростке подвздошной кости, а также неокостеневающие суставные части плечевой и бедренной костей, свидетельствуют о плохой развитости конечностей и крепящейся к ним мускулатуры, по крайней мере, до стадии среднеразмерных особей.

Однако не исключена наземная локомоция *Platyoposaurus* подобно современным саламандрам и крокодилам с плохо окостеневающими суставными головками костей конечностей (Molnar, 2021). При этом плечевой пояс с высокой степенью оссификации был развит достаточно хорошо, как и его мускулатура по сравнению с другими *Temnospondyli*. Исходя из приведенного морфологического сравнения, характера оссификации с учетом палеогистологических особенностей, конечности *Platyoposaurus* выполняли опорно-локомоторную функцию в условиях спорадического пребывания в сухопутной обстановке, как это предполагается для *Archegosaurus* (Witzmann, Brainerd, 2017) с более короткими конечностями и хуже окостеневающими автоподиями и плечевым поясом, чем у *Platyoposaurus*.

Помимо морфологических, микроанатомических и палеогистологических данных, охарактеризованных в отдельной главе, для выяснения палеоэкологических особенностей учитывались копрологические данные при изучении копролитов, относимых к *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки (Кировская обл.) и встреченных совместно с его костными остатками. Уплотненные 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. Их отнесение к *Platyoposaurus* высоко вероятно. Основанием для данного утверждения является следующее: 1) в ориктокомплексе Шихово-Чирков преобладает гидробионтная фауна *P. watsoni* (65% от суммарного количество остатков тетрапод), на *Nyctiphretidae* приходится 22%, на *Leptorophidae* – 9%, на *Melosauridae* – 4%; 2) амфибионты *Nyctiphretidae* и гидробионты *Leptorophidae* были растительными-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 *Archegosauroidae*; 4) некоторые копролиты (экз. ПИН № 161/48) непосредственно связаны с остатками *P. watsoni*. Из определяемых непереваренных остатков в копроматрикс обнаружены чешуя и зубы *Palaeonisciformes* при отсутствии остатков прочих организмов, что не опровергает ихтиофагию *Platyoposaurus* по данным морфологии, в частности, характера озубления черепа и нижней челюсти, подтверждая большую зависимость от водных источников пищи. Микроструктурные особенности указывают на весьма незначительное бактериальное поражение копромассы в момент захоронения, а отсутствие следов транспортировки все вместе свидетельствуют о быстром захоронении и о прямой связи палеобиотопа *P. watsoni* с ориктокомплексом.

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 архегозавридами 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, 1981a), *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. 7, а). Так *P. stuckenbergi* характерны для речных и озерно-лагунных литофаций, *P. vjuschkovi* – речных, *P. rickardi* – озерно-лагунных, *P. watsoni* – лагунных и, возможно, озерно-лагунных

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 биотопов (рис. 7, б). *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 озерно-лагунных 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.

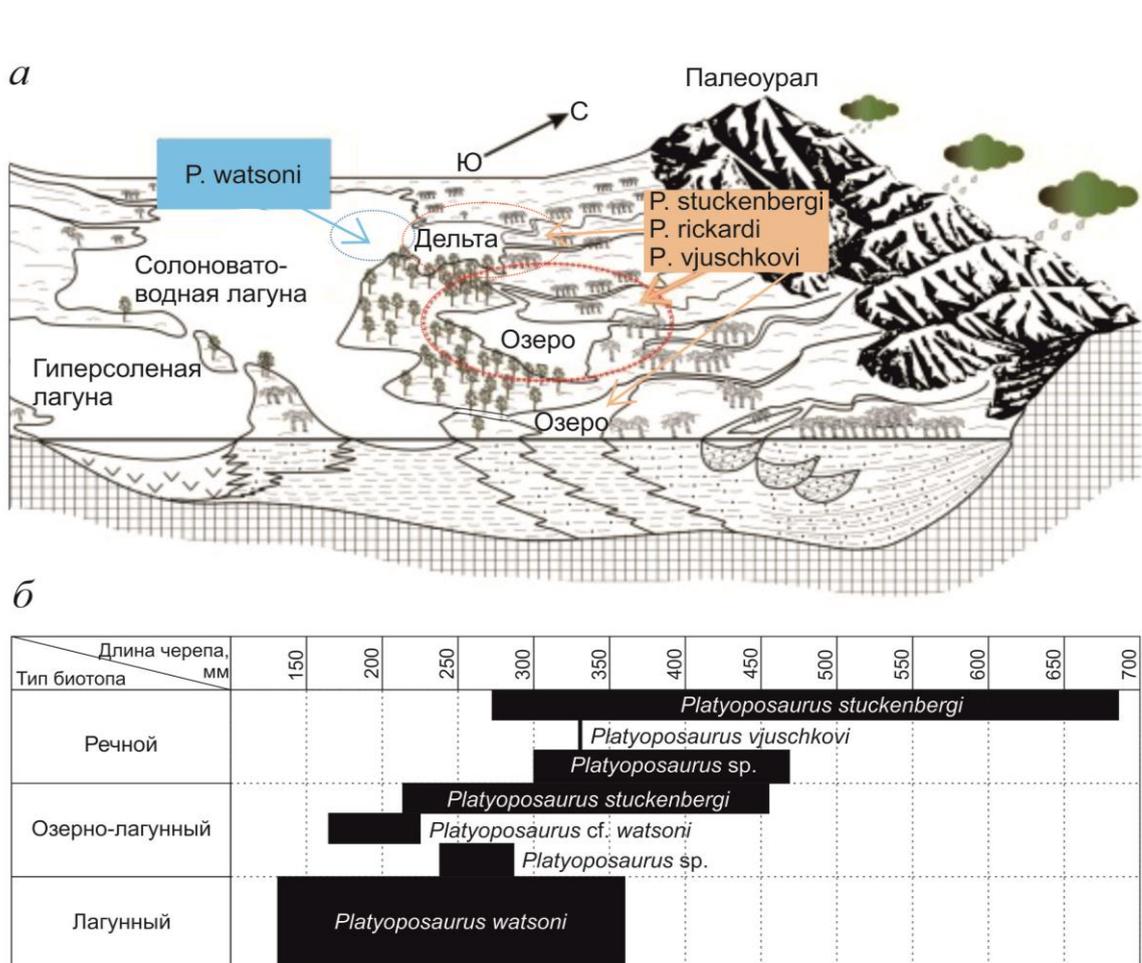


Рис. 7. Палеогеографическая реконструкция Восточно-Европейского плакката и основных палеобиотопов *Platyoposaurus* (а) и связь этих палеобиотопов с размерами тела (по реконструкции максимальной длины черепа) (б).

Наиболее конкурентными для *Platyoposaurus* в водном блоке хищных среднепермских тетрапод Восточной Европы были сопоставимые с ними по размеру *Melosauridae*. Так, остатки *Platyoposaurus* достоверно известны в 16 ориктокомплексах (местонахождения Каргалинских рудников объединены в один ориктокомплекс), а *Melosauridae* – в 18, причем только в 7 из них установлено их совместное нахождение. Наблюдаемая зависимость – если из местонахождения известно много остатков *Platyoposaurus*, то мало *Melosauridae*, и наоборот – может указывать на высокую конкуренцию этих *Archegosauroida* в пределах водных биотопов.

В фаунистических комплексах средней перми *Platyoposaurus* представляют гидробионтную группу экобиоморф среди тетрапод водного блока (Ивахненко, 2001). Реконструируя биоценотические связи, 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 темноспондиллов, а также взрослыми и молодыми растительноядными альгофагами *Leptorophidae*. Исходя из анализа непереваренных костных остатков, обнаруженных в копролитах *P. watsoni* из местонахождения Шихово-Чирки, этот вид однозначно питался рыбой. Вероятно, ихтиокомплексы, представленные в основном *Palaeonisciformes*, и выделенные в ориктокомплексах с *Platyoposaurus* можно учитывать при реконструкции биоценотических связей.

Исходя из суммарных по всем направлениям исследования палеоэкологических особенностей *Platyoposaurus* учетом результатов палеоэкологической матрицы для не ювенильных *Platyoposaurus* из 37 выбранных признаков: 31 приходится на водный тип экологической адаптации, 34 – полуводный, 9 – наземный. Таким образом, для рассматриваемой формы более характерен полуводный тип экологической адаптации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования удалось установить, что диапазон варибельности по числу вариаций того или иного морфологического признака для разноразмерных черепов *P. watsoni* может значительно различаться (до шести) и в большей степени характерен для орбитальной области: форма орбит и топография контактов покровных элементов, формирующих орбиту. Число вариаций признаков для соразмерных черепов (до четырех) также находит различия и в большей степени характерно для вздутий на чешуйчатой кости и озубления эктоптеригоида неба. Степень варибельности 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 варибельности 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 ряд возрастных различий в строении костного матрикса. В частности, подсчет линий остановок роста (LAG's) 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 мелкоразмерных экземпляров указывает на неестественно раннюю, по сравнению с другими водными, полуводными и даже наземными Temnospondyli, оссификацию. Строение костного матрикса исследованных элементов скелета *P. stuckenbergi* заметно отличается от неотенического постоянноводного *D. campbelli*, как засадного придонного хищника. Для *Platyosaurus* 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 *Platyosaurus*, так и Archegosauroida в целом. Удалось установить, что *Platyosaurus* были активно плавающими и специализированными рыбающими 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, *Platyosaurus* часто занимали палеобиотопы переходных между морским бассейном и континентом зон с характерными озерно-лагунными водоемами с переменным режимом. При этом для *Platyosaurus* 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 ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности

1.6.2. – «Палеонтология и стратиграфия»

1. **Ульяхин А.В.** Изменчивость покровных элементов плечевого пояса *Platyosaurus* (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).
2. **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).
3. **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).

4. **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).
5. *Naugolnykh S.V., Ivanov A.V., Uliakhin A.V., Novikov I.V.* Paleoeological 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).

Иные публикации

6. **Ульяхин А.В.** Об образе жизни пермского *Platyoposaurus* // *Природа*. 2022. №1. С.39-50. RSCI (1,5 п.л., личный вклад – 100%, импакт-фактор РИНЦ – 0,218).
7. *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%).
8. *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%).
9. *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%).

Тезисы докладов

10. **Uliakhin A.V.** Paleoeological characteristics of *Platyoposaurus* (Amphibia, Temnospondyli) from the Middle Permian of Eastern Europe // XIX Annual Conference of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Benevento/Pietraroja, Italy, 27th June-2nd July 2022. Тезисы докладов. Benevento. 2022. С. 206.
11. **Ульяхин А.В.** Литофации костеносных отложений с фауной *Platyoposaurus* (Amphibia, Temnospondyli) средней перми Восточной Европы // XI Всероссийская географическая научно-практическая конференция с международным участием

- «Трёшниковские чтения-2022», 14-15 апреля 2022 г. Тезисы докладов. Ульяновск. 2022. С. 285-286.
12. **Ульяхин А.В.**, Скучас П.П., Сабуров П.Г. Возрастная изменчивость по гистологическим данным *Platyosaurus stuckenbergi* (Temnospondyli, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // LXVII сессия палеонтологического общества. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. 2021. С. 137.
 13. **Ульяхин А.В.** Палеоэкологические особенности архегозавридных *Platyosaurus* (Amphibia, Temnospondyli) из средней перми Восточной Европы // Семнадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов. Москва, 18 – 20 октября 2021 г. Тезисы докладов. Москва. 2021. С. 34.
 14. **Ульяхин А.В.** Изменчивость морфометрических параметров черепа у *Platyosaurus* (Temnospondyli, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // Палеострат-2020. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 27 – 29 января 2020 г. Тезисы докладов. Под ред. А.С. Алексеева. Москва. 2020. С. 57 – 58.
 15. **Ульяхин А.В.** Изменчивость покровных элементов плечевого пояса *Platyosaurus* (Temnospondyli, Archegosauridae) из средней перми Восточной Европы // Материалы XXVII Международной научной конференции «Ломоносов-2020». Тезисы докладов. Москва. 2020.
 16. **Ульяхин А.В.**, Скучас П.П., Сабуров П.Г. Гистология *Dvinosaurus campbelli* (Temnospondyli, Dvinosauria) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область // LXVI сессия палеонтологического общества. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. 2020. С. 278-279.
 17. **Ульяхин А.В.** Морфологические особенности и изменчивость *Dvinosaurus campbelli* Gubin, 2004 (Amphibia: Temnospondyli) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область // Шестнадцатая Всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов «Современная палеонтология: классические и новейшие методы» (14-16 октября 2019 г.). Москва, 14-16 октября 2019 г. Тезисы докладов. Москва. 2019. С. 24-25.
 18. *Boyarinova E.I., Golubev V.K., Uliakhin A.V.* On the lifestyle of the Late Permian *Dvinosaurus* (Amphibia, Temnospondyli) from the East European Platform // Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2019. Казань, 24-28 сентября 2019 г. Тезисы докладов. Казань. 2019. С. 56-57.