

УДК 567.953:551.736.3(470.57)

ДРЕВНЕЙШИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ DVINOSAURUS (TEMNOSPONDYLI, DVINOSAURIA) ИЗ СУНДЫРСКОГО ФАУНИСТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА ПЕРМСКИХ ТЕТРАПОД ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2024 г. А. В. Ульяхин^{а, *}, В. К. Голубев^{а, **}

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: ulyakhin@paleo.ru

**e-mail: vg@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

После доработки 15.11.2023 г.

Принята к публикации 15.11.2023 г.

Из реперного местонахождения сундырского фаунистического комплекса тетрапод Восточной Европы Сундырь-1 (верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, тетраподная зона *Suchonica vladimiri*) на основе многочисленного костного материала описан древнейший вид рода *Dvinosaurus* Amalitzky, 1921 – *D. gubini* sp. nov. От других представителей рода новый вид отличают меньший размер; наиболее узкий череп; короткая и широкая скуловая кость; тело парасфеноида с более широким основанием мечевидного отростка, слившееся с хорошо окостеневшим базисфеноидом; сильно изогнутая зубная кость с отходящим с лабиальной стороны симфиза вниз хорошо выраженным симфизным гребнем и, в нескольких случаях, с одинарным симфизным клыком; большой угол (135° – 152°) между ключичной пластиной и дорсальным отростком ключицы; узкие площадки налегания на ключицы на вентральной поверхности межключицы; узкий медиальный надмышцелок плечевой кости. Мелкий размер, суженность черепа, наличие одинарного симфизного клыка и строение гипоцентров сближают новую форму с базальными *Dvinosauria*, в частности, с предковыми *Trimerorhachidae*.

Ключевые слова: верхняя пермь, северодвинский ярус, *Dvinosaurus*, *Dvinosauria*, *Temnospondyli*, сундырский фаунистический комплекс, Марий Эл, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X24020094, EDN: FGVNFI

ВВЕДЕНИЕ

Амфибии рода *Dvinosaurus* – среднеразмерные (длина черепа до 27 см) неотенические постоянноводные темноспондилы, для которых было характерно жаберное дыхание на протяжении всей жизни (Bystrow, 1938; Шишкин, 1973; Schoch, Witzmann, 2011). Двинозавры были широко распространены в водных сообществах тетрапод поздней перми Восточной Европы, являясь единственными представителями темноспондилов в териодонтовом суперкомплексе (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Ивахненко, 2001; Сенников, Голубев, 2017).

В современном понимании двинозавры являются поздними тримерорахидами с сохранением довольно примитивной морфологии, выраженной в контакте vomer-palatinum и наличии слезной кости, ограниченной орбитой и ноздрей

(Шишкин, 2011). В настоящее время семейство *Dvinosauridae* с единственным в его составе родом *Dvinosaurus* чаще всего относят к *Dvinosauria*, которым синонимичны *Trimerorhachomorpha* (Шишкин, 2011). *Dvinosauria* известны из верхнепалеозойских отложений Европейской России, США, Бразилии, Гренландии, Германии, Франции и ЮАР. Эта группа, помимо *Dvinosauridae*, включает в себя *Trimerorhachidae*, *Eobrachyopidae* (= *Saurerpetontidae*) и *Tupilakosauridae* (Yates, Warren, 2000; Milner, Sequeira, 2004; Englehorn et al., 2008). Возможный базальный представитель *Dvinosauria* происходит из визейских отложений нижнего карбона Германии (Werneburg et al., 2019). Наиболее же достоверным древнейшим представителем группы является эобрахиопид *Erpetosaurus* из среднего карбона США (Milner, Sequeira, 2011). Позднейшие *Dvinosauria* – *Batrachosuchoides* – известны

из нижнетриасовых отложений Европейской России (Shishkin et al., 2023).

Первые ископаемые остатки *Dvinosaurus* обнаружил В.П. Амалицкий в ходе масштабных палеонтологических раскопок местонахождения Соколки на р. Малая Северная Двина в Вологодской губернии в 1899–1914 гг. (Амалицкий, 1901; Нелихов, 2020). На основе соколковского материала Амалицкий (1921) выделил три вида: *Dvinosaurus primus*, *D. secundus* и *D. tertius*. В 1924 г. П.П. Сушкин переописал материал из Северодвинской коллекции Амалицкого, дав наиболее полную на тот момент морфологическую характеристику *Dvinosaurus* (Sushkin, 1936). Сушкин считал валидными виды *D. primus* и *D. secundus*, а *D. tertius* рассматривал в качестве младшего синонима *D. secundus*. Статья Сушкина была опубликована только в 1936 г., через 12 лет после написания, однако рукопись статьи была известна И.А. Ефремову, который, опираясь на нее, делает заключение о происхождении и родственных связях *Dvinosaurus* с другими группами темноспондилов (Ефремов, 1932). По мнению Ефремова, в Соколках присутствует только один вид двинозавров, для которого признается валидным название *D. primus*, а названия *D. secundus* и *D. tertius* рассматриваются в качестве его младших синонимов. Аналогичного мнения будут придерживаться все последующие исследователи. В 1938 г. А.П. Быстров детально описывает морфологию черепа и посткраниального скелета *Dvinosaurus*, а также касается вопросов гистологии, сопровождая свою работу многочисленными графическими изображениями и реконструкциями не только скелета, но и мягких тканей, в частности, анатомии жаберного аппарата (Bystrow, 1938). В 1968 г. М.А. Шишкин выделяет два новых вида двинозавров: *D. egregius* и *D. purlensis* (Каландадзе и др., 1968). В 1973 г. выходит монография Шишкина “Морфология древних земноводных ...”, в которой обобщаются все данные, накопленные за многие годы изучения *Dvinosaurus*, рассматривается морфология черепа и нижней челюсти и, в т.ч., нервной и артериальной систем (Шишкин, 1973). В работе также делаются выводы об особенностях онтогенетического развития и краниального морфогенеза. Не остаются без внимания вопросы филогении, морфологии и систематики брахиоподов. В последующие годы, за исключением описания нового вида *D. campbelli* из местонахождения Гороховец во Владимирской обл. (Губин, 2004), не опубликовано ни одной крупной научной работы, посвященной двинозаврам Восточной Европы.

Остатки *Dvinosaurus* на сегодня достоверно обнаружены в 48 местонахождениях поздне-северодвинского и вятского возраста (рис. 1). Типовой вид *D. primus* известен из верхнепутятинского подгоризонта северодвинского яруса и быковского и нефедовского горизонтов вятского яруса Архангельской, Вологодской, Кировской, Оренбургской областей, Республик Чувашия и Татарстан (Шишкин, 1973; Ивахненко и др., 1997). *D. campbelli* из местонахождения Гороховец характеризует верхнюю часть нефедовского горизонта (магнитозона n_2RnP) (Сенников и др., 2003; Губин, 2004; Миних и др., 2015; Фетисова и др., 2022). Наиболее поздние представители *Dvinosaurus* известны из терминальной перми (жуковский горизонт, верхневятский подъярус): *D. egregius* из местонахождений Вязники-1, Вязники-2, Быковка, Соковка и Металлист окрестностей г. Вязники Владимирской обл. (Шишкин, 1973; Ивахненко и др., 1997; Вьюшков, 2018; Шишкин и др., 2018) и *D. purlensis* из местонахождения Пурлы-2 Нижегородской обл. (Каландадзе и др., 1968; Ивахненко и др., 1997; Губин, 2004; Уляхин, 2018a).

Dvinosaurus является характерным элементом позднепермского териодонтового суперкомплекса тетрапод Восточной Европы (Сенников, Голубев, 2017). В более древних комплексах среднепермской диноцефаловой фауны – голошерминском, очерском и ишеевском – двинозавры неизвестны. В этих комплексах темноспондилы представлены разнообразными диссорофоидами и архегозавроидами (Ивахненко и др., 1997). Присутствие двинозавров было одной из особенностей териодонтового суперкомплекса, отличавшей его от диноцефалового суперкомплекса (Голубев, 2000). Ситуация изменилась в 2010 г. с открытием сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы (Буланов, Голубев, 2011; Голубев и др., 2011a, 2011b, 2015; Голубев, Буланов, 2018). Данный комплекс характеризует завершающую, кризисную стадию развития диноцефаловой фауны Восточной Европы и является переходным между диноцефаловыми и териодонтовыми суперкомплексами. Реперное местонахождение комплекса Сундырь-1 располагается в нижнепутятинском подгоризонте верхнесеверодвинского подъяруса (Голубев и др., 2015; Голубев, Буланов, 2018). В данном местонахождении вместе с остатками разнообразных рептилиоморфных амфибий и зверообразных рептилий были также обнаружены краниальные и посткраниальные кости мелкоразмерных двинозавров (Голубев, Буланов, 2018). Таким образом, сундырские

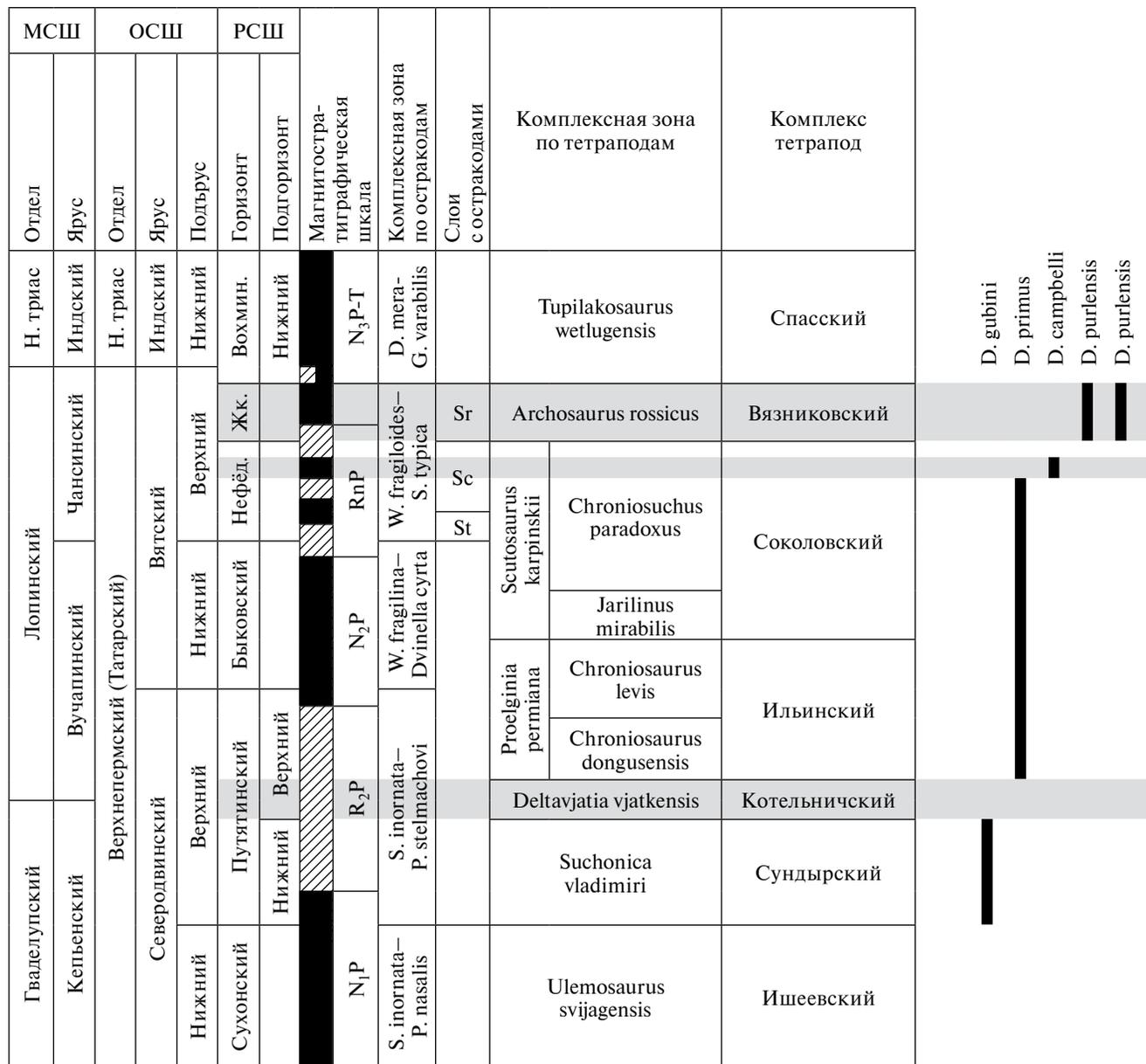


Рис. 1. Стратиграфическое распространение представителей рода *Dvinosaurus* в верхнепермских отложениях Восточной Европы. Сокращения: Вохмин. – Вохминский, Жк. – Жуковский, МСШ – Международная стратиграфическая шкала, Н. триас – Нижнетриасовый, Нефед. – Нефедовский, ОСШ – Общая стратиграфическая шкала России, РСШ – Региональная стратиграфическая шкала, *D. mera*–*G. variabilis* – *Darwinula mera*–*Gerdalia variabilis*; *S. inornata*–*P. nasalis* – *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella nasalis*; *S. inornata*–*P. stelmachovi* – *Suchonellina inornata*–*Prasuchonella stelmachovi*; St – *Suchonella typica*; Sc – *Suchonella clivosa*; Sr – *Suchonella rykovi*; *W. fragilina*–*Dvinella cyrta* – *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta*; *W. fragiloides*–*S. typica* – *Wjatkellina fragiloides*–*Suchonella typica*.

находки являются остатками древнейшего представителя рода *Dvinosaurus*. Благодаря раскопкам 2009–2018 гг. из местонахождения Сундырь-1 собрана значительная коллекция ископаемых остатков двинозавров, которая позволяет провести детальное сравнение сундырской формы с известными видами двинозавров и выделить комплекс признаков, позволяющий рассматри-

вать ее в качестве нового вида. При этом размерная выборка остатков сундырского двинозавра, принадлежащих особям с реконструированной длиной черепа от 25 до 130 мм, является одной из самых представительных по сравнению с другими видами, что дает возможность впервые получить сведения о ранних стадиях онтогенеза этих темноспондилных амфибий.

МАТЕРИАЛ

Весь материал по новому двинозавру происходит из местонахождения Сундырь-1. Местонахождение расположено на правом берегу р. Волга (южный берег Чебоксарского водохранилища) непосредственно ниже устья р. Сундырь, в Горномарийском р-не Республики Марий Эл (рис. 2, а) (Голубев и др., 2015). В настоящее время здесь обнажается 35-метровая толща верхнепермских (татарских) образований (рис. 2, б, в). Разрез сложен пестроцветными глинами с прослоями мергелей, известняков, песков и песчаников. Песчаные отложения формируют четыре пачки. Местонахождение Сундырь-1 приурочено к кровле нижней песчаной пачки (слой 2) и к нижней части перекрывающей ее глинистой пачки (слои 3–5 и нижняя часть слоя 6) (рис. 2, б, г). Кроме остатков тетрапод, здесь обнаружены остатки рыб, двустворчатых моллюсков, гастропод, остракод, конхострак, растений, а также копролиты. По биостратиграфическим данным, местонахождение располагается в нижней части верхнесеверодвинского подъяруса, в нижнепутятинском подгоризонте (Голубев, Буланов, 2018).

Остатки двинозавров происходят из слоев 2, 4 и 5 (рис. 2, б, г). В слое 2, представленном коричневым, желтовато-коричневым и серым, кослоистым, мелкозернистым, полимиктовым песчаником и конгломератом линзовидного залегания с глинистой галькой, отмечается максимальная концентрация остатков тетрапод, в т.ч. двинозавров. Песчаники и конгломераты рассматриваемого слоя являются русловыми, сформированными в мелководной зоне с выраженным непостоянством интенсивности течения. Гораздо меньшее количество остатков двинозавров происходит из слоев 4 и 5, имеющих, вероятно, старичный генезис. Слой 4 сложен серой глиной, местами с пятнами (размером в первые см, до 30 см) серо-красноватого и серо-розового цвета, массивной, с очень слабым битуминозным запахом, с обугленным растительным детритом, с единичной глинистой галькой красно-кирпичного цвета. Слой 5 представлен глиной серо-коричневой с горизонтальными серыми песчаными линзовидными прослоями, с единичной глинистой галькой серо-бежевого цвета.

Изученная коллекция остатков двинозавров хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН, Москва), № 5388. Коллекция представлена исключительно изолированными костями в количестве

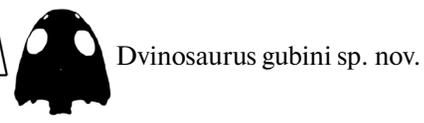
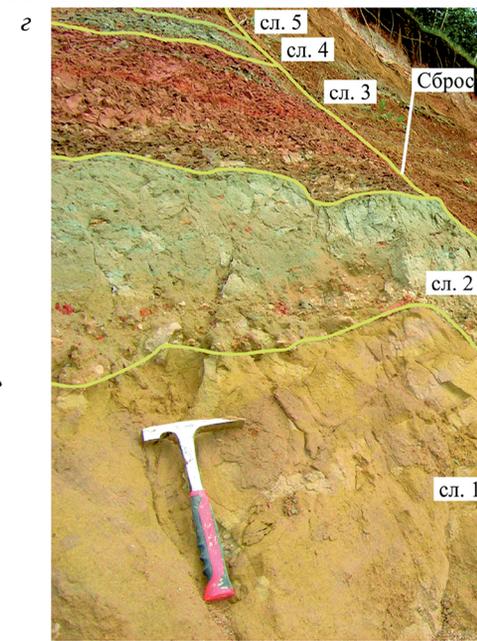
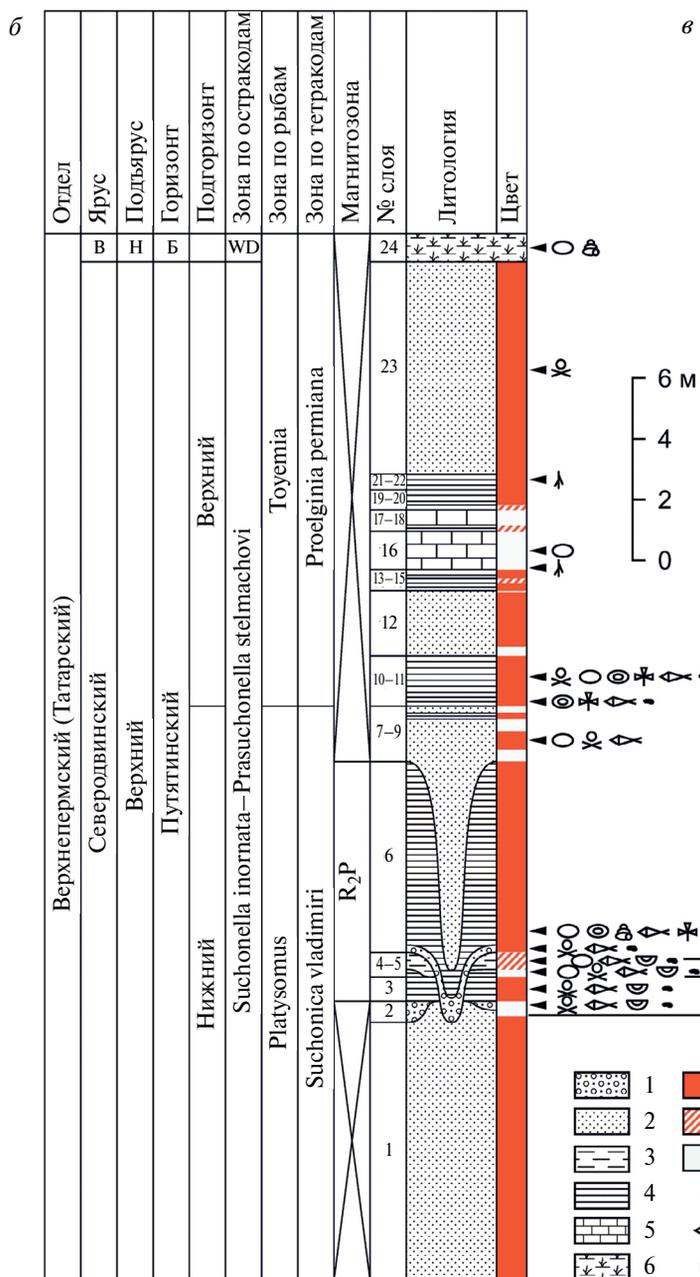
222 экз. разной степени сохранности: от слабоокатаных до неокатанных, как целых, так и фрагментарных костей. 101 экз. — кости черепа, среди которых присутствуют покровные элементы (praemaxillare, maxillare, nasale, lacrimale, frontale, postfrontale, postorbitale, jugale, parietale, supratemporale, squamosum, quadratojugale), кости основания черепа (parasphenoideum с basisphenoideum, exoccipitale) и небного комплекса (vomer, transversum); 43 экз. — зубные кости (dentale) нижней челюсти; 78 экз. — кости посткрания (intercentrum, pleurocentrum, clavicula, interclavicula, humerus, ilium). Изученные элементы скелета относятся к широкому размерному диапазону и принадлежат особям с реконструируемой длиной черепа от 25 до 130 мм.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для оценки и сопоставления по размеру изолированных краниальных и посткраниальных костей, относимых к новому виду *Dvinosaurus*, для каждой кости реконструировалась сагиттальная длина черепа (от переднего конца praemaxillare до затылочного края postparietale) особи, которой принадлежала данная кость. Расчет сагиттальной длины черепа осуществлялся на основе размерных параметров костей единственного и относительно полного скелета *D. primus* из местонахождения Соколки (экз. ПИН, № 2005/41). Полученные результаты являются приблизительными, т.к. при расчетах мы не учитывали межвидовые различия в пропорциях скелета и онтогенетическую аллометрию ввиду отсутствия необходимых для этого данных.

В работе учитывались следующие морфологические параметры (рис. 3): угол отогнутости скулового отдела черепа (угол между покровной плоскостью squamosum и плоскостью ее шовной области, Y_s), угол тыльного наклона дорсального отростка ключицы (угол между ключичной пластиной и ее дорсальным отростком, Y_t), угол схождения боковых сторон медиального надмышцелка humerus (Y_{dh}), энтэпикондилярный угол (угол между плоскостью медиального надмышцелка и эктэпикондилярным гребнем humerus, Y_{en}), угол скрученности плечевой кости (угол между средними линиями проксимального и дистального концов humerus, Y_{hr}), угол наклона верхнего отростка ilium (Y_{il}), угол между боковыми сторонами расширенного основания ilium (Y_{li}).

Также использовались следующие морфометрические индексы: отношения длины черепа



- 1 [Pattern]
- 2 [Pattern]
- 3 [Pattern]
- 4 [Pattern]
- 5 [Pattern]
- 6 [Pattern]
- 7 [Color]
- 8 [Color]
- 9 [Color]
- 10 [Symbol]
- 11 [Symbol]
- 12 [Symbol]
- 13 [Symbol]
- 14 [Symbol]
- 15 [Symbol]
- 16 [Symbol]
- 17 [Symbol]
- 18 [Symbol]

Рис. 2. Местонахождение пермских тетрапод Сундырь-1, Республика Марий Эл: *a* – географическое положение; *б* – сводный геологический разрез с указанием стратиграфических уровней обнаружения остатков двинозавров; *в* – общий вид местонахождения; *г* – нижняя часть разреза с костеносными слоями 2, 3 и 4. Обозначения: 1 – песчаник с гравием и галькой; 2 – песчаник; 3 – алевролит глинистый; 4 – глина; 5 – известняк; 6 – осыпь; 7–9 – преобладающая окраска пород: 7 – красноцветная, 8 – пестроцветная, 9 – сероцветная; 10–18 – ископаемые остатки: 10 – тетрапод, 11 – рыб, 12 – надземных частей высших растений, 13 – корней растений, 14 – двустворчатых моллюсков, 15 – гастропод, 16 – остракод, 17 – конхострак, 18 – копролиты. Сокращения: Б – Быковский, В – Вятский, Н – Нижний, WD – *Wjatcellina fragilina* – *Dvinella cyrta*.

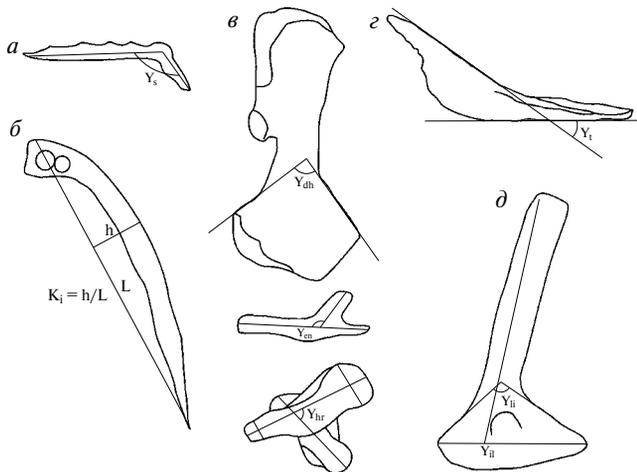


Рис. 3. Измеряемые морфометрические параметры костей скелета *Dvinosaurus gubini* sp. nov.: *a* – squamosum, *б* – dentale, *в* – humerus, *г* – clavícula, *д* – ilium. Обозначения: см. в тексте.

от переднего конца praemaxillare до затылочного края postparietale к максимальной ширине черепа (Kc), отношение длины орбиты по оси черепа к длине черепа ($Ko1$), отношение расстояния между задним краем орбит и передним концом черепа к длине черепа по сагиттальной линии ($Ko2$), отношение ширины parietale к его длине (Kp), отношение ширины supratemporale к его длине (Ks), отношение ширины frontale к его длине (Kf), отношение ширины vomer к его длине (Kv), изгиб dentale (Ki), равный отношению максимальной высоты от хорды до линии изгиба лабиального края челюстной ветви к длине самой хорды, исходящей из точки на внешнем крае симфиза (рис. 3, *б*), отношение длины гипоцентра к его ширине (Khc), отношение длины плевроцентра к его высоте ($Kpc1$), отношение максимальной толщины плевроцентра у его основания к его высоте ($Kpc2$), отношение длины humerus к ширине его диафиза ($Kh1$), отношение высоты эктэпикондиллярного гребня к длине humerus ($Kh2$).

Фотосъемка материала осуществлялась с помощью цифровых фотокамер Nikon D800 и Canon EOS 77D. Обработка всех полученных

изображений происходила с применением программного обеспечения CorelDRAW.

Терминология и измеряемые параметры с их графическим обозначением заимствованы из работ М.А. Шишкина (1973, 1987), В.Б. Никитина (1995), Ю.М. Губина (2004) и А.В. Ульяхина (2019, 2021, 2023).

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД TEMNOSPONDYLI

ПОДОТРЯД DVINOSAURIA

НАДСЕМЕЙСТВО DVINOSAUROIDEA
AMALITZKY, 1921

СЕМЕЙСТВО DVINOSAURIDAE AMALITZKY, 1921

Род *Dvinosaurus* Amalitzky, 1921

Dvinosaurus gubini Uliakhin et Golubev, sp. nov.

Табл. VIII, фиг. 1–12; табл. IX, фиг. 1–8

Melosauridae gen. indet.: Kurkin, 2010, с. 56.

Dvinosaurus (?) sp.: Голубев и др., 2011а, с. 31.

Dvinosaurus sp.: Буланов, Голубев, 2011, с. 50, табл. I, фиг. 10–12; Голубев и др., 2011б, с. 299; Голубев, Сенников, 2011, с. 15; Голубев и др., 2015, с. 50.

Dvinosaurus cf. *primus*: Голубев, Буланов, 2018, с. 56, табл. VI, фиг. 12–15.

Dvinosaurus aff. *primus*: Сучкова, Голубев, 2019, с. 88.

Название вида – в честь специалиста по пермским темноспондильным амфибиям Юрия Михайловича Губина (1950–2018).

Голотип – ПИН, № 5388/445, правое dentale; Россия, Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, нижнепутятинский подгоризонт, зона *Suchonica vladimiri*.

Описание (рис. 4–7). Реконструируемая длина черепа по наиболее крупным остаткам parasphenoideum (экз. ПИН, № 5388/450) не превышала 130 мм. Реконструкция формы черепа (рис. 4, 5) по набору покровных элементов с учетом пропорций, в частности, parietale (Kp – 0.38–0.52), frontale (Kf – 0.36–0.51), а также из-

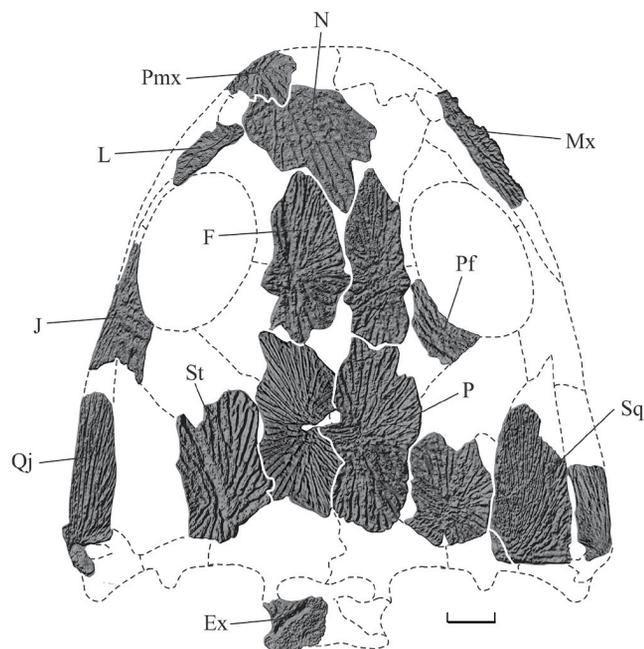


Рис. 4. *Dvinosaurus gubini* sp. nov., череп с дорсальной стороны, реконструкция по экз. ПИН, №№ 5388/4, 21, 47, 203, 324, 389, 394, 402, 406, 451–453, 457, 470, 471, 481. Обозначения: Ex – exoccipitale, F – frontale, J – jugale, L – lacrimale, Mx – maxillare, N – nasale, P – parietale, Pf – postfrontale, Pmx – praemaxillare, Qj – quadratojugale, Sq – squamosum, St – supratemporale. Длина масштабной линейки 10 мм.

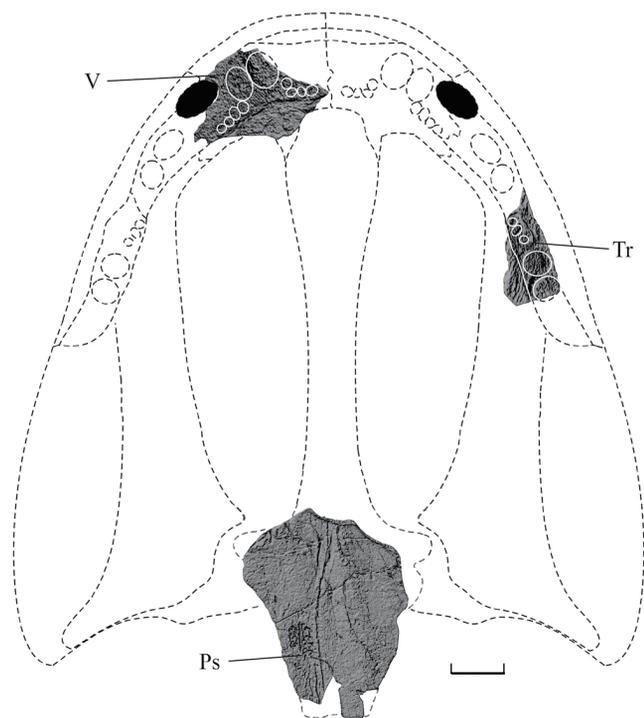


Рис. 5. *Dvinosaurus gubini* sp. nov., череп с вентральной стороны, реконструкция по экз. ПИН, №№ 5388/450, 456, 490. Обозначения: Ps – parasphenoideum, Tr – transversum, V – vomer. Длина масштабной линейки 10 мм.

гибу dentale ($Ki = 0.118-0.18$) позволяет установить индекс расширения черепа (Kc), равный $0.95-0.98$. Угол отогнутости скулового отдела по отношению к дорсальной части черепной крышки составляет 135° . Угол рассчитан по squamosum (экз. ПИН, № 5388/203), благодаря сохранившемуся шовному выступу.

Орбиты достаточно крупные ($Ko1 = 0.32$), их задний край находится на середине общей длины ($Ko2 = 0.55$). Пинеальное отверстие миниатюрное, на дорсальной поверхности без валика, расположено в передней половине parietale ближе к середине шва между правой и левой костями; его стенки высокие; боковые вертикальны, передняя и задняя более пологие.

Радиальная покровная скульптура, характерная для базальных четвероногих (Witzmann et al., 2010), и система каналов боковой линии сопоставимы с остальными двинозаврами (Bystrow, 1938; Губин, 2004). Гребни могут быть осложнены ячейками в центре окостенения, а также бугорками – как в центре окостенения, так и в крайних частях кости (табл. VIII, фиг. 2, 4).

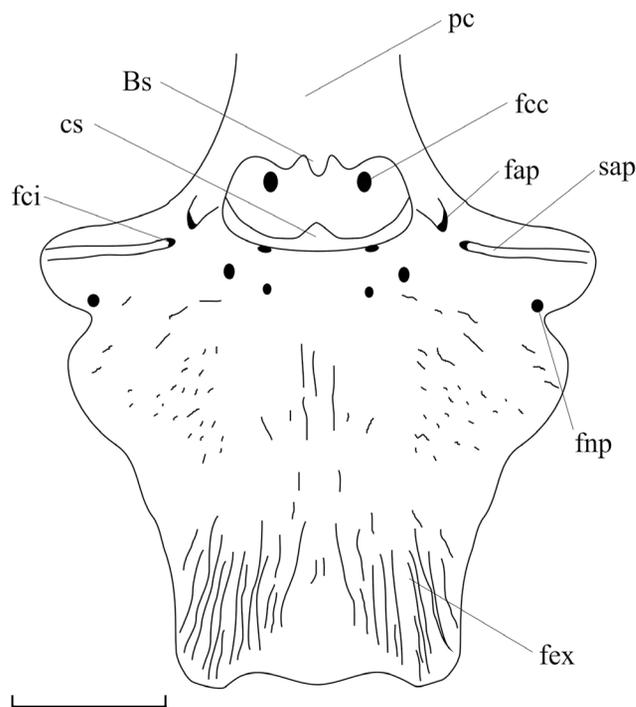


Рис. 6. *Dvinosaurus gubini* sp. nov., parasphenoideum с дорсальной стороны, реконструкция по экз. ПИН, №№ 5388/388, 391, 450. Обозначения: Bs – basisphenoideum, cs – crista sellaris, fap – foramen arteria palatina, fcc – foramen arteria carotis cerebialis, fci – foramen arteria carotis interna, fex – facies exoccipitalis, fnp – foramen nervus palatinus VII, pc – processus cultriformis, sap – sulcus arteria palatina. Длина масштабной линейки 10 мм.

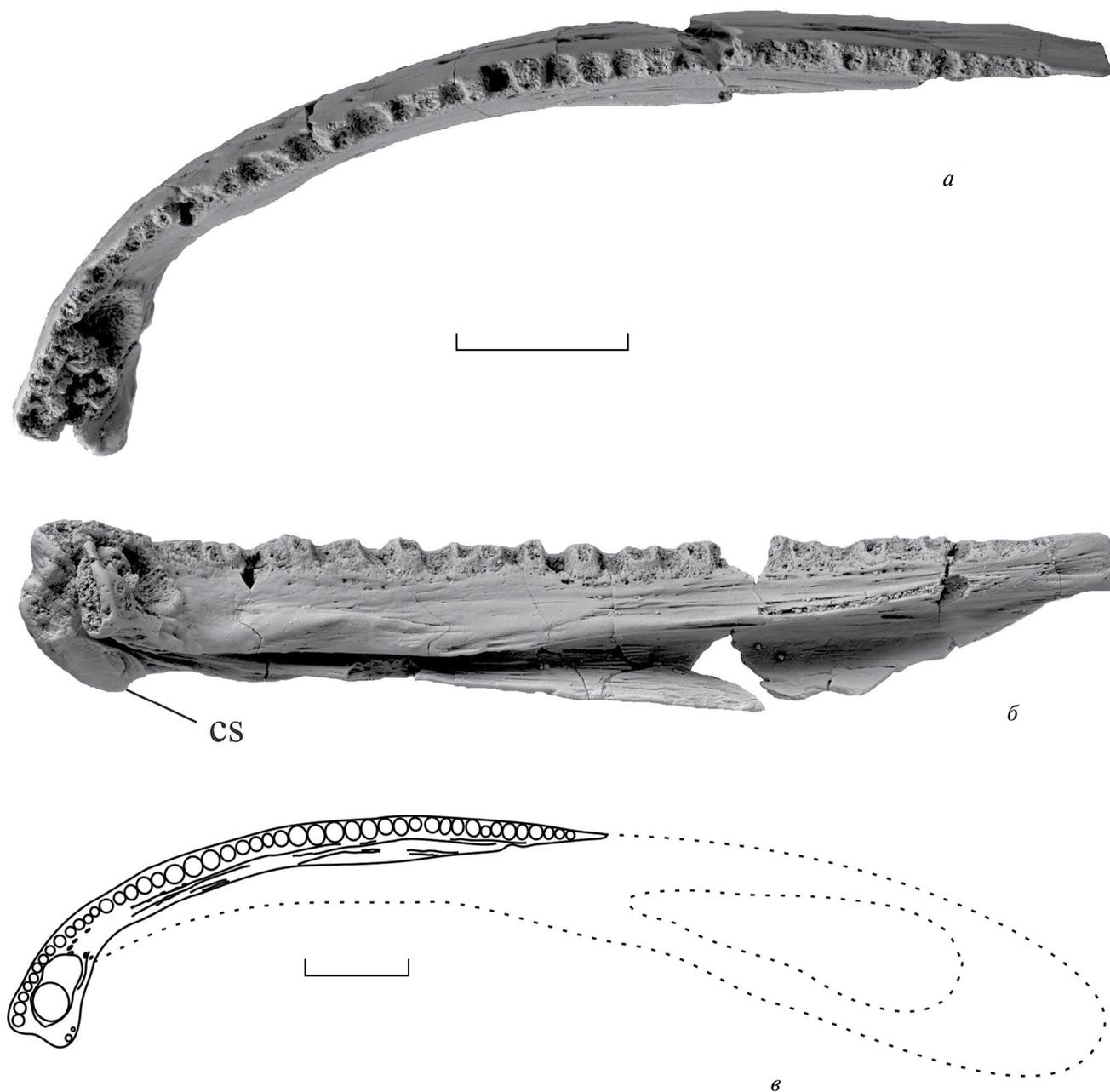


Рис. 7. *Dvinosaurus gubini* sp. nov., голотип ПИН, № 5388/445, правое dentale: *a* – сверху, *б* – с лингвальной стороны, *в* – реконструкция правой ветви нижней челюсти по голотипу № 5388/445, вид сверху. Обозначения: *cs* – *crista symphysis*. Длина масштабной линейки 10 мм.

Frontale без выраженного орбитотемпорального гребня (табл. VIII, фиг. 6). На вентральной стороне несет небольшого размера *foramen supraorbitale* для *ramus ophthalmicus superficialis VII*.

Parietale (табл. VIII, фиг. 2) значительно вытянуто вдоль продольной оси. На вентральной стороне отмечаются два входных отверстия питающих сосудов (экз. ПИН, №№ 5388/21, 390): одно на уровне пинеального отверстия в средней части кости, другое – ближе к заднему краю

приблизительно на середине, с отходящим в направлении затылка коротким желобком практически вдоль осевой линии черепа (экз. ПИН, № 5388/21) или же под углом, ориентированным наружу (экз. ПИН, № 5388/390). Вдоль латерального края хорошо развит узкий гребень *crista infraorbitalis* (экз. ПИН, № 5388/390). *Parietale* довольно широко подстилалось *postparietale*.

Jugale (табл. VIII, фиг. 5) широкое и короткое, с развитым массивным крыловидным отростком

(processus alaris), с хорошо выраженными отверстиями для нервов и сосудов.

Squamosum (табл. VIII, фиг. 3) имеет довольно широкую площадку для сочленения с tabulare (экз. ПИН, № 5388/203).

На вентральной стороне supratemporale (табл. VIII, фиг. 4) имеются отверстия у затылочного края, расположенные на 1/3 ширины кости (экз. ПИН, №№ 5388/392, 324, 451, 492).

Quadratojugale (экз. ПИН, № 5388/47) (табл. VIII, фиг. 1), а также кости преорбитального отдела, включающие lacrimale (экз. ПИН, № 5388/452) (табл. VIII, фиг. 7), nasale (экз. ПИН, № 5388/481), postfrontale (экз. ПИН, № 5388/453), praemaxillare (экз. ПИН, № 5388/406) (табл. VIII, фиг. 9) и maxillare (экз. ПИН, №№ 5388/294, 400, 410) (табл. VIII, фиг. 8) заметных морфологических отличий от аналогичных черепных элементов других представителей рода *Dvinosaurus* (Шишкин, 1973) не показывают.

Тело parasphenoideum (рис. 6; табл. IX, фиг. 2, 5) вытянуто вдоль продольной оси (экз. ПИН, № 5388/450). Основание мечевидного отростка (processus cultriformis) широкое (экз. ПИН, № 5388/391), на вентральной поверхности отмечается морщинисто-ячеистая скульптура. Парафенестральный отросток (processus parafenestralis) развит хорошо (экз. ПИН, № 5388/450). Площадка для боковых затылочных костей (facies exoccipitales) четко просматривается, покрыта высокими гребнями (экз. ПИН, № 5388/388). На заднем крае базиптеригоидного отростка небная ветвь VII нерва (ramus palatinus VII), вероятно, проходила через вырезку, а не отверстие. При длине черепа около 100–120 мм basisphenoideum на всех экземплярах (экз. ПИН, №№ 5388/388, 391) хорошо окостеневший. Позади седловидного гребня (crista sellaris) задняя дорсальная поверхность парасфеноида несет две пары отверстий (экз. ПИН, № 5388/391). Одна пара находится непосредственно на одной линии с отверстиями для мозговых ветвей внутренней сонной артерии по краям гипофизарной ямки, а другая — несколько дистальнее первой.

Praefrontale и postorbitale, quadratum, tabulare и postparietale неизвестны.

На exoccipitale (экз. ПИН, № 5388/457) (табл. IX, фиг. 7) вырезка для X нерва не вдаётся глубоко в кость.

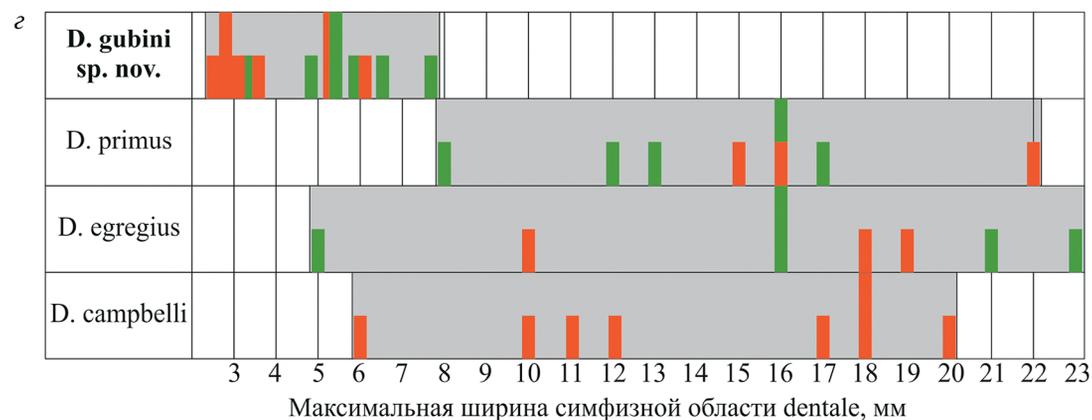
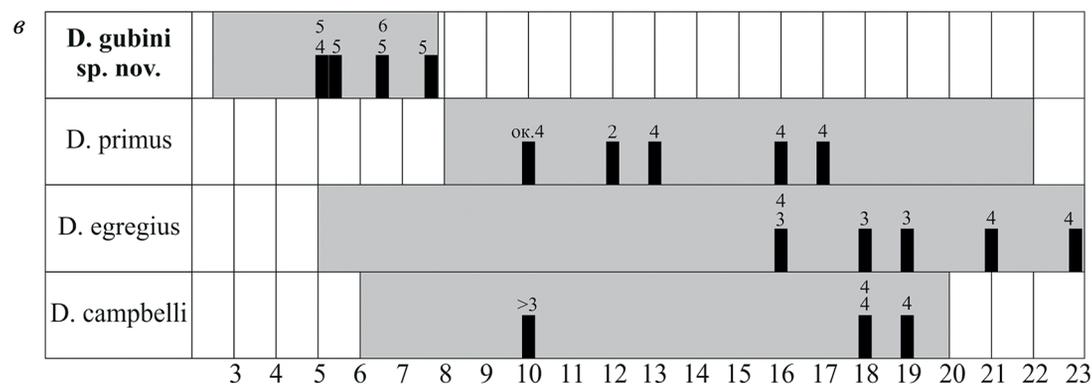
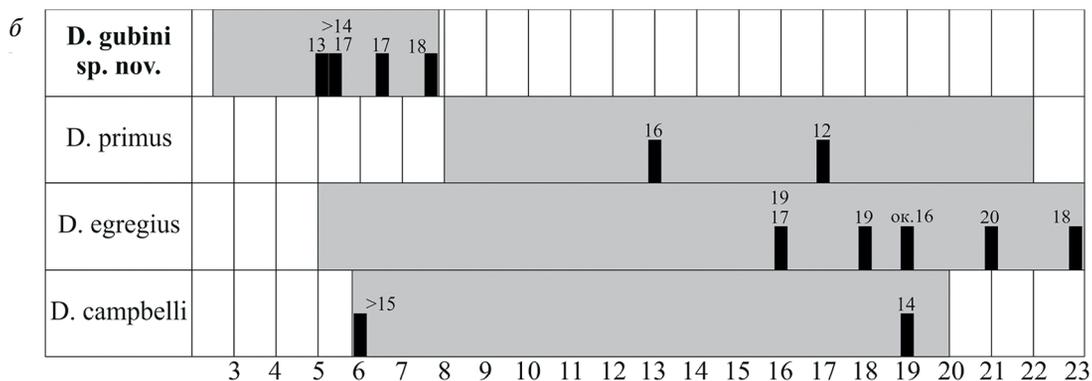
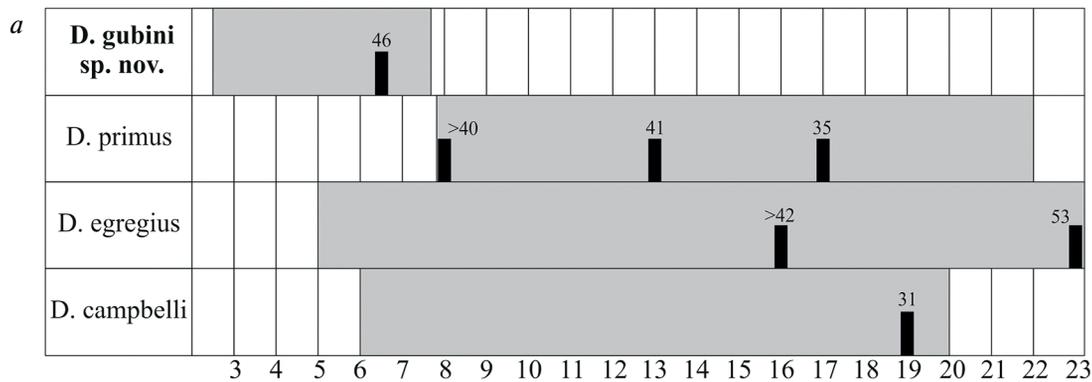
Vomer (экз. ПИН, № 5388/456) (табл. VIII, фиг. 12) широкий ($Kv = 0.65$). В антеро-медиальной части имеются четыре зуба межклыкового ряда, расположенные дугообразно. Медиальнее хоаны располагалось не менее четырех зубов сходного размера, сгруппированных в прямую линию. Размерность зубов межклыкового ряда плавно увеличивается в каудальном направлении. Дорсальная поверхность vomer плоская и гладкая, несет три входных отверстия, расположенных латерально вдоль контактной границы с basisphenoideum и открывающихся в сторону внешнего края. Площадка для сочленения с basisphenoideum довольно широкая. Парный клык диаметром поперечного сечения основания коронки 3 мм. Судя по остаткам основания, он располагался с наклоном в сторону лабиального края.

Transversum (табл. VIII, фиг. 11) представлен единственным нецелым экземпляром (экз. ПИН, № 5388/490) длиной около 10 мм. Три предклыковых зуба развиты хорошо, образуют прямолинейный ряд, отходящий от переднего клыка в сторону лингвального края под небольшим углом к длинной оси кости. Задний зуб меньше остальных в полтора раза.

Palatinum и pterygoideum, а также кости жабрно-подъязычного аппарата неизвестны.

Dentalia (рис. 7; табл. VIII, фиг. 10) представлены 43 экз. различной сохранности (по большей части — фрагменты). Изгиб зубной кости значительный. Край, латерально ограничивающий зубы, прямой. Зубы заметно дифференцированы (экз. ПИН, №№ 5388/445, 456): диаметры основания коронки, так же как и диаметры зубных ямок, могут различаться в два–три раза. Зубной ряд с числом зубов 46 (голотип) доходит до симфиза, огибая клыковую пару и немного расширяясь у переднего края. Зубной ряд линейный, без выраженных усложнений. Размеры зубов в симфизной области несколько увеличиваются в сторону переднего края. Число зубов от переднего конца симфизной области до первого увеличенного в размере зуба в области прекоронаида составляет 13–18 (рис. 8, б), из

Рис. 8. Сравнение характера озубления dentale *D. gubini* sp. nov. с другими двинозаврами: а — общее число зубов на dentale, б — число зубов на dentale от переднего конца симфизной области до первого увеличенного зуба в ряду, в — число увеличенных зубов в ряду на dentale, г — выклинивание зубного ряда у пары симфизных клыков.



Максимальная ширина симфизной области dentale, мм

█ зубной ряд выклинивается
█ зубной ряд непрерывный
█ один экземпляр
█ два соразмерных экземпляра
█ размерный интервал

них 5–10 – от первого увеличенного зуба до заднего края клыковой пары. Увеличенных зубов в ряду четыре–шесть (рис. 8, *в*). В некоторых случаях зубной ряд практически выклинивается вдоль края клыковой пары – в восьми случаях из 15 (рис. 8, *з*). У внутреннего края симфиза (экз. ПИН, №№ 5388/45, 445) отмечается не более двух мелких зубов, как и у прочих двинозавров. У сундырского двинозавра отмечается непарный симфизный клык (табл. VIII, фиг. 10) на примере двух экземпляров из имеющихся 18 образцов с сохранившимся симфизом, причем, как у наиболее крупного *dentale* (экз. ПИН, № 5388/456), так и очень мелкого экземпляра (экз. ПИН, № 5388/493).

Лабиальная поверхность *dentale* покрыта тонкими слабо выраженными продольными гребнями, не достигающими до дорсального края фациальной пластины, вдоль которых располагаются мелкие и направленные назад *foramina dentofacialia*, а также отходящие от них желобки для ветвей губных нервов и сосудов. В пределах симфиза скульптура неправильно-морщинистая и высокорельефная, не достигающая до зубного края. Симфиз в поперечном сечении имеет форму треугольника. Передний край симфизной поверхности ровный. От лабиального края симфиза вниз отходит гребень (*crista symphysis*) (голотип и экз. ПИН, №№ 5388/45, 393, 399, 409, 493). Только в одном случае на вентральной стороне меккелев желоб упирается в пределах симфиза в костную перегородку (экз. ПИН, № 5388/456). На всех остальных экземплярах он сквозной. В пределах желоба под *arteria mandibularis* присутствуют два входных отверстия ее альвеолярных ветвей (голотип), связанных с внутрикостным продольным альвеолярным каналом. В симфизном отделе с лингвальной стороны в основании вентрально оттянутого гребня в сторону переднего конца отходит короткий канал (экз. ПИН, № 5388/393).

Гипоцентры (табл. IX, фиг. 8) длиной 5–9 мм и шириной 10–18 мм двух типов: массивные гипоцентры (экз. ПИН, № 5388/473) с закругленными вершинками и грацильные гипоцентры (экз. ПИН, №№ 5388/223, 323, 545) с заостренными вершинками и с широким отверстием для хорды. Разница в морфологии рассматриваемых элементов может быть обусловлена топографией в пределах предкрестцового отдела осевого скелета (Ульяхин, 2023). Индекс *Khc* – 0.44–0.54. Плевроцентры высотой 8.5–9.0 мм, грацильные, достаточно сильно вытянутые вдоль длинной

оси, слабоизогнутые (экз. ПИН, №№ 5388/546, 547). Индекс *Kpc1* – 0.39, *Kpc2* – 0.22–0.31. Реберная фасетка выражена достаточно хорошо, достигает половины или трети длины плевроцентра.

Clavicula (табл. IX, фиг. 1) по общему плану строения не отличается от прочих двинозавров. Угол *Yt* составляет 135°–152°.

Interclavicula (табл. IX, фиг. 3) сходен по общей морфологии с таковым других двинозавров. Однако стоит отметить, что на вентральной поверхности площадки налегания на ключицы (*facies clavicularis*) достаточно узкие и составляют 1/6–1/8 от общей ширины кости (экз. ПИН, №№ 5388/440, 463). Скульптура выражена плохо и представлена радиально расходящимися бороздами, идущими от начала резкого сужения вытянутого переднего конца. На дорсальной поверхности отмечается задняя грудинная перекладина (*trabecula sternalis*), идущая от центра ромбической части *interclavicula* до заднего края.

Numeri (табл. IX, фиг. 6) массивные, длиной от 16 до 45 мм. Между дистальными и проксимальными расширениями просматривается короткая стволовая часть диафиза, в поперечном сечении имеющая форму тупоугольного треугольника. Индекс *Kh1* – 4.0–5.5. Ямка на проксимально-вентральной поверхности, связанная с местом прикрепления *согасобрachialis brevis*, не отмечается. Дистальное расширение представлено массивной лопастью медиального надмышечка (*entericondylus*), который достаточно узкий – угол *Ydh* – 62°–67°. Энтэпикондилярный угол *Yen* – 110°–140°. Эктэпикондилярный гребень (*epicondylus lateralis*) высокий, индекс *Kh2* – 0.06–0.10. Угол скрученности *Yhr* – 60°–65°. Бугорок над дельтопекторальным гребнем (*latissimus dorsi process*) для прикрепления *m. latissimus dorsi* на наиболее крупных плечевых костях (экз. ПИН, №№ 5388/466, 467) хорошо выражен.

Наклон верхнего отростка (*Yil*) *ilium* (табл. IX, фиг. 4) – 73°–85°. Супрацетабулярный отросток (*processus supracetabulare*) вертлужной впадины (*acetabulum*) имеет кольцеобразную форму. Косая линия дорсального отростка (*linea obliqua*) осложнена бугорком. Расширенный нижний конец *ilium* образует угол (*Yli*) 75°–112°.

Размеры. Реконструируемая длина черепа – до 130 мм.

Изменчивость. На примере сундырского двинозавра стало возможным охарактеризовать

покровный орнамент костей черепной крыши, в частности, *supratemporale* (рис. 9) наиболее мелкоразмерных особей. Так, на кости длиной 5.5 мм (экз. ПИН, № 5388/492) орнамент шагренистый, прямые и лезвиевидные гребни не выражены, как на более крупных костях. Желобки боковой линии просматриваются на очень мелких покровных костях. На *frontale* длиной 15 мм (экз. ПИН, № 5388/470) (табл. VIII, фиг. 6) отмечается супраорбитальный желобок (*sulcus supraorbitalis*). На *jugale* длиной 7 мм (экз. ПИН, № 5388/48) хорошо различим инфраорбитальный желобок (*sulcus infraorbitalis*). На *supratemporale* (экз. ПИН, № 5388/492) присутствует инфраорбитальный желобок (рис. 9), приближенный к шовной границе с *parietale*. По мере увеличения размера на надвисочной кости происходило смещение желобка в сторону ее внешнего края. Исходя из реконструируемого размера черепа, закладка системы каналов боковой линии происходила еще на ранней стадии онтогенеза (Шишкин, 1973) с проявлением на черепках длиной не менее 25 мм.

Jugale характеризуется одинаковой формой для всей размерной выборки. Отверстия на вентральной стороне *supratemporale* у затылочного края на более мелкоразмерном экземпляре заметно сближены (экз. ПИН, №№ 5388/324, 451). С увеличением размера кости отверстия становятся дальше друг от друга. Наиболее крупный экземпляр характеризуется индексом $K_s = 0.68$. Более мелкие кости сильнее вытянуты вдоль продольной оси (рис. 9): $K_s = 0.5$ (экз. ПИН, № 5388/492; длина 6 мм), 0.68 (экз. ПИН, № 5388/392; длина 17 мм), 0.61 (экз. ПИН, № 5388/451; длина 18 мм), 0.73 (экз. ПИН, № 5388/324; длина 22 мм).

В изменении размера *dentalia* и изгибе ветвей нижней челюсти (K_i) наблюдается прямая зависимость. С увеличением зубной кости коэффициент K_i возрастает за счет наибольшего загибания челюстной ветви на уровне *praesogonoideum*. Таким образом, расстояние между задними концами нижнечелюстных ветвей уменьшалось, что приводило к сужению черепа по мере увеличения размера — обычная тенденция в онтогенезе темноспондильных амфибий (Быстров, Ефремов, 1940). Скульптура симфиза наиболее мелких *dentalia* практически не просматривается, при этом *foramina dentofacialia* довольно крупные, сопоставимые по размеру с отверстиями более крупных костей. Основание симфизных клыков *dentalia* у наиболее мелких экземпляров находится на одном уровне с внешним зубным рядом, в отличие от более крупных костей, у которых оно располагается ниже зубного ряда. Для *dentalia* с шириной симфиза 3.2 мм уже характерен непрерывный зубной ряд. Он как морфологический признак начинает стабилизироваться для костей с шириной симфиза 5.2 мм и более (рис. 8, з). Для сундырской формы отмечается отсутствие влияния увеличения размера симфизных клыков с их приближением к лабиальному краю на последующее разделение зубного ряда, что является обычным условием роста зубов у прочих *Dvinosaurus*. Клыки в своем росте не опережают рост зубов внешнего ряда.

У наиболее крупного *humerus* (экз. ПИН, № 5388/467) латерально обособляется дельтоидный отросток (*processus deltoideus*), в то время как у более мелких экземпляров отросток не выражен и соединен с дельтапекторальным гребнем (*crista deltopectoralis*). Размерная зави-

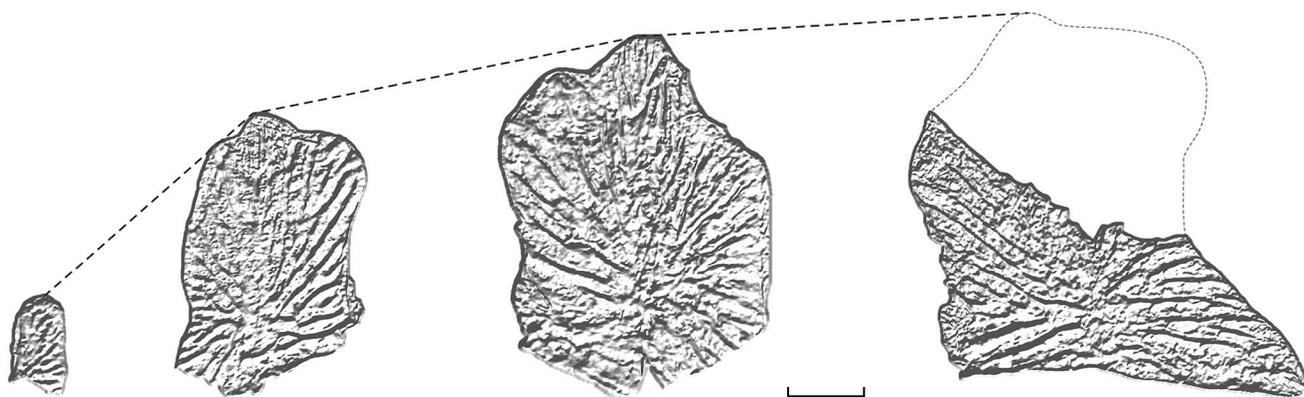


Рис. 9. Размерный ряд *supratemporalia* (слева направо: экз. ПИН, №№ 5388/492, 451, 324, 392). Длина масштабной линейки 5 мм.

симость изменения ширины медиального надмышцелка от длины плечевой кости не выявлена (Ульяхин, 2019).

Угол тыльного наклона дорсального отростка ключицы Yt по мере увеличения размера кости уменьшается, скульптура на вентральной стороне ключицы становится более выраженной, переходящей от радиально-лучистой к неправильно-морщинистой (экз. ПИН, № 5388/398).

Trabecula sternalis наиболее мелкой межключицы (экз. ПИН, № 5388/464) в виде лезвиевидного узкого гребня, у более крупной кости (экз. ПИН, № 5388/544) она имеет вид сильно сглаженного массивного гребня.

На подвздошной кости бугорок на *linea obliqua* просматривается только у наиболее крупного экземпляра (экз. ПИН, № 5388/459). Нижний конец *ilium* по мере увеличения размера имел тенденцию к расширению.

Сравнение. *D. gubini* sp. nov. уступал в размере другим видам *Dvinosaurus*. Реконструируемая длина черепа не превышает 130 мм, тогда как у *D. primus* – до 200 мм, *D. purlensis* – до 260 мм, *D. egregius* – до 270 мм и *D. campbelli* – до 270 мм (рис. 10). Индекс Kc наиболее высокий по сравнению с *D. primus* ($Kc = 0.72–0.86$), *D. campbelli* ($Kc = 0.70–0.76$) и *D. egregius* ($Kc = 0.85–0.93$). Это указывает на относительно узость черепа, причем не у самых крупных

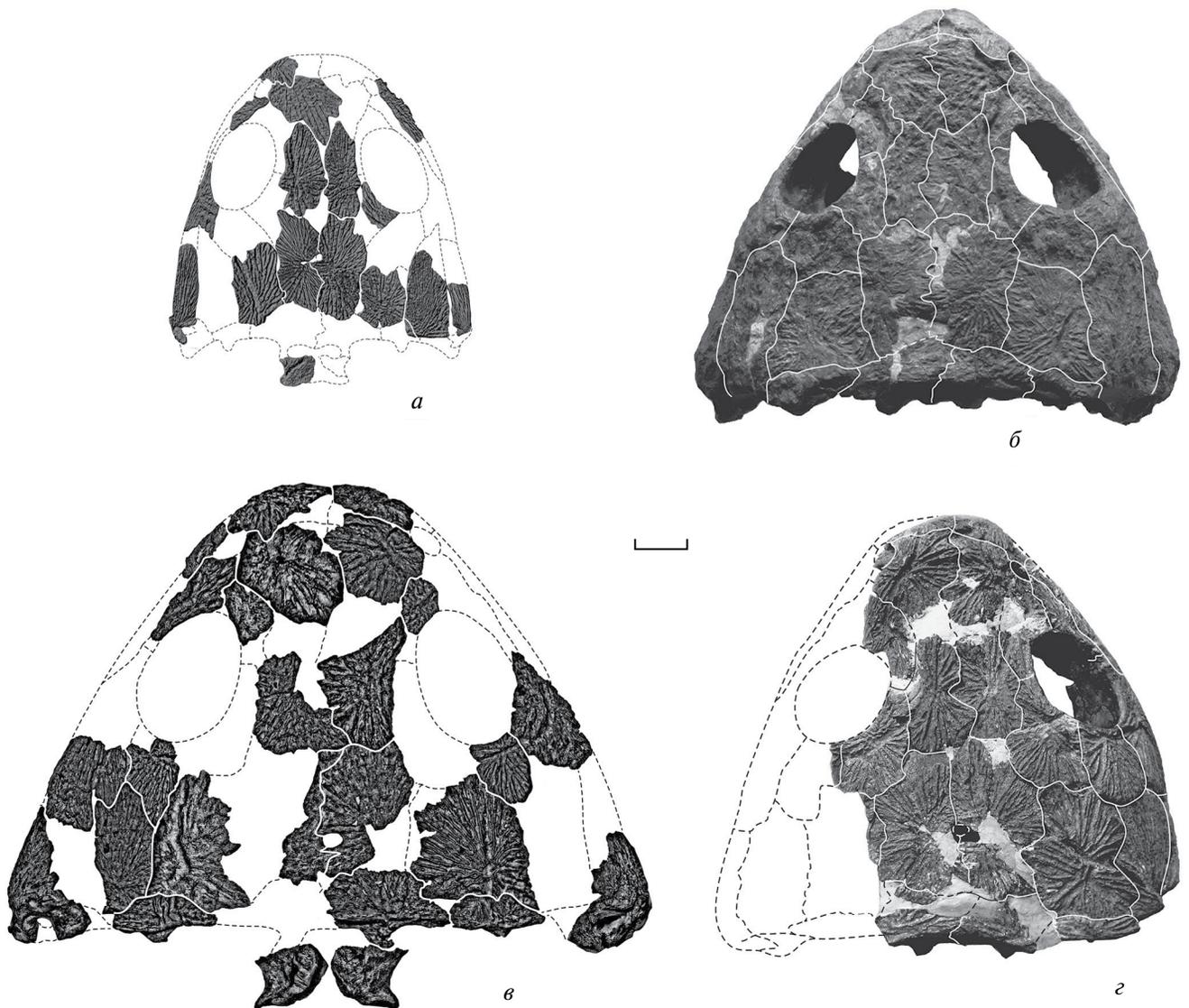


Рис. 10. Наиболее крупноразмерные черепа представителей рода *Dvinosaurus*: а – *D. gubini* sp. nov. (реконструкция), б – *D. primus* (экз. ПИН, № 2005/45), в – *D. campbelli* (реконструкция; из: Ульяхин, 2019), г – *D. egregius* (голотип ПИН, № 1100/23). Длина масштабной линейки 20 мм.

Таблица 1. Индексы черепа и его покровных элементов *Dvinosaurus gubini* sp. nov. в сравнении с другими видами рода *Dvinosaurus* и представителями *Trimerorhachidae*

Таксон	Kp (parietale)	Kp (frontale)	Ki	Kc
<i>Dvinosaurus gubini</i> sp. nov.	0.38–0.52	0.36–0.51	0.118–0.18	0.95–0.98
<i>Dvinosaurus primus</i>	0.48–0.68	0.38–0.59	0.085–0.124	0.72–0.86
<i>Dvinosaurus campbelli</i>	0.63	–	0.111–0.117	0.76
<i>Dvinosaurus egregius</i>	0.55–0.59	0.66–0.67	0.109–0.129	0.85–0.93
<i>Trimerorhachis greggi</i>	0.38–0.48	0.29–0.3	0.12	0.99
<i>Trimerorhachis insignis</i>	0.35–0.39	0.25–0.29	0.1–0.13	1–1.12
<i>Lafonius lehmani</i>	0.39–0.4	0.31	~0.14	~0.97
<i>Procuhy nazariensis</i>	0.28–0.31	0.33–0.39	0.21	~1.06
<i>Neldasaurus wrightae</i>	0.28	0.18	0.124	1.35

особей (голотип) (Ульяхин, 20186). Геометрические показатели (Kc, Ki, Kp) больше соотносимы с таковыми у *Trimerorhachidae*¹ (табл. 1).

Угол отогнутости скулового отдела (Ys) сходен с *D. primus* – 130°–135°. У *D. campbelli* этот угол составляет около 145°, *D. egregius* – 110°–115°. Орбиты у сундырской формы относительно размера черепа сопоставимы с *D. primus* (Ko1 – 0.26–0.34, среднее значение – 0.29) и *D. campbelli* (Ko1 – 0.31), и крупнее, чем у *D. egregius* (Ko1 – 0.27). Их положение мало отличается от *D. primus* – индекс Ko2 – 0.52–0.59 (среднее значение 0.55). У остальных двинозавров задний край орбит расположен несколько дальше середины: *D. egregius* (Ko2 – 0.57), *D. campbelli* (Ko2 – 0.58). Пинеальное отверстие находится в передней половине parietale, как у *D. primus* (Шишкин, 1973).

Frontale, как и у *D. campbelli* (Губин, 2004), без выраженного орбитотемпорального гребня. Foramen supraorbitale сопоставим с таковым у *D. primus*. У *D. campbelli* и *D. egregius* рассматриваемое отверстие достаточно крупное. Parietalia не имеют такого поперечного расширения, как у других двинозавров. Индекс Kf у *D. primus* – 0.48–0.68, у *D. campbelli* – 0.63, у *D. egregius* –

0.55–0.59. Рассматриваемый показатель (среднее значение) у сундырской формы наиболее низкий среди прочих двинозавров. Отмеченные на вентральной стороне теменной кости отверстия у других видов менее проявлены. У сундырской формы, по всей видимости, был контакт parietale с postorbitale, характерный для *D. primus*. Стоит отметить, что для двинозавров возможна вариация в виде контакта parietale–postfrontale, что чаще всего наблюдается у *D. egregius*, и реже у *D. primus* и *D. campbelli* (Губин, 2004; Шишкин, 2012).

На supratemporale фиксируемая пара отверстий у затылочного края не обнаруживается на соразмерном экземпляре *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1508), а пропорции наиболее крупного экземпляра близки мелкоразмерному *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1508) – индекс Ks – 0.83. Отросток у сочленовной поверхности на quadratojugale шириной 12 мм (экз. ПИН, № 5388/47), образующий большое отверстие (foramen paraquadratum), сформирован так же хорошо, как на одноименной кости *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1752), которая втрое крупнее. При этом на кости шириной 8 мм (экз. ПИН, № 5388/402) отросток более короткий, а отверстие раскрыто сильнее. Jugale отличается от прочих двинозавров за счет заметного укорочения вдоль продольной оси. Отверстия для нервов и сосудов развиты как у *D. primus* (Шишкин, 1973).

Пропорции vomer сундырской формы соответствуют наиболее мелкоразмерной кости *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1846) длиной 10 мм. Для *D. egregius* кость заметно более вытянута продольно (Kv – 0.28–0.44) у экземпляров длиной 50–57 мм, у *D. primus* – 0.32 (длина

¹ В качестве опорной группы для морфологического сравнения с сундырским двинозавром были выбраны тримерорахидные представители базальных *Dvinosauria*, поскольку именно они являются наиболее близкими по возрасту к древнейшему *Dvinosaurus gubini* sp. nov. Это существенно для установления признаков переходности от *Trimerorhachidae* к *Dvinosauridae* в подтверждение той точки зрения, что *Dvinosaurus* происходит от *Trimerorhachidae*, несмотря на отсутствие у последних типично брахиопоидных черт, в частности, наличие короткого и широкого черепа и отсутствие ушной вырезки (Romer, 1947; Шишкин, 1973).

34 мм). Важным отличием сундырской формы являются полностью сформированные зубы межклыкового ряда с их численностью, соответствующей наиболее крупноразмерным сошникам *D. campbelli* — до четырех на переднем и заднем медиальных отростках (Губин, 2004). У *D. primus* этих зубов от трех до четырех, у *D. egregius* — от 0 до двух. На примере гороховецкого двинозавра на небной кости, которая несколько крупнее *vomer* из Сундыря, озубление только начинается проявляться, при этом суммарное число зубов в три-четыре раза меньше, чем на более крупных экземплярах.

Фрагментарное *transversum*, длина которого не превышала 10 мм, дает представление о топографии и численности предклыковых зубов. Их число меньше на один, чем у *D. campbelli* (в трех случаях из четырех число зубов — четыре), и соотносится с *D. primus* (экз. ПИН, № 522/11) — три зуба. Форма и положение зубного ряда отличается от прочих двинозавров: он прямой, ориентированный в сторону лингвального края под небольшим углом относительно длинной оси кости. У *D. primus* данный ряд имеет наиболее схожее строение, но ориентирован вдоль осевой линии. У *D. campbelli* зубной ряд с лингвальной стороны огибает передний клык, не заходя сильно вперед (экз. ПИН, №№ 4818/807, 1707, 1739, 1740). У *D. egregius* предклыковые зубы на *transversum* отсутствуют (голотип и экз. ПИН, № 1100/23), как и у *Dvinosaurus* sp. из местонахождения Климово-1 (экз. ПИН, № 4549/1). Рассматриваемые зубы у сундырской формы хорошо сформированы, при этом отмечается их размерная дифференциация (максимальная разница в диаметре основания коронки — полтора раза). Это не типично для *D. campbelli*, на наиболее мелких костях (экз. ПИН, №№ 4818/807, 1707) которого длиной 25 и 26 мм, соответственно, разницы в диаметре основания коронки нет — она становится заметна на костях длиной 40 мм (экз. ПИН, № 4818/1739).

Примечательно, что у сундырского двинозавра на двух экземплярах *parasphenoideum* (экз. ПИН, №№ 5388/388, 391), схожего по общему плану строения с *D. primus* (Шишкин, 1973), отмечается приросшее хорошо окостеневшее *basisphenoideum* шириной 7 и 10 мм, так же как у *D. campbelli* с *basisphenoideum* шириной 17 мм (экз. ПИН, № 4818/515), в отличие от других видов (Губин, 2004). *Crista sellaris* аналогична таковой у *D. primus* (Shishkin, 1968; Шишкин, 1973); расположенная позади нее пара отверстий у дру-

гих двинозавров не выражена. Передний отросток парасфеноида широкий, как у *D. campbelli*.

Exoccipitale не несет существенных отличий от *D. primus* (Шишкин, 1973) и *D. campbelli* (Губин, 2004), за исключением того, что вырезка под X нерв не вдаётся глубоко в кость.

Ki сундырского двинозавра наибольший (0.118–0.18) по сравнению с другими *Dvinosaurus*: *D. primus* — 0.085–0.124, *D. campbelli* — 0.111–0.117, *D. egregius* — 0.109–0.129 (табл. 1). Для 15 экземпляров *dentalia* *D. gubini* sp. nov., различающихся по ширине симфиза в три раза (от 2.6 до 7.7 мм), можно проследить изменение характера озубления зубного ряда (рис. 8, а–г). Общее число зубов на кости (46 шт.) ближе всего к *D. primus* (35–41 шт.). Это больше, чем у *D. campbelli* (31 шт.) и меньше, чем у *D. egregius* (42–53 шт.). По числу зубов от переднего конца симфиза до первого увеличенного зуба в ряду (13–18) сундырская форма ближе к *D. primus* (12–16) и *D. campbelli* (14–15). У *D. egregius* их в целом может быть больше — 16–20. По числу зубов от первого увеличенного зуба в ряду до заднего края клыковой ямки (5–10) сундырский двинозавр не отличается от других видов: *D. primus* — шесть–восемь, *D. campbelli* — пять–девять, *D. egregius* — шесть–десять. По числу увеличенных зубов в ряду (четыре–шесть) сундырская форма превосходит прочих двинозавров: *D. primus* — два–четыре, *D. egregius* — три–четыре, *D. campbelli* — четыре зуба. Стоит отметить, что для почти соразмерных челюстных костей *D. primus* (экз. ПИН, № 1535/1), *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1447) и *D. egregius* (экз. ПИН, № 1100/76) дифференциация зубов менее выражена (разница в диаметре оснований коронок и зубных ямок не превышает полтора–два раза). Примерно в половине случаев у *D. gubini* sp. nov. наблюдается выклинивание зубного ряда у симфизных клыков. Частота выклинивания зубного ряда у *D. primus* и *D. egregius* почти аналогична, при этом у *D. campbelli* — это 100% случаев. Для размерного интервала с шириной симфиза 2.6–3.1 мм на четырех экз. отмечается выклинивание либо вдоль всей клыковой пары, либо только вдоль позади стоящего клыка. Стоит отметить, что у экземпляра с шириной симфиза 5.2 мм выклинивание происходит на величину одного зуба — пятого или шестого по счету от начала ряда. Резко отличным в сравнении с сундырской формой является *D. campbelli*. На всех 10 *dentalia* гороховецкого двинозавра с шириной симфиза 6–20 мм наблюдается выклинивание

зубного ряда. Совершенно нехарактерным признаком для двинозавров, обнаруженным у *D. gubini* sp. nov., является непарный симфизный клык. При сравнении соразмерных *dentalia* сундырского двинозавра (экз. ПИН, № 5388/399) и *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1447), у первого лингвальная часть симфиза менее массивная. Отмеченный у сундырской формы гребень на вентральной стороне *dentalia* также характерен для *Dvinosaurus* из местонахождений Устье Стрельны (экз. ПИН, № 4548/147) и Старая Тотьма (экз. ПИН, № 1535/2), а также *D. egregius* (экз. ПИН, № 5022/223), но развит гораздо слабее. У прочих двинозавров рассматриваемый гребень не выражен вовсе. На лингвальной стороне на месте прикрепления *praesoponoideum* в пределах области расширения зубного ряда присутствует крупная площадка в виде сильно вытянутого треугольника (голотип ПИН, № 5388/445), которая в два раза больше, чем у более крупных зубных костей *D. primus* из Старой Тотьмы (экз. ПИН, № 1535/1) и Титовой Горы (экз. ПИН, № 4545/1) с площадкой овальной формы. По форме и размеру рассматриваемая площадка больше сходна с таковой *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1177) и *D. egregius* (экз. ПИН, № 1100/57).

Степень зарастания отверстия для хорды, наблюдаемая на гипоцентрах *D. gubini* sp. nov., соответствует таковой у *D. campbelli* (Губин, 2004), при этом выше, чем у *D. primus*, слабее, чем у *D. purlensis*, и гораздо слабее, чем у *D. egregius* (Шишкин, 2000). Преобладающие грацильные гипоцентры очень схожи с гипоцентрами двинозавра из местонахождений Климово-1 (экз. ПИН, №№ 4549/31–33). Индекс K_{hc} , равный 0.44–0.54, ближе всего к *D. primus* (K_{hc} – 0.4–0.64) шириной 24–35 мм и *T. insignis* (K_{hc} – 0.55–0.62) шириной 15–20 мм. Сильнее отличаются гипоцентры *D. campbelli* (K_{hc} – 0.33–0.77) шириной 16–43 мм и, особенно, *D. egregius* (K_{hc} – 0.42–1.14) шириной 17–39 мм. Наиболее существенны различия с гипоцентрами *D. purlensis* (K_{hc} – 0.68–0.78) шириной 15–25 мм. По своим морфометрическим показателям наиболее крупный гипоцентр сундырского двинозавра более соответствуют самым крупным элементам *D. campbelli*, которые вдвое крупнее.

Стоит отметить, что для одноразмерных плевроцентров *D. campbelli* (диапазон высот 17–28 мм) и *D. egregius* (диапазон высот 15–35 мм) возможна морфологическая и морфометрическая вариабельность, что может быть связано с их положением в позвоночном столбе. Индексы

K_{pc1} и K_{pc2} у сундырского двинозавра близки по своим значениям среднеразмерным экземплярам *D. campbelli*, при этом они мельче их в 2.5 раза. В целом для *D. campbelli* рассматриваемые индексы находятся в пределах 0.39–0.55 и 0.26–0.42, соответственно. У *D. primus* они схожи – 0.42–0.53; 0.31–0.43. Сильнее отличается *D. egregius* – 0.31–0.69; 0.23–0.53 и *D. purlensis* – 0.5–0.61; 0.44–0.55. Изгиб и положение фасетки не находят каких-либо заметных отличий от других видов.

Степень окостенения гипо- и плевроцентров *D. gubini* sp. nov., судя по внешним признакам наиболее мелких экземпляров, достаточно высокая, сопоставимая с более крупными элементами тел позвонков других двинозавров, притом что число обнаруженных гипо- и плевроцентров *D. gubini* sp. nov. крайне невелико (пять экз.) по сравнению с числом черепных (101 экз.) и нижнечелюстных элементов (43 экз.), а также ключиц (27 экз.) и подвздошных костей (28 экз.). Здесь стоит обратить внимание на то, что окостенение тел позвонков у темносpondильных амфибий происходило позднее невральные дуг (Fröbisch et al., 2010). При этом неясно, почему среди посткраниальных элементов отсутствуют остистые отростки, если предположить, что все остатки сундырского двинозавра принадлежат ювенильным особям, а их сохранность зависела от степени окостенения.

Сращенных между собой позвонковых элементов на примере всего трех гипоцентров не выявлено, в отличие от других видов (Shishkin, 1989). У *D. campbelli* срастание обнаружено на двух гипоцентрах из 50, у *D. egregius* – на двух из 70, у *D. primus* – на трех из 11, у *D. purlensis* – на четырех экземплярах из пяти. Может ли срастание быть обусловлено крупными размерами и соответствующей им стадией индивидуального развития – сказать трудно. На примере *D. campbelli* срастание отмечается на позвонках, различающихся по размеру в 1.2 раза, *D. purlensis* – в 1.2 раза, *D. primus* – в 1.1 раза и *D. egregius* – соразмерных. При этом наиболее мелкоразмерный гипоцентр *D. purlensis* без приросших плевроцентров меньше в 1.3 раза наиболее мелкоразмерного позвонка со срастанием.

Facies clavicularis на межключице заметно уже (1/6–1/8 от общей ширины кости), чем у *D. primus* – 1/4 (экз. ПИН, № 156/22), а *trabecula sternalis* выражена сильнее, чем у *D. primus* из местонахождения Семин Овраг-1, у которого поверхность сглажена (экз. ПИН, № 156/22). Угол

Углы ключицы больше, чем у *D. primus* — 112°–125° и *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1771) — 120°.

Форма поперечного сечения диафиза плечевых костей схожа с *D. primus* и *D. campbelli* (Никитин, 1995; Губин, 2004). Индекс Kh1, равный 4.0–5.5, ближе к *D. egregius* (5.75–5.76), в то время как у *D. primus* он колеблется от 3.22 до 4.73, а у *D. campbelli* — от 3.23 до 4.4. Медиальный надмышцелок плечевой кости значительно уже (Ydh — 62°–67°), чем у *D. primus* (Ydh — 83°–120°), *D. campbelli* (Ydh — 72°–136°) и *D. egregius* (Ydh — 95°). Энтэпикондиллярный угол (Yen — 110°–140°) соответствует таковому у *D. primus* — 105°–135°. У *D. campbelli* он составляет 110°–120°, у *D. egregius* — 130°. Индекс Kh2, равный 0.06–0.10, близок к *D. campbelli* — 0.06–0.11, в то время как у *D. egregius* — 0.20, у *D. primus* — 0.26. Угол скрученности (Yhr — 60°–65°) соответствует таковому у *D. campbelli* — 38°–65° и *D. primus* — 50°–75°. У *D. egregius* он равен 70°.

Для *ilium* угол Yil равен 73°–85° и очень близок к *D. primus* — 83°, в то время как у *D. egregius* — 50°–55°, а у *D. campbelli* — 86°–100°. Угол Yi равен 75°–112° и соотносится по значениям с *D. primus* — 92° и *D. campbelli* — 97°–105°. У *D. egregius* рассматриваемый угол может быть больше — 98°–120°.

Из суммарного числа 46 морфологических и морфометрических показателей черепа, нижней челюсти и элементов посткраниального скелета для *D. gubini* sp. nov. выделено 17 “уникальных” признаков, не обнаруженных у прочих двинозавров. При этом по 21 признаку сундырская форма соотносится с *D. primus*, по 16 — с *D. campbelli* и только по четырем — с *D. egregius*. Сходства с *D. purlensis* (возможно сравнивать только элементы позвонков) не обнаружено.

З а м е ч а н и я . На основании изучения морфологии и степени окостенения элементов скелета сундырского двинозавра и их сравнения с соразмерными костями других видов *Dvinosaurus* был выделен комплекс морфологических признаков, указывающих на то, что наиболее крупные особи описываемого вида не соответствуют ювенильной стадии индивидуального развития. Это является существенным при описании нового таксона, поскольку разница в морфологии скелетных элементов мелко- и крупноразмерных особей темноспондильных амфибий одного вида может быть достаточно различной, чтобы ошибочно отнести их к разным видам. На то, что наиболее крупные особи *D. gubini* sp. nov. принадлежали взрослым животным, указывает следующее:

1) Достаточно узкий череп при его небольшом размере по сравнению с другими двинозаврами. При этом нужно учитывать, что по мере увеличения размера у темноспондильных амфибий, в т.ч. неотенических, происходило продольное вытягивание черепа.

2) Размер орбит относительно размера черепа сопоставим с крупноразмерными черепами других (не ювенильных) двинозавров.

3) Пинеальное отверстие достаточно отдалено от заднего края орбит.

4) Хорошо окостеневший *basisphenoideum* сформирован так же хорошо, как одноименная кость *D. campbelli* (экз. ПИН, № 4818/1752), которая втрое крупнее. Это не ювенильное состояние (Шишкин, 1973).

5) Развитый отросток с сочленовой поверхностью на *quadratojugale*, образующий *foramen paraquadratum*.

6) Полностью сформированные зубы межклыкового ряда на *vomer* и *transversum* с выраженной размерной дифференциацией, которая наблюдается также и на *dentale*, чего нет у соразмерных костей других двинозавров.

7) В пределах желоба под *arteria mandibularis* развиты входные отверстия ее альвеолярных ветвей, что не типично для соразмерных *dentalia* других двинозавров, относимых к молодым особям (Шишкин, 1973).

8) Самые крупные элементы позвонков морфометрически, с учетом высокой степени окостенения, соответствуют наиболее крупным гипоцентрам *D. campbelli* с разницей в размере в два раза, и среднеразмерным плевроцентрам, которые крупнее в 2.5 раза.

Некоторые отличительные особенности морфологии скелета *D. gubini* sp. nov. наблюдаются у представителей других семейств *Dvinosauria*. В нариальной области *D. gubini* sp. nov. крупное *nasale* по общей морфологии и контактам с *praemaxillare* и *frontale* сходно с носовой костью *Trupanognathus remigiussbergensis*, имеющего пока неясное систематическое положение внутри *Dvinosauria* (Schoch, Voigt, 2019). Шов *nasale*–*frontale* сундырского двинозавра схож с таковым у тримерорахида *Neldasaurus wrightae* (Chase, 1965). Теменная кость *D. gubini* sp. nov. по своей общей морфологии, а также по шву между правой и левой костями, напоминает эобрахиопидов *Isodectes obtusus* и *Erpetosaurus radiatus* (Sequeira, 1998; Milner, Sequeira, 2011).

У сундырской формы, по всей видимости, был контакт *parietale* с *postorbitale*, характерный для *Tupilakosauridae*.

Довольно короткое и широкое *supratemporale* сундырского двинозавра по общей морфологии и форме переднего шва среди прочих *Dvinosauria* ближе всего к эобрахиопидам *Acroplous vorax*, *Isodectes obtusus* (Coldiron, 1978; Sequeira, 1998), а также тримерорахидам *Trimerorhachis insignis*, *Neldasaurus wrightae* и *Procuhy nazariensis* (Chase, 1965; Milner, Schoch, 2013; Marsicano et al., 2021). Однако стоит отметить, что у перечисленных таксонов (кроме *A. vorax*) обособлялось *intertemporalе*, которое, вероятнее всего, отсутствовало у *D. gubini* sp. nov. Наличие межтеменной кости весьма характерно для базальных *Dvinosauria* (*Eobrachiopidae* и *Trimerorhachidae*). Кроме *Dvinosauridae* и *Tupilakosauridae*, эта кость также неизвестна у эобрахиопид *Ergptosaurus radiatus* и *A. vorax* (Coldiron, 1978; Milner, Sequeira, 2011), а также двинозаврий *Timonya anae* и *Bermanerpeton kinneyi* (Marsicano et al., 2021; Werneburg et al., 2021).

Передний отросток *parasphenoideum* у *D. gubini* sp. nov. широкий, как у *Tupilakosauridae*. При сравнении с *Tupilakosauridae*, преобразование тримерорахоидного плана строения у предков которых произошло, вероятно, еще до обособления *Dvinosauridae* (Olson, Lammers, 1976; Milner, Sequeira, 2004), морфология черепа сундырского двинозавра не находит ничего нового, кроме уже ранее установленного сходства (Шишкин, 1973, 2011).

Изгиб зубной кости (*Ki*) сундырского двинозавра (0.118–0.18) выше, чем у *Trimerorhachidae*: *T. insignis* – 0.1–0.13, *T. greggi* – 0.12, *N. wrightae* – 0.124, *L. lehmani* – ~0.14, *P. nazariensis* – 0.21 (табл. 1). У наиболее древнего тримерорахида *Lafonius lehmani* из верхнекаменноугольных отложений формации Мадера (Нью-Мексико, США) в симфизной части зубной кости присутствует обособленный от внешнего зубного ряда одинарный клык (Berman, 1973), который мог проявиться у некоторых особей сундырского двинозавра, как плезиоморфный признак. У наиболее поздних тримерорахид симфизный клык, как и у дефинитивных двинозавров, парный (Milner, Schoch, 2013; Cisneros et al., 2015).

Преобладающие грацильные гипоцентры *D. gubini* sp. nov. очень схожи с гипоцентрами *Trimerorhachis insignis* (Pawley, 2007).

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения: предчелюстная кость (экз. ПИН, № 5388/406) верхнечелюстные кости (экз. ПИН, №№ 5388/394, 400, 410) носовая кость (экз. ПИН, № 5388/481), слезная кость (экз. ПИН, № 5388/452), лобные кости (экз. ПИН, №№ 5388/470, 471, 491), скуловые кости (экз. ПИН, №№ 5388/4, 48, 439), заднелобная кость (экз. ПИН, № 5388/453), теменные кости (экз. ПИН, №№ 5388/21, 389, 390), заглазничная кость (экз. ПИН, № 5388/453), надвисочные кости (экз. ПИН, №№ 5388/324, 392, 451, 492), чешуйчатые кости (экз. ПИН, №№ 5388/203, 407, 479), квадратно-скуловые кости (экз. ПИН, №№ 5388/47, 402), сошник (экз. ПИН, № 5388/456), поперечная кость (экз. ПИН, № 5388/490), парасфеноиды с базисфеноидом (экз. ПИН, №№ 5388/388, 391, 450), затылочная кость (экз. ПИН, № 5388/457), зубные кости (экз. ПИН, №№ 5388/45, 393, 395, 397, 399, 404, 409, 411, 412, 413, 414, 443, 444, 447, 454, 455, 474, 475, 478, 480, 493), гипоцентры (экз. ПИН, №№ 5388/223, 323, 473, 545), плевроцентры (экз. ПИН, № 5388/546, 547), плечевые кости (экз. ПИН, №№ 5388/466, 467, 468, 469), ключицы (экз. ПИН, №№ 5388/46, 396, 398, 403, 405, 415, 441, 472, 476, 513), межключицы (экз. ПИН, №№ 5388/440, 463, 464, 465, 477, 544), подвздошные кости (экз. ПИН, №№ 5388/458, 459, 460, 461, 462).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование морфологии и морфометрии *Dvinosaurus gubini* sp. nov. позволило установить, что новый вид от прочих *Dvinosaurus* отличают: сравнительно малый размер черепа (максимальная реконструируемая длина по сагиттальной линии до 130 мм) при хорошей развитости его отдельных элементов; узкий череп (сильно вытянутые вдоль продольной оси *parietalia*, узкое тело *parasphenoideum*, сильный изгиб *dentalia*); *jugale* короткое и широкое; *parietale* с хорошо выраженными отверстиями на вентральной стороне; *supratemporale* с парой отверстий у затылочного края вентральной стороны; *parasphenoideum* с широким основанием мечевидного отростка и двумя парами отверстий за седловидным гребнем; *basisphenoideum* хорошо окостеневшее; *transversum* с прямым и ориентированным в сторону лингвального края под небольшим углом к длинной оси зубным рядом; *dentale* с большим числом зубов (до 46) и, в нескольких случаях, с одинарным симфизным клыком, а также с отходящим с лабиальной сто-

роны симфиза вниз хорошо развитым симфизным гребнем; большой угол (135–152°) тыльного наклона дорсального отростка; *interclavicula* с хорошо выраженной грудинной переключиной и узкими площадками налегания на ключицы; узкий медиальный надмышцелок *humerus*.

Также удалось установить, что наиболее крупноразмерные элементы скелета (*parasphenoidium*, *vomer*, *transversum*, *dentale*) двинозавра из местонахождения Сундырь-1 по степени окостенения и наличию размерной зубной дифференциации развиты гораздо лучше, нежели соразмерные кости других видов *Dvinosaurus*, и соответствуют не ювенильным животным. Представительная по сравнению с другими видами *Dvinosaurus* размерная и численная выборка дала возможность охарактеризовать особенности строения лобной, скуловой, надвисочной, зубной костей, ключицы, межключицы и подвздошной кости для разных онтогенетических стадий, в т.ч., наиболее ранних, которые неизвестны среди прочих представителей рассматриваемого рода. На фоне выявленных возрастных преобразований стало возможно уточнить особенности закладки и изменения топографии каналов боковой линии в виде характерных желобков на покровных элементах черепа. Этот процесс начинался очень рано. Необычным является отсутствие у сундырского двинозавра влияния разрастания симфизных клыков на зубной ряд с его последующим пережимом и разделением, как это предполагалось для двинозавров по мере их взросления. Орнамент наиболее мелко-размерных покровных элементов черепа демонстрирует шагренистую скульптуру, которая по мере увеличения размера становилась более упорядоченной, с прямыми радиально ориентированными гребнями. Грудинная переключина на межключице имеет возрастную тенденцию к увеличению массивности и сглаживанию поверхности. Угол между ключичной пластиной и ее дорсальным отростком с увеличением размера уменьшался, а нижний конец *ilium* — заметно расширялся.

D. gubini sp. nov. соотносится с типовым видом *D. primus*, практически, по половине из установленных морфологических и морфометрических показателей. Несколько в меньшей степени наблюдается сходство с *D. campbelli*, тогда как наибольшие различия — с *D. egregius* и *D. purilensis*. При этом можно выделить не менее существенные отличия от всех известных представителей рода *Dvinosaurus*, которые характеризуют сундырского двинозавра как новый вид.

Среди выделенных “уникальных” отличительных признаков, а также признаков, характерных для *Dvinosaurus*, есть те, которые указывают на сходство наиболее древней среди *Dvinosaurus* сундырской формы с базальными *Dvinosauria*. К ним относятся относительно малый размер, присущий явно не ювенильным особям, а также суженность черепа, не наблюдаемая у крупнейших *Dvinosaurus*, с учетом общей возрастной тенденции его продольного вытягивания. Самые высокие среди двинозавров геометрические показатели, такие как вытянутость покровных костей черепа (*parietale* и *frontale*) и *parasphenoidium*, изогнутость нижней челюсти, соответствуют аналогичным показателям тримерорахид. Строение нариальной области имеет сходство не только с тримерорахидами, но и двинозавриями рода *Tyranognathus*. Строение теменной кости ближе к эобрахиопидам. Общая морфология и характер переднего шва *supratemporale* схожи с таковыми тримерорахид и эобрахиопид. Необычной особенностью сундырской формы является нехарактерный для позднепермских темноспондильных амфибий непарный симфизный клык, выявленный на нескольких зубных костях и типичный для более древних форм, в т.ч. ранних тримерорахид. В строении посткrania стоит отметить грацильные гипоцентры с широким отверстием для хорды, более характерные для тримерорахид, чем для двинозаврид. Отсутствие у сундырского двинозавра межтеменной кости заметно отличает его от большинства базальных *Dvinosauria* (кроме *Erpetosaurus* и *Acroplos*), при этом находит сходство со всеми известными *Dvinosauridae*, *Tupilakosauridae* и такими двинозавриями, как *Timonya* и *Bermanerpeton*.

Рассмотренные общие черты строения скелетных элементов *D. gubini* sp. nov. и базальных *Dvinosauria*, в частности, предковых *Trimerorhachidae*, указывают на наличие у древнейших *Dvinosauridae* некоторых переходных признаков на предполагаемой эволюционной линии *Trimerorhachidae* — *Dvinosauridae*, отсутствующих у более продвинутых двинозавров поздней перми.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00074, <https://rscf.ru/project/23-24-00074/>”.

Авторы искренне признательны сотрудникам Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН, Вятского палеонтологического музея (Киров), Казанского (Приволжского) федерального ун-та, а также студентам Московского государ-

ственного ун-та им. М.В. Ломоносова и Саратовского национального исследовательского государственного ун-та им. Н.Г. Чернышевского, принимавшим активное участие в полевых работах и сборе материала. Авторы благодарны М.А. Шишкину, В.В. Буланову, И.В. Новикову (ПИН РАН), П.П. Скучасу (Санкт-Петербургский государственный ун-т) за ценные замечания и рекомендации при подготовке статьи. За фотографирование материала отдельная благодарность С.В. Багирову (ПИН РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амалицкий В.П.* Раскопки древних позвоночных животных на севере России // Мир божий. 1901. № 1. С. 71–82.
- Амалицкий В.П.* Dinosauridae // Северо-Двинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Вып. 1. Петроград, 1921. 20 с.
- Буланов В.В., Голубев В.К.* Водный блок сундырского сообщества позднепермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: Сб. материалов Междунар. науч. конф., посвящ. 170-летию со дня открытия пермской системы (Пермь, 5–9 сентября 2011 г.). Пермь: Перм. гос. ун-т, 2011. С. 47–55.
- Быстров Б.П., Ефремов И.А.* Benthosuchussushkini Efr. – лабиринтодонт из эотриаса реки Шарженги. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 1).
- Вьюшков Б.П.* Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 58–65.
- Голубев В.К.* Пермские и триасовые хронозоухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).
- Голубев В.К., Буланов В.В.* Амфибии сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.
- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г.* О возрасте сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: Сб. материалов Междунар. науч. конф., посвящ. 170-летию со дня открытия пермской системы (Пермь, 5–9 сентября 2011 г.). Пермь: Перм. гос. ун-т, 2011б. С. 299–302.
- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г.* О возрасте сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточно-Европейской платформы // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 49–58.
- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г., Березин А.Ю.* Новая фауна пермских тетрапод Восточной Европы // Палеострат–2011. Годишн. собр. секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 24–26 января 2011 г.). Прогр. и тез. докл. М.: ПИН РАН, 2011а. С. 30–32.
- Голубев В.К., Сенников А.Г.* Среднепермское событие в истории фауны тетрапод Восточной Европы // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафномия и палеогеография. Матер. конф., посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931–2004). М.: ПИН РАН, 2011. С. 13–16.
- Губин Ю.М.* Новый двинозавр (Amphibia: Temnospondyli) из верхнетатарских отложений Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 72–80.
- Ефремов И.А.* Материалы по пермо-триасовым лабиринтодонтам // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1932. Т. 1. С. 57–68.
- Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283).
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Наука, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринцев Л.П. и др.* Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.
- Миних М.Г., Миних А.В., Сенников А.Г. и др.* Новые данные о представителях фауны позвоночных в вятском ярусе верхней перми бассейна Верхней Волги // Недр Поволжья и Прикаспия. 2015. № 82. С. 28–35.
- Нелихов А.Е.* Изобретатель парейазавров. Палеонтолог В.П. Амалицкий и его галерея. М.: Фитон XXI, 2020. 312 с.
- Никитин В.Б.* К морфологии посткраниального скелета Dvinosaurus (Amphibia, Temnospondyli). 1. Структурное разнообразие передней конечности // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 76–85.
- Сенников А.Г., Голубев В.К.* Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.
- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др.* Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.
- Сучкова Ю.А., Голубев В.К.* Новый примитивный тероцефал (Therocerphalia, Theromorphia) из средней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 88–96.
- Ульяхин А.В.* Морфология постдентальных костей нижней челюсти позднепермского Dvinosaurus (Amphibia: Temnospondyli) как главный показатель видовых различий // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Матер. LXIV сессии Палеонтол. об-ва при РАН (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). Тез. докл. СПб., 2018а. С. 238–241.

- Ульяхин А.В. Архаичный двинозаврид из позднепермского местонахождения Сундырь-1, Марий Эл // Палеострат—2018. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 29—31 января 2018 г.). Прогр. и тез. докл. М.: ПИН РАН, 2018б. С. 56—57.
- Ульяхин А.В. Морфологические и тафономические особенности двинозавра (*Amphibia: Temnospondyli*) из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская область. Выпускная квалификационная магистерская работа. М.: МГУ, 2019. 72 с.
- Ульяхин А.В. Изменчивость покровных элементов плечевого пояса *Platurosaurus* (*Temnospondyli, Archegosauridae*) из средней перми Восточной Европы // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2021. Т. 163. Кн. 2. С. 238—250.
- Ульяхин А.В. Морфология и изменчивость *Platurosaurus* (*Amphibia, Temnospondyli*) из средней перми Восточной Европы. Дисс. ... канд. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 2023. 358 с.
- Фетисова А.М., Голубев В.К., Веселовский Р.В., Балабанов Ю.П. Палеомагнетизм и магнитостратиграфия опорных пермско-триасовых разрезов центральной части Русской плиты: Жуков овраг, Слукново и Окский съезд // Геол. и геофиз. 2022. Т. 63. № 10. С. 1401—1419.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).
- Шишкин М.А. Эволюция древних амфибий (*Plagiosauroidae*). М.: Наука, 1987. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 225).
- Шишкин М.А. Эволюция шейных позвонков у темносpondильных амфибий и дифференциация ранних тетрапод // Палеонтол. журн. 2000. № 5. С. 62—74.
- Шишкин М.А. Амфибии-тупилакозавриды (*Temnospondyli*) в пионерных тетраподных сообществах раннего триаса: происхождение и вопрос об очаге экспансии // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография: Матер. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931—2004) (6 декабря 2011 г., Москва). М.: ПИН РАН, 2011. С. 53—57.
- Шишкин М.А. Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 3—15.
- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Вьюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” (комментарии к публикации) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66—77.
- Berman D.S. A Trimerorhachid amphibian from the Upper Pennsylvanian of New Mexico // *J. Paleontol.* 1973. V. 47. № 5. P. 932—945.
- Bystrow A.P. Dvinosaurus als neotenische form der Stegocephalen // *Acta Zool.* 1938. V. 19. P. 209—295.
- Chase J.N. Neldasaurus wrightae, a new rhachitomous labyrinthodont from the Texas Lower Permian // *Bull. Mus. Compar. Zool.* 1965. V. 133. № 3. P. 153—225.
- Cisneros J.C., Marsicano C., Angielczyk K.D. et al. New Permian fauna from tropical Gondwana // *Nat. Commun.* 2015. V. 8676. № 6. P. 1—8.
- Coldiron R.W. *Acroploous vorax* Hotton (*Amphibia, Saurerpetontidae*) restudied in the light of new material // *Amer. Mus. Novit.* 1978. № 2662. 27 p.
- Englehorn J., Small B., Huttenlocker A. A redescription of *Acroploous vorax* (*Temnospondyli: Dvinosauria*) based on new specimens from the Early Permian of Nebraska and Kansas, U.S.A. // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. № 2. P. 291—305.
- Fröbisch N.B., Olori J.C., Schoch R.R., Witzmann F. Amphibian development in the fossil record // *Semin. Cell Developmental Biol.* 2010. V. 21. № 4. P. 424—431.
- Kurkin A. New locality with dinocephalian fauna in the European Russia // *Proceedings of the 16th Conf. of the Palaeontological Society of Southern Africa* (Howick, August 5—8, 2010) / Eds. Mostovski M.B., Ovechkina M.N. Pietermaritzburg, 2010. P. 55—57.
- Marsicano C., Angielczyk K.D., Cisneros J.C. et al. Brazilian Permian dvinosaurs (*Amphibia, Temnospondyli*): revised description and phylogeny // *J. Vertebr. Paleontol.* 2021. V. 41. № 1. P. 1—13.
- Milner A.R., Sequeira S.E.K. *Slaughenhopia texensis* (*Amphibia: Temnospondyli*) from the Permian of Texas is a primitive tupilakosaurid // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. № 2. P. 320—325.
- Milner A.R., Sequeira S.E.K. The amphibian *Erpetosaurus radiatus* (*Temnospondyli, Dvinosauria*) from the middle Pennsylvanian of Linton, Ohio: morphology and systematic position // *Spec. Pap. Palaeontol.* 2011. V. 86. P. 57—73.
- Milner A.R., Schoch R.R. *Trimerorhachis* (*Amphibia: Temnospondyli*) from the Lower Permian of Texas and New Mexico: cranial osteology, taxonomy and biostratigraphy // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2013. V. 270. № 1. P. 91—128.
- Olson E.C., Lammers G.E. A new brachyopoid amphibian // *Essays in palaeontology in honour of Loris Shano Russell* / Ed. Churcher C.S. Toronto: Univ. Toronto Press, 1976. P. 45—57 (Misc. Publs Roy. Ontario Museum).
- Pawley K. The postcranial skeleton of *Trimerorhachis insignis* Cope, 1878 (*Temnospondyli: Trimerorhachidae*): A plesiomorphic temnospondyl from the Lower Permian of North America // *J. Paleontol.* 2007. V. 81. № 5. P. 873—894.
- Romer A.S. Review of the Labyrinthodontia // *Bull. Mus. Compar. Zool.* 1947. V. 99. № 1. P. 3—368.
- Sequeira S.E.K. The cranial morphology and taxonomy of the saurerpetontid *Isodectes obtusus* comb. nov. (*Amphibia: Temnospondyli*) from the Lower Permian of Texas // *Zool. J. Linn. Soc.* 1998. V. 122. P. 237—259.
- Shishkin M.A. On the cranial arterial system of labyrinthodonts // *Acta Zool.* 1968. V. 49. P. 1—22.

Shishkin M.A. The axial skeleton of early amphibians and the origin of resegmentation in tetrapod vertebrae // *Progr. Zool.* 1989. V. 35. P. 180–195.

Shishkin M.A., Novikov I.V., Sennikov A.G. et al. Triassic tetrapods of Russia // *Paleontol. J.* 2023. V. 57. № 12.

Schoch R.R., Voigt S. A dvinosaurian temnospondyl from the Carboniferous–Permian boundary of Germany sheds light on dvinosaurian phylogeny and distribution // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39. № 1. P. 1–14.

Schoch R.R., Witzmann F. Bystrow's Paradox – gills, fossils, and the fish-to-tetrapod transition // *Acta Zool.* 2011. V. 92. P. 251–265.

Sushkin P.P. Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from USSR. III. Dvinosaurus Amalitzki, a perennibranchiate stegocephalian from the Upper Permian of North Dvina // *Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР.* 1936. Т. 5. P. 43–91.

Werneburg R., Schneider J.W., Lucas S.G. The new dvinosaurian *Bermanerpeton kinneyi* (Temnospondyli), with “branchiosaurid” characters, from the Late Pennsylvanian Kinney Brick Quarry in New Mexico // *Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci.* 2021. V. 84. P. 433–451.

Werneburg R., Witzmann F., Schneider J.W. The oldest known tetrapod (Temnospondyli) from Germany (Early Carboniferous, Viséan) // *Paläontol. Z.* 2019. V. 93. P. 679–690.

Witzmann F., Scholz H., Mueller J., Kardjilov N. Sculpture and vascularization of dermal bones, and the implications for the physiology of basal tetrapods // *Zool. J. Linn. Soc.* 2010. V. 160. № 2. P. 302–340.

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 // *Zool. J. Linn. Soc.* 2000. V. 128. P. 77–121.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1–12. *Dvinosaurus gubini* sp. nov.: 1 – quadratojugale sin., экз. ПИН, № 5388/47; 2 – parietale dex., экз. ПИН, № 5388/390; 3 – squamosum dex., экз. ПИН, № 5388/203; 4 – supratemporale sin., экз. ПИН, № 5388/451; 5 – jugale sin., экз. ПИН, № 5388/4; 6 – frontale sin., экз. ПИН, № 5388/470; 7 – lacrimale sin., экз. ПИН, № 5388/452; 8 – maxillare dex., экз. ПИН, № 5388/400; 9 – praemaxillare sin., экз. ПИН, № 5388/406; 10 – dentale dex., экз. ПИН, № 5388/493; 11 – transversum sin., экз. ПИН, № 5388/490; 12 – vomer dex., экз. ПИН, № 5388/456; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхняя пермь, нижняя часть верхнесеверодвинского подъяруса, нижнепутятинский подгоризонт, зона *Suchonica vladimiri*. Обозначения: frq – foramen paraquadratum, sio – sulcus infraorbitalis, ssm – sulcus supramaxillaris, sso – sulcus supraorbitalis. Длина масштабной линейки 5 мм.

Объяснение к таблице IX

Фиг. 1–8. *Dvinosaurus gubini* sp. nov.: 1 – clavicula dex., экз. ПИН, № 5388/472; 2 – parasphenoideum, экз. ПИН, № 5388/391; 3 – interclavicula, экз. ПИН, № 5388/463; 4 – ilium sin., экз. ПИН, № 5388/459; 5 – parasphenoideum, экз. ПИН, № 5388/450; 6 – humerus sin., экз. ПИН, № 5388/468; 7 – exoccipitale, экз. ПИН, № 5388/457; 7a – сверху, 7б – сзади; 8 – intercentrum, экз. ПИН, № 5388/323; 8a – спереди, 8б – сбоку; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхняя пермь, нижняя часть верхнесеверодвинского подъяруса, нижнепутятинский подгоризонт, зона *Suchonica vladimiri*. Обозначения: ac – acetabulum, Bs – basisphenoideum, cd – crista deltopectoralis, cs – crista sellaris, en – entepicondylus, far – foramen arteria palatina, fc – facies clavicularis, fcc – foramen arteria carotis cerebialis, fnp – foramen nervus palatinus VII, lo – linea obliqua, pc – processus cultriformis, pd – processus dorsalis, ps – processus supracetabulare, sap – sulcus arteria palatina, X – вырезка под X нерв. Длина масштабной линейки 5 мм.

Ancient Species of the Genus *Dvinosaurus* (Temnospondyli, Dvinosauria) from the Permian Sundyr Tetrapod Assemblage of Eastern Europe

A. V. Uliakhin¹, V. K. Golubev¹

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

From the Sundyr-1 reference locality of the Sundyr faunal assemblage of Eastern Europe (Upper Permian, Upper Severodvinian Substage, *Suchonica vladimiri* Assemblage Zone), the oldest species of the genus *Dvinosaurus* Amalitzky, 1921 *Dvinosaurus gubini* sp. nov. The diagnostic criteria for the new species are its smaller size compared to other dvinosaurs, the narrowest skull, short and wide zygomatic bone, parasphenoid body with a more wide base of the cultriform process and a well ossified basisphenoid, a strongly curved dentary with a well-defined symphyseal crest extending downward from the labial side of the symphysis and, in a several cases, with a single symphyseal canine, a large angle (135–152°) between the clavicular plate and the dorsal process of the clavicle, narrow areas of the interclavicle for insertion of the clavicles, narrow entepicondylus of the humerus. The size, narrowness of the skull, the presence of a single symphyseal canine, and hypocentrum structure bring together a new form closer to the basal Dvinosauria, in particular, with ancestral Trimerorhachidae.

Keywords: Upper Permian, Severodvinian, *Dvinosaurus*, Dvinosauria, Temnospondyli, Sundyr Faunal Assemblage, Mari El, Eastern Europe

