

УДК: 567.6:551.736.3(470.57)

**НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ЭВОЛЮЦИИ И ОНТОГЕНЕЗУ
KARPINSKIOSAURIDAE (TETRAPODA, SEYMOURIAMORPHA).
ЧАСТЬ 1. КРАНИАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ VOLGERPETON EXSPECTATUS
GEN. ET SP. NOV.**

© 2024 г. В. В. Буланов*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

**e-mail: bulanov@paleo.ru*

Поступила в редакцию 03.10.2023 г.

После доработки 24.11.2023 г.

Принята к печати 24.11.2023 г.

Новый представитель Karpinskiosauridae (Tetrapoda, Seymouriamorpha) – *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov. – описан по материалам из местонахождения Монастырский Овраг-D, приуроченного к верхнеуржумской части лимитотипа северодвинского яруса в разрезе Монастырский овраг (Россия, Республика Татарстан). Голотипом вида назначен череп ларвального экземпляра длиной 18 мм, сохранивший большинство окостенений дерматокраниума. От рода Karpinskiosaurus род *Volgerpeton* gen. nov. отличается большей глубиной ушных вырезок, отсутствием премаксиллярной фонтанели, заходом squamosum в краевую зону теменного щита на дорсальной поверхности крыши черепа, формой и ориентацией переднего края этого элемента, наличием у nasale длинного антеролатерального отростка, изогнутой формой латерального края supratemporale, квадратной формой заглазничного отдела jugale, удлинненно-прямоугольной формой palatinum, характером озубления латеральных элементов небного комплекса, наличием длинного crista praequadrata квадратно-скуловой кости. Краниальная морфология *V. exspectatus* демонстрирует сочетание характеристик раннепермских Discosauriscidae и северодвинско–вятских Karpinskiosauridae, имея сходство с первыми в организации отико-скуловой области и предчелюстных костей, а со вторыми – в характере озубления небного комплекса, форме и увеличенном размере tabularia, что в совокупности подтверждает предположение о филогенетической преемственности указанных семейств. Находка базальных карпинскиозаврид в верхах уржумского яруса хорошо согласуется со стратиграфическими данными, в т.ч. с недавним обнаружением дискозаврисид в более древних (уфимско–казанских) отложениях средней перми восточно-европейского региона (местонахождение Ключики).

Ключевые слова: *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae, уржумский ярус, Европейская Россия, морфология, филогения, эволюция

DOI: 10.31857/S0031031X24060094, EDN: QIEUIM

ВВЕДЕНИЕ

Karpinskiosauridae – эндемичное для Восточной Европы семейство сеймуриаморфных амфибий, включающее в себя единственный род Karpinskiosaurus Sushkin, 1925 в составе видов *K. secundus* (Амалицкий, 1921) и *K. ultimus* (Tchudinov et Vjushkov, 1956). В настоящее время присутствие карпинскиозаврид установлено более чем в 20 местонахождениях северодвинско–вятского интервала, однако в имеющейся коллекции группа представлена онтогенетически разнородным и количественно ограниченным материалом. Это обстоятельство, а также плохая

сохранность типовых экземпляров *K. secundus* сильно затрудняют как таксономическую идентификацию новых находок, так и ревизию уже описанных форм, синонимии которых пока невозможно исключить.

Данные о стратиграфическом распространении карпинскиозаврид в до-верхнесеверодвинских отложениях немногочисленны и нуждаются в уточнении. Древнейшая находка, определенная ранее как Karpinskiosauridae gen. indet. (Bulanov, 2003), происходит из нижнеказанского местонахождения Усть-Коин (Республика Коми), охарактеризованного голюшерминским субком-

плексом очерского комплекса тетрапод. Образец представляет собой фрагмент *dentale* (экз. ПИН, № 4416/14: Bulanov, 2003, рис. 54) с характерной для карпинскиозаврид горизонтальной сосудистой “исчерченностью” лабиальной стороны и слабоскладчатой структурой оснований челюстных зубов, которые по форме также напоминают таковые *Karpinskiosaurus*. Челюсть из Усть-Коина может указывать на довольно древнее происхождение семейства, однако неполнота образца, а также отсутствие других находок в местонахождении, которые могли бы быть проассоциированы с карпинскиозавридами, оставляют сомнения в столь раннем появлении группы на территории Восточной Европы, особенно принимая во внимание отсутствие ее остатков в казанско–верхнеуржумском интервале.

В 2005 г. изолированные кости черепа карпинскиозаврид, принадлежавшие особям разных, в т.ч. ларвальной, онтогенетических стадий, были описаны из местонахождения Воздвиженка-В в Оренбургской обл. (Буланов, 2005). Находки в том же разрезе архегозавроидных темноспондил (экз. ПИН, №№ 4538/8, 28: *Uralosuchus* sp.; опр. Ю.М. Губина), сиодонтидных и няфтозухидных диноцефалов (*Syodon* sp.: экз. ПИН, №№ 4538/29, 31; опр. М.Ф. Ивахненко; *Micourania mikia*, экз. ПИН, № 4538/7: Ivakhnenko, 2003) позволили предполагать наличие *Karpinskiosauridae* в составе ишеевского фаунистического комплекса. Отсутствие полной определенности в датировке местонахождения Воздвиженка-В обусловлено тем, что оно приурочено к аллювиальному врезу более поздней генерации, чем тот, в котором установлены элементы ишеевского сообщества (местонахождение Воздвиженка-А), а также тем, что оно является монотаксонным и не содержит остатков других тетрапод, которые смогли бы конкретизировать стратиграфическое положение этого костеносного уровня.

В 2008 г. наличие карпинскиозаврид в ишеевской фауне было подтверждено после их обнаружения в местонахождении Монастырский Овраг-Д, приуроченном к верхнеуржумской части лимитотипа северодвинского яруса в разрезе Монастырский овраг Тетюшского р-на Республики Татарстан (Буланов, 2010). Местонахождение было открыто экспедиционным отрядом Саратовского ун-та под руководством М.Г. Миниха в 2007 г., проводившего детальное изучение отложений пограничного уржумского–северодвинского интервала разреза с целью на-

сыщения его фаунистической характеристики и уточнения положения ярусной границы (Миних и др., 2009). В 19 м ниже подошвы северодвинского яруса в левом борту основного русла оврага С.О. Андрушкевичем были найдены остатки рыб и отдельные кости ювенильных амфибий (Миних и др., 2009). Образцы были отобраны из известковистых глин, подстилаемых слоем известняка, с которым, как предполагалось, они были связаны фациальным переходом, и потому рассматривались как один слой (слой 12 по: Миних и др., 2009). Раскопки этого костеносного уровня, проводившиеся автором в период 2008–2014 гг., показали, однако, наличие четкой границы между известняками и алевролитами, что обусловлено имевшим место кратковременным эрозионным эпизодом, который повлек за собой переыв кровли известняков и седиментацию на границе слоев маломощного (до 2 см) слоя гравелита, содержащего большое количество изолированных остатков рыб и ювенильных тетрапод.

Костеносный уровень (местонахождение Монастырский Овраг-Д) прослеживается на обоих бортах основного русла Монастырского оврага примерно в 40 м ниже юго-восточного конца обнажения, в котором зафиксирована ярусная граница (обн. 101 по: Миних и др., 2009). Начиная с этой отметки, продуктивный горизонт трассируется не менее чем на 50 м вниз по оврагу по его левому борту. На более задернованном правом борту костеносный слой обнажается на протяжении около 15 м (обн. 99а) непосредственно под локальной линзой светло-бурых, сильно алевроитовых тонкозернистых песчаников с крупной десквамационной отдельностью по выветренной поверхности, в кровлю которых врезаны небольшие линзы песчаников более грубозернистых, серого и бурого цвета, содержащих гравийный и галечный материал, а также редкие кости наземных позвоночных (рис. 1).

Из остатков тетрапод, обнаруженных в местонахождении, наибольший интерес представляют находки, происходящие из раскопчных площадок, заложенных в правом борту, и приуроченные к перекрывающим костеносный гравелит серым известковистым глинам, мощность которых составляет 3–8 см (рис. 1: слой 3). В отличие от гравелитов, слой характеризуется значительно меньшей концентрацией костных остатков, но при этом содержит материал скелетной сохранности, принадлежащий ювенильным амфибиям различной таксономической принадлеж-

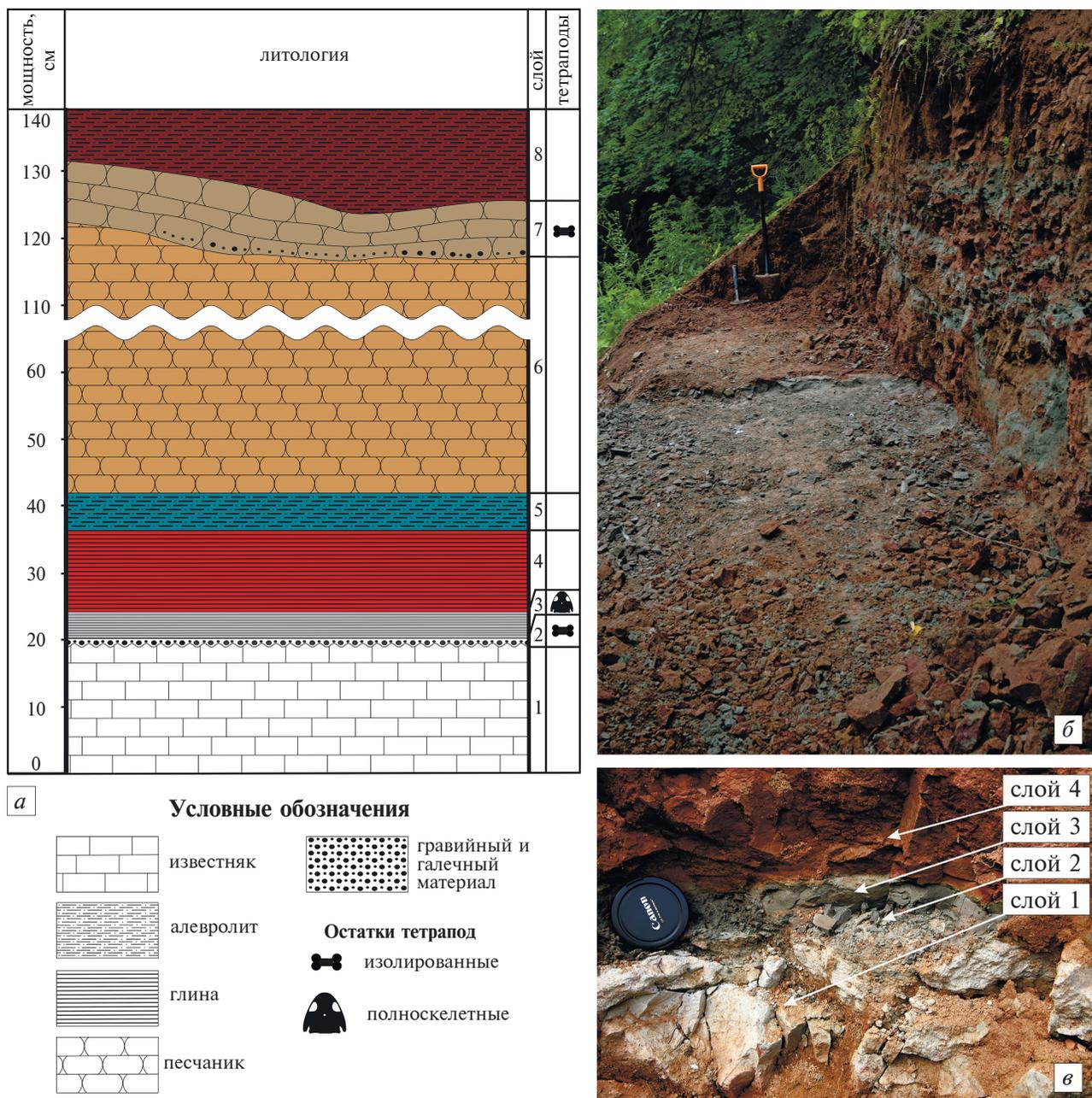


Рис. 1. Местонахождение Монастырский Овраг-D (Республика Татарстан, Тетюшский р-н; верхи уржумского яруса): *а* – литофациальная и тафономическая характеристика с указанием уровней находок наземных позвоночных; *б* – раскопочная площадка в правом борту оврага (обн. 99а); *в* – основной костеносный уровень (находка экз. ПИН, № 5303/131 приурочена к слою 3).

ности, преимущественно – сеймуриаморфам (Буланов, 2010).

Единственным таксоном тетрапод, формально описанным к настоящему моменту из Монастырского Оврага-D, является один из видов рода *Leptoropha* – *L. minima* (Kotlassiidae, *Seymouriamorpha*), установленный по презентативной выборке изолированных зубов поли-

куспидной морфологии, полученных при химической мацерации костеносных гравелитов слоя 2 (Буланов, 2020). В составе ориктоценоза по редким и фрагментарным остаткам определены архегозавроидные темноспондилы, которые, с большой вероятностью, являются продуцентами крупных копролитов, обнаруженных в кровле слоя 3 и содержащих обильную ры-

бью чешую. Кроме того, отдельные позвонки, когтевые фаланги и фрагменты челюстей, происходящие из гравелитов, могут быть интерпретированы как остатки диапсид, более точной таксономической идентификации которых препятствует фрагментарность находок, а обнаруженные здесь же изолированные зубы указывают на присутствие в местонахождении как хищных, так и мелких растительноядных терапсидных рептилий. Отдельного внимания заслуживает обнаружение в местонахождении фрагментов челюстей, отнесенных к роду *Kinelia* (экз. ПИН, №№ 5303/45, 46; Буланов, 2010), исходно установленному из местонахождения Воздвиженка-А по симфизному отделу *dentale*, систематическое положение которого остается дискуссионным (Буланов, 2002б; Säilä, 2009).

Наиболее типичной формой тетрапод в местонахождении является ранее неизвестный представитель *Karpinskiosauridae*, описываемый ниже как новый род и вид этого семейства – *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov. В колл. ПИН, № 5303 из Монастырского Оврага-Д новая форма представлена как отдельными костями, так и различной полноты скелетами, принадлежавшими особям ларвальной и, возможно, ранней постларвальной стадий (длина черепа от 18 мм до, предположительно, 30 мм). В основной массе черепа сопровождаются частями посткrania и дезинтегрированы на отдельные блоки вследствие диагенетического уплотнения осадка, что долгое время затрудняло точную таксономическую идентификацию материала и выбор информативного голотипа. Находки *V. exspectatus* gen. et sp. nov. скелетной сохранности происходят исключительно из глиняного слоя 3 (рис. 1), где их концентрация составляет от двух до четырех экз. на 1 м².

В 2013 г. в местонахождении был обнаружен сравнительно полный и слабо деформированный череп (экз. ПИН, № 5303/131), который был назначен голотипом вида; его длина составляет 18 мм. Наличие желобов сейсмической системы указывает на принадлежность экземпляра личиночной особи, что позволяет впервые рассмотреть краниальную морфологию карпинскиозаврид на ларвальной стадии онтогенеза и провести сравнение структур дерматокраниума *V. exspectatus* с таковой соразмерных экземпляров представителей других семейств *Seymourioidea* (sensu Bulanov, 2003) –

Discosauriscidae и *Seymouriidae*. В морфологическом плане *Volgerpeton* gen. nov. мозаично сочетает краниальные характеристики карпинскиозаврид и дискозаврисцид (что подтверждает предположение о филогенетической преемственности этих семейств: Bulanov, 2003), имея при этом большее сходство с первым из них, в связи с чем рассматривается как базальный представитель *Karpinskiosauridae*. Родовой ранг нового таксона продиктован наличием у голотипа не характерной для *Karpinskiosaurus* глубокой ушной вырезки, существенного изменения положения переднего края которой ранее не отмечалось в онтогенезе сеймуриаморф, что не позволяет трактовать этот признак как следствие возрастной изменчивости. Переходный статус *V. exspectatus* gen. et sp. nov. хорошо согласуется со стратиграфическими данными, поскольку типовое местонахождение таксона приурочено к верхам уржумского яруса и занимает промежуточное положение между интервалом типичного распространения рода *Karpinskiosaurus* (верхнесевродвинский подъярус – вятский ярус) и верхнеуфмско-казанским местонахождением Ключики (Пермский край), в котором недавно были обнаружены достоверные остатки *Discosauriscidae* (Бакаев и др., 2021; Буланов, 2022).

МАТЕРИАЛ И СОХРАННОСТЬ

Голотип *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov. (экз. ПИН, № 5303/131; рис. 2–6) был отпрепарирован с дорсальной стороны (рис. 2, а). Череп слабо деформирован и отчасти сохранил прижизненный объем при незначительно нарушенном расположении большинства покровных элементов крыши черепа относительно друг друга. На образце, однако, отсутствуют левые *maxillare*, *intertemporale*, *postorbitale*, а также подглазничный отдел левого *jugale*; левое *postparietale* продавлено вниз и разделено на фрагменты. Заглазничноскуловая область левой стороны была повреждена при находке образца, однако этот отдел дерматокраниума сравнительно полно представлен на противоположной стороне черепа, что позволяет составить представление о положении челюстных суставов и форме ушных вырезок.

Как показало томографическое сканирование, *praemaxillaria* при захоронении были смещены под носовые кости, где они располагаются внутри породы изолированно друг от друга, а правое *quadratojugale* смещено под соседнее



Рис. 2. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, череп ларвальной особи: а – вид сверху; б – КТ-реконструкция, демонстрирующая части черепа, скрытые внутри породы, вид с вентральной стороны; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Монастырский Овраг-D; средняя пермь, терминальная часть уржумского яруса.

squamosum (рис. 2, б). В отличие от крыши черепа, небный комплекс был полностью дезинтегрирован: из всех составлявших его окостенений обнаружены только правое palatinum, располагавшееся сбоку от правого maxillare, и vomer той же стороны, извлеченный при препарировании из левой орбиты. Нижняя челюсть представлена на образце левой ветвью, которая разделена на два блока и развернута передним концом назад; ее передняя половина при этом экспонируется позади черепа, в то время как артикулярный отдел перекрыт костями височной области (рис. 2, б; 6, к–м).

Данные, полученные в результате компьютерной томографии голотипа *V. exspectatus* позволили существенно детализировать морфологическую характеристику вида и визуализировать структуры, скрытые от прямого наблюдения. Сканирование выполнено в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) на микротомографе NeoScan80 с разрешением 9 мкм, угле сканирования 180° (с шагом 0.1°), использовании медного фильтра толщиной 0.1 мм и значении усреднения яркости пиксела 8. Приводимые в работе реконструкции смоделированы в программе Avizo V2019.1. КТ-модели использованы для иллюстрации большинства описываемых далее структур; часть приводимых в работе изображений (рис. 6) получена на СЭМ Tescan Vega3 (ПИН РАН).

ОТРЯД SEYMOURIAMORPHA

НАДСЕМЕЙСТВО SEYMOURIOIDEA WILLISTON, 1911

СЕМЕЙСТВО KARPINSKIOSAURIDAE SUSHKIN, 1925

Род *Volgerpeton* Bulanov, gen. nov.

Название рода – от реки Волга и *ἐρλετόν древнегр.* – змея.

Типовой вид – *Volgerpeton exspectatus* sp. nov.; уржумский ярус средней перми Республики Татарстан.

Диагноз. Передний край ушных вырезок расположен на уровне переднего края надвисочных костей (1). Премаксиллярная фонтанель отсутствует (2). На дорсальной поверхности крыши черепа чешуйчатая кость глубоко проникает в область теменного щита (3). Передний край squamosum широкий, прямой и ориентирован под прямым углом к продольной оси черепа (4). Носовая кость имеет длинный антеролатеральный отросток (5). Латеральный фланг надвисочной кости резко изогнут посередине своей длины (6). Заглазничный отдел скуловой кости имеет субквадратную форму: его дорсальный, вентральный и каудальный фланги сходятся под прямыми углами (7). Квадратноскуловая кость имеет протяженный *crista praequadrata* (8). Форма palatinum близка к прямоугольной (9). Латеральные элементы небного комплекса (vomer и palatinum) пере-

секает непрерывный ряд плотно посаженных крупных зубов, дублирующий озубление челюстной аркады (10). Внешняя сторона dentale не несет горизонтальной сосудистой “исчерченности” (11).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От рода *Karpinskiosaurus* отличается: большей глубиной ушных вырезок; отсутствием премаксиллярной фонтанели; глубокой интервенцией чешуйчатой кости в область теменного щита на дорсальной поверхности крыши черепа; расширенным, прямолинейным и поперечно ориентированным передним краем squamosum; наличием длинного антеролатерального отростка у носовой кости; резким изгибом латерального фланга надвисочной кости (при отсутствии его инвагинации со стороны ушной вырезки); квадратной формой заглазничного отдела скуловой кости; наличием протяженного, диагонально ориентированного гребня (*crista praequadrata*) на квадратноскуловой кости, берущего начало от параквадратного отростка; удлиненно-прямоугольной формой palatinum; наличием на латеральных элементах неба непрерывного ряда крупных зубов, дублирующего озубление челюстной аркады; отсутствием горизонтальной сосудистой “исчерченности” внешней стороны зубной кости.

Замечания. Признаки, перечисленные в диагнозе, отличают *Volgerpeton* gen. nov. от рода *Karpinskiosaurus*. Многие фактические отличия голотипа *V. exspectatus* от видов *Karpinskiosaurus*, такие как отсутствие мелких зубов на vomer и palatinum, а также прямая форма затылочного края черепа, не рассматриваются как диагностические, поскольку, предположительно, связаны с возрастной изменчивостью. Очевидными онтогенетическими отличиями являются наличие на элементах дерматокраниума желобов сейсмо-сенсорной системы, слабое развитие покровного орнамента, укороченность преорбитального отдела черепа и связанная с этим диспропорция образующих его окостенений, положение челюстных суставов впереди затылка, наличие широких задневисочных впадин, небольшая длина maxillare, меньшее число размещенных в нем зубов и отсутствие у них плицидентиновой структуры оснований, что следует из имеющихся данных по ранним стадиям развития других сеймуриаморф (Ивахненко, 1981; Klembara, 1997; Bulanov, 2003; Klembara et al., 2006, 2007; Буланов, 2006).

Признаки (1) и (2) диагноза сближают *Volgerpeton* с *Discosauriscidae*. Признаки (3), (4), (5), (6) и (10) отличают *Volgerpeton* от всех родов *Seymourioidea* (sensu Bulanov, 2003): *Discosauriscus*, *Ariekanerpeton*, *Spinarepeton*, *Makowskia* (*Discosauriscidae*) и *Seymouria* (*Seymouriidae*), причем признак (10) соответствует его состоянию у котлассидных сеймуриаморф (Bulanov, 2003; Klembara, 2005, 2009, 2011; Klembara et al., 2006, 2007; Буланов, 2014).

Volgerpeton exspectatus Bulanov, sp. nov.

Название вида *exspectatus* лат. – ожидаемый, желанный.

Голотип – ПИН, № 5303/131, череп ларвальной особи (рис. 2, а); Россия, Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Монастырский Овраг-D; терминальная часть уржумского яруса средней перми.

Описание (рис. 2–6). **Общая характеристика.** Череп голотипа имеет длину 18 мм. Преорбитальный отдел значительно короче посторбитального. Сохранность голотипа позволяет предполагать резко наклонное (субвертикальное) положение скуловых отделов по отношению к теменному щиту. Орбиты овальной формы; длина их проекции на сагиттальную ось составляет треть (35.4%) полной длины черепа, а задние края орбит располагаются слегка позади уровня середины его длины. Отверстия наружных ноздрей развернуты антеролатерально. Челюстные суставы выдвинуты вперед относительно затылочного края черепа до уровня задних отделов *supratemporalia*. Затылочный край, по-видимому, был прямым, если не считать небольших вдавлений в области медиальных отделов *tabularia*. Швы между большинством костей крыши черепа ровные или слабо ундулирующие; швы между парными костями осевого отдела имеют форму зигзагов большой амплитуды. Почти все элементы дерматокраниума слегка раздвинуты по шовным контактам, что позволяет наблюдать характер сочленения большинства окостенений, представленных на голотипе. Начало становления покровного орнамента фиксируется на многих элементах крыши черепа, где он представлен слабо выраженными и равномерно распределенными углублениями, приуроченными к местам выходов питающих сосудов, а также разделяющими их пологими валиками (рис. 3, а). Более рельефная орнаментация наблюдается на костях осевого отдела передней половины черепа (на *frontalia*, *praefrontalia*, *nasalia*,

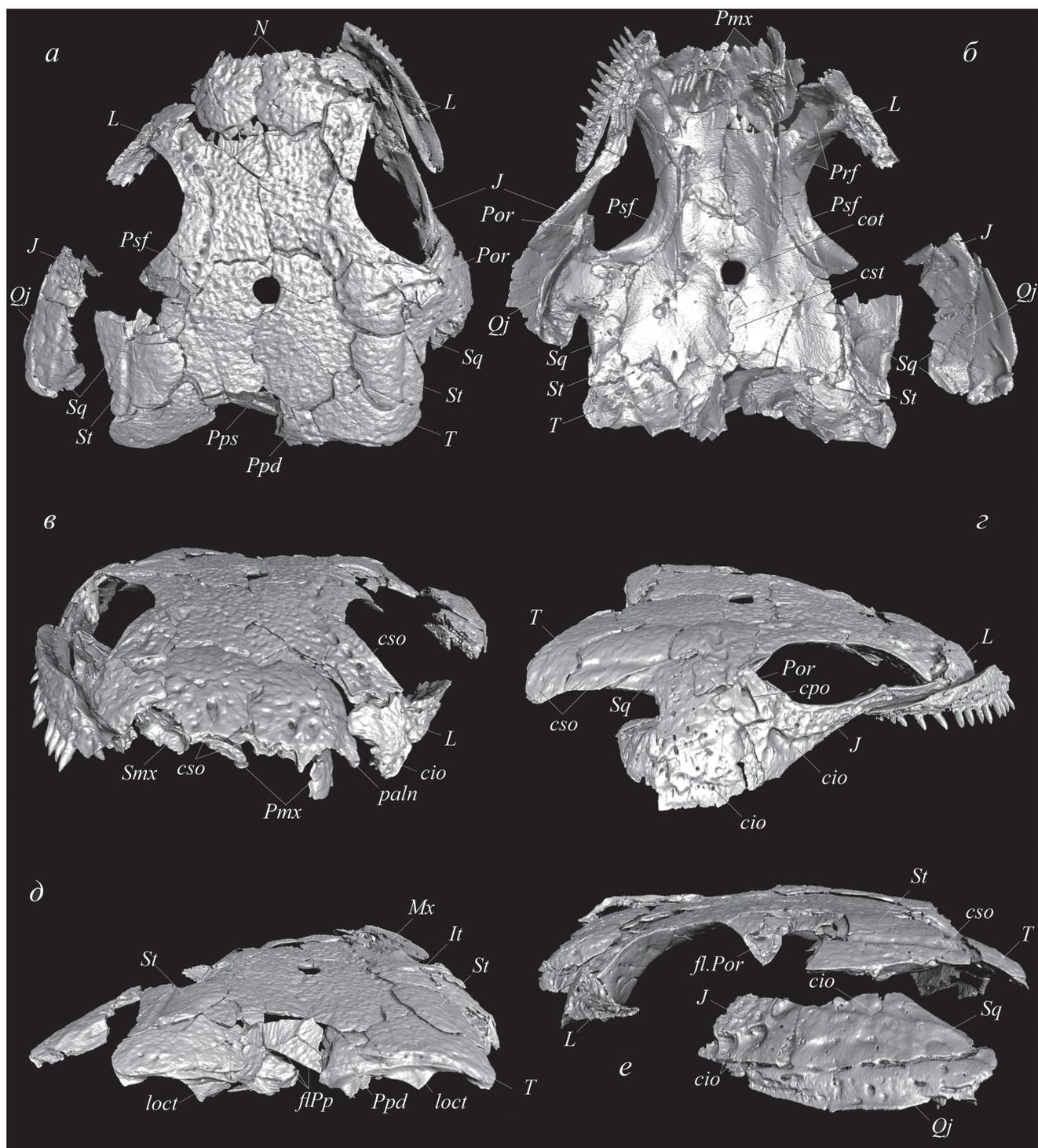


Рис. 3. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, КТ-реконструкция черепа (нижняя челюсть не показана): *a* – дорсально, *б* – вентрально, *в* – антеродорсально, *г* – латеродорсально (справа), *д* – постеродорсально, *е* – латерально (слева). Обозначения: *cio* – инфраорбитальный канал сейсмочувствительной системы, *cot* – орбитотемпоральный гребень, *cso* – супраорбитальный канал сейсмочувствительной системы, *cst* – сагиттальный гребень, *fl.Por* – фланг причленения заглазничной кости, *It* – межвисочная кость, *J* – скуловая кость, *L* – слезная кость, *loct* – затылочная пластина таблитчатой кости, *Mx* – верхнечелюстная кость, *N* – носовая кость, *paln* – антеролатеральный отросток носовой кости, *Pmx* – предчелюстная кость, *Por* – заглазничная кость, *Ppd* – правая заднетеменная кость, *Pps* – левая заднетеменная кость, *Prf* – переднелобная кость, *Psf* – заднелобная кость, *Qj* – квадратноскуловая кость, *Smx* – септомаксиллярная кость, *Sq* – чешуйчатая кость, *St* – надвисочная кость, *T* – таблитчатая кость.

на передних отделах parietalia), а также на jugale. Желоба сейсмодатированной системы хорошо прослеживаются в большинстве мест их стандартного расположения у сеймуриаморф.

Parietale. Теменные кости удлиненные, изометричной формы, незначительно расширенные в средней части. Спереди parietalia проникают в межорбитальную область, где они слабо вдаются в задние фланги frontalia. Передний край крупного теменного отверстия, имеющего почти правильную круглую форму, расположен на уровне задних краев орбит и достаточно далеко отстоит от границ с лобными костями. По периферии foramen parietale обрамляется желобком. На дорсальной стороне черепа латеральные края parietalia образуют вырезки, вмещающие выпуклые фланги примыкающих сбоку костей височной группы, а также postfrontale и tabulare. Для всех перечисленных элементов, а также для лежащих впереди frontalia теменные кости формируют широкие подстилающие пластины, в связи с чем их площадь на вентральной поверхности крыши черепа значительно увеличена (рис. 3, а, б).

Линия шва, образуемого теменными костями, неровная; на дорсальной и вентральной сторонах она образует широкие разнонаправленные петли, что определяет чередующееся площадное перекрывание элементов вдоль линии сагиттального шва. Сзади parietalia широко подстилаются заднетеменными костями и, возможно, самыми медиальными краями tabularia.

Сагиттальный гребень на вентральной стороне крыши черепа не имеет резких границ и почти не выражен в рельефе (рис. 3, б), однако утолщение теменных костей вдоль образуемого ими шва очевидно. Гребень разделяется теменным отверстием на резко очерченные килевидные орбитотемпоральные гребни, расходящиеся антеролатерально под углом около 90° (рис. 3, б). После захождения в межорбитальную область гребни резко изменяют направление и далее следуют вперед по шву между frontalia и postfrontalia, проходя при этом через треугольные выросты теменных костей, вклинивающиеся между указанными элементами (рис. 3, б).

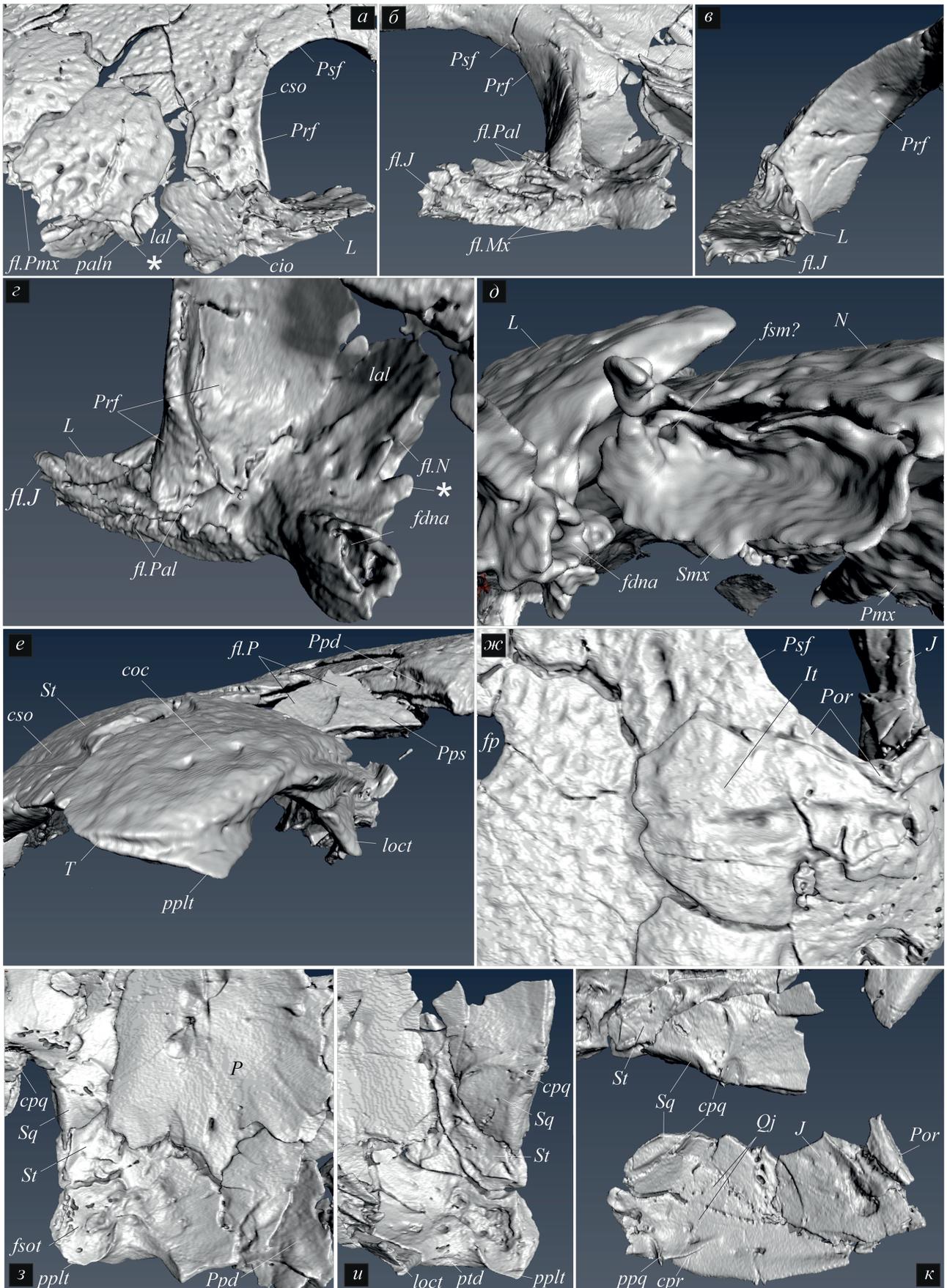
Frontale. Лобные кости незначительно короче теменных. Ширина флангов приращения parietalia и nasalia примерно одинакова, но в своей средней части каждая лобная кость образует выраженный латеральный выступ, который отделен от орбит узко контактирующими прае-

и postfrontale. Как и у теменных костей, шов между frontalia имеет форму широкого зигзага, несовпадение положения которого на дорсальной и вентральной сторонах обеспечивает широкое взаимное перекрывание элементов вдоль продольной оси черепа. Латеральные выступы frontalia захватываются желобами надглазничных каналов сейсмодатированной системы, образованных серией крупных ямок с расположенными внутри крупными отверстиями.

Как на дорсальной, так и на вентральной стороне лобные кости вдаются спереди в носовые вдоль линии сагиттального шва, однако во втором случае это выражено сильнее по причине наличия у frontalia хорошо развитых пластин, простирающихся под nasalia почти до уровня центров их окостенения.

На вентральной стороне крыши черепа латеральные отделы лобных костей заметно опущены вниз относительно медиальных, что определяет сводчатый профиль межорбитального отдела дерматокраниума (рис. 3, б). Центры окостенения frontalia смещены к их латеральным флангам, на что указывает наличие здесь разделенных валиками отверстий. Их положение на визуальном продолжении орбитотемпоральных гребней свидетельствует об исходном размещении центров окостенения frontalia над хрящевыми пластинами pila praeoptica (этмосфеноида).

Nasale. Длина носовых костей равна их максимальной ширине. Оба элемента имеют изометричную форму и разделены зигзагообразным швом (рис. 3, а). Спереди nasalia образуют единую (не разделенную вырезкой) торцевую зазубренную поверхность для крепления дорсальных отростков премаксилл. Вырезка, образованная краем наружной ноздри, пологая; она занимает половину ширины nasale и отделена от площадки крепления премаксиллы небольшим треугольным выступом. Постеролатеральная стенка вырезки образована длинным узким отростком, который отделяет дорсомедиальный отдел слезной кости от назального отверстия (рис. 4, а). Задние фланги носовых костей вдаются в лобные кости по центру ширины последних, налегая на образуемые ими контактные пластины. Латеральные отделы nasalia заметно изогнуты вентролатерально, что придает костям сводчатый характер (рис. 3, в). Дорсальная поверхность nasalia несет образованные серией крупных отверстий желоба супраорбитальных сейсмодатированных каналов, проходящие через центры окостенения на значительном расстоя-



нии от краев назальных отверстий и оканчивающиеся у границ с praemaxillaria.

Praefrontale. На дорсальной стороне крыши черепа praefrontale имеет неправильно-трапециевидную форму (рис. 4, *a*) и по площади уступает postfrontale, с которым оно контактирует впереди от уровня середины длины орбиты, налегая на передний край этой кости, несущий небольшие гребневидные выступы. Орбитальный край более тонкий по сравнению с таковым postfrontale и, в отличие от него, слегка приподнят над поверхностью крыши черепа. Несколько крупных отверстий, заглубленных в направлении центра окостенения, маркируют место прохождения надглазничного сейсмочувствительного канала, который в передней части элемента образовывал резкую флексуру при выходе на носовую кость (рис. 4, *a*).

С вентральной стороны, сразу впереди от контакта с postfrontale, переднелобная кость разделяется на дорсальную и орбитальную пластины, ориентированные друг к другу под углом около 70° и расширяющиеся вперед и вниз, соответственно. За счет своей сложной конфигурации, переднелобная кость охватывала хрящевую обонятельную капсулу сверху, сзади и отчасти медиально, поскольку вентромедиальное окончание орбитальной пластины отклоняется вперед (рис. 4, *b*). Praefrontale подстилает заднюю часть предглазничного отдела lacrimale по всей его высоте (рис. 4, *b*). Для сочленения с nasale кость формирует короткую, но выдержанную по ширине контактную площадку, что видно на обеих сторонах черепа, благодаря слабому смещению костей из инсидной позиции (рис. 3, *a*). С frontale переднелобная кость образует торцевой контакт без выраженного взаимного перекрывания.

Неровный характер самой вентральной оконечности орбитальной пластины praefrontale позволяет предполагать ее контакт с palatinum медиальнее места крепления к нему слезной кости

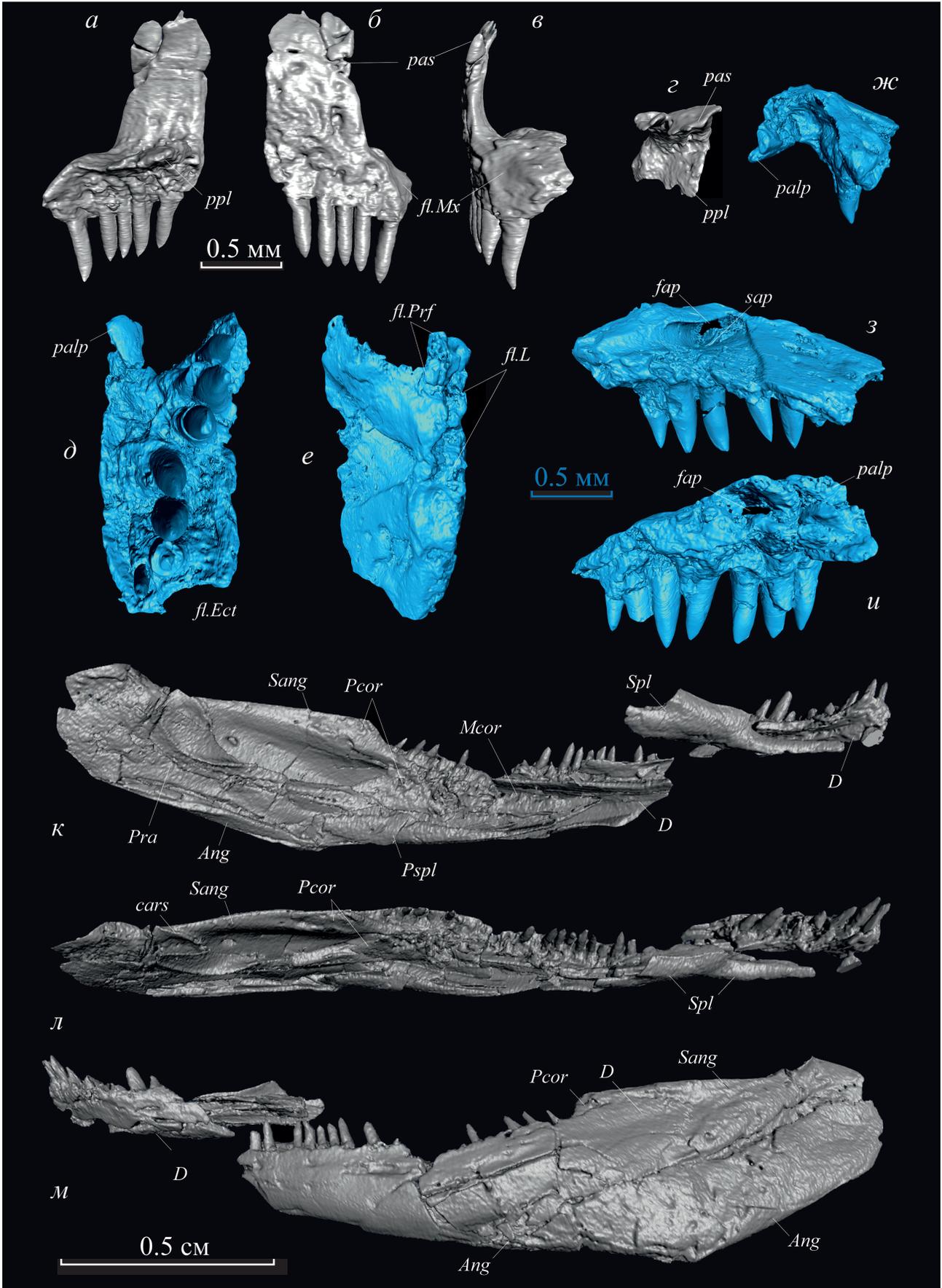
(см. ниже). Предположительно, конец пластины проецировался на неровный дорсальный край стенки, обрамляющей хоану (рис. 5, *e*).

Postfrontale. От границы с praefrontale заднелобная кость равномерно расширяется по направлению назад и разделяется выемкой в каудальном фланге на два отростка, обрамляющих переднюю часть intertemporale. Медиальный отросток вклинивается между parietale и intertemporale до уровня середины теменного отверстия, а латеральный контактирует с postorbitale по шву, перпендикулярному краю орбиты. Снизу медиальный отросток полностью перекрывается теменной костью, в связи с чем на вентральной стороне крыши черепа postfrontale имеет форму узкой, вытянутой вдоль орбитального края серповидной пластины, в центральной части которой присутствуют несколько отверстий с подходящими к ним желобками (рис. 3, *b*). За счет подстилающих пластин, образуемых костью для praefrontale и postorbitale, ее длина на вентральной стороне значительно увеличена.

Ряд крупных углублений, протягивающийся вдоль медиального фланга postfrontale на его дорсальной стороне, маркирует место прохождения canalis supraorbitalis сейсмочувствительной системы, который спереди выходит на латеральный фланг лобной кости, а сзади — на медиальный фланг межвисочной.

Lacrimale. Предглазничный отдел lacrimale по длине равен подглазничному (рис. 3, *a*; 4, *a*). В предглазничной части кость формирует высокую восходящую пластину, подстилаемую вблизи орбиты как nasale, так и praefrontale (рис. 4, *a*, *z*). Антеродорсальная часть lacrimale отделена от отверстия наружной ноздри узким латеро-вентральным отростком nasale, на конце которого имеется небольшая впадина, вмещавшая направленный вперед шпоровидный выступ, расположенный у основания lamina ascendens

←
Рис. 4. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, детали морфологии черепа, КТ-реконструкция: *a* — левая преорбитальная область, латеродорсально; *b* — тот же отдел, вентрально; *в* — характер сочленения praefrontale и lacrimale в антеровентральном углу орбиты, вид сзади; *г* — левая преорбитальная область, антеромедиально; *д* — правое serptomaxillare, вид спереди, каудодорсально; *e* — левое tabulare, постеролатерально; *ж* — заглазнично-височная область правой стороны, дорсально; *з* — затылочно-височная область правой стороны, вентрально; *и* — затылочно-височная область левой стороны, вентрально; *к* — левый скуловой отдел, медиально. Обозначения: *sos* — затылочная комиссура сейсмочувствительной системы; *cpq* — параквадратный гребень (crista paraquadrata) чешуйчатой кости; *cpr* — предквадратный гребень (crista praequadrata) квадратноскуловой кости; *fdna* — переднее (дистальное) отверстие слезно-носового протока; *fl.* (*J*, *Mx*, *N*, *P*, *Pal*, *Pmx*) — фланги причленения перечисленных костей; *fsot* — поверхность прилегания слуховой капсулы; *lal* — восходящая пластина слезной кости; *P* — теменная кость; *pplt* — постеролатеральный отросток таблитчатой кости (рудиментарный); *ppq* — параквадратный отросток квадратноскуловой кости (rg. paraquadratus); *ptd* — свод задневисочной впадины; остальные как на рис. 3. Звездочкой обозначены отросток у основания восходящей пластины слезной кости и соответствующая ему выемка на окончании антеролатерального отростка носовой кости.



lacrimale (рис. 4, *a, z*). Подглазничный отдел кости широкий, низкий, лежит в субгоризонтальной плоскости и оканчивается сложной вогнутой контактной площадкой с карнизообразно нависающим верхним краем, вмещавшей переднюю оконечность jugale (контакт костей представлен на правой стороне черепа). Сложно организован и контакт lacrimale с graefrontale, несущий элементы зубчатого сочленения (рис. 4, *a, в, z*).

Вентральная поверхность lacrimale, за исключением ровной латеральной зоны, контактировавшей с maxillare, рассечена бороздами на высокие продольные зазубренные гребни (рис. 4, *б, z*), которые проецировались на латеральный край palatinum, в т.ч., предположительно, на основание его антеролатерального отростка.

Дорсальный край lacrimale вблизи контакта graefrontale и nasale захватывается краем желобка надглазничного сейсмогенераторного канала, однако этот его участок не содержит отверстий. Напротив, желоб с. infraorbitalis, протягивающийся вдоль контакта с максиллой, на всем его протяжении хорошо выражен и трассируется серией отверстий, самое крупное из которых расположено впереди от вырезки, образованной дорсальным выступом maxillare, и открывается вперед (рис. 4, *a*).

Дистальное отверстие слезно-носового протока (рис. 4, *z*) широкое и расположено с торца антеровентрального края lacrimale, в связи с чем не экспонируется в латеральной проекции. Положение проксимального отверстия у левого lacrimale не вполне очевидно по причине повреждения кости на участке, примыкающем к краю орбиты (рис. 2, *a*). На правой стороне орбитальный край кости осложнен небольшой выемкой, протяженность которой составляет примерно четверть длины ее предглазничного отдела. Не исключено, что выемка является результатом повреждения, однако более вероятно, что ее наличие связано с недоокостенением внешней стенки протока, которое наблюдается у соразмерных экземпляров *Discosauriscus*

austriacus и *Seymouria sanjuanensis* (Klembara, 1997; Klembara et al., 2007).

Septomaxillare. Правое septomaxillare голотипа хорошо сохранилось и располагается в инситном положении относительно носовой кости, занимая всю ширину образуемой ею носовой вырезки. Элемент имеет форму удлиненной, глубоко вогнутой вдоль длинной оси пластины (рис. 4, *d*), вентролатеральный край которой образует небольшой, слегка отогнутый вентрально выступ, по-видимому, проецировавшийся на шов между graemaxillare и maxillare. В проксимодорсальной части элемента имеется отверстие, которое, по-видимому, может интерпретироваться как foramen septomaxillaris, хотя его размер существенно меньше дистального отверстия слезно-носового протока (рис. 4, *d*).

Postparietale. Заднетеменные кости голотипа сильно различаются по размеру. Миниатюрное правое postparietale сохранило свое инситное положение и имеет неправильно-треугольную форму (рис. 3, *d*); его латеральный край налегает на прилежащий фланг tabulare. Затылочная пластина ориентирована вертикально и отделена от затылочной бровки теменного щита расширяющимся медиально желобком (рис. 3, *d*). Левое postparietale расколото на фрагменты, но его форма легко реконструируется, благодаря окружающим дермальным элементам, сохранившим свое исходное положение. По размеру эта кость вдвое превосходила правое postparietale и образовывала широкую подстилающую пластину для обеих теменных костей (рис. 3, *d*; *fl.Pp*).

Tabulare. По своим размерам и пропорциям таблитчатая кость *V. exspectatus* имеет очевидное сходство с таковой известных видов *Karpinskiosaurus*, резко отличаясь при этом от tabulare других сеймуриаморф. Данный элемент очень крупный: его площадь на дорсальной стороне превышает совокупный размер заднетеменных костей (рис. 3, *a*). Для сочленения с parietale таблитчатая кость формирует широкий, антеромедиально направленный выступ, подстилаемый теменной костью по всей его

Рис. 5. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, КТ-реконструкции: *a-z* – левое graemaxillare: *a* – сзади, *б* – спереди, *в* – латерально, *z* – дорсально; *d-u* – правый vomer: *d* – вентрально, *e* – дорсально, *жс* – спереди, *з* – медиально, *и* – латерально; *к-м* – левая ветвь нижней челюсти: *к* – медиально, *л* – дорсально, *м* – латерально. Обозначения: *Ang* – угловая кость; *cars* – гребень, ограничивающий спереди сочленовную кость; *D* – зубная кость; *fap* – отверстие постхоанного анастомоза; *fl. (Ect, L, Mx, Prf)* – фланги причленения наружнокрыловидной, слезной, верхнечелюстной и переднелобной костей, соответственно; *Mcor* – средний короноид; *palp* – антеролатеральный отросток небной кости; *pas* – восходящий (дорсальный) отросток предчелюстной кости; *Pcor* – задний короноид; *ppl* – небный отросток предчелюстной кости; *Pra* – предсочленовная кость; *Pspl* – задняя пластинчатая кость; *Sang* – надугловая кость; *sap* – желоб постхоанного анастомоза; *Spl* – пластинчатая кость.

длине и по этой причине отсутствующий на вентральной стороне крыши черепа. Образующий *tabulare* выступ меньшего размера внедряется в задний отдел *supratemporale* в месте пересечения границы костей желобом височной ветви с *supraorbitalis*.

Латеральный отдел кости расширен в антерокаудальном направлении, слегка округлен постеролатерально и имеет резкий вентральный наклон. Латерокаудальный отросток почти редуцирован (рис. 4, *e*; *ppli*). Задневисочные впадины широкие. Медиально кость формирует широкую окципитальную пластину, полностью представленную на левой стороне голотипа, но разделенную здесь трещинами на несколько частей (рис. 3, *д*). Как и на *postparietale*, затылочная пластина ориентирована почти вертикально и отделена от края теменного щита по всей ее ширине желобом (рис. 4, *e*).

Несколько пологих углублений с крупными отверстиями в центре, которые расположены на дорсальной поверхности вдоль постеролатерального фланга на обоих *tabularia*, предположительно связаны с прохождением здесь затылочной комиссуры (рис. 3, *a*; 4, *e*).

На вентральной поверхности крыши черепа латеральный отдел *tabulare* формирует обширную чашеобразную структуру с неровной вогнутой поверхностью, маркирующую место крепления латерального отдела хрящевой слуховой капсулы. Центральная часть кости несет несколько крупных отверстий. Положение границы между теменной и таблитчатой костями свидетельствует, что первый элемент подстилает антеролатеральный отросток *tabulare* по всей его длине; однако при этом антеромедиальный отдел таблитчатой кости подстилает прилежащий участок *parietale*.

Intertemporale. Сохранившееся в составе крыши черепа правое *intertemporale* имеет удлиненно-гексагональную форму. Длинная ось кости развернута под углом около 35° к продольной оси черепа. Дорсальная поверхность окостенения несет поперечно ориентированный глубокий желоб заглазничной комиссуры сейсмодатированной системы, а также участок *sulcus supraorbitalis*, проходящий вдоль медиального фланга элемента. Окончания обоих сейсмодатированных желобов максимально сближены, но при этом разделены перемычкой.

В конструкции крыши черепа межвисочная кость занимала поверхностное положение,

поскольку подстилалась всеми окружающими окостенениями (за исключением, возможно, *postorbitale*), что демонстрирует левая сторона голотипа, где отсутствие *intertemporale* позволяет наблюдать подстилавшие этот элемент широкие пластины, сформированные *postfrontale*, *parietale*, *supratemporale* и *squamosum* (рис. 3, *a*). Таким образом, на вентральную поверхность открывался небольшой участок кости, отвечающий центру ее окостенения.

Supratemporale. На дорсальной поверхности *supratemporale* по размеру лишь незначительно превышает *intertemporale*. Задняя половина латерального фланга окостенения формирует часть обрамления ушной вырезки и ориентирована продольно. На этом участке край *supratemporale* заметно утолщен и несет с торца желоб, вмещающий шпорообразный постеродорсальный отросток *squamosum* (рис. 4, *з, и*). Передняя часть латерального фланга, ограниченная *squamosum*, резко изгибается антеромедиально, следствием чего является сильная экспансия *squamosum* в область теменного щита.

Ровная дорсальная поверхность кости осложнена только широким, глубоким и непрерывным желобом височной ветви *canalis supraorbitalis*, проходящим на значительной дистанции от латерального края *supratemporale* (далее вперед канал тянется в направлении заглазничной комиссуры по шву между *squamosum* и *intertemporale*). Задний край кости на обеих сторонах черепа несет выемку в месте его пересечения сейсмодатированным каналом.

Как и *intertemporale*, надвисочная кость подстилается всеми окружающими элементами дерматокраниума, в первую очередь *parietale* и *squamosum*, вследствие чего с вентральной стороны экспонируется только ее осевая зона, что можно наблюдать на левой стороне голотипа (рис. 4, *и*); еще более полное перекрывание центра окостенения указанными костями на противоположной стороне (рис. 4, *з*) с большой вероятностью является следствием деформации.

Postorbitale. У голотипа сохранилось только правое *postorbitale*. Несмотря на значительную глубину ушных вырезок, заглазничная кость хорошо развита и имеет широкий каудальный отросток трапециевидной формы, который при этом далеко отстоит от *supratemporale* по причине широко контактирующих чешуйчатой и межвисочной костей. Вентральный отдел широко сочленяется с *jugale* и отделен от орбиты отрост-

ком этой кости, восходящим вдоль орбитального края (рис. 3, *a*). Желоб заглазничной комиссуры сейсмодатчик системы глубокий и проходит через центр окостенения.

Jugale. У голотипа полностью представлено правое jugale, в то время как у левого элемента утрачена его подглазничная часть. Заглазничный отдел кости субквадратной формы: на обеих сторонах черепа его каудальный фланг прямой и расположен под прямым углом как к вентральному, так и дорсальному флангам (рис. 3, *z*, *e*). В районе орбиты антеродорсальный участок заглазничного отдела jugale, однако, формирует высокий отросток, восходящий вдоль орбитальной стенки и отделяющий от нее латеральный отдел postorbitale; таким образом, для этого элемента скуловая кость формирует субквадратную вырезку, что подтверждается формой прилежащего участка заглазничной кости. Подглазничный отдел jugale расширяется по направлению вперед, перекрывая заднюю часть максиллы по всей ее ширине (рис. 3, *a*), и образует сложный контакт со слезной костью на уровне конца передней трети глазницы.

Вдоль орбитального края и на некоторой дистанции от него по внешней стороне jugale протягивается желоб подглазничного сейсмодатчик канала, состоящий из плотно сгруппированных глубоких ямок, дорсальные стенки которых образуют над желобом карнизовидный уступ.

Squamosum. Обе чешуйчатые кости голотипа повреждены, но в совокупности позволяют составить полное представление о строении этого элемента у Volgerpeton. На обеих сторонах черепа медиальный фланг кости широко заходит в область теменного щита, вдаваясь в латеральные фланги inter- и supratemporale (рис. 3, *a*; 4, *ж*). Передний край отикального фланга более полно сохранившегося правого squamosum заглублен вперед немногим далее границы между указанными костями. Средняя часть левого squamosum повреждена, однако положение представленного на вентральной стороне медиального окончания crista paraquadrata, а также отпечаток недостающего фрагмента кости на породе указывают на аналогичное положение переднего края вырезки и на левой стороне черепа (рис. 2, *a*; 4, *и*). Передний край squamosum был прямым или почти прямым и протягивался в строго поперечном направлении, что устанавливается по его сохранившимся участкам на левой стороне и хорошо согласуется с формой

каудальной оконечности правого postorbitale. Несмотря на смещенное вперед положение края ушной вырезки, медиальный фланг squamosum образует направленный назад треугольный выступ, обрамляющий снаружи переднюю (скошенную) половину латерального фланга надвисочной кости. Дополнительно, каудальное окончание этого выступа squamosum формирует шпорообразный отросток, лежащий в пазу, образованном латеральным краем supratemporale и проходящим вдоль него по вентральной стороне продольным гребнем (рис. 4, *з*, *и*).

Помимо внедрения squamosum в область теменного щита на дорсальной поверхности крыши черепа, на вентральной стороне кость образует дополнительно широкую медиальную пластину, широко перекрываемую supratemporale (рис. 4, *з*, *и*). Как видно на правом squamosum, crista paraquadrata, как и у всех сеймуриоидов, ограничивает спереди ушную вырезку, проходя по самому краю ее передней стенки, и прослеживается до самого края медиальной пластины squamosum.

Желоб инфраорбитального сейсмодатчик канала широкий, хорошо выражен в рельефе, имеет ровные стенки, несколько удален от края ушной вырезки и проходит вблизи центра окостенения в направлении заглазничной комиссуры.

Quadratojugale. На внешней стороне крыши черепа квадратноскуловая кость (рис. 3, *e*) невысокая на всем протяжении, равномерно понижается по направлению вперед и несильно выступает вниз относительно вентрального края jugale. Передняя оконечность элемента располагается на уровне задней стенки орбиты и далеко отстоит от maxillare. Вентральный край кости в задней ее половине слегка отвернут латерально, каудальное окончание обрамляет прилежащий фланг squamosum на участке ниже ушной вырезки. Внешняя поверхность квадратноскуловой кости несет несколько крупных отверстий, рассредоточенных по всей ее длине.

На внутренней стороне крыши черепа quadratojugale имеет неправильно-ромбовидную форму вследствие того, что образует обширную пластину, простирающуюся под squamosum (рис. 4, *к*). Начиная от передней оконечности кости, высота пластины быстро увеличивается в каудальном направлении; область ее распространения сзади ограничена проходящим вдоль края ушной вырезки параквадратным гребнем squamosum. Таким образом, вентромедиальная

поверхность квадратноскуловой кости более чем вдвое превосходит площадь ее наружной стороны. Параквадратный отросток (рр. paraquadratus), маркирующий положение суставного отдела palatoquadratum, хорошо выражен, имеет чашеобразную форму и сопровождается направленным вперед и вверх протяженным гребнем (*crista praequadrata*, новый термин), расположенным под углом около 40° к вентральному краю quadratojugale.

Praemaxillare. Как указывалось выше, на образце предчелюстные кости находятся в изолированном состоянии под передними отделами носовых костей (рис. 2, б; 5, а–г). Левое praemaxillare сохранилось полностью и имеет высокий, почти не сужающийся дорсально восходящий отросток, ширина которого соответствует первым четырем зубным позициям. Его медиальный край расположен вровень с симфизным краем зубной площадки, что позволяет говорить об отсутствии у *V. exspectatus* премаксиллярной фонтанели. Небный отросток почти не развит и представлен двумя небольшими выступами на медиальном краю зубной площадки (рис. 5, а, г). Левая предчелюстная кость содержит шесть зубных позиций, из которых предпоследняя не содержит зуба в рабочем положении. Несколько крупных отверстий прободают основание восходящего отростка с медиальной стороны; внешняя сторона кости также несет следы интенсивной васкуляризации. Восходящий отросток правого praemaxillare отломан примерно посередине его высоты. Этот элемент содержит семь зубных позиций, из которых первая и третья являются вакантными и сохранили вблизи зоны имплантации закладки коронок сменных зубов.

Maxillare. У голотипа полностью сохранилась правая верхнечелюстная кость, смещенная в сторону из своего прижизненного положения настолько, что это позволяет наблюдать ровную контактную поверхность, перекрывающуюся вентролатеральным краем lacrimale, а также jugale (рис. 2). Maxillare короткое: его задняя оконечность располагалась примерно на уровне середины длины орбиты. Кость содержит 18 зубных позиций, из них пять вакантных, в т.ч. — первая ячейка, внутри которой имеется сформированная коронка сменного зуба. Своей максимальной высоты maxillare достигает напротив четвертого максиллярного зуба, где дорсальный край кости образует низкий треугольный выступ. В этом месте высота maxillare соответ-

ствует высоте расположенных на этом участке зубов. Вырезка, образованная краем отверстия наружной ноздри, очень короткая и по длине соответствует первым двум зубным позициям, из чего следует, что вентральная стенка назального отверстия была сформирована преимущественно praemaxillare. В плане кость заметно изогнута и имеет примерно равную ширину на всем своем протяжении, при том, что высота maxillare равномерно уменьшается в каудальном направлении начиная от дорсального выступа. Как следствие, в подглазничном отделе высота максиллы меньше ее ширины. Внешняя поверхность кости прободена многочисленными отверстиями, что особенно выражено в передней части окостенения. Отверстия, расположенные вдоль лабиального парапета, направлены вниз; отходящие от них желобки анастомозируют и образуют канал, протягивающийся параллельно его вентральному краю (рис. 6, а).

Верхнечелюстные зубы монокуспидные, конической формы, без выраженного лингвального наклона вершинки, с короткими боковыми режущими кантами. Вершины зубов слегка заужены, что придает коронкам стреловидную форму (рис. 6, а). Основания зубов в поперечных КТ-сечениях не складчатые и имеют круглую форму, что определяет отсутствие у зубов выраженных контрфорсов.

Vomer. Сохранившийся правый сошник (рис. 5, д, е; 6, в) представляет собой удлиненную пластину, ширина которой почти в три раза меньше ее длины и почти не меняется на всем протяжении элемента, если не считать заметно сужающейся задней оконечности, скошенный латеральный край которой контактировал с palatinum. Остальная часть латерального фланга сошника несколько утолщена и образует медиальную стенку хоаны. Передний край кости прямой.

Вдоль медиального фланга vomer протягивается расширяющаяся вперед широкая лишняя гребней контактная площадка. По аналогии с *Discosauriscus* (Klembara, 1997) можно предполагать, что данная поверхность служила местом вентрального налегания vomer противоположной стороны и небной ветви правого pterygoideum, однако сохранность не позволяет установить положение границ между указанными элементами, и их соотношение у *Volgerpeton* остается неопределенным.

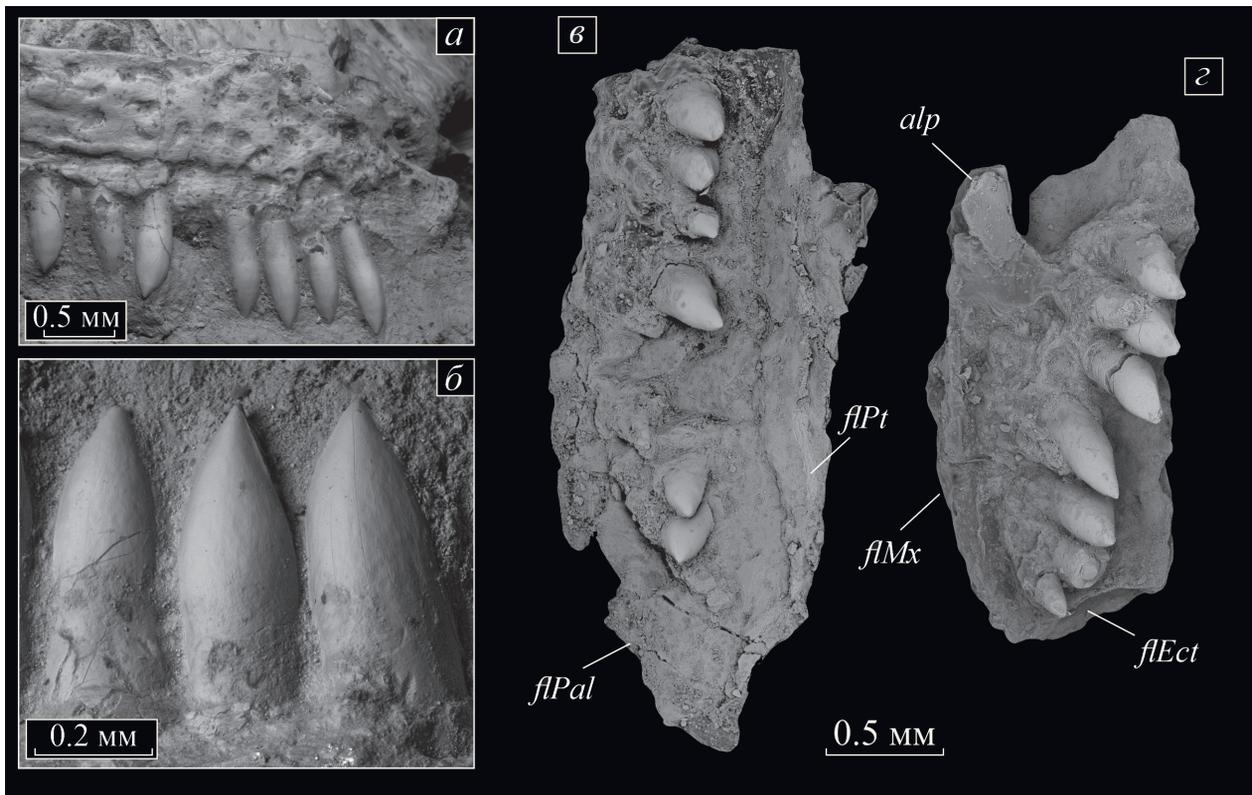


Рис. 6. *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 5303/131, элементы зубной системы челюстной и небной аркад: а – передний отдел правой верхнечелюстной кости, латерально; б – нижнечелюстные зубы, лабиально; в – правый vomer, вентрально; з – правое palatinum, вентрально. Обозначения: alp – антеролатеральный отросток, fl – фланги причленения: Ect – ectopterygoideum, Mx – maxillare, Pal – palatinum, Pt – pterygoideum.

На вентральной стороне вдоль продольной оси vomer протягивается ряд из шести увеличенных, но варьирующих по размеру зубов, разделенных в центральной части ряда одной вакантной позицией. Наиболее крупным является четвертый зуб, однако еще более крупный зуб, по-видимому, занимал вакантную ячейку, что следует из размера последней. Таким образом, самые крупные зубы vomer были приурочены к центру окостенения. Коронки зубов конические, не загнутые и не уплощенные апикально, но несут на обращенной вперед стороне короткий режущий кант (рис. 6, в).

Небольшой и плохо сохранившийся зуб располагается латерально от вакантной позиции и, по-видимому, является нерезорбированным зубом предшествующей генерации. Зубы в аналогичном положении присутствуют и на palatinum (см. ниже). Другие, в том числе мелкие “шагреновые” зубы, на сошнике отсутствуют.

Palatinum. У голотипа сохранилась только небная кость правой стороны черепа, которая шире, но при этом существенно короче описанного

vomer. Длина кости более чем вдвое превышает ее ширину. Если не считать самой каудальной оконечности (позади от размещенного на ней зубного ряда), ширина palatinum остается почти неизменной на всем протяжении элемента. Выемка, образованная краем хоаны, глубокая, округло-треугольной формы; формирующая ее стенка очень высокая. Антеролатеральный отросток, обрамляющий вырезку сбоку, хорошо развит. Латеральный фланг кости, особенно в передней части, высокий и рассечен гребнями и выступами; в каудальном направлении он постепенно понижается и приобретает более сглаженный характер (рис. 5, u). При вертикальной ориентации расположенных на palatinum зубов дорсальная поверхность кости имеет очевидный медиальный наклон (рис. 5, ж, e). Каудальный край элемента образует небольшую контактную площадку серповидной формы для крепления наружнокрыловидной кости; латеральный край либо не формировал, либо не сохранил горизонтальных пластин для контакта с pterygoideum.

Ряд зубов, по размеру сопоставимых с челюстными, протягивается диагонально через

всю небную кость от ее антеромедиального края, где она контактировала с vomer, через центр окостенения в направлении ее постеролатеральной оконечности. В передней части palatinum зубной ряд прямой, сильно дистанцирован от границы с максиллой и, при отсутствии вакантных позиций, содержит восемь зубов. Примечательно, что второй и последний зубы имеют меньший размер и вплотную примыкают латерально к более крупным соседним зубам (рис. 5, *д, и*; 6, *з*), что, в совокупности с небольшим размером, может являться указанием на их принадлежность предшествующей генерации. Это позволяет предполагать, что, в отличие от зубов маргинального комплекса, формирование новых крупных зубов на небных элементах не всегда сопровождалось утерей их предшественников. В целом, зубы, размещенные на palatinum, крупнее и слабее варьируют по высоте в сравнении с таковыми на vomer; при этом самые крупные зубы также приурочены к центральной части окостенения. Второй (небольшой) и предпоследний (шестой) зубы обломаны на уровне основания коронки; четвертый и пятый зубы разделены небольшой диастемой. Как и на vomer, мелкие “шагреневые” зубы на palatinum отсутствуют.

Коронки зубов конической формы, их вершинки занимают центрированное положение. Большинство зубов имеет короткий острый режущий кант вдоль той стороны коронки, которая обращена вперед (лучше выражен у крупных зубов).

Дорсальная поверхность небной кости позади хоанной вырезки несет широкий и глубокий желоб, образованный парой крупных сосудистых каналов, широко расходящихся медиально (рис. 5, *е, з, и*). Латерально каналы сливаются и перекрыты в этом месте костной перемычкой. Несколько крупных отверстий имеется на дорсальной поверхности задней части palatinum (рис. 5, *е*).

Нижняя челюсть. Как упоминалось, левая ветвь нижней челюсти голотипа отчасти экспонируется позади черепа и разделена на две части (рис. 2). Кроме того, челюсть несет множественные компрессионные деформации, в связи с чем ее исходные пропорции и объем сильно нарушены (рис. 5, *к, е*).

Dentale. Зубная кость (рис. 5, *к–м*) сохранила большую часть располагавшихся в ней зубов, число которых составляло не менее 30. Шесть или семь позиций, размещенных на различных участках зубного ряда, являются вакантными;

четыре вакантные ячейки сохранили закладки сменных зубов в базальном положении. Зубы (рис. 6, *б*) по форме аналогичны описанным для maxillare, т.е. имеют острые вершинки и короткие ровные режущие канты. Зубы присимфизного отдела заметно крупнее зубов, размещенных в центральной части зубного ряда (рис. 5, *к–м*).

В плане кость дугообразно изогнута, что акцентировано в симфизной области. Каудально dentale достигает середины длины аддукторной полости и имеет максимальную высоту напротив короноидного отростка. Задняя оконечность — треугольной формы и широко перекрывает снаружи передний отдел supraangulare. Внешняя сторона кости лишена скульптурных образований и резко отличается от наблюдаемого у Karpinskiosaurus отсутствием густой сети горизонтально ориентированных сосудистых каналов, наличие которой является диагностической характеристикой этого рода (Буланов, 2002а; Klembara, 2011). Тем не менее, вдоль лабиального парапета расположено несколько относительно крупных отверстий, а присимфизная область снаружи прободена множеством пор, что свидетельствует об интенсивной васкуляризации роstralной части нижнечелюстной дуги.

Angulare. Передний край angulare располагался несколько позади середины длины челюсти. В латеральной проекции передняя половина вентрального края кости ориентирована под углом около 150° по отношению к его задней половине. Дорсальный край кости прямой на всем протяжении и ориентирован горизонтально или субгоризонтально. В аддукторном отделе угловая кость не меняет своей высоты и почти не заходит на медиальную сторону челюсти (рис. 5, *к*).

Постеродорсально angulare достаточно широко перекрывает вентральный отдел supraangulare, что видно на образце благодаря взаимному смещению этих элементов (рис. 5, *м*). Дорсальный край медиальной пластины кости напротив центра окостенения несет округлую пологую вырезку, которая, с большой вероятностью, отвечает нижней части размещавшегося здесь небольшого Меккелева отверстия, описанного в сходном положении у Discosauriscus austriacus (Klembara, 1997).

Supraangulare. Надугловая кость равномерно увеличивает свою высоту по направлению вперед от присуставного отдела, где ее дорсальный край формирует небольшой латеральный отворот, до короноидного выступа, в постро-

ении которого она принимает участие наравне с *postcoronoideum*. Передний отдел кости охватывает заднюю оконечность *dentale*, как с дорсальной, так и с вентральной стороны; при этом антеровентральная оконечность кости, разделяющая *dentale* и *angulare*, по-видимому, не заходила вперед далее уровня короноидного отростка. Положение передней стенки не окостеневавшего на этой стадии *articulare* отчетливо маркируется хорошо выраженным и косо ориентированным пластиновидным гребнем, расположенным на медиальной стороне *supraangulare* (рис. 5, л; *cars*). Внутри аддукторной полости несколько впереди указанного гребня кость несет крупное отверстие.

Praearticulare. Передняя оконечность *praearticulare* на образце отчасти перекрыта сместившимся *postspleniale*. Дорсальный край элемента в аддукторном отделе челюсти сильно опущен относительно дорсального края *supraangulare* и лежит примерно посередине высоты челюсти. В области челюстного сустава, однако, кость резко воздымается вверх до уровня, предположительно отвечающего положению суставной поверхности остававшегося хрящевым *articulare*. Вдоль линии этого подъема край кости в дорсальной проекции резко расширен и образует широкий желоб, который пересекает край аддукторной ямы (рис. 5, к, л) и далее протягивается внутри нее до уровня задней оконечности *postcoronoideum*. На медиальной стороне челюсти желоб вентрально ограничен резко очерченным карнизообразным гребнем. Артикулярный отдел кости очень протяженный: его длина (отвечающая длине угловой кости) всего в 1.5 раза короче аддукторной полости.

Spleniale. Пластинчатая кость смещена из исходного положения вследствие отрыва присимфизного отдела нижней челюсти при деформации образца (рис. 5, к, л). Передний отдел кости на участке между *postspleniale* и симфизом образовывал нижнюю бровку челюсти и несильно выходил на ее латеральную поверхность. Очень пологий продольный желоб, наблюдаемый на фациальной стороне латеральной пластины *spleniale*, по-видимому, связан с сейсмочувствительными структурами и, таким образом, маркирует положение *canalis mandibularis* боковой линии.

Медиальная пластина *spleniale* поднимается до элементов короноидной серии, прикрывая при этом желоб меккелева хряща. Ее антеродорсальный край, однако, формирует протяженную вырезку, длина которой отвечает десяти перед-

ним зубным позициям. Поскольку пластинчатая кость на образце смещена из исходной позиции, положение ее переднего края относительно *dentale* и участие кости в построении симфизной поверхности не очевидны.

Postspleniale. Задняя пластинчатая кость имеет форму протяженной, резко вогнутой вдоль продольной оси пластины, занимавшей на челюсти преимущественно вентральное положение (рис. 5, к). В каудальном направлении кость постепенно расширяется, все сильнее заходя на медиальную сторону челюсти, и оканчивается на уровне середины длины *dentale*.

Короноидная серия. Передний и средний короноиды были сильно повреждены при деформации челюсти, и их фрагменты, содержащие элементы озубления, можно местами наблюдать вдоль лингвальной стороны зубной площадки *dentale*. Напротив, форма и размер *postcoronoideum* довольно точно воспроизводятся на КТ-реконструкциях (рис. 5, и, к). Кость имеет достаточно сильно вытянутую назад постеролатеральную пластину, входящую в состав короноидного отростка, дорсальный край которой несет выраженные продольные гребни. Латеральная поверхность пластины почти полностью перекрыта антеродорсальным отростком *supraangulare*, которое отчасти подстилает ее и вентрально. Медиальная пластина кости высокая, обрамляет аддукторную полость спереди (налегая на прилежащий участок *praearticulare*) и лишена озубления в приаддукторной области. Впереди от аддукторной ямы пластина на всем своем протяжении контактирует с *postspleniale*, перекрывая верхний край этой кости, и в передней части несет небольшие зубы. Граница элемента со средним короноидом, предположительно, расположена на уровне десятого с конца нижнечелюстного зуба.

Материал. Голотип.

В следующей публикации (часть 2) будут рассмотрены отдельные аспекты морфологии *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., данные по ларвальной стадии онтогенеза вида в сравнении с типовым родом семейства (*Karpinskiosaurus*), а также с представителями семейств *Discosauriscidae* (*Discosauriscus*) и *Seymouriidae* (*Seymouria*).

Автор выражает искреннюю благодарность А.В. Миних за предоставленные материалы и

информацию по местонахождению Монастырский Овраг-D, а также заведующему кабинетом приборной аналитики ПИН РАН Р.А. Ракитову за помощь при выполнении работ, связанных с компьютерной томографией и электронной микроскопией. Автор очень признателен А.В. Подлеснову за консультации по вопросам, касающимся трехмерного моделирования объекта изучения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-0007 (<https://rscf.ru/project/23-24-0007/>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амалицкий В.П.* Северо-Двинские раскопки профессора В.П. Амалицкого. II. Seymouridae. Петроград: Росс. Гос. Акад. Типогр., 1921. С. 1–14.
- Бакаев А.С., Буланов В.В., Илалтдинов И.Я. и др.* Проблема возрастной датировки разреза Куеда-Ключики – уникального местонахождения пермских позвоночных (Пермский край) // Уч. зап. Казанск. ун-та. 2021. Сер. Естеств. науки. Т. 163. Кн. 3. С. 444–465.
- Буланов В.В.* Karpinskiosaurus ultimus (Seymouriamorpha, Parareptilia) из верхней перми Европейской России // Палеонтол. журн. 2002а. № 1. С. 77–84.
- Буланов В.В.* Новые данные по проколофонам перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2002б. № 5. С. 83–88.
- Буланов В.В.* Первые данные по карпинскиозавридам (Seymouriamorpha, Parareptilia) ишеевского фаунистического комплекса // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 77–80.
- Буланов В.В.* Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 394–415.
- Буланов В.В.* Новые находки тетрапод в разрезе лимитотипа северодвинского региона верхней перми Восточной Европы у села Монастырское (Татарстан) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса северной Евразии (Матер. V межвед. конф.). М.: ПИН РАН, 2010. С. 53–56.
- Буланов В.В.* Новые находки Microphon exiguus (Seymouriamorpha, Kotlassiidae) в северодвинских отложениях бассейна реки Сухоны // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 59–69.
- Буланов В.В.* Новый вид Leptoropha (Kotlassiidae, Seymouriamorpha) из верхнеуржумских отложений Европейской России // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 80–86.
- Буланов В.В.* Находка Discosauriscidae (Tetrapoda, Seymouriamorpha) в среднепермском лагерштете Ключики (Пермский край) // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. LXVIII сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2022. С. 198–199.
- Ивахненко М.Ф.* Дискосавриды из перми Таджикистана // Палеонтол. журн. 1981. № 1. С. 114–128.
- Миних М.Г., Миних А.В., Молоствовская И.И. и др.* К вопросу о точке стратиграфической границы северодвинского яруса // Недра Поволжья и Прикаспия. 2009. Вып. 58. С. 31–38.
- Чудинов П.К., Вьюшков Б.П.* Новые данные о мелких котилозаврах из перми и триаса СССР // Докл. АН СССР. 1956. Т. 108. № 3. С. 547–550.
- Bulanov V.V.* Evolution and Systematics of Seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 1. 105 p.
- Ivakhnenko M.F.* Eotherapsids from the East European Placket (Late Permian) // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 4. P. 339–465.
- Klembara J.* The cranial anatomy of Discosauriscus Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovic Furrow (Czech Republic) // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1997. V. 352. P. 257–302.
- Klembara J.* A new discosauriscid seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of Moravia, Czech Republic // Acta Palaeontol. Pol. 2005. V. 50. № 1. С. 25–48.
- Klembara J.* The skeletal anatomy and relationships of a new discosauriscid seymouriamorph from the Lower Permian of Moravia (Czech Republic) // Ann. Carneg. Mus. 2009. V. 77. № 4. P. 451–483.
- Klembara J.* The cranial anatomy, ontogeny, and relationships of Karpinskiosaurus secundus (Amalitzky) (Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae) from the Upper Permian of European Russia // Zool. J. Linn. Soc. 2011. V. 161. P. 184–212.
- Klembara J., Berman D.S., Henrici A.C. et al.* Comparison of cranial anatomy and proportions of similarly sized Seymouria sanjuanensis and Discosauriscus austriacus // Ann. Carneg. Mus. 2006. V. 75. № 1. P. 37–49.
- Klembara J., Berman D.S., Henrici A.C. et al.* First description of skull of Lower Permian Seymouria sanjuanensis (Seymouriamorpha; Seymouriidae) at an early juvenile growth stage // Ann. Carneg. Mus. 2007. V. 76. № 1. P. 53–72.
- Säilä L.K.* Alpha taxonomy of the Russian Permian procolophonoid reptiles // Acta Palaeontol. Pol. 2009. V. 54. № 4. P. 599–608.

**New Data on Evolution and Ontogeny of Karpinskiosauridae
(Tetrapoda, Seymouriamorpha).
Part 1. Cranial Morphology of *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov.**

V. V. Bulanov

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

A new member of the family Karpinskiosauridae (Tetrapoda, Seymouriamorpha), *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., is described based on the material from the Monastyrsky Ovrage-D locality, which corresponds to the uppermost Urzhumian of the boundary stratotype of the Severodvinian Regional Stage in the Monastery Ravine sequence of Tetyushi District, Republic of Tatarstan, Russia. The holotype of the new species, a skull of 18 mm long, has the majority of skull roof bones preserved, and belonged to a larval individual. The deep otic notches, absence of the interpremaxillary fenestra, extension of the squamosal into the marginal area of the parietal shield on the dorsal side of the skull, shape and orientation of the anterior edge of this bone, presence of a long anterolateral process in the nasal, a curved shape of the lateral edge of the supratemporal, a quadrangular shape of the postorbital portion of the jugal, a long-rectangular outline of the palatine, the specific pattern of dentition of the lateral elements of the palate, and presence of a *long crista praequadrata* of the quadratojugal are features that distinguish the genus *Volgerpeton* from *Karpinskiosaurus*. In terms of the cranial morphology, the genus *Volgerpeton* occupies an intermediate position between the known members of Discosauriscidae and Karpinskiosauridae, being similar to the former in the morphology of the otic and cheek regions of the skull, as well as in the shape of premaxillaria, and to the latter in the pattern of palatal dentition and the shape and enlarged size of the tabularia, which together confirms the assumption of the phylogenetic continuity of both the families. The finding of basal karpinskiosaurids in the upper Urzhumian agrees with the stratigraphic data, in particular, to the recent discovery of discosauriscids at the Kluchiki locality (Perm Region, Russia), which is Ufimian–Kazanian in age

Keywords: *Volgerpeton exspectatus* gen. et sp. nov., Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae, Urzhumian, European Russia, morphology, phylogeny, evolution