

УДК 597.9:[551.762.2+551.763.1](571.1)

МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ БЕДРЕННЫХ КОСТЕЙ САЛАМАНДР РОДА KİYATRITON (CAUDATA) ИЗ СРЕДНЕЙ ЮРЫ И РАННЕГО МЕЛА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. П. П. Скучас^{а,*}, П. Г. Сабуров^{а,**}, А. В. Ульяхин^{б,***}, В. В. Колчанов^{а,****}

^а Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

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

*e-mail: p.skutschas@spbu.ru

**e-mail: p.saburov@spbu.ru

***e-mail: avu90@mail.ru

****e-mail: veniamin.kolchanov@mail.ru

Поступила в редакцию 29.02.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 05.04.2024 г.

Описаны морфология и гистологическое строение бедренных костей саламандр рода Kiyatriton: K. krasnolutskii из среднеюрского (бат) местонахождения Березовский карьер в Красноярском крае и K. leshchinskiyi из нижнемелового (апт) местонахождения Шестаково-1 в Кемеровской обл. Бедренные кости Kiyatriton характеризуются наличием крупного шпоровидного трохантера, развитого высокого гребня трохантера, крупной ventральной ямки (fossa trochanterica) и бобовидного в сечении проксимального конца. Гистологическое строение характеризуется наличием толстого, практически аваскулярного кортекса, сформированного как первичной периостелиальной, так и вторичной эндостелиальной костью; утолщенного периостелиального кортекса, состоящего из параллельно-волокнистого костного матрикса и несущего циклические ростовые метки (annuli, LAGs), в т.ч. двойные LAGs; утолщенного эндостелиального кортекса, состоящего из ламеллярного костного матрикса; наличием небольшой медуллярной полости; присутствием линии Кашенко; отсутствием кальцифицированного хряща и следов ремоделинга (полостей эрозии, вторичных остеонов, резорбции стенок медуллярной полости). Сходство в морфологическом и гистологическом строении бедренных костей Kiyatriton и мелкогабаритных современных метаморфизирующих саламандр (крупный шпоровидный трохантер бедренной кости; глубокая ventральная ямка; округлый в сечении проксимальный конец бедренной кости; аваскулярный периостелиальный кортекс с ростовыми метками; толстый слой эндостелиальной кости, формирующий внутреннюю часть кортекса; небольшая медуллярная полость) указывают на то, что представители рода Kiyatriton являлись метаморфизирующими саламандрами с наземной взрослой стадией. Сходство строения бедренных костей разновозрастных среднеюрских и раннемеловых представителей Kiyatriton указывает на то, что биологические особенности (характер роста, наличие метаморфоза) не менялись на протяжении около 40 млн лет.

Ключевые слова: Kiyatriton, саламандры, палеогистология, средняя юра, ранний мел, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0031031X24050104, **EDN:** QURYLS

ВВЕДЕНИЕ

Род саламандр Kiyatriton с типовым видом K. leshchinskiyi был описан из нижнемелового (апт) местонахождения Шестаково-1 в Кемеровской обл. (Averianov, Voronkevich, 2002) и стал первым представителем лиссамфибий, обнаруженным в мезозойских отложениях России (Skutschas, 2014).

Наличие целого ряда признаков [криптобранхоидная морфология атласа, отсутствие отверстий для спинномозговых нервов и наличие одноголовчатых поперечных отростков на туловищных позвонках, наличие окостеневших эпифизов костей конечностей, шпорообразный трохантер и развитая ventральная ямка (fossa trochanterica) бедренной кости] позволяет предположить, что K. leshchinskiyi является

кроновой саламандрой, родственной современным криптобранхоидам (углозубовым и исполинским саламандрам) (для альтернативного взгляда на филогенетическое положение *Kiyatriton* см.: Macaluso et al., 2022).

В 2016 г. был описан второй вид рода — *K. krasnolutskii* из более древнего среднеюрского (бат) местонахождения Березовский карьер в Красноярском крае (Skutschas, 2016). Обнаружение второго вида *Kiyatriton* в более древнем местонахождении Березовский карьер: (1) расширило временной диапазон существования рода от бата до апта на 40 млн лет, что сделало *Kiyatriton* самым долгоживущим родом ископаемых саламандр; (2) свидетельствует, что *K. leshchinskiyi* был реликтовой саламандрой, сохранившейся в раннем мелу на территории современной Западной Сибири.

Большинство аспектов биологии саламандр рода *Kiyatriton* ранее не были известны. Например, неясно, была ли характерна для них неотеия, какой образ жизни они вели, отсутствовали данные о характере и скорости роста, индивидуальном возрасте и других биологических особенностях, также не были выявлены эволюционные изменения, произошедшие почти за 40 млн лет существования рода.

Целью данной работы является описание строения бедренных костей представителей рода *Kiyatriton* на общеморфологическом, микроанатомическом и гистологическом уровнях, реконструкция их биологических особенностей и эволюционных изменений.

Авторы благодарны сотрудникам Ресурсного центра “Рентгенодифракционные методы исследования” (Санкт-Петербургский государственный ун-т, далее СПбГУ) за помощь в работе на поляризационном микроскопе Leica 2500P, К.М. Любарову (ООО “ЛИМС”) за подготовку гистологических срезов, Э.М. Смирину (Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, далее ИПЭЭ РАН) за обсуждение гистологии конечностей современных амфибий, а также всем участникам экспедиций, работавших на местонахождениях Шестаково-1 и Березовский карьер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Использованный в работе материал по *Kiyatriton* представлен проксимальными фрагментами бедренных костей *K. leshchinskiyi* (экз. ZIN PH 4/173, 20-22/173) и *K. krasnolutskii* (экз. ZIN PH 41-42/144), а также дистальным

фрагментом бедренной кости *K. leshchinskiyi* (экз. PM TGU 16-5-55).

Изученный материал хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического ин-та РАН, С.-Петербург, Россия (ЗИН РАН, ZIN PH) и коллекции Палеонтологического музея Томского государственного ун-та (PM TGU), Томск, Россия.

Для выявления деталей внутреннего и внешнего строения наиболее полные изученные бедренные кости были отсканированы на компьютерном томографе Skyscan 1172 (сканирование при 89 кВ и 0.88 μ A, разрешение полученных изображений 2 мкм на пиксель, размер изображений 1344 $\times$ 1344 пикселей) в Ресурсном центре СПбГУ “Рентгенодифракционные методы исследования” и в дальнейшем визуализированы в программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company).

Для изучения гистологического строения были изготовлены стандартные тонкие петрографические (далее — гистологические) срезы диафизов исследованных образцов (экз. ZIN PH 20-22/173, ZIN PH 41-42/144). Все полученные срезы были изучены при помощи оптического микроскопа Leica DM 2500 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) на каф. зоологии позвоночных СПбГУ и оптического поляризационного микроскопа (Leica 4500, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) в Ресурсном центре “Рентгенодифракционные методы исследования” (СПбГУ).

В качестве сравнительных материалов для изучения морфологии бедренных костей *Kiyatriton* использовались скелеты современных представителей родов *Cryptobranchus* (Cryptobranchidae), *Salamandrella* (Hynobiidae), *Ambystoma* (Ambystomatidae) и *Triturus* (Salamandridae), находящиеся в коллекции каф. зоологии позвоночных СПбГУ, а также 3D-модели костей конечностей *Necturus* (Proteidae) и *Hynobius* (Hynobiidae), доступные в репозитории Morphosource (<https://www.morphosource.org>).

В работе используется гистологическая терминология из работы Х. Франсильон-Вьелло и др. (Francillon-Vieillot et al., 1990). Для обозначения мускулатуры конечностей и интерпретации мест крепления отдельных мускулов используются терминология и результаты работ Н.Н. Гуртового и др. (1978), М. Эшли-Росса (Ashley-Ross, 1992), Дж. Мольнара и др. (Molnar et al., 2018, 2020).

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
МАТЕРИАЛА

Бедренная кость представителей *Kiyatriton* (рис. 1, 2) относительно короткая, с утонченным диафизом и расширенными эпифизами. Проксимальный конец кости в поперечном сечении имеет практически прямоугольную (у *K. krasnolutskii*, рис. 2, *д, к*) или бобовидную (у *K. leshchinskiyi*, рис. 1, *з, м, н*) форму. Задне-вентральный край проксимального конца образует выраженный направленный назад треугольный отросток с бугристой задней поверхностью (isf на рис. 1, 2); данная поверхность является местом прикрепления седалищно-бедренного мускула (*m. ischiofemoralis*), участвующего в отведении конечности назад (Ashley-Ross, 1992; Walthall, Ashley-Ross, 2006). На дорсальной поверхности проксимального конца ближе к его заднему краю имеется крупное треугольное уплощение с грубой поверхностью (рис. 1, *ж, л, н*; 2, *в, з*). Данная поверхность, вероятнее всего, была покрыта хрящом и участвовала в образовании сустава — при отведенной в сторону конечности на эту область налегает выступающий край вертлужной впадины подвздошной кости.

Трохантер бедренной кости шпоровидный, округлый в сечении, в проксимальной части кости высоко выступает над ее вентральной поверхностью (рис. 1, *б, г*; 2, *б, г*). Гребень трохантера мощный и высокий и, судя по имеющимся фрагментам бедренных костей, заходил за середину диафиза.

Вентральная ямка крупная, с большим числом отверстий каналов кровеносных сосудов на ее поверхности. Вдоль задней границы вентральной ямки проходит невысокий гребень (ilf на рис. 1, 2), вероятнее всего, являющийся местом крепления подвздошно-бедренного мускула (*m. iliofemoralis*), пронизывающего и отводящего конечность вверх и назад (Гуртовой и др., 1978). На уровне основания трохантера дистальная граница вентральной ямки также образует слабовыраженный гребень, дистальнее которого расположен небольшой уплощенный участок с более грубой поверхностью или несколькими крупными бугорками (cdf на рис. 1, 2). Данный участок, вероятнее всего, является местом крепления хвосто-бедренного мускула (*m. caudofemoralis*) (Francis, 1934; Molnar et al., 2020).

Дистальный конец расширенный, в поперечном сечении имеет бобовидную или близкую к треугольной форму. На его вентральной поверхности, в центральной части, имеется крупное слабовыраженное углубление, в которое

открываются один—два крупных канала кровеносных сосудов (рис. 1, *а*; 3, *ж, к*). Дорсальная поверхность вдоль своего дистального края имеет уплощенные участки с грубой скульптурой в виде бороздок (рис. 1, *в*; 3, *з*); наиболее выраженный из этих участков расположен в передней части дорсальной поверхности и, вероятнее всего, является местом крепления сухожилий мышц-разгибателей (Ashley-Ross, 1992).

МИКРОАНАТОМИЧЕСКОЕ
И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ
МАТЕРИАЛА

Внутреннее микроанатомическое строение бедренных костей *K. leshchinskiyi* (экз. РМ ТГУ 16-5-55, ZIN PH 20/173) (рис. 3) характеризуется наличием системы разветвленных васкулярных каналов и полостей, связанных с медуллярной полостью. Медуллярная полость заметно расширяется в проксимальном и дистальном направлениях, постепенно переходя в систему сообщающихся полостей эрозии. С поверхностью кости медуллярная полость связана несколькими короткими каналами, выходящими, главным образом, на вентральную сторону в области гребня трохантера. Несколько крупных, связанных друг с другом каналов проходят в бороздах на поверхности вентральной ямки, заходя в кость на уровне ее дистальной и проксимальной границ. Несколько крупных каналов также выходят в области вентральной и передней поверхностей дистальной части кости. Внутри кости данные каналы сильно ветвятся в области эпифиза и основания трохантера, однако проследить путь для большей части ветвей не представляется возможным из-за большого числа полостей эрозии, в которые они впадают. Вероятнее всего, данные каналы являются ветвями бедренной артерии, питающими растущую кость, а также крепящиеся к ней мышцы, на что указывает расположение наиболее крупных каналов в области крепления этих мышц.

Гистологическое строение бедренной кости *K. leshchinskiyi* (рис. 4, *а—е*) на уровне гребня трохантера (немного проксимальнее середины диафиза) характеризуется наличием утолщенного кортекса, сформированного как первичной периостелиальной, так и вторичной эндостелиальной костью. Граница между периостелиальным первичным и эндостелиальным вторичным кортексом хорошо видна за счет наличия выраженной линии Кашенко (рис. 4, *б, в*). Следы костного ремоделинга (полости эрозии, вторичные остеоны, резорбция стенок медуллярной

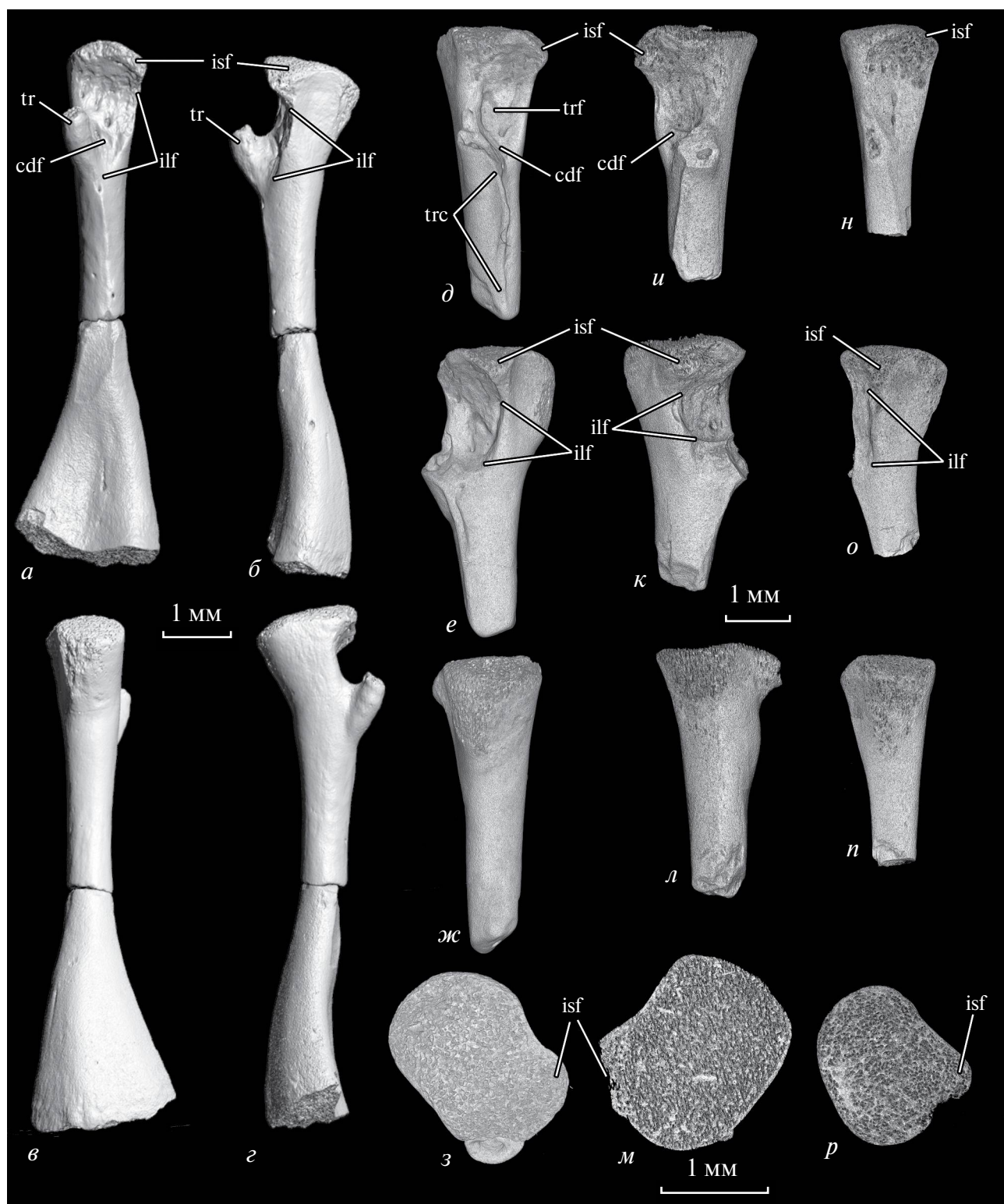


Рис. 1. *Kiyatriton leshchinskiyi* Averianov et Voronkevich, 2002 из нижнего мела Кемеровской обл.: а–г – реконструкция бедренной кости (на основе экз. ZIN PH4/173 и PM TGU 16-5-55), вид с нижней (а), задней (б), верхней (в) и передней (г) сторон; д–п – проксимальные фрагменты бедренных костей: д–з – ZIN PH 20/173, вид с нижней (д), задней (е), верхней (ж) и проксимальной (з) сторон; и–м – ZIN PH 21/173, вид с нижней (и), задней (к), верхней (л) и проксимальной (м) сторон; н–п – ZIN PH 22/173, вид с нижней (н), задней (о), верхней (п) и проксимальной (р) сторон. Обозначения: cdf – место крепления хвосто-бедренного мускула, ilf – место крепления подзвздошно-бедренного мускула, isf – место крепления седалищно-бедренного мускула, tr – трохантер, trc – гребень трохантера, trf – вентральная ямка.

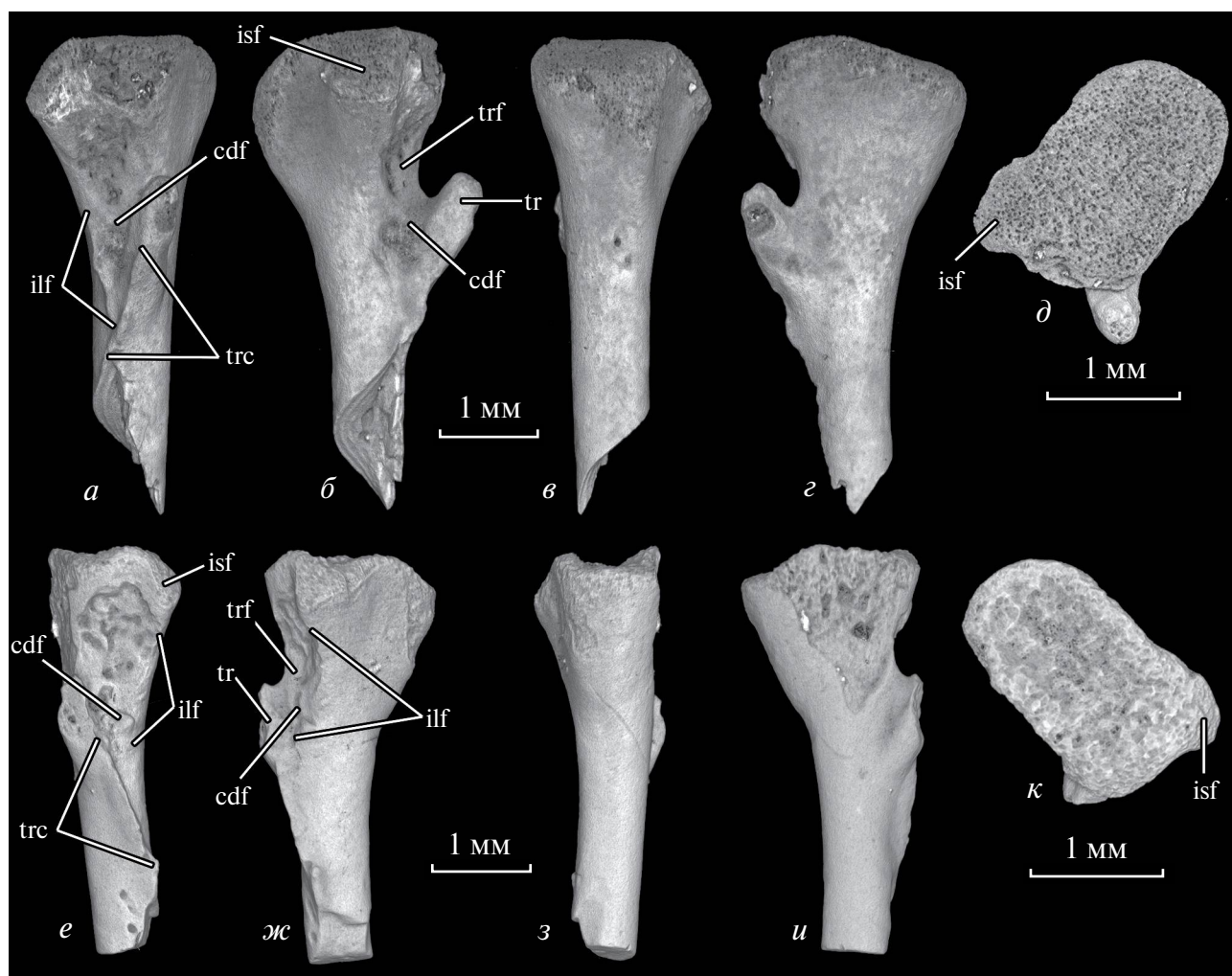


Рис. 2. Проксимальные фрагменты бедренных костей *Kiyatriton krasnolutskii* Skutschas, 2016 из средней юры Красноярского края: *a–д* – экз. ZIN PH41/144, вид с нижней (*a*), задней (*б*), верхней (*в*), передней (*г*) и проксимальной (*д*) сторон; *e–к* – экз. ZIN PH42/144, вид с нижней (*e*), задней (*ж*), верхней (*з*), передней (*и*) и проксимальной (*к*) сторон. Обозначения: cdf – место крепления хвосто-бедренного мускула, ilf – место крепления подзвздошно-бедренного мускула, isf – место крепления седалищно-бедренного мускула, tr – трохантер, trc – гребень трохантера, trf – вентральная ямка.

полости) в кортексе отсутствуют. В медуллярной полости отсутствуют следы кальцифицированного хряща.

Первичный периостелиальный кортекс компактный, практически аваскулярный (присутствуют только единичные первичные васкулярные каналы), сформированный параллельно-волокнистым костным матриксом. Немногочисленные лакуны остецитов в первичном кортексе крупные, с большим количеством отходящих канальцев (канналикules). Форма лакун остецитов варьирует от округлой во внутренних частях кортекса до более уплощенной, овальной формы во внешних частях кортекса. Во внутренних частях первичного кортекса лакун остецитов заметно больше, чем в периферийных. В первичном кортексе присутствуют

циклические ростовые метки, представленные линиями замедления (annuli) и остановки роста (LAGs). Встречаются двойные LAGs (рис. 4, *в*).

Вторичный эндостелиальный кортекс компактный и аваскулярный, сложен ламеллярным костным матриксом. Эндостелиальный вторичный кортекс утолщенный и составляет от половины до трети общей толщины кортекса. Лакуны остецитов во вторичном кортексе соразмерные лакунам первичного кортекса, овальной и округлой формы.

Гистологическое строение бедренных костей *K. krasnolutskii* (рис. 4, *ж*, *з*) характеризуется наличием утолщенного кортекса с толстым периостелиальным и эндостелиальным компонентами. В первичном кортексе можно выделить ростовые метки (вероятнее всего, LAGs), а также

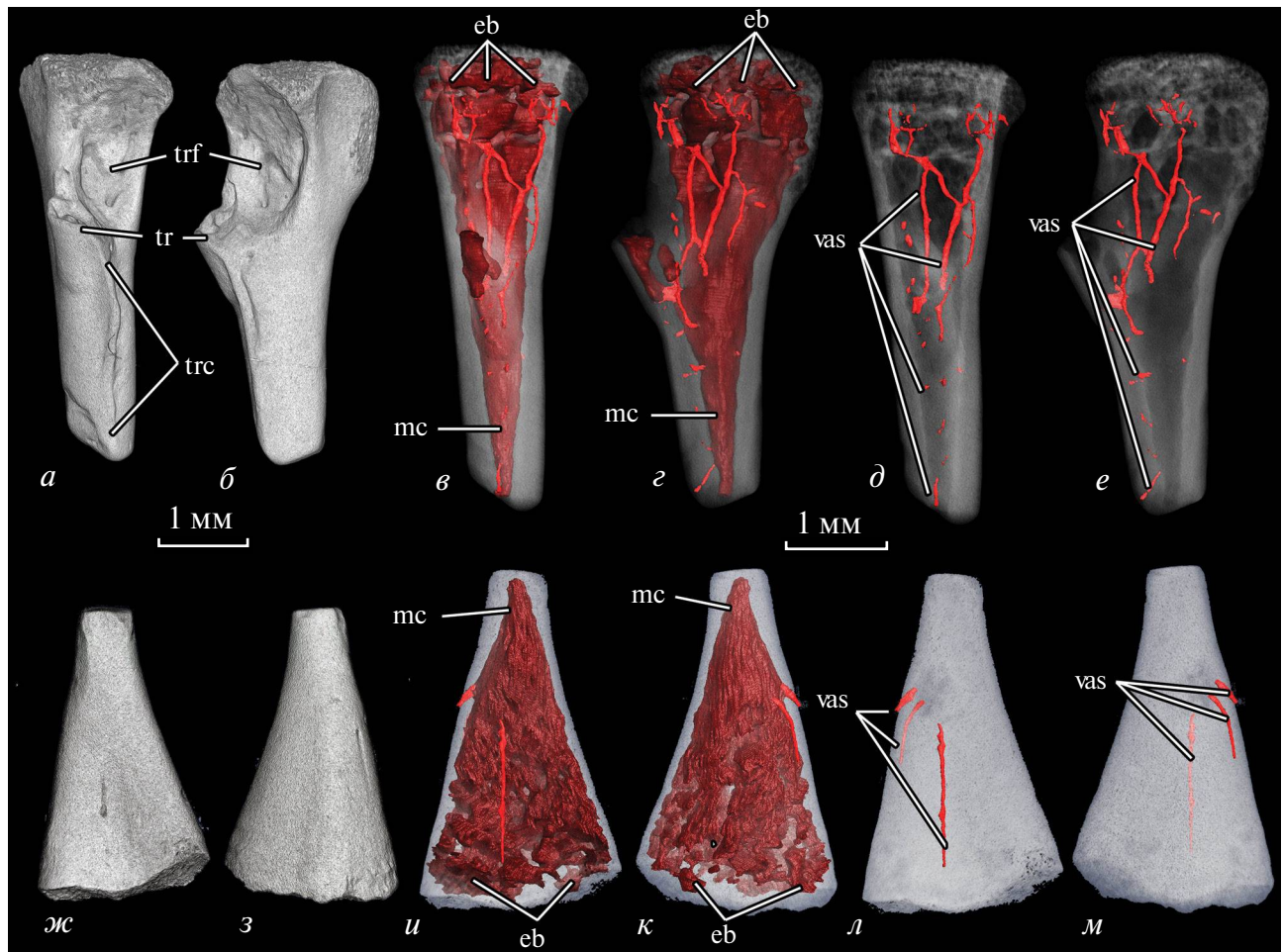


Рис. 3. Реконструкция васкулярной системы бедренной кости *Kiyatriton leshchinskiyi*: а–е – проксимальный фрагмент, экз. ZIN PH 20/173, внешний вид с нижней (а) и задней (б) сторон; реконструкция медуллярной полости, крупных кровеносных сосудов и полостей эрозии, вид с нижней (в) и задней (з) сторон; реконструкция крупных кровеносных сосудов, вид с нижней (д) и задней (е) сторон; ж–м – дистальный фрагмент, экз. PM TGU 16-5-55, внешний вид с нижней (ж) и верхней (з) сторон; реконструкция медуллярной полости, крупных кровеносных сосудов и полостей эрозии, вид с нижней (и) и верхней (к) сторон; реконструкция крупных кровеносных сосудов, вид с нижней (л) и верхней (м) сторон. Обозначения: eb – полости эрозии, mc – медуллярная полость, tr – трохантер, trc – гребень трохантера, trf – вентральная ямка, vas – кровеносные сосуды.

линию Кашенко. Детали гистологического строения бедренных костей *K. krasnolutskii* (тип костного матрикса, формирующего кортекс, особенности строения лакун остеоцитов) невозможно реконструировать из-за плохой сохранности.

СРАВНЕНИЕ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для бедренных костей *Kiyatriton* характерно наличие шпорообразного высокого трохантера и глубокой вентральной ямки, а также окостеневших эпифизов (Averianov, Voronkevich, 2002; Skutschas, 2014, 2016). Данные признаки, характерные для наземных метаморфизирующих саламандр, в частности, для гинобиид родов *Salamandrella* и *Hynobius* (Hara, Nishikawa, 2022; личные наблюдения авторов), не встречаются

у неотенических постоянноводных саламандр, для которых типичны наличие невысокого трохантера, смещенного на переднюю поверхность кости, небольшие размеры вентральной ямки и отсутствие окостенения эпифизов (личные наблюдения авторов).

Отличия в строении практически соразмерных бедренных костей на общем морфологическом уровне у *K. krasnolutskii* и *K. leshchinskiyi* незначительны, но могут указывать на различную степень приспособленности к передвижению в наземной среде. У *K. krasnolutskii* выступающая часть трохантера и его гребень расположены вдоль одной линии, в то время как у *K. leshchinskiyi* дистальная часть гребня трохантера идет практически параллельно продольной оси бедренной кости. Кроме того, у *K. krasnolutskii*

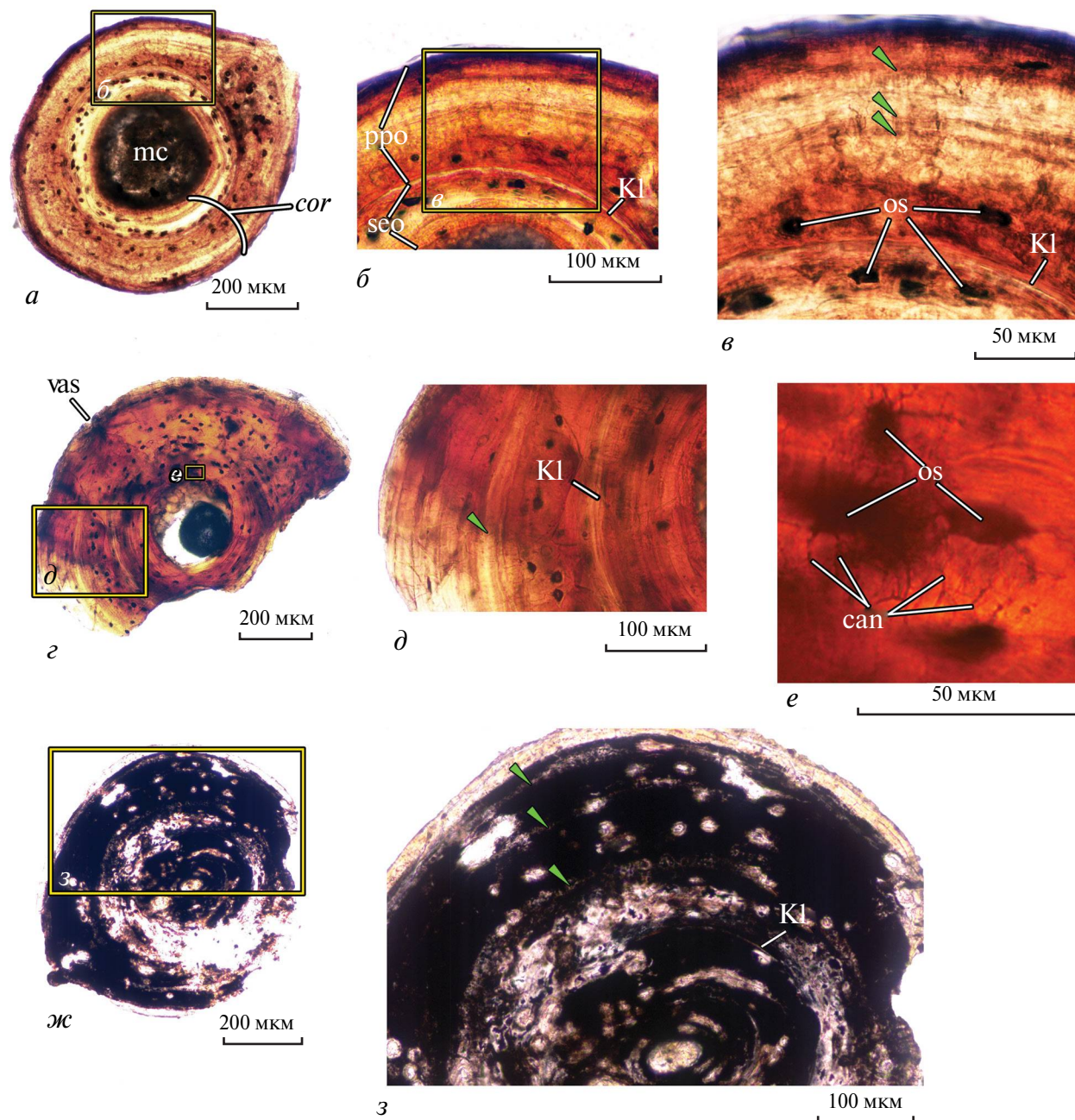


Рис. 4. Поперечные гистологические срезы бедренной кости на уровне середины диафиза: *a–e* – *Kiyatriton leshchinskiyi*: *a–b* – экз. ZIN PH 22/173, общий вид (*a*) и увеличенные участки среза (*б, в*); *г–e* – экз. ZIN PH 20/173, общий вид (*г*) и увеличенные участки среза (*д, e*); *ж, з* – *K. krasnolutsii*, экз. ZIN PH 42/144: общий вид (*ж*) и увеличенный участок среза (*з*). Обозначения: can – каналикулы, cor – кортекс, K1 – линия Кашенко, mc – медуллярная полость, os – лакуны остеоцитов, ppo – первичная периостелиальная кость, seo – вторичная эндостелиальная кость, vas – васкулярный канал. Зелеными стрелками отмечены линии остановки роста (LAGs).

трохантер расположен ближе к передней границе вентральной поверхности кости и в нормальном положении конечности (отведена латерально) выступает над передней поверхностью бедренной кости дальше, чем у *K. leshchinskiyi*. Основными мышцами, которые крепятся в области гребня трохантера, являются внутренний

и наружный лобково-седалищно-бедренные мускулы (*m. puboischiofemoralis internus* и *m. puboischiofemoralis externus*). Внутренний лобково-седалищно-бедренный мускул частью волокон крепится на переднюю поверхность гребня трохантера, и при сокращении поднимает бедро и протрагирует его (Гуртовой и др., 1978).

Наружный лобково-седалищно-бедренный мускул крепится на переднюю и заднюю поверхности гребня трохантера в проксимальной части и при сокращении приводит бедро вентрально, а также участвует в протракции и ретракции конечности, в зависимости от того, какая часть волокон задействуется (Гуртовой и др., 1978). При положении трохантера, наблюдаемом у *K. krasnolutskii*, сокращение волокон наружного лобково-седалищно-бедренного мускула в большей степени ретрагировало бедро, чем приводило его вентрально. Смещение гребня трохантера в более параллельное продольной оси бедренной кости положение у *K. leshchinskiyi* увеличивало эффективность приведения конечности при сокращении наружного лобково-седалищно-бедренного мускула, что положительно влияло на способность поддерживать тело над землей во время передвижения. Сходное с *K. leshchinskiyi* расположение гребня трохантера можно наблюдать и у современных гинобиид, ведущих наземный образ жизни.

Проксимальный конец бедренной кости у *K. krasnolutskii* более уплощенный и практически прямоугольный в сечении, в то время как у *K. leshchinskiyi* он бобовидный в сечении и более округлый. Максимальное уплощение проксимального конца бедренной кости и, следовательно, суставной поверхности, характерно для водных саламандр (например, криптобранхид) и, вероятно, связано с более простыми движениями конечности, ограниченными в дорсовентральном направлении. У наземных саламандр, таких как наземные гинобииды или саламандриды, проксимальный конец бедренной кости более округлый, что позволяет бедру подниматься при отведении конечности значительно выше. Вероятнее всего, это связано с тем, что амплитуда движений бедра в дорсовентральном направлении при передвижении по суше значительно выше, чем при передвижении в воде. Более округлая суставная поверхность способствует равномерным циркулярным движениям конечности во время шага, в то время как уплощенная суставная поверхность у водных саламандр упрощает движения в переднезаднем направлении во время плавания.

Размеры вентральной ямки также могут коррелировать со способностью саламандр передвигаться по суше. У наземных саламандр участки для крепления мышц на бедренной кости значительно менее протяженные, чем у водных, что связано с необходимостью более точных и быстрых движений (Ashley-Ross, 1992). Эти более тонкие мышцы при сокращении

сильно расширяются. Крупные размеры вентральной ямки у наземных форм связаны с необходимостью наличия места для сокращения хвосто-бедренного, наружного лобково-седалищно-бедренного и подвздошно-бедренного мускулов. Менее глубокая вентральная ямка у *K. krasnolutskii* указывает на наличие у него менее специализированных, в отличие от *K. leshchinskiyi*, ретрагирующих конечность мускулов и, следовательно, меньшую приспособленность к передвижению в наземной среде. Меньшие размеры вентральной ямки также характерны для мелкоразмерных бедренных костей *K. leshchinskiyi*, что еще раз указывает на связь данного признака с размерами мышц, крепящихся в этой области.

Гистологическое строение бедренных костей *Kiyatriton* наиболее сходно с таковым у мелкоразмерных современных метаморфизирующих саламандр (аваскулярный периостелиальный кортекс с ростовыми метками, толстый слой эндостелиальной кости, формирующий внутреннюю часть кортекса, небольшая медуллярная полость) и отличается от неотенических саламандр (как ископаемых, так и современных) наличием толстого слоя эндостелиальной кости (у неотенических форм эндостелиальный слой очень тонкий или вовсе отсутствует, а толстая стенка кости сформирована периостелиальной костью) и отсутствием кальцифицированного хряща (Castanet et al., 2003; de Buffrénil, Laurin, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплекс морфологических и гистологических признаков указывает на то, что представители рода *Kiyatriton* являлись метаморфизирующими саламандрами с наземной взрослой стадией. При этом более древний среднеюрский *K. krasnolutskii* был менее приспособленным к передвижению в наземной среде, чем раннемеловой *K. leshchinskiyi*.

Сходство в строении периостелиального кортекса у *Kiyatriton* и современных саламандр (параллельно-волокнистый аваскулярный матрикс, ростовые метки) указывает на сходный характер роста: сравнительно медленный и циклический.

Плохая сохранность бедренных костей среднеюрского *K. krasnolutskii* не позволяет охарактеризовать многие гистологические детали, однако общее гистологическое строение (толстый периостелиальный кортекс с ростовыми метками, толстый слой эндостелиальной кости и небольшая медуллярная полость) сходно с таковым у раннемелового *K. leshchinskiyi*. Данное

сходство, с одной стороны, указывает на то, что для разновозрастных среднеюрских и раннемеловых представителей Kiyatriton был характерен сходный план внутреннего строения бедренных костей. С другой стороны, гистологическое строение бедренных костей саламандр рассматриваемого рода, а значит, и основные биологические особенности (характер роста, наличие метаморфоза), не менялись на протяжении почти около 40 млн лет.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 23-24-00098; <https://rscf.ru/project/23-24-00098/>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные. Пресмыкающиеся. М.: Высшая школа, 1978. 407 с.
- Ashley-Ross M.A. The Comparative myology of the thigh and crus in the salamanders *Ambystoma tigrinum* and *Dicamptodon tenebrosus* // J. Morphol. 1992. V. 211. № 2. P. 147–163.
- Averianov A.O., Voronkevich A.V. A new crown-group salamander from the Early Cretaceous of Western Siberia // Russ. J. Herpetol. 2002. V. 9. № 3. P. 209–214.
- Castanet J., Francillon-Vieillot H., de Ricqlès A. The skeletal histology of the amphibia // Amphibian biology. Vol. V. Osteology / Eds. Heatwole H., Davies M. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons, 2003. P. 1598–1683.
- De Buffrénil V., Laurin M. Lissamphibia // Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology / Eds. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J., Zylberberg L. et al. Boca Raton; L.: CRC Press, 2021. 825 p.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrénil V., Castanet J. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. V. 1 / Ed. Carter J.G. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.
- Francis T.B. The Anatomy of the Salamander. Oxford: Clarendon Press, 1934. 381 p.
- Hara S., Nishikawa K. Osteological characteristics of the Setouchi salamander *Hynobius setouchi* (Urodela, Hynobiidae) // Anat. Rec. 2022. V. 305. № 5. P. 1316–1342.
- Macaluso L., Mannion P.D., Evans S.E. et al. Biogeographic history of Palearctic caudates revealed by a critical appraisal of their fossil record quality and spatio-temporal distribution // Roy. Soc. Open Sci. 2022. V. 9. № 11. P. 1–23.
- Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Reconstructing pectoral appendicular muscle anatomy in fossil fish and tetrapods over the fins-to-limbs transition // Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc. 2018. V. 93. P. 1077–1107.
- Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Evolution of hindlimb muscle anatomy across the tetrapod water-to-land transition, including comparisons with forelimb anatomy // Anat. Rec. 2020. V. 303. № 2. P. 218–234.
- Skutschas P.P. Kiyatriton leshchinskiyi Averianov et Voronkevich, 2001, a crown-group salamander from the Lower Cretaceous of Western Siberia, Russia // Cret. Res. 2014. V. 51. P. 88–94.
- Skutschas P.P. A relict stem salamander: evidence from the Early Cretaceous of Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2016. V. 61. № 1. P. 119–123.
- Walthall J.C., Ashley-Ross M.A. Postcranial myology of the California newt, *Taricha torosa* // Anat. Rec. 2006. V. 288. № 1. P. 46–57.

Morphology and Histology of Salamander Femoral Bones of the Genus *Kiyatriton* (Caudata) from the Middle Jurassic and Early Cretaceous of Western Siberia

P. P. Skutschas¹, P. G. Saburov¹, A. V. Uliakhin², V. V. Kolchanov¹

¹*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, 199034 Russia*

²*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

The paper describes the morphology and histological structure of salamander femora of the genus *Kiyatriton*: *K. krasnolutskii* from the Middle Jurassic (Bathonian) Berezhovsk Quarry locality in the Krasnoyarsk krai and *K. leshchinskiyi* from the Lower Cretaceous (Aptian) Shestakovo 1 locality in the Kemerovo oblast. The femur of *Kiyatriton* is characterized by the presence of a large spur-shaped trochanter, a developed high trochanter crest, a large ventral fossa (fossa trochanterica) and a bean-shaped proximal end in cross-section. The histological structure is characterized by the presence of a thick, almost avascular cortex formed by both periosteal primary and secondary endosteal bone; thick periosteal cortex, consisting of a parallel-fibred bone matrix and bearing cyclical growth marks (annuli, LAGs), including double LAGs; a thick endosteal cortex consisting of a lamellar bone matrix; the presence of a small medullary cavity; the presence of the Kashchenko line; absence of calcified cartilage; absence of bone remodeling (erosion bays, secondary osteons, resorption of the walls of the medullary cavity). Similarities in the morphological and histological structure of the femora of *Kiyatriton* and small-sized modern metamorphosing salamanders (large spur-shaped trochanter of the femur, deep ventral fossa, rounded proximal end of the femur, avascular periosteal cortex with growth marks, thick layer of endosteal bone forming the inner part of the cortex, small medullary cavity) indicate that members of the genus *Kiyatriton* were metamorphosing salamanders with a terrestrial adult stage. The similarity in the structure of the femora of different-aged Middle Jurassic and Early Cretaceous representatives of *Kiyatriton* indicates that the biological characteristics (growth pattern, presence of metamorphosis) have not changed for about 40 million years.

Keywords: *Kiyatriton*, salamanders, paleohistology, Middle Jurassic, Early Cretaceous, Western Siberia