

УДК 567.6:551.736.3(470.57)

НАХОДКА ДИСКОЗАВРИСЦИДНЫХ СЕЙМУРИАМОРФ (TETRAPODA) В СРЕДНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2025 г. В. В. Буланов*

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

*e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 03.10.2024 г.

После доработки 10.12. 2024 г.

Принята к публикации 10.12.2024 г.

Из местонахождения Ключики (Россия, Пермский край) по черепу ларвального экземпляра описан новый представитель дискозаврисцидных сеймуриаморф — *Ariekanerpeton kuedensis* sp. nov. Отличия новой формы от типового вида *Ariekanerpeton* — *A. sigalovi* (Tatarinov, 1968) — выявлены в строении затылочного и подглазничного отделов крыши черепа, а также нижней челюсти. Находка из Ключиков пролонгирует диапазон стратиграфического распространения семейства *Discosauriscidae* до верхнеуфимско-казанских отложений средней перми (кунгур-роудский интервал), является первым достоверным свидетельством его присутствия в составе восточноевропейских тетраподных ассоциаций, а также впервые фиксирует существование рода *Ariekanerpeton* за пределами азиатского сегмента Лавразии.

Ключевые слова: *Discosauriscidae*, *Ariekanerpeton kuedensis* sp. nov., средняя пермь, Восточная Европа, краниальная морфология

DOI: 10.31857/S0031031X25020102, EDN: DCLOJB

ВВЕДЕНИЕ

Discosauriscidae — широко распространенное территориально семейство сеймуриаморфных амфибий. Группа известна преимущественно по материалам из Центральной и Западной Европы — Чехии (Шпинар, 1953; Klembara, Meszároš, 1992; Klembara et al., 2020), Германии, Польши (Werneburg, Kiersnowski, 1989) и Франции (Steyer et al., 2012). В азиатском регионе дискозаврисциды представлены родом *Ariekanerpeton*, установленным из местонахождения Сарытайпан в Таджикистане (Татаринов, 1964; Каландадзе и др., 1968; Ивахненко, 1981). Кроме того, в начале XX в. два скелета были описаны А.Н. Рябининым (1911) из Каргалинских медных рудников как один из видов рода *Discosauriscus* — *D. netschajevi*, однако в настоящее время принадлежность этих образцов к рассматриваемой группе неочевидна, а ревизия таксона затруднена в связи с утерей лектотипа.

В большинстве случаев находки дискозаврисцид приурочены к отложениям озерного генезиса, формировавшимся в условиях стабильного и медленного осадконакопления и, как правило,

обогащенным битумным материалом (Татаринов, 1964; Ивахненко, 1981; Klembara, Meszároš, 1992; Steyer et al., 2012), что в совокупности определило слабую дезинтеграцию скелетных остатков при захоронении и превалирование в местонахождениях материала полносkeletalной сохранности. Ориктоценозы, содержащие дискозаврисцид, часто характеризуются массовым скоплением особей и насчитывают многие десятки и сотни экземпляров широкого онтогенетического спектра (Ивахненко, 1981; Klembara, Meszároš, 1992; Steyer et al., 2012; Krejčí, Mazuch, 2019). По указанным причинам *Discosauriscidae* являются одной из наиболее изученных клад палеозойских амфибий в плане краниальной и посткраниальной анатомии, онтогенетического сценария, физиологии и палеоэкологии. Кроме того, присутствие дискозаврисцид во многих осадочных бассейнах Центральной и Западной Европы определяет высокий потенциал группы для стратиграфического сопоставления представленных здесь тектонически разобщенных осадочных формаций ассельского и сакмарского возраста, а находки в Средней Азии позволяют

надеясь на возможность ее использования и в целях межрегиональной корреляции.

В связи с этим интерес представляет недавнее определение дискозаврисцид (Буланов, 2022) в среднепермском местонахождении Ключики на юге Пермского края (Россия). Местонахождение было открыто в 2005 г. учителем географии Куединской средней школы № 2 С.В. Нечаевым. Костеносные породы вскрываются в отработанном карьере, расположенном в 1.4 км к северо-востоку от пос. Куеда вблизи автомобильной трассы Уфа–Пермь 57К-0030. Разрез Ключиков сложен преимущественно терригенными фациями мощностью более 10 м — мелко- и тонкозернистыми косослоистыми песчаниками с локальными прослоями глин, мергелей и известняков. Верхняя часть разреза представлена пачкой переслаивания глинисто-карбонатных пород, преимущественно волнистослоистых рыхлых мергелей видимой мощностью около 3 м (Синиченкова и др., 2020; Бакаев и др., 2021).

В Ключиках обнаружены многочисленные остатки позвоночных (рыб и тетрапод), флоры (Naugolnykh, 2024); известны находки насекомых (Синиченкова и др., 2020), а также двусторчатых моллюсков и остракод. Находки тетрапод приурочены как к верхней карбонатной пачке, так и к маломощному прослою известняка, локализованному в верхах терригенной серии. В местонахождении преобладает инситуальный характер захоронения костного материала: в коллекции из Ключиков тетраподы и рыбы в основном представлены полными скелетами, иногда деформированными или слегка разобщенными вследствие уплотнения первичного карбонатного осадка, до или на стадии его литификации. В настоящее время возраст местонахождения трактуется в широком диапазоне, который охватывает верхнеуфимско-казанский интервал средней перми (Бакаев и др., 2021).

По совокупности полученных остеологических данных (см. ниже) дискозаврисцид из Ключиков отнесен к новому виду рода *Ariekanerpeton* — *A. kuedensis* sp. nov. Приводимое описание основано на экземпляре (череп, голотип ПИН, № 5848/1), обнаруженном в верхней карбонатной пачке при посещении местонахождения экспедиционным отрядом Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН) в 2018 г. и позволяющем сформулировать диагноз нового таксона. Наличие желобов сейсмочувствительной системы указывает на принадлежность голотипа особи, не прошедшей метаморфоз.

Диагноз рода *Ariekanerpeton*, до настоящего времени остававшегося монотипическим, неоднократно уточнялся на основе изучения как краниального, так и посткраниального скелета (Ивахненко, 1981; Laurin, 1996; Klembara, Ruta, 2005a, 2005b). Наиболее очевидным отличием *Ariekanerpeton* от других дискозаврисцид (*Discosauriscus*, *Maikowskia* и *Spinarepeton*) является косоое положение шва между *supratemporale* и *tabulare*, что определяет треугольно-трапециевидную форму надвисочной кости, а также сужение таблитчатой в направлении ушной вырезки¹. Такое соотношение наблюдается у экземпляра из Ключиков и устойчиво воспроизводится внутри всей выборки типового вида рода *Ariekanerpeton* — *A. sigalovi* (Tatarinov, 1968) — вне зависимости от индивидуального возраста экземпляров, формы затылочного края черепа и относительных размеров образующих его окостенений.

Другой диагностической характеристикой рода *Ariekanerpeton* является преобладание на поверхности крыши черепа скульптуры радиально-ребристой типа (Татаринев, 1964; Ивахненко, 1981; Klembara, Ruta, 2005a). Хотя большинство элементов дерматокраниума голотипа *A. kuedensis* sp. nov. демонстрирует начальную стадию становления орнамента (рис. 1, б), квадратноскуловая и угловая кости уже несут оформленную скульптуру в виде протяженных гребней (рис. 1, г), что дает основание предполагать доминирование именно этого типа орнаментации на следующем этапе онтогенеза.

Форма ушной вырезки голотипа *A. kuedensis* sp. nov. также больше соответствует реконструируемой для *A. sigalovi* (Klembara, Ruta, 2005a), а не видов *Discosauriscus*. Этот критерий, однако, представляется сомнительным для размежевания родов, поскольку экземпляры из Сарытаипана демонстрируют значительную вариативность формы отикального фланга *squamosum*, а в онтогенезе происходило увеличение глубины вырезки за счет смещения вперед ее переднего края (Ивахненко, 1981), а также отодвигания назад области челюстной артикуляции (Klembara, Ruta, 2005a); кроме того, по нашим наблюдениям, по мере увеличения размера прослеживается тенденция к дорсовентральному расширению передней части вырезки, что делает ее сходной с ушной вырезкой других дискозаврисцид.

¹ Среди дискозаврисцид сходное строение *supratemporale* и *tabulare* недавно отмечено для одного из экземпляров *Discosauriscus pulcherrimus* (Klembara, Mikudiková, 2019), но для этого вида оно не является нормативным (Klembara, 1997).

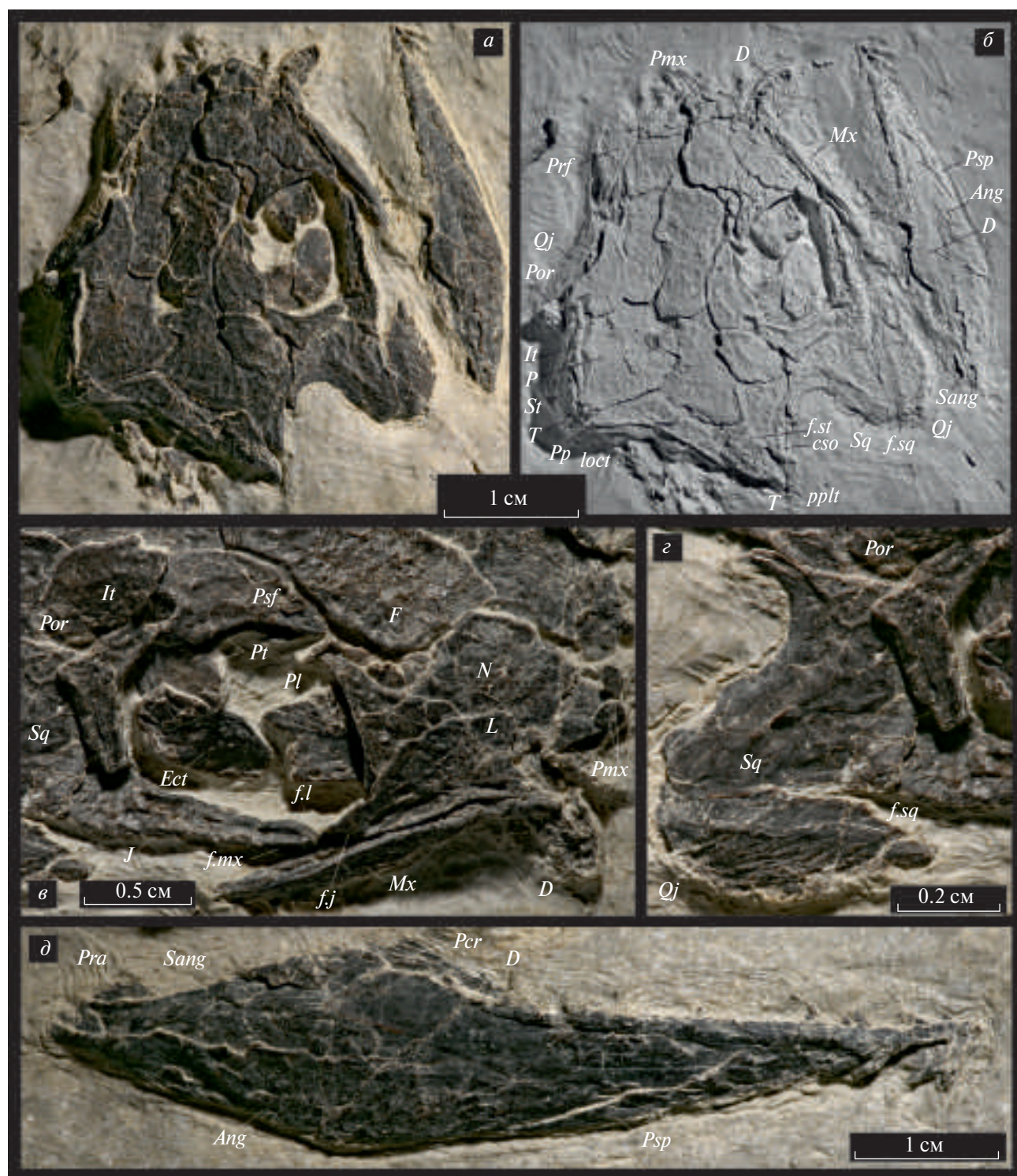


Рис. 1. *Ariekeanerpeton kuedensis* sp. nov., голотип ПИН, № 5848/1, череп ларвальной особи: *a* – дорсально; *б* – тот же ракурс, поверхность образца покрыта хлоридом аммония; *в* – правая циркуморбитальная область, снаружи; *г* – правая скуловая область, латерально; *е* – правая ветвь нижней челюсти, латерально; Пермский край, Куединский р-н, местонахождение Ключики; средняя пермь. Обозначения: *Ang* – angulare, *csq* – желоб надглазничного сейсмогенного канала, *D* – dentale, *Ect* – ectopterygoideum, *F* – frontale, *fl* – площадка приращения lacrimale, *f.mx* – площадка приращения maxillare, *f.sq* – площадка приращения squamosum, *f.st* – площадка приращения supratemporale, *It* – intertemporale, *J* – jugale, *L* – lacrimale, *loct* – затылочная пластина tabulare, *Mx* – maxillare, *N* – nasale, *P* – parietale, *Pl* – palatinum, *Pra* – praearticulare, *Pcr* – postcoronoideum, *Pmx* – praemaxillare, *Por* – postorbitale, *Pp* – postparietale, *pplt* – постероплатеральный отросток tabulare, *Prf* – praefrontale, *Psf* – postfrontale, *Psp* – postspleniale, *Pt* – pterygoideum, *Qj* – quadratojugale, *Sang* – supraangulare, *Sq* – squamosum, *St* – supratemporale, *T* – tabulare.

Некоторые из аутапоморфий *A. sigalovi* (Klembara, Ruta, 2005a), связанные с особенностями организации зубной системы и строением небного комплекса, не доступны для наблюдения на голотипе *A. kuedensis*. Напротив, ряд краниальных характеристик *A. kuedensis*, таких как форма теменных костей и заглазничного отдела *jugale* (см. ниже), не отвечают морфотипу *A. sigalovi*; по этой причине они не могут включаться в диагноз рода *Ariekanerpeton* и используются далее лишь для проведения видовых дефиниций.

МАТЕРИАЛ И СОХРАННОСТЬ

Голотип *Ariekanerpeton kuedensis* sp. nov. представляет собой череп ларвальной особи длиной 34 мм, который был отпрепарирован с дорсальной стороны (ПИН, № 5848/1; рис. 1). Доступные для наблюдения окостенения по большей части слегка смещены из инсидентной позиции, благодаря чему видны многие формируемые ими контактные поверхности. Значительно сильнее нарушено положение элементов, образующих левую височную область, поскольку скуловая часть этой стороны черепа подвернута под теменной щит. Приводимое ниже описание основано преимущественно на правой стороне голотипа.

Ветви нижней челюсти разделены в симфизе; при этом правая ветвь расположена в стороне от черепа и экспонируется внешней стороной, а левая находится под ним, на что указывает выступающий из-под черепа вблизи правой носовой кости симфизный отдел левого *dentale* (рис. 1, б: D). Внутри правой орбиты препарированием вскрыты с дорсальной стороны задняя половина *palatinum*, сдвинутое относительно него назад *ectopterygoideum*, а также примыкавшая к ним часть небной ветви *pterygoideum* (в т.ч. птеригонидный фланг). Элементы склеротического кольца в процессе препарирования не обнаружены. На образце не представлены септомаксиллярные кости и почти полностью повреждены зубные ряды. Голотип не позволяет рассмотреть строение нижней челюсти с медиальной стороны, а также не несет информации об окостенении нейрокrania. Попытка визуализации скрытых от наблюдения структур с помощью методов компьютерной томографии не дала результатов по причине сходства плотности костей и вмещающей породы (известняк). Позади черепа препарированием отчасти вскрыты передние шейные позвонки, однако их описание здесь не приводится, поскольку изучение

посткраниального скелета *A. kuedensis* sp. nov. не является предметом данной публикации и будет выполнено отдельно.

Для сравнения в работе использована коллекция по типовому виду *Ariekanerpeton* — *A. sigalovi* (Tatarinov, 1968), происходящая из местонахождения Сарытаipan в Таджикистане, откуда эта форма известна по многочисленным полноскелетным экземплярам широкого возрастного диапазона (длина черепа от 11 до 50 мм), который, согласно актуальным интерпретациям (Klembara, Ruta, 2005a), отвечает ларвальной—позднеметаморфозной стадиям онтогенеза. Специфика изучения материала из Сарытаипана заключается в характере его сохранности: толща терригенных отложений, содержащая остатки *A. sigalovi*, после ее формирования попала в зону горячего контакта изверженных пород (Татаринов, 1964), что привело к разрушению самих костей. При этом вмещающая их порода (аргиллиты и алевролиты) приобрела высокую прочность и с разной степенью детальности воспроизводит поверхность разрушенных скелетных элементов благодаря мелкому гранулометрическому составу. По этой причине *A. sigalovi* изучается путем изготовления пластиковых реплик с этих отпечатков (Ивахненко, 1981).

Голотип *A. kuedensis* sp. nov., а также все материалы по *A. sigalovi*, хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН. В процессе исследования для оценки внутривидовой и индивидуальной изменчивости краниальных структур типового вида были использованы слепки 57 перечисленных ниже экземпляров, хотя только часть из них цитируется в работе или приведена в ней в виде иллюстраций: колл. ПИН, № 2079, экз: 1, 21, 35, 100, 106, 117, 128, 133, 199, 218, 239, 242, 244, 247, 253, 263, 309, 324, 311, 332, 337, 357, 373, 394, 396–399, 405, 418, 431, 434, 436, 439, 478, 505, 510, 526, 550, 600, 602, 608, 622, 624, 638, 641, 686, 699, 704, 764, 800, 803, 808, 813, 816, 823, 830.

ОТРЯД SEYMOURIAMORPHA

НАДСЕМЕЙСТВО SEYMOURIOIDEA WILLISTON, 1911

СЕМЕЙСТВО DISCOSAUROIDAE ROMER, 1947

Род *Ariekanerpeton* Ivachnenko, 1981

Ariekanerpeton kuedensis Bulanov, sp. nov.

Название вида от пос. Куеда, рядом с которым расположено типовое местонахождение.

Голотип — ПИН, № 5848/1, череп ларвальной особи (рис. 1); Россия, Пермский край, Кудинский р-н, местонахождение Ключики; верхи уфимского яруса (шешминская свита) — казанский ярус средней перми.

Диагноз. На дорсальной поверхности крыши черепа parietalia максимально расширены напротив передних краев tabularia. Затылочный край теменного щита у экземпляров с длиной черепа около 35 мм сильно вогнут и демонстрирует резкий перегиб в области сагиттального шва. Tabulare не выходит к краю теменного щита и не участвует в построении костного обрамления ушной вырезки. Postparietalia имеют удлиненно-треугольную форму в связи с их равномерным латеральным выклиниванием и широко обрамляются спереди таблитчатыми костями (шов между tabulare и postparietale ориентирован более продольно, чем поперечно). Длина подглазничного отростка lacrimale составляет четверть полной длины окостенения; его контакт с jugale короткий. Подглазничный отдел скуловой кости массивный (высокий), без выраженного вентрального прогиба. Шов между squamosum и jugale ориентирован субвертикально; как следствие, длина первого элемента увеличена за счет заглазничной части второго. Антеровентральный и постеровентральный края angulare ориентированы друг к другу под углом 150°; в присуставной области кость ниже прилежащего отдела supraangulare. Задняя оконечность dentale резко сужается позади уровня короноидного отростка.

Сравнение. От типового вида рода *Ariekanerpeton* (*A. sigalovi*) новый вид отличается признаками, перечисленными в диагнозе.

Замечание. Приведенный диагноз построен по альтернативному принципу и основан на сравнении видов внутри рода *Ariekanerpeton*.

Описание. Общая характеристика. Длина черепа экз. ПИН, № 5848/1 вдоль сагиттальной оси составляет 34 мм. Наличие желобов сеймо-сенсорной системы на большинстве участков их стандартного расположения у дискозаврисцид указывает на принадлежность черепа ларвальной особи, что согласуется с размером самого экземпляра, слабым развитием покровной ornamentации, а также с ровной или слабо ундулирующей формой швов (за исключением сагиттального), имеющих плавные перегибы на границах флангов у отдельно взятых дермальных элементов. Затылочный край теменного щита достаточно сильно вогнут и испытывает резкий перегиб профиля в области сагиттального шва.

У соразмерных экземпляров *A. sigalovi* затылок либо изогнут слабо (рис. 3, *д, е*), либо следует прямую форму (рис. 3, *в*), характерную для экземпляров с длиной черепа менее 15 мм (рис. 3, *а*). У экземпляров *A. sigalovi*, значительно превышающих по размеру голотип *A. kuedensis* (длина черепа около 50 мм), затылочный край теменного щита вогнут в той же степени, что и у последнего, однако не образует резкого изгиба в центральной части (рис. 3, *ж*).

Форма squamosum (с учетом наблюдаемого на образце легкого разворота правой скуловой области относительно теменного щита) позволяет реконструировать положение челюстных суставов у экз. ПИН, № 5848/1 на уровне средней части supratemporale, а также положение переднего края ушной вырезки (медиального края отикального фланга squamosum) несколько позади контакта этого элемента с intertemporale. Орбиты субовальной формы, с равномерно изогнутым контуром верхнего края и его угловатым перегибом напротив центральной части postorbitale, а также в антеро- и постеровентральном секторах глазницы. По аналогии с *A. sigalovi* и другими дискозаврисцидами (Klembara, 1997; Klembara, Ruta, 2005a), на приводимых реконструкциях *A. kuedensis* sp. nov. (рис. 2) воспроизводится субвертикальное положение скуловых отделов по отношению к теменному щиту.

Крыша черепа. Nasale. Носовые кости вытянутые (длина в 1.5 раза превышает ширину), максимально расширенные напротив передних краев praefrontalia. Их латеральные отделы по большей части перекрыты соседними окостенениями, однако видимая часть позволяет предполагать слабое сужение передних отделов nasalia по направлению вперед. Линия сагиттального шва ундулирующая. Отверстия наружных ноздрей развернуты антеролатерально на угол 20° относительно терминального положения.

Frontale. На дорсальной поверхности крыши черепа длина лобных костей соответствует длине орбит, а их передний край проникает в предглазничную часть черепа (более сильно — на вентральной стороне за счет пластин, подстилающих nasalia). Ширина контакта лобных костей с носовыми превышает ширину их контакта с теменными костями. Резкое сужение каждого frontale по направлению назад происходит позади границы praefrontale и postfrontale, вблизи которой кость формирует короткий латеральный выступ, расположенный напротив резкой флексуры, образуемой сагиттальным швом (рис. 1, *а, б*). Выступ максимально приближен

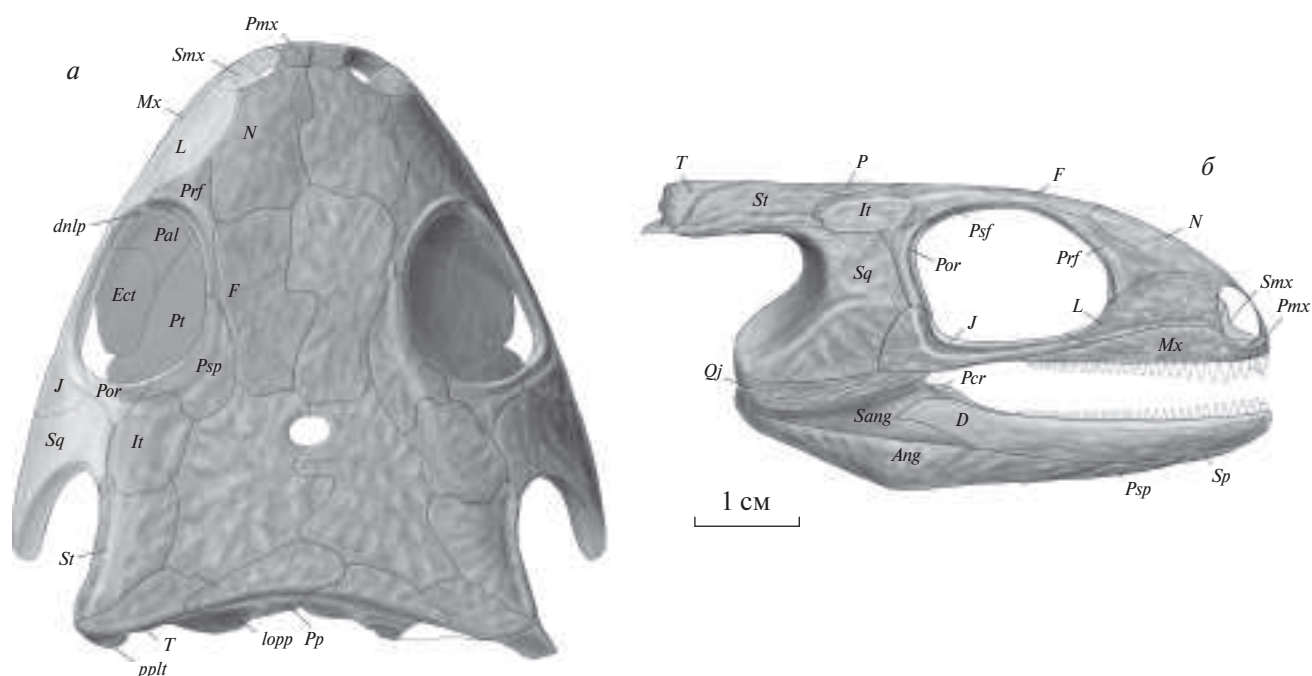


Рис. 2. *Arieakerpeton kuedensis* sp. nov., реконструкция черепа (по голотипу ПИН, № 5848/1): а — дорсально; б — латерально. Обозначения: *lopp* — затылочная пластина *postparietale*, *dnlp* — проксимальное отверстие слезно-носового протока, *Smx* — *septomaxillare*, *Sp* — *spleniale*; остальные см. рис. 1.

к орбитальному краю и медиально опоясан проходящим вдоль него желобком надглазничного сейсмочувствительного канала.

Parietale. Теменное отверстие крупное, в форме овала, развернутого длинной осью в поперечном направлении. Позади от него шов между теменными костями имеет форму зигзага, амплитуда которого соответствует ширине отверстия. Отчасти видимые на образце контактные площадки, образуемые теменными костями друг для друга, свидетельствуют, что на дорсальной и вентральной сторонах крыши черепа шовные петли были противонаправлены, что обеспечивало широкое взаимное перекрытие элементов вдоль линии взаимного контакта.

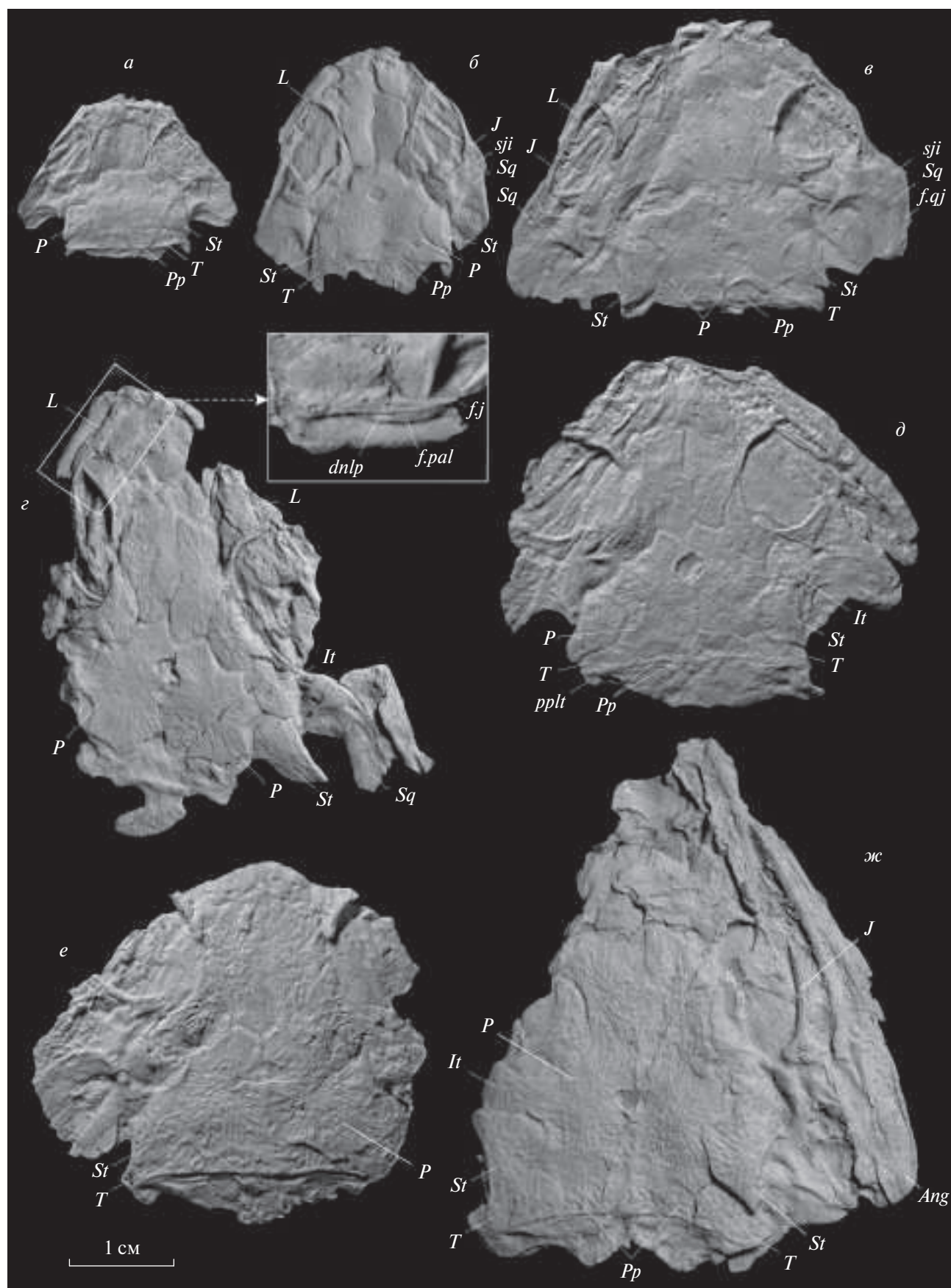
Передние отделы *parietalia* на голотипе перекрыты соседними окостенениями, однако, исходя из формы последних, можно заключить, что теменные кости не внедрялись в лобные вдоль сагиттального шва, а образовывали по бокам от них длинные антеролатеральные отростки, проникавшие в межорбитальную область (рис. 1, а, б; 2, а).

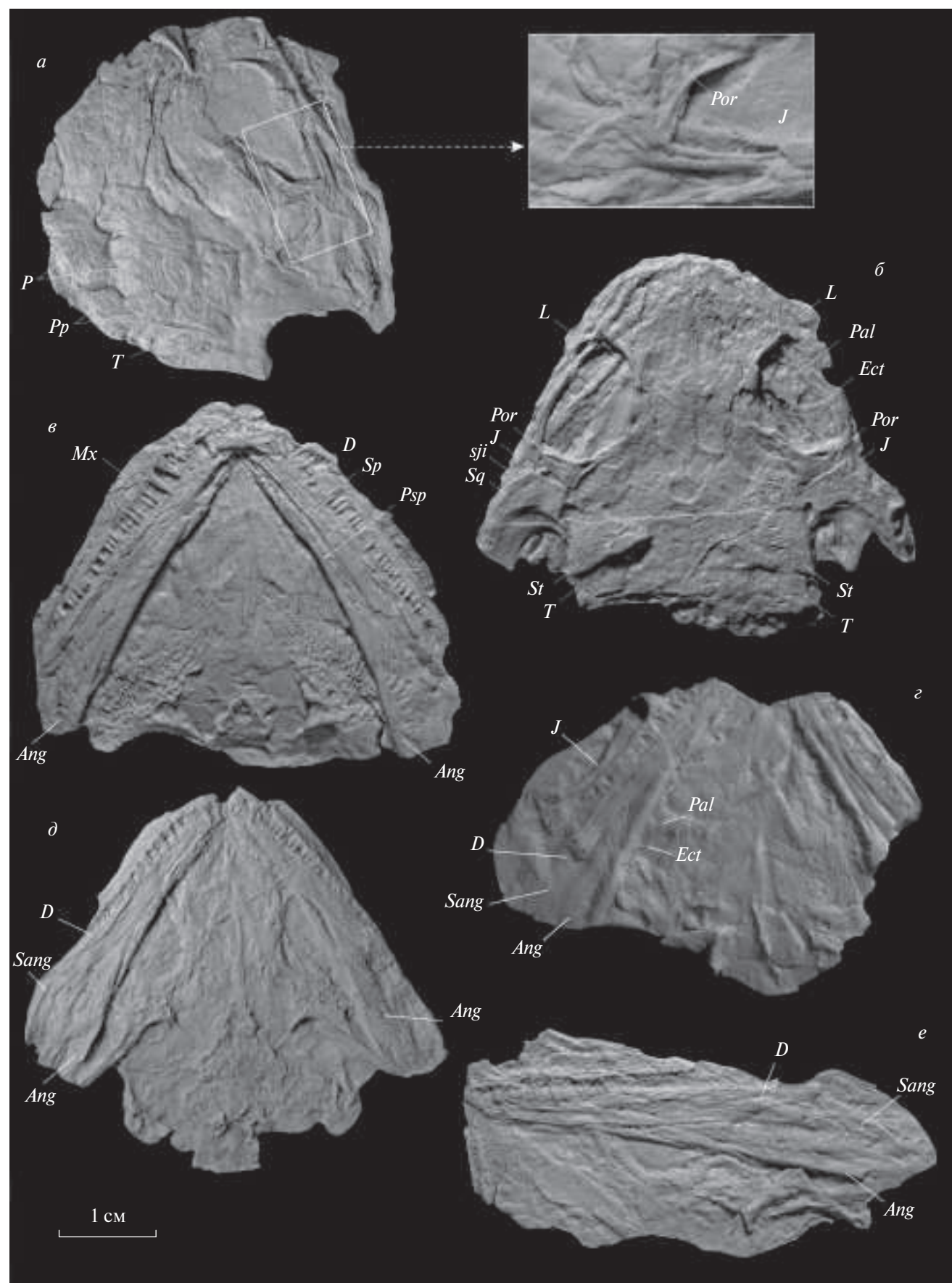
Вырезки, образуемые *parietale* для примыкающих латерально элементов, пологие. Для *intertemporale* и *supratemporale* кость формирует широкие подстилающие пластины, которые можно наблюдать на левой стороне голотипа (рис. 1, а, б). Задние отделы *parietalia* сильно вогнуты вследствие вдающихся в них сзади заднетеменных и таблитчатых костей, и, дополнительно, подстилаются этими элементами.

От границ с *frontalia* ширина теменных костей увеличивается по направлению назад и достигает максимальных значений напротив передних краев *tabularia*. Последнее отличает вид от *A. sigalovi*, у которого *parietalia* максимально расширены напротив шва *intertemporale* и *supratemporale* (рис. 3, а–ж), причем это состояние является нормой для особей всего размерного диапазона вне зависимости от формы *intertemporale* (контакт которого с *supratemporale* у *A. sigalovi* всегда значительно уже максимальной ширины последнего: рис. 3; 4, а).

Postparietale. Заднетеменные кости экз. ПИН, № 5848/1 сильно отличаются по размеру:

Рис. 3. *Arieakerpeton sigalovi* (Tatarinov, 1968), реплики отпечатков черепа на породе, вид с дорсальной стороны: а — экз. ПИН, № 2079/764; б — экз. ПИН, № 2079/500, в — экз. ПИН, № 2079/608, г — экз. ПИН, № 2079/431, д — экз. ПИН, № 2079/253, е — экз. ПИН, № 2079/373; ж — экз. ПИН, № 2079/600; Республика Таджикистан, местонахождение Сарытаипан; нижняя пермь. Обозначения: *cso* — желоб надглазничного сейсмочувствительного канала, *dnlp* — проксимальное отверстие слезно-носового протока, *f.pal* — фланг причленения *palatinum*, *f.qj* — фланг причленения *quadratojugale*, *sji* — граница *squamosum* и *jugale*; остальные см. рис. 1.





правый элемент на дорсальной стороне значительно меньше левого, но подстилает его медиальный отдел, а также формирует хорошо развитую контактную пластину для впередилежащего parietale. Хотя обе заднетеменные кости сильно вдаются в задние отделы теменных, они остаются сравнительно короткими по причине вогнутого характера затылочного края теменного щита. На дорсальной стороне как правое, так и левое postparietale равномерно выклиниваются латерально: их передний край ориентирован параллельно шву tabulare и supratemporale, и латерально выходит к затылочной бровке теменного щита. Желоб затылочной комиссуры сеймосенсорной системы достоверно не прослеживается.

Окципитальная пластина кости имеет субтреугольную форму и заметно отклоняется каудально от вертикального положения. Начиная от сагиттального шва, она увеличивает высоту в латеральном направлении, формируя терминально высокий и тонкий фланг для крепления окципитальной пластины tabulare (рис. 2), контакт с которой на обеих сторонах черепа нарушен вследствие деформаций. Вентролатеральный отдел окципитальной пластины образует субквадратную депрессию, которая сверху и медиально обрамляется ступенеобразным гребнем, переходящим латерально на затылочный фланг таблитчатой кости (рис. 1, б; 2, а).

Tabulare. На дорсальной стороне крыши черепа таблитчатые кости заметно меньше заднетеменных, которые широко обрамляют сзади их медиальный отдел. Они короткие, неправильно-треугольной формы, выклиниваются в направлении ушной вырезки и не участвуют в построении ее костного обрамления (рис. 1, а, б). Это состояние воспроизводится на обеих сторонах голотипа и отличается от наблюдаемого у *A. sigalovi*, у которого выход tabulare к латеральному краю теменного щита является нормой (рис. 3, а, в, д–ж). Так, у 27 из 35 слепков *A. sigalovi*, удовлетворительно воспроизводящих затылочный отдел черепа с дорсальной стороны, таблитчатая кость участвует в обрамлении ушной вырезки. Среди оставшихся экземпляров три демонстрируют почти полное латеральное выклинивание tabulare (экз. ПИН, №№ 2079/21, 283 и 500: рис. 3, б), у трех этот элемент полностью ограничен supratemporale, но на одной из сторон черепа (экз. ПИН, №№ 2079/218, 357

и 823), а у двух (экз. ПИН, №№ 2079/331 и 456) — на обеих его сторонах. При этом ни у одного из aberrantных экземпляров редукция дорсальных флангов postparietale и tabulare не достигает такого выражения, как у голотипа *A. kuedensis* sp. nov., а шов между этими элементами сохраняет ориентацию, близкую к продольной.

У экз. ПИН, № 5848/1, благодаря сдвигу правого tabulare из инсигного положения, видна хорошо развитая и покрытая гребнями контактная пластина, перекрывавшаяся лежащими спереди parietale и supratemporale. Ее площадь превышает поверхность tabulare, экспонирующуюся на дорсальной стороне черепа; при этом длина кости (включая пластину) максимальна напротив границы parietale и supratemporale.

Сохранившаяся окципитальная пластина левого tabulare вследствие деформации в значительной мере перекрыта затылочным флангом postparietale, однако позволяет констатировать для голотипа *A. kuedensis* sp. nov. наличие у широкого свода задневисочных впадин.

Постеролатеральные отростки таблитчатых костей короткие и отличаются своей ориентацией. Отросток правого tabulare заметно отклоняется в сторону и выходит за линию внешнего края теменного щита, имея при этом выраженный медиовентральный наклон (рис. 1: *ppl*). Аналогичный отросток левого элемента направлен медиально с небольшим отклонением назад и отчасти проецируется под теменной щит. Не исключено, что такое положение структуры связано с общими деформациями левой скуловой области, однако в качестве варианта развития оно иногда фиксируется и у *A. sigalovi* при отсутствии сходных деформаций (рис. 3, д). У типового вида отмечается сильная внутривидовая и онтогенетическая изменчивость формы отростка (Klembara, Ruta, 2005a), однако варианты с его выраженной латеральной девиацией, как на правом tabulare экз. ПИН, № 5848/1, внутри изученной выборки отсутствуют.

Intertemporale. Правая межвисочная кость имеет неправильно-гексагональную форму; судя по положению соседних элементов, ее длинная ось была ориентирована под углом около 45° к продольной оси черепа. Передний отдел кости, вдающийся в postfrontale, разделен на большой и малый отростки, что можно предполагать

Рис. 4. *Ariekanerpeton sigalovi* (Tatarinov, 1968), реплики отпечатков черепа на породе: а — экз. ПИН, № 2079/396, дорсально; б — экз. ПИН, № 2079/263, дорсально; в — экз. ПИН, № 2079/324, вентрально; г — экз. ПИН, № 2079/622, вентрально; д — экз. ПИН, № 2079/550, вентрально; е — экз. ПИН, № 2079/510, вентрально; Республика Таджикистан, местонахождение Сарытайпан; нижняя пермь. Обозначения см. рис. 1 и 3.

также для левой межвисочной кости. На обеих сторонах черепа можно наблюдать широкие пластины, образуемые для *intertemporale* всеми прилежащими окостенениями за исключением *postorbitale* (для которого *intertemporale* формирует узкую контактную площадку), а также — широкий и пологий желоб, начинающийся от переднего края кости и обрамляющий центр окостенения медиально и, отчасти, сзади. Поскольку желоб расположен на визуальном продолжении *sulcus supraorbitalis*, проходящего по *postfrontale*, наиболее вероятна его связь с сейсмодатчиками структурами, хотя описанный вариант их размещения не вполне типичен для сеймуриаморф.

Supratemporale. Надвисочная кость голотипа очень сходна с таковой *A. sigalovi*: она максимально расширена несколько позади контакта с *intertemporale* и далее назад сужается к краю ушной вырезки (более резко вдоль границы с *tabulare*), что определяет неправильно-трапециевидную, близкую к треугольной форму элемента. Антеролатеральный край *supratemporale* оформлен в виде узкого, направленного вперед отростка, который, однако, сильно удален от встречного отростка *postorbitale*. Сходный отросток (форма которого иногда воспроизводится и у некоторых экземпляров *A. sigalovi*: рис. 3, а, в, д—ж) формирует постеролатеральная оконечность кости, которая отделяет дорсальный фланг *tabulare* от ушной вырезки. Внешний край *supratemporale* полого вогнут и на протяженном участке обрамляется дорсомедиальным отростком *squamosum*, в то время как задняя его часть, образующая край ушной вырезки, утолщена. По дорсальной стороне кости вплотную к латеральному краю протягивается хорошо различимый, непрерывный, но при этом узкий желоб височной ветви *canalis supraorbitalis* сейсмодатчиков системы (рис. 1, б: *csd*).

Praefrontale. *Praefrontale* имеет килевидно-заостренный орбитальный край, сильно приподнятый над поверхностью крыши черепа. Задняя оконечность кости коротко подстилает *postfrontale*. Пластина, формирующая переднюю стенку орбиты, расширяется в направлении неба, но сохранность экземпляра не позволяет установить характер ее соотношения с *palatinum*. Контакт с носовой костью отчасти перекрыт надвинутым поверх него *lacrimal* (шов с которым имел волнообразный характер: рис. 1, в) и составлял около трети полной длины *nasale*. Прохождение надглазничного канала сейсмодатчиков системы вдоль верхнего края

орбиты маркируется серий отверстий, но в передней части окостенения желоб достоверно не прослеживается.

Postfrontale. Контакт с *praefrontale* очень узкий. Далее назад заднелобная кость равномерно расширяется, и ее задняя половина разделена на два отростка глубокой треугольной выемкой, вмещавшей антеромедиальный отдел *intertemporale*. От переднего края вырезки в направлении центра окостенения следует широкий, но пологий желоб сейсмодатчиков канала, переходящий на латеральный выступ *frontale* и далее вперед — на *praefrontale*. Латеральный фланг кости, обрамляющий орбиту, равномерно изогнут и, в отличие от *praefrontale*, не приподнят над поверхностью крыши черепа.

Postorbitale. Заглазничная кость узкая, почти симметричной формы, с коротким треугольным каудальным отростком, расположенным напротив перегиба орбитального фланга. Формируемый *postorbitale* край орбиты слегка приподнят вследствие прохождения вдоль него глубокого желоба заглазничной комиссуры сейсмодатчиков системы. Дорсомедиальный и латероventральный отростки окостенения почти равны по длине и ширине. Фланг приращения *jugale* очень короткий, ступенчатно изогнут и в месте выхода к орбите ориентирован поперечно к ее краю, в то время как шов с *postfrontale* расположен к нему под углом.

Lacrimal. В переднем отделе, где слезная кость достигает своей максимальной высоты, ее верхний и нижний края параллельны, однако в зоне контакта с *praefrontale* высота *lacrimal* равномерно убывает каудально. Вырезка, образованная наружной ноздрей, высокая и пологая. Несколько позади ноздри латероventральный край кости слегка приподнят и образует пологую выемку, вмещавшую выпячивание дорсального края максиллы. Желоб подглазничного сейсмодатчиков канала глубокий, хорошо прослеживается на всем его протяжении и содержит крупные отверстия на различных участках. Прохождение надглазничного канала по *lacrimal* не фиксируется. Проксимальное отверстие слезно-носового протока расположено в самом основании передней стенки орбиты, дистальное — с торца антероventральной оконечности кости. Внешняя стенка протока сформирована на всем его протяжении, если не считать небольшой выемки со стороны орбитального края.

Подглазничный отросток треугольный и короткий: его длина составляет четверть полной длины *lacrimal*. Форма *lacrimal* резко отличает

A. kuedensis sp. nov. от *A. sigalovi*, у которого этот отросток очень грацильный, а его длина составляет треть или более полной длины окостенения (что устанавливается у восьми экземпляров выборки). Как следствие, контакт *lacrimal* и *jugale* у *A. kuedensis* sp. nov. значительно менее протяженный, чем у *A. sigalovi*, причем у обоих видов первый из указанных элементов перекрывал второй (рис. 1, в; 3, г: *fj, fl*).

Jugale. Передняя оконечность скуловой кости почти достигает переднего края орбиты и несет короткую, обращенную антеродорсально площадку для контакта с *lacrimal*. Поверхность прилегания максиллы (рис. 1, в: *fm*) оканчивается примерно посередине длины суборбитального отдела *jugale*, высота которого равномерно увеличивается каудально. Нижний край кости почти ровный и лишь незначительно приподнят позади орбиты, маркируя область прилегания *quadratojugale*. Заглазничный отдел *jugale* отчасти скрыт под *squamosum* и *postorbitale*, однако его форма уверенно реконструируется по прилегающим к нему флангам этих окостенений. Исходя из их положения и ориентации можно заключить, что шов со *squamosum* был ориентирован субвертикально и располагался напротив заднего окончания *postorbitale*. Таким образом, заглазничный отдел *jugale* у *A. kuedensis* sp. nov. был сравнительно коротким, что придает скуловой кости экз. ПИН, № 5848/1 сходство с таковой описанных видов *Discosauriscus* (Klembara, 1997). В качестве варианта развития такое соотношение иногда фиксируется и у *A. sigalovi* (рис. 4, а), большинство экземпляров которого, однако, имеют клиновидную форму заднего окончания *jugale* (рис. 4, а, б) или позволяют уверенно реконструировать ее на основании ориентации фланга приращения этой кости на *squamosum* (рис. 3, б, в: *sji*).

Дополнительно, от соразмерных экземпляров *A. sigalovi* голотип *A. kuedensis* sp. nov. отличается более прямой и массивной формой суборбитального отдела *jugale*, высота которого посередине длины орбиты вдвое меньше максимальной высоты заглазничной части окостенения (рис. 1, в). Скуловая кость *A. sigalovi* более грацильная (указанное соотношение в норме составляет 2.5–3) и в своей подглазничной части образует выраженный вентральный прогиб (рис. 3, б, ж; 4, а, б), отсутствующий у *A. kuedensis* sp. nov., что определяет отличия видов *Arcticanerpeton* в форме нижнего края орбиты.

Желоб инфраорбитального сейсмочувствительного канала глубокий, содержит внутри крупные

отверстия, хорошо прослеживается на всем своем протяжении и образует резкую флексуру сразу позади орбиты.

Squamosum. Передний край ушной вырезки (медиальный край ушного фланга *squamosum*) расположен несколько позади относительно контакта *intertemporale* и *supratemporale*. Ушной фланг *squamosum* гладкий, равномерно изогнутый, слабо расширяется в направлении челюстного сустава и расположен почти в одной плоскости с внешней (орнаментированной) поверхностью окостенения, отделяясь от нее слабо выраженным прерывистым гребнем. Узкий отросток, обрамляющий ушную вырезку дорсально, протягивается до начала последней трети *supratemporale* и медиально переходит в пластину (часть которой видна на образце), простирающуюся под теменной щит.

Передний край *squamosum* неровный и в области контакта *postorbitale* и *jugale* сильно приближен к краю орбиты. Как отмечалось, длина латероventрального края чешуйчатой кости у *A. kuedensis* sp. nov. увеличена в сравнении с *A. sigalovi* за счет сокращения длины заглазничной части *jugale*. Линия контакта с *quadratojugale* почти прямая, в латеральной проекции ориентирована горизонтально и расположена вровень с вентральным краем *jugale* (рис. 1, г; 2, б). Такое направление шва отличается от такового у экземпляров *A. sigalovi* с нормативной (клиновидной) формой задней оконечности *jugale*, у которых он отклоняется антеродорсально (Klembara, Ruta, 2005a, рис. 12).

Quadratojugale. Квадратноскуловая кость правой стороны на образце отделена от соседних элементов, что позволяет наблюдать высокую пластину, образуемую ею для контакта со *squamosum* и *jugale* (рис. 1, г). Высота пластины, по-видимому, увеличивается в области челюстного сустава (где она перекрыта прилежащим участком *squamosum*) и уменьшается на участке контакта с *jugale*. Передняя оконечность кости оканчивается на уровне заднего края орбиты и сильно удалена от максиллы. Положение шва со *squamosum* на уровне нижнего края *jugale* определяет выраженное вентральное выпячивание *quadratojugale* и щечной области относительно орбитального отдела черепа (рис. 2).

В отличие от остальных покровных элементов, внешняя поверхность обеих квадратноскуловых костей голотипа покрыта узкими, резко очерченными и продольно ориентированными гребнями, берущими начало в центре

окостенения, локализованного вблизи челюстного сустава (рис. 1, з).

Maxillare. Правое maxillare смещено из инсультной позиции, сохранив при этом вертикальное положение зубного ряда. В плане кость прямая и короткая: ее задняя оконечность располагалась на уровне середины длины орбиты, что уверенно определяется по окончанию фланга ее причленения на jugale (рис. 1, в: f.j). В латеральной проекции maxillare низкое, с полого выгнутым верхним краем, имеющим слабо выраженное выпячивание позади назальной вырезки. Передний отдел кости с внешней стороны пронизан множеством отверстий; более редкие отверстия в ее задней части открываются назад и дают начало продольным желобкам. На участке контакта с jugale максилла слегка расширена; контактная поверхность несет гребни, а также желоб крупного, продольно ориентированного сосуда. Зубной ряд сильно поврежден, что не позволяет установить число максиллярных зубов у голотипа. Несколько маленьких отломанных и деформированных зубов экспонируются вблизи задней оконечности максиллы снаружи от лабиального парапета; судя по размеру и положению, они происходят из окончания зубного ряда.

Praemaxillare. Две короткие костные пластины, налегающие на передний край правого nasale, являются окончаниями восходящих отростков премаксилл (рис. 1, б: Pmx). Их контакт медиальными флангами позволяет предполагать отсутствие у голотипа премаксиллярной фонтанели. Зубная площадка правого praemaxillare экспонируется только с дорсальной стороны; установить число премаксиллярных зубов *A. kuedensis* sp. nov. на основе голотипа не представляется возможным.

Небный комплекс. Palatinum. Передняя часть palatinum перекрыта костями предглазничного отдела крыши черепа (рис. 1, в). Латеральный и медиальный края видимой части элемента слегка расходятся по направлению вперед. Задний фланг кости преломляется посередине длины под углом 110°, что определяет наличие у palatinum протяженного постеромедиального отростка, глубоко проникавшего между pterygoideum и ectopterygoideum. В задней части окостенения у фланга причленения максиллы имеется достаточно крупное отверстие, заглубленное вперед и вниз. Этот фланг расширен дорсовентрально и не содержит вырезки, которая могла бы указывать на наличие на границе неба и верхней челюсти подглазничного окна.

Форма небной кости голотипа *A. kuedensis* sp. nov. не соответствует реконструированной для *A. sigalovi* на основе экз. ПИН, № 2049/262, у которого контакт этих элементов прямой и ориентирован поперечно к границе с максиллой (Klembara, Ruta, 2005a, рис. 12). Внутри изученной выборки из Сарытайпана аналогичное соотношение фиксируется дополнительно у еще трех экземпляров (экз. ПИН, №№ 2079/139, 247 и 595). При этом следует отметить, что у некоторых черепов *A. sigalovi* (экз. ПИН, № 2079/622, а также соразмерный голотипу *A. kuedensis* sp. nov. экз. ПИН, № 2079/263: рис. 4, б, з соответственно), по аналогии с новым видом, уверенно устанавливается наличие у palatinum длинного постеромедиального отростка. При отсутствии более представительных статистических данных определить нормативное состояние обсуждаемого признака и частоту aberrantных вариантов у *A. sigalovi* невозможно, в связи с чем особенности морфологии латеральных элементов неба, наблюдаемые у экз. ПИН, № 5848/1 (в т.ч. форма ectopterygoideum) не включены в диагноз нового таксона.

Ectopterygoideum. Наружнокрыловидная кость удлинённая (максимальная ширина в 2.5 раза меньше длины), по форме близка к прямоугольной, но ее задний край неровно округлен, а передний сужается в направлении palatinum. Задняя часть ectopterygoideum деформирована и несет гребни на дорсальной поверхности.

Pterygoideum. Видимая внутри орбиты часть небной ветви птеригоида демонстрирует умеренный постероventральный наклон птеригоидного фланга, что, с большой вероятностью, соответствует его прижизненной ориентации. В постеромедиальной части дорсальная поверхность фланга, примыкавшего к ectopterygoideum, несет грубые параллельные борозды.

Нижняя челюсть. Dentale. Симфизный отдел dentale, по-видимому, был сравнительно низким, но сильно поврежден, что, в совокупности с плохо представленным зубным рядом, не позволяет установить без существенной погрешности точное число нижнечелюстных зубов у голотипа (составлявшее, вероятно, от 25 до 30). Позади симфиза высота зубной кости остается почти неизменной (в т.ч. передней половины ее постдентальной части), в то время как каудальное окончание оформлено в виде короткого, резко сужающегося отростка. Это отличается от *A. sigalovi*, у всех экземпляров которого dentale позади зубного ряда сужается очень постепенно

и вследствие этого умеет узко заостренное окончание (рис. 4, *г–е*).

Supraangulare. Надугловая кость вклинивается между *dentale* и *angulare* до уровня начала короноидного выступа (и окончания зубного ряда). Ее антеродорсальный отдел обрамляет заднюю оконечность *dentale* также и сверху, формируя совместно с *postcoronoideum* короноидный выступ. Верхний край *supraangulare* постепенно понижается в направлении челюстного сустава; внешняя поверхность кости в присуставной области несет слабо развитый орнамент.

Postcoronoideum. Постеродорсальная часть заднего короноида, смещенного вперед из инситной позиции, экспонируется на образце поверхности *dentale* (рис. 1, *д: Pcr*). Его латеральная сторона, покрытая резкими продольными гребнями, служила местом прилегания *supraangulare*.

Angulare. Длина угловой кости значительно превышает половину длины челюсти. Дорсальный край фациальной пластины ровный и ориентирован горизонтально. Вентральный край образует резкий перегиб напротив центра окостенения: его задняя часть отклоняется от направления передней на угол 30° и постепенно приближается к челюстному суставу, где высота кости меньше высоты прилежащей части *supraangulare* (рис. 1, *д*). Это резко отличается от наблюдаемого у *A. sigalovi*, у которого вентральный край *angulare* позади центра окостенения сохраняет горизонтальное положение почти на всем своем протяжении (рис. 4, *в–е*).

Postspleniale. Задняя пластинчатая кость занимает свое стандартное положение вдоль вентрального края челюсти, но сразу впереди от *angulare* ее фациальная пластина образует выраженный дорсальный выступ, несущий элементы покровной орнаментации.

Praearticulare. Постеродорсальный край предсочленовой кости экспонируется на образце надсуставным отделом *supraangulare* (рис. 1, *д: Pra*); при этом пространство между этими костями заполнено породой и не содержит следов оксифицированного *articulare*.

Характер васкуляризации элементов дерматокраниума и покровный орнамент. Покровные элементы голотипа *A. kuedensis* sp. nov. либо лишены орнамента, либо демонстрируют начальную стадию его становления (за исключением несущих оформленные гребни *quadratojugale* и *angulare*). Поверхность костей при этом почти ровная и пронизана отверстиями, которые локализованы преимущественно в центре окостенения

и от которых в периферическом направлении отходят сосудистые желобки средней и малой протяженности. Такой характер поверхности отмечается у большинства сеймуриаморф на стадии, предшествующей началу становления скульптуры (Klembara, 1997; Bulanov, 2003; Klembara, Ruta, 2004; Klembara et al., 2007), однако у *A. sigalovi* на этом этапе поверхность костей покрыта густой сетью радиально ориентированных и протяженных васкулярных каналов, что устанавливается у всех экземпляров из Сарытаипана при условии хорошего качества отпечатков (рис. 3, *г; 4, а*). Интенсивная сосудистая исчерченность проявляется в первую очередь на крупных элементах осевого дерматокраниума (*parietalia*, *frontalia* и *nasalia*), нижней челюсти (*angulare*), а также на челюстных костях (рис. 4, *в*). Дальнейшее наращивание костной ткани в межжелобковых промежутках приводит к появлению радиально ориентированных гребней, на которых вследствие их локального утолщения формируются бугорки. Экземпляры *A. sigalovi*, соразмерные голотипу *A. kuedensis* sp. nov. (с длиной черепа 35–40 мм), уже имеют в различной степени выраженную радиально-гребнистую скульптуру, осложненную элементами бугорковой орнаментации (рис. 3, *е*).

Предположительно, несоответствие характера поверхностной васкуляризации у видов *Ariekanerpeton* обусловлено различием в темпах роста, т.е. может быть связано с внешними (экологическими) факторами, и по этой причине не отражено в диагнозе. На более интенсивный рост *A. kuedensis* sp. nov. в сравнении с *A. sigalovi* косвенно указывает прямая (без выраженных анастомозов) форма поверхностных сосудистых каналов, их увеличенная протяженность и приоритетное окончание в периферической части окостенений, что в совокупности указывает на магистральное кровоснабжение зон активного остеогенеза на границах дермальных элементов.

Материал. Голотип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Дискозаврисцид из Ключиков может быть уверенно отнесен к роду *Ariekanerpeton* и определен как его самостоятельный вид. В строении черепа *A. sigalovi* и *A. kuedensis* sp. nov. демонстрируют очень сходную морфологию, несмотря на разделяющую эти виды существенную возрастную и географическую дистанцию. В частности, некоторые диагностические характеристики *A. kuedensis* sp. nov. воспроизводятся внутри выборки *A. sigalovi* в качестве вариантов

развития, не являющихся, тем не менее, морфологической нормой. По некоторым краниальным параметрам (строение теменных костей, соотношение височных костей, форма заглазничного отдела jugale) *A. kuedensis* sp. nov. обнаруживает большее сходство с *Discosauriscus*, чем типовой вид рода — *A. sigalovi*.

Обнаружение *Discosauriscidae* в средней перми Восточной Европы пролонгирует известный интервал распространения семейства на несколько ярусов, подтверждает его присутствие в составе региональных тетраподных ассоциаций, а также впервые фиксирует распространение рода *Ariekanerpeton* за пределами Средней Азии. Кроме того, находка из Ключиков заполняет имевшуюся лауну в эволюционной истории сеймуриоидной ветви сеймуриаморф (sensu *Bulanov*, 2003), представленной в верхней перми Восточной Европы широко распространенным семейством *Karpinskiosauridae*.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-0007 (<https://rscf.ru/project/23-24-00074/>).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакаев А.С., Буланов В.В., Илалтдинов И.Я. и др.* Проблема возрастной датировки разреза Куеда-Ключики — уникального местонахождения пермских позвоночных (Пермский край) // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2021. Т. 163. Кн. 3. С. 444–465.
- Буланов В.В.* Находка *Discosauriscidae* (Tetrapoda, Seymouriamorpha) в среднепермском лагерьште Ключики (Пермский край) // Матер. LXVIII сесс. Палеонтол. об-ва, посвящ. 100-летию со дня рожд. А.И. Жамойды. СПб., 2022. С. 198–199.
- Ивахненко М.Ф.* Дискосавриски из перми Таджикистана // Палеонтол. журн. 1981. № 1. С. 114–128.
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др.* Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–91.
- Рябинин А.Н.* Об остатках стегоцефалов из Каргалинских рудников Оренбургской губернии // Изв. Геол. ком. 1911. Т. 30. С. 25–37.
- Синиchenkova Н.Д., Пономарева Г.Ю., Аристов Д.С.* Новый вид мисхоптеридов рода *Aspidothorax* Brongniart, 1893 (Insecta: Mischopterida = Megasecoptera: Aspidothoracidae) из средней перми Пермского края, Россия // Палеонтол. журн. 2020. № 3. С. 61–66.
- Татаринов Л.П.* Новое местонахождение пермских сеймуриаморфов в СССР // Палеонтол. журн. 1964. № 1. С. 139–141.
- Шпунар З.В.* Ревизия некоторых моравских дискосаврисцидов (Labyrinthodontia). Прага: Изд-во Чехосл. Акад. наук, 1953. 130 с.
- Bulanov V.V.* Evolution and systematics of seymouriamorph parareptiles // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 1. 105 p.
- Klembara J.* Variation in *Discosauriscus austriacus* (Makowsky, 1876) from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic) // Zool. J. Linn. Soc. Lond. 1993. V. 108. P. 247–270.
- Klembara J.* The cranial anatomy of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic) // Phil. Trans. Roy. 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. P. 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., 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.
- Klembara J., Meszároš Š.* New finds of *Discosauriscus austriacus* (Makowsky 1876) from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czechoslovakia) // Geol. Carpat. 1992. V. 43. P. 305–312.
- Klembara J., Mikulíková M.* New cranial material of *Discosauriscus pulcherrimus* (Seymouriamorpha, Discosauriscidae) from the Lower Permian of the Boskovice Basin (Czech Republic) // Trans. Roy. Soc. Edinb. (Earth and Environ. Sci.). 2019. V. 109. P. 225–236.
- Klembara J., Mikulíková M., Stamberger S. et al.* First record of the stem amniote *Discosauriscus* (Seymouriamorpha, Discosauriscidae) from the Krkonoše Piedmont Basin (the Czech Republic) // Fossil Impr. 2020. V. 76. № 2. P. 243–251.
- Klembara J., Ruta M.* The seymouriamorph tetrapod *Utegenia shpinari* from the ?Upper Carboniferous — Lower Permian of Kazakhstan. Part I: Cranial anatomy and ontogeny // Trans. Roy. Soc. Edinb. (Earth Sci.). 2004. V. 94. P. 45–74.
- Klembara J., Ruta M.* The seymouriamorph tetrapod *Ariekanerpeton sigalovi* from the Lower Permian of Tadjikistan. Part I: Cranial anatomy and ontogeny // Trans. Roy. Soc. Edinb. (Earth Sci.). 2005a. V. 96. P. 43–70.
- Klembara J., Ruta M.* The seymouriamorph tetrapod *Ariekanerpeton sigalovi* from the Lower Permian of Tadjikistan. Part II: Postcranial anatomy and

relationships // Trans. Roy. Soc. Edinb. (Earth Sci.). 2005b. V. 96. P. 71–93.

Krejčí M., Mazuch M. State of the art of ‘amphibian’ localities of the Letovice Subbasin (Boskovice Basin, Czech Republic) // Folia. 2019. V. 53. № 1–2. P. 13–24.

Laurin M. A reevaluation of *Ariekanerpeton*, a Lower Permian seymouriamorph (Vertebrata: Seymouriamorpha) from Tadzhikistan // J. Vertebr. Paleontol. 1996. V. 16. № 4. P. 653–665.

Naugolnykh S.V. Kuedinskies Kluchiki, a unique middle Permian biota locality as a key-point for reconstruction of Late Paleozoic terrestrial ecosystems of the Urals, Russia // Acta Geol. Sin. 2024. V. 98. № 4. P. 850–866.

Schnider J.W., Lucas S.G., Scholze F. et al. Late Paleozoic – early Mesozoic continental biostratigraphy – links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale // Paleoworld. 2020. V. 29. P. 186–238.

Steyer J.-S., Sanchez S., Debriette P.J. et al. A new vertebrate Lagerstätte from the Lower Permian of France (Franchesse, Massif Central): palaeoenvironmental implications for the Bourbon-l’Archambault Basin // Bull. Soc. Géol. France. 2012. T. 183. № 6. P. 509–515.

Werneburg R., Kiersnowski H. A discosauriscid amphibian from the Rotliegend of the Intrasudetic Basin in Poland and its biostratigraphic importance // Acta Univ. Wratislavia. 1989. № 1975. P. 117–122.

Discovery of Discosauriscid Seymouriamorhs (Tetrapoda) in the Middle Permian of European Russia

V. V. Bulanov

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

A new species of discosauriscid seymouriamorphs, *Ariekanerpeton kuedensis* sp. nov., is described based on the skull of a larval individual from the Klyuchiki locality, Perm Region, Russia. The new form differs from the type species of *Ariekanerpeton*, *A. sigalovi* (Tatarinov, 1968), in the structure of the occipital and suborbital regions the skull roof, as well as in the mandible. The specimen from Klyuchiki extends the stratigraphic distribution of the family Discosauriscidae up to the Upper Ufimian–Kazanian of the middle Permian (Kungurian–Roadian interval), provides the first valid evidence of this group in the East European tetrapod associations, and records the existence of the genus *Ariekanerpeton* outside the Asian region of Laurasia for the first time.

Keywords: Discosauriscidae, *Ariekanerpeton kuedensis*, middle Permian, Eastern Europe, cranial morphology