ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2025, № 3, с. 113–133

УДК 568.171.1:551.736.3(470.11)

ПОСТКРАНИАЛЬНЫЕ ОСТЕОДЕРМЫ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ ПАРЕЙАЗАВРОВ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. 2. РОДЫ DELTAVJATIA, PROELGINIA, SENECTOSAURUS, SCUTOSAURUS, OBIRKOVIA

© 2025 г. Е. И. Бояринова[a, *], В. К. Голубев[a, **]

[a]*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия*

**e-mail: boyarinova@paleo.ru*
***e-mail: vg@paleo.ru*

Поступила в редакцию 12.08.2024 г.
После доработки 27.08.2024 г.
Принята к публикации 28.08.2024 г.

Представлены результаты сравнительного морфологического анализа посткраниального остеодермального покрова валидных таксонов восточноевропейских парейазавров: Scutosaurus karpinskii (Amalitzky), S. tuberculatus (Amalitzky), S. itilensis Ivachnenko et Lebedev, Deltavjatia rossica (Hartmann-Weinberg), Proelginia permiana Hartmann-Weinberg, Obirkovia gladiator Bulanov et Jashina и Senectosaurus karamzini Boyarinova et Golubev. Установлено, что посткраниальные остеодермы являются важным диагностическим материалом, который позволяет идентифицировать таксоны родового и видового ранга. Все известные роды парейазавров принципиально отличаются друг от друга строением остеодермального покрова. Подтверждена валидность рода Proelginia. Диагнозы родов и видов восточноевропейских парейазавров дополнены признаками строения остеодермального покрова.

Ключевые слова: парейазавры, посткраниальные остеодермы, систематика, верхняя пермь, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X25030099 **EDN:** ERDTCN

ВВЕДЕНИЕ

Кожные окостенения, или остеодермы – самые массовые ископаемые остатки позднепермских парейазавров Восточной Европы (Голубев и др., 2024а). Но для их успешной таксономической идентификации необходимо провести сравнительное морфологическое описание остеодермального покрова уже известных таксонов парейазавров и выявить признаки, позволяющие надежно различать эти таксоны по посткраниальным остеодермам. Согласно последним ревизиям (Ивахненко, 2008; Boyarinova, Golubev, 2022; Бояринова, Голубев, 2023), валидными являются следующие таксоны восточноевропейских парейазавров: Scutosaurus karpinskii (Amalitzky, 1922), S. tuberculatus (Amalitzky, 1922), S. itilensis Ivachnenko et Lebedev in Ivachnenko, 1987, Deltavjatia rossica (Hartmann-Weinberg, 1937), Proelginia permiana Hartmann-Weinberg, 1937, Obirkovia gladiator Bulanov et Jashina, 2005 и Senectosaurus karamzini Boyarinova et Golubev, 2023. Настоящая работа посвящена морфологическому описанию посткраниального остеодермального покрова этих таксонов исключительно на материале из типовых местонахождений. Система восточноевропейских парейазавров принимается нами по М.Ф. Ивахненко (2008) с двумя изменениями: 1) в качестве валидного названия, вслед за первыми ревизующими (Каландадзе и др., 1968), признается Deltavjatia rossica, а не D. vjatkensis; 2) семейство Elginiidae традиционно отнесено к подотряду Pareiasaurina, а не Nycteroleterina. Диагнозы и описания таксонов восточноевропейских парейазавров, основанные на краниальном материале, приведены в публикациях Ивахненко (1987, 2001, 2008; Ивахненко и др., 1997). В настоящей работе для каждого таксона представлена только характеристика остеодермального покрова.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы из типовых местонахождений восточноевропейских парейазавров, хранящиеся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН):

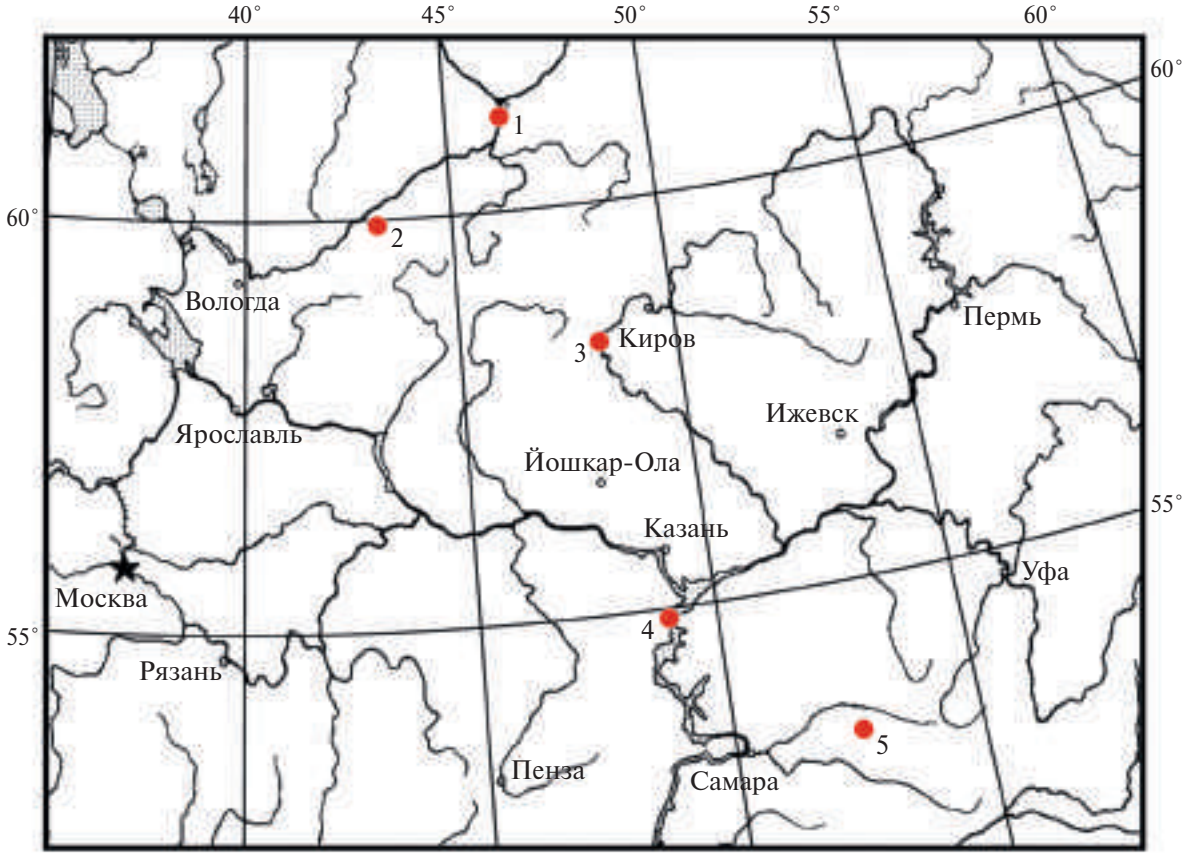

Рис. 1. Карта расположения типовых местонахождений парейазавров Восточной Европы: 1 – Соколки; 2 – Обирково; 3 – Котельнич; 4 – Семин Овраг-1, Ключевой Овраг; 5 – Преображенка-2.

Соколки (Scutosaurus karpinskii и S. tuberculatus; колл. № 2005; Архангельская обл.; саларевская свита, комарицкая пачка), Ключевой Овраг (Scutosaurus itilensis; колл. № 3919; Республика Татарстан; свита V), Котельнич (Deltavjatia rossica; колл. № 2212; Кировская обл.; котельничская свита, ванюшонковская пачка)[1], Семин Овраг-1 (Proelginia permiana; колл. № 156; Республика Татарстан; свита IV), Обирково (Obirkovia gladiator; колл. № 4546; Вологодская обл.; саларевская свита) и Преображенка-2 (Senectosaurus karamzini; колл. № 5864; Оренбургская обл.; кутулукская свита). Географическое и стратиграфическое положение местонахождений приведены на рис. 1 и 2.

Изображения остеодерм основаны на их компьютерных 3D-моделях, созданных с помощью сканирующего нанотомографа “Neoscan 80” (ПИН РАН), а также ручного 3D-сканера Artec Space Spider.

[1] Крупная коллекция скелетов с остеодермами Deltavjatia rossic хранится в Вятском палеонтологическом музее (г. Киров). Эта коллекция будет описана в статье, которая готовится к печати.

В морфологических описаниях остеодермального покрова и отдельных остеодерм в данной работе используется терминология, предложенная нами ранее (Boyarinova, Golubev, 2022; Boyarinova et al., 2022; Бояринова, Голубев, 2023), с некоторыми изменениями. В частности, особый тип поверхности зубчатого шовного соединения, специфичный для Senectosaurus karamzini и названный первоначально “торцевой контактной поверхностью” (Бояринова, Голубев, 2023), заменен на воронковидную контактную поверхность (facies suturae infundibularis), т.к. как первое название не отражает его особенность и применимо к другим контактным поверхностям. Воронковидная контактная поверхность представляет собой конусообразное, часто окруженное толстым “ободком” углубление, склоны которого покрыты многочисленными тонкими высокими радиальными гребнями-пластинами, а иногда и небольшими шипиками. Возвышение, располагающееся над воронковидной контактной поверхностью, названо приконтактным вздутием (gibbus). Кроме того, вводятся следующие термины и понятия.

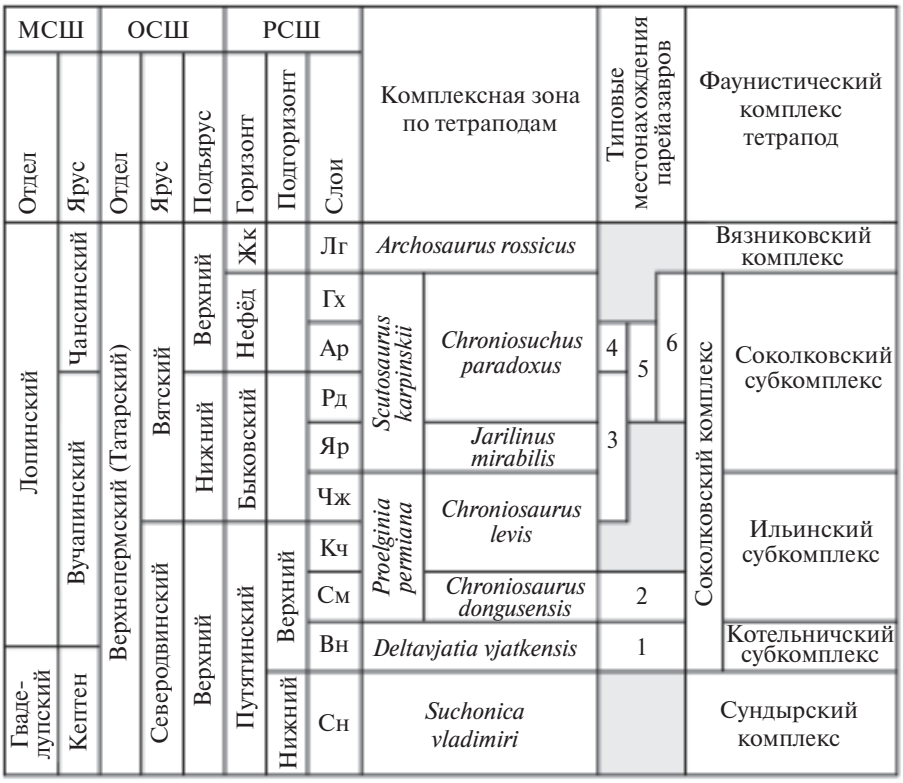

Рис. 2. Стратиграфическое положение типовых местонахождений парейазавров Восточной Европы. Местонахождения: 1 – Котельнич, 2 – Семин Овраг-1, 3 – Преображенка-2, 4 – Соколки, 5 – Ключевой Овраг, 6 – Обирково. Сокращения: Ар – Аристовские, Гх – Гороховецкие, Вн – Ванюшонковские, Жк – Жуковский, Кептен – Кептенский, Кч – Кичугские, Лг – Лагерные, МСШ – Международная стратиграфическая шкала, Нефед – Нефедовский, ОСШ – Общая стратиграфическая шкала России, Рд – Ровдинские, РСШ – Региональная стратиграфическая шкала, См – Семинские, Сн – Сундырские, Чж – Чижевские, Яр – Ярильские.

Сегмент остеодермального покрова – комплекс остеодерм, расположенных над конкретным позвонком и связанными с ним ребрами. Тетрада – тип расположения четырех остеодерм над дорсальной площадкой остистого отростка позвонка, когда две из них находятся впереди, а другие две – сзади. Триада – тип расположения трех остеодерм над дорсальной площадкой остистого отростка позвонка, когда две остеодермы находятся на одной поперечной линии, а третья – антеромедиальнее от них. Область перекрытия – часть эндоскелета, над которым располагаются остеодермы. По характеру (обширности) области перекрытия остеодермальный покров может быть слаборазвитым (образован только остистыми рядами), среднеразвитым (в латеральном направлении не выходит за пределы нескольких костальных рядов, но при этом остеодермы могут располагаться на конечностях) и сильноразвитым, или обширным (покрывает почти все туловище, кроме брюшной области, и конечности). По наличию в скелете основных морфологических типов остеодерм у парейазавров известны следующие типы остеодермального покрова: платформенный (присутствуют только платформенные остеодермы), платформенно-конический (присутствуют платформенные и коническое остеодермы), платформенно-коническо-сферический (присутствуют все три типа остеодерм). Также остеодермальный покров характеризуется разнообразием морфологических типов слагающих его платформенных остеодерм. Разнообразие считается небольшим, когда морфологических типов не более трех, и большим – когда морфологических типов больше трех. Следующая характеристика остеодермального покрова – наличие или отсутствие медиального остистого ряда. В случае, когда медиальный ряд присутствует – число продольных рядов нечетное, а в случае отсутствия медиального ряда – число продольных рядов четное. У парейазавров всегда присутствуют остеодермы, соединенные друг с другом. Такие остеодермы располагаются либо только в передней (шейной или шейно-грудной) области остеодермального покрова, либо широко распространены по всему остеодермальному покрову. При этом соединения, как правило,

существуют между остеодермами внутри сегмента и редко между сегментами. Остеодермальный покров, который преимущественно состоит из остеодерм, находившихся в коже изолированно друг от друга, называется разреженным. Остеодермальный покров, в котором соединения существуют между большинством остеодерм, называется сплошным.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

ОТРЯД PAREIASAURIDA

ПОДОТРЯД PAREIASAURINA

СЕМЕЙСТВО BRADYSAURIDAE von HUENE, 1948

Род Deltavjatia Lebedev, 1987

Pareiasuchus: Hartmann-Weinberg, 1937, с. 664 (part.); Каландадзе и др., 1968, с. 82 (part.).

Anthodon: Hartmann-Weinberg, 1937, с. 676 (part.); Каландадзе и др., 1968, с. 82 (part.).

Deltavjatia: Лебедев в: Ивахненко, 1987, с. 75; Ивахненко и др., 1997, с. 19; Ивахненко, 2001, с. 59; 2008, с. 76.

Типовой вид — Pareiasuchus vjatkensis Hartmann-Weinberg, 1937.

Диагноз. Остеодермальный покров слаборазвитый, платформенный, разреженный, без медиального остистого ряда в передней части и с медиальным остистым рядом в средней части; в передней части присутствуют основные остеодермы и остеодермы-спутники, образующие тетраду. Основные остеодермы крупнее остеодерм-спутников. Морфологическое разнообразие платформенных остеодерм бедное. Остеодермы среднеразмерные (до 3.5 см по длинной оси), простого строения, ямки и вырезки отсутствуют. Дорсальное возвышение куполовидное (у остеодерм-спутников может быть коническим), занимает центральное положение или смещено к переднему или заднему контактному краю платформы, может отсутствовать у остеодерм-спутников. Кайма у латеральных остистых основных и медиальных остистых остеодерм толстая и узкая, может прерываться в области контакта с соседней остеодермой или сходить на нет кзади. В сегментах передней части остеодермального покрова остеодермы могут образовывать шовные соединения друг с другом.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства отличается небольшими размерами, присутствием в остеодермальном покрове только остистых рядов и наличием остеодерм-спутников.

Deltavjatia rossica (Hartmann-Weinberg, 1937)

Pareiasuchus vjatkensis: Hartmann-Weinberg, 1937, с. 664, табл. I–III; Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18; Каландадзе и др., 1968, с. 82.

Anthodon rossicus: Hartmann-Weinberg, 1937, с. 676, табл. IV, V; Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18; Каландадзе и др., 1968, с. 82.

Scutosaurus rossicus: Ивахненко, 1987, с. 86, рис. 26, 35, б.

Deltavjatia vjatkensis: Ивахненко, 1987, с. 76, рис. 23; Ивахненко и др., 1997, с. 19, табл. 45, рис. 1; Lee, 1997, с. 254; Ивахненко, 2001, с. 59, рис. 13; 2008, с. 76, рис. 33, табл. IV, фиг. 1.

Deltavjatia rossicus (err.): Tsuji, 2013, с. 1–42.

Deltavjatia rossica: Boitsova et al., 2019, с. 290, рис. 1–8; Boyarinova et al., 2019, с. 54, рис. 1, B.

Голотип — ПИН, № 2212/1, череп; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, ванюшонковские слои, котельничская свита, ванюшонковская пачка.

Описание (рис. 3). Остеодермальный покров слаборазвитый, разреженный, платформенный. Непрерывный медиальный остистый ряд остеодерм отсутствует. В краниокаудальном направлении остеодермальный покров охватывает три отдела позвоночного столба: шейный, спинной и крестцовый. Первые остеодермы достоверно присутствуют на уровне третьего шейного позвонка. Остеодермальный покров представлен только остистыми рядами остеодерм: медиальным и двумя латеральными. Латеральные остистые ряды прослеживаются почти непрерывно над шейным и спинным отделами позвоночного столба, а также, вероятно, над крестцовым отделом (в этой области скелета в ископаемом состоянии остеодермы чаще всего не сохраняются, либо находятся не в прижизненном положении, а смещены в область над ребрами). Медиальный остистый ряд распространен только в средней (спинной) части остеодермального покрова. Таким образом, остеодермальный паттерн не выдерживается в краниокаудальном направлении: в передней части остеодермального покрова (в пределах первых шести–девяти позвонков) сегменты представлены тетрадами, в средней и задней части — триадами. Также могут наблюдаться сегменты остеодермального покрова, состоящие из пяти остеодерм (в средней части остеодермального покрова) или из двух остеодерм (в любой части остеодермального покрова).

Остеодермы простого строения, мелко- и среднеразмерные (до 3.5 см по длинной оси), платформенные. Представлены медиальными остистыми и латеральными остистыми типами.

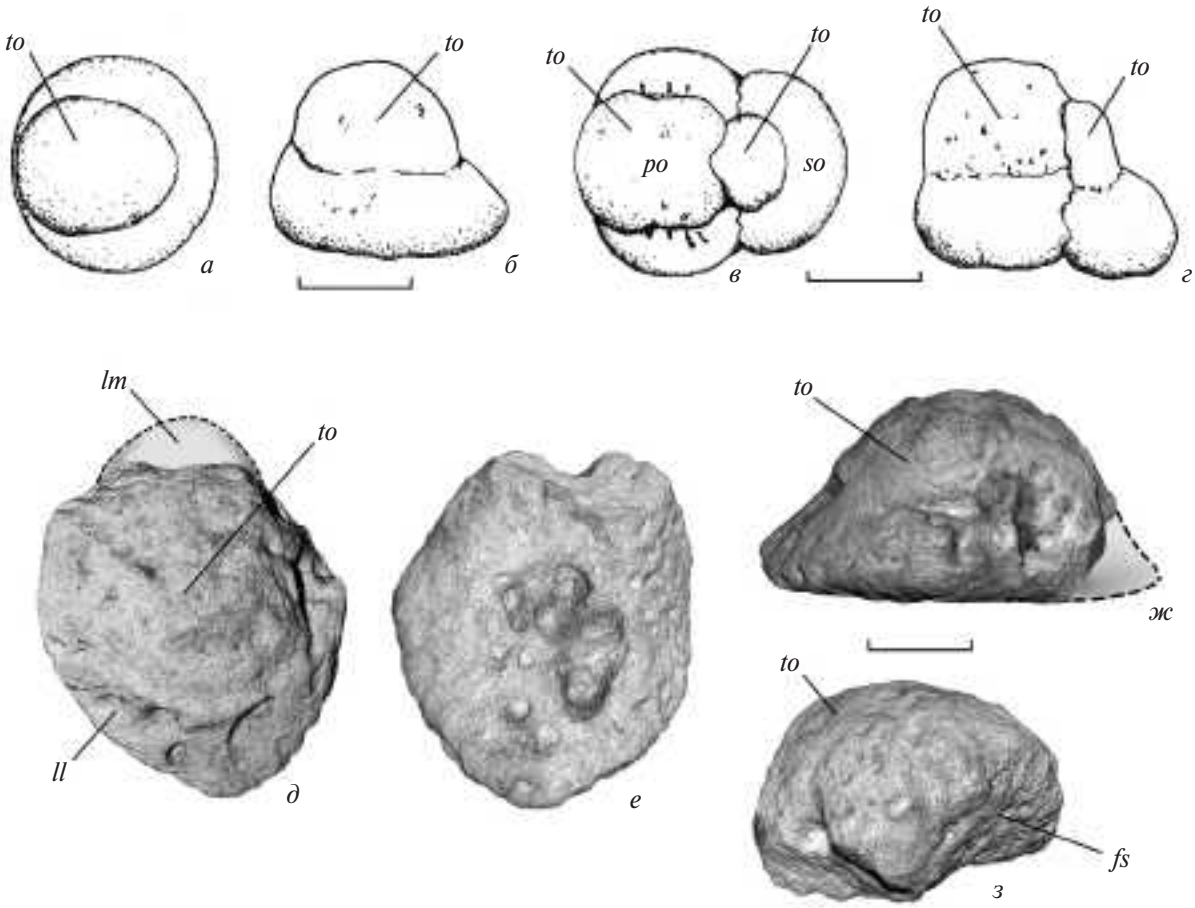

Рис. 3. Deltavjatia rossica (Hartmann-Weinberg), посткраниальные остеодермы: *а*, *б* – остеодерма без контактной поверхности, вид сверху и сбоку; *в*, *г* – основная остеодерма и остеодерма-спутник, вид сверху и сбоку; *д–з*: основная латеральная остистая остеодерма; экз. ПИН, № 2212/113: *д* – вид сверху, *е* – вид снизу, *ж* – вид сзади, *з* – вид сбоку; Кировская обл., местонахождение Котельнич, верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус. Обозначения: *cr* – радиальные гребни, *f* – ямка, *fa* – апикальная ямка, *fc* – замкнутая опоясывающая ямка, *fcm* – краевая опоясывающая ямка, *fm* – краевая ямка, *fp* – задняя ямка, *fr* – отверстие, *fs* – контактная поверхность, *fsi* – воронковидная контактная поверхность, *g* – приконтактное вздутие, *im* – краевая вырезка, *imp* – задняя краевая вырезка, *ll* – латеральная лопасть, *lm* – медиальная лопасть, *po* – основная остеодерма, *so* – остеодерма-спутник, *to* – дорсальное возвышение. Длина масштабной линейки 1 см.

Медиальные остистые остеодермы характеризуются массивной, округлой в плане формой платформы. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность плоская или выпуклая. Край платформы гладкий или слабоволнистый. Дорсальное возвышение крупное, высокое, куполовидное, с округлой формой основания, занимает центральное положение. Его поверхность иногда покрыта радиальной скульптурой из чередующихся тонких гребней и канавок. Кайма незамкнутая, неравномерная по ширине, достигая впереди наибольшей ширины, кзади сужается или сходит на нет. Ямок и вырезок нет.

Латеральные остистые остеодермы представлены тремя разновидностями: собственно латеральные остистые, основные и остеодермы-спутники. Собственно латеральные остистые остеодермы не имеют остеодерм-спутников. Они участвуют в формировании триад и сегментов остеодермального покрова, состоящих из двух остеодерм. Характеризуются массивной платформой, форма которой может быть двухлопастной или округлой. Когда платформа двухлопастная, то, как правило, латеральная лопасть больше медиальной. Вентральная поверхность платформы плоская. На ней часто присутствует одно крупное отверстие для прохождения кровеносного сосуда. Край платформы слабоволнистый. Дорсальное возвышение крупное, высокое, куполовидное, занимает центральное положение. Форма основания дорсального возвышения округлая. Поверхность дорсального возвышения иногда покрыта радиальной

скульптурой, состоящей из чередующихся тонких гребней и канавок. Кайма узкая, может быть и замкнутой и незамкнутой, сзади сходит на нет или становится очень узкой. Ямки и вырезки любых типов отсутствуют. С медиальной стороны может присутствовать контактная поверхность шовного соединения с другой латеральной остистой остеодермой сегмента.

Основные латеральные остистые остеодермы характеризуются массивной двухлопастной платформой. Лопасти треугольной или округлой формы, как правило, разного размера. Латеральная лопасть больше медиальной. Вентральная поверхность платформы плоская или седловидная. На ней часто присутствует одно крупное отверстие для прохождения кровеносного сосуда. Край платформы гладкий или слабоволнистый. Дорсальное возвышение крупное, высокое, куполовидное, с округлой, овальной или яйцевидной формой основания. Длинная ось дорсального возвышения с яйцевидной формой основания располагается перпендикулярно относительно длинной оси платформы остеодермы. Дорсальное возвышение занимает центральное положение. Его поверхность может быть покрыта радиальной скульптурой, состоящей из чередующихся тонких гребней и канавок. Апикальная ямка отсутствует, но иногда в апикальной части дорсального возвышения присутствует небольшое углубление. Кайма узкая, незамкнутая. Спереди разрыв каймы происходит на месте шовного соединения с остеодермой-спутником. Сзади кайма сходит на нет или становится очень узкой. Ямки и вырезки любых типов отсутствуют. Спереди остеодермы присутствует контактная поверхность шовного соединения с остеодермой-спутником. Она затрагивает и платформу, и дорсальное возвышение. Контактная поверхность плоская или вогнутая, не несет скульптуры, пронизана отверстиями для прохождения кровеносных сосудов; расположена под наклоном таким образом, что основная остеодерма перекрывает остеодерму-спутник.

Остеодермы-спутники присутствуют в передней части остеодермального покрова. Они прилегают к основным остеодермам спереди, образуя с ними плотный контакт (шовное соединение). Платформа остеодерм-спутников овальной, прямоугольной или треугольной в плане формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность может быть седловидной, вогнутой или плоской. Дорсальное возвышение присутствует у большинства остеодерм, но может отсутствовать. Оно обычно некрупное, куполовидное или коническое, смещено к самому заднему краю платформы, плотно прилегая к передней поверхности дорсального возвышения основной остеодермы и образуя с ним единую морфологическую структуру. Основание дорсального возвышения округлой формы или в форме полукруга (если соединяется с дорсальным возвышением основной остеодермы). Кайма широкая, незамкнутая, сходит на нет кзади в зоне контакта с основной остеодермой. Ямки и вырезки любых типов отсутствуют. На всех остеодермах имеется как минимум одна контактная поверхность шовного соединения с основной остеодермой. Она затрагивает и платформу, и дорсальное возвышение, не несет скульптуры, имеет нижний выступ, который подходит под основную остеодерму.

Замечание. В систематической сводке (Каландадзе и др., 1968) в примечании к виду Pareiasuchus vjatkensis Hartmann-Weinberg сказано, что он, возможно, является синонимом Anthodon rossicus Hartmann-Weinberg. Таким образом, данная публикация является первой, в которой среди одновременно опубликованных названий видов A. rossicus Hartmann-Weinberg, 1937 и Pareiasuchus vjatkensis Hartmann-Weinberg, 1937 первенство установлено за названием Anthodon rossicus Hartmann-Weinberg, 1937, а ее авторы являются первыми ревизующими согласно статье 24 “Международного кодекса зоологической номенклатуры” (2004).

Материал. Кроме голотипа, топотипы ПИН, №№ 2212/3, 4, 108, 110, 111, 113, 116 – основные латеральные остистые остеодермы; 2212/105 – фрагмент остеодермы; 2212/106, 107, 114, 115 – латеральные остистые остеодермы-спутники; 2212/109 – латеральная остистая остеодерма-спутник (?).

СЕМЕЙСТВО PAREIASAURIDAE LYDEKKER, 1890[2]

Род Proelginia Hartmann-Weinberg, 1937

Proelginia: Hartmann-Weinberg, 1937, с. 698; Ивахненко и др., 1997, с. 20; Ивахненко, 2001, с. 60; 2008, с. 78.

[2] Г. Сили впервые выделил парейазавров в самостоятельный подотряд Pareiasauria в составе отряда Anomodontia (Seeley, 1887, 1888), но не установил для них таксона семейственного ранга. Тем не менее, название семейства Pareiasauridae в последующем иногда будут приписывать Сили с датой опубликования 1888 г. (Watson, 1917; Чудинов, 1964; Каландадзе и др., 1968; Ивахненко, 1987, 2001, 2008; Ивахненко и др., 1997; Cisneros et al., 2005). Название семейства Pareiasauridae впервые опубликовано, видимо, Р. Лидеккером (Lydekker, 1890), который сопроводил это название описанием и указанием на типовой род Pareiasaurus Owen, 1976 (названия рода и семейства были написаны с ошибками: Pariasaurus и Pariasauridae). Вероятно, именно Лидеккера следует считать автором семейства.

Scutosaurus: Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18 (part.); Чудинов, 1964, с. 225 (part.); Каландадзе и др., 1968, с. 82 (part.); Ивахненко, 1987, с. 84 (part.).

Типовой вид – Proelginia permiana Hartmann-Weinberg, 1937.

Диагноз. Остеодермальный покров слаборазвитый, платформенный, без медиального ряда; в передней части присутствуют основные остеодермы и остеодермы-спутники, образующие тетраду. Остеодермы-спутники могут быть крупнее основных остеодерм. Морфологическое разнообразие платформенных остеодерм бедное. Остеодермы среднеразмерные (до 4.6 см), простого строения. Дорсальное возвышение куполовидное, занимает центральное положение или смещено к переднему или заднему контактному краю платформы; может отсутствовать у остеодерм-спутников. Кайма у основных остеодерм тонкая и широкая. На кайме могут располагаться глубокие радиально расходящиеся складки и гребни. Ямки всех типов отсутствуют. Край остеодермы чаще всего неровный, с вырезками; задняя и заднебоковая вырезки отсутствуют. Контактные поверхности шовных соединений если присутствуют, то только на остеодермах шейно-грудной области и числом не более двух на одной остеодерме.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства отличается мелкими размерами и простым строением остеодерм. От родов Scutosaurus, Pareiasaurus Owen, 1876, Pumiliopareia Lee, 1997, Pareiasuchus Broom et Haughton, 1913 – слаборазвитым остеодермальным покровом, наличием остеодерм-спутников; от Scutosaurus, Pumiliopareia – отсутствием медиального ряда и ямок на дорсальном возвышении; от Scutosaurus, Senectosaurus, Pareiasaurus, Pareiasuchus – отсутствием ямок на дорсальной поверхности платформы; от Scutosaurus – отсутствием задней и заднебоковой вырезок, а также конических и сферических остеодерм; от Senectosaurus – присутствием дорсального возвышения на туловищных остеодермах, наличием не более двух контактных площадок шовного соединения на одной остеодерме.

Proelginia permiana Hartmann-Weinberg, 1937

Proelginia permiana: Hartmann-Weinberg, 1937, с. 691, табл. X–XIII; Ивахненко и др., 1997, с. 20, табл. 45, рис. 2; Ивахненко, 2001, с. 60, рис. 14, г; 2008, с. 78, рис. 34, табл. IV, фиг. 2, 3; Бояринова и др., 2022, рис. 1, E–H.

Scutosaurus permianus: Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18; Каландадзе и др., 1968, с. 82 (part.); Ивахненко, 1987, с. 84, рис. 25, б, в; 31, б; табл. III, фиг. 2.

Голотип – ПИН, № 156/1, череп; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, с. Ильинское, местонахождение Семин Овраг-1; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, семинские слои, свита IV.

Описание (рис. 4, 5). Остеодермальный покров слаборазвитый, охватывает как минимум шейный и спинной отделы, представлен только латеральными остистыми рядами, платформенный. Соединения между остеодермами достоверно присутствуют только в шейной области остеодермального покрова.

Остеодермы мелких и средних размеров (до 4.6 см). В передней части остеодермального покрова присутствуют основные остеодермы и остеодермы-спутники, которые, очевидно, формируют тетрады. Платформа основных остеодерм округлой в плане формы или двухлопастная. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность плоская или седловидная. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидное и занимает либо центральное положение, либо оно смещено к контактному (переднему) краю и соединяется с дорсальным возвышением остеодермы-спутника. Форма основания дорсального возвышения округлая, овальная или неправильная. Дорсальное возвышение с овальной формой основания может быть ориентировано по-разному. В одном случае длинная ось основания расположена перпендикулярно относительно длинной оси платформы (рис. 4), в другом случае – они совпадают (рис. 5). Кайма широкая, замкнутая или незамкнутая, несет скульптуру в виде тонких нерегулярных радиально расходящихся гребней. У некоторых остеодерм присутствуют контактные поверхности плоского или чешуйчатого шовного соединения, не более двух у одной остеодермы. Контакт с расположенной впереди остеодермой-спутником затрагивает как платформу, так и дорсальное возвышение. Контактные поверхности не несут ярко выраженной скульптуры, могут присутствовать небольшие бугорки или гребни. Основная остеодерма всегда налегает сверху на остеодерму-спутник.

Остеодермы-спутники средних размеров (до 3.5 см), могут быть соразмерными с основной остеодермой или длиннее. Платформа выпуклая вверх, широкая, трапециевидной формы. Вентральная поверхность седловидная или плоская. Дорсальное возвышение присутствует не у всех остеодерм. Оно небольших размеров, куполовидное, с полусферической формой основания (из-за контактной поверхности, которая

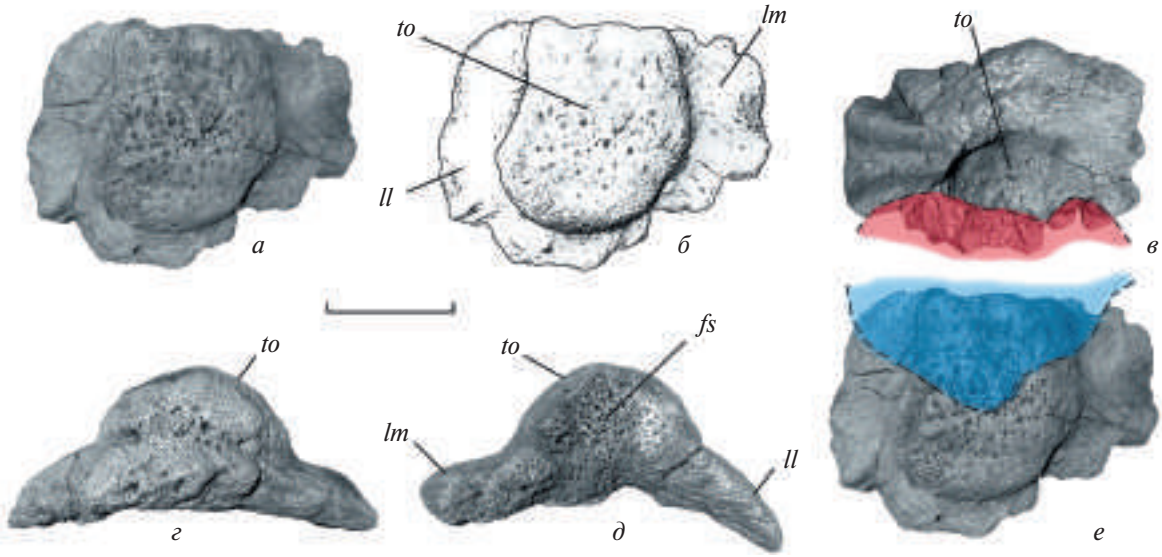

Рис. 4. Proelginia permiana Hartmann-Weinberg, латеральные остистые остеодермы: *а*, *б*, *г–е* – основная остеодерма, экз. ПИН, № 156/25-1: *а*, *б*, *е* – вид сверху, *г* – вид сзади, *д* – вид спереди, со стороны поверхности контакта с остеодермой-спутником; *в* – остеодерма-спутник, вид сверху, экз. ПИН, № 156/25-2; Татарстан, местонахождение Семин Овраг-1; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус. Обозначения см. рис. 3. Красным цветом выделена контактная поверхность, синим цветом – область контактной поверхности, расположенной с противоположной стороны остеодермы. Длина масштабной линейки 1 см.

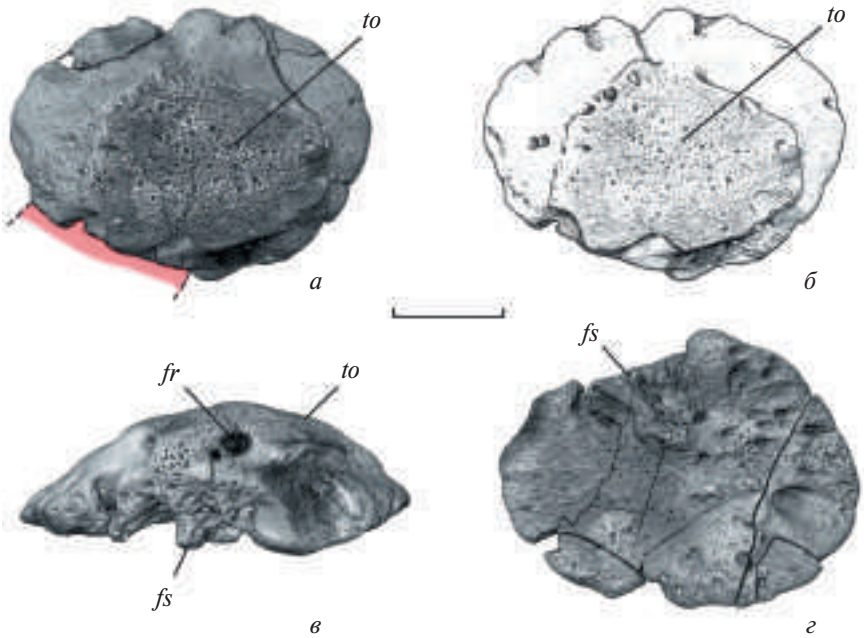

Рис. 5. Proelginia permiana Hartmann-Weinberg, латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 156/325: *а*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, *г* – вид снизу; Татарстан, местонахождение Семин Овраг-1; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус. Обозначения см. рис. 3. Красным цветом отмечен контактный край остеодермы. Длина масштабной линейки 1 см.

“срезает” часть возвышения), может занимать центральное положение или быть смещено к контактному (заднему) краю и соединяться с дорсальным возвышением основной остеодермы. На кайме присутствуют глубокие радиально расходящиеся складки. Ямки отсутствуют. Присутствуют контактные поверхности шовного соединения, которые затрагивают и дорсальное возвышение, и платформу. Они снабжены нижним карнизом, который подстилал основную остеодерму.

Замечания. Вид Proelginia permiana выделен А.П. Гартман-Вейнберг в 1937 г. по черепу из местонахождения Семин Овраг-1 (голотип ПИН, № 156/1). В данном местонахождении обнаружено еще два черепа этого вида, а также элементы посткраниального скелета, в т.ч. остеодермы. В двух км на восток от Семина Оврага располагается другое местонахождение – Ключевой Овраг (колл. ПИН, № 3919), которое было обнаружено и раскапывалось в то же время – в 1930-е гг. (Ефремов, 1940). Коллекции из двух местонахождений позже были объединены, поскольку считалось, что местонахождения являются одновозрастными. В настоящее время мнение о возрасте местонахождений изменилось (Голубев и др., 2024б). На основе анализа остатков хрониозухид, найденных в обоих местонахождениях, и остракод, найденных в Ключевом Овраге, было установлено, что местонахождение Семин Овраг-1 относится к верхам путятинского горизонта (семинские слои), а местонахождение Ключевой Овраг – к верхам быковского и низам нефедовского горизонта (ровдинские–аристовские слои) (рис. 2). Посткраниальные остеодермы парейазавров из объединенной коллекции могут быть разделены на три группы. В первую группу определено 28 изолированных остеодерм, сходных по строению со Scutosaurus (см. описание Scutosaurus itilensis). По характеру фоссилизации они схожи с фрагментами черепов S. itilensis (в т.ч. голотип), которые несомненно происходят из местонахождения Ключевой Овраг (Ефремов, 1940; Ивахненко, 1987), и с щитками спинного панциря Chroniosuchus cf. paradoxus. На этих основаниях они отнесены к коллекции из местонахождения Ключевой Овраг. Вторая группа, включающая в себя шесть экз. (ПИН, №№ 3919/14, 17, 18, 21, 30, 36), представлена шейными и туловищными остеодермами Senectosaurus karamzini. Эти остеодермы имеют схожий с остеодермами первой группы характер фоссилизации и также отнесены к местонахождению Ключевой Овраг. Остеодермы третьей группы (экз. ПИН, №№ 156/25, 314, 315, 317, 319, 322, 323, 324, 325) характеризуются более простым строением. По характеру фоссилизации они отличаются от остеодерм первой и второй групп, но сходны с черепами Proelginia permiana и остатками Chroniosaurus dongusensis из Семина Оврага-1. Именно эти остеодермы мы считаем происходящими из местонахождения Семин Овраг-1 и принадлежащими Proelginia permiana.

Материал. Кроме голотипа, топотипы ПИН, №№ 156/25 – фрагмент шейного панциря из пяти остеодерм; 156/314 – латеральная остистая остеодерма; 156/315, 317, 322, 323, 324, 325 – остеодермы; 156/319 – латеральная остистая основная остеодерма.

Род Senectosaurus Boyarinova et Golubev, 2023

Scutosaurus: Ивахненко, 1987, с. 79 (part.); Ивахненко и др., 1997, с. 20 (part.); Ивахненко, 2008, с. 78 (part.).

Senectosaurus: Бояринова, Голубев, 2023, с. 55.

Типовой вид – Senectosaurus karamzini Boyarinova et Golubev, 2023.

Диагноз. Остеодермальный покров среднеразвитый, платформенный, разреженный, но со сплошным щитом в шейной области. Морфологическое разнообразие платформенных остеодерм богатое. Остеодермы средних и крупных размеров (3–8 см). Дорсальное возвышение отсутствует на всех туловищных и некоторых шейных остеодермах. Дорсальная поверхность большинства остеодерм покрыта многочисленными ямками; присутствуют ямки второго порядка. Почти все остеодермы имеют контактные поверхности зубчатых шовных соединений. Присутствует воронковидная контактная поверхность, которая сопровождается приконтактным вздутием. Неконтактный край ровный или слабоволнистый.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства отличается отсутствием дорсального возвышения у всех туловищных и некоторых шейных остеодерм, наличием воронковидной контактной поверхности и приконтактного вздутия, присутствием внутри дорсальных ямок более мелких ямок второго порядка; от Proelginia – наличием ямок на дорсальной поверхности посткраниальных остеодерм, наличием контактных поверхностей у всех посткраниальных остеодерм; от Scutosaurus и Pareiasuchus – отсутствием конических и сферических посткраниальных остеодерм, наличием контактных поверхностей у всех посткраниальных остеодерм и отсутствием опоясывающих ямок; от Proelginia, Pareiasaurus и Pumiliopareia – среднеразвитым остеодермальным покровом.

Senectosaurus karamzini Boyarinova et Golubev, 2023

Scutosaurus itilensis: Ивахненко, 1987, с. 88 (part.); Ивахненко и др., 1997, с. 20 (part.); Ивахненко, 2001, с. 61 (part.); 2008, с. 82 (part.).

Senectosaurus karamzini: Бояринова, Голубев, 2023, с. 55, рис. 4–8, табл. VIII, IX.

Голотип – ПИН, № 5864/1, фрагмент скелета, в т.ч. 18 остеодерм; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, нижневятский подъярус, чижевские–ровдинские слои, кутулукская свита.

Описание (рис. 6, 7). Остеодермальный покров реконструируется как среднеразвитый и разреженный. В передней части покрова существовал сплошной шейный щит. Посткраниальные остеодермы платформенные, в большинстве случаев массивные, средних и крупных размеров (3–7.3 см). Туловищные остеодермы подробно описаны в предыдущей статье авторов (Бояринова, Голубев, 2023). Ниже приведено описание нового материала (сборы 2023 г.), представленного остеодермами из шейной области остеодермального покрова. Шейные остеодермы массивные, средних и крупных размеров (3–7.3 см). По размеру и морфологии их можно разделить на две группы. В первую входят крупные, плоские остеодермы без дорсального возвышения, с воронковидной контактной поверхностью и приконтактным вздутием. Во вторую группу входят остеодермы средних размеров, с дорсальным возвышением у большинства экземпляров, отсутствием воронковидной контактной поверхности и связанного с ней приконтактного вздутия.

Группа 1 (экз. ПИН, №№ 5864/1-17, 1-18, 1-19). Остеодермы массивные (толщина платформы до 2.5 см), крупных размеров (6–7.5 см). Платформа трапециевидной, прямоугольной, пятиугольной, треугольной формы, а также встречена неправильная форма, наиболее приближенная к овальной (экз. ПИН, № 5864/1-17). Вентральная поверхность платформы плоская или вогнутая, на ней имеется одно или несколько крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Неконтактный край платформы гладкий или слабоволнистый, контактный край – неровный. Дорсальное возвышение отсутствует, однако на дорсальной поверхности платформы может присутствовать небольшой конусовидный бугорок (экз. ПИН, № 5864/1-17). На дорсальной поверхности платформы часто расположены замкнутые дорсальные и краевые дорсальные ямки. Как правило, ямки локализуются в центральной части платформы. Форма ямок округлая или овальная. Также может возникать более сложная форма при объединении нескольких рядом расположенных ямок. Контактные поверхности зубчатых шовных соединений хорошо развиты, широкие и протяженные, охватывают не менее половины длины края остеодермы. Скульптура представлена шиповидными выростами. Контактные поверхности сопровождаются нижними карнизами. У большинства остеодерм данной группы имеется воронковидная контактная поверхность (facies suturae infundibularis), с которой связано приконтактное вздутие (gibbus), расположенное над ней. Стенки воронковидной контактной поверхности покрыты гребнями, шипиками и углублениями разной формы, а также пронизаны отверстиями для кровеносных сосудов. Сосуды тянулись вдоль стенок воронки. Приконтактное вздутие имеет треугольную в плане форму.

Группа 2 (экз. ПИН, №№ 5864/1-13, 1-14, 1-15, 1-16). Остеодермы массивные (толщина платформы до 2.2 см), средних и крупных размеров (2.5–5 см). Платформа неправильной в плане формы, линзовидная при виде сбоку. Вентральная поверхность платформы плоская, слабовыпуклая или седловидная. У большинства остеодерм присутствует крупное (высота до 1.5 см, ширина до 2.5 см) дорсальное возвышение куполовидное, конусовидное или кратерное. Может присутствовать конусовидный бугорок (экз. ПИН, № 5864/1-16), описанный выше для одной из остеодерм первой группы. Ямки редкие, обычно не более двух, реже их число может быть больше. Присутствуют апикальная, замкнутые дорсальные и краевые дорсальные ямки. Форма ямок округлая или овальная. Апикальная ямка хорошо выражена, глубокая. На дне ямок всех типов располагаются многочисленные отверстия для прохождения кровеносных сосудов, наиболее крупные могут насквозь пронизывать платформу остеодермы. Присутствуют контактные поверхности зубчатых шовных соединений с соседними остеодермами. Контактные поверхности зубчатого шовного соединения чаще всего полностью опоясывают остеодерму; они широкие, могут быть плоскими или выступать в виде конуса. Скульптура представлена тонкими гребнями, радиально расходящимися из центра контактной поверхности, шипиками и углублениями.

Замечания. Голотип представляет собой совокупность костей посткраниального скелета, обнаруженных вместе, но не в сочленении друг с другом. Анатомически идентичных костей среди них не обнаружено. Кости других особей тетрапод в местонахождении также не обнаружены. Очевидно, все найденные кости являются частью скелета одной особи. Кости скелета перемешаны, но не беспорядочно (Щербаков

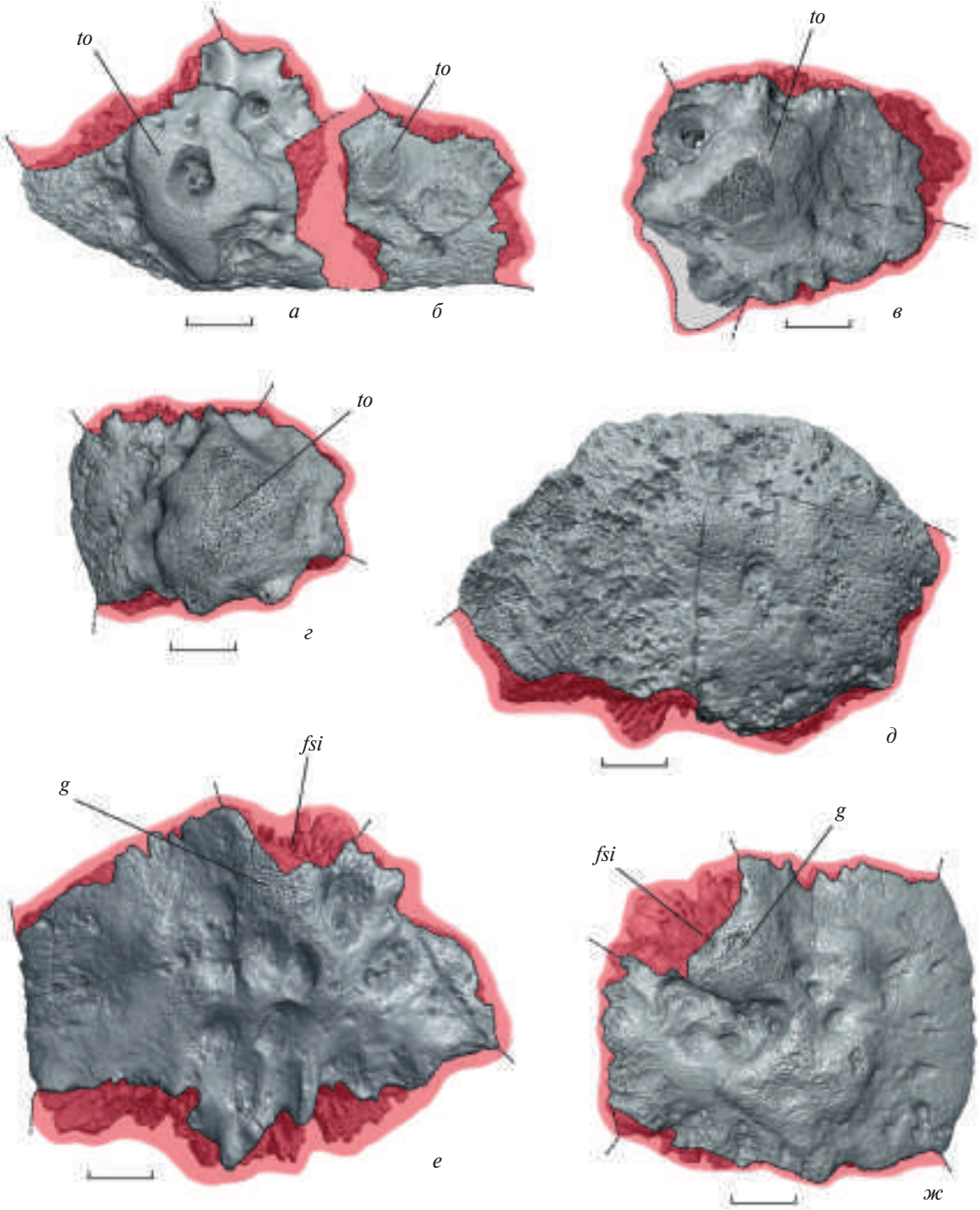

Рис. 6. Senectosaurus karamzini Boyarinova et Golubev, шейные остеодермы, голотип ПИН, № 5864/1, вид сверху: *а* – экз. № 5864/1-15, *б* – экз. № 5864/1-16, *в* – экз. № 5864/1-13, *г* – экз. № 5864/1-14, *д* – экз. № 5864/1-17, *е* – экз. № 5864/1-19, *ж* – экз. № 5864/1-18; Оренбургская обл., местонахождение Преображенка-2, верхняя пермь, нижневятский подъярус. Обозначения см. рис. 3. Красным цветом отмечены контактные края остеодерм. Длина масштабной линейки 1 см.

и др., 2024). Одни остеодермы (экз. ПИН, №№ 5864/1-2, 1-3) были найдены среди костей задней части тела (таз, бедренная кость, берцовые кости) – они интерпретируются как спинные. Другие (экз. ПИН, №№ 5864/1-13–1-16) – среди костей передней части тела (ключицы, шейные ребра, зубы) – они интерпретируются как шейные. Как было отмечено в описании, именно у шейных остеодерм контактные поверхности располагаются по всему периметру,

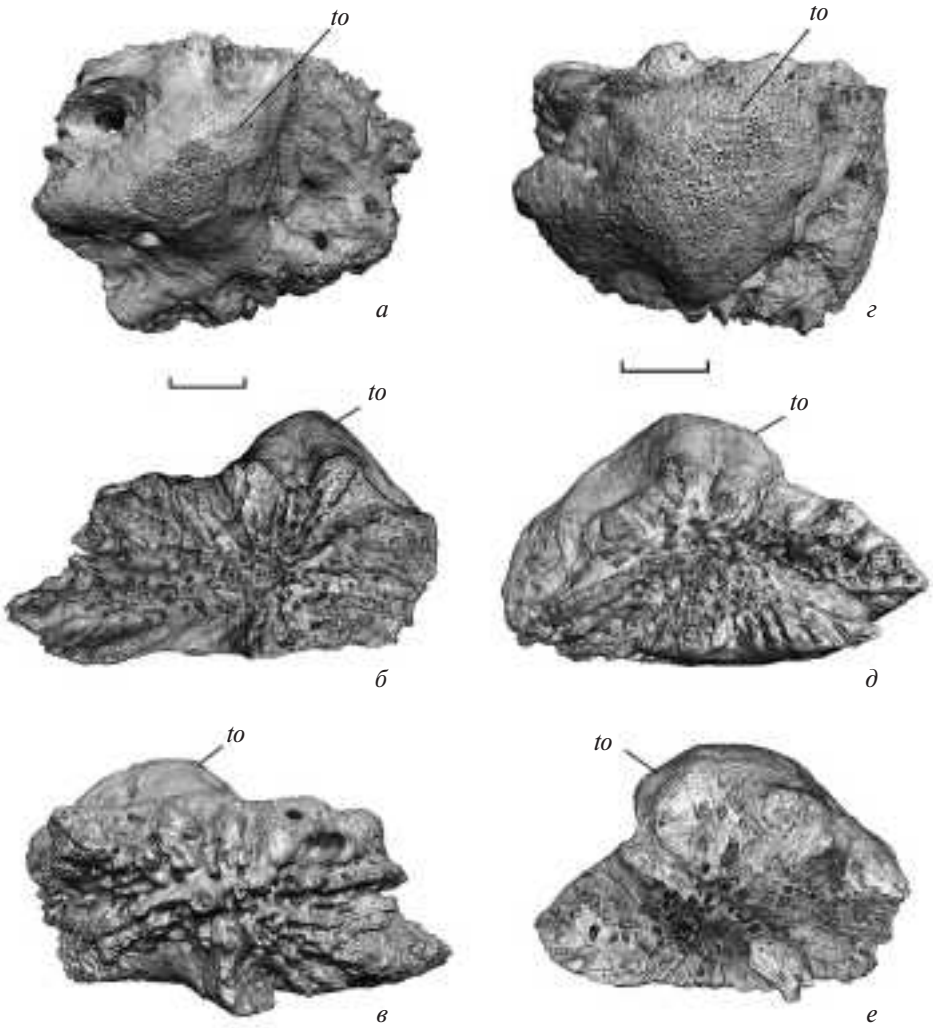

Рис. 7. Senectosaurus karamzini Boyarinova et Golubev, шейные остеодермы, голотип ПИН, № 5864/1: *а–в* – экз. № 5864/1-13: *а* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку; *г–е* – экз. № 5864/1-14: *г* – вид сверху, *д*, *е* – вид сбоку; Оренбургская обл., местонахождение Преображенка-2, верхняя пермь, нижневятский подъярус. Обозначение см. рис. 3. Длина масштабной линейки 1 см.

свидетельствуя о существовании сплошного (монолитного) шейного щита. На основе сходной морфологии в коллекции из местонахождения Ключевой Овраг диагностированы шейные остеодермы S. karamzini (экз. ПИН, №№ 3919/14, 17, 18, 21), которые ранее определялись как принадлежащие Scutosaurus itilensis.

Материал. Голотип.

Род Scutosaurus Hartmann-Weinberg, 1930

Pareiosaurus (err.): Amalitzky, 1922, с. 334.

Scutosaurus: Hartmann-Weinberg, 1930, с. 50; 1937, с. 657; Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18 (part.); Чудинов, 1964, с. 225 (part.); Каландадзе и др., 1968, с. 82 (part.); Ивахненко, 1987, с. 79 (part.); Ивахненко и др., 1997, с. 20 (part.); Ивахненко, 2001, с. 61 (part.); 2008, с. 78 (part.).

Типовой вид – Pareiasaurus karpinskii Amalitzky, 1922.

Диагноз. Остеодермальный покров, если присутствует, среднеразвитый, разреженный, платформенно-коническо-сферический, с медиальным остистым рядом. Соединения между остеодермами присутствуют только в шейной области, шейный щит не сплошной. Морфологическое разнообразие остеодерм богатое. Остеодермы очень крупные (до 9.8 см). Дорсальное возвышение куполовидное, кратерное или пирамидальное, присутствует на всех платформенных остеодермах. Есть ямки всех типов, ямок второго порядка нет. Контактные поверхности зубчатого соединения если имеются, то только на остеодермах шейно-грудной области и числом не более двух на одной остеодерме. Край

обычно неровный, с вырезками; могут присутствовать задняя краевая или заднебоковая краевая вырезка.

Видовой состав. S. karpinskii (Amalitzky, 1922); S. tuberculatus (Amalitzky, 1922); S. itilensis Ivachnenko et Lebedev, 1987.

Сравнение. От родов Nanoparia Broom, 1936, Proelginia, Provelosaurus Lee, 1997, Pumiliopareia отличается крупными размерами; от Pareiasaurus, Proelginia, Provelosaurus, Pumiliopareia и Senectosaurus – наличием конических и сферических остеодерм; от Senectosaurus – наличием дорсального возвышения у всех остеодерм, отсутствием facies suturae infundibularis, и дорсальных ямок второго порядка, присутствием не более двух контактных поверхностей зубчатого шовного соединения на одной остеодерме, отсутствием сплошного шейного щита; от Provelosaurus, Pumiliopareia и Senectosaurus – относительно более крупными посткраниальными остеодермами (отношение максимальной длины остеодермы к длине черепа по сагиттальной линии более 0.125); от Pareiasaurus, Pumiliopareia, Senectosaurus – отсутствием контактных поверхностей у большинства посткраниальных остеодерм; от Proelginia, Pumiliopareia – присутствием ямок на дорсальной поверхности платформы; от Pareiasaurus и Pumiliopareia – среднеразвитым, разреженным остеодермальным покровом; от Pareiasaurus и Proelginia – присутствием медиального ряда остеодерм; от Proelginia – наличием зигапофизного и костальных рядов остеодерм.

Замечания. По материалу из местонахождения Соколки В.П. Амалицкий описал четыре новых вида парейазавров рода Pareiasaurus: P. karpinskii, P. elegans, P. tuberculatus и P. horridus (Amalitzky, 1922). При этом название рода было опубликовано с ошибкой: Pareiosaurus. Ивахненко (2008) считает, что Амалицкий “имел в виду особый род Pareiosaurus” (с. 81). Действительно, Амалицкий отметил, что парейазавры из Соколков сильно развитыми буграми на черепе, особенно по бокам и на морде, а также звездчатой скульптурой крыши черепа заметно отличаются от типичных Pareiasaurus, и может оказаться, что они принадлежат к роду Pareiasuchus или к отдельному роду (Amalitzky, 1922, с. 334). Тем не менее, по нашему мнению, у Амалицкого это именно опечатка, поскольку через “o”" также напечатано название семейства (Pareiosauridae) и группы в целом (Pareiosauri).

Scutosaurus karpinskii (Amalitzky, 1922)

Pareiasaurus karpinskii: Amalitzky, 1922, с. 334.

Scutosaurus karpinsky (err.): Hartmann-Weinberg, 1930, с. 59.

Scutosaurus karpinskii: Ефремов, 1940, с. 87 (part.); Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18 (part.); Каландадзе и др., 1968, с. 82 (part.); Ивахненко, 1987, с. 79, рис. 24, 29, в, 30, а, 33, а, 34, а, 38, в; Ивахненко и др., 1997, с. 20, табл. 47; Ивахненко, 2001, с. 61, рис. 14, д; 2008, с. 81, рис. 35.

Голотип – ПИН, № 2005/1532, скелет; Архангельская обл., Котласский р-н, местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхневятский подъярус, аристовские слои, саларевская свита, комарицкая пачка.

Диагноз. Посткраниальные остеодермы отсутствуют.

Сравнение. От всех видов рода отличается отсутствием посткраниальных остеодерм.

Материал. Кроме голотипа, топотипы ПИН, №№ 2005/1534–1539, 2827 – скелеты.

Scutosaurus tuberculatus (Amalitzky, 1922)

Pareiasaurus tuberculatus: Amalitzky, 1922, с. 335.

Scutosaurus karpinskii: Ефремов, 1940, с. 87 (part.); Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18 (part.).

Scutosaurus tuberculatus: Ивахненко, 1987, с. 83, рис. 25, а, табл. IV, фиг. 5; Ивахненко и др., 1997, с. 20, табл. 46, рис. 2; Ивахненко, 2001, с. 61, рис. 14, а, в, non рис. 14, б; 2008, с. 82, рис. 36; Boyarinova et al., 2019, с. 54, рис. 1, A; Boyarinova, Golubev, 2022, с. 1439, рис. 2–11, табл. 11–14.

Голотип – ПИН, № 2005/1533, скелет; Архангельская обл., Котласский р-н, местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхневятский подъярус, аристовские слои, саларевская свита, комарицкая пачка.

Диагноз. Присутствует дорсальное возвышение куполовидного, пирамидального и кратерного типа у латеральных остистых остеодерм и куполовидного и кратерного типа у костальных остеодерм. Поверхность дорсального возвышения обычно гладкая, у латеральных остистых остеодерм может быть покрыта тонкими радиальными гребнями. Присутствуют опоясывающие ямки на латеральных остистых остеодермах.

Описание (рис. 8, 9). Подробное морфологическое описание остеодерм представлено в предыдущей публикации авторов (Boyarinova, Golubev, 2022).

Сравнение. От вида S. karpinskii отличается наличием посткраниальных остеодерм; от S. itilensis – наличием дорсального возвышения

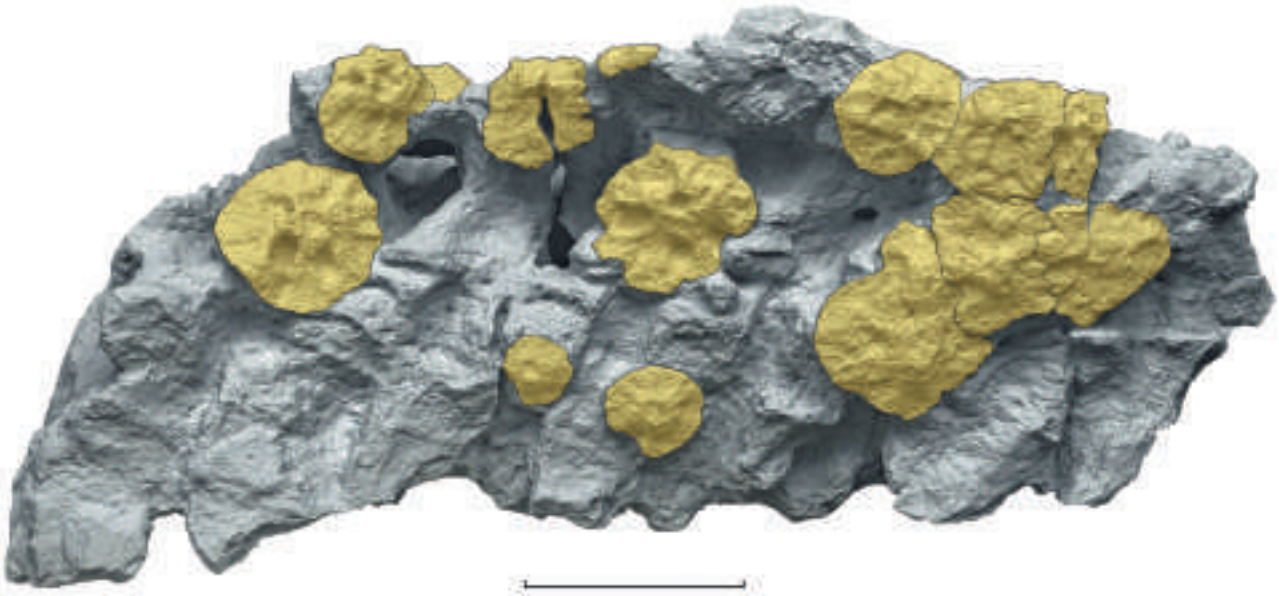

Рис. 8. Scutosaurus tuberculatus (Amalitzky), фрагмент позвоночного столба (2–9 позвонки) с остеодермами (выделены жёлтым цветом), голотип ПИН, № 2005/1533, вид справа; Архангельская обл., местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхневятский подъярус. Длина масштабной линейки 10 см.

пирамидального и кратерного типа у латеральных остистых остеодерм и кратерного типа у костальных остеодерм, отсутствием тонких радиальных гребней на дорсальном возвышении у большинства остеодерм, наличием опоясывающих ямок у латеральных остистых остеодерм.

Замечания. В работе Е.И. Бояриновой и В.К. Голубева (Boyarinova, Golubev, 2022) на табл. 14, фиг. 1 и 5 изображены остеодермы Scutosaurus tuberculatus из местонахождения Аристово, экз. ПИН, №№ 3582/139 и 3582/137 соответственно, для которых ошибочно указаны коллекционные номера 2005/2829 и 2005/2830 и местонахождение Соколки.

Материал. Кроме голотипа, топотипы ПИН, №№ 2005/1540 – фрагмент позвоночника с остеодермами, 2005/1578 – скелет, а также более трехсот изолированных остеодерм (колл. ПИН, № 2005).

Scutosaurus itilensis Ivachnenko et Lebedev, 1987

Scutosaurus sp.: Ефремов, 1940, с. 86, табл. XII, XIII.

Scutosaurus itilensis: Ивахненко, Лебедев в Ивахненко, 1987, с. 88 (part.), рис. 27, табл. III, фиг. 1, табл. IV, фиг. 6; Ивахненко, 2001, с. 61 (part.), рис. 14, б, non рис. 14, в; 2008, с. 82 (part.), рис. 37; Бояринова и др., 2022, с. 35, рис. 1, D.

Голотип – ПИН, № 3919/1, неполный череп; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, с. Ильинское, местонахождение Ключевой Овраг; верхняя пермь, вятский ярус, ровдинские–аристовские слои, свита V.

Описание (рис. 10). Остеодермальный покров разреженный (у большинства имеющихся в коллекции остеодерм отсутствуют контактные поверхности), платформенно-конический, состоит из остеодерм разнообразной морфологии. У одной латеральной остистой остеодермы (экз. ПИН, № 3919/32) имеется контактная поверхность с медиальной стороны. Наиболее вероятно, что данный экземпляр происходит из шейной области остеодермального покрова.

Остеодермы платформенные и конические. Среди платформенных остеодерм присутствуют латеральные остистые (8 шт.), зигапофизные (8 шт.) и костальные (3 шт.). Также в коллекции имеются платформенные остеодермы маленьких размеров без дорсального возвышения, положение которых на теле животного неизвестно.

Латеральные остистые остеодермы крупные (4.8–6 см). Платформа двухлопастная, асимметричная, лопасти треугольной в плане формы, медиальная лопасть меньше латеральной. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, часто с одним крупным (диаметр около 5 мм) отверстием. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидное, покрыто тонкими радиальными гребнями, занимает центральное положение. В центре tuber osteodermae может располагаться

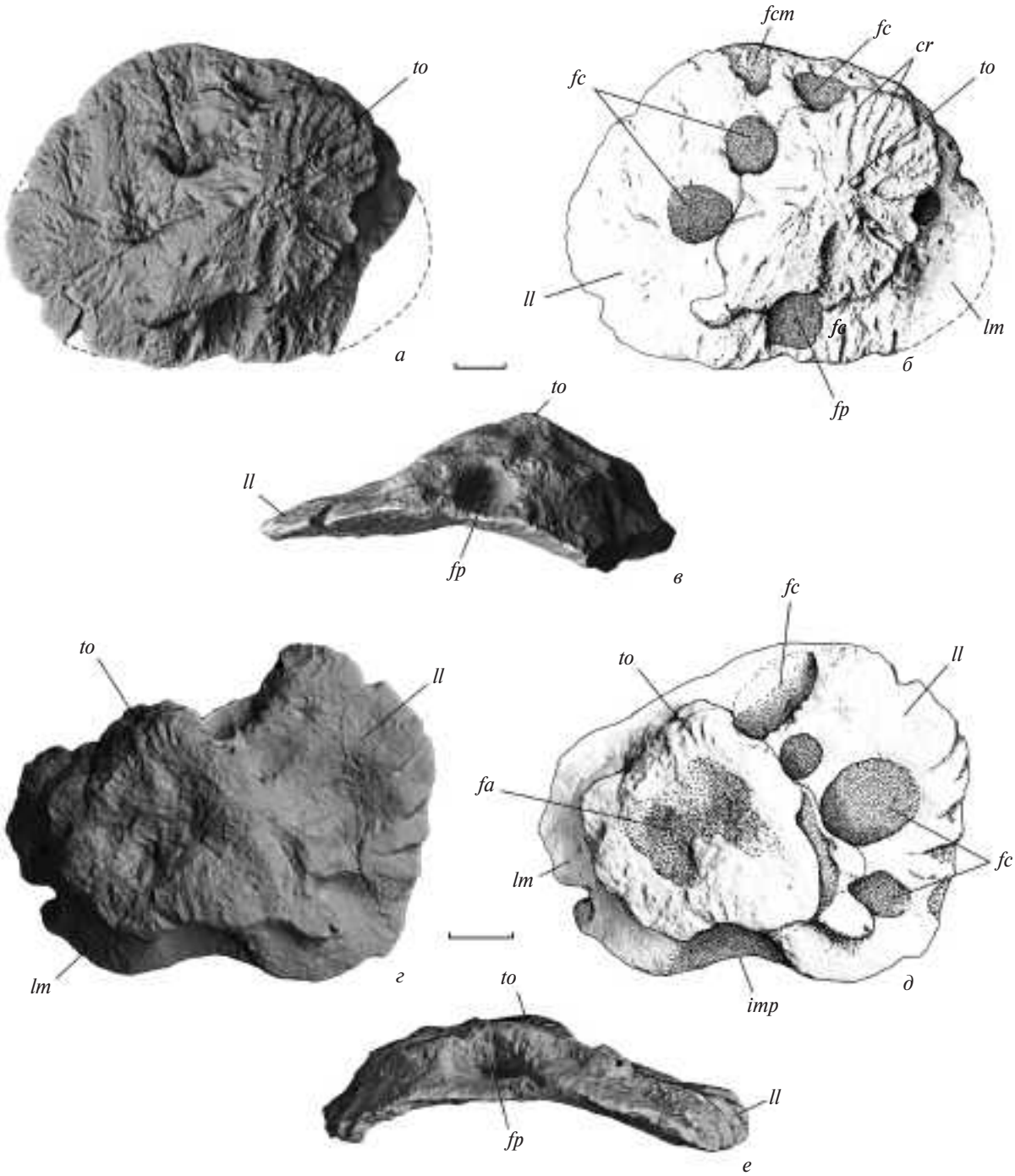

Рис. 9. Scutosaurus tuberculatus (Amalitzky), латеральные остистые остеодермы: *а–в* – левая, экз. ПИН, № 2005/1199а-2: *а*, *б* – вид сверху, *в* – вид сзади; *г–е* – правая, экз. ПИН, № 2005/875-2: *г*, *д* – вид сверху, *е* – вид сзади; Архангельская обл., местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхневятский подъярус. Обозначения см. рис. 3. Длина масштабной линейки 1 см.

небольшая, округлых очертаний ямка. Основание дорсального возвышения округлой или овальной формы. Кайма может быть и замкнутой и незамкнутой. На ней присутствуют либо тонкие радиальные гребни, либо складки. Имеется задняя ямка и связанная с ней задняя вырезка. Ямки других типов отсутствуют. Контактная поверхность есть только у одной остеодермы, она расположена на медиальной стороне и захватывает только платформу

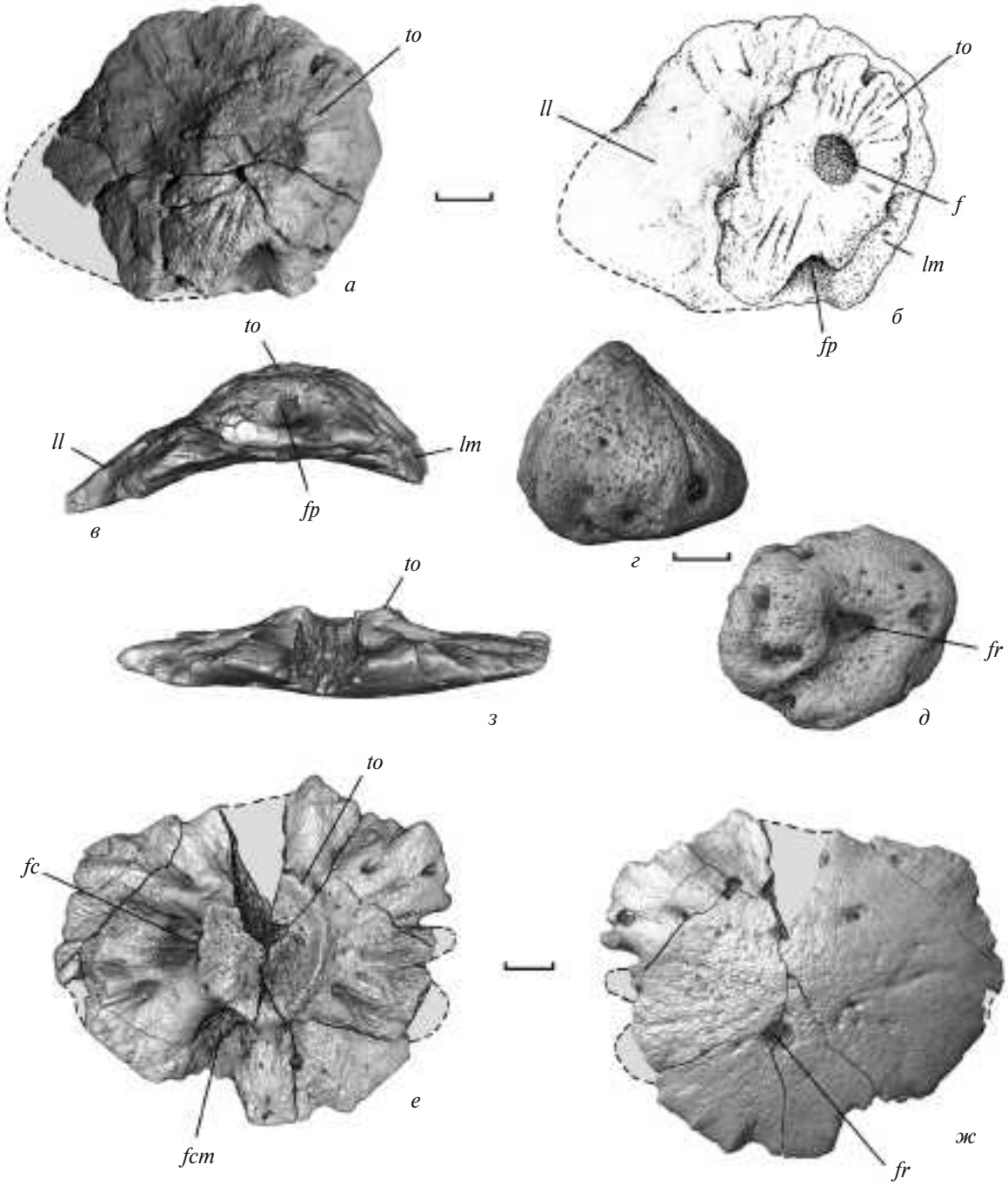

Рис. 10. Scutosaurus itilensis Ivachnenko et Lebedev, остеодермы: *а–в* – латеральная остистая левая, экз. ПИН, № 3919/28: *а*, *б* – вид сверху, *в* – вид сзади; *г*, *д* – коническая, экз. ПИН, № 3919/52: *г* – вид сбоку, *д* – вид снизу; *е–з* – зигапофизная, экз. ПИН, № 3919/58: *е* – вид сверху, *ж* – вид снизу, *з* – вид сбоку; Татарстан, местонахождение Ключевой Овраг; верхняя пермь, вятский ярус. Обозначения см. рис. 3. Длина масштабной линейки 1 см.

с торцевой и вентральной сторон. Скульптура контактной поверхности представлена несколькими шиповидными выступами разной длины.

Зигапофизные остеодермы крупные (до 7 см). Платформа овальной или округлой в плане формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая (чаще) или плоская, у большинства остеодерм имеется одно крупное отверстие для прохождения кровеносных сосудов. Края остеодермы волнистые. Дорсальное возвышение куполовидное или похоже на кратерное. Во втором случае в апикальной части tuber присутствует одна или множественные неглубокие ямки. При этом стенки вокруг

ямки или ямок тонкие, в отличие от стенки, окружающей апикальную ямку S. tuberculatus. Дорсальное возвышение занимает центральное положение, форма его основания округлая, поверхность гладкая или покрыта радиальными гребнями. Кайма широкая, замкнутая, покрыта радиальными гребнями или складками. Также на ней присутствуют замкнутые и краевые опоясывающие ямки. Среди опоясывающих ямок можно выделить одну, наиболее глубокую в сравнении с другими. У некоторых остеодерм, наиболее крупных (экз. ПИН, №№ 3919/27, 35, 58), данная ямка сопровождается крупной краевой вырезкой. Контактные поверхности отсутствуют.

Костальные остеодермы разных размеров, от маленьких до крупных (3–5.1 см). Платформа в плане овальной или сложной, ближе всего к трапециевидной, формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, на ней могут присутствовать крупные отверстия для прохождения кровеносных сосудов, а также тонкие гребни и небольшие бугорки. Дорсальное возвышение куполовидное, занимает центральное положение, покрыто радиальными гребнями, между которыми могут образовываться вытянутые радиальные ямки. Кайма может быть как узкой, так и широкой. На ней могут присутствовать опоясывающие ямки. Контактные поверхности отсутствуют.

Конические остеодермы небольших размеров, невысокие, покрыты слабовыраженными радиальными гребнями.

Сравнение. От вида S. karpinskii отличается наличием посткраниальных остеодерм; от S. tuberculatus – отсутствием дорсального возвышения пирамидального и кратерного типа у латеральных остистых остеодерм и кратерного типа у костальных остеодерм, наличием тонких радиальных гребней на дорсальном возвышении у большинства остеодерм, отсутствием любых других ямок, кроме задней, у латеральных остистых остеодерм.

Замечания. В монографии Ивахненко (1987) на табл. IV, фиг. 6 изображена остеодерма S. itilensis, экз. ПИН, № 3919/15, для которой ошибочно указан номер 2005/3919 и также ошибочно указано, что она принадлежит S. tuberculatus. В работе Ивахненко (2001) остеодерма S. itilensis изображена на рис. 14б, а не на рис. 14в, как указано в подписи к рисунку. Описанный Ивахненко (1987, 2008) у данного вида “шейный щит из массивных толстых остеодерм, соединенных прочными зубчатыми швами” (2008, с. 83), в действительности принадлежит парейазавру Senectosaurus karamzini.

Материал. Кроме голотипа, топотипы ПИН, №№ 3919/15, 25, 27, 33, 35, 37, 43, 58 – зигапофизные остеодермы; №№ 3919/26, 28, 31, 32, 34, 38–40 – латеральные остистые остеодермы; №№ 3919/29, 41, 44 – костальные остеодермы; №№ 3919/45, 47–51 – мелкоразмерные платформенные туловищные остеодермы; №№ 3919/52, 53, 57 – конические остеодермы.

СЕМЕЙСТВО ELGINIIDAE COPE, 1895

Род Obirkovia Bulanov et Jashina, 2005

Obirkovia: Буланов, Яшина, 2005, с. 86; Ивахненко, 2008, с. 74.

Типовой вид – Obirkovia gladiator Bulanov et Jashina, 2005.

Диагноз. Наличие посткраниальных остеодерм не установлено.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Типовой вид Obirkovia gladiator описан по единственной квадратно-скуловой кости (голотип ПИН, № 4546/18) и отнесен к сем. Elginiidae (Буланов, Яшина, 2005). В верхневятских местонахождениях Восточной Европы (Боевой-1, Савватий, Вязники-1, Жуков Овраг-1А, Пронькино, Куверба, Ключевка) встречаются изолированные остеодермы преимущественно маленьких (до 1.6 см), реже средних (до 3.9 см) размеров (рис. 11), которые обычно определяют как принадлежащие представителям сем. Elginiidae и даже роду Obirkovia (Буланов, Яшина, 2005). Они обладают рядом общих морфологических особенностей, которые отличают их от остеодерм рассмотренных выше валидных таксонов восточноевропейских парейазавров. Платформа этих остеодерм тонкая, округлой или трапециевидной в плане формы. Дорсальное возвышение высокое шиповидное или низкое конусовидное, может быть смещено к краю остеодермы. На кайме присутствуют опоясывающие ямки, а также ямки, которые располагаются снаружи от опоясывающих (ближе к краю остеодермы) и в промежутках между ними. Могут присутствовать контактные поверхности зубчатых шовных соединений. Описанные морфологические особенности не обязательно в полном составе присутствуют у каждой остеодермы. Экземпляры маленьких размеров, наиболее вероятно, принадлежат молодым особям. К сожалению, ни одна из остеодерм не найдена в прижизненной ассоциации

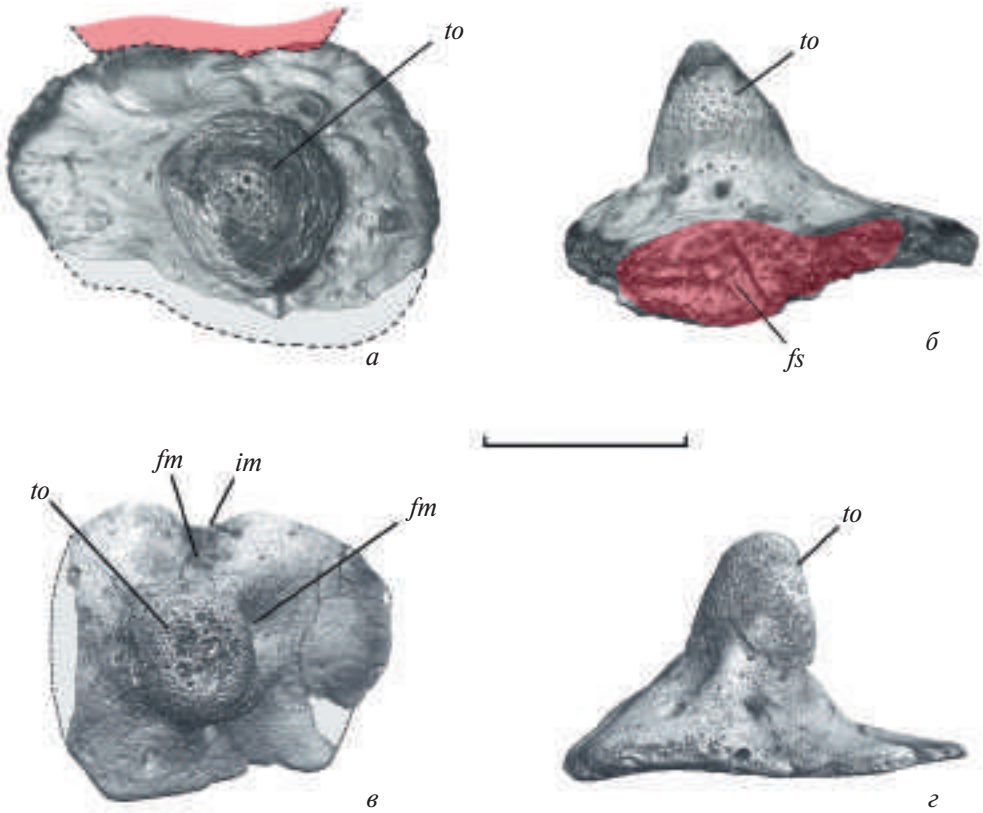

Рис. 11. Elginiidae gen. indet., посткраниальные остеодермы: *а*, *б* – экз. ПИН, № 1100/142: *а* – вид сверху, *б* – вид сбоку; Владимирская обл., местонахождение Вязники-1; верхняя пермь, верхневятский подъярус; *в*, *г* – экз. ПИН, № 3969/31: *в* – вид сверху, *г* – вид сбоку; Вологодская обл., местонахождение Савватий; верхняя пермь, верхневятский подъярус. Обозначения см. рис. 3. Красным цветом выделена контактная поверхность шовного соединения. Длина масштабной линейки 1 см.

с другими элементами скелета, поэтому их таксономическая идентификация затруднительна. Шиповидной формой дорсального возвышения и ямчатым орнаментом дорсальной поверхности платформы некоторые из них схожи с краниальными “остеодермами” элгиниида Obirkovia gladiator (Буланов, Яшина, 2005). Не исключено, что они принадлежат Obirkovia, но материал, непосредственно демонстрирующий это (скелет с черепом и посткраниальными остеодермами), пока не известен. В то же время в типовом местонахождении Обирково найдены изолированные остеодермы от разных парейазавров. Одна из них, несомненно, принадлежит Scutosaurus tuberculatus, другая – морфологически отличается от остеодерм валидных восточноевропейских таксонов. Возможно, вторая остеодерма принадлежит O. gladiator (более крупному экземпляру, чем голотип), но подтвердить или опровергнуть это предположение в настоящее время нельзя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного сравнительного морфологического анализа посткраниального остеодермального покрова валидных таксонов восточноевропейских парейазавров свидетельствуют, что посткраниальные остеодермы являются важным диагностическим материалом, который позволяет уверенно идентифицировать таксоны родового ранга. Все известные роды парейазавров принципиально отличаются друг от друга строением остеодермального покрова. Различия между видами одного рода уже не столь весомые и часто носят статистический характер: разные виды одного рода характеризуются сходным набором морфотипов остеодерм и отличаются друг от друга только частотой встречаемости отдельных морфологических признаков. Так, виды рода Scutosaurus различаются частотой встречаемости остеодерм с куполовидным дорсальным возвышением и остеодерм с тонкими радиальными гребнями на дорсальном возвышении: у S. tuberculatus такие остеодермы

встречаются реже, чем у S. itilensis. Таким образом, для идентификации рода парейазавров в большинстве случаев будет достаточно одной остеодермы хорошей сохранности, тогда как для определения видов требуется выборка из нескольких десятков остеодерм. Остеодермальные признаки, позволяющие разделять семейства парейазавров, не выявлены.

Вид Proelginia permiana Hartmann-Weinberg, 1937 большинством специалистов либо признается валидным в составе рода Scutosaurus, либо рассматривается в качестве младшего синонима Scutosaurus karpinskii (Ефремов, 1940; Ефремов, Вьюшков, 1955; Чудинов, 1964; Каландадзе и др., 1968; Kuhn, 1969; Ивахненко, 1987; Lee, 1997). Проведенные нами исследования подтверждают валидность рода Proelginia Hartmann-Weinberg, 1937. По строению посткраниального остеодермального покрова этот род более сходен с родом Deltavjatia Lebedev, 1987 из сем. Bradysauridae и принципиально отличается от Scutosaurus Hartmann-Weinberg, 1930 и Senectosaurus Boyarinova et Golubev, 2023, с которыми он объединяется в одном сем. Pareiasauridae.

* * *

Авторы выражают благодарность А.С. Бакаеву (ПИН РАН), М.М. Комоловой (Лицей МПГУ), Н.О. Логунову (Геологический ин-т РАН), А.Д. Николаевой (ГИН РАН), О.С. Стрельниковой (ПИН РАН), Ю.А. Сучковой (ПИН РАН), Л.А. Тарасовой (Санкт-Петербургский государственный ун-т), Н.В. Федосеевой (ПИН РАН) и Г.С. Щербакову (Московский государственный ун-т имени М.В. Ломоносова) за помощь в проведении раскопочных работ на местонахождении Преображенка-2 в 2022–2024 гг. и А.В. Сизову (ГИН РАН) за помощь в 3D-сканировании материала и создании 3D-моделей остеодерм парейазавров.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00311, https://rscf.ru/project/23-27-00311/.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бояринова Е.И., Голубев В.К. Новый парейазавр (Parareptilia) из нижневятских отложений верхней перми Оренбургской области // Палеонтол. журн. 2023. № 6. С. 50–61. https://doi.org/10.31857/S0031031X23060028

Бояринова Е.И., Колчанов В.В., Голубев В.К., Скучас П.П. Морфология и микроанатомия посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Матер. II Всеросс. конф. и школы для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского / Ред. Поповкина А.Б. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2022. С. 32–38.

Буланов В.В., Яшина О.В. Элгиниидные парейазавры Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 85–90.

Голубев В.К., Наумчева М.А., Бояринова Е.И. Посткраниальные остеодермы позднепермских парейазавров Восточной Европы. 1. Хронология местонахождений // Палеонтол. журн. 2024а. № 3. С. 82–93. https://doi.org/10.31857/S0031031X24030098

Голубев В.К., Наумчева М.А., Хусаинова А.О. и др. Открытие верхневятских отложений (верхняя пермь) на территории Татарстана // Междунар. конф. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2024 “Современная стратиграфия: методы и приложения” и Восьмая Всеросс. конф. “Верхний палеозой России”, посвящ. 190-летию со дня рождения Н.А. Головкинского (28–30 октября 2024 г., Казань, Россия). Сб. тез. / Ред. Нургалиев Д.К. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 2024б. С. 57.

Ефремов И.А. Предварительные описания новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 140 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 2).

Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 46).

Ивахненко М.Ф. Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 159 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223).

Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Гос. учр. культуры “Пермский областной краеведческий музей”, 2001. 200 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283).

Ивахненко М.Ф. Подкласс Parareptilia // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 48–85.

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).

Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР / Ред. Ванин В.С. М.: Наука, 1968. С. 72–91.

Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. четвертое. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2004. 223 с.

Чудинов П.К. Подкласс Cotylosauria. Котилозавры // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы / Ред. Рождественский А.К., Татаринов Л.П. М.: Наука, 1964. С. 216–230.

Щербаков Г.С., Бояринова Е.И., Голубев В.К., Ульяхин А.В. Тафономия парейазавра Senectosaurus karamzini из верхнепермского местонахождения Преображенка-2 (Оренбургская обл.) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XX Всеросс. науч. школа молодых уч.-палеонтол. (7–9 октября 2024 г.). Прогр. тез. докл. / Ред. Василенко Д.В., Завьялова Н.Е., Зеленков Н.В. М.: ПИН РАН, 2024. С. 48.

Amalitzky V. Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of North Dvina // Изв. РАН. VI сер. 1922. Т. 16. С. 329–340.

Boitsova E.A., Skutschas P.P., Sennikov A.G. et al. Bone histology of two pareiasaurs from Russia (Deltavjatia rossica and Scutosaurus karpinskii) with implications for pareiasaurian palaeobiology // Biol. J. Linn. Soc. 2019. V. 128. Iss. 2. P. 289–310.
https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz094

Boyarinova E.I., Bulanov V.V., Golubev V.K. Significance of osteoderms for systematics of the Late Permian pareiasaurs of Eastern Europe // 19th Int. Congr. Carboniferous and Permian. Cologne, July 29–August 2, 2019. Abstr. / Eds. Hartenfels S., Herbig H.-G., Amler M.R.W., Aretz M. Köln: Inst. Geol. Miner. Univ. Köln, 2019. P. 54–55.

Cope E.D. The reptilian order Cotylosauria // Proc. Amer. Phil. Soc. 1895. V. 34. № 149. P. 436–457.

Boyarinova E.I., Golubev V.K. Topographic morphology of the postcranial osteoderm cover of an adult Scutosaurus tuberculatus (Amalitzky) (Pareiasaurina) from the late Permian of Eastern Europe // Paleontol. J. 2022. V. 56. № 11. P. 1437–1458.

Boyarinova E.I., Golubev V.K., Kogan I., Van den Brandt M.J. Postcranial osteoderm morphology of Permian pareiasaurs (Parareptilia) // XIX Annual Conference of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Benevento/Pietraroja, Italy, 27th June – 2nd July 2022. Abstract book. 2022. (Palaeovertebr. Spec. Vol. 1-2022.) P. 22.
https://doi.org/10.18563/pv.eavp2022

Broom R. On some new genera and species of Karroo fossil reptiles, with notes on some others // Ann. Transvaal Mus. 1936. V. 18. № 4. P. 349–386.

Broom R., Haughton S.H. On the skeleton of a new pareiasaurian (Pareiasuchus peringueyi, g. et sp. nov.) // Ann. S. Afr. Mus. 1913. V. 12. P. 17–25.

Cisneros J.C., Abdala F., Malabarba M.C. Pareiasaurids from the Rio do Rasto Formation, southern Brazil: biostratigraphic implications for Permian faunas of the Paraná Basin // Rev. Bras. Paleontol. 2005. V. 8. P. 13–24.

Hartmann-Weinberg A.P. Zur Systematik der Nord-Duna Pareiasauridae // Paläontol. Z. 1930. Bd 12. S. 47–59.
https://doi.org/10.1007/BF03045064

Hartmann-Weinberg A. Pareiasauriden als Leitfossilien // Проблемы палеонтологии. 1937. Т. 2–3. С. 649–712.

Huene F.R. von. Short review of the Lower Tetrapoda // Robert Broom Commemorative Volume. Edited on Behalf of the Society and the Bernard Price Founation of the University of Witwatersrand. Special Publication of the Royal Society of South Africa / Ed. Du Toit A.L. Cape Town: R. Soc. S. Afr., 1948. P. 65–106.

Kuhn O. Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 6. Cotylosauria. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1969. 89 s.

Lee M.S.Y. A taxonomic revision of pareiasaurian reptiles: implications for Permian terrestrial palaeoecology // Modern Geol. 1997. V. 21. P. 231–298.

Lydekker R. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History), Cromwell Road, S.W. Part IV. The Orders Anomodontia, Ecaudata, Caudata, and Labyrinthodontia; and Supplement. L.: Taylor and Francis, 1890. 295 p.

Owen R. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum. L.: Order of the Trustees, 1876. 88 p.

Seeley H.G. On Pareiasaurus bombidens (Owen), and the significance of its affinities to amphibians, reptiles and mammals // Proc. Roy. Soc. London. 1887. V. 42. P. 337–342.

Seeley H.G. Researches on the structure, organisation, and classification of the fossil Reptilia. II. On Pareiasaurus bombidens (Owen), and the significance of its affinities to amphibians, reptiles, and mammals // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1888. V. 179. P. 59–109.

Tsuji L.A. Anatomy, cranial ontogeny, and phylogenetic relationships of the pareiasaur Deltavjatia rossicus from the Late Permian of central Russia // Earth Environ. Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2013. V. 104. № 2. P. 81–122.
https://doi.org/10.1017/S1755691013000492

Watson D.M.S. A sketch classification of the Pre-Jurassic tetrapod vertebrates // Proc. Zool. Soc. London. 1917. V. 87. № 1. P. 167–186.
https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1917.tb02055.x

Postcranial Osteoderms of Late Permian Pareiasaurs from Eastern Europe – II. Genera *Deltavjatia*, *Proelginia*, *Senectosaurus*, *Scutosaurus*, *Obirkovia*

E. I. Boyarinova[1], V. K. Golubev[1]

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

The results of comparative morphological analysis of the postcranial osteodermal cover of East European pareiasaurs *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky), *S. tuberculatus* (Amalitzky), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg), *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, *Obirkovia gladiator* Bulanov et Jashina, and *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev are presented. It has been established that postcranial osteoderms are an important diagnostic material that allows identifying taxa of generic and species ranks. All known pareiasaur genera differ fundamentally from each other in the structure of the osteodermal cover. The validity of the genus *Proelginia* has been confirmed. The diagnoses of the East European pareiasaur genera and species are supplemented by osteodermal cover characteristic features.

Keywords: pareiasaurs, postcranial osteoderms, systematics, European Russian, upper Permian