

УДК 567.6:551.736.3(470.57)

НОВЫЕ НАХОДКИ MICROPHON EXIGUUS (SEYMOURIAMORPHA, KOTLASSIIDAE) В СЕВЕРОВДВИНСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ БАССЕЙНА РЕКИ СУХОНЫ

© 2014 г. В. В. Буланов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,
Казанский государственный университет
e-mail: bulanov@paleo.ru

Поступила в редакцию 11.02.2014 г.

Принята к печати 21.04.2014 г.

Приводятся дополнительные данные по морфологии и онтогенезу пермского котлассида *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983 (Tetrapoda, Seymouriamorpha), полученные на основе материалов из местонахождения Устье Стрельны (Россия, Вологодская обл.; северодвинский ярус). В дефинитивном состоянии для *M. exiguus* характерно сохранение ларвального габитуса черепа (короткий преорбитальный отдел, небольшое количество челюстных зубов, открытые задневисочные впадины), а также желобов сейсмочувствительных органов. Это, наряду с редукцией слезно-носового протока, свидетельствует о большой роли педоморфоза в формировании морфотипа северодвинских котлассид и, в частности, рода *Microphon*, представителей которого следует рассматривать среди неотенических постоянно-водных групп пермских амфибий.

DOI: 10.7868/S0031031X1406004X

Среди сеймуриаморф Восточной Европы род *Microphon* Ivachnenko, 1983 (= *Raphanodon* Ivachnenko, 1987; *Raphaniscus* Bulanov, 2000) является наиболее распространенным и представлен во многих тетраподных местонахождениях средне-позднепермского возраста (Бабинцево, Вомба-Кассы, Донгуз-6, Горький-1, Коптяжево, Кочевала-1, Кочевала-2, Марьюшкина Слуда-С, Сундырь-1, Монастырский овраг-Ф, Мутовино, Мяколица, Наволоки, Потеряха-1, Потеряха-2, Устье Стрельны и др.), сильно разобширенную географически и охватывающую обширную территорию от северо-востока Европейской России до Южного Приуралья включительно.

К настоящему моменту в составе рода описано три вида: *M. exiguus* Ivachnenko, 1983 (= *Raphanodon* tverdochlebovae, = *Raphaniscus* tverdochlebovae), *M. gracilis* Bulanov, 2003 и *M. arcanus* Bulanov, 2003. Последний известен только из типового местонахождения Мутовино (Вологодская область) по верхнечелюстной кости (голотип ПИН, № 3711/1; Bulanov, 2003, с. 51, фиг. 27). *M. gracilis* описан по черепным остаткам ювенильных особей из местонахождения Бабинцево, охарактеризованного ильинским субкомплексом тетрапод (зона *Chroniosaurus dongusensis*).¹ В 2010 г. эта форма была определена в составе соколковского субкомплекса при анализе фрагментарных мате-

риалов из значительно более молодого местонахождения Пронькино (зона *Chroniosuchus paradoxus*).

M. exiguus охарактеризован более полно. История изучения вида и обоснование принятой синонимии приводились ранее (Bulanov, 2003). В данном контексте следует отметить, что по материалам из типового местонахождения (Донгуз-6) для него реконструируется ларвальная стадия (Ивахненко, 1987; Буланов, 2000), что позволяет корректно отличать его от *M. gracilis* (Bulanov, 2003), представленного в Бабинцево соразмерными экземплярами. Остатки взрослых особей в Донгузе-6 редки; данные по строению черепа *M. exiguus* в дефинитивном состоянии не полны и основаны преимущественно на фрагментарных материалах из местонахождения Потеряха-2 (Буланов, 2000; Bulanov, 2003).

Имеющиеся пробелы отчасти восполняют находки, сделанные при раскопках местонахождения Устье Стрельны (Вологодская обл.), проводившихся ПИН РАН в 1999–2001 гг. Местонахождения Потеряха-2 и Устье Стрельны расположены на разных крыльях сухонской антиклинальной структуры и по фаунистическим данным являются изохронными (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000).

Наиболее полная находка *M. exiguus* в местонахождении Устье Стрельны – неполный череп взрослого экземпляра (экз. ПИН, № 4548/140;

¹ Зональное деление и последовательность комплексов принимается по М.Ф. Ивахненко и др. (1997).

табл. X, фиг. 1, см. вклейку), обнаруженный совместно с частями посткраниального скелета — происходит из пачки плотных пепельно-серых глин, расположенных в средней части эрозионного вреза, к которому приурочены находки тетрапод (Голубев, 2000). Образец несет следы пластической деформации и был разделен на отдельные блоки и кости в результате его посмертной транспортировки и диагенетического уплотнения осадка. Так, в сочлененном состоянии найдены только теменной щит (блок из *parietalia*, костей затылочного края, *supratemporalia* и правого *intertemporale*) и сочлененные между собой лобные кости; остальные окостенения располагались в породе изолированно. Скуловые отделы не сохранились. Единственная имеющаяся часть небного комплекса — фрагмент правого *vomere*. У образца, тем не менее, сохранились обе верхнечелюстные кости, а также правое *praemaxillare*. Единственный обнаруженный элемент нижней челюсти — левая зубная кость.

Ручное препарирование контактных зон позволило соединить соседние элементы крыши черепа, восстановив ее начальную конфигурацию и, отчасти, объем. Сам образец был сильно поврежден в ходе закладки раскопной площадки. Очевидные следы выветривания, а также оставленные беспозвоночными ямки сверления на некоторых частях указывают на сравнительно долгое пребывание остатков перед захоронением вне осадка. Рядом с черепными фрагментами обнаружены некоторые кости посткраниального скелета: бедро, фрагменты ребер, эпистрофей. Поскольку концентрация остатков тетрапод в слое, где сделана находка, очень незначительна, можно достаточно уверенно соотнести найденные части посткраниального скелета с обнаруженным черепом. В качестве дополнительного материала в приводимом описании использованы также изолированные кости других экземпляров *M. exiguus* из того же местонахождения.

Экземпляр ПИН, № 4548/140 в настоящее время является наиболее полной находкой взрослой особи *M. exiguus*, которая позволяет получить новые сведения о строении дерматокраниума данного вида на поздних стадиях онтогенеза и впервые отметить некоторые особенности морфологии не изучавшегося ранее посткраниального скелета.

Помимо экз. ПИН, № 4548/140, из местонахождения Устье Стрельны изучены экз. ПИН, № 4548/169, правое *quadratum*; экз. ПИН, № 4548/8, левое *squamosum*; экз. ПИН, № 4548/188, правое *squamosum*; экз. ПИН, № 4548/189, фрагмент правого *palatinum*. Все материалы — сборы Ю.М. Губина.

Описание *Microphon exiguus* из Устья Стрельны

Покровный дерматокраний. Длина черепа экз. ПИН, № 4548/140 составляла 80 мм; длина вдоль сагиттального шва несколько меньше (75 мм) за счет легкого изгиба затылочного края. Максимальная ширина теменного щита — 65 мм. Описываемый образец соразмерен остаткам особей *M. exiguus* из местонахождения Потеряха-2 и, вероятно, отражает типичные размеры животных данного вида в дефинитивном состоянии.

Орбиты имеют округло-овальную форму; их задний край располагается посередине длины черепа. Длина наиболее полно представленной на образце правой глазницы около 25 мм, что составляет около 31% длины черепа. Теменное отверстие маленькое, округлое. Отверстия наружных ноздрей обращены почти терминально.

Передние края *parietalia* слегка заходят в межорбитальную область. Заднетеменные кости выдвинуты вперед далее таблитчатых, которые латерально сужаются и по размерам в сумме превосходят *postparietalia*, что в целом не типично для котлассид (Bulanov, 2003). Окципитальные пластины (табл. X; рис. 1, *post*) сформированы исключительно за счет медиального разрастания таблитчатых костей. На образце они ориентированы субгоризонтально и лишь слегка отклоняются в каудо-вентральном направлении, хотя нельзя исключить, что такое их положение обусловлено деформацией. Парокципитальные отростки *tabularia* (рис. 1, *ppf*) почти редуцированы и отделены от окципитальных широкими вырезками, образующими свод задневисочных впадин, которые у *M. exiguus* при указанных размерах черепа остаются открытыми. Ширина задневисочных впадин составляет треть ширины дорсальных флангов *tabularia*.

Лобные кости незначительно и равномерно расширяются по направлению вперед и сзади почти на треть своей длины подстилаются теменными. Передние площадки для сочленения с *nasalia* значительно короче и развиты только в районе срединного шва. У экз. ПИН, № 4548/140 левое *frontale* заметно шире правого и дополнительно широко перекрывает его с вентральной стороны. Общее очертание шва между лобными костями на вентральной стороне крыши черепа имеет форму зигзага большой амплитуды, что типично для ювенильных особей не только *M. exiguus*, но и других сеймуриаморф (например, *Utegenia*, *Ariekanerpeton*; Bulanov, 2003).

Преорбитальный отдел короткий. Относительные размеры и пропорции составляющих его окостенений в целом те же, что и у ларвальных экземпляров *M. exiguus* из типового местонахождения (Буланов, 2000; Bulanov, 2003).

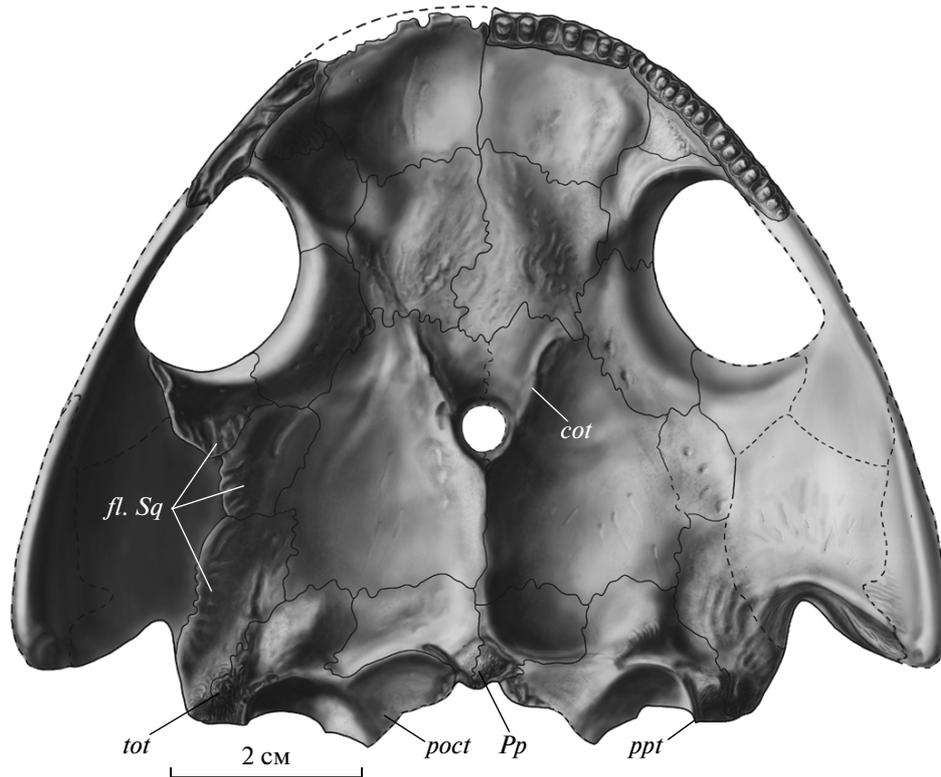


Рис. 1. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983, крыша черепа по экз. ПИН, № 4548/140, вентрально; Россия, Вологодская обл., местонахождение Устье Стрельны; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус. Обозначения: *cot* – орбито-темпоральный гребень, *fl. Sq* – поверхность приращения squamosum, *post* – окципитальный отросток tabulare, *Pp* – post-parietale, *ppt* – парокципитальный отросток tabulare, *tot* – поверхность приращения слуховой капсулы.

Носовые кости имеют субквадратную форму и максимально расширены напротив латеральной стенки ноздри. Граница с *frontalia* незначительно сдвинута в межорбитальную область. Вырезка, образованная носовым отверстием, пологая и слегка развернута латерально; вдоль края ноздри носовые кости становятся тонкими. Вследствие вентрального перегиба своих латеральных отделов, *nasalia* сводчато изогнуты. Обе кости сочленяются друг с другом без видимого взаимного перекрытия. Пластины для контакта *lacrimale* и *praefrontale*, напротив, хорошо развиты и покрыты многочисленными гребнями и бороздами. У полностью сохранившейся носовой кости на антеро-медиальной оконечности расположена вентрально обращенная овальная площадка для контакта с *praemaxillare*.

Подглазничная часть слезной кости короткая и составляет не более трети реконструируемой длины орбиты. Слезно-носовой проток отсутствует, но в орбитальном фланге правого *lacrimale* имеется небольшое отверстие овальной формы (табл. XI, фиг. 5б; *fnl*, см. вклейку), с большой вероятностью являющееся результатом его не реализованной в онтогенезе закладки. Переднее отверстие *ductus nasolacrimalis* у этого окостенения отсутствует.

Слезная кость налегает на *maxillare* таким образом, что полностью закрывает проходящий по его внутренней стороне желоб инфраорбитальной артерии (табл. XI, фиг. 1б; *sai*), а также крупные отверстия, через которые артерия проникала внутрь максиллы. При вертикальной ориентировке максиллярных зубов *lacrimale*, по-видимому, располагалось под углом около 35° к горизонтальной плоскости. Характер контактных площадок указывает, что сочленение с *jugale*, *nasale* и, особенно, *praefrontale* было прочным.

У экз. ПИН, № 4548/140 сохранилось левое *praemaxillare*, насчитывающее семь альвеол, из которых пять содержат зубы (табл. XI, фиг. 4). Небный отросток не развит. Восходящий отросток короткий, по ширине соответствует четырем медиальным альвеолам. Дорсальная оконечность отростка за счет утолщений образует пару обращенных вверх овальных фасеток для контакта с аналогичными выростами на *nasale*. У рассматриваемого экземпляра контакт имеет характер прилегания, а не шовного соединения. У основания отростка с медиальной стороны располагается несколько крупных отверстий. Внешняя сторона, в том числе и *processus ascendens*, сильно перфорирована и имеет тонко-морщинистую поверхность без выраженных скульптурных бугров или

гребней. Площадка для причленения *maxillare* заметно меньше, чем поверхность для контакта с предчелюстной костью противоположной стороны. Премаксиллярная фонтанель отсутствовала; понижение высоты восходящего отростка на образце в медиальном направлении обусловлено деформацией.

Maxillare очень короткое: в боковой проекции его задняя оконечность не доходит до середины длины орбиты. Обе сохранившиеся верхнечелюстные кости заметно различаются по внешнему виду (табл. XI, фиг. 1, 2). Левое *maxillare* длиннее на 0.5 см и содержит 17 альвеол, 12 из которых заняты зубами. Оно более высокое, на дорсальной стороне лучше выражен желобок инфраорбитальной артерии, оканчивающийся парой крупных отверстий в постназальной области. Ниже отверстий имеется характерное продолговатое углубление (табл. XI, фиг. 1б; *fpa*), отмеченное в аналогичном положении на челюстях из местонахождения Потеряха-2 (Буланов, 2000) и располагавшееся напротив заднего края хоаны. У правого *maxillare* эта структура не выражена; сама кость более низкая, в ней насчитывается 16 альвеол, но функционировавших зубов также 12. Артерия проникала внутрь кости через единственное отверстие.

Зубная кость низкая, на всем своем протяжении прямая за исключением слабого перегиба в присимфизной части. Постдентальная пластина сохранилась не полностью; ее основание покрыто сеточкой произвольно анастомозирующих желобков (табл. XI, фиг. 3а; *lpd*). Желоб Меккелева хряща не прорезает симфизную фасетку, имеющую сферически-вогнутую форму. Судя по характеру ее вентрального края, к нижней стороне симфиза могло выходить *praespleniale*. В углублении желоба под зубной площадкой присутствует три крупных отверстия, расположенных напротив седьмого, двенадцатого и четырнадцатого нижнечелюстных зубов. Последнее из них продолжается внутри кости двумя каналами, направленными вперед и назад, как описано ранее для зубных костей *M. exiguus* из местонахождения Потеряха-2 (Буланов, 2000). Передний край *praespleniale* располагался напротив четвертого нижнечелюстного зуба.

В *dentale* насчитывается 26 альвеол, но только 18 из них содержат зубы, вследствие чего передняя половина зубного ряда выглядит сильно разреженной.

Скуловые отделы экз. ПИН, № 4548/140 не сохранились, однако при раскопках местонахождения обнаружены отдельные чешуйчатые кости (экз. ПИН, № 4548/8, 188), принадлежащие другим экземплярам, и позволяющие дополнить описание *M. exiguus*. Чешуйчатая кость *M. exiguus* крупная, с широкой пластиной для сочленения с

supratemporale, латеральную половину вентральной стороны которого занимает соответствующая контактная площадка (рис. 2, в; *fl.St*). На *squamosum* ПИН, № 4548/8 также сохранились хорошо развитые пластины, подстилавшие межвисочную и заглазничную кости (рис. 2, а; *fl.It, fl.Por*). Ушная вырезка пологая, максимально заглубленная вблизи границы с теменным щитом; ее передний край был выдвинут вперед не далее середины длины надвисочной кости.

Покровный орнамент. На костях крыши черепа экз. ПИН, № 4548/140 почти повсеместно развит орнамент из отдельных бугорков, некоторые из которых соединены посредством более узких и низких перемычек в короткие, произвольно ориентированные гребешки неправильной формы. Перемычки могут объединять до пяти отдельных бугорков, однако полного замыкания гребешков в ячеи не наблюдается. На вершинках большинства бугорков имеются небольшие углубления.

На *nasalia* вокруг края ноздри гребешки и бугорки миниатюризованы, что придает костной поверхности морщинистый рельеф (табл. X). Присимфизный отдел *dentale* покрыт скульптурой из направленных вперед и вверх гребней, а также рядов еще не слившихся в гребни бугорков, перемежающихся небольшими отверстиями. Лабиальная сторона обеих *maxillaria* сильно деформирована в результате физического выветривания и сверления беспозвоночными (поверхность покрыта ямками с концентрическими бороздами), что не позволяет определить исходный характер поверхности.

В периферических участках *squamosum* бугорки, сливаясь, образуют более длинные, радиально ориентированные по отношению к центру окостенения гребни (экз. ПИН, № 4548/8, 188).

Эндокраниальный отпечаток. Теменное отверстие расположено в углублении и тесно зажато с боков сливающимися позади него высокими орбито-темпоральными гребнями (рис. 1, *cot*). Впереди от *foramen parietale* гребни расходятся вперед под углом 45° и формируют вблизи границ с лобными костями небольшие килевидные выступы. Медиальные отделы лобных костей вдоль сагитального шва утолщены и совместно образуют широкое вентральное выпячивание, сужающееся в направлении *nasalia*, в пределах которых оно как структура не распознается. Антеро-латеральные отделы *frontalia*, напротив, сводчато выгнуты. Центры окостенений *frontalia* расположены на визуальном продолжении орбито-темпоральных гребней. Здесь поверхность кости покрыта многочисленными гребешками, перемежающимися небольшими отверстиями для сосудов и нервов. Немного впереди от центров окостенения латеральные края лобных костей формируют вентральные выступы, являющиеся, по сути, дорсо-

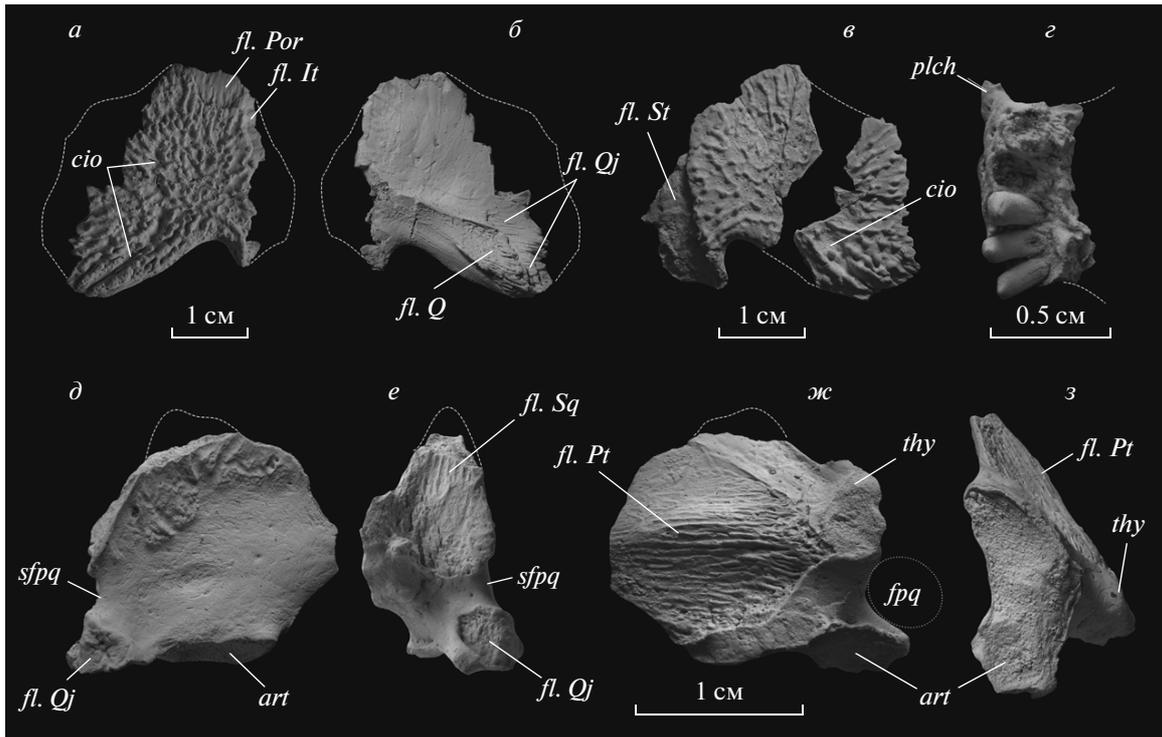


Рис. 2. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983, изолированные кости черепа: *a, б* – экз. ПИН, № 4548/8, левое squamosum: *a* – дорсально, *б* – вентрально; *в* – экз. ПИН, 4548/188, правое squamosum дорсально; *г* – экз. ПИН, № 4548/189, правое palatinum вентрально; *д–з* – экз. ПИН, № 4548/169, правое quadratum: *д* – спереди, *е* – латерально, *ж* – каудально, *з* – вентрально. Обозначения: *art* – суставная поверхность, *cio* – желоб инфраорбитального сейсмодатчика канала, *fl.It* – поверхность приращения intertemporale, *fl.Por* – поверхность приращения postorbitale, *fl.Pt* – поверхность приращения pterygoideum, *fl.Q* – поверхность приращения quadratum, *fl.Qj* – поверхность приращения quadratojugale, *fl.Sq* – поверхность приращения squamosum, *fl.St* – поверхность приращения supratemporale, *fjq* – контур параквадратного отверстия, *plch* – латерооанальный отросток, *sfpq* – желобок параквадратного отверстия, *thy* – квадрато-гиоидный бугор.

медиальным продолжением образованной praefrontale преорбитальной перегородки. К сожалению, на обеих сторонах черепа вентральная часть перегородки разрушена, однако на слезных костях видна площадка крепления соответствующего фланга praefrontale (табл. XI, фиг. 5б; *fl.Pr*). Площадки приращения praefrontale и maxillare на слезной кости отчетливо разделены глубоким желобком, расширяющимся в направлении края орбиты (там же; *sio*). Медиальная поверхность lacrimalis, прилегавшая к обонятельной капсуле, покрыта резкими гребнями и содержит в средней части достаточно крупные сосудистые отверстия.

Позади теменного отверстия crista orbitotemporalis сливаются в широкий гребень, протягивающийся вдоль срединного шва до вентрально выступающей ромбовидной площадки, образованной утолщенными задними отделами postparietalia. Шов между таблитчатой и надвисочной костями проходит через широкий бугор с гребнистой поверхностью (рис. 1, *tot*), являющийся местом прилегания дорсо-латерального отдела периотики, перекрытого, таким образом, в равной мере обоими упомянутыми элементами дерматокrania. В

передней части таблитчатых костей обнаруживаются вентральные выпячивания меньшего размера. Окципитальные пластины почти полностью закрывают снизу задние отделы postparietalia (рис. 1, *post*).

На внутренней поверхности squamosum (экз. ПИН, № 4548/8) немного впереди относительно края ушной вырезки расположен прямой узкий гребень, который маркирует положение края lamina ascendens pterygoideum и обрамляет спереди удлиненно-треугольную, расширяющуюся латерально площадку приращения quadratum. Контактная поверхность слегка вогнута, покрыта неровными гребешками и каудально ограничена вторым, более коротким и высоким гребнем. На латеральном краю частично сохранилась широкая площадка прилегания quadratojugale, высоко разраставшегося впереди от quadratum под чешуйчатую кость (рис. 2, *б*; *fl.Qj*).

Сейсмодатчик. Расположение желобов сейсмодатчиков у экз. ПИН, № 4548/140 типично для сеймуриаморф и, за вычетом некоторых особенностей, соответствует

описанному для *M. exiguus* ранее (Буланов, 2000; Bulanov, 2003).

Сохранение у *M. exiguus* в дефинитивном состоянии короткого преорбитального отдела определяет резкую флексию переднего участка *sulcus supraorbitalis*. Как и у всех сеймуриаморф, желобок захватывает верхний край *lacrimalis* (табл. X, фиг. 1; табл. XI, фиг. 5a; *cs0*). На носовой кости он протягивается на некотором удалении от ноздри и перед *praemaxillare* резко изгибается медиально, выходя к сагиттальному шву (табл. X, *ceth*). Сохранившаяся левая предчелюстная кость не несет следов прохождения канала на внешней стороне. Не исключено, что этмоидная комиссура располагалась исключительно в пределах *nasalia*, однако сохранность образца не позволяет проследить ее на противоположной стороне черепа.

Интересной аберрацией является раздвоение *sulcus supraorbitalis* над правой орбитой: между основной ветвью желоба, широко захватывающей *frontale*, и краем орбиты на *praefrontale* имеется дополнительный узкий желобок (табл. X, *cs01* и *cs02* соответственно). На противоположной стороне черепа подобного деления не наблюдается. Среди сеймуриаморф аналогичный вариант распределения сенсорных структур ранее отмечался у некоторых экземпляров *Utegenia shpinari* (Bulanov, 2003, табл. X, фиг. 6).

В задней части *postfrontale* желобок надглазничного канала на обеих сторонах черепа выходит к границе с теменной, а не с межвисочной костью. Следует отметить также более сильное, чем обычно, отклонение супраорбитального желобка от внешнего края надвисочной кости на левой стороне черепа.

Следы затылочной комиссуры распознаются только на *tabularia* (табл. X, *cos*), причем на правой стороне в средней части окостенения желобок отклоняется вперед и, образуя небольшую петлю, снова выходит к затылочной кромке черепа. На заднетеменных костях следы сейсмодатчиков органов не различимы, исходя из чего можно заключить, что комиссура либо не была замкнутой, либо ее средний участок занимал посткраниальное положение.

На *squamosum* (экз. ПИН, № 4548/8, 188) инфраорбитальный сейсмодатчик канал проходит от границы с *jugale* латеральнее центра окостенения до края ушной вырезки, после чего изгибается в направлении параквадратного отверстия. Дополнительный (латеральный) желобок, описанный для образцов из местонахождения Потеряха-2 (Буланов, 2000), на обеих имеющихся чешуйчатых костях наблюдать невозможно вследствие имеющихся повреждений.

Желоба сейсмодатчиков системы на поверхности черепа у экз. ПИН, № 4548/140 в основном имеют прерывистый характер и разделены эле-

ментами орнамента на отдельные участки, причем бугорки иногда обнаруживаются и внутри самих желобов. Это свидетельствует об отсутствии единой системы поверхностных каналов у взрослых экземпляров *M. exiguus*; по-видимому, органы боковой линии этого вида в дефинитивном состоянии были представлены отдельными сенсорными полями (Bulanov, 2003).

Небо. Из покровных окостенений неба сохранилась передняя половина *vomer* (табл. XI, фиг. 7), содержащая пять крупных зубов, которые формируют переднюю часть хорошо развитого у котлассид медиохоанального ряда. Самый передний зуб смещен медиально и находится по центру переднего края кости у границы с *praemaxillare*. На узком участке между медиальным краем хоаны и медиохоанальным рядом крупных зубов расположены мелкие зубы, сильно наклоненные (вплоть до горизонтального положения) в сторону отверстия внутренней ноздри.

Медиальный край *vomer* утолщен и образует контактную площадку, которая, судя по ее высоте, могла сочленяться только с сошником противоположной стороны. Из этого следует, что крыловидные кости, вероятно, вклинивались между сошниками не так глубоко, как предполагалось ранее (Буланов, 2000; рис. 1).

Данные о строении небной поверхности могут быть дополнены благодаря найденному фрагменту правого *palatinum*, принадлежавшего другой особи *M. exiguus* (экз. ПИН, № 4548/189; рис. 2, *z*). Сохранился латеральный отдел кости, вдоль максиллярного фланга которого располагаются альвеолы шести плотно прилегающих друг к другу зубов постхоанного ряда (альвеола первого, расположенного более медиально зуба, частично разрушена; второй зуб обломан у основания; альвеола третьего — пустая). Размер сохранившихся зубов убывает в каудальном направлении. Латерохоанальный отросток (рис. 2, *z*; *plch*) очень короткий. На дорсальной стороне вдоль края хоаны тянется глубокий, медиально расширяющийся желоб, аналогичный описанному у ювенильных особей *M. exiguus* из типового местонахождения (Буланов, 2000).

Особенности озубления *ectopterygoideum* у *M. exiguus* были описаны ранее на основе материалов из местонахождения Потеряха-2 (Буланов, 2000). Учитывая новые находки из Устья Стрельны, можно считать, что медиохоанальный ряд палатинальных зубов у данного вида в дефинитивном состоянии был полностью сформирован, как это наблюдается, например, у *Kotlassia prima* (Bulanov, 2003, рис. 30, b) и протягивался параллельно маргинальным зубам верхней челюсти.

Квадратная кость. Замещающие окостенения периотикальных структур и палатоквадратного хряща у экз. ПИН, № 4548/140 не сохранились, в

связи с чем представляет интерес происходящее из того же местонахождения изолированное *quadratum* правой стороны (экз. ПИН, № 4548/169; рис. 2, д–з). Сравнение показало, что данный экземпляр не может принадлежать другим встречающимся в местонахождении амфибиям (*Dvinosaurus* и *Chroniosaurus*), но по общему плану строения соответствует квадратной кости таких сеймуриаморф, как *Kotlassia* и *Karpinskiosaurus*. Исходя из этого, отнесение данного образца к *M. exiguus* представляется вполне обоснованным (остатки других сеймуриаморф в местонахождении не обнаружены), а отсутствие данных по строению *quadratum* у рассматриваемого вида делает оправданным детальное описание этого элемента.

Квадратная кость *M. exiguus* низкая, с пластинчатым медиальным краем и гораздо более массивным латеральным отделом, несущим площадку для сочленения с *squamosum* и *quadratojugale*. Часть дорсо-латерального края кости обломана; примыкающая к поврежденному участку дорсо-медиальная торцевая поверхность окостенения оканчивается перихондральной фасеткой. Передняя стенка *quadratum* слегка вогнутая и гладкая, если не считать поля небольших бугорков и гребней, развитых вдоль верхнего края окостенения, на фоне которых хорошо видны отпечатки сосудистой сети (рис. 2, д).

Почти всю заднюю поверхность кости занимает имеющая выпуклый профиль площадка прилегания квадратной ветви *pterygoideum*, покрытая длинными, прямолинейными, равномерно распределенными и горизонтально ориентированными гребнями. Латерально площадка доходит до крупного бугра квадратно-гидной связи, имеющего плоскую, перихондральную оконечность. Латеральный выступ кости, на котором расположен бугор, ограничивает сзади крупную треугольную площадку приращения *squamosum*. Контактная поверхность для *quadratojugale* существенно меньше и разделена вертикальным уступом на две половины, одна из которых расположена в пределах лицевой стороны окостенения.

Суставная поверхность слегка вогнута, неправильно-бобовидной формы, разделенная слабым пережимом на более крупную медиальную и меньшую по площади латеральную части. Плоскости, в которых лежат суставные фасетки обеих частей мышелка, расположены друг к другу под углом.

Зубы. Челюстные зубы *M. exiguus* имеют умеренно утолщенные при базальных отделах коронок и слегка вытянутые поперек сильно складчатые основания. Максиллярные зубы снабжены более развитой передней (ростральной) режущей кромкой; расположенные на ней дополнительные зубцы развиты сильнее, чем на противоположной

стороне коронки. Зубцы обычно не обособлены в отдельные структуры, а представляют собой 3–4 утолщения, придающие режущему канту гофрированный характер. В центральном отделе *maxillare* утолщенность при базальных отделах коронок выражена немного сильнее, чем у премаксиллярных зубов. Последний зуб правого *maxillare* в силу своих миниатюрных размеров, по-видимому, не являлся функционирующей структурой. Коронки предчелюстных зубов симметричные, с более высокими апикальными отделами и более массивными боковыми кантами, образующими плечевидные уступы (табл. XI, фиг. 4).

Нижнечелюстные зубы отличаются от верхнечелюстных заметно меньшими размерами и слабым развитием боковых зубцов (табл. XI, фиг. 6), которые у зубов в конце зубного ряда структурно не выражены.

На всех челюстных костях стирание коронок фактически отсутствует: окончания некоторых зубов слегка притуплены, иногда наблюдается едва заметная нивелировка боковых зубцов.

Крупные зубы *vomex* имеют округлые в сечении основания, конические коронки, лишенные режущего канта и дополнительных зубцов. Коронки покрыты гребешками с двух сторон, но на лабиальной поверхности они сглажены стиранием.

Сохранившиеся крупные зубы постхоанного ряда *palatinum* (экз. ПИН, № 4548/189) также конические; их апикальные отделы слегка сжаты лабио-лингвально. Коронка наиболее крупного из сохранившихся четвертого зуба несет гребешки на внутренней стороне и имеет подобие боковых зубцов, наблюдаемых на максиллярных зубах. Коронка пятого зуба притуплена, “эмалевое” покрытие на внутренней стороне полностью разрушено, основание несет следы начавшейся резорбции. Отчетливые следы стирания обнаруживаются и на лабиальной стороне коронки, однако однозначно утверждать, что они являются результатом работы челюстного аппарата, а не абразивными процессами, предшествовавшими захоронению, невозможно.

Посткраниальный скелет. Посткраниальный скелет экз. ПИН, № 4548/140 сохранился очень фрагментарно и при находке представлял собой изолированные кости, хаотично расположенные вблизи черепа. Среди обнаруженных окостенений имеется левое бедро (рис. 3), описание которого представляется актуальным, поскольку данные по строению конечностей у видов рода *Microsiphon* отсутствуют. По сравнению с длиной кости (46 мм), эпифизарные отделы *femur* расширены очень умеренно и примерно в равной степени (ширина дистальной суставной поверхности составляет 14 мм, проксимальной – 13 мм). Диафизарный отдел кости вытянутый и сравнительно

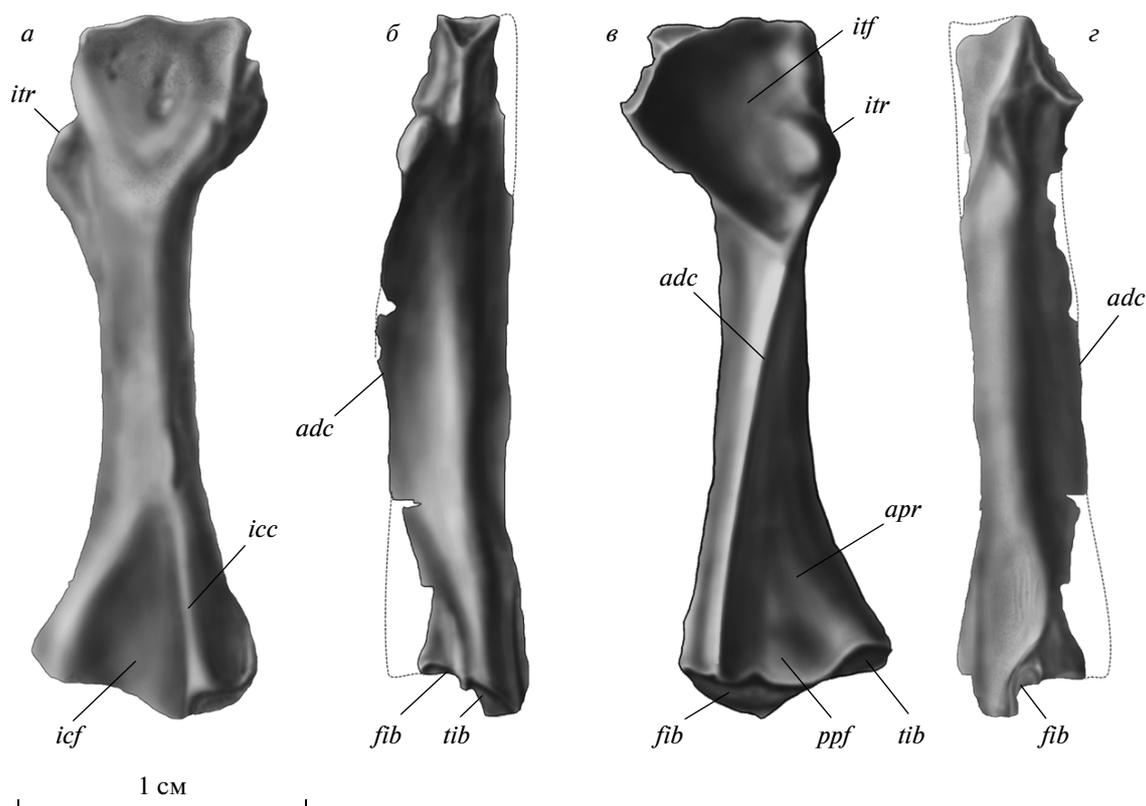


Рис. 3. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983, экз. ПИН, № 4548/140, левое femur: *a* – дорсально, *б* – краниально, *в* – вентрально, *г* – каудально. Обозначения: *adc* – аддукторный гребень, *apr* – передне-поплитеальный гребень, *fib* – фибулярная суставная поверхность, *icc* – межмышелковый гребень, *icf* – межмышелковая ямка, *itf* – межтрохантерная ямка, *itr* – внутренний трохантер, *ppf* – поплитеальная ямка, *tib* – тибальная суставная поверхность.

тонкий, вследствие чего кость выглядит почти грацильной.

Межмышелковая ямка удлиненно-треугольная, равномерно сужающаяся и выполаживающаяся проксимально. Обрамляющие ее валики, выходящие дистально к тибальному и фибулярному мышелкам, гладкие, без гребневидных структур. В месте схождения валиков имеется небольшой сглаженный выступ, спереди от которого диафиз имеет не цилиндрическую, а уплощенную форму.

Аддукторный гребень килевидный, дистально достигающий до края фибулярной суставной поверхности. Высота гребня равномерно увеличивается в дисто-проксимальном направлении. Проксимально гребень переходит в хорошо развитый и морфологически обособленный внутренний трохантер, заметно выступающий краниально относительно края проксимальной суставной поверхности, за счет чего значительно увеличена площадь intertrochanteric fossa. Длина межтрохантерной ямки (15 мм) сравнима с ее максимальной шириной (13 мм) и составляет около трети длины femur. Четвертый трохантер не

развит. Popliteal fossa хорошо выражена и дополнительно углублена в присуставной части.

Дорсальная поверхность проксимального отдела кости на образце уплощена в результате деформации и несет несколько достаточно крупных углублений. Нижняя бровка проксимальной суставной поверхности в плане дугообразно изогнута, верхняя имеет субквадратные очертания.

Фасетка для tibia длиннее, чем для fibula, вытянуто-серповидной формы, со слегка нависающим верхним краем. Фасетка для крепления tibia бобовидная, с близко “сведенными” передним и задним отделами, которые разделены глубокой вырезкой. Такая ее форма, очевидно, обусловлена наблюдаемой на образце деформацией дистальной части аддукторного гребня. Дорсальный край тибальной суставной поверхности резко выступает дистально и нависает карнизом над остальной частью мышелка; дорсальная поверхность этого выступа имеет перихондральную поверхность.

Принадлежащий экз. ПИН, № 4548/140 эпистрофией (рис. 4) пластически деформирован: центр сильно сдавлен с боков и реконструировать нижнюю часть позвонка затруднительно. Ости-

стый отросток трапециевидный, очень узкий, но сильно вытянутый каудально и слегка расширяющийся в этом направлении (антеродорсальный край отростка поврежден). Длина отростка в три раза превышает длину тела позвонка. Передние зигапофизы на образце утеряны. С правой стороны позвонка в основании остистого отростка несколько выше шва с телом имеется достаточно крупное отверстие; на левой стороне аналогичное отверстие отсутствует.

ОБСУЖДЕНИЕ

Экз. ПИН, № 4548/140 в настоящее время является наиболее полной находкой взрослого экземпляра *M. exiguus*. К сожалению, даже этот образец не позволяет рассмотреть строение всех краниальных структур и получить, таким образом, полную картину их трансформации у рассматриваемого вида в постларвальный период. В онтогенезе большинства сеймуриаморф с документированной ларвальной стадией (*Utegenia*, *Agiekaperpeton*, *Discosauriscus*, *Seymouria* и др.) наблюдается удлинение этmoidной области и изменение пропорций покровных окостенений преорбитального отдела (Ивахненко, 1987; Klembara, 1997; Bulanov, 2003). Сохранение у *Microphon* короткого преорбитального отдела в дефинитивном состоянии ярко выделяет этот род среди перечисленных таксонов и свидетельствует о большой роли пedomорфоза в формировании морфотипа северодвинско-вятских котласиид. Пропорции костей предглазничной части крыши черепа экз. ПИН, № 4548/140 качественно не отличаются от таковых у особей с длиной черепа 23–35 мм из типового местонахождения Донгуз-6: *lacrimalia* и *nasalia* укорочены, причем последние сохраняют субквадратную форму (длина равна или меньше ширины). Очень незначительно добавляется количество максиллярных зубов (*c* 13–15 у черепов из Донгуза-6 до 16–18 из Устья Стрельны и Потеряхи). Дефинитивно у *M. exiguus* остаются открытыми задневисочные впадины. Приобретаемый в онтогенезе изгиб затылочного края крыши черепа выражен слабо; помимо этого, есть основания полагать, что относительное смещение челюстных мышечков в каудальном направлении для данного вида было незначительным или отсутствовало совсем.

Помимо морфометрических показателей пedomорфного облика *M. exiguus*, в строении черепа данного вида могут быть отмечены и другие индикаторы фетализации, такие как сохранение функциональной сеймосенсорной системы и редукция слезно-носового протока.

Как уже упоминалось, покровные элементы крыши черепа несут хорошо различимые следы локализации сеймосенсорных органов, расположенных в местах стандартного прохождения

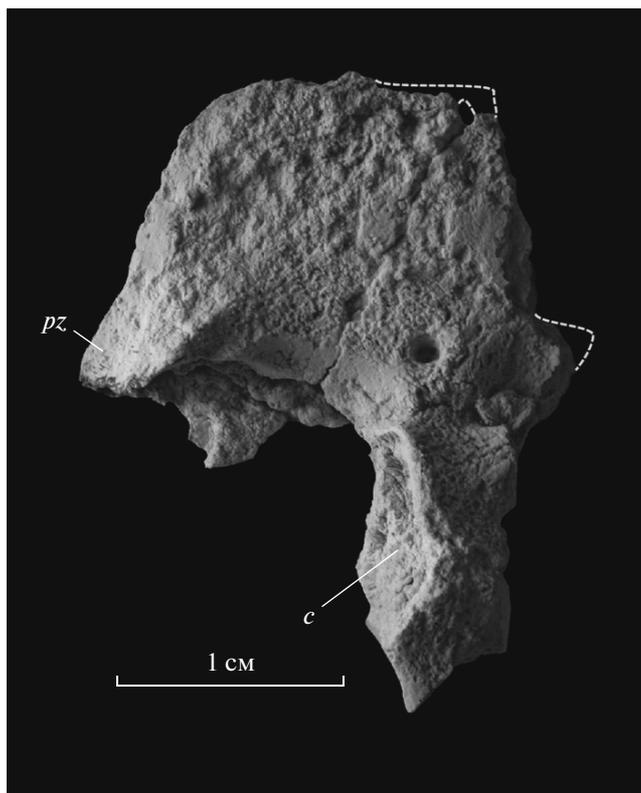


Рис. 4. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983, экз. ПИН, № 4548/140, эпистрофей сбоку. Обозначения: *c* – centrum, *pz* – задний зигапофиз.

каналов органов боковой линии у сеймуриаморф. В отличие от желобков, прослеживаемых на черепах ювенильных особей, у взрослых экземпляров, по-видимому, происходило разделение протяженных участков каналов на отдельные сенсорные поля за счет формирования между ними бугорков покровного орнамента. Причины подобных изменений неясны, однако маловероятно, что они являются следствием полной редукции органов боковой линии: в сохранившихся участках желобков имеются крупные отверстия для нервов и сосудов (см., например, табл. XI, фиг. 5a), наличие которых можно связать, по-видимому, только с функционировавшими сенсорными структурами. В этой связи показательным является факт раздвоения сеймосенсорного желобка над одной из орбит описанного экземпляра, а также установленное ранее наличие дополнительного желобка *canalis infraorbitalis* на чешуйчатых костях (Буланов, 2000).

Слезная кость *M. exiguus*, по сравнению с представителями семейств сеймуриидов (*Seymouriidae*, *Discosauriscidae*, *Karpinskiosauridae*), очень небольшая, с коротким подглазничным отделом. Ее скромный размер продиктован преимущественно редукцией слезно-носового протока, дифферен-

цияция которого в онтогенезе, как показано на примере современных земноводных, оказывает индукционное воздействие на развивающееся *lacrimal* (Медведева, 1959, 1975). Так, экстирпация презумптивного материала протока у современных амфибий препятствует появлению слезной кости или приводит к ее миниатюризации. В первом случае компенсация отсутствия *lacrimal* в черепной конструкции происходит за счет увеличения высоты максиллы. В этой связи примечательно, что ювенильные экземпляры *M. exiguus* из типового местонахождения имеют достаточно высокое *maxillare*, перекрываемое выгнутым вверх вентральным флангом слезной кости.

На сохранение первичной закладки слезно-носового протока в онтогенезе *Microphon* может косвенно указывать наличие у данного рода *septomaxillare*, формирование которого у современных амфибий (*Urodela*) тесно связано с частью протока, впадающей в латеральный дивертикул обонятельного мешка (Медведева, 1975). У экз. ПИН, № 4548/140 *septomaxillare* не сохранилось, однако данное окостенение можно наблюдать в инситуном положении на некоторых черепах ювенильных особей *M. exiguus* из местонахождения Донгуз-6 (экз. ПИН, № 3585/114, 212), где кость полностью смещена внутрь канала наружной ноздри и не имеет фланга, выходящего на латеральную поверхность черепа, как, например, это описано у *Discosauriscus* (Klembara, 1997). Следует отметить также отсутствие у *Microphon* септомаксиллярного отверстия, маркирующего прохождение протока: косточка имеет форму серповидно-изогнутой пластинки, и его латеральная часть не замыкается в кольцо. Таким образом, в структурном отношении *septomaxillare* реализуется в рудиментарной форме, причем упрощению подвергнуты структуры его связанного с протоком латерального отдела. В отношении размера *septomaxillare* не претерпевает видимых изменений по сравнению с другими сеймуриаморфами и широко лежит своим основанием на *maxillare* и *praemaxillare*. Неполная редукция окостенения при нормативной редукции протока может объясняться функциональным назначением *septomaxillare*: например, для современных амфибий показана его связь с *musculus dilatator naris* (Медведева, 1959).

Отсутствие протока у *Microphon*, по нашему мнению, является индикатором пролонгации свойственного личинкам облигатно-водного образа жизни, при котором основная функция протока (смачивание обонятельного эпителия) остается невостребованной. Примеры редукции *ductus nasolacrimalis* известны среди современных амфибий, в частности, у иглистого испанского тритона (*Pleurodeles waltl*), способного годами не покидать водной среды в постларвальный период. В онтогенезе закладка протока, каудально раз-

деляющегося на две ветви (проксимальную и дистальную), происходит по тому же сценарию, что и у других саламандрид, однако в середине – конце метаморфоза начинается процесс редукции этой структуры, протекающий спереди назад (Медведева, 1975). Степень редукции подвержена значительной изменчивости, и в случае неполного исчезновения протока всегда сохраняется дистальная ветвь, связанная с передним краем глазницы, где и расположено углубление у рассматриваемого экземпляра *M. exiguus* (табл. XI, фиг. 5б; *fnl*). Несмотря на огромную филогенетическую дистанцию между сеймуриаморфами и современными *Urodela*, приведенная аналогия представляется допустимой, учитывая, что слезно-носовой проток возникает на самых ранних этапах формирования тетрапод как группы, и основы механизма его закладки и дифференциации принципиально сходны у большинства современных и ископаемых земноводных.

У испанского тритона редукция протока реализуется далеко не у всех особей (Медведева, 1975). У *M. exiguus* даже сохранение остатков этой структуры наблюдается лишь как редкая аберрация, несмотря на то, что у древнейших котлассид (*Biarmica*) проток хорошо развит. Последнее является дополнительным аргументом в пользу глубокой фетализации рода *Microphon*, который можно рассматривать среди облигатно-водных амфибий средней-поздней перми Восточной Европы.

* * *

Работа выполнена за счет средств субсидии, выделенной в рамках государственной поддержки Казанского (Приволжского) федерального университета в целях повышения его конкурентоспособности среди ведущих мировых научно-образовательных центров, а также грантов РФФИ №№ 14-04-00115, 14-04-01128, 14-04-00185 и 11-04-01055. Раскопки местонахождения Устье Стрельны в 1999 г. финансировались Национальным географическим обществом США.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буланов В.В. Новый род лептософид (*Batrachosauria*) из верхнетатарских отложений Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 82–89.
- Голубев В.К. Пермские и триасовые хронизухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 175 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).
- Ивахненко М.Ф. Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 160 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 223).
- 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).

Медведева И.М. Слезно-носовой проток и его связь с покровными костями lacrymale и septomaxillare у *Ranodon sibiricus* // Докл. АН СССР. 1959. Т. 128. № 2. С. 425–428.

Медведева И.М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. М.: Наука, 1975. 174 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 58).

Bulanov V.V. Evolution and systematic of seymouriamorph parareptiles // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 1. P. 1–105.

Klembara J. The cranial anatomy of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovice Furrow (Czech Republic) // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1997. V. 352. P. 257–302.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983, экз. ПИН, № 4548/140, крыша черепа сверху; Россия, Вологодская обл., местонахождение Устье Стрельны; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита, стреленская пачка. Обозначения: *ceth* – желоб этmoidной комиссуры, *cos* – желоб затылочной комиссуры, *cso* (*cso 1*, *cso 2*) – желоба супраорбитального сейсмочувствительного канала, *fp* – теменное отверстие, *L* – lacrimale, *Mx* – maxillare, *post* – окципитальный отросток tabulare.

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–7. *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983, экз. ПИН, № 4548/140: 1 – левое maxillare: 1а – латерально, 1б – медиально; 2 – правое maxillare медиально; 3 – левое dentale: 3а – латерально, 3б – медиально; 4 – правое praemaxillare: 4а – латерально, 4б – медиально; 5 – правое lacrimale: 5а – латерально, 5б – медиально; 6 – семнадцатый нижнечелюстной зуб лингвально; 7 – передний отдел правого vomer; Россия, Вологодская обл., местонахождение Устье Стрельны; верхняя пермь, северодвинский ярус, полдарская свита, стреленская пачка. Обозначения: *cio* – желоб супраорбитального сейсмочувствительного канала, *cso* – желоб супраорбитального сейсмочувствительного канала, *fai* – отверстие инфраорбитальной артерии, *fl.J* – поверхность причленения jugale, *fl.Mx* – поверхность причленения maxillare, *fl.Pr* – поверхность причленения praefrontale, *fnl* – рудиментарное отверстие слезно-носового протока, *fpa* – анторбитальное углубление, *lpd* – постдентальная пластина, *sai* – желоб инфраорбитальной артерии, *sio* – подглазничный желоб.

New Finds of *Microphon exiguus* (Seymouriamorpha, Kotlassiidae) in the Severodvinian Beds of the Sukhona River Basin, Russia

V. V. Bulanov

New data on the morphology and ontogeny of the Permian kotlassiid *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983 (Tetrapoda, Seymouriamorpha), based on the collection from the Ust'e Strelny locality (Russia, Vologda Region; Severodvinian Regional Stage), are reported. At the definitive stage, *M. exiguus* retains the larval skull habitus (short preorbital region, a few marginal teeth, widely open posttemporal fenestra) and seismosensory grooves. These features, along with the reduced nasolacrimal duct, are indicative of an important role of pedomorphosis in the evolution of Severodvinian kotlassiids and, in particular, the genus *Microphon*, which should be regarded as a neotenic, permanently aquatic Permian amphibian.

Keywords: *Microphon*, Seymouriamorpha, Kotlassiidae, cranial morphology, Upper Permian, Russia

