ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2024, № 1, с. 114–126

УДК 597.9:551.763.1(571.56)

МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОЛОГИЯ КОСТЕЙ КОНЕЧНОСТЕЙ СТВОЛОВОЙ САЛАМАНДРЫ KULGERIHERPETON ULTIMUM (CAUDATA, KARAURIDAE) ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ЯКУТИИ

© 2024 г. П. П. Скучас[a, *], П. Г. Сабуров[a, **], А. В. Ульяхин[b, *], В. В. Колчанов[a, ****]**

[a] *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия*

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

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

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

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

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

Поступила в редакцию 28.06.2023 г.
После доработки 04.09.2023 г.
Принята к публикации 04.09.2023 г.

В работе описаны морфология и гистологическое строение плечевой и бедренных костей стволовой каурийдной саламандры Kulgeriherpeton ultimum Skutstchas et al., 2018 из нижнемелового местонахождения Тээтэ, Республика Саха (Якутия). Микроанатомическое и гистологическое строение костей конечностей K. ultimum характеризуется наличием толстого компактного первичного кортекса, сформированного параллельно-волокнистым костным матриксом; отсутствием (в плечевой кости) или наличием небольшой (в бедренной кости) медуллярной полости в середине диафиза; наличием расширения медуллярной полости по направлению к эпифизам, которая переходит в проксимальных и дистальных участках в сложную сеть извилистых каналов, частично замещенных полостями эрозии; наличием первичных васкулярных каналов и ростовых меток в первичном кортексе; присутствием остатков нерезорбированного хряща и линии Кащенко; активным вторичным ремоделингом с образованием полостей эрозии, сходным с таковым у крупноразмерных саламандр (других стволовых каурийдных саламандр и криптобранхид). Скелетохронологический анализ плечевой кости K. ultimum показал, что на момент гибели животного его индивидуальный возраст составлял 13–16 лет, а отсутствие сокращения дистанции между циклическими ростовыми метками в периферической части кортекса свидетельствует о том, что кость принадлежала активно растущей особи, не достигшей максимально возможного размера. Сходство в морфологии плечевой и бедренных костей K. ultimum и современных постоянноводных неотенических саламандр [отсутствие дорсального гребня на плечевой кости для крепления m. subcoracoscapularis, менее высокий, смещенный вперед трохантер бедренной кости, неглубокая вентральная ямка (fossa trochanterica) на бедренной кости], а также наличие остатков хряща и сохранение линии Кащенко во внутреннем строении костей конечностей подтверждают выводы о водном образе жизни и неотенической природе стволовых каурийдных саламандр.

Ключевые слова: Kulgeriherpeton, стволовые саламандры, Karauridae, палеогистология, ранний мел, Якутия

DOI: 10.31857/S0031031X24010103, **EDN:** FPEUAG

ВВЕДЕНИЕ

Изучение стволовых представителей (= stem-group) важно для реконструкции ранних этапов эволюции саламандр, включая появление кроновой группы, а также документирования состояний признаков и паттернов трансформаций состояний признаков внутри Caudata. Одной из групп стволовых саламандр являются карауриды (Karauridae) – базальные неотенические саламандры, характеризующиеся рядом примитивных особенностей, включая сравнительно крупные размеры (20–40 см), присутствие выраженной скульптуры на костях крыши черепа, наличие скульптированной дорсальной части чешуйчатой кости, препятствующей мускулатуре внутреннего аддуктора заходить на дорсальную поверхность лобных и теменных костей,

наличие заднелатерального отростка предлобной кости, отсутствие отверстия для выхода спинномозговых нервов в атласе, сильно окостеневающие (= с обширным эндохондральным компонентом) туловищные позвонки (Skutschas, Martin, 2011; Skutschas, 2016; Jones et al., 2022).

Карауридные саламандры включают в себя юрских представителей [напр., среднеюрские Kokartus (Кыргызстан), Marmorerpeton (Великобритания), Urupia (Западная Сибирь, Россия) и позднеюрский Karaurus из Казахстана] и более молодых, раннемеловых форм, известных из Западной Сибири (Caudata indet.) и Якутии (Kulgeriherpeton) (Skutschas, 2016; Skutschas et al., 2018; Jones et al., 2022).

Карауридная саламандра Kulgeriherpeton ultimum из нижнемелового местонахождения Тээтэ, Республика Саха (Якутия), представляет особый интерес, поскольку (1) является одной из самых поздних стволовых саламандр в палеонтологической летописи и (2) является компонентом фауны, формировавшейся в области полярных широт раннего мела (Rich et al., 2002; Skutschas et al., 2018). Несмотря на это, многие аспекты биологии K. ultimum остаются неизвестными. Для получения данных об образе жизни, характере и скорости роста, индивидуальном возрасте и других биологических особенностях K. ultimum был проведен гистологический анализ костей конечностей. Дополнительно было описано морфологическое строение плечевых и бедренных костей этого вида.

Авторы благодарны сотрудникам Ресурсного центра “Рентгенодифракционные методы исследования” (С.-Петербургский государственный ун-т, далее СПбГУ) за помощь в работе на поляризационном микроскопе Leica 2500P, К.М. Любарову (ООО “ЛИМС”) за подготовку гистологических срезов, а также всем участникам экспедиций, работавшим на местонахождении Тээтэ в 2017–2019 гг.

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

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для выявления деталей внутреннего и внешнего строения наиболее полные изученные образцы (плечевая кость экз. ZIN PH 38/246 и бедренная кость экз. ZIN PH 39/246) были отсканированы на компьютерном томографе Skyscan 1172 (сканирование при 80 кВ и 0.1 мА, разрешение полученных изображений 1.94 мкм на пиксель, размер изображений 1672 × 1672 пикселей) в Ресурсном центре СПбГУ “Рентгенодифракционные методы исследования” и впоследствии визуализированы в программе Amira 6.3.0 (FEI-VSG Company). В дальнейшем для изучения гистологического строения были подготовлены стандартные тонкие петрографические (далее – гистологические) срезы этих двух образцов (плечевая кость экз. ZIN PH 38/246 и бедренная кость экз. ZIN PH 39/246), а также двух дополнительных фрагментов бедренных костей экз. ZIN PH 35/246 и экз. ZIN PH 37/246 (табл. 1).

Все полученные срезы были изучены при помощи оптического поляризационного микроскопа (Leica 4500, Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) в Ресурсном центре “Рентгенодифракционные методы исследования” (СПбГУ).

В качестве сравнительных материалов для изучения морфологии плечевых и бедренных костей Kulgeriherpeton ultimum использовались

Таблица 1. Перечень и размерные характеристики изученных образцов

№	Скелетный элемент	Общая длина кости, мм	Диаметр центральной части диафиза, мм	Ширина проксимального эпифиза, мм	Ширина дистального эпифиза, мм	Максимальная толщина кортекса, мм	Максимальный диаметр медуллярной полости, мм
ZIN PH 38/246	Плечевая кость	16.5	2.4	5.0	6.5	1.1	–
ZIN PH 35/246	Бедренная кость	–	1.6	–	4.8	0.5	1.0
ZIN PH 37/246	Бедренная кость	–	2.4	4.6	–	0.4	1.5
ZIN PH 39/246	Бедренная кость	24.5	2.4	6.0	7.0	1.8	3.6

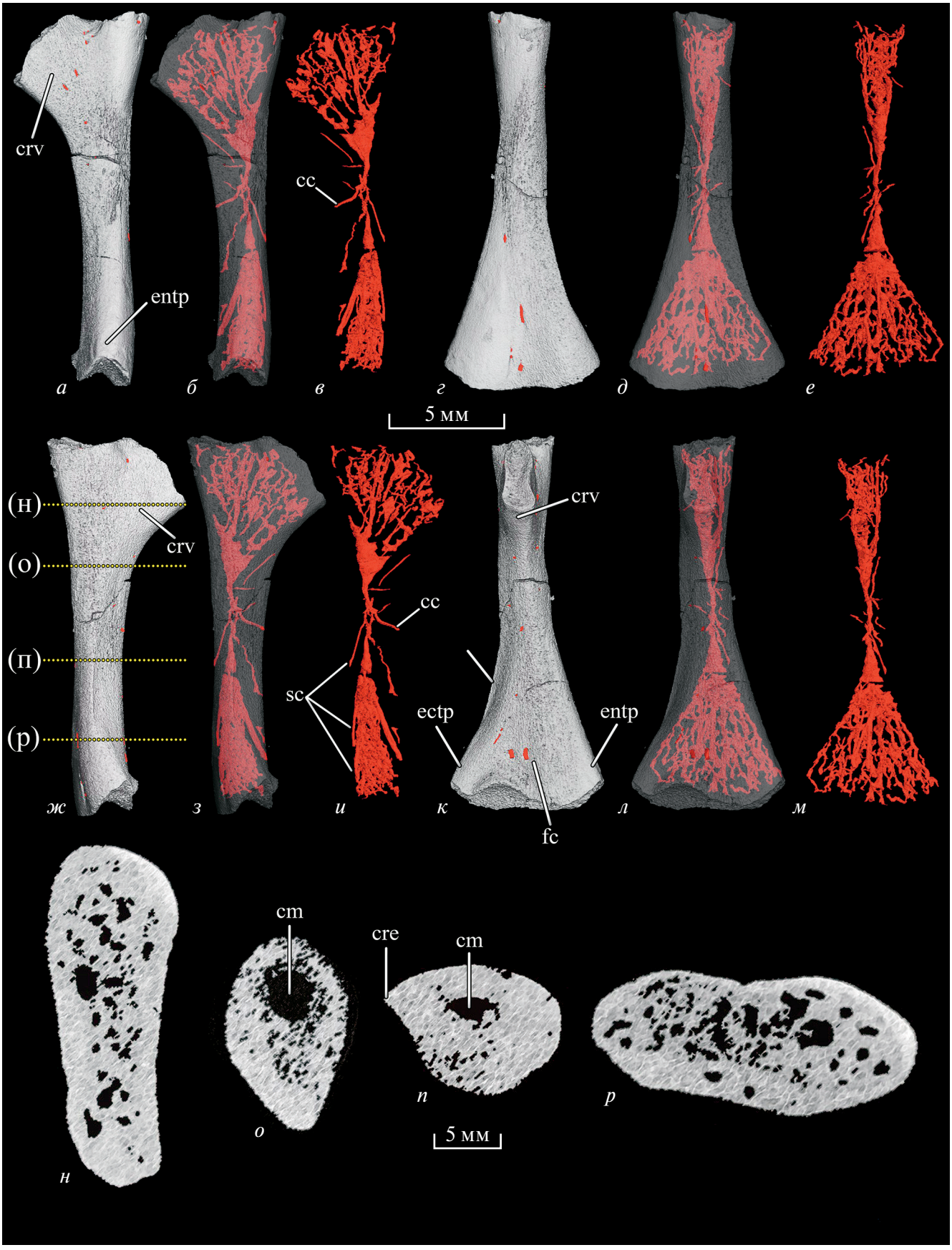
скелеты современных представителей родов Cryptobranchus (Cryptobranchidae), Salamandrella (Hynobiidae), Ambystoma (Ambystomatidae) и Triturus (Salamandridae), находящиеся в коллекции каф. зоологии позвоночных СПбГУ, а также компьютерные томографии костей конечностей Necturus (Proteidae), доступные в репозитории Morphosource (https://www.morphosource.org). В работе используется гистологическая терминология из работы Х. Франсильон-Вьелло и др. (Francillon-Vieillot et al., 1990). Для обозначения мускулатуры конечностей и интерпретации мест крепления отдельных мускулов используются терминология и результаты работ Н.Н. Гуртового и др. (1978), М. Эшли-Росс (Ashley-Ross, 1992), Дж. Мольнара и др. (Molnar et al., 2018, 2020). Изученный материал хранится в палеогерпетологической коллекции Зоологического ин-та РАН (ZIN PH), С.-Петербург, Россия.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Плечевая кость Kulgeriherpeton ultimum (экз. ZIN PH 38/246) массивная, со сравнительно коротким, узким в центральной части диафизом и расширенными проксимальными и дистальными концами, расположенными примерно под углом 90° по отношению друг к другу (рис. 1). На обоих концах присутствуют углубления, в которых при жизни животного находились не окостеневающие хрящевые эпифизы. Проксимальный конец кости несет хорошо выраженный широкий вентральный гребень (crista ventralis; deltopectoral crest) для крепления значительного числа мышц, управляющих движениями плечевой кости. Главным образом, это грудной (m. pectoralis), прокоракоидно-плечевой (m. procoracohumeralis), короткий коракоидно-плечевой (m. coracobranchialis brevis) и надкоракоидный (m. supracoracoideus) мускулы. В области крепления короткого коракоидно-плечевого мускула (в проксимальной части вентрального гребня, на его медиальной стороне) и в области крепления надкоракоидного мускула (в проксимальной части вентрального отростка, на его латеральной стороне) имеются хорошо заметные крупные отверстия каналов кровеносных сосудов. Дорсальный гребень (crista dorsalis) отсутствует. Локтевая ямка (fossa cubitalis, углубление на вентральной поверхности дистального конца, непосредственно перед эпифизом) относительно небольшая и неглубокая, на ее поверхности открывается несколько каналов кровеносных сосудов. На передней поверхности диафиза имеется невысокий гребень, который тянется примерно от уровня основания вентрального гребня до уровня заднего края локтевой ямки, сливаясь проксимальнее с поверхностью кости в области латерального надмыщелка (ectepicondyle). Дистальная часть этого гребня заметно более тонкая и высокая; вероятнее всего, в этой области крепились мощные мышцы-разгибатели предплечья (главным образом m. brachioradialis). Поверхность кости в области медиального надмыщелка (entepicondyle) имеет небольшое возвышение треугольной формы, ограниченное дорсально и вентрально небольшими углублениями. В этой области, вероятнее всего, крепились мышцы-сгибатели предплечья.

Бедренная кость Kulgeriherpeton ultimum (экз. ZIN PH 39/246) массивная и короткая, с сильно расширенным дистальным концом (рис. 3). Кость сигмоидально изогнута при виде спереди или сзади. Проксимальный конец утолщенный, в сечении имеет форму треугольника, вершина которого направлена каудо-вентрально при нормальном положении конечности (когда она отведена в сторону). Дорсальная поверхность проксимального конца имеет небольшое углубление в задней части, вероятнее всего, для крепления связок или седалищно-бедренного мускула (m. ischiofemoralis). На вентральной стороне проксимального конца имеется небольшая вентральная ямка (fossa trochanterica), ограниченная спереди трохантером. Трохантер крупный. Гребень трохантера высокий, довольно тонкий, и достигает дистальной части диафиза. Задняя поверхность гребня более плоская, со

Рис. 1. Kulgeriherpeton ultimum Skutstchas et al., 2018, 3D-реконструкция правой плечевой кости (экз. ZIN PH 38/246) и реконструкция каналов ее кровеносной системы: *а* – реконструкция плечевой кости, вид с медиальной стороны; *б*, *в* – реконструкция кровеносной системы, вид с медиальной стороны; *г* – реконструкция плечевой кости, вид с дорсальной стороны; *д*, *е* – реконструкция кровеносной системы, вид с дорсальной стороны; *ж* – реконструкция плечевой кости, вид с латеральной стороны с указанием мест виртуальных срезов; *з*, *и* – реконструкция кровеносной системы, вид с латеральной стороны; *к* – реконструкция плечевой кости, вид с вентральной стороны; *л*, *м* – реконструкция кровеносной системы, вид с вентральной стороны; *н*–*р* – внутреннее строение плечевой кости на виртуальных срезах. Обозначения: cc – центральный канал, sc – косые каналы, выходящие на поверхность кости, cm – медуллярная полость, cre – гребень для крепления мышц-разгибателей предплечья, crv – вентральный гребень, ectp – латеральный надмыщелок, entp – медиальный надмыщелок, fc – локтевая ямка.


crv
entp
cc
а
б
в
г
д
е
5 мм
(н)
(о)
(п)
(р)
crv
cc
sc
ectp
entp
fc
ж
з
и
к
л
м
cm
cre
cm
н
о
п
р
5 мм

слабо выраженной скульптурой в виде небольших гребней в проксимальной части, вероятно, для крепления дистальных участков внешнего лобково-седалищно-бедренного мускула (m. puboischiofemoralis externus). Дистальный конец сильно расширен, в поперечном сечении имеет бобовидную форму. На переднем крае его дорсальной поверхности имеется выраженное углубление, в которое открываются многочисленные каналы кровеносных сосудов; вероятнее всего – это место крепления сухожилия большеберцевого разгибателя голени (m. extensor cruris tibialis). Сходное углубление, вероятно, для крепления бедренно-малоберцового мускула (m. femorofibularis), имеется и на вентральной стороне; на поверхности этого углубления также открываются многочисленные каналы кровеносных сосудов.

МИКРОАНАТОМИЧЕСКОЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

Внутреннее строение плечевой кости (экз. ZIN PH 38/246) характеризуется наличием сложной системы разветвленных васкулярных каналов и полостей, связанных с медуллярной полостью (рис. 1, *о*, *п*). Медуллярная полость в центральной области диафиза небольшая, но заметно расширяется в дистальном и проксимальном направлении, постепенно переходя в разветвленную сеть извилистых каналов, частично преобразованных в полости эрозии. С поверхностью кости эта сеть сообщается через несколько косых каналов, выходящих на вентральную и дорсальную стороны в дистальной части, и на латеральную и медиальную стороны в проксимальной. На каждой из сторон кости данные каналы идут почти параллельно друг другу по направлению в сторону эпифиза, под острым углом относительно длины кости (рис. 1, sc). В центральной части диафиза, на вентральной стороне, на поверхность кости выходит еще один крупный канал, расположенный более вертикально (рис. 1, cc). Вероятнее всего, данный канал является местом вхождения сосуда, питающего кость, в то время как косые каналы, выходящие на поверхность в области эпифизов, являются его терминальными участками, питающими надкостницу, связки и прилегающие к плечевой кости мышцы.

Гистологическое строение плечевой кости на уровне середины диафиза характеризуется утолщенным первичным периостелиальным кортексом и отсутствием выраженной медуллярной полости (рис. 2, *б*, *в*). Первичный кортекс компактный, практически аваскулярный (присутствуют единичные васкулярные каналы в глубоких частях кортекса), сформированный параллельно-волокнистым костным матриксом. В первичном кортексе присутствуют многочисленные циклические ростовые метки, представленные линиями замедления (annuli) и остановки (lines of arrested growth, LAGs) роста (см. “Скелетохронологический анализ” ниже). Встречаются двойные и тройные LAGs (рис. 2, *б*).

Костный ремоделинг выражен в присутствии полостей эрозии и вторичных остеонов в центральной части кости (рис. 2, *в*, *д*).

Лакуны остеоцитов крупные, округлой формы в первичном кортексе (рис. 2, *г*) и овальные в ламеллярной кости вторичных остеонов (рис. 2, *д*). Лакуны остеоцитов в первичном кортексе расположены упорядоченно, циклически, в зонах между ростовыми метками.

Бедренная кость (экз. ZIN PH 39/246) обладает сходным с плечевой костью паттерном внутреннего строения, который характеризуется наличием медуллярной полости (в т.ч. и в середине диафиза), расширяющейся по направлению к эпифизам и переходящей в проксимальных и дистальных участках в сложную сеть извилистых каналов, частично замещенных полостями эрозии (рис. 3). Как и в случае с плечевой костью, данная сеть открывается на поверхность бедренной кости через косые каналы, направленные в стороны эпифизов и идущие с каждой отдельно рассматриваемой стороны кости параллельно друг другу (рис. 3, sc). В области диафиза данные каналы имеют значительно меньший диаметр и направлены более вертикально. Интересной особенностью является наличие в области дистального эпифиза крупных уплощенных полостей эрозии, расположенных друг над другом на относительно равном расстоянии (рис. 3, eb). Образование данных структур может быть связано с цикличными остановками роста кости, наличие которых подтверждается гистологическим строением. В таком случае, данные полости могут соответствовать положению, где находилась эпифизарная пластинка в периоды приостановки роста кости.

Все изученные гистологически бедренные кости (экз. ZIN PH 35/246, ZIN PH 37/246 и ZIN PH 39/246) на уровне диафиза характеризуются наличием толстого, компактного первичного кортекса (рис. 4, 5). Первичный периостели-

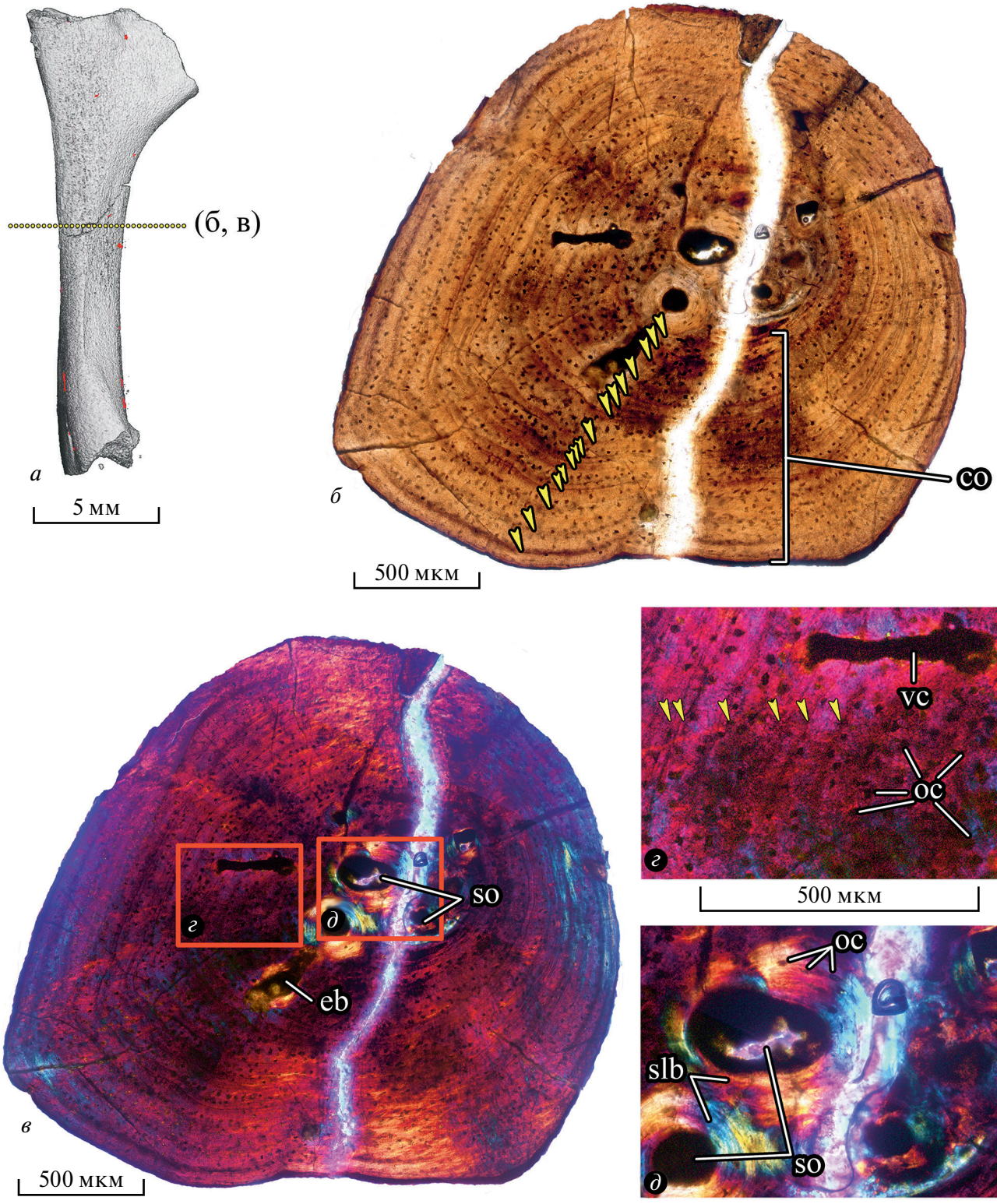


Рис. 2. Kulgeriherpeton ultimum Skutstchas et al., 2018, поперечный гистологический срез плечевой кости на уровне середины диафиза (экз. ZIN PH 38/246): *а* – реконструкция плечевой кости, вид с латеральной стороны с указанием места среза; *б* – срез плечевой кости в проходящем свете; *в* – срез плечевой кости в поляризованном свете с указанием границ участков, приведенных под большим увеличением; *г*, *д* – участки среза в поляризованном свете под большим увеличением. Обозначения: co – кортекс, eb – полость эрозии, oc – остеоциты, slb – вторичная ламеллярная кость, so – вторичный остеон, vc – васкулярный канал. Желтыми стрелками обозначены линии остановки роста (LAGs).

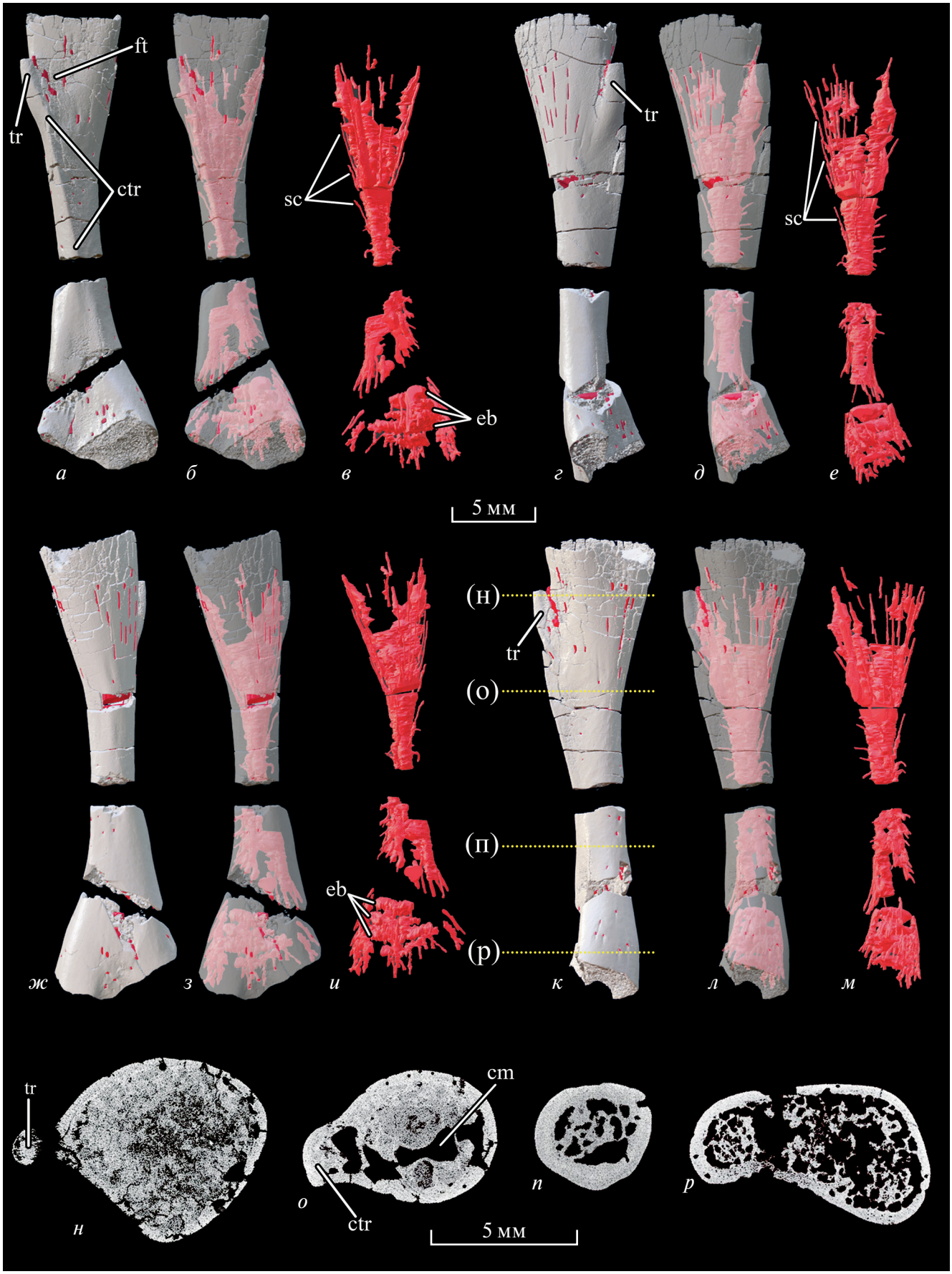

ft
tr
ctr
sc
tr
sc
eb
а
б
в
г
д
е
5 мм
(н)
tr
(о)
(п)
(р)
eb
ж
з
и
к
л
м
tr
cm
ctr
н
о
п
р
5 мм

Рис. 3. Kulgeriherpeton ultimum Skutstchas et al., 2018, 3D-реконструкция правой бедренной кости (экз. ZIN PH 39/246) и реконструкция каналов ее кровеносной системы: *а* – реконструкция бедренной кости, вид с вентральной стороны; *б*, *в* – реконструкция кровеносной системы, вид с вентральной стороны; *г* – реконструкция бедренной кости, вид спереди, *д*, *е* – реконструкция кровеносной системы, вид спереди; *ж* – реконструкция бедренной кости, вид с дорсальной стороны; *з*, *и* – реконструкция кровеносной системы, вид с дорсальной стороны; *к* – реконструкция бедренной кости, вид сзади с указанием мест виртуальных срезов; *л*, *м* – реконструкция кровеносной системы, вид сзади; *н*–*р* – внутреннее строение бедренной кости на виртуальных срезах. Обозначения: ctr – гребень трохантера, cm – медуллярная полость, eb – полости эрозии, ft – вентральная ямка, sc – косые каналы, выходящие на поверхность кости, tr – трохантер.

альный кортекс практически аваскулярный (на некоторых срезах присутствуют редкие, продольные первичные васкулярные каналы). Первичный кортекс сформирован параллельно-волокнистым костным матриксом. В первичном кортексе присутствуют циклические ростовые метки, представленные линиями замедления роста (annuli).

Вокруг медуллярной полости (= перимедуллярно) сохраняются участки нерезорбированного кальцифицированного хряща (рис. 5, car). Между хрящом и периостелиальной костью присутствует линия Кащенко. Поверх хряща может присутствовать слой эндостелиальной ламеллярной кости.

Костный ремоделинг выражен в присутствии полостей эрозии (в периостелиальном кортексе, на границе первичного кортекса и хряща и в самом хряще), в присутствии вторичных остеонов в перимедуллярной части (начальные этапы формирования вторичного остеона представлены на рис. 4, *з*), а также в резорбции глубоких слоев первичного кортекса с расширением медуллярной полости и последующим откладыванием эндостелиальной кости. В медуллярной полости формируются эндохондральные костные трабекулы, сформированные ламеллярной костью.

Лакуны остеоцитов крупные, округлой и овальной формы в первичном кортексе (рис. 4, *д*) и овальные во вторичной ламеллярной кости (рис. 4, *ж*).

СРАВНЕНИЕ

Микроанатомическое и гистологическое строение костей конечностей Kulgeriherpeton ultimum сходно с таковым у других стволовых карауридных саламандр (Kokartus, Marmorerpeton; см. Buffrénil et al., 2015; Skutschas, Stein, 2015) по следующим чертам: (1) наличие толстого компактного первичного кортекса, сформированного параллельно-волокнистым костным матриксом; (2) медуллярная полость в районе середины диафиза узкая или не выражена; (3) наличие ростовых меток в первичном кортексе; (4) присутствие остатков нерезорбированного хряща и линии Кащенко; (5) присутствие первичных васкулярных каналов; (6) активный вторичный ремоделинг с образованием полостей эрозии. Кроме этого, общими гистологическими особенностями строения длинных костей Kulgeriherpeton ultimum и Kokartus honorarius является наличие вторичных остеонов и формирование эндостелиальной перимедуллярной кости, сформированной ламеллярным костным матриксом (Skutschas, Stein, 2015).

Среди кроновых саламандр сходными чертами микроанатомического и гистологического строения костей конечностей, а именно толстым компактным первичным кортексом, сформированным параллельно-волокнистым костным матриксом, наличием ростовых меток и первичных васкулярных каналов, наличием полостей резорбции (вторичного ремоделинга), обладают представители исполинских саламандр (криптобранхид) (Canoville et al., 2018; Skutschas et al., 2019; Buffrénil, Laurin, 2021). Данное сходство, вероятно, связано с относительно крупными размерами карауридных стволовых саламандр и криптобранхид (см. Skutschas et al., 2019). У мелкоразмерных саламандр первичный кортекс, даже если он утолщенный, аваскулярный и обычно не имеет следов ремоделинга (полостей резорбции) (Canoville et al., 2018; Buffrénil, Laurin, 2021).

СКЕЛЕТОХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Сохранение ростовых циклических меток (annuli, LAGs) в первичном кортексе плечевой кости Kulgeriherpeton ultimum (экз. ZIN PH 38/246) позволило произвести их прямой подсчет и определить индивидуальный возраст и особенности роста животного. На уровне середины диафиза наблюдаются 16 ростовых цикли-

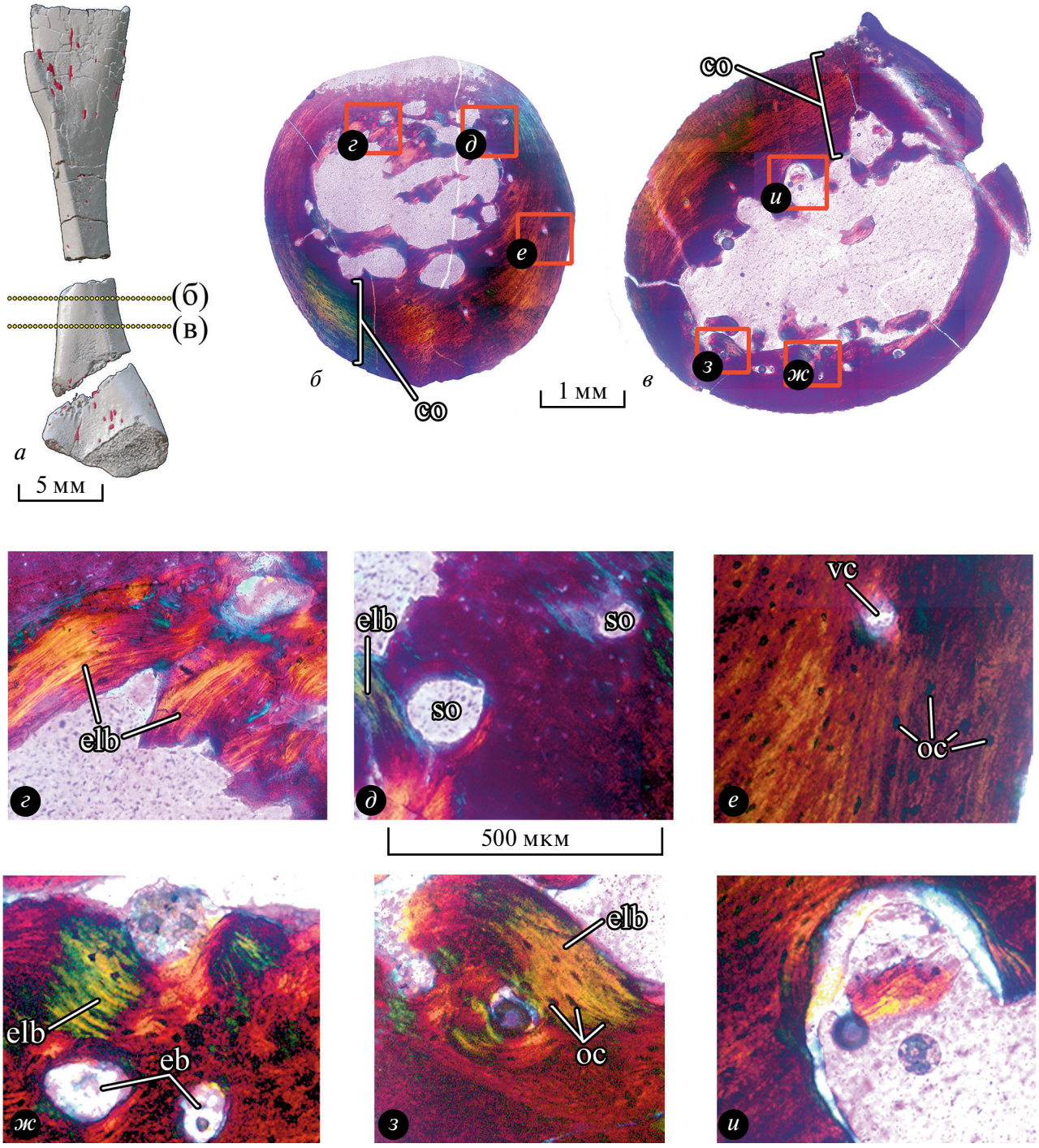


Рис. 4. Kulgeriherpeton ultimum Skutstchas et al., 2018, поперечный гистологический срез бедренной кости на уровне середины диафиза (экз. ZIN PH 39/246): *а* – реконструкция бедренной кости, вид с вентральной стороны с указанием мест срезов, *б*, *в* – срезы бедренной кости в поляризованном свете с указанием границ участков, приведенных под большим увеличением; *г*–*и* – участки срезов в поляризованном свете под большим увеличением. Обозначения: co – кортекс, eb – полость эрозии, elb – эндостелиальная ламеллярная кость, oc – остеоциты, slb – вторичная ламеллярная кость, so – вторичный остеон, vc – васкулярный канал.

ческих меток, в основном представленных линиями замедления роста (annuli). В двух случаях формировались сближенные двойные и тройные линии остановки роста (LAGs). Большая дистанция между циклическими ростовыми метками во внешних частях кортекса свидетельствует о том, что на момент смерти (минимум 13 лет) животное продолжало расти.

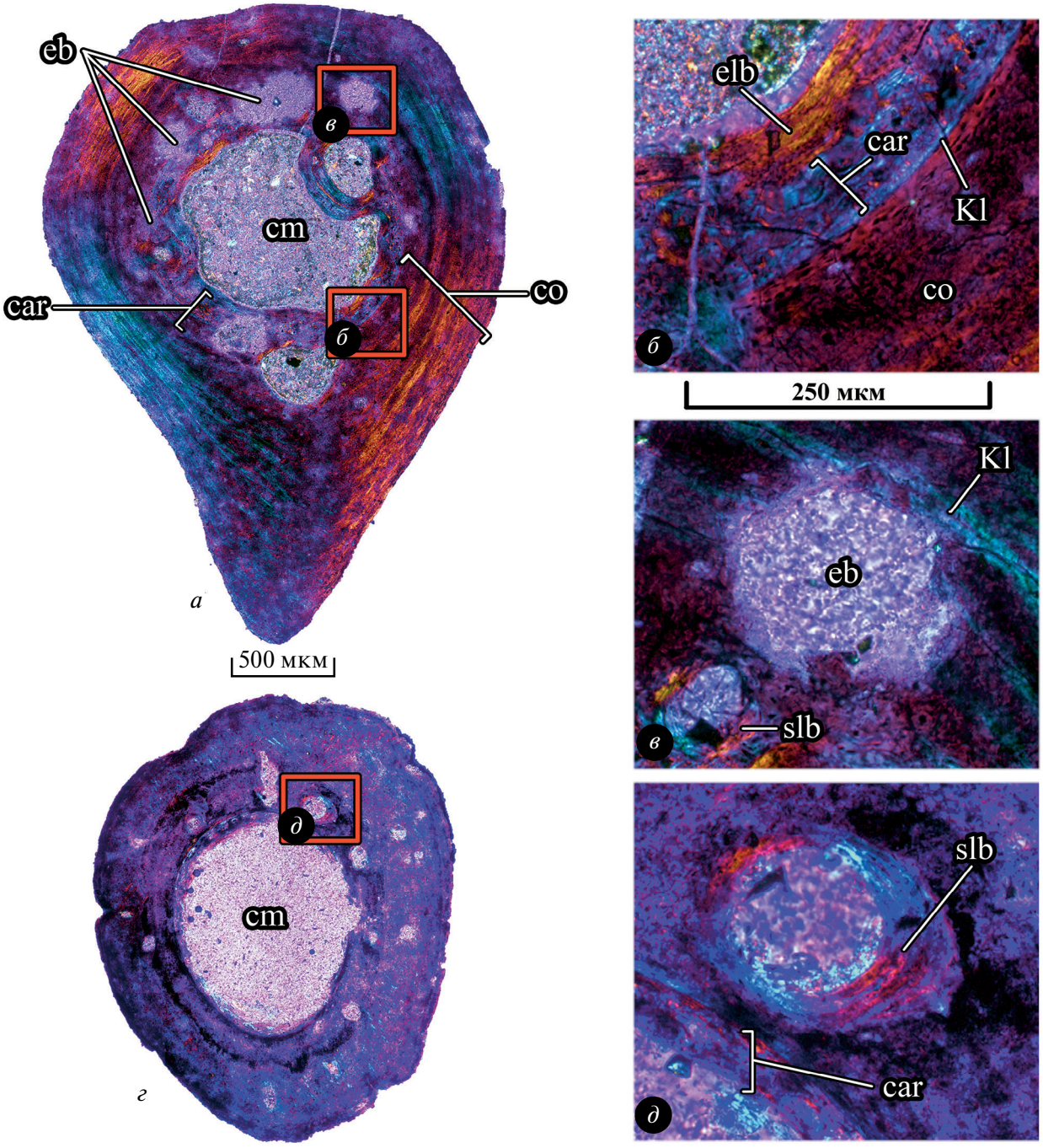


Рис. 5. Kulgeriherpeton ultimum Skutstchas et al., 2018, поперечные гистологические срезы бедренных костей: *а–в* – экз. ZIN PH 37/246: *а* – срез в проксимальной части диафиза в поляризованном свете с указанием границ участков, приведенных под большим увеличением; *б*, *в* – участки среза в поляризованном свете под большим увеличением; *г*, *д* – экз. ZIN PH 35/246: *г* – срез на уровне середины диафиза в поляризованном свете с указанием границ участка, приведенного под большим увеличением; *д* – участок среза в поляризованном свете под большим увеличением. Обозначения: car – кальцифицированый хрящ, co - кортекс, cm – медуллярная полость, eb – полость эрозии, elb – эндостелиальная ламеллярная кость, slb – вторичная ламеллярная кость, Kl – линия Кащенко.

Ростовые метки наблюдаются и в кортексе бедренных костей (рис. 5), но из-за особенностей сохранности произвести точный их подсчет невозможно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по морфологии, микроанатомии и гистологии костей конечностей Kulgeriherpeton ultimum позволяют реконструировать некото-

рые палеобиологические особенности как этой саламандры, так и в целом карауридных стволовых саламандр.

Плечевая кость Kulgeriherpeton ultimum обладает морфологией, характерной для постоянноводных неотенических саламандр (напр., криптобранхида Cryptobranchus, протеида Necturus) или личиночных стадий представителей более наземных групп. Отсутствие дорсального гребня, к которому у наземных саламандр крепится увеличенный подкоракоидно-лопаточный мускул (m. subcoracoscapularis), оттягивающий конечность назад при ходьбе, указывает на неспособность данной саламандры эффективно передвигаться по суше. Наличие выраженного гребня (или скульптуры, в случае с Cryptobranchus) в области латерального надмыщелка и проксимальнее него указывает на наличие мощных мускулов-разгибателей предплечья, которые крепятся в этой области. Развитость этой группы мышц указывает на их активное использование, вероятнее всего, при плавании.

Морфология бедренной кости также сходна с таковой у современных водных саламандр наличием менее высокого трохантера, смещенного на переднюю поверхность кости, и меньшими размерами вентральной ямки (fossa trochanterica), в сравнении с более наземными саламандрами. Смещение трохантера, вероятнее всего, связано с характерно измененным положением конечности у водных саламандр в состоянии покоя (конечности отведены назад и приподняты), а небольшие размеры вентральной ямки могут указывать на слабое развитие мышц (в частности, m. puboischiofemoralis externus), которые используются для поддержания тела над поверхностью во время передвижения по суше. В то же время, крупные размеры углублений в области дистального конца кости и значительная васкуляризация этих участков может свидетельствовать о наличии развитых мышц разгибателей и сгибателей голени, которые могли активно использоваться при плавании.

Наличие остатков хряща и сохранение линии Кащенко являются признаками неотении (= “скелетной неотении”; см., напр., Buffrénil, Laurin, 2021), и подтверждают выводы о неотенической природе стволовых карауридных саламандр (Buffrénil et al., 2015; Skutschas, Stein, 2015).

Скелетохронологический анализ показал наличие 16 циклических ростовых меток (annuli, LAGs) в кортексе крупной плечевой кости Kulgeriherpeton ultimum (экз. ZIN PH 38/246). Большинство из этих циклических ростовых меток представлено линиями замедления роста (annuli), в середине кортекса встречаются сближенные (двойные или тройные) линии остановки роста (LAGs).

Циклические ростовые метки формируются ежегодно и могут использоваться для определения индивидуального возраста животного. Сближенные линии остановки роста формируются при наличии неблагоприятных условий и замедлении роста. Соответственно, животное в течение жизни неоднократно испытывало стрессовые ситуации, в результате которых рост замедлялся и остеогенез прекращался полностью.

Наличие двойных LAGs часто указывает на две фазы роста в течение года (и на две фазы прекращения остеогенеза), связанные с колебаниями окружающей среды, как, например, климатическими изменениями с ярко выраженной сезонностью (Caetano et al., 1985). На примере изучения современных амфибий, таких как саламандры Triturus marmoratus, частота встречаемости двойных LAGs возрастает с увеличением высокогорности популяции (Caetano, Castanet, 1993). У лягушек Scaphiopus coachii наблюдается корреляция двойных LAGs с количеством муссонных осадков (Tinsley, Tocque, 1995). Также присутствие двойных LAGs может быть связано с нехваткой пищевых ресурсов (Sagor et al., 1998).

Двойные LAGs часто отмечаются у лиссамфибий (Caetano, Castanet, 1993; Smirina, 1994), но они также известны у амфибий перми и триаса – темноспондил Apateon и Rhinesuchus (Sanchez et al., 2010; McHugh, 2014), а также Doleserpeton (Gee et al., 2020).

На данный момент неясно, формировались ли двойные и тройные LAGs у Kulgeriherpeton в течение одного года (тогда возраст животного соответствовал 13 годам), либо каждая из них формировалась ежегодно (в этом случае индивидуальный возраст – 16 лет).

Важной особенностью, отмеченной на срезе плечевой кости (экз. ZIN PH 38/246), является отсутствие сокращения дистанции между циклическими ростовыми метками во внешнем кортексе. Резкое сокращение дистанции между ростовыми метками в периферической части кортекса и формирование внешней фундаментальной системы (external fundamental system) соответствуют прекращению фазы активного роста

(Woodward et al., 2011). Отсутствие сближенных ростовых меток в периферической части кортекса свидетельствует о том, что крупная плечевая кость (экз. ZIN PH 38/246) принадлежала активно растущему животному, еще не достигшему максимального индивидуального возраста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Дзержинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные. Пресмыкающиеся. М.: Высшая школа, 1978. 407 с.

Ashley-Ross M.A. The Comparative myology of the thigh and crus in the salamanders Ambystoma tigrinum and Dicamptodon tenebrosus // J. Morphol. 1992. V. 211. № 2. P. 147–163.

Caetano M.H., Castanet J. Variability and microevolutionary patterns in Triturus marmoratus from Portugal: age, size, longevity and individual growth // Amphibia-Reptilia. 1993. V. 14. P. 117–129.

Caetano M.H., Castanet J., Francillon H. Détermination de l'âge de Triturus marmoratus marmoratus (Latreille, 1800) du Parc National de Peneda Gerês (Portugal) // Amphibia-Reptilia. 1985. V. 6. P. 117–132.

Canoville A., Laurin M., de Buffrénil V. Quantitative data on bone vascular supply in lissamphibians: comparative and phylogenetic aspects // Zool. J. Linn. Soc. 2018. V. 182. P. 107–128.

De Buffrénil V., Canoville A., Evans S.E., Laurin M. Histological study of karaurids, the oldest known (stem) urodeles // Hist. Biol. 2015. V. 27. № 1. P. 109–114.

De Buffrénil V., Laurin M. Lissamphibia // Vertebrate Skeletal Histology and Paleohistology / Eds. de Buffrénil V., de Ricqlès A.J. Zylberberg L. et al. Boca Raton; L.: CRC Press, 2021. P. 345–362.

Francillon-Vieillot H., de Buffrénil V., Castanet J. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. V. 1 / Ed. Carter J.G. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.

Gee B.M., Haridy Y., Reisz R.R. Histological skeletochronology indicates developmental plasticity in the early Permian stem lissamphibian Doleserpeton annectens // Ecol. and Evol. 2020. V. 10. P. 2153–2169.

Jones M.E.H., Benson R.B.J., Skutschas P. et al. Middle Jurassic fossils document an early stage in salamander evolution // PNAS. 2022. V. 119. № 30. P.1–12.

McHugh J.B. Paleohistology and histovariability of the Permian stereospondyl Rhinesuchus // J. Vertebr. Paleontol. 2014. V. 34. № 1. P. 59–68.

Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Reconstructing pectoral appendicular muscle anatomy in fossil fish and tetrapods over the fins-to-limbs transition // Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc. 2018. V. 93. P. 1077–1107.

Molnar J.L., Diogo R., Hutchinson J.R., Pierce S.E. Evolution of hindlimb muscle anatomy across the tetrapod water-to-land transition, including comparisons with forelimb anatomy // Anat. Rec. 2020. V. 303. № 2. P. 218–234.

Rich T.H., Vickers-Rich P., Gangloff R.A. Polar dinosaurs // Science. 2002. V. 295. № 5557. P. 979–980.

Sagor E.S., Ouellet M., Barten E., Green D.M. Skeletochronology and geographic variation in age structure in the wood frog, Rana sylvatica // J. Herpetol. 1998. V. 32. № 4. P. 469–474.

Sanchez S., de Ricqles A., Schoch R., Steyer S. Developmental plasticity of limb bone microstructural organization in Apateon: histological evidence of paedomorphic conditions in branchiosaurs // Evol. & Devel. 2010. V. 12. № 3. P. 315–328.

Skutschas P.P. A relict stem salamander: evidence from the Early Cretaceous of Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2016. V. 61. № 1. P. 119–123.

Skutschas P.P., Kolchanov V.V., Averianov A.O. et al. A new relict stem salamander from the Early Cretaceous of Yakutia, Siberian Russia // Acta Palaeontol. Pol. 2018. V. 63. № 3. P. 519–525.

Skutschas P., Martin T. Cranial anatomy of the stem salamander Kokartus honorarius (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // Zool. J. Linn. Soc. 2011. V. 161. P. 816–838.

Skutschas P.P., Saburov P.G., Boitsova E.A., Kolchanov V.V. Ontogenetic changes in long-bone histology of the cryptobranchid Eoscapherpeton asiaticum (Amphibia: Caudata) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // C. R. Palevol. 2019. V. 18. № 3. P. 306–316.

Skutschas P., Stein K. Long bone histology of the stem salamander Kokartus honorarius (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // J. Anat. 2015. V. 226. № 4. P. 334–347.

Smirina E.M. Age determination and longevity in amphibians // Gerontol. 1994. V. 40. P. 133–146.

Tinsley R.C., Tocque K. The population dynamics of a desert anuran, Scaphiopus couchii // Austral. J. Ecol. 1995. V. 20. P. 376–384.

Woodward H.N., Horner J.R., Farlow J.O. Osteohistological evidence for determinate growth in the American alligator // J. Herpetol. 2011. V. 45. № 3. P. 339–342.

Long Bone Morphology and Histology of the Stem Salamander *Kulgeriherpeton ultimum* (Caudata, Karauridae) from the Lower Cretaceous of Yakutia

P. P. Skutschas[1], P. G. Saburov[1], A. V. Uliakhin[2], V. V. Kolchanov[1]

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

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

The morphology and histological structure of the humerus and femur of the stem karaurid salamander *Kulgeriherpeton ultimum* Skutstchas et al., 2018, from the Lower Cretaceous Teete locality, Republic of Sakha (Yakutia) is described. The microanatomical and histological structure of *K. ultimum* is characterized by the presence of a thick compact primary cortex formed by a parallel-fibred bone; the absence (in the humerus) or presence of a small medullary cavity in the middle of the diaphysis; the presence of a medullary cavity expanding toward the epiphyses, which passes in the proximal and distal parts into a complex network of sinuous canals, partially replaced by erosion bays; the presence of primary vascular canals and growth marks in the primary cortex; the presence of remnants of unresorbed cartilage and the Kaschenko's line; active secondary remodeling with the formation of erosion bays similar to those in large-sized salamanders (other stem karaurid salamanders and cryptobranchids). Skeletochronological analysis of the humerus of *K. ultimum* showed that at the time of the animal's death, its individual age was 13-16 years, and the absence of a reduction in the distance between cyclic growth marks in the periphyric part of the cortex indicates that it belonged to an actively growing individual that had not reached its maximum possible size. The similarity in the morphology of the humerus and femur of *K. ultimum* and modern aquatic neotenic salamanders (absence of a dorsal crest on the humerus for the attachment of m. subcoracoscapularis, less high, displaced forward trochanter of femur, shallow ventral fossa (fossa trochanterica) on the femur), as well as the presence of remnants of cartilage and preservation of Kashchenko's line in the internal structure of limb bones confirm conclusions about aquatic life style and neotenic nature of stem karaurid salamanders.

Keywords: Kulgeriherpeton, stem salamanders, Karauridae, paleohistology, Early Cretaceous, Yakutia