ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2024, № 4, с. 74–87

УДК 567.6:551.736.3(470.57)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ KOTLASSIA PRIMA AMAL. (TETRAPODA, SEYMOURIAMORPHA)

© 2024 г. В. В. Буланов*

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

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

Поступила в редакцию 11.12.2023 г.
После доработки 13.03.2024 г.
Принята к публикации 13.03.2024 г.

На основе фрагментарных остатков из пяти верхнепермских местонахождений Восточной Европы приводятся дополнительные данные по морфологии и распространению котласиида Kotlassia prima Amal. (Seymouriamorpha). Новые находки позволяют предполагать для K. prima отсутствие сейсмосенсорной системы на завершающих стадиях онтогенеза, что может свидетельствовать о более наземной экологии вида во взрослом состоянии по сравнению с другими позднепермскими представителями семейства (Microphon spp.), сохранявшими дефинитивно педоморфные характеристики в строении черепа и посткраниального скелета. Гомодонтное состояние зубной системы и простая форма зубов позволяют трактовать K. prima как хищника широкого трофического спектра, добыча которого определялась ресурсной базой конкретных биотопов и могла включать как беспозвоночных, так и сравнительно некрупных позвоночных животных. Новые находки демонстрируют типичность K. prima для тетраподных ассоциаций северо-востока Восточно-Европейской платформы, пролонгируют известный диапазон распространения рода Kotlassia до терминально-пермских отложений жуковского горизонта и указывают на сохранение семейством Kotlassiidae таксономического разнообразия и значимой роли в сообществах позвоночных вплоть до пермо-триасового ценотического кризиса.

Ключевые слова: Kotlassiidae, верхняя пермь, Восточная Европа, морфология, зубная система, стратиграфическое распространение

DOI: 10.31857/S0031031X24040073, **EDN:** SDYUPK

ВВЕДЕНИЕ

Kotlassia prima Amalitzky, 1921 является одним из первых представителей сеймуриаморфных амфибий, описанных с территории Восточной Европы. Типовые материалы (почти полный скелет и изолированный череп) происходят из местонахождения Соколки, раскопки которого проводились В.П. Амалицким в период с 1899 по 1913 гг. (Амалицкий, 1921; Нелихов, 2020). Второй вид Kotlassia, установленный Амалицким в Соколках – K. secunda – в дальнейшем был выделен П.П. Сушкиным в отдельные род Karpinskiosaurus и семейство Karpinskiosauridae (Sushkin, 1925). Корректность данного решения была подтверждена всеми последующими публикациями (Ивахненко, 1987; Bulanov, 2003; Klembara, 2010), если не считать работы А.П. Быстрова (Bystrow, 1944), который, рассматривая Karpinskiosaurus secundus в качестве младшего синонима Kotlassia prima, опубликовал смешанную характеристику обеих форм, дополнив ее, вслед за А.П. Гартманн-Вейнберг (1935), описанием панциря хониозухида Chroniosuchus licharevi, происходящего из того же местонахождения. Таким образом, приведенное Быстровым морфологическое описание Kotlassia основано на комплексе остатков, принадлежащих представителям трех различных семейств, что определяет актуальность переизучения типовых материалов по сеймуриаморфам из Соколков, в первую очередь, экземпляров, относимых к K. prima.

Более поздние работы почти не добавляют данных по морфологии и распространению рода Kotlassia. При описании ископаемой герпетофауны из местонахождения Пронькино (Оренбургская обл.) Б.П. Вьюшков (1957) определил как Kotlassia sp. несколько изолированных позвонков, строение которых, однако, не вполне соответствует таковому голотипа K. prima, что

позволяет считать более вероятной их принадлежность сеймуриаморфам, установленным в местонахождении по краниальным остаткам – Karpinskiosaurus ultimus или Microphon gracilis. Один из предполагавшихся видов рода Kotlassia – K. grandis Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994, описанный из терминально-пермского местонахождения Самбуллак (Оренбургская обл.), как показала ревизия (Bulanov, 2003), может быть уверенно отнесен к роду Karpinskiosaurus и, с большой вероятностью, является младшим синонимом Karpinskiosaurus secundus. Различные аспекты морфологии Kotlassia prima рассматривались в ряде публикаций (Ивахненко, 1987; Bulanov, 2003), которые отчасти ревизовали описания Быстрова, но почти не дополнили краниальную характеристику таксона по причине плохой сохранности экземпляров типовой серии, которые сильно пострадали при первичном препарировании.

Первой достоверной находкой остатков K. prima за пределами типового местонахождения стало их обнаружение в местонахождении Гороховец (Владимирская обл.), раскопки которого проводились отрядом Палеонтологического ин-та РАН (ПИН РАН) в 1999–2006 гг. Местонахождение охарактеризовано сходной с Соколками ассоциацией тетрапод, однако, в отличие от Соколков, в ориктоценозе Гороховца в количественном отношении явным образом преобладают тетраподы водного блока – хрониозухии, двинозавриды и сеймуриаморфы, представленные, по большей части, изолированным материалом (Сенников и др., 2003). Kotlassia prima определена в коллекции из Гороховца по отдельным костям крыши черепа и небного комплекса, позвонкам, а также изолированным зубам, которые аналогичны нескольким сохранившимся зубам голотипа. В дальнейшем зубы K. prima, имеющие простое, но узнаваемое строение, были обнаружены в некоторых других верхневятских местонахождениях (рис. 1), в частности, в местонахождениях Элеонора и Раша (саларевская свита нефедовского горизонта) в Архангельской обл., расположенных сравнительно близко к Соколкам (в 27 и 76 км соответственно), а также в локализованных неподалеку от Гороховца местонахождениях Жуков Овраг-1-А и Быковка, имеющих более высокое стратиграфическое положение (жуковский горизонт).

Все изолированные зубы из перечисленных местонахождений отнесены к K. prima, поскольку наблюдаемые отличия в строении коронок укладываются в диапазон индивидуальной изменчивости, наблюдаемой у других сеймуриаморф во взрослом состоянии (Bulanov, 2003). Наличие в вятском ярусе нескольких видов Kotlassia, характеризующихся сходным строением зубов, не исключено, но в настоящий момент не может быть доказано, поскольку голотип допускает возможность сравнения потенциальных видов лишь по ограниченному набору признаков, связанных именно с челюстным и небным озублением. Таким образом, в случае стабильного состояния зубной системы внутри рода Kotlassia его видовая дифференциация (проводимая на основе краниальных характеристик) будет возможна только при появлении нового репрезентативного материала, связанного с другими аспектами морфологии. Более вероятным, однако, остается предположение, что отличия новых видов Kotlassia будут проявляться в первую очередь в строении зубной системы, поскольку ее адаптивная модификация выступает очевидным триггером видообразования в филогенезе Kotlassiidae с момента обособления этой группы внутри Seymouriamorpha (Bulanov, 2003; Буланов, 2006).

С учетом перечисленных замечаний и принимая во внимание скудность данных по морфологии K. prima, представляется целесообразным привести описание уже имеющейся коллекции, что позволяет расширить характеристику вида, а также скорректировать данные по географическому и стратиграфическому распространению рода Kotlassia, продемонстрировав его типичность для верхнепермских (вятских) отложений северо-востока Восточно-Европейской платформы. Преобладание в имеющейся выборке озубленных элементов черепа и изолированных зубов позволяет сделать акцент в приводимом ниже описании на морфологии зубной системы, специализация которой способствовала успешной интеграции котлассиид в трофическую структуру региональных средне–позднепермских сообществ позвоночных, что стимулировало рост таксономического и биоморфного разнообразия внутри семейства.

МАТЕРИАЛ

Установленная в Гороховце ассоциация тетрапод включает в себя, по меньшей мере, три формы сеймуриаморфных амфибий – Kotlassia prima, Microphon sp. и Karpinskiosaurus secundus, из которых первый вид представлен в сборах исключительно изолированным материалом. Из коллекции, полученной при раскопках местонахождения (колл. ПИН РАН, № 4818), к K. prima могут быть уверенно отнесены задний отдел

maxillare, фрагмент dentale, ectopterygoideum, squamosum, позвонки, а также более 30 изолированных зубов, отобранных из промытого костеносного песка. В настоящей работе рассматриваются только краниальные остатки K. prima. Принадлежность к этому виду озубленных элементов, а также изолированных зубов, определена на основе сходства с зубами голотипа; правомерность отнесения к K. prima описываемой чешуйчатой кости обосновывается отдельно. Выборка изолированных зубов K. prima из местонахождения Элеонора составляет более 10 экз., из Раши и Быковки – по два экз., а в Жуковом Овраге-1-А обнаружен всего один зуб (костеносная порода из последнего местонахождения предоставлена в распоряжение автора В.К. Голубевым).

С целью гистологической характеристики челюстных зубов K. prima и определения особенностей их имплантации, фрагмент зубной кости (экз. ПИН, № 4818/615), почти не сохранивший зубов, был использован для изготовления вертикальных и поперечных тонких срезов.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

Maxillare. Неполное правое maxillare (экз. ПИН, № 4818/1100; табл. V, фиг. 1) содержит заднюю половину зубного ряда и насчитывает 17 зубных позиций. Высота кости в передней части соответствует полной высоте расположенных здесь зубов. С внешней стороны антеро-дорсальный участок сохранившегося фрагмента несет слабо выраженный ячеистый орнамент. На дорсо-медиальной поверхности достаточно уверенно распознаются площадки крепления jugale и lacrimale, граница между которыми располагалась напротив десятого с конца максиллярного зуба, а на медиальной – фланги прилегания palatinum и ectopterygoideum, контактировавших напротив восьмой и девятой с конца зубных позиций (табл. V, фиг. 1б). Небольшой выступ с медиальной стороны, выходящий к переднему торцевому краю, может быть уверенно интерпретирован как окончание гребневидного выроста, обрамляющего дорсально *fossa antorbitalis* (табл. V, фиг. 1б). У котлассиида Microphon exiguus данное углубление располагается в конце передней трети maxillare, и на участке спереди от него кость вмещает пять (экз. ПИН, №№ 3713/45, 3713/99; 4548/140; 4547/13) или, реже, шесть (экз. ПИН, № 3713/46) зубов. С учетом этого, а также принимая во внимание, что передняя часть *fossa antorbitalis* на образце не представлена, можно предполагать, что число максиллярных зубов у Kotlassia prima во взрослом состоянии составляло не менее 23, что заметно превышает это значение для взрослых экземпляров M. exiguus (не более 18 зубов: Bulanov, 2003; Буланов, 2014).

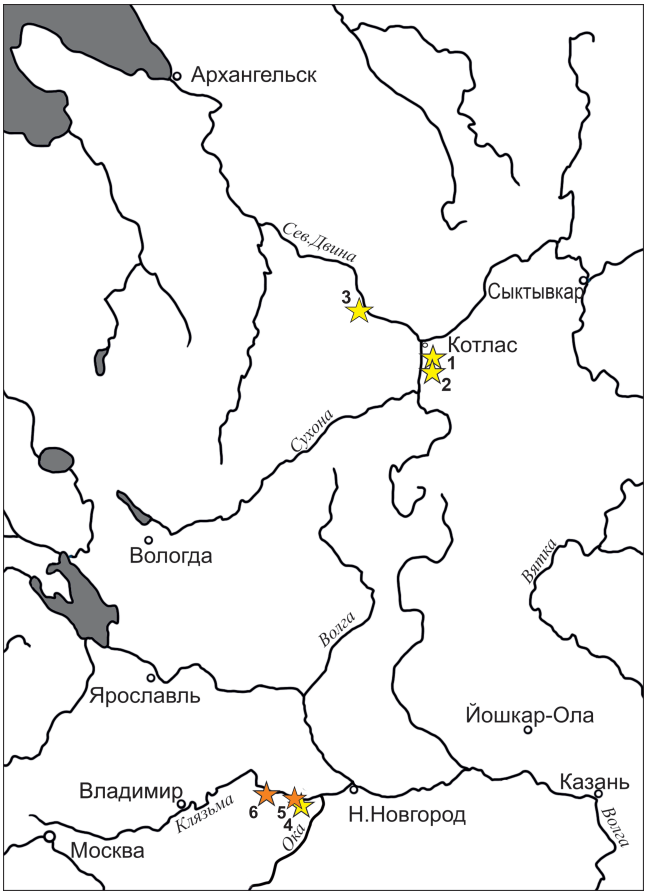


Рис. 1. Расположение верхнепермских местонахождений с остатками Kotlassia prima Amalitzky, 1921: 1 – Соколки (Архангельская обл.; вятский ярус, нефедовский горизонт, саларевская свита, комарицкая пачка), 2 – Элеонора (Архангельская обл.; вятский ярус, саларевская свита, нефедовский горизонт, верхняя часть комарицкой пачки), 3 – Раша (Архангельская обл.; вятский ярус, саларевская свита), 4 – Гороховец (Владимирская обл.; верхняя пермь, вятский ярус, нефедовский горизонт, обнорская свита), 5 – Жуков Овраг-1-А (Владимирская обл.; вятский ярус, жуковский горизонт), 6 – Быковка (Владимирская обл.; вятский ярус, жуковский горизонт).

В пределах сохранившейся части зубного ряда высота зубов равномерно уменьшается до конца челюсти. Зубы аналогичны по строению таковым (аналогичны таковым) maxillare голотипа Kotlassia prima (табл. V, фиг. 1в; рис. 2, *а*): они высокие, монокуспидные, с едва вздутым базальным отделом и выраженным лингвальным наклоном вершинки. Режущие канты острые, в виде ровной, не зазубренной и не гофрированной оторочки. Орнаментация эмали почти отсутствует: лишь на некоторых зубах можно

наблюдать короткие гребешки на лингвальной стороне базальной части коронки, выходящие к дистальным окончаниям режущих кантов; привершинная часть всех зубов гладкая как с лингвальной, так и с лабиальной сторон. Основания зубов в своем дистальном отделе сильно сжаты с боков, что определяет наличие у них выраженного контрфорса, и имеют складчатую структуру. Борозды, разделяющие складки на внешней стороне, доходят до начала эмалевого покрытия. Третий, пятый, седьмой и девятый зубы (от переднего края образца) несут следы резорбции с лингвальной стороны, а также легкую притупленность вершинок (табл. V, фиг. 1в).

Dentale. Неполное левое dentale (экз. ПИН, № 4818/615; табл. V, фиг. 2) представляет собой заднюю часть элемента и содержит 23 зубные позиции, из которых пять являлись вакантными на момент захоронения. Оценить общее число зубов в зубной кости K. prima на основании имеющегося фрагмента без существенной погрешности затруднительно. Самый задний край кости отломан, но, судя по небольшому размеру последней зубной "ячейки", она вмещала последний зуб челюсти. Из всего зубного ряда сохранилось всего три зуба в его задней части, два из которых имеют строение коронок, аналогичное таковому максиллярных зубов. Зуб в третьей с конца позиции заметно развернут в челюсти: его лабиальная сторона смещена назад относительно лингвальной. Сломы зубов в передней части образца, отвечающей средней части полного dentale, демонстрируют сильное удлинение их оснований поперек несущей кости на уровне крепления к ней (табл. V, фиг. 2в), а также смыкание дентиновых ламелей боковыми сторонами внутри полости пульпы на уровне края лабиального бортика (базально ламели разделены). Внешняя поверхность dentale орнаментирована слабо выраженными продольными гребнями с локально расположенными на них выступами. Площадка налегания заднего короноида несет продольные гребни; более ровный передний участок медиального края зубной площадки, по-видимому, может интерпретироваться как поверхность прилегания среднего короноида, который, в отличие от postcoronoideum, не являлся местом крепления челюстных аддукторов и по этой причине не требовал более прочной интеграции в челюсть (табл. V, фиг. 2б, 2в). Контактные поверхности для angulare и postspleniale покрыты косыми гребнями, но граница элементов в месте их крепления к dentale достоверно не прослеживается. Внутри Меккелева желоба ближе к переднему краю кости имеется направленное вперед сосудистое отверстие.

Ectopterygoideum. Эктоптеригоид (экз. ПИН, № 4818/614; табл. V, фиг. 3) имеет форму неправильного параллелограмма с узким передним и сильнее расширенным задним краями. Антеро-латеральная оконечность кости, отделявшая заднюю часть palatinum от maxillare, клиновидная. Контактная площадка с maxillare, несущая слабо выраженные гребни и сосудистые отверстия, протягивается вдоль всего латерального фланга, свидетельствуя об отсутствии на стыке трех указанных элементов *fenestra suborbitalis*, реконструируемого в этом положении у Discosauriscidae и Seymouria (Klembara, 1997; Klembara et al., 2006). Фланг причленения pterygoideum обрамляет медиальный и, отчасти, каудальный отделы ectopterygoideum; эти элементы небного комплекса контактировали торцами, не образуя выраженного взаимного перекрывания в горизонтальной плоскости.

С вентральной стороны вдоль всей линии контакта с pterygoideum протягивается расширяющееся каудально озубленное поле, образованное плотно и неупорядоченно расположенными небольшими зубами (табл. V, фиг. 3а) и являющееся внешним продолжением зубного поля, развитого в пределах птеригоидов.

Весь вентролатеральный отдел кости занимает зубной ряд, состоящий из крупных, плотно сгруппированных зубов, сходных с челюстными по форме и размеру. Он представляет собой заднюю половину постхоанного зубного ряда, протягивающегося у котлассиид от заднего края хоаны до передней стенки аддукторной полости (Bystrow, 1944; Bulanov, 2003). Участок ряда, представленный на экз. ПИН, № 4818/614, содержит 10 зубных позиций (из которых четыре являются вакантными, а три содержат зубы, обломанные у основания) и следует вдоль границы с максиллой от фланга причленения palatinum до заднего окончания кости. Вблизи края аддукторной полости ряд отклоняется медиально, как это наблюдается на голотипе K. prima (Bystrow, 1944; Bulanov, 2003), и почти смыкается с медиальным зубным полем. Первый и последний зубы ряда немного меньше остальных и имеют округлую в сечении форму оснований; основания зубов в его средней части вытянуты так же сильно, как и у средних максиллярных зубов (табл. V, фиг. 3в). Отличия крупных зубов постхоанного ряда наружнокрыловидной кости от зубов челюстной аркады заключаются в менее уплощенном и несколько более расширенном

относительно базальной части коронки апикальном отделе. На коронках наименее поврежденных зубов уверенно определяется наличие острых, не зазубренных режущих кантов, менее широких в сравнении с таковыми челюстных зубов. Как и у последних, эмаль коронок зубов постхоанного ряда ectopterygoideum лишена орнаментации.

По аналогии с челюстными костями, участок постхоанного зубного ряда, представленный на ectopterygoideum, обрамлен с лабиальной стороны пластиновидным бортиком, выступающим относительно поверхности неба до середины высоты зубов, что свидетельствует о необходимости данной структуры для имплантации крупных зубов у котлассиид вне зависимости от их локации.

Дорсальную поверхность ectopterygoideum пересекает гребень, протягивающийся от постеро-латерального угла кости, где он образует резкое выпячивание, в антеро-медиальном направлении, где гребень сильно сглажен (табл. V, фиг. 3б). Поверхность кости постеро-медиально от гребня значительно менее ровная и тонкопористая. Не исключено, что последнее связано с креплением здесь латеральных порций m. pterygoideus (положение которого на ectopterygoideum, таким образом, по периферии ограничивалось указанным гребнем), однако данное предположение требует отдельного обоснования.

Squamosum. При своем крупном размере (длина не менее 35 мм при ширине 30 мм), указывающем на принадлежность взрослой особи, чешуйчатая кость, относимая здесь к K. prima (экз. ПИН, № 4818/881; табл. V, фиг. 4), характеризуется отсутствием желобов сейсмосенсорной системы и наличием покровного орнамента (заметно сглаженного вследствие транспортировки образца перед захоронением) из неправильной формы ячей, который у голотипа K. prima сохранился, в частности, на костях затылочного края черепа (Bulanov, 2003). У других северодвинско–вятских котлассиид, для которых строение squamosum известно во взрослом состоянии (Microphon exiguus, M. terminalis), этот элемент несет скульптуру из изолированных бугорков и коротких ундулирующих гребней, а также хорошо выраженные желоба сейсмосенсорных органов (Буланов, 2014; Bulanov, 2020). В частности, сходный бугорково-гребнистый орнамент и сейсмосенсорные желоба имеют обнаруженные в Гороховце совместно с Kotlassia prima элементы крыши черепа другого котлассиида, определяемые здесь как Microphon sp. (напр., экз. ПИН, №№ 4818/434 и 1844: angulare и затылочный отдел крыши черепа, соответственно). Из сеймуриаморф, определенных в Гороховце, ячеистая скульптура и отсутствие следов сейсмосенсорных структур во взрослом состоянии характерны также для Karpinskiosaurus secundus (Буланов, 2002; Bulanov, 2003; Klembara, 2010), однако чешуйчатая кость Kotlassia prima (а также Microphon spp.) сильно отличается от таковой Karpinskiosaurus пропорциями (большей шириной), формой затылочного фланга, а также отодвинутым от края ушной вырезки положением *crista paraquadrata*.

Изолированные зубы. Более 30 изолированных зубов Kotlassia prima было обнаружено в Гороховце в результате промывания костеносного песка (рис. 2, *б–г*). По своей морфологии они аналогичны зубам описанных выше челюстных костей и легко отличимы от зубов других сеймуриаморф, определенных в данном местонахождении (Karpinskiosaurus secundus и Microphon sp.), благодаря иной форме коронок, отсутствию орнаментации эмали и ровным режущим кантам, которые не гофрированы и не несут дополнительных зубцов. Как упоминалось, изолированные зубы сходного строения обнаружены также в местонахождениях Элеонора, Раша, Жуков Овраг-1-А и Быковка (рис. 2). Наблюдаемые отличия зубов K. prima из разных местонахождений, выражающиеся в несколько иной высоте коронок и степени наклона вершины зуба, не являются качественными и укладываются в диапазон изменчивости, наблюдаемой у зубов описанной выше верхнечелюстной кости (экз. ПИН, № 4818/1100), а также устанавливаемой для зубной системы других котлассиид (Bulanov, 2003; Буланов, 2006, 2014).

Гистология и особенности имплантации зубов. Общее описание строения челюстных зубов K. prima в поперечных срезах было впервые выполнено Быстровым (Bystrow, 1944), который отметил принципиальное сходство складчатой структуры дентина их оснований с зубами Benthosuchus sushkini, однако гистологические аспекты структуры дентина и имплантации зубов в работе не рассматривались. Для детализации гистологической характеристики зубов Kotlassia prima описанный выше фрагмент dentale (экз. ПИН, № 4818/615; табл. V, фиг. 2) был использован для изготовления тонких срезов: 1) вертикального, ориентированного лабио-лингвально и проходящего через вершину сохранившегося зуба в передней части образца (рис. 3, *а*, *б*) и 2) поперечного на уровне

крепления к кости одного из сломанных зубов задней части зубного ряда (рис. 3, *в–е*). Обилие гидроокислов железа, образующих пленки на внешней поверхности кости, а также выстилку или заполнения внутрикостных полостей, по-видимому, является причиной хорошего контраста различных гистологических структур и их избирательной окраски.

Вертикальный срез через продольную (лабио-лингвальную) ось зуба (рис. 3, *а*) демонстрирует упорядоченную ортодентиновую структуру стенок зуба в его коронарной части с легким сигмоидальным изгибом дентиновых тубулей вблизи наружной и внутренней стенок основания. Окраска тубулей, формирующих апикальную часть коронки, значительно более темная, однако они не могут трактоваться как поврежденные тракты (“dead tracts”), поскольку эмалевое покрытие в области их распространения не нарушено и тубули не экспонируются на наружную поверхность. В апикальной части зуба толщина эмали составляет 10 мкм.

Поперечный срез в области зоны имплантации (рис. 3, *б–д*) демонстрирует наличие 21 складки в основании зуба и 20 разделяющих их ламелей. Распределение складок равномерное и почти симметричное на боковых сторонах; лабиальная часть стенки зуба, однако, сформирована более широкими складками, вследствие чего объем полости пульпы здесь несколько увеличен (рис. 3, *в*). Ламели короткие, преимущественно прямые или, реже, слабоизогнутые; в лабиальном и лингвальном отделах основания они заметно отклоняются в сторону центра пульпарной полости. В центральной и лингвальной частях среза, если не считать одной пары ламелей уменьшенной длины, расстояние между концами соседних ламелей, а также дистанция между ламелями-антагонистами примерно соответствуют ширине складок. Эти соотношения несколько нарушены в лабиальной области, где число ламелей меньше и расстояние между ними увеличено.

Ортодентиновая структура стенок зуба лучше выражена в ядрах складок, где более плотная упаковка тубулей обеспечивает их прямую форму и упорядоченную структуру. Благодаря плотной группировке тубулей на срезе эти области окрашены темнее и могут трактоваться как “dark dentine”, хотя у Kotlassia этот эффект выражен слабее, чем у Seymouria и других тетрапод, у которых объем пульпарной полости редуцирован вследствие расширения ламелей и/или их

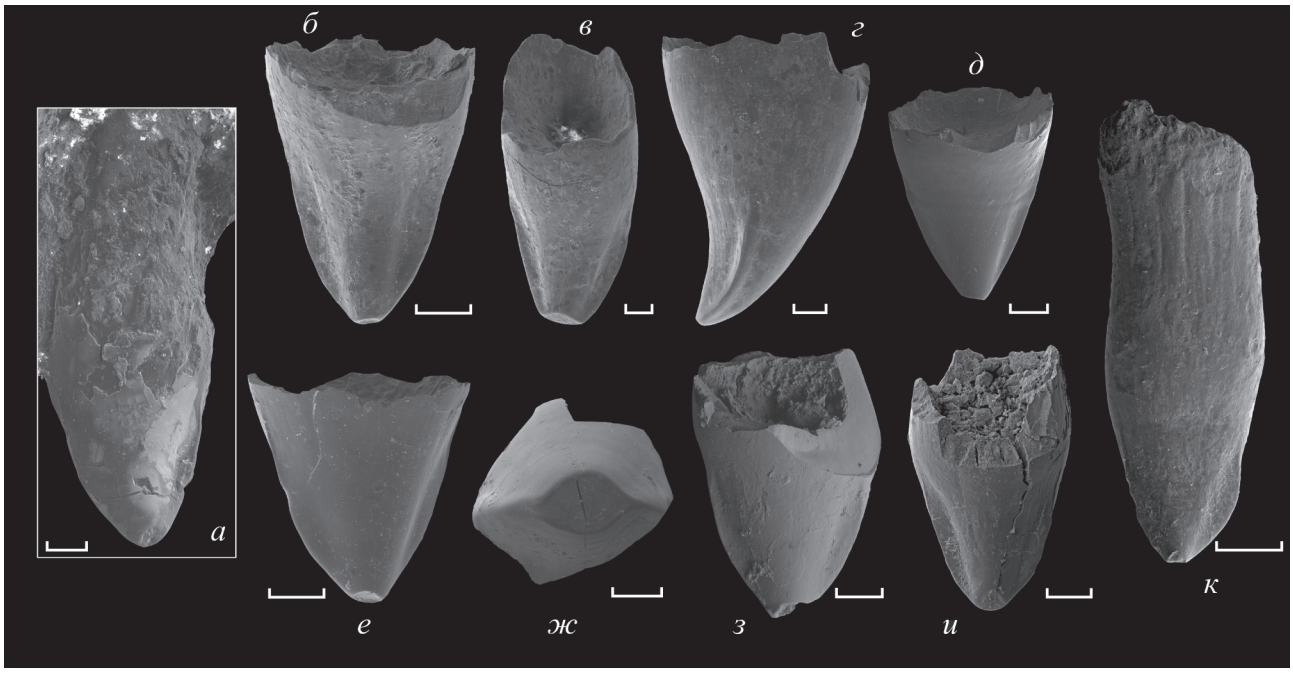


Рис. 2. Kotlassia prima Amalitzky, 1921, челюстные зубы: *а* – максиллярный зуб голотипа ПИН, № 2005/74, местонахождение Соколки; *б–г* – изолированные зубы из местонахождения Гороховец: экз. ПИН, №№ 4818/1841 (лингвально), 4818/1842 (лингвально) и 4818/1843 (сбоку), соответственно; *д* – изолированный зуб из местонахождения Раша, экз. ПИН, № 4650/16 (лингвально); *е, ж* – изолированные зубы из местонахождения Элеонора: экз. ПИН, №№ 4725/10 (лингвально) и 4725/11 (апикально), соответственно; *з* – изолированный зуб из местонахождения Жуков Овраг-1-А, экз. ПИН, № 535/54 (лингвально); *и, к* – изолированные зубы из местонахождения Быковка: экз. ПИН, №№ 5078/47 (лингвально) и 5078/20 (лингвально), соответственно. Длина масштабных линеек – 0.3 мм.

ундулирующей структуры (Warren, Turner, 2006; Maho, Reisz, 2022). Дистальнее, по мере увеличения расстояния между тубулями, их форма становится менее упорядоченной, они приобретают индивидуальную кривизну, а также начинают ветвиться вблизи и, отчасти, внутри гранулярного слоя Томаса (рис. 3, *д*).

Зона гранулярного дентина развита хорошо и уверенно прослеживается как во внешней стенке зуба, где имеет толщину около 20 мкм, так и внутри ламелей. В структурном плане гранулярный слой неоднородный, содержит небольшие полости, возникшие, по-видимому, вследствие неравномерной минерализации предентина. Тонкий слой (ок. 10 мкм) аморфного бесклеточного цемента (рис. 3, *д*; *ac*) связан с гранулярным дентином широкой переходной зоной (там же; *dcj*), содержащей многочисленные, тонкие, ветвящиеся и расположенные под прямым углом к внешней поверхности зуба полости, появление которых, по-видимому, было обусловлено имевшим место формированием фиброзного компонента. Благодаря неоднородной структуре, переходный слой окрашен темнее и трассируется внутрь ламелей, иногда сливаясь с аналогичным слоем соседней складки, но иногда разделяясь осветленным прослоем (рис. 3, *г*, *д*), что в совокупности маркирует наличие цементогенеза в ламелях в момент формировании зубных оснований.

Несмотря на структурное сходство (аморфность), расположенный по периферии клеточный цемент отделен от бесклеточного резкой границей и имеет значительно бóльшую толщину (30–50 мкм) (рис. 3, *д*; *cc*). Вследствие гомогенности он имеет светлую окраску, но местами содержит крупные и вариабельные по форме полости. Некоторые из этих полостей, судя по толщине и протяженности, являются элементами васкулярной сети, что подтверждается их связью с лакунами окружающего основание зуба альвеолярного матрикса (чем обусловлено, в частности, и их минеральное заполнение). Некоторые полости, однако, располагаются в толще клеточного цемента изолированно и, судя по их размеру и по связанными с ними сложными ветвящимися структурами, интерпретируемыми здесь как каналы, вмещавшие каналикули, являются лакунами цементоцитов (рис. 3, *е*: *cn, cl*). Последние распределены в толще клеточного цемента неравномерно, группируясь вдоль и на некоторой дистанции от его границы с бесклеточным цементом и, по большей части, обращены к ней своей расширенной стороной. Клеточный цемент не содержит шарпеевых волокон; дистально он имеет резкую границу с окружающим пористым матриксом, который, предположительно, представляет собой альвеолярную костную ткань (которая, в частности, окружает основания зубов у Seymouria sanjuanensis: Maho, Reisz, 2022). Сильное затемнение препарата, обусловленное аутигенной минерализацией, не позволяет детально описать структуру образований периодонтальной области, развитых снаружи от слоя клеточного цемента, а также их соотношение с челюстной костной тканью.

ОБСУЖДЕНИЕ

Зубная система. Среди сеймуриаморф зубную систему большинства котлассиид отличает поликуспидное строение челюстных зубов, их сравнительно небольшое количество в челюстях, а также наличие в большей или меньшей степени сформированных рядов крупных зубов на латеральных элементах неба (Bulanov, 2003). Тем не менее, у тех представителей семейства, для которых описаны ранние стадии онтогенеза (Microphon exiguus, M. gracilis), при длине черепа 20 мм и менее фиксируется монокуспидное состояние челюстного озубления. Наблюдаемая в индивидуальном развитии поликуспидизация коронок зубов маргинального комплекса свидетельствует о смене приоритетного (определяющего адаптивную норму) типа объектов питания у особей по мере их роста. Различия в организации зубной системы в дефинитивном состоянии указывают на широкое экологическое (трофическое) разнообразие видов внутри семейства, среди которых отмечаются факультативно и облигатно растительноядные биоморфы (Biarmica и Leptoropha, соответственно), а также формы, демонстрирующие уклонение анцестральной специализации в направлении склерофагии (Microphon spp.) (Буланов, 2006). По широте трофической дифференциации котлассиидные сеймуриаморфы превосходят все известные семейства палеозойских земноводных. Экологическое и таксономическое разнообразие группы свидетельствует об ее интенсивной радиации в восточно-европейском регионе на протяжении средней и поздней перми, а также является показателем успешной интеграции Kotlassiidae в различные секторы консументальной структуры региональных фаунистических ассоциаций.

Среди описанного разнообразия котлассиид единственным видом, сохраняющим монокуспидное строение зубов на всем протяжении

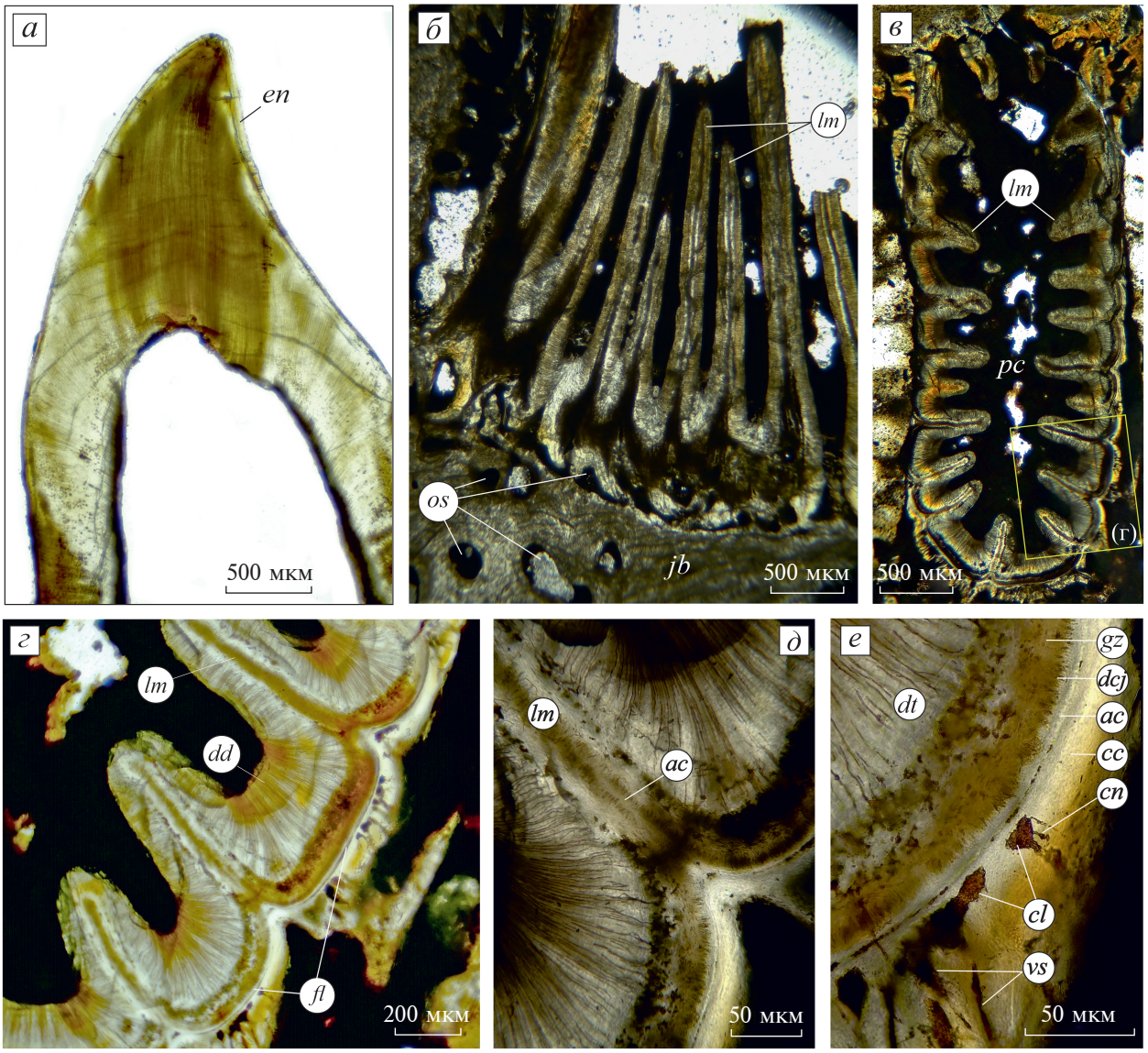


Рис. 3. Kotlassia prima Amalitzky, 1921, экз. ПИН, № 4818/615, гистологические срезы нижнечелюстных зубов из местонахождения Гороховец: *а, б* – вертикальный через вершину зуба (плоскость сечения ориентирована лабио-лингвально): *а* – коронарная часть зуба с упорядоченно-сигмоидальной структурой дентиновых тубулей; *б* – базальная часть зоны имплантации, демонстрирующая ширину и протяженность ламелей, отсутствие альвеолярной костной ткани в базальном положении и характер васкуляризации челюстной костной ткани в месте крепления основания; *в–е* – поперечный срез, в 1 мм выше уровня крепления к кости: *в* – общий вид сечения, демонстрирующий число, форму и распределение складок и ламелей (сечение ориентировано лабиальной стороной вверх); *г* – увеличенное изображение складок лингвальной части основания; *д* – особенности гистологии осевой части ламели; *е* – стратификация дентина и цемента в осевой части складки. Обозначения: *ac* – бесклеточный (acellular) цемент, *cc* – клеточный (cellular) цемент, *cl* – лакуны остеоцитов, *cn* – полости каналикулей, *dcj* – граница дентина и бесклеточного цемента, *dd* – области плотной упаковки тубулей в ядрах складок (“dark dentine”), *dt* – дентиновые тубули, *en* – эмаль, *fl* – складки, *gz* – гранулярный слой Томаса, *lm* – ламели, *os* – остеоны, *vs* – сосудистые каналы в толще клеточного цемента.

онтогенеза, остается Kotlassia prima. Описанный фрагмент maxillare (экз. ПИН, № 4818/1100) позволяет констатировать гомодонтный характер челюстного озубления у K. prima при равномерном уменьшении размера зубов в каудальном направлении. Как показано выше, число зубных позиций в maxillare у Kotlassia составляло не менее 23, в то время как у Microphon exiguus во взрослом состоянии не превышало 18 (Bulanov, 2003; Буланов, 2014). Последнее подтверждает предположение о коррелятивной зависимости числа маргинальных зубов у котлассиид в дефинитивно реализуемой конструкции от сложности их строения.

Расширенный набор маргинальных зубов, их простая форма и гомодонтное состояние озубления в целом в совокупности с крупным размером взрослых индивидов (более 125 см в длину: Амалицкий, 1921) позволяют трактовать Kotlassia prima как хищника широкого трофического спектра. Очевидно, в состав рациона этого вида могли входить как беспозвоночные, так и некрупные позвоночные животные (в т.ч. рыба) и, таким образом, можно предполагать, что пищевые предпочтения Kotlassia детерминировались ресурсной базой конкретных биоценозов. В качестве современных трофических аналогов могут выступать характеризующиеся гомодонтным состоянием зубной системы и сходные по размеру неотенические хвостатые амфибии семейства Cryptobranchidae, рацион которых составляют членистоногие, насекомые, некрупные позвоночные, причем как водные, включая рыбу, так и наземные (Browne et al., 2014). При этом биоморфная характеристика K. prima может быть скорректирована в сторону бóльшей террестриализации вида в сравнении с другими северодвинско–вятскими котлассиидами (Microphon spp.), благодаря наличию таких индикаторов экологии, как редукция во взрослом состоянии сейсмосенсорной системы, ряд особенностей крестцовой области, а также наличие удлиненного и грацильного stapes (экз. ПИН, № 2005/74), свидетельствующего в пользу развитой системы наземной слуховой афферентации (Sushkin, 1926; Bystrow, 1944; Ивахненко, 1987).

В генеральном плане зубная система K. prima имеет сходство с таковой Karpinskiosaurus secundus, остатки которого сопутствуют рассматриваемому виду во всех местонахождениях. Эти таксоны сближает монокуспидная конструкция челюстных зубов, наличие у них выраженного контрфорса, отчасти – форма коронок (зауженный апикальный отдел, лингвальный наклон вершинки, наличие острых режущих кантов), что в совокупности свидетельствует о сходной трофической экологии обеих форм во взрослом состоянии. Тем не менее, имеются и очевидные отличия Kotlassia от Karpinskiosaurus, заключающиеся в развитии непрерывных рядов крупных зубов на латеральных элементах неба, дублирующих озубление челюстной аркады, в особенностях распределения “шагреневых” зубов на небной поверхности (Bulanov, 2003; Буланов, 2006), в ином характере складчатости оснований челюстных зубов, которые в совокупности могут указывать на некоторые отличия в принципах функционирования зубной системы, определяющих трофические приоритеты.

Значительно больше несоответствий в строении челюстных зубов обнаруживаются при сравнении Kotlassia и Seymouria, проявляющихся у второго из указанных родов в наличии размерной гетеродонтии (“caniniform region”), в отсутствии у зубов выраженных контрфорсов, а также в наличии образованной альвеолярным матриксом оболочки, которая обрамляет базальную часть зубного основания до края лабиального парапета (Maho, Reisz, 2022). Еще более существенные отличия Seymouria проявляются во внутренней структуре челюстных зубов, а именно – в резко ундулирующей форме ламелей, которые вследствие этого имеют настолько увеличенную толщину, что соприкасаются своими боковыми сторонами почти по всей высоте оснований зубов, за исключением их самой базальной части. В результате, стенки челюстных зубов Seymouria резко утолщены (особенно в прикоронарной области), а объем пульпарной полости значительно редуцирован (Broili, 1927; Maho, Reisz, 2022).

В гистологическом аспекте интересной особенностью Kotlassia, ранее не отмечавшейся у других сеймуриаморф, является присутствие в зоне имплантации клеточного цемента, его плотное смыкание с трабекулами альвеолярного матрикса, наличие внутри этого слоя разреженной сосудистой сети и отсутствие шарпеевых волокон.

Онтогенетический сценарий. Отсутствие на squamosum (экз. ПИН, 4818/881; табл. V, фиг. 4) следов прохождения каналов сейсмосенсорной системы резко отличает Kotlassia prima от видов рода Microphon, характеризующихся большим набором индикаторов неотенической организации, таких как сохранение в дефинитивном состоянии сейсмосенсорной системы и ларвальных пропорций черепа, редукция слезно-носового протока (за исключением M. terminalis), слабое окостенение структур базисфеноида, грацилизация покровного плечевого пояса и др. (Bulanov, 2003, 2020; Буланов, 2014). Наличие органов боковой линии у Kotlassia prima на личиночной стадии не вызывает сомнений, однако их редукция во взрослом состоянии может расцениваться как одно из наиболее явных указаний на преимущественно наземный образ жизни вида во взрослом состоянии. В настоящее время ограниченность выборки не позволяет реконструировать для K. prima этапность и динамику метаморфных преобразований в онтогенезе

(например, зафиксировать момент редукции органов боковой линии), однако очевидно, что для этого вида был характерен более широкий набор метаморфизирующих систем по сравнению с более неотенизированными производными семейства, относимыми к роду Microphon.

Стратиграфическое распространение Kotlassia prima. Все местонахождения, в которых установлено присутствие Kotlassia prima, приурочены к верхневятскому подъярусу. Четыре из них – Соколки, Элеонора, Раша и Гороховец – относятся к нефедовскому горизонту, расположены в пределах тетраподной подзоны *Chroniosuchus paradoxus* тетраподной комплексной зоны *Scutosaurus karpinskii* и охарактеризованы соколковским субкомплексом соколковского комплекса тетрапод Восточной Европы. Местонахождения Жуков Овраг-1-А и Быковка локализованы в пределах зоны *Archosaurus rossicus*, охватывающей терминально-пермские отложения жуковского горизонта, и содержат остатки представителей вязниковской фауны (комплекса) тетрапод (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Голубев и др., 2012а, 2012б; Arefiev et al., 2015).

Типовое для K. prima местонахождение Соколки приурочено к комарицкой пачке саларевской свиты нефедовского горизонта стратотипического разреза вятского яруса, расположенного в бассейнах рр. Сухона и М. Северная Двина (Arefiev et al., 2015). Близкие к Соколкам локацию и стратиграфическое положение (рис. 1) имеет местонахождение Элеонора, расположенное в пределах той же комарицкой пачки. В разрезе пермской системы бассейна р. М. Северная Двина Элеонора является наиболее высоким уровнем, охарактеризованным фауной позвоночных (Arefiev et al., 2015; Миних и др., 2015), т.е. располагается стратиграфически выше Соколков. Отсутствие здесь находок типичных представителей вязниковской фауны позволяет относить представленную в нем тетраподную ассоциацию к соколковскому субкомплексу одноименного комплекса, реперным местонахождением которого выступают Соколки. Последнее подтверждается положением Элеоноры внутри слоев остракод с *Suchonella clivosa*, охватывающих верхнюю часть нефедовского горизонта (Наумчева, Голубев, 2019; Голубев и др., 2020), в то время как жуковскому горизонту отвечают слои остракод с *S. rykovi* (Наумчева, 2020).

Местонахождение Раша, географически близкое к Соколкам и Элеоноре (рис. 1), не имеет точного позиционирования в разрезе саларевской свиты и на основании фаунистических данных, сходства вмещающих пород и сохранности материала условно синхронизируется с Элеонорой (Бакаев, Буланов, 2021).

Местонахождение Гороховец, локализованное на северо-западной окраине г. Гороховец Владимирской области, как и все ранее перечисленные местонахождения, охарактеризовано фауной соколковского субкомплекса тетрапод и попадает в интервал, охватываемый тетраподной подзоной *Chroniosaurus paradoxus* (Голубев, 2000; Сенников и др., 2003). Совокупность литофациальных, биостратиграфических и магнитостратиграфических данных позволяют позиционировать местонахождение в нижней части гороховецкой пачки обнорской свиты в нижней части слоев остракод с *Suchonella clivosa*, то есть полагать его в первом приближении одновозрастным Элеоноре (Сенников, Голубев, 2012; Голубев и др., 2012б; Arefiev et al., 2015; Наумчева, 2020). Точное стратиграфическое положение этих местонахождений относительно друг друга в контексте рассматриваемого вопроса не представляется существенным, поскольку верхнюю границу распространения K. prima маркируют местонахождения Быковка и Жуков Овраг-1-А, приуроченные к более молодым отложениям жуковского горизонта (тетраподная комплексная зона *Archosaurus rossicus*, слои остракод с *Suchonella rykovi*). Изолированные зубы, обнаруженные в данных местонахождениях, являются первым достоверным свидетельством присутствия Kotlassia в последней пермской региональной фауне тетрапод – вязниковском фаунистическом комплексе, и указывают на существование этого рода на территории Восточно-Европейской платформы вплоть до пермо-триасового кризисного эпизода. Маркируя наличие второго вида котлассиид в вязниковской фауне после Microphon terminalis (Bulanov, 2020), находки из Быковки и Жукова Оврага-1-А указывают на сохранение котлассиидами таксономического разнообразия на протяжении последнего этапа эволюции пермских сообществ тетрапод Восточной Европы, а также на преобладание на этом этапе в составе семейства биоморф хищной трофической специализации.

Ревизованный диагноз рода Kotlassia Amalitzky, 1921. Полученные данные позволяют скорректировать диагноз рода Kotlassia, который, образуя подсемейство Kotlassiinae (Kotlassiidae) вместе с родом Microphon, отличается от последнего следующими диагностическими характеристиками (взрослая стадия): 1) бóльшим числом челюстных зубов, 2) более простой формой челюстных зубов (в т.ч. отсутствием орнаментации эмали в апикальной части коронок), 3)

выраженной гомодонтностью челюстного озубления в целом, 4) более сильным удлинением оснований челюстных зубов в лабио-лингвальном направлении, 5) медиальным изгибом окончания постхоанного ряда палатинальных зубов, 6) редукцией сейсмосенсорной системы, 7) преобладанием ячеистого типа покровной орнаментации костей крыши черепа, 8) более вытянутым преорбитальным отделом черепа, 9) более полным окостенением структур базисфеноида.

Дополнительное отличие K. prima от некоторых видов рода Microphon (M. gracilis Bulanov, 2003 и M. terminalis Bulanov, 2020) заключается в меньшем смещении вперед относительно края ушной вырезки crista paraquadrata чешуйчатой кости, что соответствует наблюдаемому у наиболее раннего (северодвинского) представителя этого рода – M. exiguus Ivachnenko, 1983 (что не позволяет формально включить признак в диагноз Kotlassia). Смещенное назад положение crista paraquadrata может свидетельствовать о стратиграфически низком (до-вятском) уровне дивергенции родов Microphon и Kotlassia.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Лондонского Королевского Общества, проект № 21-54-10003.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амалицкий В.П. Северо-Двинские раскопки профессора В.П. Амалицкого. II. Seymouridae. Петроград: Росс. Гос. Акад. тип., 1921. С. 1–14.

Бакаев А.С., Буланов В.В. Морфология чешуйного покрова и стратиграфическое распространение Isadia arefievi A. Minich (Actinopterygii, Eurynotoidiformes) // Палеонтол. журн. 2021. № 2. С. 88–98.

Буланов В.В. Karpinskiosaurus ultimus (Seymouriamorpha, Parareptilia) из верхней перми Европейской России // Палеонтол. журн. 2002. № 1. С. 77–84.

Буланов В.В. Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 394–415.

Буланов В.В. Новые находки Microphon exiguus (Seymouriamorpha, Kotlassiidae) в северодвинских отложениях бассейна реки Сухоны // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 59–69.

Вьюшков Б.П. Новые котлассиоморфы из татарских отложений европейской части СССР // Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 89–107 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 68).

Гартман-Вейнберг А.П. Кожные окостенения русских сеймурид // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 4. С. 53–67.

Голубев В.К. Пермские и триасовые хрониозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).

Голубев В.К., Миних А.В., Балабанов Ю.П. и др. Опорный разрез перми и триаса в Жуковом овраге у г. Гороховец, Владимирская область // Бюлл. региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской Платформы. Вып. 5. М.: РАЕН, 2012а. С. 49–82.

Голубев В.К., Сенников А.Г., Миних А.В. и др. Граница перми и триаса на юго-востоке Московской синеклизы // Проблемы экологии и исторической геоэкологии (Сб. науч. трудов Всеросс. науч. конф., посв. 80-летию со дня рожд. проф. Виталия Георгиевича Очева). Саратов: Саратовский гос. техн. ин-т, 2012б. С. 144–150.

Голубев В.К., Наумчева М.А., Фетисова А.М. Нижняя граница жуковского горизонта (верхняя пермь, Восточно-Европейская платформа) // Палеострат-2020. Тез. докл. годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и московского отд. Палеонтол. об-ва при РАН. М.: ПИН РАН, 2020. С. 14–15.

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)

Миних А.В., Арефьев М.П., Голубев В.К. Новый вид рыбы рода Isadia (Actinopterygii, Eurynotoidiformes) из нового местонахождения на р. Малая Северная Двина (терминальная пермь, Вологодская область) // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 54–63.

Наумчева М.А. Остракоды и биостратиграфия пограничных отложений перми и триаса центральных районов Русской плиты. Дис. ... канд. геол.-мин. наук. М., 2020. 264 с.

Наумчева М.А., Голубев В.К. Комплексы остракод пограничных отложений перми и триаса Московской синеклизы // Региональн. геол. и металлогения. 2019. № 80. С. 21–29.

Нелихов А.Е. Изобретатель парейазавров. Палеонтолог В.П. Амалицкий и его галерея. М.: ФИТОН XXI, 2020. 277 с.

Сенников А.Г., Голубев В.К. К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в континентальных

отложениях Восточной Европы. 1. Гороховец – Жуков овраг // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 88–98.

Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.

Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P. et al. Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. Sukhona and Severnaya Dvina Rivers field trip (XVIII Intern. Congr. on the Carbonif. and Permian). Moscow: PIN RAS, 2015. 104 p.

Broili F. Über den Zahnbau von Seymouria // Anat. Anz. 1927. Bd 63. S. 185–188.

Browne R.K., Li H., Wang Z. et al. The giant salamanders (Cryptobranchidae): Part B. Biogeography, ecology and reproduction // Amph. and Rept. Conserv. 2014. V. 5. № 4. P. 30–50.

Bulanov V.V. Evolution and Systematics of Seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. 1. 105 p.

Bulanov V.V. A new kotlassiid (Amphibia, Seymouriamorpha) from the terminal Permian of Eastern Europe // Paleontol. J. 2020. V. 54. № 7. P. 757–768.

Bystrow A.P. Kotlassia prima Amalitzky // Bull. Geol. Soc. Amer. 1944. V. 55. P. 379–416.

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. 1997. V. 352. P. 257–302.

Klembara J. The cranial anatomy, ontogeny, and relationships of Karpinskiosaurus secundus (Amalitzky) (Seymouriamorpha, Karpinskiosauridae) from the Upper Permian of European Russia // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 161. № 1. P. 184–212.

Klembara J., Berman D.S., Henrici A.C. et al. Comparison of cranial anatomy and proportions of similarly sized Seymouria sanjuanensis and Discosauriscus austriacus // Ann. Carn. Mus. 2006. V. 75. № 1. P. 37–49.

Maho T., Reisz R. Dental anatomy and replacement patterns in the early Permian stem amniote, Seymouria // J. Anat. 2022. V. 241. P. 628–634.

Sushkin P.P. On the representatives of the Seymouriamorpha, supposed primitive reptiles from the Upper Permian of Russia, and on their phylogenetic relations // Occas. Pap. Boston Soc. Natur. Hist. 1925. V. 5. P. 179–181.

Sushkin P.P. Notes on the pre-Jurassic tetrapods from Russia. III. On Seymouriamorphae from the Upper Permian of North Dvina // Palaeontol. Hung. 1926. V. 1. P. 323–344.

Warren A., Turner S. Tooth histology patterns in early tetrapods and the presence of ‘dark dentine’ // Trans. R. Soc. Edinb. 2006. V. 96. P. 113–130.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1–4. Kotlassia prima Amalitzky, 1921, краниальные остатки из местонахождения Гороховец (Владимирская обл.; верхняя пермь, нефедовский горизонт): 1 – экз. ПИН, № 4818/1100, правое maxillare: 1а – латерально, 1б – медиально, 1в – часть зубного ряда с лингвальной стороны; 2 – экз. ПИН, № 4818/615, левое dentale: 2а – латерально, 2б – медиально, 2в – сверху; 3 – экз. ПИН, № 4818/614, правое ectopterygoideum: 3а – вентрально, 3б – дорсально, 3в – зуб постхоанного зубного ряда с лингвальной стороны; 4 – экз. ПИН, № 4818/881, левое squamosum: 4а – дорсально, 4б – вентрально. Обозначения: *cd* – дорсальный гребень; *cpq* – crista paraquadrata; *f* – площадки причленения (*Mc* – mediocoronoideum, *Mx* – maxillare, *Ec* – ectopterygoideum, *Pc* – postcoronoideum, *Pl* – palatinum, *Pt* – pterygoideum, *St* – supratemporale); *fan* – fossa antorbitalis; *mtr* – медиальное зубное поле; *pan* – processus antorbitalis; *phr* – постхоанный зубной ряд. Длина масштабных линеек – 1 см; для фиг. 1в и 3в – 1 мм.

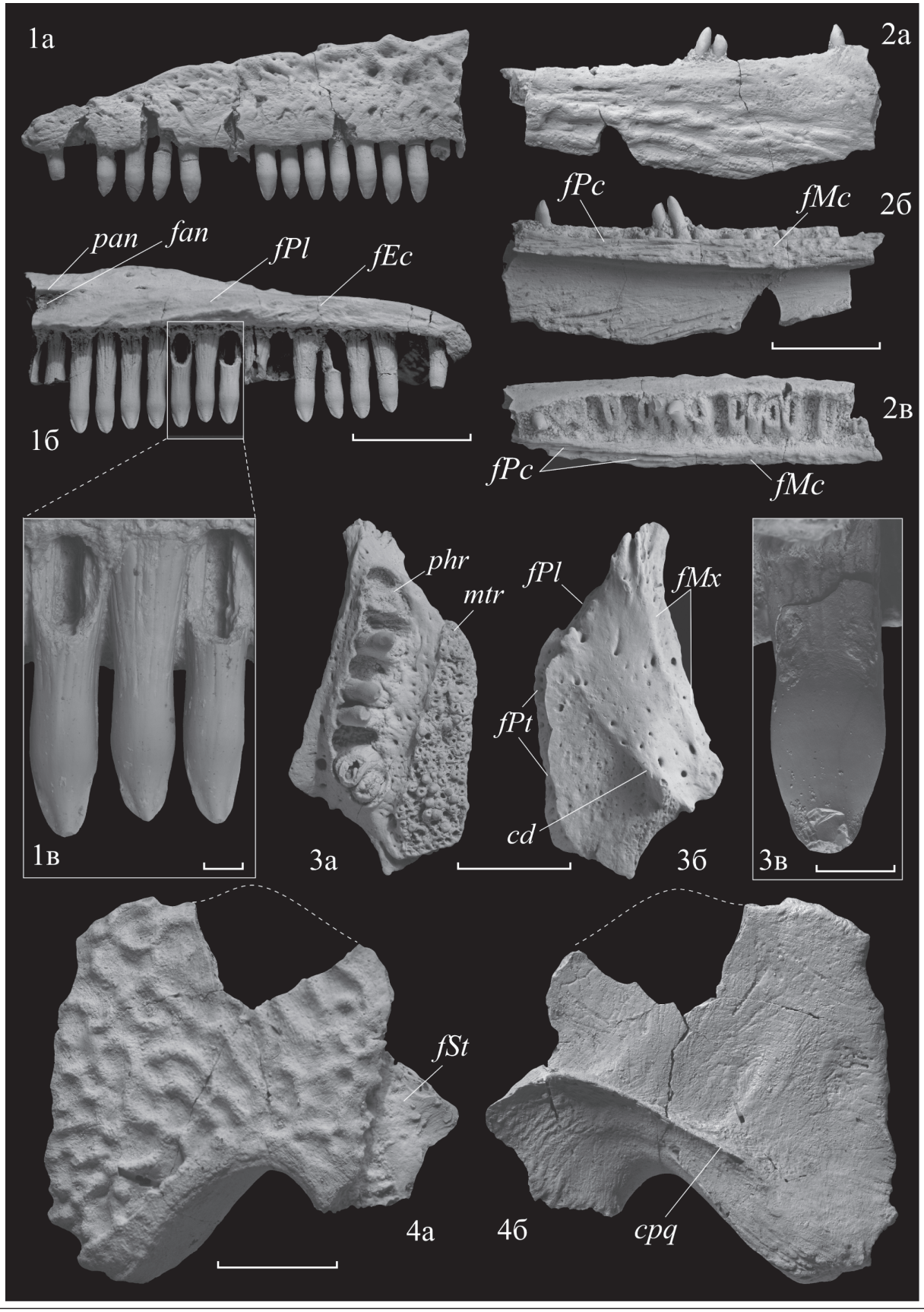
New Data on the Morphology and Distribution of *Kotlassia prima* Amal. (Tetrapoda, Seymouriamorpha)

V. V. Bulanov

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

The sample of individual bones coming from five East European localities provides new data on the morphology and stratigraphic range of kotlassiid *Kotlassia prima* Amal. (Seymouriamorpha). New finds allow to suppose the complete reduction of the seismosensory system in *K. prima* at the late ontogenetic stages that indicates more terrestrial ecology of the above species at adult state in comparison with other upper Permian kotlassiids (*Microphon* spp.), for which the paedomorphic features of cranial and postcranial anatomy are common. The homodont dentition and monocuspid shape of teeth of *K. prima* allow identification this form as a carnivore, the diet of which was predominated by conditions of inhabited biotopes and included vast kinds of trophic objects such as invertebrates and small-sized vertebrates. New finds prove the wide spread of *K. prima* in tetrapod communities of the north-east of Eastern Europe, and prolong the stratigraphic distribution the species up to the terminal-most Permian beds (Zhukovian Regional Stage), exhibiting the taxonomic diversity and important role of kotlassiids within the vertebrate associations in time preceding the Permo-Triassic crisis event.

Keywords: Kotlassiidae, upper Permian, Eastern Europe, morphology, dental system, stratigraphic range


1а
2а
fPc
fMc
2б
pan
fan
fPl
fEc
1б
fPc
fMc
2в
1в
phr
mtr
fPl
fMx
fPt
cd
3а
3б
3в
fSt
4а
4б
cpq