

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

на правах рукописи

Бояринова Елена Ильинична

ОСТЕОДЕРМАЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ ПАРЕЙАЗАВРОВ
ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ: МОРФОЛОГИЯ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ,
СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Специальность 1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
Новиков Игорь Витальевич
д.б.н.

Москва 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. История изучения	7
1.1. Первые находки парейазавров, XIX в.	7
1.2. XX в.	13
1.3. XXI в.	43
Глава 2. Материал и методы	50
2.1. Материал	50
2.2. Методы исследования	67
Глава 3. Морфология посткраниальных остеодерм	68
3.1. Общие сведения	68
3.2. Внешняя морфология	70
3.3. Внутренняя морфология	92
Глава 4. Остеодермальный покров	96
Глава 5. Изменчивость остеодермального покрова	105
5.1. Топографическая изменчивость	105
5.2. Возрастная (онтогенетическая) изменчивость	112
5.3. Индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость	119
5.4. Групповая (межпопуляционная и таксономическая) изменчивость	119
Глава 6. Систематическая часть	122
Глава 7. Стратиграфическое распространение парейазавров Восточной Европы	154
Заключение	230
Список условных обозначений	233
Список литературы	235
Приложение. Размеры морфологических элементов посткраниальных остеодерм восточноевропейских парейазавров	253
Фототаблицы и объяснения к ним	259

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Важнейшим элементом позднепермской континентальной биоты на Земле были парейзавры (*Parareptilia*). Вместе с дицинодонтами (*Theromorpha*) они представляли собой крупнейших эффективных фитофагов своего времени, формируя основу доминантного блока сообщества тетрапод. В Восточной Европе парейзавры появились сразу после позднегваделупского биосферного кризиса и исчезли в результате пермо-триасового биосферного кризиса. Здесь их остатки обнаружены в 54 местонахождениях, что составляет половину всех верхнепермских (верхнесеверодвинских и вятских) местонахождений, охарактеризованных определенными остатками тетрапод. Согласно последней ревизии (Ивахненко, 2008), основанной на результатах изучения черепа, список валидных таксонов восточноевропейских парейзавров включал четыре рода и шесть видов (*Deltavjatia rossica*, *Proelginia permiana*, *Scutosaurus karpinskii*, *S. tuberculatus*, *S. itilensis*, *Obirkovia gladiator*) в составе трех семейств. Традиционно именно краниальный материал используется для точной таксономической диагностики парейзавров и построения их системы, хотя изредка предпринимались попытки использовать для этих целей и посткраниальный (Seeley, 1908; Watson, 1914; Ивахненко и др., 1997; Lee, 1997). В восточноевропейских местонахождениях краниальные остатки парейзавров встречаются значительно реже, чем посткраниальные: 16 и 49 местонахождений, соответственно. Поэтому возникает необходимость изучения более массового посткраниального материала с целью использования его для детальной таксономической диагностики.

Характерным признаком парейзавров являются кожные окостенения, или остеодермы. В коже одного парейзавра могло располагаться от нескольких десятков (*Bradysaurus baini*, *Deltavjatia rossica*) до нескольких сотен (*Pareiasaurus serridens*, *Pumiliopareia pricei*, *Scutosaurus tuberculatus*) посткраниальных остеодерм. Они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. В Восточной Европе посткраниальные остеодермы обнаружены в 45 местонахождениях, в том числе во всех типовых местонахождениях парейзавров, что позволяет уверенно соотносить их с известными таксонами. В ряде местонахождений наличие парейзавров устанавливается только по находкам остеодерм, а в некоторых местонахождениях остеодермы по своему количеству преобладают над другими скелетными остатками парейзавров, исчисляясь десятками.

Посткраниальные остеодермы характеризуются большим морфологическим разнообразием. При этом конкретные местонахождения содержат остеодермы определенной морфологии, и остеодермы разных родов парейзавров морфологически отличаются друг от друга. Все это демонстрирует большой потенциал для использования данного материала в таксономической идентификации парейзавров. Для корректной таксономической диагностики остеодерм необ-

ходимо знать их топографическую, индивидуальную и онтогенетическую изменчивость и закономерности распределения на теле применительно к уже установленным валидным видам парейазавров. Однако подобные исследования до сих пор не проводились.

Остеодермы парейазавров – это уникальные объекты, формировавшиеся в коже. На их развитие оказывали влияние другие элементы кожи, которые, будучи относительно мягкими, почти никогда не сохраняются в ископаемом состоянии. Однако некоторые из этих элементов: например, кровеносные сосуды, роговые чешуи – могут быть установлены и реконструированы на основе гистологического и микроанатомического исследования остеодерм, что, в свою очередь, позволяет решить некоторые вопросы физиологии и образа жизни парейазавров.

Цель и задачи. Цель диссертационной работы – разработка метода детальной таксономической идентификации посткраниальных остеодерм парейазавров. Для ее достижения были поставлены и решены следующие задачи: 1) анализ разнообразия внешней морфологии и микроанатомии посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы, 2) разработка строгой терминологии для всех морфологических элементов остеодерм, 3) создание общей системы описания остеодерм и остеодермального покрова, 4) установление топографической, возрастной (онтогенетической) и индивидуальной изменчивости остеодерм и остеодермального покрова, 5) определение групповой (межвидовой) изменчивости остеодерм и остеодермального покрова и выявление на этой основе диагностических признаков посткраниальных остеодерм для использования их в вопросах таксономической идентификации и систематики парейазавров, 6) детальная таксономическая идентификация посткраниальных остеодерм парейазавров из всех восточноевропейских местонахождений, 7) уточнение стратиграфического распространения таксонов восточноевропейских парейазавров, 8) уточнение и детализация истории развития парейазавров Восточной Европы в позднепермское время на основе полученных данных по посткраниальным остеодермам.

Научная новизна. Впервые разработана детальная терминология морфологических элементов остеодерм парейазавров и предложена унифицированная схема морфологического описания как отдельных посткраниальных остеодерм, так и всего остеодермального покрова парейазавров. Впервые продемонстрирована видо- и родоспецифичность остеодермального покрова парейазавров (роды и виды парейазавров уверенно различаются особенностями морфологии остеодерм и характером их расположения в скелете), что позволило использовать посткраниальные остеодермы для детальной таксономической идентификации остатков восточноевропейских парейазавров, установить более высокое разнообразие восточноевропейских парейазавров (в том числе выделить новый род и вид *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023) и значительно более сложную картину развития данной группы на территории Европейской России в позднепермское время.

Теоретическая и практическая значимость работы. Разработанная морфологическая терминология позволяет составлять унифицированные описания остеодермальных покровов парейазавров, проводить детальную таксономическую идентификацию остатков парейазавров практически из всех известных местонахождений как Восточной Европы, так и мира, что в свою очередь дает возможность использовать их в биостратиграфических исследованиях. Использование остеодерм в систематике парейазавров в дальнейшем позволит провести новую глобальную таксономическую ревизию этой группы, поскольку у многих типовых экземпляров краниальный материал либо отсутствует, либо не пригоден для проведения таксономических исследований.

Основные защищаемые положения.

1. Остеодермальные покровы парейазавров родо- и видоспецифичны и могут использоваться для их детальной таксономической идентификации.
2. Остеодермальный покров восточноевропейских парейазавров, в отличие от южноафриканских, был только слабо- и среднеразвитым и состоял из отдельных остеодерм, которые редко соединялись друг с другом и не образовывали сплошного панциря.
3. Таксономическое разнообразие восточноевропейских парейазавров выше, чем считалось ранее, и достигает максимума в самом конце северодвинского века (кичугское время).

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликовано шесть статей, из них четыре статьи в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI, и 24 тезиса докладов, которые были представлены на 53, 65, 66, 68, 69 и 70-й сессиях Палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2007, 2019, 2020, 2022, 2023, 2024), ежегодной конференции Московского общества испытателей природы (Палеострат) (Москва, 2019, 2023, 2024, 2025), Международных Головкинских чтениях (Казань, 2022, 2024), Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора В.Г. Очева (Тольятти, 2020), 2-й Всероссийской конференции и Школе для молодых учёных "Эволюционная и функциональная морфология позвоночных", посвящённой памяти Феликса Яновича Дзержинского (Зеленоград, 2022), Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 225-летию со дня рождения П.М. Языкова (Ульяновск, 2023), 20-й Всероссийской научной школе молодых учёных-палеонтологов (Москва, 2024), а так же на 16 и 19-м Международных конгрессах по каменноугольной и пермской системам (ICCP) (Китай, 2007; ФРГ, 2019), 20 Ежегодном общем собрании Европейского общества палеонтологии позвоночных (EAVP) (Италия, 2022), 84-м Ежегодном общем собрании Общества палеонтологии позвоночных (SVP) (США, 2023), 22-м регулярном общем собрании Палеонтологического общества Южной Африки (PSSA) (ЮАР, 2024).

Объем и структура работы. Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, за-

ключения, списка условных обозначений, списка цитируемой литературы из 222 наименований, среди которых 148 на иностранных языках, приложения и 25 фототаблиц и объяснений к ним. Работа содержит 139 рисунков и 2 таблицы. Общий объем работы составляет 258 страниц без фототаблиц и подписей к ним.

Благодарности. Работа выполнена в лаборатории палеогерпетологии Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю Игорю Витальевичу Новикову, за полученные знания и опыт, а также всестороннюю помощь и внимательное отношение на всех этапах подготовки диссертации. Большое спасибо зарубежным коллегам, Б.С. Рубиджу, Р.М.Г. Смиту, М.Й. Ван ден Брандту, К. Браунинг, З. Скосан, за помощь в организации посещения трех крупных коллекций пермских тетрапод в Кейптауне, Йоханнесбурге и Претории (ЮАР). Отдельное спасибо Б.С. Рубиджу и Л.А. Нортону за организацию и помощь в томографировании образцов из южноафриканских коллекций и Марку Ван ден Брандту, коллеге и единомышленнику за всестороннюю помощь при изучении материала по южноафриканским парейзаврам. За помощь в гистологическом и микроанатомическом исследовании материала автор признательна П.П. Скучасу, Л.А. Тарасовой, В.В. Колчанову, Д.Д. Витенко и И.Т. Кузьмину. Отдельное и большое спасибо А.В. Сизову и К. Эбботт за помощь в создании 3D-моделей скелетов и изолированных остеодерм, а также С.В. Багирову за помощь в подготовке фотографий. За помощь в поисках остатков парейзазавров и отличное настроение в экспедициях выражаю признательность самой лучшей экспедиционной команде в составе А.С. Бакаева, А.Д. Николаевой, О.С. Стрельниковой, Ю.А. Сучковой, Л.А. Тарасовой, Н.В. Федосеевой, Г.С. Щербакова. Автор благодарит своих друзей и коллег из Вятского палеонтологического музея А.Л. Торопова, В.В. Масютина, О.В. Масютину, И.С. Шумова и А.А. Суворову за помощь в организации изучения коллекции парейзазавров, хранящихся в ВПМ, и помощь в полевых исследованиях местонахождений парейзазавров в Кировской и Оренбургской обл. Огромное спасибо моей семье и особенно супругу В.К. Голубеву за безграничное терпение и постоянную разностороннюю помощь и поддержку.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

1.1. Первые находки парейазавров, XIX в.

Первые находки парейазавров были сделаны в 30-х гг. XIX в. в Южной Африке. В 1838 г. начальник военных дорог Эндрю Г. Бейн к северу от форта Бофорт в долине реки Блинкуотер (Blinkwater) обнаружил крупные окаменевшие кости. Позднее в своей статье по геологии Южной Африки он напишет об этих находках так: "Именно возле поста Блинкуотер, наблюдая за строительством дороги, мне удалось извлечь из-под обрыва крутого холма из песчаника нижнюю часть таза, фрагмент костного панциря, голову, вооруженную шестьюдесятью зубами, и другие кости крупной рептилии" (англ. "It was near the Blinkwater Post that, while superintending the construction of the road, I succeeded in extracting from the scarp of a steep hill of sandstone the lower part of the pelvis, a fragment of the bony cuirass, the head armed with sixty teeth, and other bones of a large reptile") (Bain, 1845, p. 56). "Кости крупной рептилии" принадлежали парейазавру (Owen, 1876), и статья Бейна стала первым задокументированным свидетельством обнаружения остатков представителей этой группы¹, а также первым указанием на наличие у них остеодермального панциря.

В 1840-е гг. скелет из долины реки Блинкуотер вместе с другими находками Бейна был отправлен в Лондонское геологическое общество для дальнейшего изучения. В 1851 г. при участии и инициативе Р. Мурчисона и Р. Оуэна всю коллекцию Бейна приобрёл Британский музей (Cohen, 2000). Её изучением занялся Р. Оуэн, по просьбе которого с черепа парейазавра изготовили слепок. Впоследствии оригинальный череп был утерян (Seeley, 1888a; Broom, 1908; Watson, 1914; Findlay, 1970), а его слепок сохранился и доступен для изучения вместе с оригинальной нижней челюстью, которая по настоянию Оуэна была распилена на несколько частей для исследования её внутреннего строения. Научное описание черепа было опубликовано спустя почти сорок лет с момента его обнаружения (Owen, 1876). На основе данного образца (экз. NHMUK, № PV R 4063) Оуэн выделил новый род и вид – *Pareiasaurus serridens* (рис. 1.1).

В коллекции, переданной Бейном, были и другие остатки парейазавров. В той же статье 1876 г. Оуэн описал новый род и вид *Anthodon serrarius* (экз. NHMUK, № PV OR 47337), а также ещё один вид рода *Pareiasaurus* – *P. bombidens* (экз. NHMUK, № V R 1714). Однако Оуэн считал, что породы, в которых были найдены парейазавры, относятся к триасу. Это стало одной из причин, почему он решил, что перед ним остатки динозавров, и поместил их всех в новое динозавровое семейство *Serratidentia*. Оуэн отмечал, что зубы парейазавров похожи на зубы

¹ Если не считать рукопись Бейна 1843 г., содержащую списки всех его палеонтологических находок (Watson, 1914).



Рис. 1.1. *Pareiasaurus serridens* Owen; череп, голотип NHMUK, № PV R 4063; верхняя пермь Южной Африки (Owen, 1876).

растительноядных динозавров *Scelidosaurus* и *Iguanodon*, описанных из юрских и меловых отложений Англии, соответственно (Mantell, 1825; Owen, 1859). При этом Оуэн отметил, что название "*Pareiasaurus*" он придумал, опираясь на единственный не динозавровый признак в черепе, а именно на широкие скуловые дуги, которые Оуэн назвал "щёками" (греч. "παρεία" означает "щека", а также пластины древнегреческого шлема, "нащёчники").

По свидетельству Бейна (Bain, 1845), среди обнаруженных им остатков, впоследствии описанных как *Pareiasaurus serridens*, был не только череп, но ещё таз, плита с остеодермами и другие части посткраниального скелета (экз. NHMUK, №№ 36251, R 1710, R 1710a), однако в статье Оуэна (1876) эти находки не упоминаются. Более того, таз от этого скелета – экз. NHMUK, № 36251 – Оуэн (Owen, 1862) отнёс к выделенному ранее им самим роду *Dicynodon*. В этой публикации есть его изображение (Owen, 1862, pl. XXIII, XXIV). Однако две остеодермы, расположенные над крестцовыми рёбрами, представлены в виде непонятных выростов (рис. 1.2). Таким образом, первые изображения остеодерм парейазавров были опубликованы в 1862 г. как неопознанные костные образования *Dicynodon*.

Принадлежность таза (экз. NHMUK, № 36251) к голотипу *Pareiasaurus serridens* (экз. NHMUK, № PV R 4063) была установлена Д.М.С. Уотсоном уже после смерти Оуэна по катало-

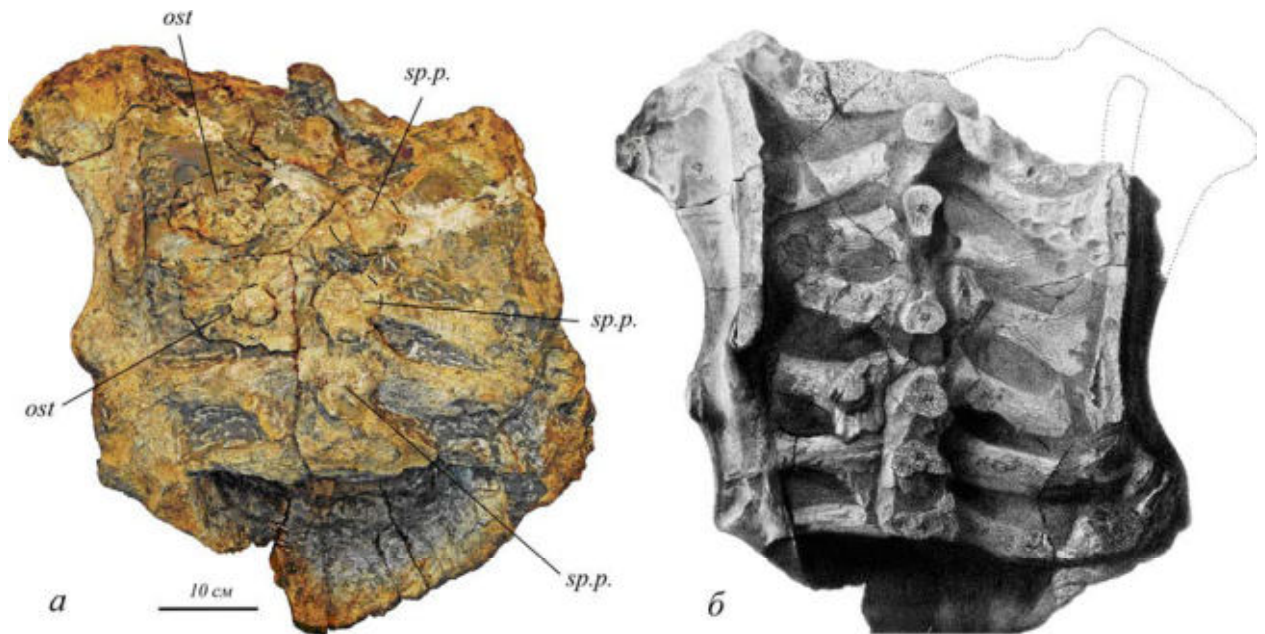


Рис. 1.2. *Pareiasaurus serridens* Owen; фрагмент таза сверху, голотип NHMUK, № 36251; верхняя пермь Южной Африки: *a* – оригинальный образец (фото М.Й. Ван ден Брандта), *б* – рисунок из статьи Оуэна (Owen, 1862).

гам Бейна, которые сопровождали его коллекции (Watson, 1914). В этих же каталогах есть запись, касающаяся голотипа *Anthodon serrarius*. В ней сообщается, что кроме черепа данный образец включал позвонки и остеодермы. К сожалению, место хранения этих остатков не известно. При этом череп голотипа *A. serrarius* плохой сохранности, поэтому данный таксон, по моему мнению, сомнительный и требует пересмотра.

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

В 1888 г. Сили на основе единственной кости, которую он определил как плечевую, описывает новый род и вид *Prorappus omocratus* (Seeley, 1888b). Однако он считал, что эта находка не относится к парейазаврам, а близка по строению к млекопитающим. В 1889 г. Сили посетил Южную Африку, где нашёл почти полный скелет парейазавра. Скелет был отправлен в Лондон

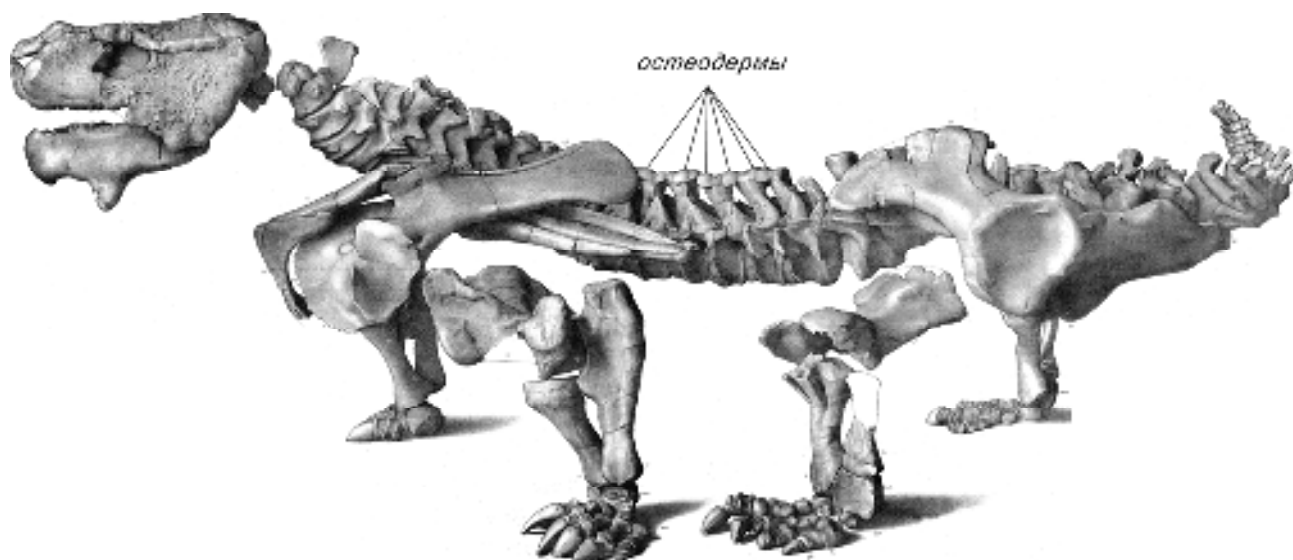


Рис. 1.3. *Bradysaurus baini* (Seeley); скелет, голотип NHMUK, № PV R 1971; средняя пермь Южной Африки (Seeley, 1892, с изменениями).

и в настоящее время является частью постоянной экспозиции Музея естественной истории (Natural History Museum). Находка (экз. NHMUK, № PV R 1971) была описана как новый вид *Pareiasaurus baini* (Seeley, 1892) (рис. 1.3). Впоследствии на основе данного таксона был выделен новый род *Bradysaurus* (Watson, 1914). При описании остеодермального покрова Сили заметил, что расположение остеодерм может быть специфической чертой данного вида: "...and this dorsal armature I suppose to be a specific character of this species" (Seeley, 1892, p. 346). Он выделил у *P. baini* три ряда остеодерм, которые протягиваются вдоль спины над остистыми отростками позвонков – один срединный (median row) и два ряда по бокам от него (lateral rows). Статья сопровождалась изображением всего скелета *P. baini*, в средней части спинного отдела позвоночного столба которого видны остеодермы, расположенные над остистыми отростками (рис. 1.3). Публикация Сили 1892 г. стала первой, где остеодермы парейазавров рассматриваются в качестве перспективного материала для решения вопросов систематики группы, а сам Сили стал первым, кто обратил внимание на расположение остеодерм, как на возможный диагностический признак. В этой же статье Сили предлагает стратиграфическую схему расчленения континентальных отложений бассейна Кару (в настоящее время серия Бофорт) на пять зон по тетраподам. Остатки парейазавров, по его мнению, приурочены ко второй зоне, которой он дал название "парейазавровая" (у Сили – "Pareiasaurians"). В современной стратиграфической схеме она соответствует среднепермской зоне *Tapinocephalus* (Watson, 1914; Smith et.al., 2020).

Почти в одно время с африканскими находками в пермских медистых сланцах (Kupferschiefer) в Германии были обнаружен фрагмент скелета небольшой рептилии. Первое задоку-

ментированное свидетельство существования этой находки (экз. ThP, № 279) датировано 1848 г., тогда же впервые были опубликованы её изображения (Geinitz, 1848). Г. фон Мейер этот образец и похожий на него экз. GZG, № V.010.101, а также ряд других экземпляров отнёс к архозавроморфу *Protorosaurus speneri* (Meyer, 1856). Годом позже он переопределил образцы ThP, № 279 и GZG, № V.010.101, отнеся их к новому таксону *Parasaurus geinitzi* (Meyer, 1857). В 1956 г., спустя столетие после первой публикации Мейера, *P. geinitzi* был включен Ф. фон Хюне в состав подотряда *Pareiasauria*, но как *incertae sedis* (Huene, 1956). О. Кун (Kuhn, 1969) поместил *P. geinitzi* в семейство *Pareiasauridae*. В настоящее время существует пять образцов, определённых как *P. geinitzi* (Tsuji, Müller, 2008). Среди них небольшой фрагмент черепа, который М. Ли уверенно отнёс к парейазаврам (Lee, 1997a). Однако он не смог доказать, что этот образец и первые два экземпляра, найденные в середине XIX в., в том числе голотип *P. geinitzi* (экз. GZG, № V.010.101) относятся к одному таксону. Л. Цудзи, изучившая все пять образцов, пришла к выводу, что все они принадлежат *P. geinitzi* (Tsuji, Müller, 2008). Однако филогенетические связи *P. geinitzi* с другими видами *Pareiasauria* остались невыясненными.

В 1893 г. Э.Т. Ньютон описал нового и очень необычного парейазавра из карьера Катти Хилок (Cuttie's Hillock Quarry в Шотландии), дав ему название *Elginia mirabilis* (экз. GSE, №№ 4780-4788 – естественный слепок полного черепа, без нижней челюсти; экз. GSE, № 4791 – естественный слепок двух спинных позвонков; экз. EMS, №№ 1978/546-548 – естественный слепок крестца и двух последних спинных позвонков) (Newton, 1893). Особенностью данной находки является полное отсутствие костных остатков. Череп со множеством шиповидных выростов представлен слепком, который был получен в результате заполнения полости, оставшейся от существовавшего когда-то настоящего черепа, гуттаперчей (процесс изготовления слепка подробно описан Ньютоном в статье). По целому ряду признаков автор сближает новый таксон с южноафриканским *Pareiasaurus serridens*. В 1895 г. Э. Коп для *Elginia mirabilis* выделил отдельное семейство *Elginiidae* (Cope, 1895).

Таким образом, к концу XIX века было выделено семь видов парейазавров в составе пяти родов: *Pareiasaurus*, *Anthodon*, *Elginia*, *Propappus*, *Parasaurus* – и двух семейств: *Pareiasauridae* и *Elginiidae* – хотя не все эти таксоны тогда считались парейазаврами.

В России история изучения парейазавров началась в 90-х гг. XIX века, когда В.П. Амалицкий нашёл первые их остатки в Вологодской губернии на реке Малой Северной Двине (Амалицкий, 1897). В 1898 г. он представил на заседании Императорского Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей заключённую в глыбу песчаника челюсть с рядом зубов, принадлежавшую крупному парейазавру. Общество одобрило программу Амалицкого на проведение раскопок на Северной Двине в районе Котласа (Амалицкий, 1900). Масштабные раскопки начались летом 1899 г. Они ежегодно возобновлялись вплоть до 1904 г. и затем в 1909,

1911 и 1913 гг. (Нелихов, 2020; Медведев, 2024). Местом проведения раскопок была выбрана песчаная линза, или "чечевица рыхлаго песчаника", как называл её сам Амалицкий (1900). Она находилась под "Соколками" – небольшим участком правого берега р. Северной Двины у д. Ефимовской. В первый же год раскопок было добыто 10 полных или почти полных скелетов крупных рептилий, среди которых преобладали парейзавры (Амалицкий, 1900). Всего Амалицким за все годы раскопок было выкопано 13 более-менее полных скелетов, а так же не менее трёх десятков черепов и множество отдельных костей парейзавров (Amalitzky, 1922).

При жизни Амалицкого описания парейзавров не были опубликованы. Однако в фондах филиала архива РАН в Санкт Петербурге сохранились рукописные труды Амалицкого (Фонд 316, опись 1, дела 49, 50, 51), одним из которых является "Другие виды парейзавров" (Амалицкий, 1901б). В нём Амалицкий представил описание трёх новых видов рода *Pareiasaurus*: *P. elegans* (экз. ПИН № 2005/1538), *P. horridus* (экз. ПИН № 2005/1535) и *P. tuberculatus* (экз. ПИН № 2005/1533, рис. 1.4). В описании *P. tuberculatus* он немало внимания уделил остеодермам: отметил наличие рядов, образованных остеодермами, обратил внимание на изменение формы и размеров остеодерм, в зависимости от их расположения (топографическую изменчивость): "На остистых отростках и на боковых сохранились звёздчатые накожные щитки, в шейном отделе они расположены в три ряда по обе стороны позвоночника. На остистых отростках в передней части

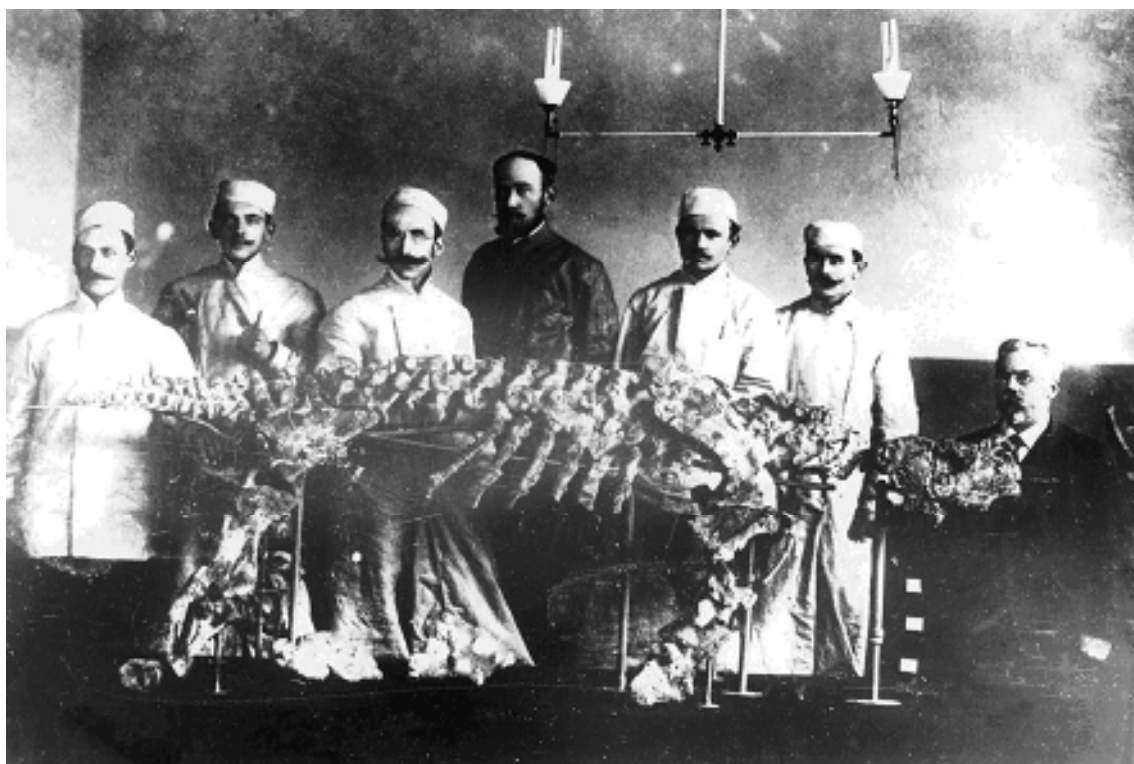


Рис. 1.4. Скелет *Pareiasaurus tuberculatus* Amalitzky, голотип ПИН, № 2005/1533. В.П. Амалицкий крайний справа (фотография из архива ПИН РАН).

позвоночника они большие и звёздчатые, а в хвостовой – постепенно переходят в шишковидные" (Амалицкий, 1901б). Так же Амалицкий упомянул пластины с остеодермами, которые были найдены вместе со скелетом. В коллекции их сохранилось шесть. Для одной из них известен номер группы (конкреции), к которой она принадлежит – 88. К этой же группе относится и голотип *P. tuberculatus*: "Найден в 1901 году в отдельной цельной конкреции № 88 [...] Здесь найдена пластина, состоящая из расположенных в одной плоскости звёздчатых щитков, и другие пластины, состоящие из скоплений бугорчатых, шишкообразных щитков. Эти образования дают повод предполагать, что кожа парейазавра была повсеместно покрыта кожными щитками, сильно и в звёздчатой форме развитыми у позвоночника, а затем по сторонам (?) как звёздчатые щитки, так и бугорчатые" (Амалицкий, 1901б).

После смерти Амалицкого, в 1922 г. на основе его рукописных текстов была опубликована статья с краткими диагнозами четырёх новых видов рода *Pareiasaurus* (у Амалицкого название рода написано с ошибкой: *Pareiosaurus* – также как и название семейства: *Pareiosauridae*¹) из местонахождения Соколки: *P. karpinskii*, *P. elegans*, *P. tuberculatus* и *P. horridus* (Amalitzky, 1922). При этом в публикации отмечено, что парейазавры с Северной Двины сильно развитыми буграми на черепе, особенно по бокам и на морде, а также звездчатой скульптурой крыши черепа заметно отличаются от типичных *Pareiasaurus* и что, возможно, окажется, что они принадлежат к роду *Pareiasuchus* или к отдельному роду. Наличие остеодерм указано для двух видов: *P. karpinskii* и *P. tuberculatus*. На сохранившихся до настоящего времени скелетах соколковских парейазавров посткраниальные кожные окостенения есть только у трёх, принадлежащих одной молодой и двум взрослым особям *Scutosaurus tuberculatus*: голотип ПИН, № 2005/1533, экз. ПИН, №№ 2005/1540, 1578. Не понятно, на чём было основано описание остеодерм у *P. karpinskii*, с указанием довольно подробного их распределения на теле животного: "Звездообразные кожные пластинки расположены над остистыми отростками позвонков, два или три ряда подобных пластинок лежат по бокам тела. Имеются также пластинки, распределённые без видимого порядка по всему телу...; брюхо было покрыто небольшими коническими выступами" (англ. "Star-shaped dermal plates are situated above the spinous processes of the vertebrae, two or three rows of similar plates lie on the sides of the body. There are also plates distributed, without an apparent order, over the whole body...; the belly was covered with small conical bosses") (Amalitzky, 1922, p. 334-335). Интересно отметить, что описание остеодермального покрова – это единственная информация, кроме длины скелета и черепа, указанная в диагнозах новых видов парейазавров. Возможно, это влияние публикаций по южноафриканским парейазаврам, в которых в этот период (первая половина XX в.)

¹Ивахненко (2008) считает, что Амалицкий "имел в виду особый род *Pareiasaurus*" (с. 81). Но, несомненно, это именно опечатка, так как через "о" также напечатаны и название семейства (*Pareiosauridae*) и группы в целом (*Pareiosauroi*).

которых в этот период (первая половина XX в.) остеодермы часто упоминаются. Остаётся не выясненным, почему диагнозы были столь краткими и малоинформативными, в то время как существуют рукописи Амалицкого (архив СПб АРАН, фонд 316, опись 1, дела 49 и 50) с подробными описаниями этих новых таксонов.

1.2. XX в.

Первая половина XX в. в изучении парейазавров ознаменована выделением большого числа новых таксонов родового и видового ранга. Это было связано с появлением новых многочисленных находок на территории Африки и России. Также в начале XX в. для обозначения костных образований в коже появился термин “остеодермы” (Gadow, 1901).

В 1908 г. Г.Г. Сили описал новый вид *Pareiasaurus steenkampensis* по остаткам с территории фермы “Steenkamps Poort”, расположенной южнее городка Фрейзербург (Северо-Капская провинция) (Seeley, 1908). Находка была переправлена в Англию, где до сих пор хранится в фондах Музея естественной истории в Лондоне (экз. NHMUK, № R 3770). Новый таксон был выделен только на основе остеодерм, поскольку остальные части скелета были сильно разрушены. Из предложенных фрагментов Сили взял только хвостовой позвонок и серию из девяти остеодерм в качестве доказательства существования у данного вида кожной брони. Сили сравнивает нового парейазавра с *Pareiasaurus baini*, чей кожный панцирь описал ещё в 1892 г. Он подробно описывает остеодермальный паттерн, выделяя продольные ряды (один медиальный и

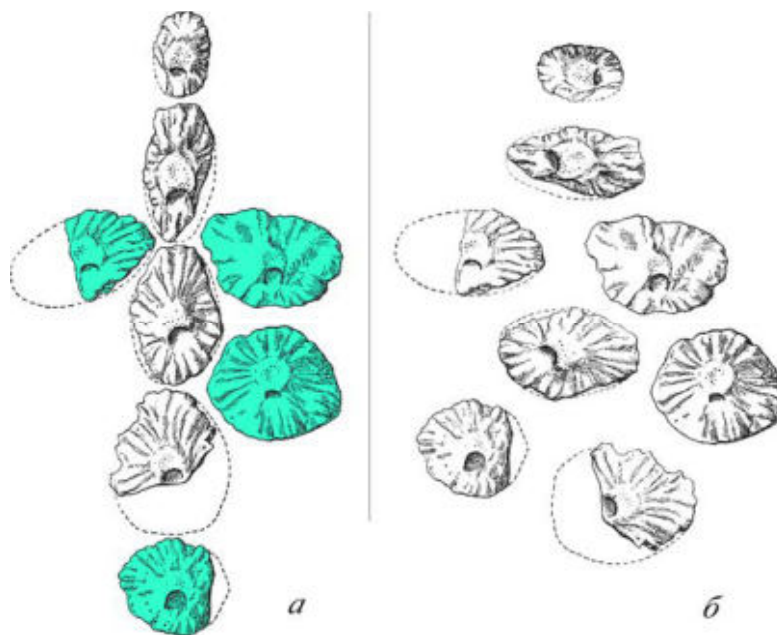


Рис. 1.5. *Pareiasaurus steenkampensis* Seeley; остеодермы, голотип NHMUK, № R 3770; верхняя пермь Южной Африки: *a* - реконструкция остеодермального покрова (Seeley, 1908, с изменениями); *б* – наиболее вероятная ориентация остеодерм. Зелёным цветом отмечены остеодермы, которые на реконструкции Сили были ориентированы правильно.

два латеральных), и морфологические особенности отдельных остеодерм, подмечая их различия в зависимости от положения на теле. Поскольку остеодермы были освобождены от породы и не были прикреплены к скелету, Сили лишь предполагает, где именно они могли располагаться на теле животного. На рисунке, представленном в этой статье (рис. 1.5, *a*), он изобразил медиальный ряд из пяти остеодерм, по бокам от которого разместил ещё три остеодермы, тем самым предположив наличие, как минимум, ещё двух боковых рядов – по одному с каждой стороны от медиального ряда. Сили отмечает, что у *Pareiasaurus steenkampensis* боковых рядов могло и не быть, так как он не обнаружил изогнутости, присущей остеодермам латеральных рядов. Впервые данную характеристику остеодерм он отметил у *Pareiasaurus baini* (Seeley, 1892).

Сили вводит целый ряд терминов, для обозначения морфологических элементов остеодерм. Среди них: “base” – основание; “central boss” – центральный выступ или бугор; “grooves radiate irregularly” – нерегулярные радиальные канавки; “pit” – ямка; “posterior pit” – задняя ямка; “radiating ridges” – радиальные гребни. Особое внимание заслуживают два элемента из этого списка: основание остеодермы и задняя ямка. Остеодермы парейазавров в большинстве случаев представляют собой костные бляшки с возвышением (выступом) на дорсальной поверхности. Основание остеодермы – её плоская часть, на которой и расположено большинство элементов (ямки, каналы, возвышение и т.д.), может быть изогнуто дорсально. Сили отмечает, что у *Pareiasaurus baini* боковые (lateral) остеодермы (имеются в виду те, что расположены в осевой части скелета над латеральными частями остистых отростков позвонков) обладают изогнутым вверх основанием и образуют за счёт этого гребень вдоль позвоночника, в то время как боковые остеодермы *P. steenkampensis* имеют плоское основание, что является их специфическим признаком. Действительно, изогнутость основания боковых (как называл их Сили) остеодерм свойственна только некоторым представителям Pareiasauria. Например, эта особенность выявлена у *Scutosaurus tuberculatus* (Boyarinova, Golubev, 2022), но не наблюдается у *Pareiasaurus serridens*. Другая причина, объясняющая отсутствие изогнутости у изолированных остеодерм, описанных Сили, заключается в том, что они просто не являются боковыми. Отсутствие изогнутости основания – характерный признак для остеодерм, расположенных над рёбрами и зигапофизами (Boyarinova, Golubev, 2022).

Второй элемент, на который необходимо обратить внимание – это задняя ямка. Она расположена, согласно описанию и приложенной иллюстрации (рис. 1.5, *a*), у основания центрального выступа на дорсальной поверхности остеодермы и позволяет определить её заднюю часть. Однако не все остеодермы, которые описал Сили, и на которых этот признак впервые был им выделен, действительно этим признаком обладают. На изображении, сопровождающем описание (рис. 1.5, *a*), только у четырёх остеодерм (трёх латеральных и одной медиальной, по определению Сили) действительно ямка могла быть задней (рис. 1.5, *b*). У остальных четырёх (ме-

диальных, по определению Сили) она была боковой, как у южноафриканского рода *Pumiliopareia* (экз. ВРІ, № 1-81; рис. 1.8, б). Четыре "медиальные" остеодермы Сили неправильно сориентировал – длинной осью в кранио-каудальном направлении. Для парейазавров характерно латеральное направление длинной оси остеодермы. Отсутствие изогнутости основания у остеодерм *P. steenkampensis*, связано, по всей видимости, с тем, что они располагались над рёбрами, а не над остистыми отростками, как предполагал Сили. И всё же, при наличии всех этих неточностей его работа внесла большой вклад в изучение морфологии кожных окостенений парейазавров, заложив основы для их описания и дальнейшего применения в систематике группы.

Почти одновременно с работой Сили вышла статья Р. Брума (Broom, 1908) с описанием новой находки парейазавра рода *Proparaps* с фермы Вельгевонден (Welgevonden) (Восточно-Капская провинция, ЮАР). По мнению Брума, описанная Сили (Seeley, 1888b) как *Proparaps* плечевая кость, в действительности является бедренной и принадлежит, несомненно, парейазавру. Найденный им в Вельгевондене скелет он отнёс к этому же роду. Данный образец (экз. SAM, № РК-1058) впоследствии стал известен, как "Вельгевонденский парейазавр" (*Welgevonden pareiasaur*) (Lee, 1997a; Scheyer, Sander, 2009; Canoville, Chinsamy, 2017). Он до сих пор не имеет ясного систематического положения (Lee, 1997a). Сравнивая свою находку с *Pareiasaurus*, Брум отметил, что её кожная броня была развита гораздо лучше и перекрывала не только область над остистыми отростками, но и всю спину и бока животного. Брум даже сравнивает её с панцирем крокодилов. Также он пишет, что остеодермы были очень разнообразны по размерам и форме. Среди них были плоские щитки или пластины (plates) до 50 мм в диаметре и совсем маленькие костные узелки (little bony nodules), размером с горошину. В настоящее время род *Proparaps* не является валидным. Два его вида *P. omocratus* (Seeley, 1888) и *P. rogersi* (Broom, 1912) сведены в синонимику *Pareiasaurus serridens* (Lee, 1997a), а третий вид *P. parvus* (Haughton, 1913), по данным последней ревизии (Lee, 1997a), является младшим синонимом *Anthodon serrarius*. Южноафриканский вид *Pareiasaurus serridens* обладает самым обширным панцирем среди всех известных на сегодняшний день таксонов парейазавров. Лучший экземпляр этого вида, представленный почти полным скелетом (отсутствуют дистальные части задних конечностей) и демонстрирующий практически полностью сохранившийся остеодермальный покров, был обнаружен только в 2008 г. (экз. SAM, № РК-K10036 "Delilah"). На этом скелете остеодермы в виде "костных узелков" отсутствуют. Поэтому можно предположить, что описанный Брумом парейазавр, не относится к *P. serridens*. Ли упоминает этот образец ("Вельгевонденский парейазавр") в своей работе (1997a), но не устанавливает его систематическое положение, однако, пишет, что это, вероятно, новый вид. Остеодермы в виде "костных узелков" (сферические, по нашей терминологии: Boyarinova et. al., 2022), а также конические остеодермы обнаружены у голотипа SAM, № РК-3016 южноафриканского *Pareiasuchus nasicornis* Haughton,

Boonstra, 1929. Наличие подобных остеодерм может оказаться ключевым признаком для определения таксонов южноафриканских парейазавров в будущем.

В следующей статье Брум (Broom, 1912) описывает находку из Западной Капской провинции, представлявшую собой фрагментарный скелет парейазавра (экз. SAM, № РК-8953). Наилучшим образом сохранились конечности и многочисленные остеодермы. На основе данной находки Брум выделил новый вид рода *Proparrus* – *P. rogersi*. В статье Брум не даёт описания остеодерм, но рассуждает об их распределении, предполагая, что вся спина и, вероятно, большая часть боков животного были защищены панцирем. В статье упоминаются маленькие остеодермы (small dermal bones). Вероятно, речь вновь идёт о сферических остеодермах, или "костных узелках", как называл их Брум ранее. Он предполагал, что "маленькие кожные кости" могли присутствовать на конечностях, так как они сохранились на внешней поверхности подвздошной кости. При большом количестве сохранившихся посткраниальных остеодерм (несколько десятков) в статье почти не говорится об их морфологических особенностях. А между тем они представлены несколькими типами: платформенным, коническим и сферическим (по нашей терминологии: Boyarinova et. al., 2022). Подобными остеодермами обладают восточноевропейский *Scutosaurus* и южноафриканский *Pareiasuchus nasicornis*. Экз. SAM, № РК-8953, который Брум описал как *Proparrus rogersi*, в последней ревизирующей работе (Lee, 1997b) был отнесён к *Pareiasaurus serridens*. Однако у *P. serridens* в составе панциря присутствуют только платформенные остеодермы. Как и в случае с "Вельгевонденским парейазавром" вопрос о таксономической принадлежности экз. SAM, № РК-8953 в будущем может быть решён на основе исследования остеодерм.

В 1913 г. Брум (Broom, 1913a) описал новый род и вид парейазавра *Pareiasuchus peringueyi* на основе почти полного скелета, найденного в 1912 году в Западной Капской провинции ЮАР (голотип SAM, № РК-2337). Вдоль спины, между проксимальными частями ребер и вокруг таза скелет был покрыт остеодермами (у Брума – dermal ossicles) длиной от 15 до 70 мм. Брум отметил, что они размерами уступают остеодермам *Proparrus rogersi*.

В 1914 г. Д.М.С. Уотсон обобщил данные по южноафриканским парейазаврам, опираясь, в основном, на материал двух больших коллекций Британского музея, собранных Э.Г. Бейном и Г.Г. Сили (Watson, 1914). При описании родов парейазавров (*Embrithosaurus*, *Bradysaurus*, *Anthodon*, *Proparrus*, *Pareiasaurus*) Уотсон сделал акцент на остеодермальном покрове, используя особенности его строения в качестве родового признака. Так же он привёл размеры тела для представителей каждого рода и привязал все рода к региональной стратиграфической шкале. В этой же работе Уотсон выделил нижние пласты группы Beaufort в зону *Tapinocephalus* (средняя пермь). К этой зоне он отнёс два рода *Bradysaurus* и *Embrithosaurus*, представленных самыми древними и самыми крупными парейазаврами Южной Африки. Они были выделены на основе

двух скелетов, которые ранее описали Сили (Seeley, 1892) и Брум (Broom, 1903) как *Pareiasaurus baini* (экз. NHMUK, № PV R 1971) и *Pareiasaurus serridens* (экз. SAM, № РК-8034), соответственно. Вид *Pareiasaurus baini* был выделен в новый род *Bradysaurus* на основе ряда морфологических признаков, а также его приуроченности к нижним слоям группы Бофорт (голотип *Pareiasaurus serridens* происходит из зоны *Cistecephalus*, верхняя пермь). Работа Уотсона создала предпосылки для возникновения в будущем схем эволюции остеодермального покрова парейазавров от среднепермских крупных слабобронированных форм к позднепермским сильнобронированным формам со средними и малыми размерами тела (Lee, 1997a, 1997b; Scheyer, Sander, 2009; Canoville, Chinsamy, 2017). Она стала важной вехой в изучении парейазавров, несмотря на то, что за основу её были взяты только южноафриканские представители.

Во многих статьях, последовавших за работой Уотсона, упоминаются остеодермы, которые наряду с другими частями скелета используются как диагностический материал, но их описания при этом довольно скудные (Broom, 1908, 1912, 1930; Watson, 1914; Haughton, 1913). Авторы часто ограничиваются упоминанием степени обширности остеодермального покрова, чего явно мало для серьёзных таксономических выводов. В частности, Брум (Broom, 1930) выделил новый вид рода *Anthodon* – *A. gregoryi* – на основании находки, представляющей собой почти полный скелет (голотип AMNH, № 7001). В описании скелета *A. gregoryi* присутствует характеристика остеодермального покрова, как сплошного костного панциря, образованного большими сочленяющимися костными щитками. Среди африканских таксонов, только два, достоверно, обладают остеодермальным покровом, отвечающим такой характеристике – это *Pareiasaurus serridens* и *Pumiliopareia pricei* (Broom et Robinson) (Бояринова и др., 2023). Но у *Pareiasaurus serridens* остеодермальный покров представлен более чем пятью морфологическими типами остеодерм, в то время как у *Pumiliopareia pricei* он состоит только из двух-трёх типов (Бояринова и др., 2023). Так же важной характеристикой панциря является наличие или отсутствие медиального ряда. У *Pumiliopareia pricei* он есть, а у *Pareiasaurus serridens* отсутствует. Поэтому при отсутствии в статье Брума изображения образца или схемы распределения остеодерм, а также детального описания остеодермального паттерна невозможно понять, как выглядел панцирь *A. gregoryi*. Экз. AMNH, № 7001 позднее был отнесён Ли к виду *Pareiasaurus serridens* (Lee, 1997a). Одним из признаков, на который опирался Ли, был именно остеодермальный покров. Правда, при его описании он также ограничился лишь оценкой степени обширности панциря: "...and dermal armour over the entire dorsal region" (Lee, 1997a, p. 269). Панцирем "по всей области спины" обладают как минимум три южноафриканских рода и один восточноевропейский. Поэтому именно этот признак, при отсутствии подробного описания морфологических особенностей отдельных остеодерм, имеет небольшую диагностическую значимость.

Среди исследователей, изучавших парейазавров в первой половине XX в., необходимо

выделить южноафриканских палеонтологов Л.Д. Бунстру и С.Г. Хотона. В период с 1929 по 1934 гг. они опубликовали цикл статей, объединённых общим названием "Pareiasaurian studies", в которых последовательно рассмотрели морфологическое строение разных элементов скелета известных на тот момент парейазавров (Haughton, 1929; Haughton, Boonstra, 1929, 1930a, 1930b; Boonstra, 1929a, 1929b, 1932a, 1932b, 1934a, 1934b; 1934c). Одна из статей полностью посвящена остеодермальному покрову (Boonstra, 1934b). Она состоит из разделов, каждый из которых включает описание морфологических особенностей отдельных остеодерм и устройство панциря в целом разных родов парейазавров. Большая часть работы посвящена южноафриканским таксонам. Один раздел включил данные по восточноевропейскому роду *Scutosaurus*, взятые из работ В.П. Амалицкого (Amalitzky, 1922) и А.П. Гартман-Вейнберг (Hartmann-Weinberg, 1930).

При описании остеодерм Бунстра использовал такие параметры как: размеры (даны числовые диапазоны) и форма (округлая, овальная), характер внешней ("дорсальной") поверхности (гладкая или орнаментированная) и характер самой орнаментации (ругозистая, ямчатая), наличие изогнутости вентральной поверхности и выпуклости дорсальной поверхности (только для рода *Bradysaurus*), характер поверхности возвышения (ямчатая, только для рода *Bradysaurus*), характер края (зазубренный), степень выраженности возвышения и также отмечается характер взаимодействия между остеодермами (наличие или отсутствие контактов). Для описания Бунстра использовал термины, предложенные Сили (Seeley, 1892), и некоторые новые термины, такие как зубчатый шов (*digitating suture*), опоясывающий (окружающий) ров/канавка (*encircling moat*), отверстие (*foramen*) и выемка (*notch*). В описании остеодерм экз. SAM, № РК-3016 (голотип *Pareiasuchus nasicornis*) Бунстра отмечает наличие ямки (у Бунстры – *foramen*) на боковой поверхности дорсального возвышения (*central knob*), которую он считает устойчивым элементом. Подобная ямка присутствует на остеодермах голотипа южноафриканского вида *Pumiliopareia pricei* (экз. BP, № 1-81). При описании остеодермального покрова Бунстра обращал внимание на его обширность и количество рядов, выделял, там, где это наблюдалось, медиальный и боковые (латеральные) ряды, а так же латеральные и спинно-медиальные (*dorso-median scutes*) остеодермы.

В работе Бунстры 1934 г. впервые высказывается идея, что остеодермы находились в более тесном контакте (соединялись) над лопатками и крестцом, чем вдоль остальной части спины и на хвосте (в частности, это свойство отмечено для *Pareiasuchus*). Таким образом, автор делает предположение, что дермальная броня парейазавров первоначально возникала в этих двух областях, а затем распространялась по всей спине. По мнению Бунстры, сочленения остеодерм между собой следовали тому же порядку развития. Он считал области над лопатками и крестцом "наиболее уязвимыми местами" и требующими защиту в первую очередь. В будущем данное наблюдение получит поддержку в работах Ли (Lee, 1997a, 1997b) и будет отражено в его

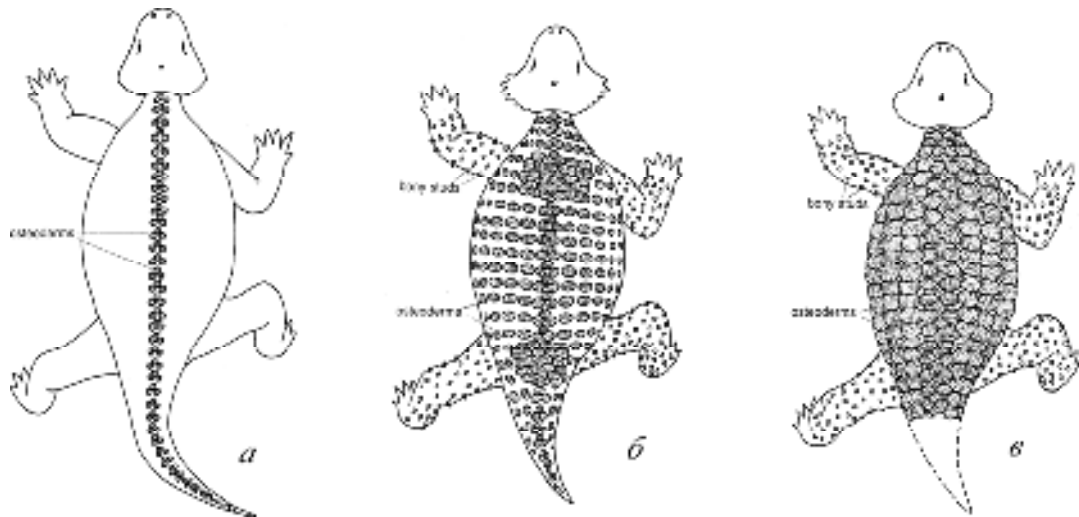


Рис. 1.6. Стадии эволюции остеодермального покрова парейазавров на примере трёх родов (Lee, 1997a, 1997b): *a* – *Bradysaurus*, *б* – *Scutosaurus*, *в* – *Anthodon*.

реконструкциях остеодермального покрова *Scutosaurus* и *Anthodon* (рис. 1.6). Позднее данные реконструкции без серьёзных изменений будут использоваться другими исследователями для построения схем эволюции остеодермального покрова южноафриканских парейазавров (Scheyer, Sander, 2009; Canoville, Chinsamy, 2017). Описанное Бунстрой явление действительно имеет место быть, но только у одного представителя парейазавров – у *Pareiasaurus serridens*. При этом единственный скелет *P. serridens* (экз. SAM, № РК-P10036), на котором действительно видны соединения между осевыми остеодермами в указанных областях (над лопатками и крестцом), был найден только в 2008 г. Поэтому остаётся загадкой, на основе какого материала Бунстра сделал своё заключение.

Ещё одно интересное наблюдение Бунстры – наличие у некоторых южноафриканских парейазавров шиповидных (*stud-shaped*) и шарообразных (*globular* или *bony nodules*) остеодерм. В настоящее время они достоверно известны только у двух видов: у восточноевропейского *Scutosaurus tuberculatus* и южноафриканского *Pareiasuchus nasicornis* (экз. SAM, № РК-3016). Бунстра отмечает наличие шиповидных и шарообразных остеодерм у *Brachypareia rogersi* и *Propappus* (ныне невалидные таксоны). На примере *Brachypareia rogersi* он описывает топографическую изменчивость остеодерм и предлагает реконструкцию их распределения на теле, выделяя три морфологические группы остеодерм: 1) "со смежными краями" (*with contiguous edges*) и уже упомянутые выше 2) шиповидные и 3) шарообразные. Бунстра предлагает следующее распределение морфотипов: остеодермы "со смежными краями" размещались по всей спине сверху, от шеи до хвоста, в виде рядов (по два или три на сегмент), шиповидные остеодермы

дермы покрывали бока, холку и заднюю часть тела (quarter – вероятно, подразумевался аналог крупа у млекопитающих), а шаровидные остеодермы располагались на верхних частях конечностей, на кончике хвоста и на боковых частях живота. При этом живот, горло и те части тела, которые были затронуты движениями конечностей, по мнению Бунстры, были практически свободны от кожной брони.

В качестве выводов Бунстра предлагает несколько интересных наблюдений. Одним из наиболее ярких сам автор считает наличие корреляции, которая, по его мнению, существует между орнаментом на покровных костях черепа и орнаментом на кожных окостенениях туловища. Бунстра впервые интерпретирует отверстия, встречающиеся на дорсальной и вентральной поверхностях остеодерм, как проходы для кровеносных сосудов. При этом он почти не упоминает ямки. Хотя, как правило, отверстия находятся на дне ямок или канавок. К тому же ямки – более очевидный морфологический элемент посткраниальных остеодерм. Непосредственно в описаниях таксонов автор использует понятие "ямчатая поверхность". В одном случае оно применяется к остеодермам *Bradysaurus*, во втором – к *Pareiasaurus*. В действительности у *Pareiasaurus* только у некоторых рёберных остеодерм, занимающих периферическую часть панциря, присутствуют ярко-выраженные глубокие ямки, на большинстве же туловищных остеодерм ямок нет. Бунстра описывает отверстие, расположенное на вершине дорсального возвышения, которое, по его мнению, сообщается с другим отверстием (меньшим по размерам), открывающимся на вентральную поверхность остеодермы. По всей видимости, он не придаёт значения разделению понятий "ямка" и "отверстие". Рассуждая об эволюционной истории развития панциря парейазавров, Бунстра отмечает, что остеодермы у более поздних форм стали более скульптурированными.

В выводах Бунстра представляет общую характеристику остеодермального паттерна. По его мнению, дермальные окостенения были расположены правильными рядами, идущими параллельно и перпендикулярно срединной линии. Бунстра отмечал, что броня парейазавров представляла для этих животных большую биологическую ценность и у более поздних представителей она была более развитой и обширной.

К сожалению, в статье Бунстры почти полностью отсутствует иллюстративная составляющая. В работе есть фотографии, однако на них не отмечены морфологические элементы, обсуждаемые в статье. Словесные описания не позволяют использовать представленные данные для идентификации таксонов парейазавров родового и видового ранга. Не все морфологические элементы и их параметры, которые присутствуют у посткраниальных остеодерм, были представлены в работе. Так же в работе отсутствует строгость в использовании терминов. И, конечно, в 1930-х годах, когда писалась эта статья, среди таксонов парейазавров была некоторая путаница. Например, вид *Brachypareia rogersi*, на котором Бунстра проследил топографическую

изменчивость остеодерм, оказался сборным (химерой), объединившей остатки скелетов разных парейазавров: череп *Bradysaurus seeleyi* (ныне сведён в синонимику *Bradysaurus baini*; Van den Brandt, 2021b), посткраниальные элементы – *Pareiasaurus serridens* (Lee, 1997a). Но, несмотря на все эти недочёты, статья Бунстры до сих пор является одной из наиболее крупных работ по посткраниальным остеодермам парейазавров. Она затронула многие важные аспекты в понимании этого явления.

В России в конце 1920-х гг. изучением парейазавров занималась А.П. Гартман-Вейнберг. В 1927 г. она участвовала в раскопках на Малой Северной Двине в Соколках под руководством П.П. Сушкина. В 1929 г. Гартман-Вейнберг уже сама организовала крупные раскопки местонахождения Завражье (р. Малая Северная Двина недалеко от Котласа). В итоге было получено много нового материала по парейазаврам в дополнение к коллекциям, собранным на этих местонахождениях В.П. Амалицким. В 1930 и 1931 гг. в ходе экспедиционных работ в Поволжье под руководством Гартман-Вейнберг были открыты местонахождения Ключевой Овраг и Сёмин Овраг-1 у с. Ильинское недалеко от г. Тетюши (Татарстан), в которых были обнаружены остатки парейазавров, представленные фрагментами скелета, в том числе остеодермами.

В 1930 г. выходит статья, в которой Гартман-Вейнберг пересматривает филогенетические связи внутри *Pareiasauria* (Hartmann-Weinberg, 1930). Северодвинских парейазавров, описанных Амалицким как *Pareiasaurus*, она выделяет в самостоятельный род *Scutosaurus* ("щитковый ящер"): "Поскольку близко расположенные костные скульптурные щитки, несомненно, были встроены в кориум русских парейазавров и образовывали своеобразный тяжёлый щит, который должен был оказывать особое воздействие на элементы скелета русских форм, вновь выделенный род предлагается назвать *Scutosaurus*" (пер. с нем., Hartmann-Weinberg, 1930, S. 59). При этом из четырёх видов, выделенных Амалицким, Гартман-Вейнберг признаёт валидным только вид *Scutosaurus karpinskii* (у Гартман-Вейнберг ошибочно *S. karpinsky*). Впоследствии подобных представлений будет придерживаться подавляющее большинство специалистов по парейазаврам. Результаты дальнейших исследований филогенетических взаимоотношений парейазавров были рассмотрены в последующих работах (Hartmann-Weinberg, 1933, 1937).

Гартман-Вейнберг проводила много исследований, направленных на всестороннее изучение *Pareiasauria*, считая эту группу важнейшим компонентом позднепермской наземной биоты (Hartmann-Weinberg, 1933). Она занималась систематикой парейазавров, филогенетическими связями внутри группы, особенностями их анатомии и связанным с этим образом жизни. Среди методов, которые она использовала для изучения парейазавров, было изготовление шлифов для гистологических исследований. Интересно её замечание относительно функциональной значимости остеодерм парейазавров. Гартман-Вейнберг считала, что посткраниальные остеодермы участвовали в терморегуляции, и связывала это с климатическими особенностями в той местно-

сти, в которой они обитали: "Мое изучение микроструктуры кожных окостенений *Pareiasauridae* из верхнепермских отложений Северо-двинского бассейна показало, что в них мы имеем своеобразный орган терморегуляции наземных рептилий, живших в условиях сухого с резкими температурными колебаниями климата" (Гартман-Вейнберг, 1935, с. 56). К сожалению, результаты исследований на эту тему так не были опубликованы.

В 1937 г. Гартман-Вейнберг опубликовала описания новых таксонов восточноевропейских парейазавров: два новых вида (*Anthodon rossicus* и *Pareiasuchus vjatkensis*) из нового местонахождения Котельнич и один новый род и вид (*Proelginia permiana*) на основе материала из нового местонахождения Сёмин Овраг-1 (у Гартман-Вейнберг: Волжское, Ильинское или Сёмин Овраг) (Hartmann-Weinberg, 1937). Первые находки на местонахождении Котельнич сделала гидрогеологическая партия Камстроля в 1933 г. Ассистент Казанского университета С.Г. Каштанов обнаружил два скелета, принадлежащих "представителям группы *Pareiasauria*", на правом берегу Вятки близ дер. Ванюшёнки (Каштанов, 1934а). Новое местонахождение, названное по ближайшему крупному населённому пункту Котельнич (Кировская область), стало вторым после Соколов крупным местонахождением парейазавров в России. По количеству находок целых скелетов оно значительно превосходит Соколки. Судя по опубликованным данным (Вьюшков, 1953; Хлюпин и др., 2000; Benton et al., 2012) и сообщениям на сайте Вятского палеонтологического музея (<https://suminia.com>), в период с 1933 по 2024 гг. здесь было обнаружено не менее полусотни полных или почти полных скелетов парейазавров. Необходимо отметить, что геологи посещали Котельнич задолго до Каштанова. В конце XIX – начале XX вв. на Вятке проводил геологические исследования П.И. Кротов (1879, 1893, 1912). Он осмотрел и описал пермские отложения по берегу Вятки ниже Котельнича, но остатков ископаемых позвоночных в них не нашёл. Однако "кости ящеров" Кротов обнаружил в пермских слоях в 60 км севернее Котельнича (Кротов, 1879, 1912). Именно эти находки упоминает Каштанов (1934а, 1936), но делает это таким образом, что у последующих исследователей (Вьюшков, 1953; Очев, 1995; Benton et al., 2012) сформируется ошибочное мнение, что Кротов находил остатки позвоночных непосредственно на местонахождении Котельнич.

В 1934 г. находки Каштанова были доставлены в Палеонтологический институт Академии Наук СССР. Но при перевозке кости сильно пострадали, что сделало их дальнейшее изучение практически невозможным (Ефремов, 1940; Вьюшков, 1953). В следующем году на Котельничское местонахождение выехала экспедиция палеонтологической лаборатории Московского государственного университета во главе с Гартман-Вейнберг (Hartmann-Weinberg, 1937). В ходе осмотра берега были обнаружены два скелета с черепами парейазавров недалеко от д. Волки, в двух км ниже места находки Каштанова. Именно эти находки Гартман-Вейнберг отнесла к уже существующим южноафриканским родам, описав два новых вида: *Anthodon rossicus* и *Parei-*

asuchus vjatkensis (Hartmann-Weinberg, 1937). В 1936 г. Каштанов вновь посетил местонахождение и обнаружил "новые остатки рептилий" (Каштанов, 1936). Два скелета, сильно разрушенные процессами выветривания, располагались в 1–2 км выше по реке от места его первых находок. Каштанов отметил большое количество отдельных изолированных костей, встреченных им на местонахождении.

В 1937 г. Ефремов упомянул парейазавров из Котельнича, отнеся их к новому виду рода *Anthodon* – *A. chlynoviensis* – но не привёл ни описания, ни изображения (Ефремов, 1937). Позже он признал приоритет за названием *Anthodon rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937, т.к., по его мнению, существование в одном местонахождении двух видов одного рода – *A. rossicus* и *A. chlynoviensis* – маловероятно (Ефремов, 1939, 1940). В публикации 1940 г. Ефремов описал находки Каштанова 1933 г. Род *Pareiasuchus*, описанный Гартман-Вейнберг из Котельнича, Ефремов считал сомнительным (Ефремов, 1939), однако нигде прямо не писал, что считает невалидным вид *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937. Сначала он отмечал, что *Anthodon rossicus* и *Pareiasuchus vjatkensis*, принадлежат одному, по всей вероятности, новому роду, несколько более примитивному, чем северодвинский *Scutosaurus* (Ефремов, 1944), позже, что "в Котельническом местонахождении имеется один род и вид парейазавров, и, может быть, – молодые особи северодвинских крупных скутозавров" (Ефремов, 1952, с. 57), затем, что "в Котельническом местонахождении имеется один род и вид парейазавров, может быть, молодые особи северодвинских крупных скутозавров" (Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 12). Тем не менее в списке форм амфибий и рептилий северодвинского парейазаврового комплекса присутствуют оба вида: *Anthodon rossicus* Hartmann-Weinberg (= *A. chlynoviensis* Efremov) и *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg (Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18) – так же как и в списке таксонов местонахождения Котельнич, однако при этом отмечено, что "по данным И.А. Ефремова, оба рода парейазавров, *Anthodon* и *Pareiasuchus*, принадлежат одному, по всей вероятности, новому роду" (Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 98).

В статье 1937 г. Гартман-Вейнберг также описывает новый род и вид парейазавра *Proelginia permiana* из местонахождения Сёмин Овраг-1 (Hartmann-Weinberg, 1937). Название рода связано с представлениями Гартман-Вейнберг о филогенетических связях парейазавров и их стратиграфическом распространении: "*Pareiasauridae* из Ильинского местонахождения, как показали исследования их остатков [...], находятся несколько выше в эволюционном плане, чем *Scutosaurus*, они генетически близки к *Elginia mirabilis* из триаса Шотландии. [...]. Для синхронных отложений на территории СССР характерны две формы, филогенетически непосредственно следующие друг за другом, т.е. *Scutosaurus karpinskii* из верхней перми Северной Двины и *Proelginia permiana* из верхней перми Среднего Поволжья. Последняя форма, как уже упоминалось, близка к триасовой форме *Elginia mirabilis* из Шотландии, хотя и менее развита" (пер.

с нем.; Hartmann-Weinberg, 1937, S. 657). В настоящее время установлено, что парейазавры не пережили пермо-триасовый экологический кризис и в триасовых отложениях их остатки не встречены (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Сенников, Голубев, 2017; Smith et al., 2020). Возраст слоёв с остатками *Elginia mirabilis* определён как позднепермский (Benton, Walker, 1985).

Ефремов обычно признавал вид *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg (Ефремов, 1940, 1944; Ефремов, Вьюшков, 1955). Только в одной работе (Ефремов, 1952) он пишет, что в поволжских местонахождениях установлен тот же вид скутозавра, что и на Малой Северной Двине – *Scutosaurus karpinskii*. Однако род *Proelginia* Ефремов всегда считал младшим синонимом рода *Scutosaurus* (Ефремов, 1940, 1944, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955). Впоследствии почти все палеогерпетологии будут считать род *Permiana* Hartmann-Weinberg невалидным (Чудинов, 1964; Каландадзе и др., 1968; Kuhn, 1969; Очев и др., 1979; Ивахненко, 1987; Lee, 1997a, 1997b; Benton et al., 2012). Своё заключение Ефремов основывал на материалах из местонахождения Ключевой Овраг (Ефремов, 1939), которое располагается в двух км от местонахождения Сёмин Овраг-1. И Ефремов, и Гартман-Вейнберг считали, что оба местонахождения принадлежат одной костеносной песчаной толще и на этом основании одновозрастны и охарактеризованы одной и той же фауной тетрапод. Насколько можно судить по публикациям (Hartmann-Weinberg, 1937; Ефремов, 1939, 1940, 1944), оба исследователя воспринимали эти точки частями одного большого местонахождения.

В 40–50-х гг. XX в. изучением парейазавров занимался Ф.Р. фон Хюне. В его распоряжении была большая коллекция ископаемых, собранная им самим в ЮАР в 1924 г., а также Эрнстом и Марией Новак в Танзании (бассейн Рухуху), в период между 1934 и 1936 гг. (Huene 1931, 1944; Nowack, 1937; Maisch, Matzke, 2019). Вышедшая в 1944 г. статья Хюне (Huene, 1944) примечательна тем, что в ней представлены хорошие рисунки различных остеодерм, а также фрагмента позвоночного столба с остеодермами парейазавров из Танзании (рис. 1.7). Хюне считал, что фрагмент позвоночного столба с остеодермами принадлежит новому роду и виду – *Pareiasaurorum haughtoni*. Однако он выделил новый вид с оговоркой, что принадлежность его к роду *Anthodon* не исключается. Хюне считал, что только одних остеодерм и позвонков для определения систематической принадлежности образца мало. Позднее этот вид был отнесён к роду *Anthodon* (Haughton, Brink, 1954; Huene, 1956; Kuhn, 1969). Ли в своей ревизирующей работе определил его как *nomen dubium* (Lee, 1997).

Майш и Матцке пересмотрели систематическое положение *Pareiasaurorum haughtoni* Huene, опираясь только на морфологию остеодерм (Maisch, Matzke, 2019). Основной упор они делают на метрические параметры остеодерм, используя отношение наибольшей длины к наибольшей ширине. Выявленное отношение (превышает 1,8) рассматривается авторами как аута-

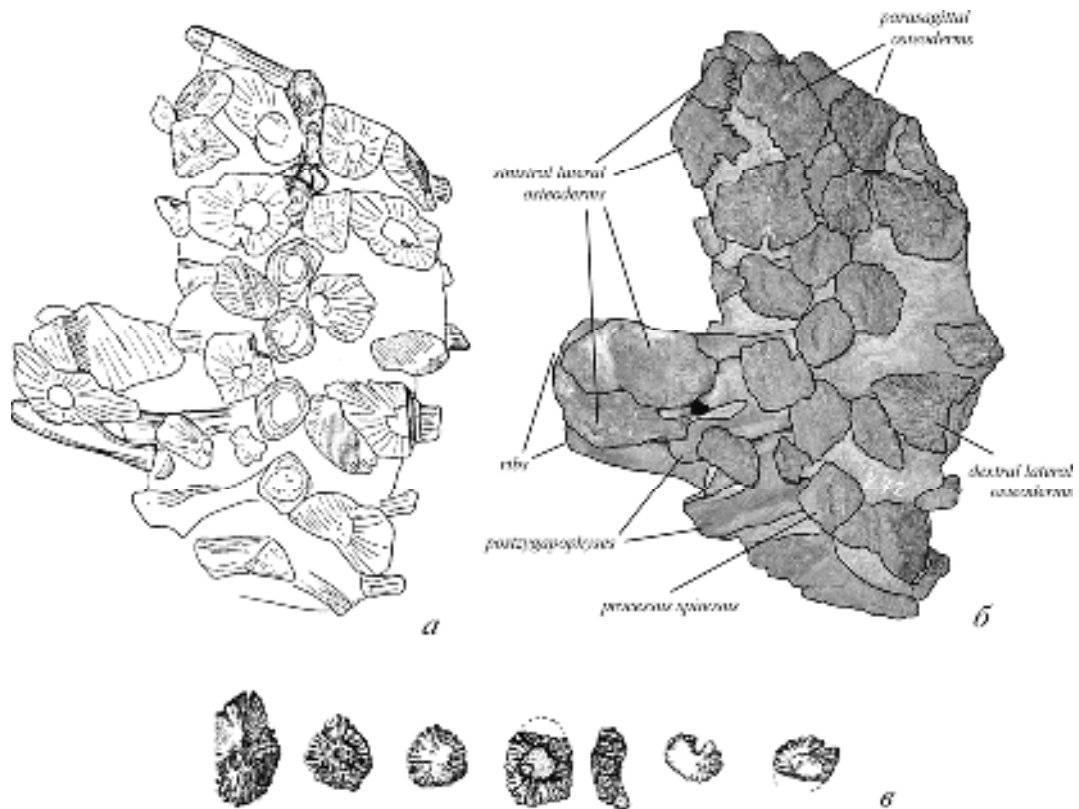


Рис. 1.7. Парейзавры из Танзании; верхняя пермь: *а, б* – фрагмент скелета с остеодермами, находка 1930-х гг., экз. GPIT, № К-72, вид сверху: *а* – схема (Huene, 1944); *б* – фотография (Maisch, Matzke, 2019); *в* – остеодермы, вид сверху, экз. GPIT, № К-69 (Huene, 1944).

поморфия: "Lateral osteoderms strongly expanded mediolaterally, of rhombic shape, reaching a width/length ratio in excess of 1.8. The latter feature is a valid autapomorphy, which distinguishes *Pareiasaurus* (?) *haughtoni* from all other known pareiasaurs" (Maisch, Matzke, 2019, p. 198). На основе выявленной аутапоморфии однозначно отвергается принадлежность изучаемого образца к роду *Anthodon* и с осторожностью предлагается отнести его к *Pareiasaurus* – *Pareiasaurus* (?) *haughtoni*. Отношения метрических параметров остеодерм (в статье Майш и Матцке – наибольших длины и ширины платформы) являются важными характеристиками. Однако их необходимо использовать аккуратно. Остеодермы парейзавров имеют высокую степень топографической и индивидуальной изменчивости. Поэтому для сравнения остеодерм разных таксонов, нужно брать обязательно топографически сходные, то есть имеющие одинаковое положение в скелете, принадлежащие одним и тем же продольным и поперечным остеодермальным рядам, остеодермы. Изучение топографической изменчивости остеодерм *Scutosaurus tuberculatus* продемонстрировало заметные морфологические отличия между остеодермами в разных частях скелета и изменение их числовых параметров в кранио-каудальном и латеральном направлениях (Boyarinova, Golubev, 2022). Кроме того в статье Майш и Матцке не представлены измерения

для всех валидных родов и видов парейазавров. В частности нет данных по восточноевропейским таксонам. Многие числовые данные авторы статьи почерпнули из старых работ (например, Boonstra, 1934b), где не представлены схемы измерений. Помимо этого, образец, который рассматривается в статье, плохой сохранности и большинство остеодерм неполные. Данное исследование, безусловно, интересное, но его основная ценность заключается в демонстрации материала и указания места его хранения, что, несомненно, важно для будущих исследователей парейазавров.

В 1947 г. Э.К. Олсон выделил подкласс *Parareptilia*, в котором объединил два отряда: *Diadecta* и *Chelonia*. Подотряд *Pareiasauria* вошёл в состав *Diadecta* вместе с *Seymouriamorpha*, *Diadectomorpha* и *Procolophonina* (Olson, 1947). В 1948 г. Хюне выделил семейство *Bradysauridae* для наиболее древних южноафриканских парейазавров *Капу* (зона *Tapinocephalus*) (Huene, 1948).

В 1948-49 гг. на местонахождении Котельнич работал Б.П. Вьюшков (1953). В 1948 г. у д. Боровики он обнаружил скелет парейазавра и зарегистрировал ещё три разрушенных скелета, а в 1949 г. отрядом под его руководством на местонахождении было добыто семь скелетов парейазавров различной сохранности и установлена протяженность костеносного слоя более чем на 12 км: от д. Патраки до пр. Вишкиль (Вьюшков, 1953). Все скелеты были отправлены в Москву, в Палеонтологический институт АН СССР (Устюгов, 1951). В настоящее время судьба этих находок неизвестна.

Одной из немногочисленных работ, где остеодермальному покрову парейазавров уделено значительное внимание, стала публикация А.С. Бринка (Brink, 1955). В ней описан фрагмент посткраниального скелета ювенильной особи *Nanoparia pricei* Broom et Robinson (в настоящее время – *Pumiliopareia pricei*; экз. ВР, № 1-81, рис. 1.8, б). Бринк подметил, что осевая часть остеодермального покрова состоит из остеодерм, образующих треугольник над каждым остистым отростком позвонков. По сути, Бринк описал триады (впервые этот термин приведён в работе Д. Араужо-Барберены (Araújo-Barberena, 1987)), хотя сам их так не называет. Согласно описанию Бринка, конические возвышения на дорсальной поверхности остеодерм направлены вперёд и вбок таким образом, что становятся углами "треугольника". Бринк отмечает, что над шейным отделом позвоночного столба группы осевых остеодерм резко увеличиваются в размерах. В действительности это не совсем так, скорее меняется их положение: в передней части осевые остеодермы в пределах одного позвонка выстраиваются в одну линию таким образом, что боковые остеодермы не контактируют друг с другом (рис. 1.8, б). Однако такое изменение расположения остеодерм в триаде действительно визуально создает ощущение, что остеодермы увеличились в размерах. Также Бринк отмечает наличие крупных ямок на остеодермах. Статья снабжена необычной реконструкцией остеодермального покрова *Pumiliopareia* (рис. 1.8, а), на кото-

рой изображена осевая часть панциря и боковые части, соединённые с осевой в самом низу. Бринк был уверен, что между этими частями ничего не было. В действительности образец вдавлен сверху и остеодермы оказались скрытыми под породой. Это уже отмечает Г.Х. Финдли, изучивший данный образец спустя два десятилетия (Findlay, 1970). Несколько лет назад дорсальная часть образца была очищена, и под породой открылись остеодермы, полностью заполняющие пространство между остеодермами, расположенными в центральной части и по бокам (рис. 1.8, б). Бринк ошибочно считал, что остеодермы *Nanoparia pricei* имеют ромбическую форму, а также располагаются в шахматном порядке и, таким образом, некоторые из них находятся в межрёберных пространствах. Дорсальные возвышения остеодерм, по всей видимости, показались Бринку необычными, так как он называет их туберкулами (tubercles), в то время как другие исследователи до него использовали такие термины, как "boss" и "knob". Схема Бринка останется в истории изучения остеодермального покрова парейазавров, как самая необычная.

В 1957 г. была опубликована крупная работа А.П. Быстрова, посвящённая морфологии черепа парейазавров. Она является одной из лучших работ по данной теме, во многом благодаря подробным графическим реконструкциям черепа, выполненным самим Быстровым. Описание основано на черепах *Scutosaurus* из местонахождения Соколки. В работе упоминаются краниальные и посткраниальные остеодермы. Краниальные остеодермы, по мнению Быстрова, располагались на границе предчелюстных и носовых костей в виде "костных шишек". Быстров подробно описывает их, отмечая форму, текстуру поверхности и количество, которое варьирует

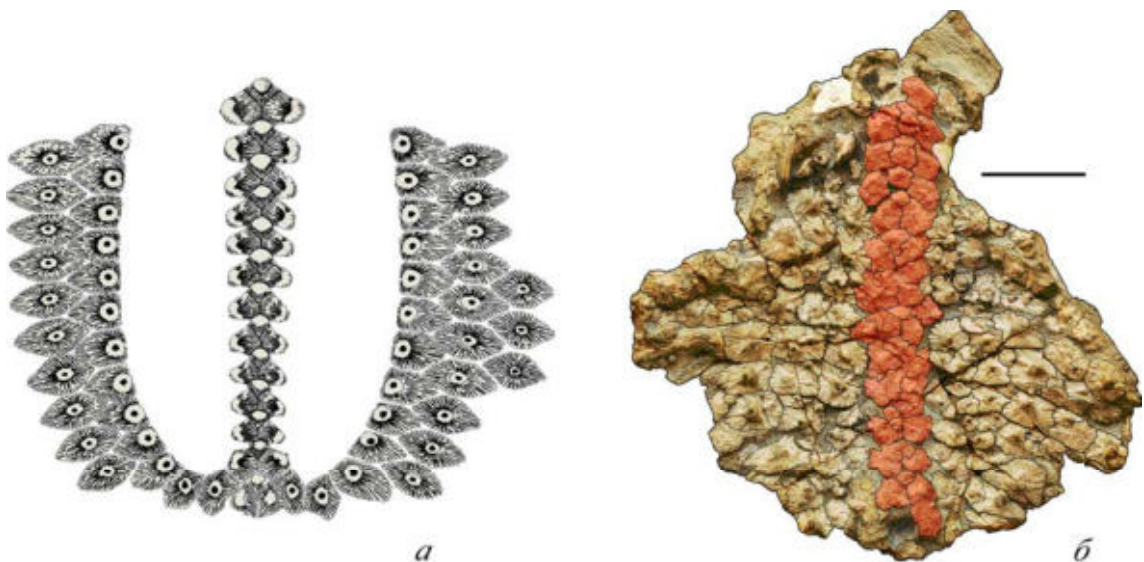


Рис. 1.8. *Pumiliopareia pricei* (Broom et Robinson); фрагмент скелета, вид сверху, голо-тип BP, № 1-81; верхняя пермь Южной Африки: а – реконструкция остеодермального покрова (Brink, 1955); б – современное состояние образца с прорисованными остеодермами. Красным цветом выделены остеодермы, приуроченные к остистым отросткам позвонков и образующие три продольных ряда. Длина масштабной линейки 5 см.

у разных особей. Также он отмечает, что костные шишки отсутствуют у ювенильных особей, что подтверждает, по его мнению, их принадлежность к остеодермам, которые вырастали позже, у более взрослых особей. Быстров упоминает посткраниальные остеодермы, как массивные костные бляшки, которые на дорсальной поверхности несли центральное возвышение и расходящиеся от него радиальные гребни. Термин "возвышение" впервые используется в русскоязычных работах, посвящённых парейазавром, именно у Быстрова.

В 1960 г. остатки парейазавра были впервые обнаружены в Китае, а спустя три года на их основе был описан новый род и вид *Shihtienfenia permica* (экз. IVPP, № V.2718) в составе семейства *Pareiasauridae* (Young, Yeh, 1963). Среди представленных в статье фрагментов посткраниального скелета остеодерм не было. Авторы не отрицают наличие панциря, но считают, что он не был обширным, и связывают это с недостаточно широкими верхними площадками остистых отростков позвонков. С 1963 по 1988 гг. выходит ряд статей с описаниями новых китайских таксонов парейазавров: *Honania complicidentata* и *Tsiyuania simplicidentata* (Young, 1979), *Shansisaurus huocunensis* (Cheng, 1980), *Huanghesaurus liulinensis* (Gao, 1983), *Sanchuansaurus rugmaeus* (Gao, 1988). Ни в одной из публикаций остеодермы упомянуты не были. Тем не менее, остеодермы у китайских парейазавров имеются: изображения нескольких экземпляров опубликованы М. Бентоном (Benton, 2016). Одна из них, возможно, не является остеодермой, а представляет собой интерцентр. В статье Бентона нет описаний остеодерм, а их изображения невелики. Из шести китайских родов Бентон признаёт только два: *Sanchuansaurus* и *Shihtienfenia*. Роды *Shansisaurus* и *Huanghesaurus* сведены в синонимику *Shihtienfenia*. Два оставшихся рода *Tsiyuania* и *Honania* Бентон в работе не рассматривает и лишь упоминает, что, вероятно, это один и тот же род. Остеодермы, которые упоминаются в статье (экз. IVPP, № V6722), изначально принадлежали *Huanghesaurus*, по результатам ревизии (Benton, 2016), были отнесены к *Shihtienfenia*.

В систематической сводке по пермским и триасовым тетраподам СССР (Каландадзе и др., 1968) парейазавры Восточной Европы представлены тремя родами и четырьмя видами: *Anthodon rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937 (ошибочно указан год первого опубликования названия вида: 1933), *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922) (ошибочно указан автор и год первого опубликования названия вида: Hartmann-Weinberg, 1930), *S. permianus* (Hartmann-Weinberg, 1937) (ошибочно указан район типового местонахождения вида: р. Вятка, Кировская обл.) и *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937 (ошибочно указан год первого опубликования названия вида: 1933). В примечании к виду *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg сказано, что, возможно, он является синонимом *Anthodon rossicus* Hartmann-Weinberg. Таким образом, данная публикация является первой, в которой среди одновременно опубликованных названий видов *Anthodon rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937 и *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg,

1937 первенство установлено за названием *Anthodon rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937, а её авторы являются первыми ревизирующими согласно статье 24 Международного кодекса зоологической номенклатуры (2004).

О. Кун (Kuhn, 1969) признаёт валидными три вида восточноевропейских парейазавров: "*Anthodon*" *rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937 (ошибочно указан год первого опубликования названия вида: 1933), *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922) (название вида написано с ошибкой: *karpinskyi*) и *S. permianus* (Hartmann-Weinberg, 1937) (название вида написано с ошибкой: *permicus*). Родовая принадлежность вида "*Anthodon*" *rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937 признаётся неопределённой; в качестве младших синонимов этого вида рассматриваются виды "*Anthodon*" *chlynoviensis* Efremov и "*Pareiasuchus*" *vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937 (ошибочно указан год первого опубликования названия вида: 1933). Первенство названия вида "*Anthodon*" *rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937 над названием "*Pareiasuchus*" *vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937 Кун устанавливает, вероятно, вслед за Каландадзе и др. (1968): последнюю работу Кун, несомненно, знал, т.к. в своей сводке (Kuhn, 1969) прямо указывает, что использовал данные из неё (но использовал их довольно небрежно, допустив много ошибок).

В 1970 г. вышла крупная работа Г.Х. Финдли по остеодермам южноафриканских парейазавров (Findlay, 1970). Она примечательна рассуждениями о процессе формирования остеодерм и природе некоторых морфологических элементов на их дорсальной поверхности. Основным материалом, рассматриваемым в статье, стал ранее не описанный экз. ВР, № 1-548 (рис. 1.9), найденный в Западно-Капской провинции ЮАР. Образец представляет собой череп и фрагмент посткраниального скелета ювенильной особи парейазавра с сохранившимся остеодермальным покровом. Финдли определил его как *Pareiasaurus serridens*, но вместе с тем пишет о проблеме этого таксона, связанной с потерей черепа голотипа (экз. NHMUK, № PV R 4063, рис. 1.1). Голотип *P. serridens* является частью коллекции Бейна, некоторые экземпляры из которой были утеряны или перепутаны ещё в XIX в., о чём не раз писали разные исследователи (например, Seeley, 1888a; Watson, 1914). Таким образом, один из основных южноафриканских родов, *Pareiasaurus*, имеет довольно спорное систематическое положение. Но это не помешало ему стать своеобразным "мусорным" таксоном, куда определяют все непонятные образцы. Так, сам Финдли свёл в синонимику *P. serridens* следующие виды: *P. steenkampensis*, *Propappus omocratus* и *Anthodon gregoryi*. Он рассматривал остеодермы парейазавров как диагностический материал и на его основе утвердил валидность двух родов парейазавров из зоны *Cistecephalus*: *Pareiasaurus* и *Nanoparia*. В настоящее время именно на основе особенностей строения остеодермального покрова экз. ВР, № 1-548 определён как *Pumiliopareia* cf. *pricei* (Бояринова и др., 2024).

Финдли отмечает уникальность парейазавров благодаря наличию у них остеодерм, ко-

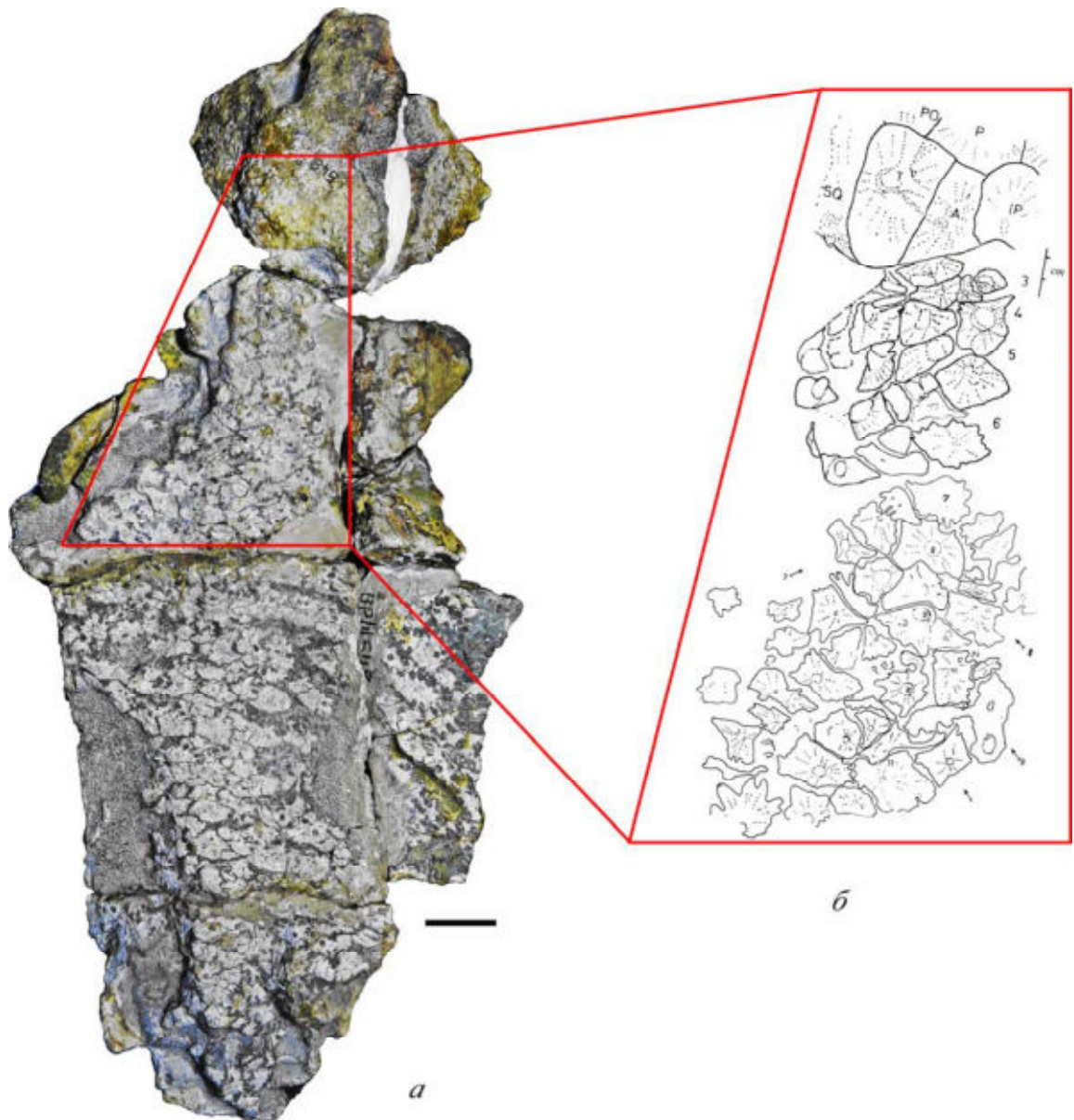


Рис. 1.9. *Pumiliopareia* cf. *pricei*; неполный скелет, экз. ВР, № 1-548; верхняя пермь Южной Африки: *a* – современное состояние образца, *б* – реконструкция расположения остеодерм передней части тела (Findlay, 1970). Длина масштабной линейки 5 см.

которые позволяют изучать несохранившуюся кожу этих животных. Он рассматривал остеодермы, прежде всего, как биологические объекты, и даже вместо понятия "остеодермальный покров" использовал слово "skin" (кожа). Финдли считал, что на структуру остеодерм *P. serridens* воздействовали два отдельных фактора: центр окостенения остеодермы определялся дермой, а расположение дорсального возвышения и ямок определялось эпидермисом. Таким образом, назначение возвышения, по его мнению, имело защитную функцию, а вот природа ямок, присутствующих на многих щитках, была ему неясна. С одной стороны он связывал ямки с васкулярированной системой, но с другой стороны не мог объяснить, что такие "уязвимые кавернозные крове-

носные пространства" (vulnerable cavernous bloodspaces) могли делать снаружи тела. Поэтому он предложил другую возможную функцию ямок, как своеобразных карманов для вмещения желёз, хотя считал её маловероятной. Позднее эта идея получит развитие (Лебедев, 1980; Ивахненко, 1983, 1987).

В 1980 г. была опубликована небольшая заметка О.А. Лебедева, посвящённая остеодермальным образованиям парейазавров. В ней не уточняется, о каких именно таксонах идёт речь, но, очевидно, что описания основаны на *Scutosaurus*, поскольку сведений об остеодермах других восточноевропейских родов на тот момент ещё не было. Автор предложил разделить остеодермы на два типа: 1) шейные, с ямчатой скульптурой аналогичной черепной, и соединявшихся друг с другом швами, образуя шейный щит; 2) туловищные, сидевшие отдельно, имеющие коническую форму. Среди конических остеодерм Лебедев также выделил два типа: высококонические остеодермы, которые несут на боковой поверхности желобки, и низкоконических остеодермы, которые снабжены вырезками. Из данного описания получается, что к шейным остеодермам Лебедев отнёс все неконические остеодермы. При их описании автор ввел понятие бугор (имеется в виду возвышение на дорсальной поверхности платформы), расположенный в центре остеодермы и для которого характерны либо уплощённая, либо шипообразная вершины. По мнению Лебедева, при жизни животного его покрывал роговой чехол. Кроме бугра на остеодермах располагались округлые ямки, которые интерпретируются автором как отпечатки кожных желёз по аналогии с некоторыми современными жабами, у которых вблизи выходов протоков кожных желёз располагаются роговые чехлы. Предполагаемое автором присутствие в коже парейазавров желёз и их протоков, которые оставили на остеодермах отпечатки в виде ямок и вырезов соответственно, приводит его к выводу о наиболее вероятном отсутствии у парейазавров рептильного рогового покрова.

Крупная ревизия класса *Parareptilia* была проведена М.Ф. Ивахненко в рамках его диссертационной работы на соискание учёной степени доктора биологических наук (1983) и позже опубликована в виде монографии (Ивахненко, 1987). В этой работе Ивахненко рассматривает парейазавров в ранге семейства *Pareiasauridae* Seeley, 1888, подразделяя его на подсемейства *Bradysaurinae* Huene, 1948 и *Pareiasaurinae* Seeley, 1888. В авторстве семейства *Pareiasauridae* он допускает ошибку: как было отмечено выше, Сили (Seeley, 1888) выделил подотряд *Pareiasauria*, а название семейства *Pareiasauridae* впервые опубликовано Р. Лидеккером (Lydekker, 1890). На основе краниального материала Ивахненко обосновал валидность следующих родов и видов восточноевропейских *Pareiasauridae*: *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937) в составе подсемейства *Bradysaurinae* и *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), *S. tuberculatus* (Amalitzky, 1922), *S. permianus* (Hartmann-Weinberg, 1937), *S. rossicus* (Hartmann-Weinberg, 1937), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, 1987 в составе подсемейства *Pareiasaurinae*.

Впервые после первоописания вид *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922) рассматривается как валидный. В работе описаны новый род *Deltavjatia* Lebedev (типовой вид *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937), а также новый вид *Scutosaurus itilensis* Ivachnenko et Lebedev на материале из местонахождения Ключевой Овраг (таким образом впервые было продемонстрировано, что местонахождения Ключевой Овраг и Сёмин Овраг-1 охарактеризованы разными таксонами парейазавров). Семейство *Elginiidae* не признаётся валидным, род *Elginia* рассматривается в составе подсемейства *Pareiasaurinae*.

Большой раздел диссертации и монографии посвящён кожным окостенениям парейазавров. Ивахненко подразделял остеодермы на краниальные и посткраниальные. По его мнению, кости крыши черепа парейазавров несут сплошной покров остеодерм, границы которых совпадают с границами костей. Таким образом, каждой кости соответствует отдельная срастающаяся с ней остеодерма. Расположение посткраниальных остеодерм описано им на примере *Scutosaurus*, для которого известны скелеты с остеодермами. У *Scutosaurus* Ивахненко выделял продольные ряды: "Туловищный панцирь обычно в виде отдельных бляшек вдоль остистых отростков позвонков и двух костальных рядов по бокам..." (Ивахненко, 1987, с. 79). Остеодермы, расположенные над остистыми отростками, он назвал "невральными", а все крупные остеодермы, расположенные латеральнее от "невральных" – "костальными" (Ивахненко, 1983). Для *S. tuberculatus* и *S. itilensis* Ивахненко отметил наличие в области шеи и крестца концентрации остеодермальных образований, а также то, что шейные остеодермы соединяются в шейном панцире зубчатыми швами. Возможно, он подразумевал увеличение количества остеодерм над лопатками и в крестцовой области. В действительности у двух наиболее полных скелетов *S. tuberculatus* (экз. ПИН, №№ 2005/1533, 1578), которыми мы располагаем, концентрации остеодермальных образований нет (Boyarinova, Golubev, 2022, fig. 8), а на материале *S. itilensis* подобное явление наблюдать нельзя, т.к. он представлен несочленёнными костными остатками. Кроме того, на остеодермах *S. itilensis* отсутствуют контактные поверхности, что указывает на их положение в коже отдельно друг от друга. Тем не менее выводы Ивахненко совершенно обоснованы, так как из местонахождения Ключевой Овраг действительно известны остеодермы с контактными поверхностями, расположенными по всему периметру (экз. ПИН, № 3919/14, 17, 18, 21). Однако эти шейные остеодермы принадлежат не *S. itilensis*, а *Senectosaurus karamzini*.

Ивахненко обратил внимание на часто встречающиеся конические и мелкие округлые остеодермы, для которых до сих пор неясно положение их на теле. По его мнению, "крупные конические остеодермы покрывали шею сбоку вокруг барабанной перепонки, как бы продолжая конические остеодермы квадратно-скуловых костей черепа" (Ивахненко, 1987, с. 126). Это предположение небезосновательно, так как рядом со скелетом *S. tuberculatus* (голотип ПИН, № 2005/1533) были обнаружены плиты песчаника с остеодермами (Амалицкий, 1901б). Связь с

голотипом *S. tuberculatus* установлена только для одной из них (экз. ПИН, № 2005/875; Boyarinova, Golubev, 2022). Но другие плитки также могли иметь отношение к голотипу, так как Амалицкий упоминает несколько таких плит рядом со скелетом. Одна из них (экз. ПИН, № 2005/1184-3) вмещает, в основном, конические и округлые (сферические) остеодермы (Boyarinova, Golubev, 2022, fig. 5a, 5b). Мелкие округлые остеодермы Ивахненко помещал в области боков и брюха, где они, по его мнению, были рассеяны внутри толстой кожи животного. Другая плита (экз. ПИН № 2005/1184-1) вмещает платформенные, конические и, возможно, сферические остеодермы. Но наиболее важным является тот факт, что вместе с остеодермами в ней присутствует шейное ребро. По всей видимости, остеодермы, находящиеся в этой плите происходят из передней, возможно, шейной, области.

В диссертации Ивахненко представлена реконструкция скелета *S. tuberculatus*, основанная на голотипе (рис. 1.10). Она не попала в монографию, но на этой реконструкции показано распределение посткраниальных остеодерм, описанное в работе. На реконструкции хорошо видно, что в шейной области остеодерм больше, и они распределены иначе, чем в спинной области. Также видны продольные ряды остеодерм над остистыми отростками и над зигапофизами вдоль всего позвоночного столба. Ивахненко использует понятие шейного щита для *S. tuberculatus*, подразумевая под этим соединённые зубчатыми швами остеодермы из шейной области. Он не обнаружил следов присоединения шейного щита к заднебоковым краям крыши черепа, в связи с чем предположил наличие пояса мелких остеодерм между ними (рис. 1.10). Шейный щит на схеме охватывает участок над шейным отделом позвоночного столба, включающий III–V позвонки. Над атлантом и эпистрофеем располагаются небольшие остеодермы. На сегодняшний день ни для одного парейазавра достоверно не установлено наличие посткраниальных остеодерм над атлантом. В шейной области сбоку, по всей видимости, изображены конические и сферические остеодермы.

Наличие остеодермального покрова среди восточноевропейских форм Ивахненко допускал для *S. tuberculatus*, *S. itilensis*, *S. rossicus* и *D. vjatkensis* (Ивахненко, 1987). Для всех из них, кроме *S. itilensis*, элементы панциря были обнаружены непосредственно в ассоциации с осевым скелетом. Для *S. karpinskii* Ивахненко не исключал категорически наличие остеодермального покрова, но считал, что он вряд ли был значительным.

Отдельные морфологические элементы посткраниальных остеодерм, которые отмечает Ивахненко – это центральный бугор и ямки. Большая часть раздела монографии, посвящённого остеодермам, описывает их внутреннее строение: "Питающие сосуды входят в остеодерму обычно тремя-четырьмя достаточно крупными отверстиями на гладкой вентральной поверхности и проходят, как правило, в лауну, расположенную в центре остеодермы. Отсюда мелкие и крупные ветви проходят на дорсальную поверхность" (Ивахненко, 1987, с. 126). Ямкам на дор-

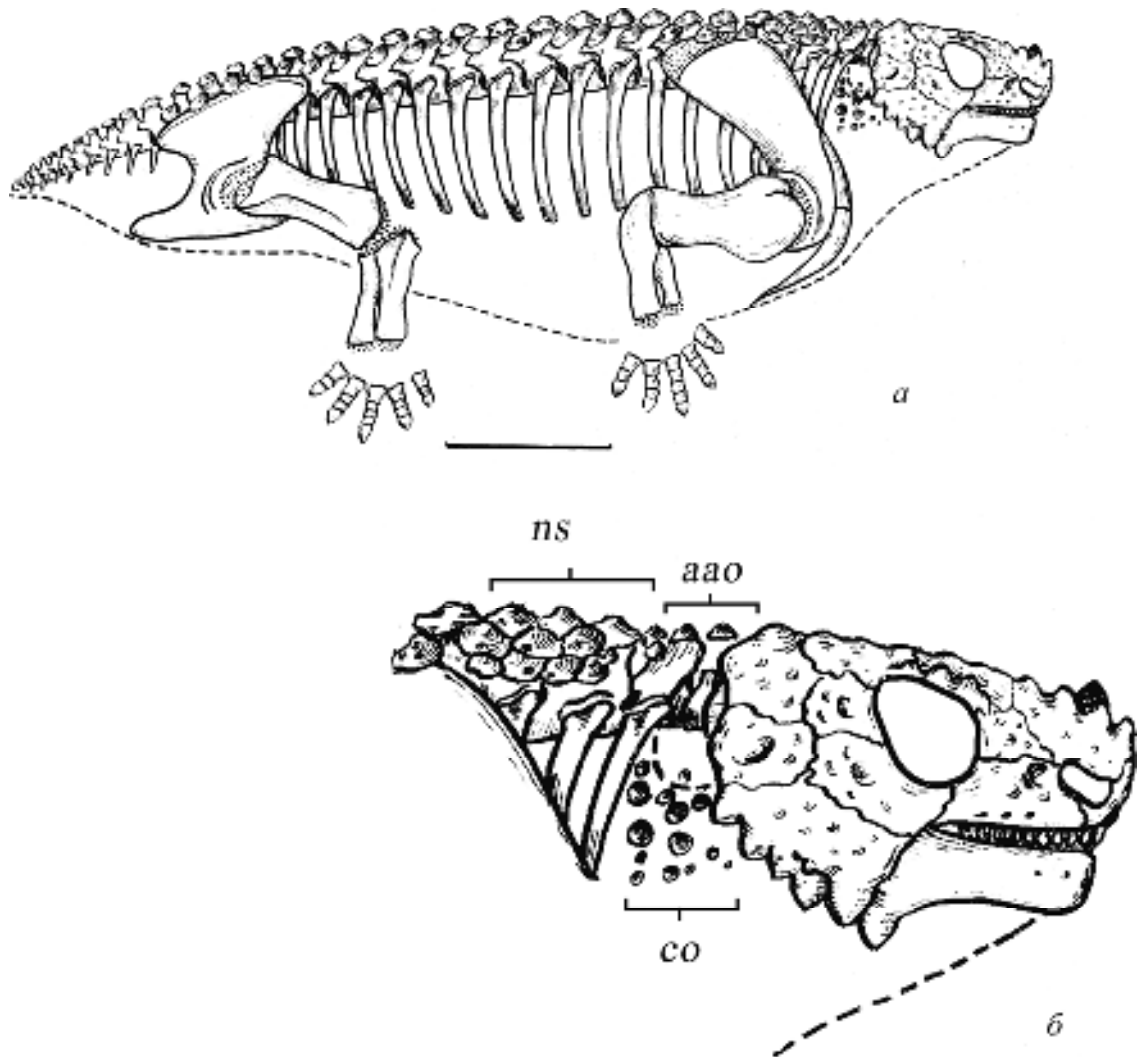


Рис. 1.10. *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky); реконструкция скелета по голотипу ПИН № 2005/1533; верхняя пермь Восточной Европы (Ивахненко, 1983): *a* – общий вид сбоку, *б* – череп и шейная область сбоку. Обозначения: *аао* – мелкие остеодермы, располагавшиеся между черепом и шейным щитом, *со* – конические остеодермы, расположенные на шее сбоку, *ns* – шейный щит. Длина масштабной линейки 50 см.

сальной поверхности остеодерм Ивахненко уделил особое внимание: "Наиболее интересной деталью строения дорсальной поверхности являются крупные округлые ямки - на крупных шейных щитках их может быть несколько, на невральных они часто отсутствуют, на костальных всегда имеется не менее одной ямки; если край остеодермы тонкий, ямка превращается в вырезку. Дно ямки гладкое, часто несёт 2-3 питающих отверстия" (Ивахненко, 1987, с. 126). На основе своих наблюдений Ивахненко приходит к выводу, что парейазавры имели толстую мягкую кожу, в которой были рассеяны крупные железы, оставлявшие округлые отпечатки на дорсальной поверхности остеодерм. Также с наличием желёз Ивахненко связывает продольные желоба на одной из сторон конусовидных остеодерм, которые, по его мнению, могут быть от-

печатками выводных протоков. Однако неясно, о каких желобах идёт речь. По всей видимости, имеется в виду глубокий жёлоб, который присутствует на конической остеодерме из местонахождения Соколки: экз. ПИН, № 2005/2667. Эта остеодерма изображена им неоднократно под разными коллекционными номерами: экз. ПИН, № 2005/2580 (Ивахненко, 1983, рис. 71, е; 1987, табл. IV, фиг. 5); экз. ПИН, № 2005/2582 (Ивахненко, 2001, рис. 14, в). Но в этом случае речь идёт лишь об одном экземпляре, а не о часто встречающемся явлении.

Ивахненко считал, что над коническими остеодермами и многими плоскими (очевидно имеются в виду платформенные остеодермы) на поверхности находились роговые щитки или колпачки. По всей видимости, в случае плоских, то есть платформенных остеодерм, он полагал, что роговой щиток покрывал только дорсальное возвышение, а платформа с ямками оставалась незакрытой, и ямки служили вместилищем желёз. В пример он приводит современных жаб *Bufo marinus* (Linnaeus) (в настоящее время – *Rhinella marina* (Linnaeus)), у которых, по его мнению, кожа имела схожее с парейзаврами строение. В качестве доказательства присутствия роговых щитков Ивахненко указывает на наличие продольных желобков, радиально расходящихся от вершины и покрывающих верхнюю часть конических остеодерм, которые он связывает с интенсивно росшим роговым чехлом.

В 80-х годах XX в. остатки парейзазавров были обнаружены в Южной Америке, (штат Риу-Гранди-ду-Сул, Бразилия: Araújo, 1985a). Первоначально новый вид парейзазавра был отнесён к южноафриканскому роду *Pareiasaurus* – *P. americanus*. Впоследствии на основе этого вида был выделен новый род *Provelosaurus* (Lee, 1997). Голотип *Provelosaurus americanus* (экз. UFRGS, № PV-0231-P) представляет собой сильно сдавленный с боков череп и ещё несколько элементов посткраниального скелета. На сегодняшний день найдено семь образцов, включающих отдельные черепа и кости, а также частичный скелет. Остеодермы присутствуют на двух из них: UFRGS, №№ PV-0233-P и PV-0359-P (Cisneros et al., 2021, fig. 8, 13).

После первой публикации Араужо вышло ещё несколько работ с описанием материала по южноамериканским парейзазаврам (Araújo, 1985b, 1986a, 1986b; Araújo-Barberena, 1987, 1989). Наибольший интерес представляет работа 1987 г., посвящённая остеодермам парейзазавра их Бразилии. В ней рассматриваются элементы остеодермального покрова, которые были найдены в ассоциации с осевым скелетом (экз. UFRGS, № PV-0233-P) из верхнепермской формации Риу-ду-Пасту (Araújo-Barberena, 1987, fig.1). Шесть остеодерм были отделены от скелета и отпрепарированы для более детального морфологического анализа, а для двух приведены изображения (рис. 1.11). По свидетельству автора, большинство остеодерм были обнаружены над остистыми отростками. Однако по бокам от некоторых позвонков располагались дополнительные остеодермы, названные Араужо-Барбереной боковыми. Группы из трёх остеодерм, включающие одну над остистым отростком и две дополнительные по бокам от неё и приуроченные к

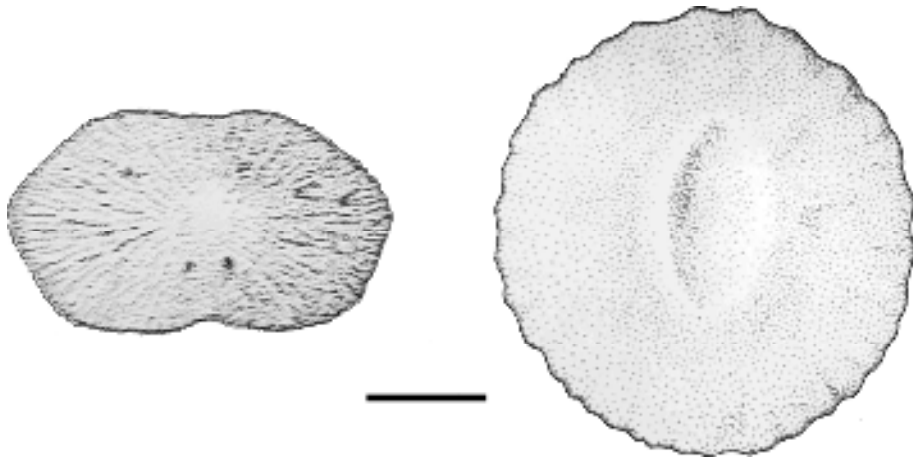


Рис. 1.11. *Provelosaurus americanus* (Araújo); посткраниальные остеодермы, экз. UFRGS, № PV-0233-P; средняя-верхняя пермь Южной Америки (Araújo-Barberena, 1987). Длина масштабной линейки 1 см.

одному позвонку, автор называет триадой. Таким образом, остеодермальный покров *Provelosaurus americanus* состоял из трёх невральных рядов (в публикации: сагиттальный и парасагиттальные) (Araújo-Barberena, 1987). Автор проследила сохранение триад до предпоследнего предкрестцового позвонка. Также она описывает наличие контактов между остеодермами в триадах. Среди морфологических особенностей строения остеодерм *P. americanus* Араужо-Барберена отмечает округлую или овальную форму остеодерм, составляющими триаду, подразумевая, по всей видимости, вид сверху. Также она упоминает, что при виде сбоку остеодермы имели выпуклую вверх дорсальную поверхность. При этом отмечено, что у большинства остеодерм нет дорсального возвышения (*bossas centrais*) и приведена ссылка на статью Финдли (Findlay, 1970), где описана похожая ситуация. Однако у остеодерм экз. ВПИ, № 1-543, которые описываются в статье Финдли, возвышения на внешней (дорсальной) стороне отбиты, о чём свидетельствуют характерные следы его прежнего присутствия в центральной части каждой остеодермы. Отсутствие на дорсальной поверхности остеодермы возвышения – нетипичная ситуация для большинства представителей *Pareiasauria*. Исключением является только восточно-европейский *Senectosaurus* (Бояринова, Голубев, 2023а). Следует заметить, что на изображённых в статье остеодермах *P. americanus* возвышение присутствует (Araújo-Barberena, 1987; fig. 1). Также его можно увидеть на изображениях остеодерм *P. americanus* в более поздних публикациях (Cisneros et al., 2021, p. 21, fig. 13).

Остеодермы *P. americanus* имели скульптуру на дорсальной поверхности, представленную радиальными гребнями, расходящимися от центрального возвышения (в данном случае Араужо-Барберена использовала слово "hump"). Среди радиальных гребней автор отмечает наличие "лакун" разной формы, которые, по всей видимости, являются отверстиями для прохода

кровеносных сосудов, по крайней мере, на прилагающемся рисунке видны именно отверстия (Araújo-Barberena, 1987, fig. 1-A). Неточность в использовании терминологии часто присутствует в описании остеодерм парейазавров у разных авторов. А так как большинство работ не сопровождаются рисунками или схемами, иногда сложно понять, что именно автор имеет в виду. Так, Араужо-Барберена, по всей видимости, описывает у некоторых остеодерм *P. americanus* заднюю ямку. Но догадаться об этом можно только благодаря ссылке на работу Сили, где этот элемент был впервые описан (Seeley, 1908).

Относительно степени перекрытия остеодермального покрова *P. americanus* Араужо-Барберена считает, что панцирь его был обширным, хотя и признает, что прямых доказательств этому нет, так как кроме трёх невральных рядов на образце больше не было обнаружено остеодерм. Однако по аналогии с другими описанными на тот момент парейазаврами она предполагает, что у *P. americanus* присутствовали остеодермы над рёбрами и на конечностях, но были утрачены в процессе диагенеза.

В работе Араужо-Барберена представлены и численные параметры остеодерм, обнаруженных в скелете *P. americanus*. Описанные остеодермы были мелких и средних размеров (максимальная длина – не более 40 мм). Самыми крупными размерами обладали остеодермы медиального ряда. Это необычно для других парейазавров. У тех форм, у которых достоверно присутствует медиальный ряд (*Pumiliopareia*, *Pareiasuchus*, *Scutosaurus*), остеодермы, его формирующие, имеют меньшие размеры, чем остеодермы латеральных рядов.

С 1990 г. начинаются ежегодные сборы остатков тетрапод на местонахождении Котельнич, которые сначала проводились палеонтологическим отрядом кооператива "Каменный цветок" (г. Москва), а затем Котельничским (в настоящее время Вятским) палеонтологическим музеем (г. Киров) (Ивахненко, 1994; Хлюпин, 1996; Хлюпин и др., 2000; Масютин и др., 2024). В результате собрана и отпрепарирована представительная коллекция скелетов котельничских парейазавров. Новые материалы позволили М.Ф. Ивахненко (1994) установить, что в Котельниче парейазавры представлены одним видом: *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937) – описанный отсюда ранее вид *Scutosaurus rossicus* (Hartmann-Weinberg, 1937) оказался основанным на черепях молодых особей *D. vjatkensis*. Таким образом, из двух видовых названий котельничских парейазавров Ивахненко устанавливает первенство за названием *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937). Однако этот номенклатурный акт является невалидным: как было отмечено выше, первыми ревизующими были Каландадзе и его соавторы (1968), и валидным является название *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937). Семейство *Elginiidae* Cope, 1895 Ивахненко вновь признаёт валидным, ранг таксонов *Bradysaurinae* Huene, 1948 и *Pareiasaurinae* Seeley, 1888 повышает до семейственного, а род *Deltavjatia* рассматривает в составе семейства *Bradysauridae* (Ивахненко, 1992, 1994, 1995).

В 1998 г. публикуется сводная монография по пермским и триасовым тетраподам Восточной Европы (Ивахненко и др., 1997)¹, в которой раздел по парарептилиям (включая парейазавров) был подготовлен Ивахненко. Собственно парейазавры рассматриваются в ранге подотряда *Pareiasaurina* в составе двух семейств: *Bradysauridae* Huene, 1948 и *Pareiasauridae* Seeley, 1888. Семейство *Elginiidae* Cope, 1895 не рассматривается вместе с остальными парейазаврами, а перенесено в подотряд *Nycteroleterina*. *Bradysauridae* представлены в Восточной Европе *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937), а *Pareiasauridae* – *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937, *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), *S. tuberculatus* (Amalitzky, 1922) и *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, 1987. Таким образом, впервые после первоописания род *Proelginia* Hartmann-Weinberg, 1937 рассматривается как валидный. Во всех последующих работах Ивахненко будет придерживаться этой системы парейазавров (Ивахненко, 2001, 2008). В монографии (Ивахненко и др., 1997) также приведён каталог пермо-триасовых местонахождений тетрапод на территории Восточной Европы. Для точек с остатками парейазавров указано много образцов, представляющих собой посткраниальные остеодермы. Для некоторых местонахождений: Боевой-1, Болтинская, Микулино, Орлецы, Саларёво – в качестве материала указаны только остеодермы, и на их основе определены таксоны парейазавров родового и видового ранга. Таким образом, для диагностики видов и родов восточноевропейских парейазавров Ивахненко использовал не только краниальный материал, но и посткраниальные остеодермы.

Итогом изучения парейазавров в XX в. стало выделение большого числа родов и видов. Только в Южной Африке было описано не менее десяти родов и тридцати видов парейазавров. В остальных регионах мира (Россия, Китай, Южная Америка, Германия, Шотландия) – ещё десять родов и четырнадцать видов. В ряде ревизирующих работ (Kuhn, 1969; Ивахненко, 1987) были сделаны попытки навести порядок в многочисленных таксонах парейазавров. Но основная проблема состояла в том, что авторы этих работ не имели возможности увидеть весь материал, который распространился по всему миру: большая часть находилась в Южной Африке и России, а также довольно крупные коллекции оказались в США и Германии (например, Maisch, Matzke, 2019). При этом три голотипа южноафриканских парейазавров ещё в XIX в. были отправлены в Англию (Seeley, 1908; Watson, 1914; Findley, 1970; Cohen, 2000), что, конечно, усложнило их изучение.

В 1990-х гг. была проведена наиболее масштабная по охвату материала ревизионная работа, которую осуществил М. Ли в рамках подготовки своей диссертационной работы. По теме диссертации было опубликовано несколько статей (Lee, 1995, 1996a, 1996b, 1997a, 1997b, 2000). Среди них одна была непосредственно посвящена ревизии таксономического состава *Parei-*

¹ По данным на титульном листе, год выпуска монографии – 1997, а по выпускным данным на последней странице книги, издание подписано в печать 15 января 1998 г.

asauria (Lee, 1997a). В данной работе представлена сводная таблица для всех известных на тот момент видов парейазавров, в которой продемонстрировано, как менялись представления о таксономическом составе Pareiasauria во второй половине XX в. На момент начала исследования Ли во всём мире был выделен 21 род и 49 видов парейазавров. Результатом таксономической ревизии стало уменьшение количества валидных родов до 15, а валидных видов – до 17. Из трёх восточноевропейских родов и восьми видов Ли признал валидными только два рода и два вида: *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937) и *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922).

Ли отметил, что предыдущие исследователи мало уделяли внимания посткраниальному скелету, как потенциально пригодному для таксономической диагностики парейазавров и выделяли новые таксоны главным образом на основе краниального материала. Он назвал такой подход "краниоцентрическим" и указал на сложности черепной диагностики именно у парейазавров часто плохо выраженными швами между отдельными костями. Ли также пишет о такой проблеме, как отсутствие номеров экземпляров в большинстве публикаций предшественников. Так, в огромном массиве статей Брума, Бунстры, Хотона невозможно разобраться, на основе какого конкретно образца они делали описание и выделяли тот или иной таксон. В работе Ли есть опись всех образцов с описанием их таксономической истории и ссылками на публикации, где они фигурировали. Таким образом, работа Ли стала крупнейшим и подробнейшим справочником опубликованных экземпляров парейазавров.

Относительно остеодерм Ли также озвучивает проблему их описания, связанную всё с той же таксономической путаницей, которая возникла, с одной стороны, в связи с выделением большого количества таксонов в первой половине XX, а с другой стороны – обратным процессом, отнесением к одному таксону всех малопонятных образцов. Во многих описаниях остеодермальный покров оценивался лишь по степени его обширности. Таким образом, многие образцы, которые обладали, по мнению авторов исследования, слабо развитой бронёй, определялись как *Bradysaurus*. А образцы, обладавшие обширным панцирем, определялись как *Pareiasaurus serridens*. Однако работа Ли не решила эту проблему, в большинстве его описаний оценивается также лишь обширность остеодермального покрова. Анализируя остеодермальный покров, Ли часто ограничивается замечаниями: "у данного вида диагностический кожный орнамент" или "дермальный панцирь во всех отношениях идентичен..." (р. 271) или "кожная броня неотличима от таковой у..." (р. 267). При этом в работе нет подробного описания остеодермального покрова ни для одного из таксонов. Поэтому данные замечания невозможно использовать для таксономической идентификации остатков парейазавров.

В описании остеодермального покрова *Scutosaurus* Ли отмечает, что он "состоит из остеодерм, покрывающих всё тело", которые "только сочленяются или сшиваются друг с другом в области плеча и таза" (Lee, 1997a, p. 274). При этом на единственных двух скелетах с остеодер-

мами (экз. ПИН, №№ 2005/1533, 1578), кожные окостенения перекрывают почти исключительно осевую область тела, а соединения между остеодермами наблюдаются только в шейной области остеодермального покрова (Boyarinova, Golubev, 2022). В описании морфологии отдельных остеодерм Ли использует понятие центрального выступа, который по его мнению присутствует на каждой остеодерме и его венчает шип, который покрывают морщинистые, неправильной формы радиальные гребни. Из данного описания непонятно, что Ли имеет в виду, так как у остеодерм голотипа *S. tuberculatus* и у изолированных остеодерм из местонахождения Соколки встречаются возвышения только кратерного (с ямкой в апикальной части), куполовидного или пирамидального типов. Дорсальное возвышение в виде шипа не встречено в данном местонахождении, а также и в большинстве других восточноевропейских местонахождениях. Конические остеодермы *S. tuberculatus* Ли помещал на конечности, проводя аналогию с черепахами (Lee, 1997a, 1997b). На сегодняшний день нет фактов, которые могли бы это опровергнуть. Более того, присутствие конических остеодерм на костях конечностей *Pareiasuchus nasicornis* (экз. SAM, № РК-3016, голотип) косвенно подтверждают это (Бояринова, Ван ден Брандт, 2023).

При описании вида *Elginia mirabilis* Ли (Lee, 1997a) упоминает посткраниальные остеодермы, которые так же, как и череп, существуют только в виде слепков (экз. RMS, №№ 1956-8.1, 8.2). В статье нет изображений этих остеодерм, но есть описание, которое почти полностью совпадает с описанием остеодерм *Scutosaurus*, также представленном в данной работе. Ли утверждает, что остеодермы *E. mirabilis* покрывали всё её тело и конечности.

В статье по филогении парейазавров (Lee, 1997b) остеодермам посвящён целый раздел. Он состоит из нескольких подразделов, каждый из которых рассматривает состояние одного определённого признака у разных групп парейазавров, некоторых других парарептилий и черепах. Среди выбранных Ли признаков были следующие: обширность остеодермального покрова, форма центрального выступа, присутствие и характер радиальных гребней, размеры остеодерм (большие или маленькие, без числовых параметров), наличие или отсутствие соединений между остеодермами, а также их распространение на теле и расположение конических остеодерм. Кроме радиальных гребней и дорсального возвышения (у Ли - центральный выступ) другие морфологические элементы остеодерм не рассматриваются. При этом на представленном в статье изображении остеодермы *Scutosaurus* (как и на изображениях в статье (Lee, 1997a)), присутствуют ямки, о которых в тексте статьи нет ни слова (Lee, 1997a, fig.17; 1997b, fig. 20) (рис. 1.12). В описаниях остеодерм индивидуальная изменчивость не обсуждается, для восточноевропейского *Scutosaurus* указывается только один тип дорсального возвышения.

Кроме обобщающих работ по парейазаврам, Ли принял участие и в нескольких небольших исследованиях, в частности, в описании ювенильной особи *Elginia*, экз. ELGNM1978.560



Рис. 1.12. Посткраниальные остеодермы парейазавров: *a* – *Bradysaurus*, *б* – *Scutosaurus*, *в* – *Anthodon* (из Lee, 1997a).

(Spencer, Lee, 2000). Находки ювенильных парейазавров довольно редки. В мире можно насчитать не более двух десятков таких образцов (полных или частично сохранившихся скелетов): около пяти образцов находятся в Южной Африке (Findlay, 1970; Lee, 1997a, 1997b; Spencer, Lee, 2000; Van den Brandt et al., 2023b), примерно столько же в России (Lee, 1997; Tsuji, 2013; Boyarinova, Golubev, 2022), не менее трёх – в Южной Америке (Cisneros et al., 2021) и как минимум один известен из Китая (Liu, Bever, 2018). Описанный в статье неполный скелет ювенильной особи *Elginia* был обнаружен там же, где и голотип (экз. GSE, №№ 4780-4788), в камноломнях Каттис-Хиллок (Шотландия). Эти остатки принадлежат одной из самых маленьких особей парейазавров с реконструированной длиной тела около 25 см. Скелет представляет собой не костные остатки, а полости в породе, оставшиеся от несохранившихся костей. Для создания слепков они были заполнены винилполисилоксаном. На сохранившихся таким образом позвонках остистые отростки отсутствуют, а так же нет и остеодерм, которые, прежде всего, ассоциируются именно с этими частями позвонков. Авторы отвергли причины отсутствия остеодерм действиями тафономических факторов, объясняя это, в частности, наличием у данного экземпляра "мелких элементов", которые должны были бы отсутствовать. В качестве примера мелких элементов приводятся, как ни странно, рёбра. В восточноевропейских местонахождениях есть примеры почти полных скелетов парейазавров (*Deltavjatia rossica*, экз. ВПМ, №№ КПМ-23, КПМ-26, КПМ-289, КПМ-299, КПМ-300, КПМ-335, КПМ-336), у которых сохраняются такие мелкие части скелета, как фаланги пальцев и элементы запястного комплекса конечности, при этом остеодермы либо совсем отсутствуют, либо их очень мало.

Авторы объяснили отсутствие кожных окостенений у изучаемого образца тем, что на ранних стадиях онтогенеза остеодермы парейазавров могли не полностью окостеневать: "...dermal osteoderms might not have become fully ossified until sub-adult stages were reached" (Spencer, Lee, 2000, p. 1193). Это, безусловно, невозможно, так как остеодермы не имеют хрящевой стадии формирования. Возможно, авторы хотели сказать, что остеодермы ещё не начали формироваться. В качестве примера в статье приводится образец "маленькой" особи *Deltavjatia* (номер образца не указан), остеодермы которого "меньших размеров и более ограничены в рас-

пространении", чем у крупных экземпляров. Образец, о котором идёт речь – это, по всей видимости, экз. UMZC, № T1321 (хранится в Зоологическом музее Кембриджа, Англия), так как в статье 1997 г. Ли он упоминается как "более мелкий" образец *Deltavjatia* (Lee, 1997b, p. 225). В связи с этим непонятно, с какими другими, более крупными, скелетами *Deltavjatia* Ли сравнивает данный экземпляр. Экз. UMZC, № T1321 принадлежит особи парейазавра средних размеров (длина черепа по медиальной линии не превышает 15 см) и представляет собой неполный скелет (сохранился только пресакральный отдел позвоночного столба) с черепом. Остеодермы присутствуют на всём протяжении позвоночного столба. Размеры остеодерм являются обычным для *Deltavjatia*. У *Deltavjatia* нередко остеодермы сохраняются только в передней части тела, независимо от размера (индивидуального возраста) экземпляра, в то время как нами достоверно установлено наличие у них остеодерм и в задней части тела (над задней частью спинного и в крестцовом отделах позвоночного столба) (Бояринова и др., 2019). Самый маленький образец *Deltavjatia* с хорошо развитыми остеодермами (экз. ВПМ, № КПМ-292) принадлежит особи, длина тела которой –30-35 см – не на много превышала реконструированную длину тела экз. ELGNM, № 1978.560. При этом остеодермы экз. ВПМ, № КПМ-292 морфологически почти не отличаются от остеодерм более крупных особей дельтаватий. Цудзи, которая лично видела образец ВПМ, № КПМ-292, прокомментировала отсутствие остеодерм у экз. ELGNM, № 1978.560, объяснив его факторами сохранности, или, тем, что ювенильный экземпляр *Elginia* находится на более ранней онтогенетической стадии, чем самый маленький экземпляр *Deltavjatia* (Tsuji, 2013). На сегодняшний день нам достоверно неизвестно, на каких стадиях онтогенеза у парейазавров формировались остеодермы, и фрагментарный образец ELGNM, № 1978.560 с разрушенными остистыми отростками и предположительно принадлежащий *Elginia mirabilis*, вряд ли может ответить на этот вопрос.

1.3. XXI в.

В начале 2000-х гг. был описан новый род и вид парейазавра *Bunostegos akokanensis* (экз. MNN, № MOR72) из верхнепермских отложений формации Моради в Республике Нигер (Sidor et al., 2003). Наличие остатков парейазавров в этих отложениях впервые было зафиксировано в публикации 1972 г. в виде фотографии черепа без определения и описания (Taquet, 1972). В 2000 г. команда Чикагского университета под руководством П. Серено обнаружила в Нигере череп парейазавра, который позднее и был описан Сидором с соавторами как *B. akokanensis* (Sidor et al., 2003). *B. akokanensis* – это средних размеров парейазавр, для которого характерны очень крупные выступы на заднелобных костях черепа.

В 2013 г. вышла статья с более детальным описанием черепа *Bunostegos*, выполненным на основе нового материала, собранного в 2003-2006 гг. (Tsuji et al., 2013). В качестве дополнительного материала упоминались изолированные остеодермы (экз. MNN, № MOR104). В 2015 г.

вышла последняя на сегодняшний день статья, посвящённая *V. akokanensis*, в которой рассматривается скелет конечностей данного вида (Turner et al., 2015). В разделе "материал, упоминающийся в работе" есть запись об изолированных остеодермах, о которых ранее уже писала Цудзи с соавторами (Tsuji et al., 2013). А также упоминается новый материал (экз. MNN MOR22), представляющий собой таз и фрагмент позвоночного столба с остеодермами.

В 2005 г. вышло описание нового восточноевропейского представителя парейазавров – *Obirkovia gladiator* (Буланов, Яшина, 2005). Новый род и вид были описаны по левой квадратно-скуловой кости (экз. ПИН, № 4546/18), помимо которой в статье рассматриваются некоторые изолированные скелетные остатки, определённые как остеодермы (экз. ПИН, №№ 3969/31, 4818/613, 1100/142, экз. СГУ, №№ 104В/656, 657) или как краниальные фрагменты (экз. ПИН, №№ 1100/500, 521/120). В статье весь описанный материал отнесён к семейству Elginiidae и характеризуется наличием одного из следующих признаков: ямчатая скульптура или конусовидное возвышение на дорсальной поверхности. Все описанные остатки также отличаются маленькими размерами и, вероятно, принадлежат ювенильным особям.

В 2005 г. Жалиль и Жанвье опубликовали описание нового рода и вида парейазавра – *Arganaceras vacanti* – на основе единичного черепа (экз. MNHN, № ARG-518), найденного в 1975 г. в Северной Африке (Марокко) (Jalil, Janvier, 2005). Череп состоял из разрозненных фрагментов. На том же стратиграфическом уровне, но в других местонахождениях были найдены посткраниальные остатки парейазавров (экз. MNHN, №№ ARG-504, 505, 509-515, 517), принадлежащие разным индивидам. Их таксономические отношения с голотипом *A. vacanti* не были установлены из-за отсутствия посткраниального скелета у последнего. У одного из найденных образцов (экз. MNHN, № ARG-514), представленного фрагментарным скелетом ювенильной особи без черепа, присутствуют остеодермы. Авторы не указывают количество остеодерм, но отмечают, что они сохранились в задней части скелета и были организованы в три продольных ряда, расположенных над остистыми отростками. Отмечено, что остеодермы медиального ряда крупнее остеодерм двух латеральных рядов. Это особенность ранее была установлена только для одного представителя *Pareiasauria* – южноамериканского *Provelosaurus americanus* (Araújo-Barberena, 1987). Также авторы статьи отмечают, что "дорсальнее" тазовой области (по всей видимости, имеется в виду "над остистыми отростками") остеодермы экз. MNHN, № ARG-514 более многочисленны и, вероятно, образуют обширный дермальный панцирь. При этом между остеодермами не было обнаружено соединений. В статье представлены изображения только двух остеодерм. Одна представляет собой платформенную остеодерму с лишь частично сохранившимся дорсальным возвышением, по всей видимости, шиповидного типа и, возможно, с ямкой у его основания (Jalil, Janvier, 2005, fig. 45A). Об этой структуре упоминают авторы статьи, называя её словом "pincement", которое можно перевести с французского как "зажим" или "защеп". Поскольку изображение остеодермы плохого качества, невозможно понять, что на самом деле имели в виду авторы. Возможно это де-

формированная ямка. На дорсальной поверхности платформы остеодермы, проиллюстрированной в статье, хорошо видны радиально расходящиеся гребни.

В целом, авторы статьи описывают три типа остеодерм у *Arganaceras*. Два типа плоских остеодерм формируют остистые ряды - один медиальный и два латеральных. Третий тип остеодерм, согласно описанию, может являться коническим или близким к этому типу. Он представлен одним единственным экземпляром (Jalil, Janvier, 2005, fig. 45B) и имеет субпирамидальную форму с заостренной вершиной и овальным основанием. Авторы указали, что подобные остеодермы покрывают конечности других парейазавров, но каких именно не уточняют. Наличие конических остеодерм на конечностях достоверно установлено только для южноафриканского *Parerasuchus nasicornis* (экз. SAM № РК-3016; Бояринова, Ван ден Брандт, 2023). Хотя конические остеодермы присутствуют у восточноевропейского *Scutosaurus tuberculatus* (Boyarinova, Golubev, 2022), их местоположение на теле пока достоверно не установлено.

В двухтысячных годах появился новый материал по южноамериканским парейазаврам, включающий также и остеодермы (Cisneros et al., 2005, 2021). В статье Х. Цизнероса с соавторами (Cisneros et al., 2021) был представлен ранее найденный материал (Araújo, 1985, 1986; Araújo-Barberena, 1987, 1989), а также новые находки. У одного из образцов (экз. UFRGS, № PV-0359-P) были обнаружены остеодермы в шейной области (Cisneros et al., 2021, fig. 13A). Две наиболее крупные остеодермы, по всей видимости, при жизни животного располагались над остистым отростком (в настоящее время они лежат сверху, над правым шейным ребром), а две более мелкие – находились над правым шейным ребром. По фотографии, представленной в статье, сложно понять, какой формы были более мелкие остеодермы. Одна из них (более крупная), возможно имела платформу. На этом же рисунке (Cisneros et al., 2021, fig. 13B-13E) имеются изображения двух платформенных остеодерм с небольшим дорсальным возвышением и относительно плоской вентральной поверхностью платформы. Также в статье есть изображения остеодерм в ассоциации со спинными позвонками (экз. UFRGS, № PV-0233-P), речь о которых шла в публикации Араужо (Araújo-Barberena, 1987). Они также являются платформенными, с небольшим дорсальным возвышением (Cisneros et al., 2021, fig. 7P, 7S). Таким образом, на основе статей Араужо (Araújo, 1987) и Цизнероса (Cisneros et al., 2021, 2021) можно сделать вывод, что остеодермальный покров *P. americanus* состоял, в основном, из остеодерм, имеющих плоское основание (форму наиболее мелкой шейной остеодермы сложно установить по фотографии, но вероятнее всего, она также имела плоское основание), которые формировали три невральные ряда и возможно реберные ряды. Количество реберных рядов на данный момент установить невозможно, так как авторы статьи не нашли остеодермы на других, кроме шейных, рёбрах.

Цудзи (Tsuji, 2013), ссылаясь на Куна (Kuhn, 1969), из двух видовых названий котельничских парейазавров в качестве валидного рассматривает *Deltavjatia rossicus* (Hartmann-Weinberg, 1937). Однако в её работе была допущена ошибка: название вида (*rossicus*), выраженное

прилагательным мужского рода, не было согласовано в грамматическом роде с родовым названием (*Deltavjatia*), которое выражено существительным женского рода. Правильное написание – *Deltavjatia rossica*. Эта ошибка впоследствии была исправлена (Бояринова и др., 2019; Voitsova et al., 2019). Другая ошибка исправлена в настоящей работе: первыми ревизирующими были Каландадзе и его соавторы (1968), а не Кун.

В статье Цудзи рассматривается краниальная и посткраниальная морфология *Deltavjatia rossica* (Tsuji, 2013). Описание основано на результатах изучения целого ряда почти полных сочленённых скелетов или крупных фрагментов скелетов, принадлежащих разновозрастным особям *D. rossica*, что позволило установить характер аллометрического роста некоторых областей черепа (глазниц, рыльной части черепа и др.). Подобное исследование для парейазавров проводилось впервые. Это объясняется отсутствием онтогенетических серий и плохой сохранностью материала всех известных видов парейазавров. Остатки *D. rossica* являются уникальным материалом для проведения подобного исследования.

Большая часть образцов, рассмотренных в статье Цудзи, была предоставлена Котельничским палеонтологическим музеем. В статье впервые был подробно рассмотрен остеодермальный покров самого древнего парейазавра с территории Восточной Европы. Было отмечено, что остеодермальный покров *D. rossica* не был обширным и состоял из двух невральных рядов и что остеодермы пространственно связаны с остистыми отростками позвонков. Широкие верхние площадки остистых отростков Цудзи связывает с наличием панциря. Так, она отмечает, что первые остеодермы могли присутствовать уже над вторым шейным позвонком, у которого верхняя площадка остистого отростка достаточно широкая для этого. Несмотря на то, что Цудзи не находит остеодермы в задней части тела (крестцовый отдел и хвостовой), она описывает широкие верхние площадки позвонков, как потенциально пригодные для размещения над ними остеодерм. При описании скульптуры на дорсальной поверхности остеодерм Цудзи использует такие понятия, как "flattened area" (плоская или уплощённая область) или "flat shelf surrounding the boss" (плоский уступ вокруг выступа). В обоих случаях она описывает одну и ту же часть платформы, которая окружает дорсальное возвышение и в нашем исследовании называется каймой.

Цудзи на примере трёх образцов (экз. ВПМ, №№ КПМ-292, КПМ-288, КПМ-232) показала онтогенетические изменения в строении остеодермального покрова *D. rossica*. По её мнению, остеодермы у ювенильных экземпляров *Deltavjatia* более тесно связаны друг с другом и чаще находятся на месте (в инсертном положении), чем у взрослых представителей. Также она отмечает изменение с возрастом формы дорсального возвышения (от почти шиповидного у самых маленьких особей, до сферического у взрослых особей) и характера выраженности скульптуры на поверхности дорсального возвышения (хорошо выраженной у маленьких особей и почти не выраженной у более крупных особей).

С 2008 по 2019 гг. вышел целый ряд статей (Krilloff et al., 2008; Scheyer, Sander, 2009;

Canoville et al., 2014; Canoville, Chinsamy, 2017; Farias, Soares, 2018; Farias et al., 2019; Boitsova et al., 2019), основной целью которых было изучение остатков парейазавров на гистологическом уровне. В основном материалом для этих статей служили трубчатые кости (Canoville et al., 2014; Canoville, Chinsamy, 2017; Farias, et al., 2018; Farias, et al., 2019; Boitsova et al., 2019). Однако в нескольких исследованиях были рассмотрены посткраниальные остеодермы парейазавров (Scheyer, Sander, 2009; Farias et al., 2019). Одна из этих публикаций посвящена микроструктуре и остеогенезу (у авторов "skeletogenesis") остеодерм трёх южноафриканских парейазавров: *Bradysaurus*, *Pareiasaurus* и *Anthodon* (Scheyer, Sander, 2009). Авторы статьи преследовали цель выяснить потенциал гистологических исследований посткраниальных остеодерм парейазавров для понимания их остеогенеза, для скелетохронологии и для выяснения экологии парейазавров. Исследование Шаера и Сандера продемонстрировало трёхслойное строение посткраниальных остеодерм у всех изученных парейазавров и подтвердило сходный механизм остеогенеза. Авторы отметили разнообразие наружной морфологии остеодерм и при этом однородность во внутреннем строении всех образцов. Согласно описанию, все изученные остеодермы имели плоское внутреннее основание и выпуклую внешнюю поверхность с пахиостозом в верхнем и нижнем кортексах, особенно выраженным по краям. Авторы пришли к выводу, что внутреннее строение остеодерм не даёт никаких однозначных выводов об образе жизни парейазавров.

Исследование Кановиль и Чинсеми (Canoville, Chinsamy, 2017) показало, что все южноафриканские парейазавры отличались высокопористой (похожей на остеопороз) микроструктурой костей с тонким слоем внешней компактной кости. Также для них характерен быстрый темп роста на ранних стадиях онтогенеза и значительное снижение скорости роста на поздних.

Трёхслойное строение, ожидаемо, продемонстрировали и остеодермы южноамериканского парейазавра *Provelosaurus americanus* (Farias et al., 2019). Авторы данного исследования изучили внутреннее строение двух посткраниальных остеодерм (экз. UFRGS, № PV-0233-P) и с их помощью показали потенциал остеодерм в определении онтогенетической стадии изучаемых образцов, в скелетохронологии и в изучении моделей роста.

В 2018 г. из верхнепермской формации Наобаогу (Naobaogou Formation) Китая был описан новый вид *Elginia* – *E. wuyongae* (Liu, Bever, 2018). Голотип (экз. IVPP, № V 23875) включает неполный череп и фрагмент позвоночного столба с рёбрами и остеодермами. Всего было обнаружено 12 или 14 посткраниальных остеодерм. Примерно пять-семь из них найдены в тесной связи со спинными позвонками, и ещё семь сохранились отдельно от скелета, но соединённые друг с другом. Остеодермы *E. wuyongae* внешне напоминают остеодермы *Arganaceras vacanti* из Марокко и *Pumiliopareia pricei* из ЮАР: платформа округлой формы при виде сверху, небольшое шиповидное дорсальное возвышение. Особенное сходство наблюдается с остеодермами экз. BP, № 1-548 ("Stargazer"). В статье авторы сравнивают остеодермы нового вида с остеодермами *E. mirabilis*. К сожалению, изображения кожных окостенений шотландского образ-

ца в статье не представлены. По мнению авторов, положение соединённых остеодерм в скелете сходно с таковым у *E. mirabilis*, и это указывает на то, что они могут происходить из грудной (по всей видимости, имелась виду передняя часть спинного панциря) или тазовой области.

Посткраниальный скелет трёх среднепермских монотипических родов парейазавров Южной Африки – *Bradysaurus*, *Embrithosaurus* и *Nochelesaurus* – рассмотрен в статье М. Ван ден Бранта с соавторами (Van den Brandt et al., 2021a). В публикации есть целый раздел, посвящённый остеодермам всех трёх представителей. К сожалению, описания остеодермального покрова не добавили детальности к описаниям предшествующих исследователей (Seeley, 1908; Watson, 1914; Boonstra, 1934b), однако в работе много фотографий материала. В частности, для *Bradysaurus baini* представлены фотографии позвоночного столба голотипа с прорисовкой остеодерм. Также представлены изображения остеодерм голотипов *Embrithosaurus schwarzi* Watson и *Nochelesaurus alexanderi* Haughton et Boonstra. Авторы статьи выделяют несколько морфотипов остеодерм, однако, не сопровождают их подробными описаниями. Названия самих морфотипов – большие передне-дорсальные, средние задне-дорсальные и маленькие шиповидные – также малоинформативны и не совсем корректны. Так для первых двух морфотипов кроме размеров в названии заложено их примерное положение в скелете, а для последнего – только форма. При этом остеодерм шиповидной формы у всех перечисленных представителей нет.

Таким образом, за 170-летний период изучения парейазавров их остатки обнаружены в средне- и позднепермских отложениях почти по всему миру: в Африке, Европе, Южной Америке и Восточной Азии. На этом материале описано более 20 родов и 50 видов. У большинства парейазавров обнаружены посткраниальные остеодермы, а те случаи, когда остеодермы не известны, легко объясняются неполной сохранностью материала. В морфологических исследованиях палеогерпетологи основное внимание уделяли краниальному материалу, значительно реже посткраниальному эндоскелету. В отношении посткраниальных остеодерм обычно лишь отмечался факт наличия, их относительно подробные морфологические описания сделаны только для весьма ограниченного числа экземпляров (при этом почти все они плохо проиллюстрированы). Но даже эти немногочисленные описания очень сложно сравнивать друг с другом, так как унифицированная терминология морфологических элементов остеодерм не разработана. В результате, к настоящему времени значение остеодерм для систематики парейазавров не установлено, хотя отдельные исследователи время от времени предпринимали попытки использовать их для диагностики видов и родов парейазавров.

Последняя ревизия восточноевропейских парейазавров проведена Ивахненко (2008), согласно которой валидными являются следующие таксоны: *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), *S. tuberculatus* (Amalitzky, 1922), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, 1987, *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937 и *Obirkovia gladiator* Bulanov et Jashina, 2005. *D. rossica* характеризует котельничский субкомплекс соколковского

фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы, *P. permiana* – ильинский субкомплекс, *S. karpinskii*, *S. tuberculatus*, *S. itilensis* и *O. gladiator* – соколковский субкомплекс, а *Obirkovia* sp. – вязниковский комплекс (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Ивахненко, 2001, 2013, 2015; Сенников, Голубев, 2017). Таким образом, в истории развития позднепермских парейазавров Восточной Европы выделялось четыре этапа (рис. 1.13): 1) котельничский (*Deltavjatia*), 2) ильинский (*Proelginia*), 3) соколковский (*Scutosaurus* и *Elginiidae* (*Obirkovia*)) и 4) вязниковский (*Elginiidae*).

		ОСШ		РСШ					
		Отдел		Горизонт		Подгоризонт		Комплексная зона по тетраподам	
		Ярус		Вохмин		Нижний		<i>Taritatiasaurus wehligensis</i>	
		Подъярус		Жук		Нижний		<i>Archosaurus rossicus</i>	
Верхнепермский (Татарский)	Северодвинский	Верхний	Вятский	Верхний	Нефёд	Жк			<i>Chroniosuchus paradoxus</i>
	Верхний	Вохминский	Нефёд	Жк				<i>Chroniosaurus lewis</i>	
									Нижний
	Верхний	Вохминский	Нефёд	Жк				<i>Deltavjatia vjatkensis</i>	
									Нижний
	Верхний	Вохминский	Нефёд	Жк				<i>Scutosaurus permiana</i>	
									Нижний
	Верхний	Вохминский	Нефёд	Жк				<i>Scutosaurus tuberculatus</i>	
									Нижний
Верхний	Вохминский	Нефёд	Жк				<i>Proelginia permiana</i>		
								Нижний	Вохминский

Рис. 1.13. Стратиграфическое распространение парейазавров Восточной Европы, по данным (Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001, 2013, 2015; Сенников, Голубев, 2017). Сокращения: Вохмин – вохминский, н.триас – нижнетриасовый, Жк – жуковский, Нефёд. – нефёдовский.

С 2018 г. изучение посткраниальных остеодерм парейазавров осуществляет автор данной работы. Результаты проведённых исследований, частично опубликованные (Бояринова, Буланов, 2019; Бояринова и др., 2019, 2020а, 2020б, 2022а, 2022б, 2023, 2024; Boyarinoва et al., 2019, 2022, 2024; Boyarinoва, Golubev, 2022; Golubev et al., 2022; Бояринова, Ван ден Брандт, 2023; Бояринова, Голубев, 2023а, 2023б, 2024, 2025а, 2025б; Van den Brandt et al., 2023а, 2023б, 2024; Голубев, Бояринова, 2024; Голубев и др., 2024а, 2024б, 2025; Тарасова и др., 2024; Щербаков и др., 2024; Boyarinoва, 2024; Tarasova et al., 2024), изложены ниже.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Материал

В работе использованы материалы из коллекций следующих учреждений: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИИ), Москва; Вятский палеонтологический музей (ВПМ), Киров; Музей "Самоцветов" (МС), Москва; Дом природы Череповецкого музейного объединения (ЧерМО); Южноафриканский Изико-музей (Iziko South African Museum, SAM), Кейптаун, ЮАР; Институт эволюционных исследований (Evolutionary Studies Institute, ESI), Йоханнесбург, ЮАР; Совет по геонаукам (Council for Geoscience, CGS), Претория, ЮАР; Музей естественной истории (Natural History Museum, NHMUK), Лондон, Великобритания.

На территории России остатки парейазавров известны из позднепермских континентальных отложений Восточно-Европейской платформы. Местонахождения остатков парейазавров расположены в девяти регионах: в Архангельской, Вологодской, Кировской, Владимирской, Нижегородской и Оренбургской областях, Республике Чувашии, Республике Марий Эл и Республике Татарстан (рис. 2.1). Полносkeletalный материал представлен в местонахождениях: Соколки (около 12 скелетов), Котельнич (более 20 скелетов), Пуртовино (1 скелет, фрагментарный, без черепа), Чермянино (1 скелет, фрагментарный), Преображенка-2 (1 скелет, фрагментарный, без черепа), Солоповка-2 (1 скелет, фрагментарный). Крупные коллекции, содержащие более 35 изолированных посткраниальных остеодерм, представлены в местонахождениях: Аристово, Гороховец, Ключевой Овраг, Соколки, Чашенка.

Стратиграфическая основа, использованная в данной работе, и стратиграфические данные по восточноевропейским местонахождениям парейазавров взяты из публикаций (Голубев, 2000; Сенников, Голубев, 2017; Schneider et al., 2020; Голубев и др., 2024a).

Основной материал

***Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937)**

Весь материал происходит из местонахождения Котельнич: Кировская обл., Котельничский р-н, правый берег р. Вятка от г. Котельнич вниз по течению до д. Вишкиль; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatzensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка.

ВПМ. Вторая по величине коллекция остатков восточноевропейских парейазавров, содержащая посткраниальные остеодермы. Является частью научного фонда ВПМ. Представлена целыми скелетами и крупными фрагментами скелетов часто с сохранившимся остеодермальным покровом.

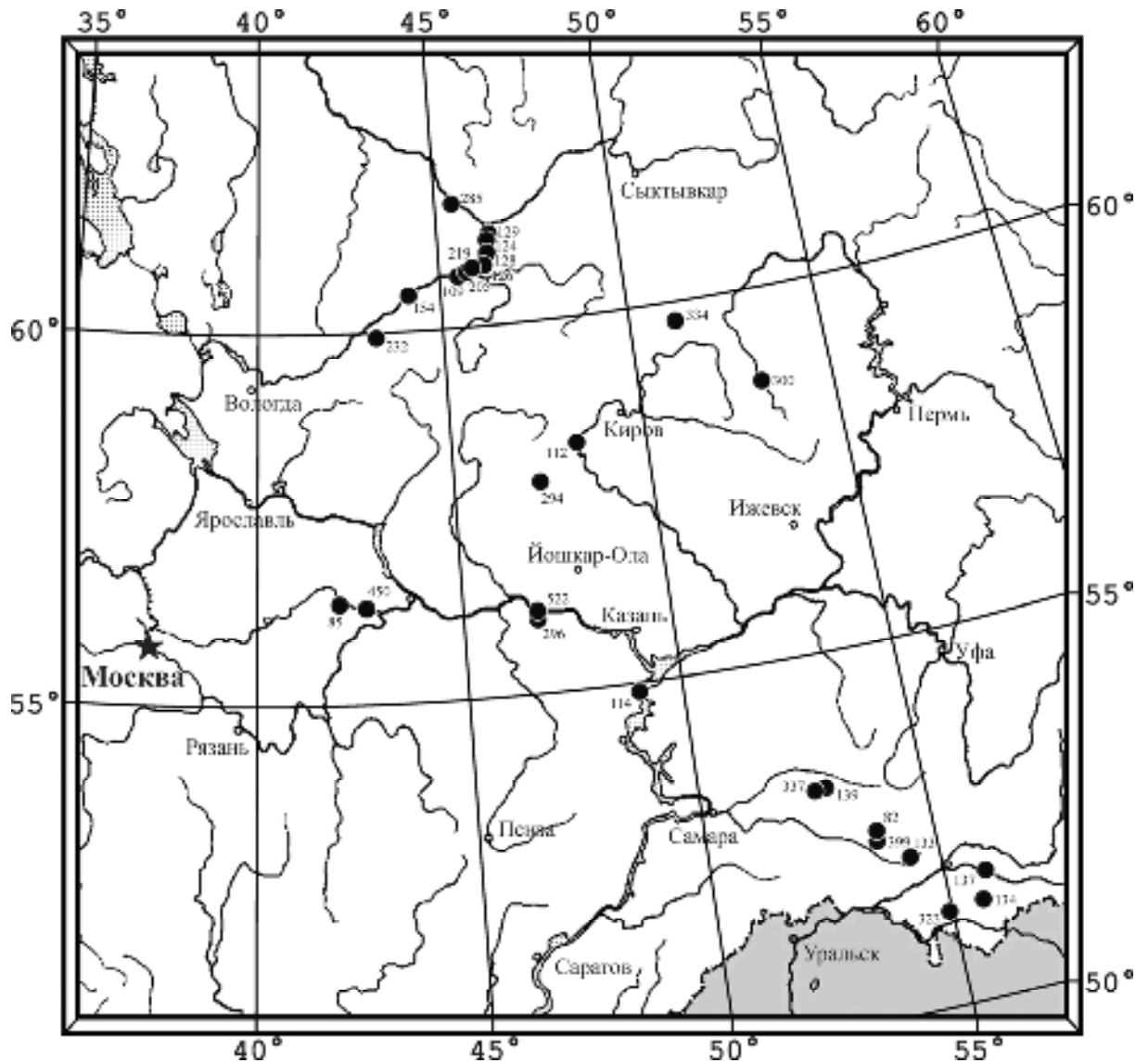


Рис. 2.1. Карта расположения местонахождений остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы (Голубев, 2000; Голубев и др., 2024а): 82 – Пронькино; 85 – Вязники-1, Быковка; 109 – Мутовино, Марьюшкина Слуда-С, Микулино, Пуртовино, Чермянино; 112 – Котельнич, Агафоново, Чижи; 114 – Семин Овраг-1, Ключевой Овраг; 124 – Соколки, Завражье; 126 – Аристово; 128 – Савватий, Элеонора; 129 – Болтинская; 133 – Адамовка; 134 – Блюменталь-3, Блюменталь-5, Ключевка; 137 – Вязовка-1; 139 – Бабинцево-1; 154 – Кочевала-1, Потеряха-2; 205 – Климово-1; 219 – Саларёво; 232 – Обирково; 285 – Раша; 294 – Пурлы, Куверба; 300 – Аверинское-1, Аверинское-3; 323 – Боевой-1; 334 – Орлецы, Чашенка; 337 – Преображенка-1А, Преображенка-2; 399 – Солоповка-2; 450 – Гороховец, Жуков Овраг-1В; 522 – Токари-2.

Топотипы: КПМ-23, КПМ-26, КПМ-232 – скелеты крупных (взрослых) особей с остеодермами; КПМ-234, КПМ-286, КПМ-287, КПМ-289, КПМ-290, КПМ-299, 06-2015 – скелеты среднеразмерных особей; КПМ-288, КПМ-292 – фрагментарные скелеты молодых особей; КПМ-304 – фрагмент скелета очень мелкой особи, включающий остеодерму; КПМ-300, КПМ-335 – скелеты без остеодерм; КПМ-336, КПМ-358, 17-00 – скелеты или крупные фрагменты скелетов с остеодермами; 02-20 – три блока с остеодермами, принадлежащими ювенильной

особи; 10-09 – латеральная остистая остеодерма-спутник.

ПИН, № 2212, топотипы: 3, 4, 108, 110, 111, 113 – основные остеодермы; 105 – фрагмент остеодермы; 106, 107, 114, 115 – остеодермы-спутники; 109 – (?) остеодерма-спутник; 116 – дорсальное возвышение медиальной остистой или основной латеральной остистой остеодерма.

МС, топотип: 5324 – скелет с остеодермами.

***Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937**

ПИН, № 156; местонахождение Сёмин Овраг-1; Республика Татарстан, Тетюшский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus dongusensis*.

Топотипы: 25 – фрагмент шейного панциря, в результате препарирования расчленённый на пять изолированных остеодерм; 314 – латеральная остистая остеодерма; 319 – остеодерма.

ПИН, № 2416; местонахождение Агафоново; Кировская обл., Котельничский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, вятская свита, соколовогорская пачка.

Экземпляры: 3 – фрагмент шейного отдела позвоночника с тремя латеральными остистыми остеодермами; 4–11 – остеодермы.

ПИН, № 5898; местонахождение Чижы; Кировская обл., Котельничский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, вятская свита, шестаковская пачка.

Экземпляры: 1 – остеодерма из неврального ряда, предположительно из передней части панциря; 2, 8 – латеральные остистые остеодермы; 5, 6 – туловищные остеодермы; 7 – туловищная остеодерма, предположительно из задней части тела.

***Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023**

ПИН, № 2895; местонахождение Аверинское-3; Кировская обл., Афанасьевский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, ровдинские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*.

Паратип: 13 – остеодерма из спинной части панциря.

ПИН, № 3919; местонахождение Ключевой Овраг; Республика Татарстан, Тетюшский р-

н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский, ровдинские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, свита V.

Экземпляры: 14, 17, 18, 21 – массивные остеодермы из шейной области; 30, 36 – туловищные остеодермы.

ПИН, № 5864; местонахождение Преображенка-2; Оренбургская обл., Бузулукский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские – ровдинские слои, подзона *Chroniosaurus levis* зоны *Proelginia permiana*, и зона *Scutosaurus karpinskii*, кутулукская свита.

Голотип: 1 – фрагментарный скелет крупной (реконструированная длина черепа по медиальной линии 50–60 см) взрослой особи парейзавра с остеодермами, в том числе 1-2 – 1-12 – остеодермы из спинной части панциря; 1-13 – 1-19 – массивные остеодермы из шейной области.

***Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922)**

ПИН, № 2005; местонахождение Соколки; Архангельская обл., Котласский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, комарицкая пачка.

Экземпляры: 1532 (голотип) – скелет, 1534–1539, 2827 – скелеты.

***Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922)**

ПИН; местонахождение Соколки; Архангельская обл., Котласский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, комарицкая пачка.

Коллекция включает два полных и один фрагментарный скелет в ассоциации с остеодермами и около 500 изолированных остеодерм, в том числе заключенных внутри шести песчаных плиток. В каталоге В.П. Амалицкого, являющемся описью всех экземпляров соколковской коллекции, под одним номером часто записано несколько образцов. Некоторым подобным экземплярам ранее был присвоен новый индивидуальный номер. Однако сохранение оригинальных номеров важно, так как, для большинства экземпляров в каталоге Амалицкого, за исключением полных скелетов, указаны номера групп (с 1 по 160). Они соответствуют номерам групп конкреций на плане раскопок Амалицкого (рис. 2.2; СПб АРАН, Ф. 316., Оп. 1., Д. 93). Поэтому в ходе подготовки данной работы, для сохранения оригинального номера к нему был добавлен дополнительный числовой индекс (пример: 2005/145-1).

Коллекция № 2005, экземпляры: 1533 (голотип) – скелет крупной, взрослой особи (длина тела 2.6 м) с остеодермами; 1540 – фрагмент скелета взрослой особи (длина тела более 2 м) с

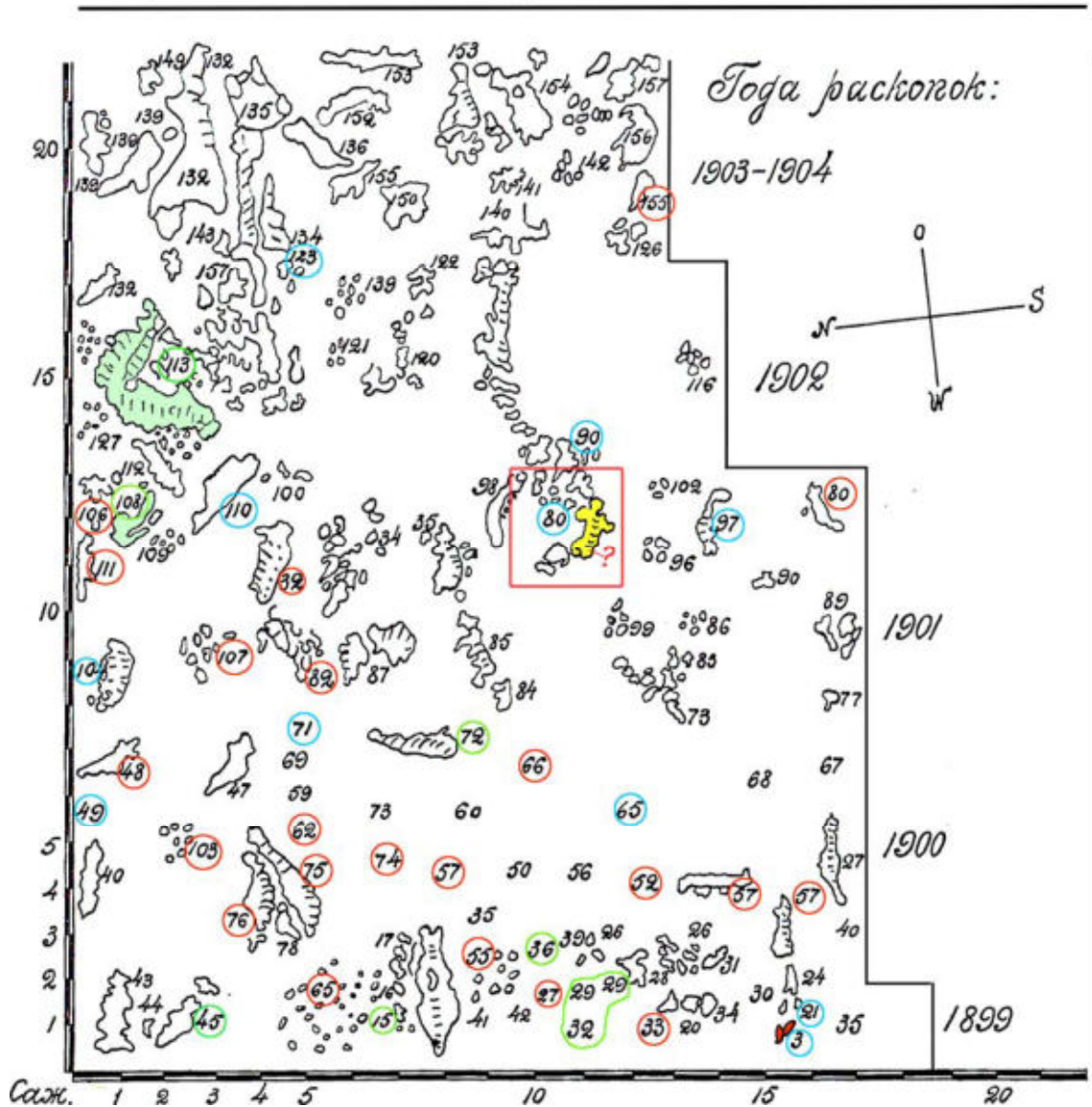


Рис. 2.2. План раскопок местонахождения тетрапод Соколки (Архангельская обл.; верхневятский подъярус), составленный В.П. Амалицким (СПб АРАН, Ф. 316, Оп. 1, Д. 93). Красным квадратом отмечена конкреция, в которой, предположительно, находился голотип *Scutosaurus tuberculatus* (ПИН, № 2005/1533); зелёным цветом выделены конкреции, в которых находились скелеты *S. karpinskii*: экз. ПИН, № 2005/1538 (голотип *Pareiasaurus elegans*, группа 108), экз. ПИН, № 2005/1535 (голотип *Pareiasaurus horidus*, группа 113). Цветными кружками отмечены группы конкреций, в которых располагались остеодермы: голубой – 1 шт., красный – от 2 до 10 шт., зелёный – более 10 шт.

остеодермами (сохранились только на 19-ом позвонке); 1578 – скелет ювенильной особи (длина тела 1.2 м) с остеодермами; 110 (группа 3): 110-1, 110-2 – остеодермы; 125 (группа 10) – крупная плоская остеодерма; 145 (группа 15): 145-1 – две шейные латеральные остистые остеодермы, соединённые зубчатым швом; 145-2 – фрагмент остеодермы, предположительно костальная; 157-1 (группа 18) – костальная остеодерма; 165-1 – остеодерма; 173 (группа 21) – остеодерма; 175 – остеодерма; 199-1 (группа 23) – коническая остеодерма; 200 (группа 23) – плитка с

3 остеодермами; 236 (группа 27) – остеодерма; 270 – зигапофизная остеодерма; 276 (группа 29/32): 276-1 – остеодерма, 276-2 – коническая остеодерма, 276-3 – латеральная остистая остеодерма; 304-1 (группа 29) – коническая остеодерма; 318 (группа 33) – остеодермы; 343 (группа 45) – остеодермы; 414 (группа 36): 414-1 – правая латеральная остистая остеодерма, 414-2 – латеральная остистая остеодерма; 463 (группа 48) – песчаная плитка с коническими остеодермами; 464 (группа 48) – остеодерма; 491 (группа 51): 491-1 – зигапофизная остеодерма; 491-2 – латеральная остистая остеодерма; 517 (группа 52) – остеодермы; 528 (группа 53) – остеодерма; 559 (группа 55) – остеодерма; 589 (группа 57) – остеодермы; 698-1 (группа 71) – крупная зигапофизная остеодерма; 718 (группа 72) – остеодерма; 756 (группа 76) – остеодермы; 768 (группа 74) – остеодермы; 779 (группа 75) – остеодермы; 789 (группа 80) – остеодерма; 832 (группа 81): 832-1, 832-2, 832-3 – остеодермы; 875 (группа 88): 875-1 – песчаная плита (с латеральной остистой, зигапофизными и костальными остеодермами), 875-2 – правая латеральная остистая остеодерма из спинной области; 875-3 – правая латеральная остистая остеодерма из крестцовой области, 875-4 – костальная остеодерма, 875-5 – три остеодермы (зигапофизная, коническая и фрагмент зигапофизной или костальной остеодермы), соединенных в породе, 875-6 – крупная зигапофизная остеодерма (дорсальная поверхность находится в породе), 875-7 – 875-12 – костальные остеодермы, 875-13 – медиальная (?) остеодерма, 875-14 – 875-16 – конические остеодермы, 875-17 – неопределимый фрагмент остеодермы; 931 (группа 91): 931-1 – зигапофизная остеодерма, 931-2 – зигапофизная остеодерма, 931-3 – фрагмент платформенной остеодермы; 947 (группа 97) – остеодерма; 961 (группа 104) – остеодермы; 972 (группа 103) – остеодермы; 984 (группа 106) – остеодерма; 1033 (группа 107) – коническая остеодерма; 1049 (группа 108) – остеодермы; 1051 (группа 108): 1051-1 – латеральная остистая остеодерма; 1051-2 – крупная зигапофизная остеодерма; 1153 (группа 160) – остеодермы; 1183-1 – зигапофизная остеодерма; 1183-2 – крупная коническая остеодерма; 1183-3 – 1183-7 – мелкие конические остеодермы; 1184-1 – песчаная плита с зигапофизными и костальными остеодермами; 1184-2 – песчаная плита с зигапофизными и костальными остеодермами; 1184-3 – песчаная плита с коническими, сферическими и костальными остеодермами; 1199a (группа 110): 1199a-1 – костальная остеодерма из передней части тела, 1199a-2 – левая латеральная остистая остеодерма из передней части тела, 1199a-3 – крупная зигапофизная остеодерма из спинного отдела, 1199a-4 – неполная латеральная остистая остеодерма, 1199a-5 – латеральная остистая остеодерма, 1199a-6 – зигапофизная остеодерма, 1199a-7 – неполная (без медиальной лопасти) латеральная остистая остеодерма, 1199a-8 – остеодерма, 1199a-9 – остеодерма, 1199a-10 – остеодерма, 1199a-11 – остеодерма, 1199a-12 – остеодерма, 1199a-13 – костальная остеодерма с разрушенным дорсальным возвышением, 1199a-14 – латеральная остистая остеодерма ювенильной особи, 1199a-15 – 1199a-47 – конические остеодермы; 1207

(группа 111): 1207-1 – крупная зигапофизная остеодерма (очищена только с дорсальной стороны), снизу имеется фрагмент другой остеодермы, 1207-2 – зигапофизная остеодерма (очищена только с вентральной стороны), 1207-3 – костальная остеодерма, 1207-4 – коническая остеодерма, 1207-5 – фрагмент крупной зигапофизной остеодермы (находится внутри конкреции, вскрыта с вентральной стороны), 1207-6 – костальная остеодерма (?) (находится внутри конкреции, вскрыта с дорсальной стороны), 1207-7, 1207-8 – фрагменты остеодерм; 1269 (группа 112) – остеодерма; 1270 (группа 113): 1270-1 – зигапофизная остеодерма, 1270-2, 1270-4 – латеральная остистая остеодерма, 1270-3, 1270-6 – зигапофизные остеодермы; 1270-5 – медиальная остеодерма; 1388-1 – 1388-3 – конические остеодермы; 1388-4, 1388-5 – платформенные остеодермы; 1518 (группа 118) – остеодермы; 1573 (группа 113): 1573-1 – коническая остеодерма; 1583 – плита песчаника с зигапофизными и костальными остеодермами; 1690 – остеодерма; 1694 (группа 110): 1694-1 – костальная остеодерма, 1694-2 – платформенная остеодерма (находится внутри конкреции); 1892 (группа 38, 66): 1892-1 – левая латеральная остистая остеодерма из передней части остеодермального покрова, 1892-6 – костальная (?) остеодерма; 2009 (группа 52) – остеодермы; 2010 (группа 117) – зигапофизная остеодерма; 2034 (группа 71) – остеодерма; 2054 (группа 123) – остеодерма; 2083 (группа 123) – остеодермы; 2128 – латеральная остистая остеодерма из шейной области; 2129 – остеодермы; 2130 – остеодерма; 2160 (группа 38) – остеодерма; 2165 (группа 38) – остеодерма; 2168 (группа 38) – остеодерма; 2169 (группа 38) – остеодерма; 2181 (группа 49) – остеодерма; 2192 (группа 62) – плитка с остеодермами; 2196 – остеодерма; 2225 (группа 65) – остеодерма; 2256 (группа 66–68): 2256-1 – плитка с остеодермами, 2256-2 – три соединённые остеодермы (две конические, одна костальная), 2256-3 – крупная платформенная остеодерма в конкреции; 2258 (группа 66–68) – остеодерма; 2259 (группа 66–68) – остеодерма; 2260 (группа 66–68) – крупная остеодерма, предположительно из шейной области; 2261 (группа 66–68) – остеодерма; 2262 (группа 66–68): 2262-1 – 2262-5 – конические остеодермы; 2294 (группа 82) – конкреция с тремя частично вскрытыми остеодермами (одна зигапофизная, одна латеральная остистая и один неопределимый фрагмент; 2296 (группа 82) – остеодерма; 2370 (группа 90) – крупная платформенная остеодерма; 2371 (группа 90) – остеодерма; 2372 (группа 90) – платформенная остеодерма в конкреции; 2373 (группа 90) – остеодерма; 2375-1 – платформенная остеодерма с конечности (?); 2375-2 – коническая (?) остеодерма; 2376 – костальная остеодерма; 2430 – зигапофизная остеодерма внутри конкреции, вскрыта с дорсальной стороны; 2431-1 (группа 119) – костальная (?) остеодерма; 2458 – правая латеральная остистая остеодерма из крестцовой области; 2459-1 (группа 155) – коническая остеодерма; 2488-1 – три платформенные остеодермы внутри одной конкреции (вскрыты только с вентральной стороны); 2488-2 – зигапофизная или костальная остеодерма (вскрыта только с вентральной стороны); 2488-3 – костальная остео-

дерма (вскрыта только с вентральной стороны); 2488-4 – костальная остеодерма; 2488-5 – наиболее вероятно, костальная остеодерма; 2488-6 – костальная остеодерма; 2488-7 – 2488-10 – конические остеодермы; 2488-11 – костальная остеодерма; 2510-1 – 2510-7 – конические остеодермы; 2580 (старый номер 2458) – медиальная остистая остеодерма из шейной области (возможно, располагалась над атлантом); 2581, 2582, 2644 (старый номер – 199), 2645 – конические остеодермы; 2646 (старый номер 1694) – остеодерма; 2647 – коническая остеодерма; 2648 (старый номер 1694) – костальная остеодерма; 2649 (старый номер 1694) – усечённо-коническая остеодерма; 2650 (старый номер 1694) – коническая остеодерма; 2651 (старый номер 1694) – уплощённая сферическая остеодерма; 2652–2654 (старый номер 1694), 2656 (старый номер 1694) – конические остеодермы; 2657 (старый номер 2431), 2658 (старый номер 2431), 2659 (старый номер 1459), 2690 (старый номер 1199а), 2693 (старый номер 1199а) – остеодермы; 2660, 2661, 2663–2667, 2670, 2671, 2673, 2674, 2675, 2677, 2679, 2681, 2681–2688, 2694 (старый номер 1199а), 2834 (изготовлен шлиф), 2835–2838 (старый номер СГУ-104В-1408), 2839–2851 – конические остеодермы; 2668, 2680, 2691 (старый номер 1199а), 2852 – костальные остеодермы; 2669 – маленькая остеодерма непонятной формы; 2672 – маленькая платформенная остеодерма, (?) костальная; 2829 – зигапофизная остеодерма из шейной области; 2830 – зигапофизная остеодерма; 2833 – правая латеральная остистая остеодерма с пирамидальным возвышением.

Коллекция № 2245, экземпляры: 4 – фрагмент хвостового отдела позвоночного столба с сохранившейся остеодермой из спинного отдела; 101, 270 – зигапофизная остеодерма из задней (спинной/крестцовой) части остеодермального покрова.

ПИН; местонахождение Аристово; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, комарицкая пачка.

Коллекция № 3582, экземпляры: 7–9, 11, 18, 26, 27, 64, 128 – фрагменты зигапофизных остеодерм, 10, 12, 20, 67, 69 – зигапофизная остеодерма, 13, 14, 19, 21, 23–25, 29, 63, 68, 68-2, 94, 95 – костальные остеодермы, 15 – маленькая костальная остеодерма, 16 – предположительно, костальная остеодерма, 17 – зигапофизная остеодерма, из задней части спинного отдела, 22 – латеральная остистая остеодерма, 65 – левая латеральная остистая остеодерма, 66 – фрагмент костальной остеодермы, 93 – предположительно, коническая остеодерма, 96–98 – маленькие конические остеодермы, 99 – маленькая (вероятно, принадлежит ювенильной особи) латеральная остистая остеодерма, 129 – крупная (?) медиальная остеодерма (одна лопасть не сохрани-

лась), 130 – массивная латеральная остистая остеодерма, из передней части остеодермального покрова (возможно, шейной), вероятнее всего, левая, 137, 140 – крупные зигапофизные остеодермы; 138 – правая латеральная остистая остеодерма; 139 – зигапофизная остеодерма из шейной области, 141 – (?) медиальная остистая остеодерма, 142 – остеодерма.

Коллекция № 5468, экземпляры: 1300, 1306 – предположительно, костальные остеодермы; 1301, 1307 – фрагменты остеодерм, предположительно, зигапофизных; 1302 – зигапофизная остеодерма; 1303 – зигапофизная остеодерма из задней части спинного отдела; 1304 – крупная зигапофизная остеодерма; 1308, 1309 – фрагменты остеодерм; 1310, 1406 – конические остеодермы; 1407, 1408, 1410 – уплощённо-конические остеодермы.

ПИН, № 2895; местонахождение Аверинское-1; Кировская обл., Афанасьевский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*.

Экземпляры: 15 – зигапофизная остеодерма; 16–18 – латеральные остистые остеодермы.

ПИН, № 5482; местонахождение Блюменталь-5; Оренбургская обл., Беляевский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхняя часть быковского горизонта – нефёдовский горизонт, ровдинские – гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, кульчумовская свита.

Экземпляры: 1 – латеральная остистая остеодерма ювенильной особи.

ПИН, № 4818; местонахождение Гороховец; Владимирская обл., Гороховецкий р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, обнорская свита, гороховецкая пачка.

Экземпляры: 510, 1137, 1142, 1416 – туловищная остеодерма; 610, 617 – остеодермы; 1122 – костальная или остеодерма с конечности; 1123, 1516 – латеральная остистая остеодерма; 1124 – зигапофизная или костальная остеодерма, фрагмент; 1129, 1131, 1134, 1139–1141, 1225, 1415, 1417, 1518–1520 – конические остеодермы; 1133 – туловищная платформенная остеодерма; 1136 – зигапофизная или костальная остеодерма ювенильной особи или маленькая костальная остеодерма взрослой особи; 1143 – остеодерма с седловидной платформой и коническим дорсальным возвышением; 1229, 1295, 1513–1515 – костальные остеодермы; 1414 – зигапофизная остеодерма; 1517 – медиальная остистая остеодерма из передней части тела.

ЧерМО, № НВ-3870; местонахождение Обирково; Вологодская обл., Бабушкинский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита.

Экземпляры: 6 – предположительно, медиальная остеодерма.

Scutosaurus itilensis Ivachnenko, 1987

ПИН; местонахождение Ключевой Овраг; Республика Татарстан, Тетюшский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, ровдинские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, свита V.

Коллекция № 3919; экземпляры: 15 – зигапофизная остеодерма спинной области остеодермального покрова; 25, 27, 37 – зигапофизные остеодермы; 26, 28, 32, 34 – латеральные остистые остеодермы; 29, 41 – костальные остеодермы; 31 – медиальная остистая остеодерма; 33 – зигапофизная остеодерма, фрагмент; 35 – зигапофизная остеодерма, фр.; 38, 39 – фрагменты латеральных остистых остеодерм; 40 – медиальная остистая остеодерма; 43 – фрагмент зигапофизной или костальной остеодермы; 44, 45, 47–51 – мелкие туловищные платформенные остеодермы; 52, 53, 57 – конические остеодермы; 54, 55 – фрагменты туловищных остеодерм; 58 – крупная зигапофизная остеодерма.

Коллекция № 156; экземпляры: 320, 321, 326 – мелкие платформенные туловищные остеодермы.

Obirkovia gladiator Bulanov et Jashina, 2005

ПИН, № 4546; местонахождение Обирково; Вологодская обл., Бабушкинский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита.

Голотип: 18 – квадратно-скуловая кость.

Дополнительный материал

Парейзавры Восточной Европы

ПИН, № 1100; местонахождение Вязники-1; Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, жуковский горизонт, лагерные слои, зона *Archosaurus rossicus*, обнорская свита, жуковская пачка.

Elginiidae gen. indet.: 142 – остеодерма.

ПИН, № 1538; местонахождение Пурлы; Нижегородская обл., Тоншаевский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, жуковский горизонт, лагерные слои, зона *Archosaurus rossicus*, вятская свита.

Pareiasauria fam. indet.: 1 – фрагмент платформенной остеодермы.

ПИН, № 2650; местонахождение Саларёво; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, ровдинские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, ровдинская пачка.

Senectosaurus aff. karamzini: 1 – остеодерма.

Scutosaurus sp.: 2 – остеодерма, не принадлежит невральным рядам, может быть костальной или с конечности; 3 – мелкая коническая остеодерма; 4 – остеодерма.

ПИН, № 3711; местонахождение Мутовино; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, кичугские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, полдарская свита, кичугская пачка.

Scutosaurus cf. itilensis: 68 – зигапофизная остеодерма.

ПИН, № 3712; местонахождение Микулино; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus dongusensis*, полдарская свита, пуртовинская пачка.

Scutosaurus sp.: 3 – костальная (?) остеодерма, 4 – фрагмент зигапофизной остеодермы.

ПИН, № 3713; местонахождение Потеряха-2; Вологодская обл., Нюксенский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus dongusensis*, полдарская свита.

Scutosaurus sp.: 98 – правая латеральная остистая остеодерма

ПИН, № 3971; местонахождение Орлецы; Кировская обл., Нагорский р-н; верхняя пермь,

вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские – гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, вятская свита.

Senectosaurus aff. *karamzini*: 1 – остеодерма из шейно-грудного отдела остеодермального покрова, 3 – остеодерма, предположительно, из шейно-грудного отдела остеодермального покрова, 4–8 – туловищные остеодермы, 9 – остеодерма, предположительно, из шейно-грудного отдела остеодермального покрова.

ПИН, № 3969; местонахождение Савватий; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, комарицкая пачка.

Scutosaurus sp.: 9, 28 – остеодермы; 38 – платформенная остеодерма на лучевой кости.

Elginiidae gen. indet.: 31 – остеодерма.

ПИН, № 3972; местонахождение Болтинская; Архангельская обл., Котласский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские – гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, саларёвская – комарицкая пачки.

Scutosaurus aff. *itilensis*: 1 – туловищная остеодерма; 2 – латеральная остистая остеодерма; 3 – медиальная остистая остеодерма.

ПИН, № 4412; местонахождение Марьюшкина Слуда-С; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, кичугские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, полдарсская свита, кичугская пачка.

Pareiasauridae gen. nov.: 30 – латеральная остистая остеодерма.

Scutosaurus sp.: 18 – латеральная остистая остеодерма ювенильной особи.

ПИН, № 4415; местонахождение Ключевка; Оренбургская обл., Оренбургский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, кульчумовская свита.

Elginiidae gen. indet.: 4 – остеодерма.

ПИН, № 4617; местонахождение Бабинцево-1; Оренбургская обл., Грачевский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus dongusensis*, малокинельская свита.

Scutosaurus sp.: 1 – латеральная остистая (?) остеодерма.

ПИН, № 4642; местонахождение Боевой-1; Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские – гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, кульчумовская свита.

Scutosaurus sp.: 1 – коническая остеодерма.

ПИН, № 4643; местонахождение Вязовка; Оренбургская обл., Оренбургский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, кульчумовская свиты.

Scutosaurus sp.: 2 – костальная (?) остеодерма, фр.; 3, 4 – костальные остеодермы.

ПИН, № 4645; местонахождение Преображенка-1А; Оренбургская обл., Бузулукский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, быковский горизонт, чижевские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, кутулукская свита.

Scutosaurus sp.: 1, 22 – зигапофизные остеодермы.

ПИН, № 4650; местонахождение Раша; Архангельская обл., Красноборский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, комарицкая пачка.

Scutosaurus sp.: 8 – остеодерма ювенильной особи; 10 – фрагмент платформенной остеодермы; 11 – предположительно, костальная остеодерма.

ПИН, № 4822; местонахождение Чащенка; Кировская обл., Нагорский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, вятская свита.

Scutosaurus sp. nov.: 1 – костальная остеодерма; 2 – латеральная остистая остеодерма из шейного отдела остеодермального покрова; 3 – костальная остеодерма; 4 – зигапофизная остео-

дерма из задней части спинного отдела; 5 – зигапофизная остеодерма из задней части спинного отдела; 6 – массивная костальная или зигапофизная остеодерма; 7 – коническая остеодерма; 8 – правая латеральная остистая остеодерма из шейного отдела; 9 – коническая остеодерма; 10 – маленькая остеодерма со слабо развитой каймой; 11, 12 – остеодермы, предположительно, с конечностей; 13 – коническая остеодерма; 14, 15 – костальные остеодермы; 16, 18 – латеральные остистые остеодерма из шейного отдела; 57 – остеодерма необычной формы со смещённым к краю дорсальным возвышением; 58 – костальная остеодерма; 59 – маленькая неполная остеодерма со слабо развитой каймой; 60 – фрагмент остеодермы; 61 – зигапофизная остеодерма; 62 – костальная остеодерма; 63 – коническая остеодерма; 64 – коническая остеодерма, вершина резорбирована; 65 – костальная остеодерма; 66 – фрагмент зигапофизной (?) остеодермы; 67 – фрагмент остеодермы; 68 – латеральная остистая остеодерма; 75 – крупная, предположительно, костальная остеодерма; 76 – крупная латеральная остистая остеодерма; 77 – фрагмент крупной зигапофизной остеодермы; 78 – маленькая костальная остеодерма; 80 – маленькая коническая остеодерма; 93 – костальная остеодерма; 101–104 – фрагменты остеодерм; 105 – костальная остеодерма; 106–111, 174, 180, 240 – фрагменты остеодерм; 128, 257, 258 – крупные зигапофизные остеодермы из передней части спинного отдела; 136, 175, 177–179, 237, 239, 259, 260–263 – костальные остеодермы; 137, 243–246, 248, 249 – фрагменты остеодерм; 138 – зигапофизная остеодерма из задней части спинного отдела; 139, 145, 250, 253, 255, 265, 267 – зигапофизные остеодермы; 146, 172 – латеральные остистые остеодермы; 149 – зигапофизная остеодерма, частично в породе; 173 – маленькая остеодерма, возможно, костальная; 176 – фрагмент крупной зигапофизной остеодермы; 191 – предположительно остеодерма с конечности; 241, 268 – крупные латеральные остистые остеодермы; 242 – фрагмент крупной зигапофизной остеодермы из передней части спинного отдела; 247, 256 – костальные или зигапофизные остеодермы; 251 – латеральная остистая остеодерма из шейного отдела; 252 – крупная зигапофизная остеодерма; 254 – предположительно остеодерма с конечности; 264 – медиальная остистая остеодерма из шейного отдела; 266 – остеодерма, полностью находится внутри сидеритовой конкреции; 269 – фрагмент зигапофизной остеодермы.

ПИН, № 5359/1; местонахождение Солоповка-2; Оренбургская обл., Новосергеевский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, кутулукская свита.

Senectosaurus aff. *karamzini*: 1 – остеодерма, предположительно туловищная.

ПИН, № 5389; местонахождение Токари-2; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, ровдинские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*.

Senectosaurus aff. *karamzini*: 2 – остеодерма, предположительно, из шейной области.

ПИН, № 5468; местонахождение Саларёво; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, ровдинские слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, ровдинская пачка.

Scutosaurus sp.: 1330 – остеодерма.

ПИН, № 5468; местонахождение Марьюшкина Слуда-С; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, кичугские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, полдарсская свита, кичугская пачка.

Senectosaurus aff. *karamzini*: 1396 – остеодерма.

ПИН, № 5493; местонахождение Пуртовино; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, полдарсская свита, пуртовинская пачка.

Pareiasauridae gen. indet.: 1 – неполный (без черепа) скелет с остеодермами.

ПИН, № 5520; местонахождение Чермянино; Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, верхний подгоризонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, полдарсская свита, пуртовинская пачка.

Pareiasauridae gen. indet.: 1 – неполный (без черепа) скелет с остеодермами.

ПИН, № 5390; местонахождение Жуков Овраг-1В; Владимирская обл., Гороховецкий р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, жуковский горизонт, лагерные слои, зона *Archosaurus rossicus*, обнорская свита, жуковская пачка.

Elginiidae gen. indet.: 5 – латеральная остистая остеодерма

ПИН, № 5468; местонахождение Боевой-1; Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, кутулукская свита.

Elginiidae gen. indet.: 656, 657 – платформенные остеодермы.

ПИН, № 5898; местонахождение Чижи; Кировская обл., Котельничский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, вятская свита, шестаковская пачка.

Senectosaurus cf. karamzini: 3, 4 – туловищные остеодермы.

ЧерМО, № НВ-3870; местонахождение Обирково; Вологодская обл., Бабушкинский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские или гороховецкие слои, *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита.

Elginiidae gen. indet.: 6-2 – изолированная остеодерма

В коллекциях ПИН РАН зарегистрированы следующие экземпляры остеодерм, место хранения которых в настоящее время неизвестно: №№ 5468/1051, 1052 (мест. Адамовка), 4617/140–149 (мест. Бабинцево-1), 5468/1053, 1054 (мест. Блюменталь-3), 5078/2 (мест. Быковка), 4818/610, 617 (мест. Гороховец), 4549/1 (мест. Климово-1), 3714/10 (мест. Кочевала-1), 5811/1 (мест. Куверба), 5359/1, 2, 13–17, 20–39, 41–61, 63, 64 (мест. Солоповка-2).

Парейазавры Южной Африки

NHMUK; ЮАР; верхняя пермь.

Bradysaurus baini: PV R1971, голотип – скелет с остеодермами.

Pareiasaurus serridens: R4063, "Blinkwater Monster", голотип – слепок черепа; 36251, голотип – фрагмент таза с остеодермами; R1710, R1710a, голотип – плиты с остеодермами.

SAM; ЮАР, Восточно-Капская провинция, р-н Doornplaats; верхняя пермь, Balfour Formation, зона *Daptocephalus*.

Pareiasaurus serridens: РК-К10036, "Delilah" – почти полный (отсутствуют дистальные части задних конечностей) сочленённый скелет с почти полностью сохранившимся остеодермальным покровом.

SAM; ЮАР, Восточно-Капская провинция, Храфф-Рейнет; верхняя пермь, группа Beaufort, Balfour Formation, зона *Dicynodon*; местонахождение Krugerskraal.

Pareiasaurus serridens: РК-К10693, "Elephant" – две костальные остеодермы в соединении, крупная взрослая особь.

SAM; ЮАР, Восточно-Капская провинция, Храфф-Рейнет; верхняя пермь, зона *Tropidostoma*.

Pareiasuchus nasicornis: РК-3016, голотип – скелет с остеодермами.

SAM; ЮАР, Восточно-Капская провинция, Храфф-Рейнет; верхняя пермь, группа Beaufort, Balfour Formation зона *Dicynodon*; местонахождение Osfontein.

Pumiliopareia cf. pricei: РК-К10961, "Pink" – плита с остеодермами (часть панциря), принадлежащая более крупной особи, чем голотип.

SAM; ЮАР; верхняя пермь.

Pareiasauridae gen. indet.: РК-К6607 – остеодермы.

ВР; ЮАР, верхняя пермь.

Pumiliopareia pricei: 1-81, "Baby", голотип – череп и фрагмент посткраниального скелета ювенильной особи (передняя часть позвоночного столба с рёбрами и остеодермами); 1-548, "Stargeyzer" – череп и фрагмент посткраниального скелета с остеодермами ювенильной особи.

Pareiasauridae gen. indet.: 1-3516 – остеодермы.

СГР; ЮАР; верхняя пермь

Pumiliopareia pricei: 1-1736 – фрагмент скелета ювенильной особи.

СГР; ЮАР; средняя пермь, зона *Tarinocephalus*.

Bradysaurus baini: 1-2269, "Toothless" – череп, фрагмент передней части позвоночного столба и шейно-грудная часть остеодермального покрова; 1-2268 – череп, фрагмент передней части позвоночного столба и шейно-грудная часть остеодермального покрова.

2.2. Методы исследования

Исследования проводились с применением классических палеонтологических методов морфологического изучения, построения системы тетрапод, а также тафономического и био-стратиграфического анализа (Современная палеонтология, 1988).

Препарирование материала осуществлялось механическим способом под бинокулярным микроскопом с применением пневматического перфоратора и химическим способом в 10% растворе уксусной кислоты.

Рентгеновская компьютерная томография (РКТ). Для выяснения внутреннего строения на микроанатомическом уровне, для выяснения деталей строения внешней поверхности и для получения объёмного изображения образца изолированные посткраниальные остеодермы были изучены методом рентгеновской компьютерной томографии (РКТ) с помощью сканирующего нанотомографа "Neoscan 80" (ПИН РАН). В результате были получены 3D-модели систем внутренних полостей посткраниальных остеодерм восточноевропейских и некоторых южноафриканских парейазавров. Данный метод не является деструктивным и поэтому его применение подходит для работы с музейными экспонатами. Метод РКТ хорошо себя зарекомендовал в изучении ископаемых остатков позвоночных, заключённых в песчаную и глинистую породу, так как на РКТ-снимках они достаточно контрастно отличаются от песчаника и глины. В результате ямки, канавки, отверстия и поры, заполненные породой и невидимые на образцах, хорошо проявляются на РКТ-реконструкциях. Построение объёмных моделей остеодерм на основе РКТ-снимков осуществлялось с помощью программного обеспечения CTVox 3.3.0. 3D-модели внутренних полостей остеодерм создавались в программе Avizo 2019.1.

3D-моделирование поверхности образцов. Для получения объёмного изображения образца в работе применялась методика создания 3D-моделей при помощи ручного 3D-сканера. Крупные фрагменты скелетов были отсканированы с разрешением 0,25 мм с помощью 3D-сканера Range Vision Smart, работающего по принципу структурированного освещения. Range Vision Smart имеет три зоны сканирования, оснащён цветными камерами 1,3 Мп и оснащён специально разработанным программным обеспечением RangeVision 2020.2, которое было использовано для визуализации, сегментации и 3D-рендеринга. RangeVision 2020.2 позволяет получить готовую 3D-модель высокого качества.

Гистологические исследования: для изучения внутреннего строения посткраниальных остеодерм на гистологическом уровне были подготовлены тонкие срезы некоторых экземпляров, проходящие через различные морфологические структуры остеодерм.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЯ ПОСТКРАНИАЛЬНЫХ ОСТЕОДЕРМ

3.1. Общие сведения

Кожные окостенения, или остеодермы - это костные образования, формирующиеся в мезодермальном слое кожи (кориуме) и развивающиеся независимо от внутреннего скелета у некоторых четвероногих животных (Ромер, Парсонс, 1992; Держинский, 2005). Как правило, в индивидуальном развитии амниот остеодермы возникают позже других дермальных костей и появляются на стадии вылупления или уже после него (например; Черепанов, 2005; Vickaryous, Hall, 2008). Наиболее раннее упоминание термина “остеодерма” встречено в работе Г.Ф. Гадова (Gadow, 1901). Кожные окостенения являются частью покровного скелета тетрапод и в процессе эволюции появлялись неоднократно и независимо у многих групп. Среди амниот кожные окостенения встречаются у диапсид (крокодилomorфы, динозавры, чешуйчатые, плакодонты, черепахи), парарептилий и млекопитающих (Cerde, Desojo, 2011; Cerde et al., 2013, 2016, 2018).

Остеодермы отличаются у разных животных размерами, формой и расположением на теле. Как правило, они формируют упорядоченный рисунок (паттерн), часто состоящий из строгих рядов. У амниот и многих амфибий вне зависимости от степени развития остеодермального покрова остеодермы всегда присутствуют в медиальной области над позвоночником. Причём у животных со слабо развитым остеодермальным покровом остеодермы локализируются только в этой зоне. Среди современных животных остеодермы особенно хорошо развиты у крокодилов (Vickaryous, Hall, 2008; Grigg, Kirshner, 2015; Киладзе, 2018; English, 2018; Kiladze, Chernova, 2019). Они распространены на спине и боках туловища, а также на хвосте, залегая под роговыми щитками эпидермиса и образуя строгие продольные и поперечные ряды.

У черепах костные пластинки образуют прочный костный панцирь, состоящий из двух частей: верхнего спинного куполообразного щита карапакса (carapax) и плоского брюшного щита пластрона (plastron) (Суханов, 1964). Элементы (пластинки) костного панциря имеют разное происхождение и время закладки. К остеодермам относятся только периферальные, супрапигальные и пигальная пластинки (входят в состав карапакса), возникающие поздно, уже после формирования роговых структур (Черепанов, 2005). Также остеодермы присутствуют у змей и ящериц (Bhullar, Bell, 2008; Maisano et al., 2019; Kirby et al., 2020; Frydlova et al., 2023). Вымершие представители всех этих групп также обладали остеодермальным покровом (Конжукова, 1964; Rivera-Sylva et al., 2011).

У динозавров остеодермальным покровом встречался как у хищных (Theropoda) (например: Hendrickx et al., 2022), так и у растительноядных форм. Среди растительноядных динозавров можно отметить некоторых представителей Sauropoda (Titanosauria) (Dodson et al., 1998;

Bonaparte, 1999; D’Emic et al., 2009; Farlow et al., 2010; Malkani, 2010; Rogers et al., 2011), а также представителей Thyreophora (Stegosauria, Ankylosauria), у которых он был наиболее развит (Малеев, 1964а, 1964б; Туманова, 1977, 1983, 1987; Carpenter, 1981, 2012; Ford, 2000; Туманова и др., 2004; Galton, Upchurch, 2004).

Для млекопитающих кожные окостенения не характерны, тем не менее они встречаются у некоторых групп. Остеодермы присутствуют у представителей надотряда Неполнозубые (Xenarthra): броненосцев (отряд Cingulata) и ленивцев (отряд Pilosa, подотряд Folivora) (Collins, 1933; Vickaryous, Hall, 2006; Wolf et al., 2012; Bergqvist et al., 2019) – а также у некоторых грызунов (Acomys, Lophuromys, Deomys и Uranomys) (Maden et al., 2023; Ebel et al., 2024). У броненосцев остеодермы формируют обширный панцирь, который закрывает голову, тело и хвост и состоит из мелких костных табличек, организованных в поперечные ряды – пояса. У вымерших гигантских ленивцев (сем. Mylodontidae) кожные окостенения представляли собой костные конкреции, которые не соединялись друг с другом и были разбросаны в коже без какой-либо упорядоченности, формируя обширные поля (McDonald, 2017).

В позднепермских континентальных отложениях Восточной Европы встречаются кожные окостенения, принадлежащие только двум группам тетрапод: рептилиоморфным амфибиям хронизухиям (Chroniosuchia) (Голубев, 2000) и парейзаврам.

Парейзавры являются крупнейшими наземными панцирными животными пермского периода. Остеодермальный покров – характерная их особенность: из 21 валидного рода наличие остеодерм установлено у 16 (табл. 3.1). С оставшимися 5 родами ситуация обстоит по-разному. Южноафриканский монотипический род Nanoragia известен по единственному черепу (экз. WEL-RC, № 109/L3/L1; Van den Brandt et al, 2024). Восточноевропейская Obirkovia также известна только по краниальному материалу (Bulanov, Yashina, 2005). В ряде восточноевропейских местонахождений встречаются остеодермы, которые ассоциируются с семейством Elginiidae, в которое, возможно, входит Obirkovia (Bulanov, Yashina, 2005). У немецкого Parasaurus, представленного несколькими экземплярами (четыре фрагментарных скелета без черепа, один фрагментарный скелет с неполным черепом и один неполный череп), остеодермы не известны (Meyer, 1856; Tsuji, 2008). Ещё два представителя парейзавров, для которых не указано наличие остеодерм – это Nonania и Sanchuansaurus из Китая. Для пяти перечисленных родов, у которых в настоящее время остеодермы неизвестны, в будущем их наличие может быть установлено. Следует отметить, что остеодермы не всегда сохранялись с другими частями скелета, особенно, если остеодермальный покров был слабо развит. В процессе разложения кожа с остеодермами могла отсоединяться от трупа (сползать) и затем перемещаться, например, водным потоком или хищниками. Так, среди скелетов Deltavjatia rossica известны экземпляры, не имеющие остеодерм: экз. ВПМ, №№ КПМ-336, 17-00).

Таблица 3.1. Наличие остеодерм у валидных родов и некоторых видов средне-позднепермских парейазавров.

	Род	Регион	Наличие остеодерм
1.	Anthodon	Африка (ЮАР, Танзания)	присутствуют
2.	Arganaceras	Африка (Марокко)	присутствуют
3.	Bradysaurus	Африка (ЮАР)	присутствуют
4.	Bunostegos	Африка (Нигер)	присутствуют
5.	Deltavjatia	Европа (Россия)	присутствуют
6.	Elginia: E. mirabilis E. wuyongae	Европа (Великобритания) Азия (Китай)	присутствуют присутствуют
7.	Embrithosaurus	Африка (ЮАР)	присутствуют
8.	Honania	Азия (Китай)	не известны
9.	Nanoparia	Африка (ЮАР)	не известны
10.	Nochelesaurus	Африка (ЮАР)	присутствуют
11.	Obirkovia	Европа (Россия)	не известны
12.	Parasaurus	Европа (Германия)	не известны
13.	Pareiasaurus	Африка (ЮАР)	присутствуют
14.	Pareiasuchus	Африка (ЮАР, Замбия)	присутствуют
15.	Proelginia	Европа (Россия)	присутствуют
16.	Provelosaurus	Южная Америка (Бразилия)	присутствуют
17.	Pumiliopareia	Африка (ЮАР)	присутствуют
18.	Sanchuansaurus	Азия (Китай)	не известны
19.	Scutosaurus: S. tuberculatus S. itilensis S. karpinskii	Европа (Россия) --/-- --/--	присутствуют присутствуют отсутствуют
20.	Senectosaurus	Европа (Россия)	присутствуют
21.	Shihtienfenia	Азия (Китай)	присутствуют

У парейазавров кожные окостенения присутствуют на черепе (краниальные) и входят в состав посткраниального скелета (посткраниальные). Краниальные остеодермы парейазавров, по мнению Быстрова (1957), располагались только над носовыми и предчелюстными костями (на границе между этими костями, закрывая шов) в виде костных шишек. При этом многочисленные валики и ячейки на поверхности покровных костей черепа он считал своеобразной скульптурой. Ивахненко (1987), напротив, утверждал, что покровные кости черепа парейазавров были сверху закрыты остеодермами, которые срастались с ними, формируя сплошной покров, при этом повторяя форму и размер перекрываемых костей черепа.

3.2. Внешняя морфология

Посткраниальные остеодермы парейазавров представляли собой костные бляшки разнообразной формы. Терминология для их морфологического описания была частично предложена уже в начале XX в. в работах Сили (Seeley, 1892) и Бунстры (Boonstra, 1934b), а позже пополнилась отдельными терминами в статьях Финдли (Findlay, 1970), Араужо-Барберена (Araújo-Barberena, 1987) и других (см. главу 1). Тем не менее, к настоящему времени она не унифицирована, а существующих терминов недостаточно для описания всех присутствующих на остеодермах морфологических элементов и их особенностей. В данном исследовании были проанализированы все предложенные ранее термины и выбраны те, что отвечают целям и задачам настоящей работы, так же были введены дополнительные термины и новые характеристики. Для однозначного понимания каждый морфологический элемент обозначен латинским термином с русским и английским эквивалентами (табл. 3.2; Voyaginova, Golubev, 2022). Для морфометрического описания остеодерм предложена система измерений (рис. 3.1).

Остеодермы парейазавров отличаются различной формой, часто довольно сложной для описания. Они, как правило, вытянуты в латеральном направлении (вдоль ребра), поэтому истинная ширина остеодермы (расстояние между медиальной и латеральной точками на крае или медиальным и латеральным краями) нередко превышает её истинную длину (максимальное расстояние между краями по парасагиттальной линии). Однако для большинства остеодерм сложно установить их прижизненное положение в теле (в первую очередь для остеодерм, найденных изолировано от остального скелета), поэтому в данной работе в качестве длины (Lx) рассматривается максимальное расстояние между краями остеодермы, расстояние по длинной оси, а в качестве ширины (Ln) – максимальное расстояние между краями остеодермы, измеренное поперёк длинной оси (рис. 3.1). Размеры остеодерм могут быть мелкими (Lx до 3 см), средними (Lx более 3 см и до 5 см), крупными (Lx более 5 см и до 9 см) и очень крупными (Lx более 9 см).

У каждой остеодермы есть сторона (поверхность), которая в прижизненном положении была обращена внутрь тела. Называть эту поверхность внутренней неудобно, так как возникают ложные ассоциации с элементами внутреннего строения остеодерм, которое у парейазавров достаточно сложное, с многочисленными полостями и каналами (см. раздел 3.3). Поэтому данная поверхность у всех посткраниальных остеодерм далее будет называться нижней или вентральной, несмотря на то, что, находясь в теле парейазавра, она могла быть ориентирована совсем в ином направлении. Соответственно, противоположная, направленная наружу поверхность остеодермы (а также расположенные на ней морфологические элементы) будет называться верхней или дорсальной.

Посткраниальные остеодермы парейазавров представлены тремя типами: платформен-

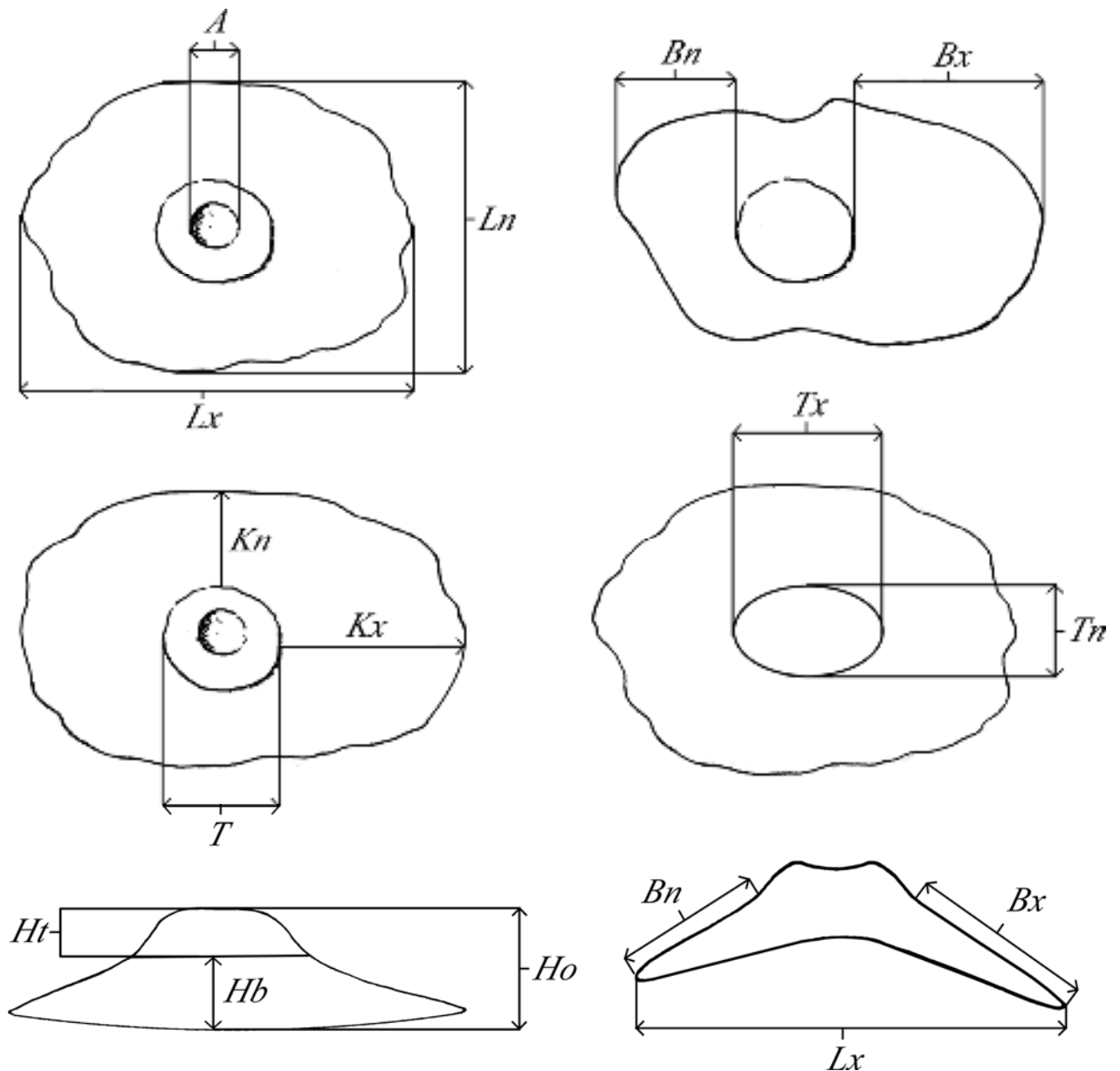


Рис. 3.1. Схемы измерений параметров посткраниальных остеодерм парейазавров. Обозначения: A – диаметр апикальной ямки, Bn – длина медиальной лопасти, Bx – длина латеральной лопасти, Hb – максимальная толщина платформы, Ho – высота остеодермы, Ht – высота дорсального возвышения, Kn – минимальная ширина каймы, Kx – максимальная ширина каймы, Ln – ширина остеодермы, Lx – максимальная длина остеодермы, Tn – ширина основания дорсального возвышения по короткой оси, Tx – ширина основания дорсального возвышения по длинной оси.

ным, коническим и сферическим (Boyarinova, Golubev, 2022). Платформенные остеодермы присутствуют у всех парейазавров, для которых установлено наличие остеодерм. Конические остеодермы известны только у восточноевропейского рода *Scutosaurus* и южноафриканского вида *Pareiasuchus nasicornis* (голотип SAM, № РК-3016). Сферические остеодермы самые редкие. В Восточной Европе они встречены только в одном местонахождении (Соколки) и принадлежат *Scutosaurus*. В Южной Африке также встречены остеодермы данного типа (Broom, 1908, 1912).

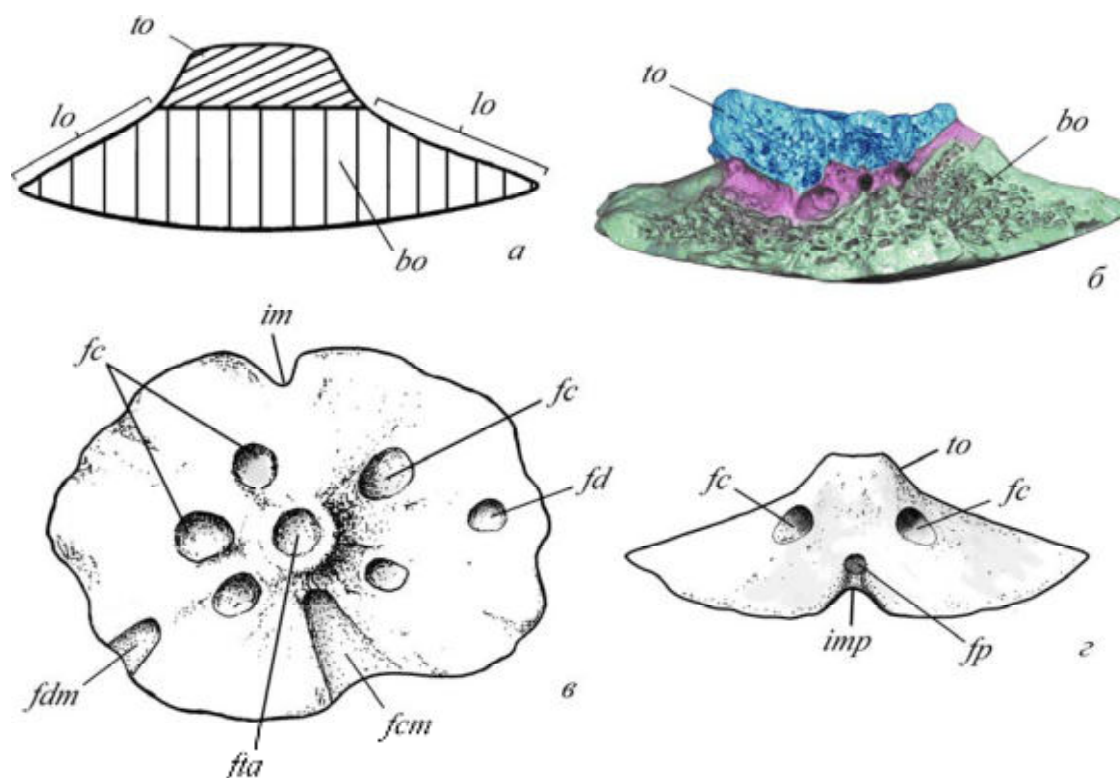


Рис. 3.2. Схема морфологического строения платформенной остеодермы парейзавров на примере *Scutosaurus*: *a*, *б* – общий план строения: *a* – схема; *б* – на радиальном сломе, экз. ПИН, № 3919/58, *Scutosaurus itilensis*, мест. Ключевой Овраг¹; фиолетовым цветом выделены крупные горизонтальные каналы васкулярной системы в верхней части платформы; *в* – вид сверху; *г* – вид сбоку.

3.2.1. Остеодермы платформенного типа характеризуются наибольшим разнообразием морфологических элементов, среди которых выделяется основные: платформа, дорсальное возвышение, кайма – и вспомогательные: вырезки, ямки, гребни, бугорки, складки, канавки, отверстия и др. (рис. 3.2). Выделение основных элементов обусловлено как внешней морфологией (выступающая вверх часть остеодермы (дорсальное возвышение) отделяется от располагающейся под ним плоской части (платформы) поясом отверстий для прохода кровеносных сосудов или ямками), так и внутренним строением (на микроанатомическом уровне, рис. 3.2, *б*) (см. раздел 3.3). При наличии дорсального возвышения, окружающую его часть платформы удобно рассматривать в качестве самостоятельного морфологического элемента – каймы. Однако кайма не выделяется на микроанатомическом и гистологическом уровне. Она также не может быть выделена с вентральной стороны остеодермы.

¹ Здесь и далее в подписи к рисунку для экземпляров из Восточной Европы будет указано только название местонахождения (мест.). Географическая и стратиграфическая информация по местонахождению приведена в главе 2.

3.2.1.1. Платформа (*basis osteodermae*) – плоское основание остеодермы. Термин введён для описания плоской части остеодерм *S. tuberculatus* (Boyarinova et al., 2022). Понятие “основание остеодермы” (англ. *base*) предложил Сили (Seeley, 1908) для описания остеодерм *Pareiasaurus steenkampensis* (экз. BMNH, № R3770). В русском варианте термин “основание” не очень удачен, так как этим словом описывается пространственное положение некоторых морфологических элементов остеодермы или их частей, например, “у основания дорсального возвышения расположены ямки”. Поэтому было выбрано слово “платформа” (англ. *platform*), то есть “плоская форма”, отражающее главное свойство данного морфологического элемента.

Форма платформы при виде сверху может быть округлой, овальной, треугольной, прямоугольной, трапециевидной, полулунной, листовидной или неправильной. Под неправильной формой понимается форма, которая не может быть достаточно точно вписана в одну из вышеперечисленных плоских геометрических фигур. Амалицкий (1901б; Amalitzky, 1922) использует понятие “звёздчатая форма остеодермы”. Но остеодермы, платформу которых действительно можно охарактеризовать такой формой, в коллекциях редки (например, экз. ПИН, № 2005/2691). Звёздчатую форму могут приобретать платформенные остеодермы, дорсальная поверхность которых не полностью очищена от породы: заполненные породой радиальные элементы на дорсальной поверхности остеодермы (краевые опоясывающие ямки) выглядят как сильно вдающиеся вырезки, а между ними образуются выступы (“лучи звезды”).

Платформа остеодермы чаще всего имеет форму линзы за счёт градиционного утонения (постепенного уменьшения толщины) от центральной части к периферии (рис. 3.2, *a*). Дорсальная поверхность платформы может быть выпуклой, плоской или вогнутой (рис. 3.3). Вентральная поверхность может быть плоской, выпуклой, вогнутой или седловидной (рис. 3.3). При седловидной форме вентральной поверхности нижний край остеодермы на одном из сечений будет вогнутым, а на перпендикулярном этому сечению – выпуклым. Вогнутая и седловидная вентральные поверхности могут быть симметричными (рис. 3.3, *d*) и ассиметричными (рис. 3.3, *e*).

Платформа может иметь сложное строение и состоять из двух лопастей (двухлопастная) - медиальной (*lamina medialis*) и латеральной (*lamina lateralis*) (Boyarinova, Golubev, 2022) (рис. 3.4). При этом лопасти могут быть равных размеров ($Bn = Bx$) или неравных размеров (латеральная лопасть обычно заметно крупнее медиальной), быть одной формы или разной. У двустороннесимметричной остеодермы лопасти равных размеров и одной формы.

Край платформы редко бывает ровным, обычно его пререзают вырезки разных размеров, формируя волнистую линию. Вырезки возникали в результате резорбции или неравномерного роста остеодермы. В случае, когда край платформы является контактным с соседней остеодермой, он может быть осложнён шипами, гребнями, ямками и канавками.

3.2.1.2. Дорсальное возвышение (*tuber osreodermae*) – самое крупное возвышение на

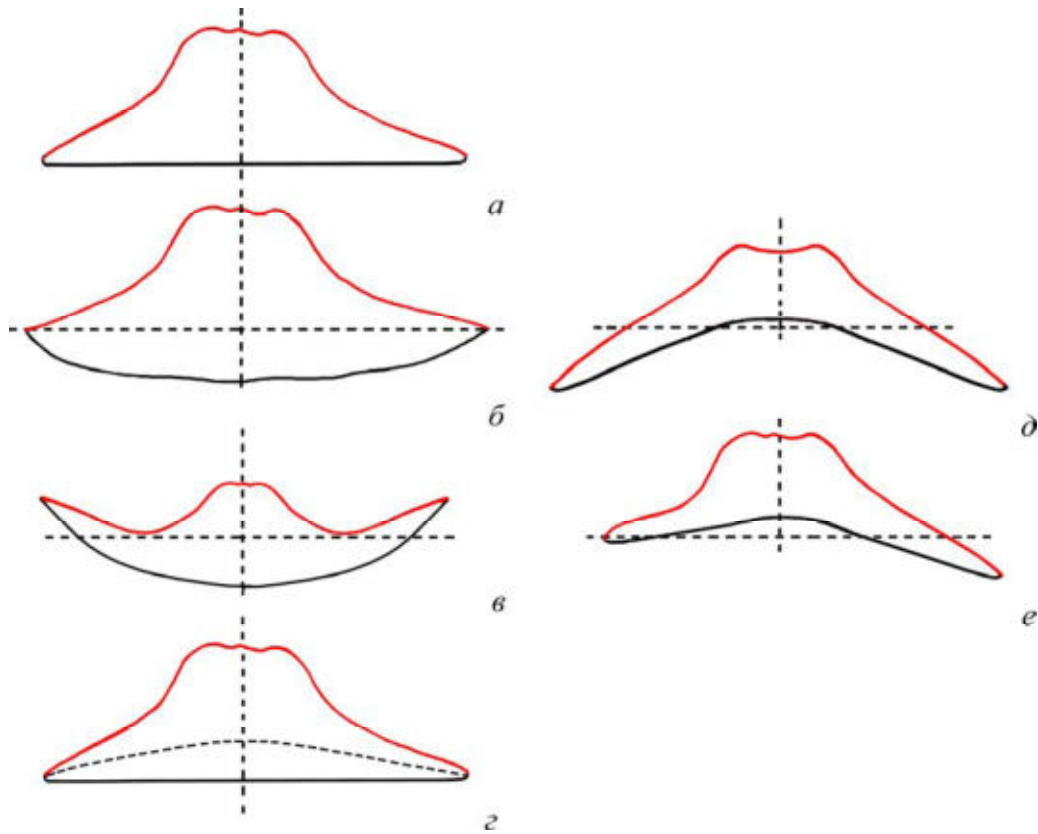


Рис. 3.3. Форма дорсальной (отмечена красным цветом) и вентральной поверхностей остеодермы, вид сбоку: *a, б, г, д, е* – выпуклая дорсальная поверхность, *в* – вогнутая дорсальная поверхность, *a* – плоская вентральная поверхность, *б, в* – выпуклая вентральная поверхность, *г* – вогнутая вентральная поверхность (показана пунктиром), *д, е* – седловидная вентральная поверхность, *д* – симметрично-седловидная, *е* – ассиметрично-седловидная.

дорсальной поверхности платформы остеодермы. Впервые этот элемент был отмечен Сили для остеодерм южноафриканского *Pareiasaurus steenkampensis* (Seeley, 1892). Для его обозначения автор ввёл понятие “central boss” – центральный выступ или бугор. Этот термин стал широко использоваться в последующих работах, посвящённых парейазаврам. Английские термины “boss” (Seeley, 1908), “knob” (Boonstra, 1934b) и “hump” (Araújo-Barberena, 1987) имеют много значений, которые охватывают большое разнообразие всевозможных выпуклых форм. Применительно к этому морфологическому элементу Ивахненко (1987) использовал слово “бугор”.

В данной работе для обозначения выпуклого элемента на верхней, дорсальной, поверхности платформы остеодермы было выбран термин “дорсальное возвышение” (англ. dorsal elevation). Впервые термин “возвышение”, применительно к парейазаврам, использовал фон Хюне (Huene, 1944). В его работе присутствует словосочетание “knopfartige Erhöhung”, означающее “возвышение в виде пуговицы”. Позднее термин “возвышение” без дополнительных уточнений применил Быстров (1957), при упоминании панцирных элементов *Scutosaurus*, а чуть позднее Финдли (Findlay, 1970) для описания этой структуры у южноафриканских парейазавров. Поня-

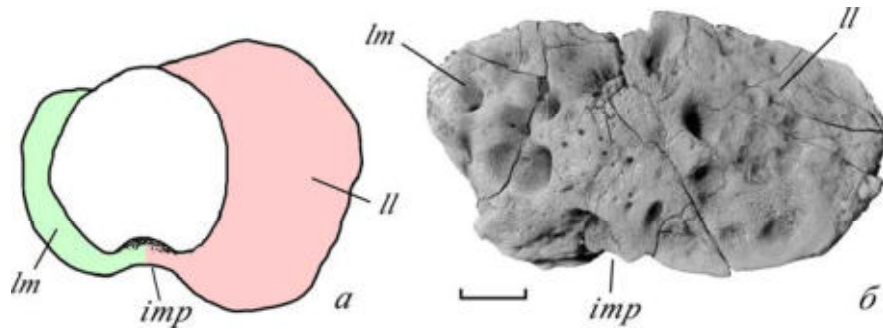


Рис. 3.4. Строение двухлопастной платформы, вид сверху: *a* – схема строения на основе экз. ПИН, № 2005/875-2, *Scutosaurus tuberculatus*; мест. Соколки; *б* – экз. ПИН, № 4412/30, *Parciasauridae* gen. nov.; мест. Марьюшкина Слуда-С. Длина масштабной линейки 1 см.

тие "возвышение" имеет нейтральное значение. Оно не указывает на форму, размер или любые другие специфические особенности строения данной структуры. Его удобно использовать, добавляя дополнительные термины, описывающие конкретные характеристики возвышения, например форму: "кратерное возвышение", "пирамидальное возвышение". В качестве латинского эквивалента выбран анатомический термин *tuber*, означающий "бугор".

Положение дорсального возвышения. Возвращаясь к первоначальному термину Сили "central boss" (Seeley, 1892), следует отметить, что возвышение не всегда занимает центральное положение. В некоторых случаях, когда контактная поверхность остеодермы захватывает и платформу и дорсальное возвышение, последнее располагается в краевой части платформы (рис. 3.5). Поэтому словосочетание "central boss" или центральный выступ не подходит для всех остеодерм, а описывает лишь частный случай. Таким образом, дорсальное возвышение может занимать центральное положение (преимущественно) или располагаться на краю платформы.

Типы дорсального возвышения (рис. 3.6): кратерное, куполовидное, конусовидное, пирамидальное, луковичное, "столовая гора", шиповидное.

Кратерное дорсальное возвышение имеет форму усечённого конуса с углублением (апикальная ямка) в апикальной части (рис. 3.6, *a*). Стенки дорсального возвышения, окружающие апикальную ямку, обычно толстые и формируют своеобразный валик. Высота возвышения может быть различной. Форма основания часто округлая, но может быть и неправильной (рис. 3.6, *e, m*).

Куполовидное дорсальное возвышение имеет форму полусферы или близкой к ней (рис. 3.6, *б*). В апикальной части такого возвышения иногда можно наблюдать слабо развитые углубления, иногда едва заметные, которые нельзя назвать полноценной апикальной ямкой. Форма основания округлая или овальная (рис. 3.6, *б, ж, н*).

Конусовидное дорсальное возвышение представляет собой конус без апикальной ямки

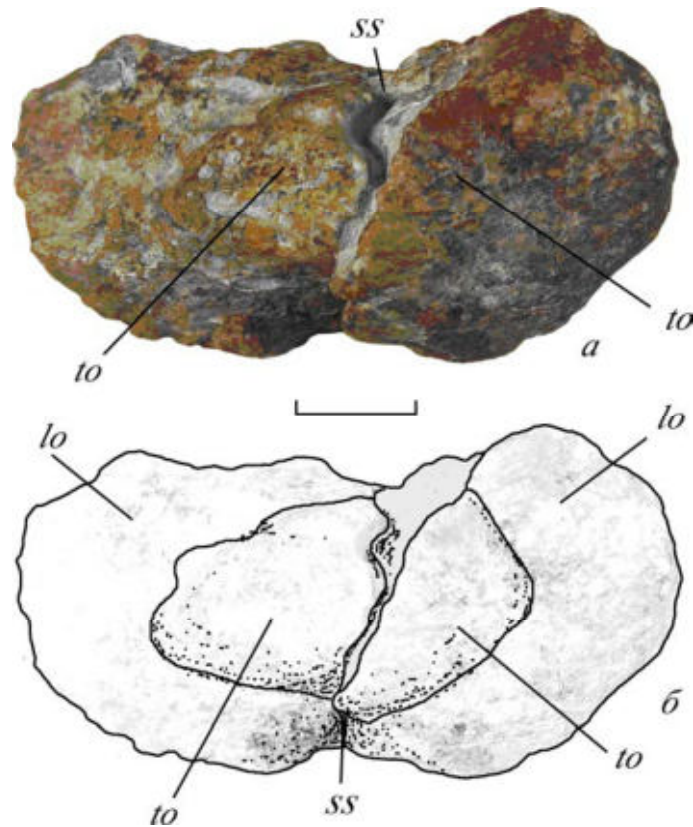


Рис. 3.5. Платформенные остеодермы, соединённые зубчатым швом, вид сверху; Pareiasauridae gen. indet.; экз. SAM, № РК- K6607; верхняя пермь Южной Африки: *a* – фотография, *б* – рисунок. Длина масштабной линейки 1 см.

(рис. 3.6, *в*). Форма основания округлая, треугольная или трапециевидная (рис. 3.6, *з, о, п*).

Пирамидальное дорсальное возвышение представляет собой трёхгранную пирамиду, без апикальной ямки (рис. 3.6, *г*). Форма основания трёхлопастная (рис. 3.6, *к*).

Луковичное дорсальное возвышение представляет собой возвышение округлой (полусферической) формы, плавно заостряющейся к вершине. На радиальном срезе край возвышения от основания до вершины образует S-образную дугу.

"Столовая гора" – дорсальное возвышение, похожее на возвышение кратерного типа, но имеющее уплощённую верхнюю поверхность без апикальной ямки; по форме напоминает столовую гору (рис. 3.6, *д*). Форма основания возвышения округлая (рис. 3.6, *л*).

Шиповидное дорсальное возвышение – возвышение, напоминающее конусовидное, но более высокое (высота возвышения, *Ht*, превышает максимальную толщину её основания, *Tx*) и в нижней части имеющее субвертикальные стенки.

Форму основания дорсального возвышения не всегда можно описать как округлую, овальную, треугольную, трёхлопастную или трапециевидную. В некоторых случаях она имеет более сложные очертания. К таким формам относится корневидная – когда основание дорсаль-

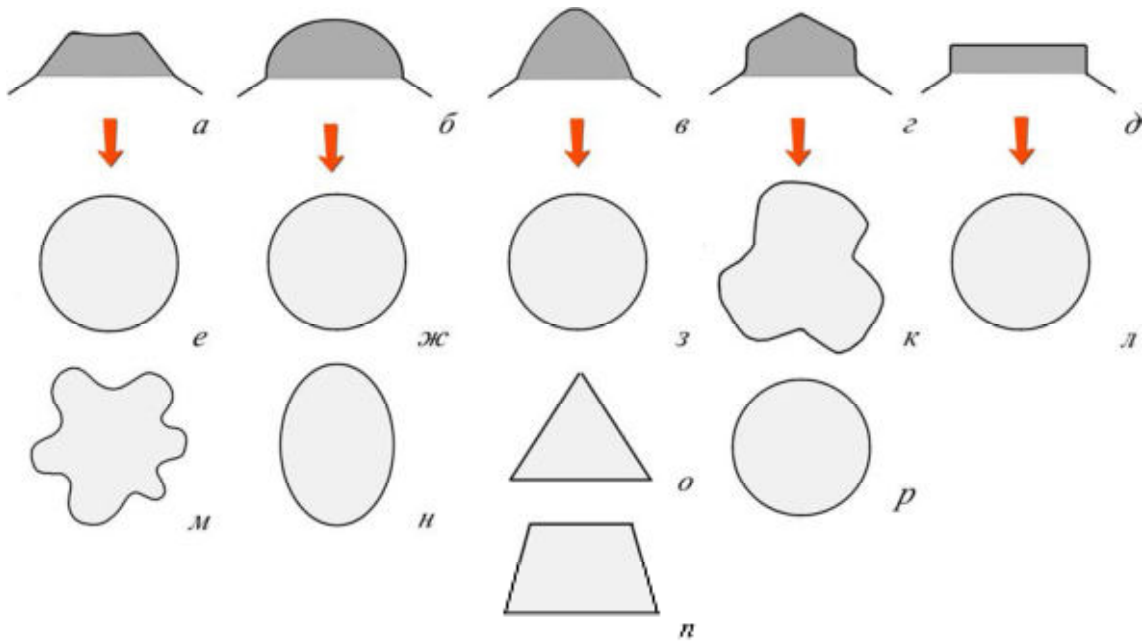


Рис. 3.6. Типы дорсального возвышения и соответствующие им формы основания: *a-d* – тип дорсального возвышения, вид сбоку: *a* – кратерный, *б* – куполовидный, *в* – конический, *г* – пирамидальный, *д* – "столовая гора"; *e-p* – форма основания дорсального возвышения, вид сверху: *e, ж, з, л, p* – округлая, *м* – неправильная, *н* – овальная, *о* – треугольная, *п* – трапециевидная, *к* – трёхлопастная.

ного возвышения разделяется на один и более сильно вытянутых выступов, похожих на корни (рис. 3.7, *a, г*). Также не всегда можно дать форме название, которое могло бы точно её описать. В этом случае она называется неправильной (рис. 3.7, *б, в, д, e*).

По строению апикальной части дорсальное возвышение может быть (*a*) с апикальной ямкой (*fossa apicalis*) и (*б*) без апикальной ямки. К первому варианту относится кратерное дорсальное возвышение; ко второму – все остальные типы дорсальных возвышений.

Поверхность дорсального возвышения. Дорсальное возвышение может быть гладким или покрыто скульптурой в виде радиальных гребней и канавок, расходящихся от его вершины, или маленьких ямок.

3.2.1.3. Кайма (*limbus osteodermae*) – периферическая часть платформы, опоясывающая дорсальное возвышение (рис. 3.8). Термин впервые введён при описании остеодерм *Scutosaurus tuberculatus* (Boyarinova, Golubev, 2022).

Степень развития каймы. По степени развития кайма может быть (*a*) узкой (отношение максимальной ширины каймы к минимальной ширине основания дорсального возвышения, $Kx/Tn < 1$) или (*б*) широкой ($Kx/Tn \geq 1$).

Целостность каймы. Кайма может быть (*a*) замкнутой – когда она полностью опоясывает дорсальное возвышение, или (*б*) незамкнутой – когда она прерывается и не полностью опоясы-

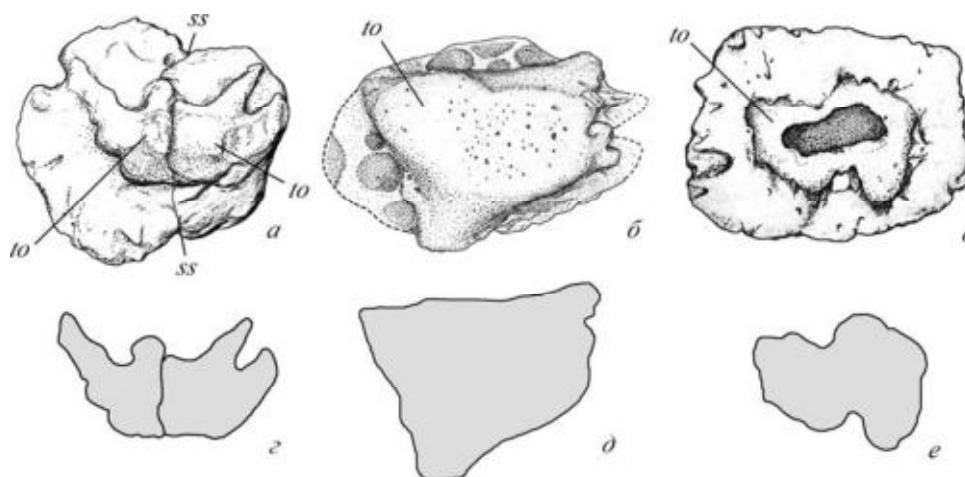


Рис. 3.7. Формы основания дорсального возвышения: *a, z* – корневидная; *б, в, д, e* – неправильная; *a, z* – *Pareiasauridae* gen. indet., две соединённые остеодермы, экз. SAM, № РК-К6607, верхняя пермь Южной Африки; *б, д* – *Senectosaurus* aff. *karamzini*, экз. ПИН, № 5389/2, мест. Токари-2; *в, e* – *Scutosaurus tuberculatus*, экз. ПИН, № 2895/17, мест. Аверинское-1; *a, б, в* – остеодерма, вид сверху, *z, д, e* – контуры оснований дорсальных возвышений.

вает дорсальное возвышение ($Kn = 0$). Кайма может прерываться при наличии задней вырезки (рис. 3.8, *z*), в результате постепенного сужения – "сходит на нет" (рис. 3.8, *б, в*), в зоне контакта с соседней остеодермой (рис. 3.8, *в*).

У остеодерм с двухлопастной платформой кайма также имеет двухлопастное строение. При этом лопасти не изолированы друг от друга, а связаны с одного или с двух краев тонкой перемычкой (рис. 3.9).

Если кайма незамкнута, то сходит на нет она обычно кзади. Также всегда сзади находится особая вырезка (*incisura marginalis posterior*). Таким образом, в двух случаях, "разрыв" каймы часто указывает на заднюю часть остеодермы, что позволяет правильно её ориентировать. В случае, когда края каймы не смыкаются из-за контактной поверхности, "разрыв" каймы может быть как спереди, так и сзади (рис. 3.8, *в*). В ряде случаев на одной остеодерме можно наблюдать разрыв каймы сразу с двух сторон (сзади и спереди), например, когда остеодерма, является частью шейного щита.

Кайма остеодермы редко бывает гладкой, на ней, как правило, присутствуют ямки, гребни, складки, бугорки (туберкулы). Они могут занимать лишь часть каймы или покрывать её полностью. Складки и туберкулы, обычно, не покрывают всю кайму, в то время как ямки и гребни могут занимать все её площадь. В последнем случае можно выделить два вида скульптуры дорсальной поверхности платформы: ямчатую и радиальную (рис. 3.10).

3.2.1.4. Ямки (fossae) – крупные углубления на дорсальной поверхности остеодермы. Присутствие ямок редко, но отмечалось исследователями при описании посткраниальных ос-

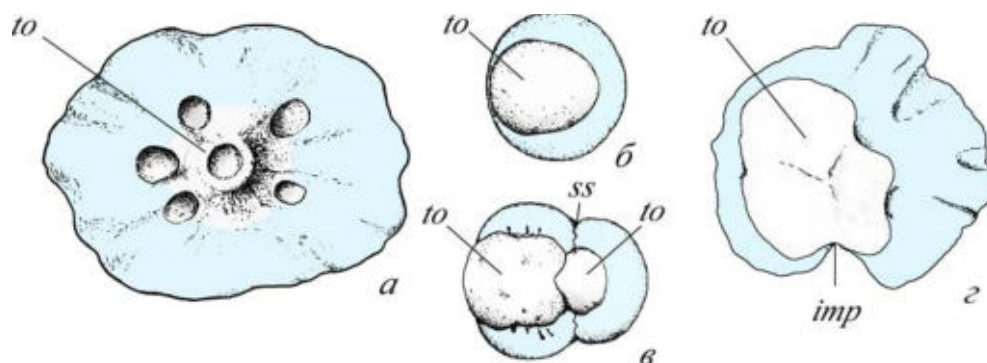


Рис. 3.8. Платформенные остеодермы с каймой (выделена голубым цветом): *a* – зигзаго-физная остеодерма *Scutosaurus tuberculatus*; *б, в* – латеральные остистые остеодермы *Deltavjatia rossica*: *б* – одиночная остеодерма, *в* – основная остеодерма (слева) в сочленении с остеодермой-спутником (справа); *з* – латеральная остистая остеодерма *Scutosaurus tuberculatus*.

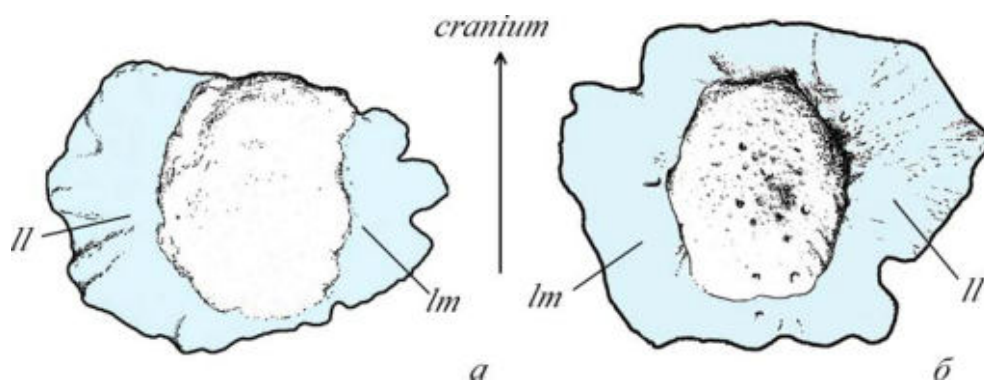


Рис. 3.9. Латеральные остистые остеодермы *Proelginia permiana*, вид сверху: *a* - экз. ПИН, № 2416/3-3, *б* - экз. ПИН, № 5898/1. Голубым цветом выделена кайма, которая либо сужается кзади и прерывается (*a*) из-за контактной поверхности впереди (незамкнутая), либо сужается впереди и сзади, но не прерывается (замкнутая)

теодерм парейзавров (Seeley, 1908; Ивахненко, 1987; Lee, 1997a, б). Иногда для данного морфологического элемента использовалось необычное название, как например, "depression" (Brink, 1955) или "concavity" (Araújo-Barberena, 1987). И если бы не рисунки, сопровождавшие описание, невозможно понять, что автор имеет в виду именно ямку. Впервые ямки упоминаются в описании *Pareiasaurus steenkampensis* (Seeley, 1908). Сили дифференцировал ямки, выделив особую - заднюю ямку, с помощью которой он ориентировал остеодермы, пытаясь реконструировать остеодермальный покров *P. steenkampensis*.

Ямки бывают разных размеров и форм. Обычно они имеют округлые или овальные очертания, но бывают и более сложные формы, возникающие, например, в результате объединения нескольких рядом расположенных ямок (рис. 3.11).

По месту расположения на дорсальной поверхности остеодермы ямки подразделяются на

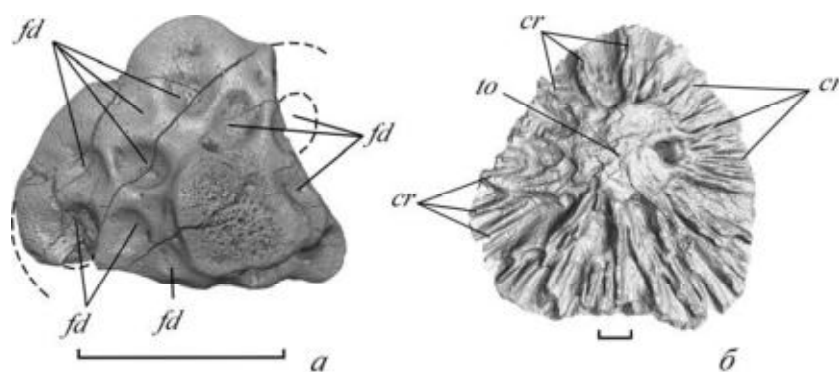


Рис. 3.10. Скульптура дорсальной поверхности платформы: *a* – ямчатая, Elginiidae gen. indet., экз. ПИН № 5468/656, мест. Боевой; *б* – радиальная, Pareiasauridae gen. indet., экз. ВР, № 1-3516, верхняя пермь Южной Африки.

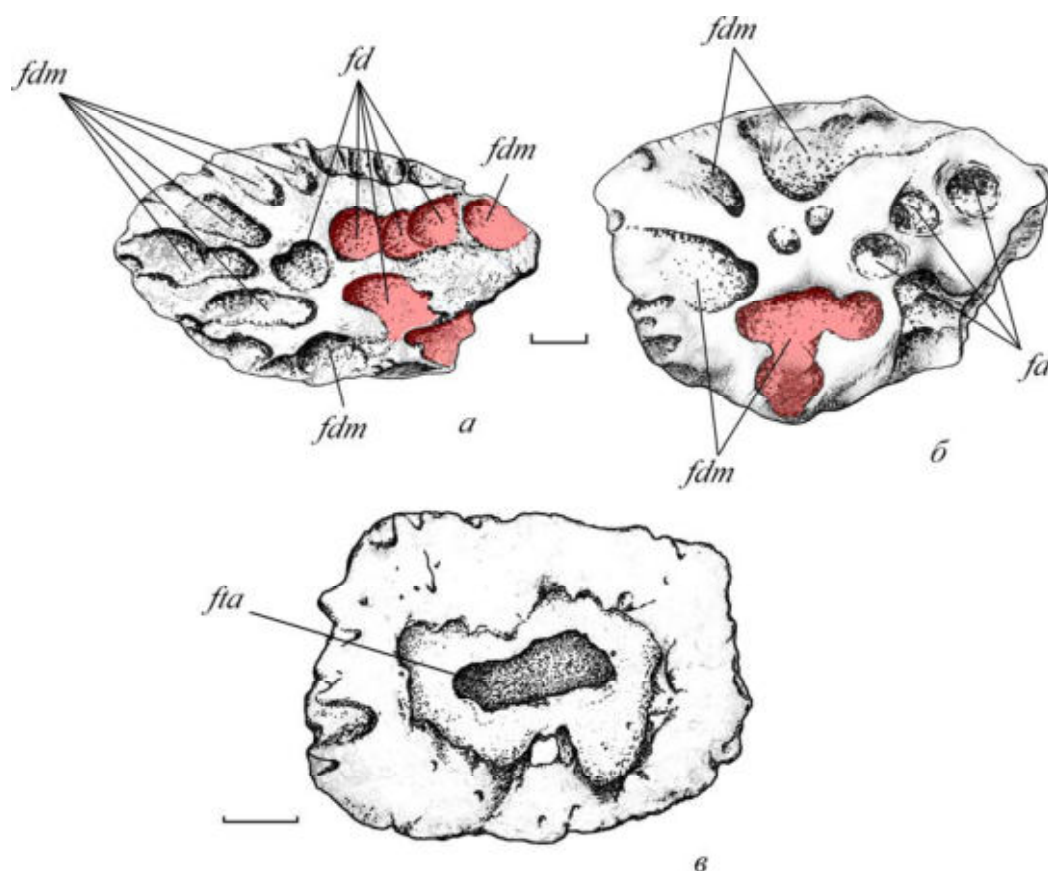


Рис. 3.11. Ямки сложной формы на дорсальной поверхности посткраниальных остео-дерм: *a, б* – *Senectosaurus karamzini*, голотип ПИН, № 5864/1, вид сверху; мест. Преображенка-2: *a* – экз. ПИН, № 5864/1-2; *б* – экз. ПИН, № 5864/1-3; *в* – *Scutosaurus tuberculatus*, экз. ПИН, № 2895/17, мест. Аверинское-1. Красным цветом выделены ямки сложной формы, образованные за счёт слияния нескольких рядом расположенных ямок. Длина масштабной линейки 1 см.

несколько типов (рис. 3.12).

Апикальная ямка (*fossa tuberi apicalis*) – крупное углубление на вершине дорсального возвышения, может быть округлых или неправильных очертаний (рис. 3.12, *a*). Апикальная ям-

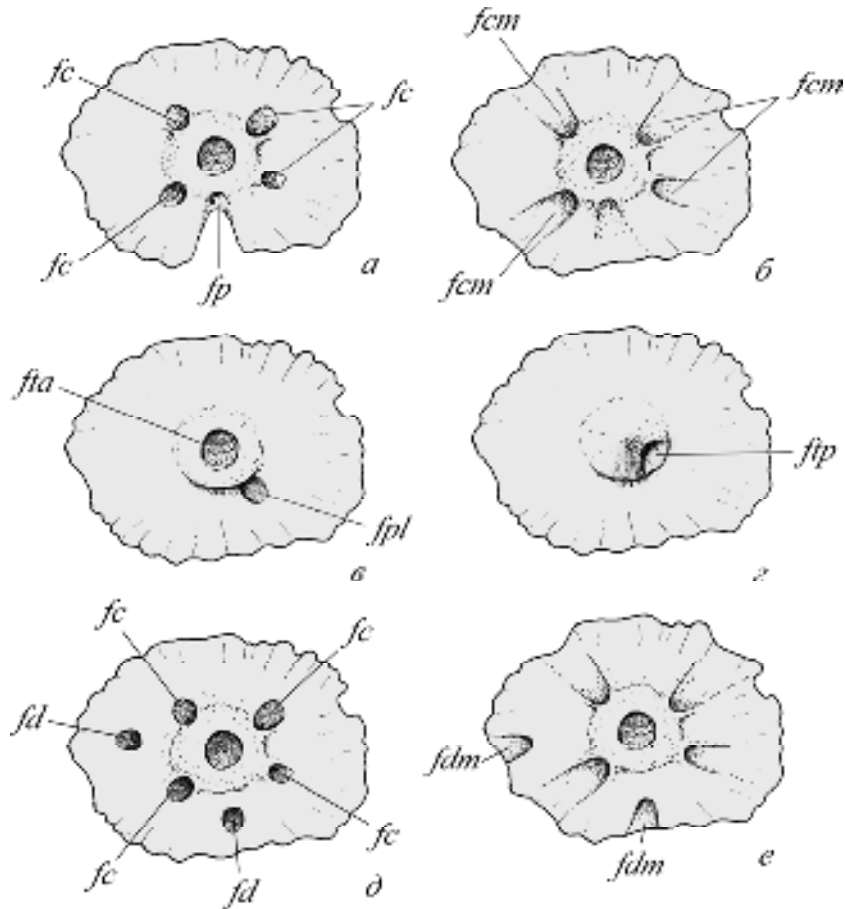


Рис. 3.12. Типы ямок на дорсальной поверхности посткраниальной остеодермы: *a* – опоясывающие (*fc*) и задняя (*fp*), *б* – краевые опоясывающие (*fcm*), *в* – апикальная (*fta*) и заднебоковая (*fpl*), *г* – периферическая (*ftp*), *д* – дорсальная (*fd*), *е* – краевая дорсальная (*fdm*).

ка – неотъемлемый элемент дорсального возвышения кратерного типа.

Периферическая ямка (*fossa tuberi peripheralis*) – крупное углубление на дорсальном возвышении, глубоко вдающееся внутрь него, но не затрагивающее его вершину. Располагается на боковой поверхности дорсального возвышения, на его склоне (рис. 3.12, *г*).

Задняя ямка (*fossa posterior*) – углубление, расположенное в основании дорсального возвышения сзади (рис. 3.12, *а*). Ось ямки направлена субгоризонтально. Нередко сопровождается соответствующей (задней) вырезкой.

Заднебоковая ямка (*fossa posterolateralis*) – крупное углубление округлой формы на внутренней части каймы у основания дорсального возвышения на некотором расстоянии от него; может сопровождаться соответствующей (заднебоковой) вырезкой (рис. 3.12, *в*). Ось ямки направлена субвертикально. Кроме заднебоковой ямки на кайме, обычно, нет ямок других типов. Возможно, функционально представляет собой разновидность боковой ямки.

Опоясывающие ямки (*fossae circumcinctae*) – крупные округлые в плане с замкнутым

контуром (замкнутые) углубления, обычно несколько штук (от 2 до 5-пяти), расположенные у основания дорсального возвышения и окружающие его. Опоясывающие ямки могут более менее равномерно окружать дорсальное возвышение или располагаться с одной (чаще с задней) стороны остеодермы (рис. 3.12, а, д).

Краевые опоясывающие ямки (fossae circumcinctae marginales) – разновидность опоясывающих ямок, представляют собой радиально-вытянутые углубления, которые лишены периферической стенки и открыты со стороны края платформы остеодермы (рис. 3.12, б, е).

Опоясывающие ямки обоих типов (замкнутые или краевые) могут присутствовать на одной остеодерме. При этом число ямок каждого вида может быть не более двух.

Дорсальные ямки (fossae dorsales) – крупные углубления с замкнутым контуром (замкнутые), как правило, распределяющиеся по всей дорсальной поверхности без определенного порядка (рис. 3.10, а, 3.11, а, б, 3.12, д, е). Могут располагаться изолированно друг от друга или объединяться, формируя цепочки или более сложные образования. Присутствуют у остеодерм без дорсального возвышения или у остеодерм с дорсальным возвышением дистальнее опоясывающих ямок. Впервые описаны у *Senectosaurus karamzini* (Бояринова, Голубев, 2023).

Дорсальные краевые ямки (fossae dorsales marginales) – разновидность дорсальных ямок, радиально-вытянутые углубления различной формы, покрывающие краевую часть дорсальной поверхности платформы остеодермы и не имеющие периферической стенки (рис. 3.11, а, б, 3.12, е). Присутствуют как у остеодерм без дорсального возвышения, так и остеодерм с дорсальным возвышением. Впервые описаны *Senectosaurus karamzini* (Бояринова, Голубев, 2023).

3.2.1.5. Краевые вырезки (incisurae marginales). Края остеодерм часто прорезают разного размера вырезки. Впервые они упоминаются в работе Бунстры (Boonstra, 1934b) при описании посткраниальных остеодерм голотипа южноафриканского *Pareiasuchus peringueyi* (экз. SAM, № РК-2337) и голотипа южноафриканского *Pareiasuchus nasicornis* (экз. SAM, № РК-3016). Для данного элемента Бунстра использовал слово "notch" - выемка или вырезка.

Задняя краевая вырезка (incisura marginalis posterior) – располагается в каудальной части остеодермы напротив fossa posterior, обычно глубокая (рис. 3.4, 3,8).

Заднебоковая краевая вырезка (incisura marginalis posterolateralis) – располагается в заднебоковой части платформы напротив fossa posterolateralis, обычно глубокая.

3.2.1.6. Гребни (cristae). Дорсальная и вентральная поверхности остеодермы могут быть покрыты гребнями. Почти всегда они образуют радиально-лучистый орнамент, центром которого является центр остеодермы, совпадающий с центром дорсального возвышения (при наличии последнего). Поэтому для гребней на дорсальной поверхности остеодермы всегда добавляется слово "радиальные" (cristae radiales). Гребни могут ветвиться, при этом образуются ветви нескольких порядков (рис. 3.10, б). Гребни могут быть узкими или широкими, заострёнными

или сглаженными. Гребни иногда присутствуют и на вентральной поверхности остеодермы. Они также радиально ориентированы, как и гребни на дорсальной поверхности остеодермы. Однако гребни на вентральной поверхности покрывают только её периферическую часть.

3.2.1.7. Бугорки, или туберкулы (tuberculi) (рис. 3.13). На дорсальной и вентральной поверхностях платформы могут располагаться небольшие бугорки. Они бывают полусферической, каплевидной или шиповидной формы и часто ориентированы радиально, как и гребни.

Каплевидные бугорки выглядят как натёки или капли, расположены на кайме, ориентированы радиально - от дорсального возвышения к краям; могут быть направлены более широким концом к краю платформы (рис. 3.14) или к дорсальному возвышению (рис. 3.13).

Шиповидные бугорки выглядят как небольшие выросты с заостряющимися вершинами. Часто присутствуют на вентральной поверхности платформы остеодермы.

3.2.1.8. Каналы, желобки, канавки, борозды (sulci). Проходившие по верхней части платформы кровеносные сосуды, оставляли на её поверхности следы в виде извилистых каналов (канавок или желобков) (рис. 3.15). Иногда каналы являются продолжением отверстий.

3.2.1.9. Контактные поверхности (facies suturarum). Расположенные рядом остеодермы парейазавров, могут образовывать шовные соединения. В работах с описаниями остеодерм или остеодермального покрова парейазавров упоминаются соединения между остеодермами. Например, Бунстра отмечает, что, по крайней мере, некоторые из остеодерм южноафриканского парейазавра *Anthodon* прочно сочленены друг с другом с образованием пальцевидных швов (англ. *digitating suture*), похожих на швы между некоторыми костями черепа человека (Boonstra, 1934b). Так же он обсуждает локализацию соединений между остеодермами в определенных частях тела. Ивахненко отмечал наличие зубчатых шовных соединений между остеодермами у *S. tuberculatus* и у *S. itilensis* в шейной области (Ивахненко, 1987). Однако ни в одной статье не приводится подробное описание самих контактных поверхностей, их формы, скульптуры, расположении на остеодерме, также чаще всего не рассматриваются и типы соединений. Между тем, посткраниальные остеодермы парейазавров часто соединяются друг с другом, и контактные поверхности, образующиеся в результате таких соединений, отличаются у разных таксонов. Впервые подробно контактные поверхности посткраниальных остеодерм были описаны у *Scutosaurus tuberculatus* (Boyarinova, Golubev, 2022).

У парейазавров можно отметить три типа шовных соединений между посткраниальными остеодермами: зубчатое (*sutura serrata*), чешуйчатое (*sutura squamosa*) и плоское (*sutura plana*). Места соединения остеодерм представлены в виде контактных поверхностей (*facies suturarum*) различной формы, которые могут затрагивать только платформу остеодермы или и платформу и дорсальное возвышение. Контактные поверхности могут находиться на дорсальной, вентральной и торцевой поверхностях платформы, в зависимости от типа соединения. В случае,

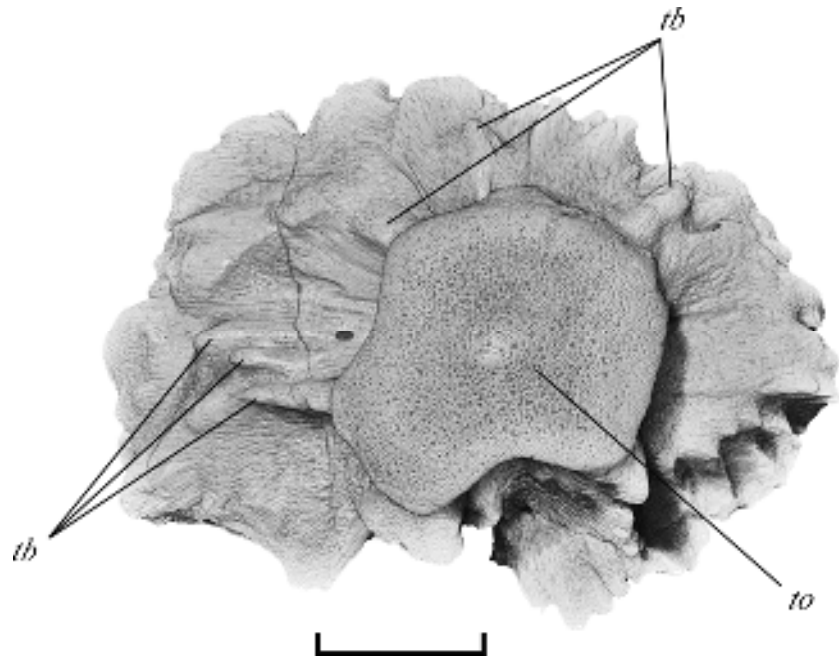


Рис. 3.13. Остеодерма *Scutosaurus tuberculatus*; экз. ПИН № 4818/1516, вид сверху; мест. Гороховец. Длина масштабной линейки 1 см.

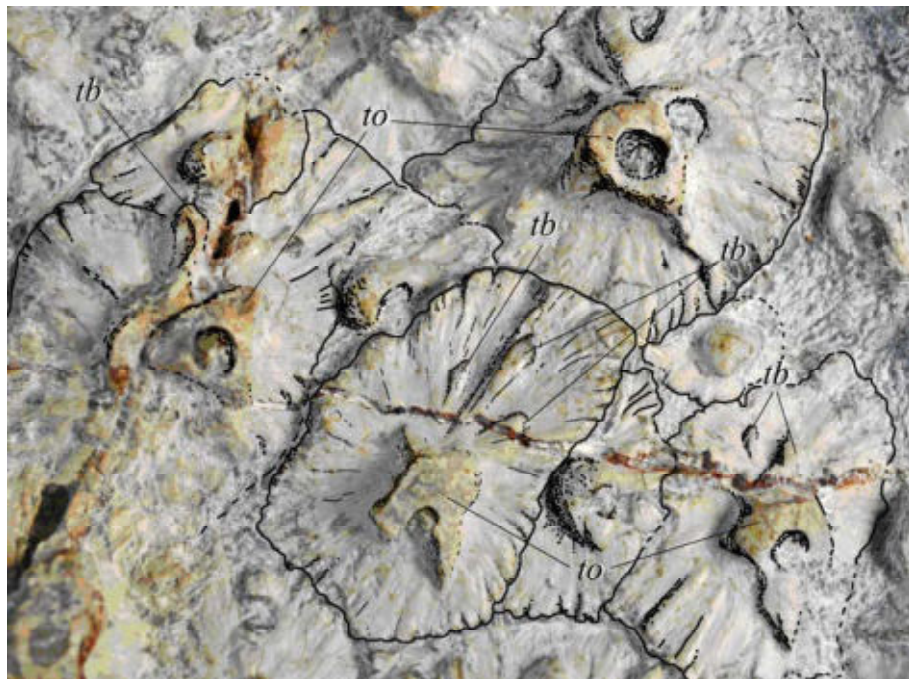


Рис. 3.14. Бугорки на поверхности каймы, фрагмент остеодермального покрова *Rutiliorareia grisei*; голотип ВР-I-81; ЮАР; верхняя пермь. Длина масштабной линейки 1 см.

когда остеодерма со всех сторон окружена другими остеодермами, контактные поверхности располагаются по всему периметру остеодермы, опоясывая её.

Зубчатое шовное соединение (рис. 3.16): остеодермы соединяются друг с другом при помощи поверхностей со сложным рельефом, образованным гребнями, шипами, углублениями

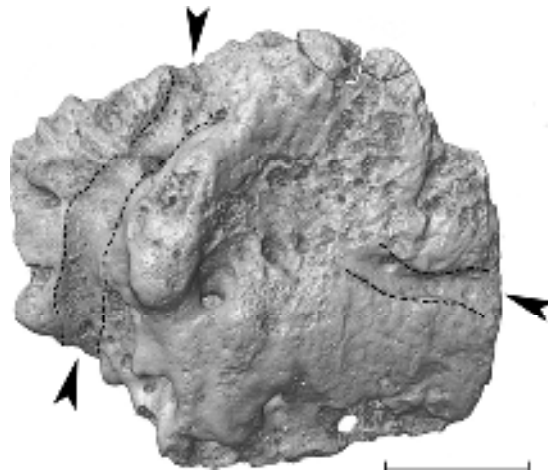


Рис. 3.15. Посткраниальная остеодерма *Senectosaurus karamzini*; голотип ПИН, № 5864/1-10; мест. Преображенка-2. Стрелками и пунктирной линией отмечены каналы (отпечатки кровеносных сосудов) на дорсальной поверхности остеодермы. Длина масштабной линейки 1 см.

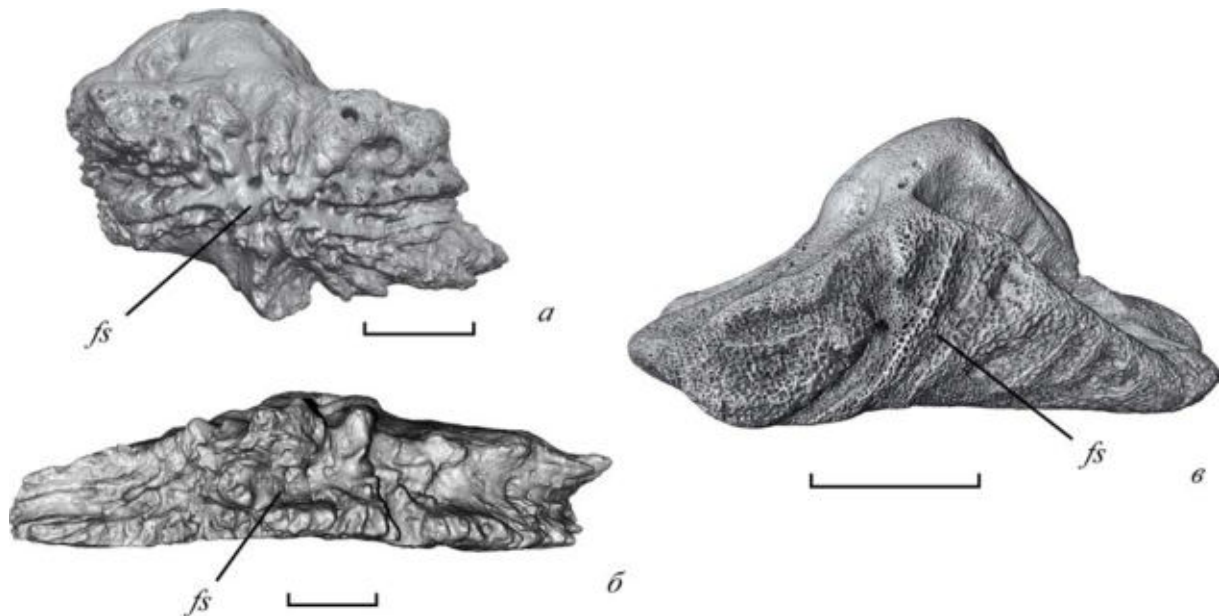


Рис. 3.16. Контактные поверхности (*fs*) посткраниальных остеодерм, вид сбоку: а, б – *Senectosaurus karamzini*; мест. Преображенка-2: а – голотип ПИН, № 5864/1-18, б – голотип ПИН, № 5864/1-13; в – *Elginiidae* gen. indet.; экз. ЧерМО, № НВ-3870/6-2; мест. Обирково. Длина масштабной линейки 1 см.

различной формы. На поверхности панциря шов представлен зигзагообразной (зубчатой) линией (рис. 3.17, б, д).

Зубчатое соединение может затрагивать платформу и дорсальное возвышение. В большей степени, оно характерно для остеодерм шейного отдела остеодермального покрова, но может присутствовать между остеодермами и в других его отделах или зонах у форм с обширным остеодермальным покровом. Контактная поверхность от зубчатого соединения может быть треугольной, округлой, прямоугольной или неправильной формы, а также слабовыпуклой, вогну-

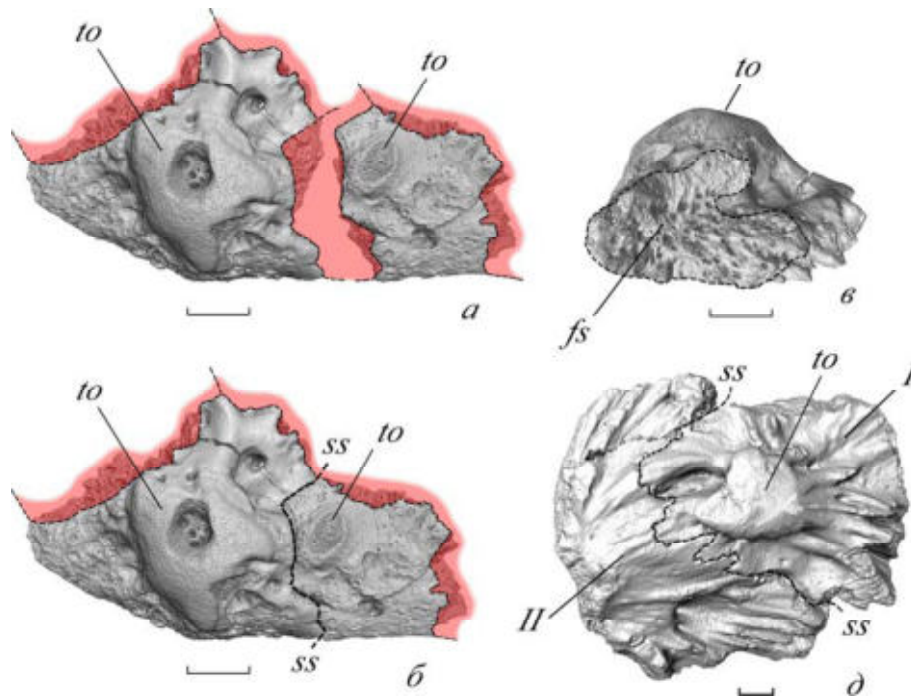


Рис. 3.17. Посткраниальные остеодермы, соединённые зубчатым швом: *a–в* – *Senectosaurus karamzini*; голотип ПИН, №№ 5864/1-15, 1-16, остеодермы; мест. Преображенка-2: *a* – разъединённые, вид сверху, *б* – в сочленении, вид сверху, *в* – голотип ПИН, № 5864/1-15, вид с боку со стороны контактной поверхности; *д* – *Pareiasauridae* gen. indet.; экз. ВР, № 1-3516; верхняя пермь Южной Африки; римскими цифрами отмечены разные остеодермы. Пунктирной линией отмечен зубчатый шов. Длина масштабной линейки 1 см.

той или неровной (рис. 3.16, 3.17, *в*).

Воронковидная контактная поверхность (*facies suturae infundibularis*) – особый тип поверхности зубчатого шовного соединения, впервые описан для *Senectosaurus karamzini* (Бояринова, Голубев, 2023) и является диагностическим признаком этого вида. Для неё характерны: форма контактной поверхности в виде воронки, наличие толстого "ободка", который опоясывает воронковидное углубление и тонкие высокие радиальные гребни на стенках "воронки" (рис. 3.18). На стенках воронковидной контактной поверхности могут также присутствовать небольшие шипики. На дне воронки присутствуют отверстия для прохождения кровеносных сосудов. Характерным признаком воронковидного контакта является бугорок, который находится над ним (на дорсальной поверхности платформы) – приконтактное вздутие (*gibbus*). Оно представляет собой невысокое, треугольной формы при виде сверху краевое возвышение. Приконтактный бугорок окружают ямки. Склоны приконтактного вздутия, по сути, являются стенками этих ямок – если бы ямок не было, то приконтактное вздутие не являлось бы самостоятельным морфологическим элементом остеодермы, а представляло бы собой максимально возвышенный участок равномерно выпуклой дорсальной поверхности платформы (рис. 3.18, *a, б*). Этим оно принципиально отличается от дорсального возвышения. Дорсальное возвышение всегда являет-

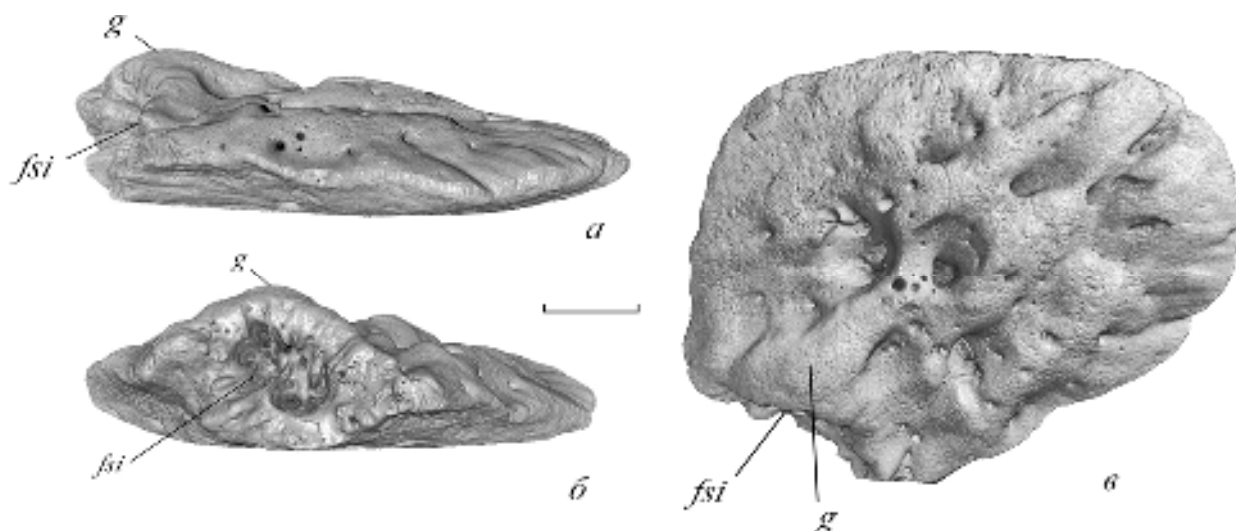


Рис. 3.18. Воронковидная контактная поверхность на посткраниальной остеодерме *Senectosaurus karamzini*; паратип ПИН, № 2895/13; мест. Аверинское-3: *a* – вид сбоку, *б* – вид сбоку со стороны воронковидной контактной поверхности, *в* – вид сверху. Длина масштабной линейки 1 см.

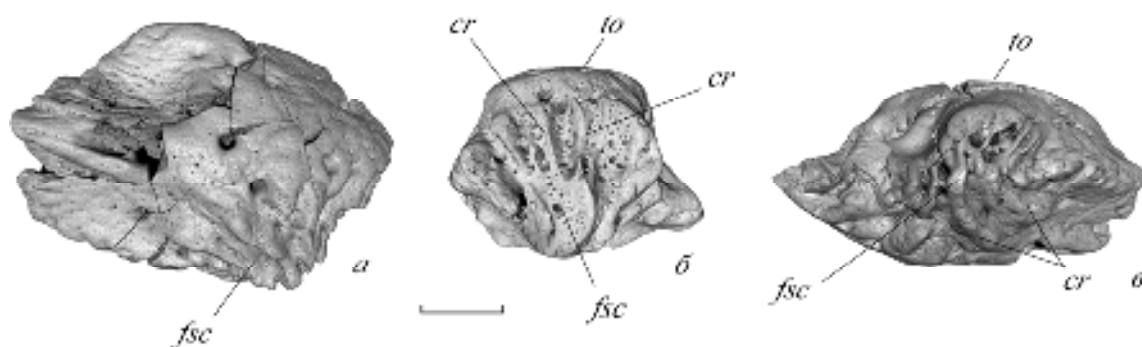


Рис. 3.19. Конусовидные контактные поверхности на посткраниальной остеодерме *Senectosaurus* aff. *karamzini*; экз. ПИН, № 5389/2; мест. Токари-2: *a* – вид снизу, *б* – вид сбоку, со стороны конусовидной контактной поверхности, расположенной на суженной части остеодермы, *в* – вид сбоку, со стороны конусовидной контактной поверхности, расположенной на длинной стороне остеодермы. Длина масштабной линейки 1 см.

ся самостоятельным элементом остеодермы с отчётливо выраженными склонами, вне зависимости от присутствия или отсутствия ямок на дорсальной поверхности остеодермы.

Конусовидная контактная поверхность (*facies suturae conicum*) (рис. 3.19) – контактная поверхность особого типа зубчатого шовного соединения, встречается у остеодерм шейной области остеодермального покрова. Представляет собой конусовидный выступ, покрытый радиально ориентированными тонкими гребнями, бугорками и шипиками, чередующимися с вытянутыми узкими углублениями. По всей видимости, конусовидная контактная поверхность соединялась с воронковидной контактной поверхностью.

Чешуйчатое шовное соединение: остеодермы соединяются друг с другом с перекрытием, то есть налеганием края одной остеодермы на край другой с образованием выступа в виде своеобразного карниза, в некоторых случаях визуально отличающегося от неконтактной поверхности остеодермы. Шов чешуйчатого соединения обычно слабоволнистый. У разных представителей восточноевропейских *Pareiasauria* контактные поверхности чешуйчатого соединения отличаются. У просто устроенных остеодерм ранних представителей парейазавров контактная поверхность либо гладкая либо шагреневая. Контактная поверхность визуально может не сильно отличаться от поверхности остеодермы, не вовлечённой в соединение. У остеодерм, устроенных сложнее (у более поздних форм парейазавров), контактные поверхности хорошо отличимы от неконтактной поверхности остеодермы. Они представляют собой выступы в виде карнизов разной ширины, которые являются самой тонкой частью платформы. Подобные контактные поверхности покрыты скульптурой в виде тонких гребней, которые могут переходить в шипы в краевой части; гребни протягиваются перпендикулярно краю остеодермы. Карниз может быть нижним (край остеодермы подстилает другую остеодерму) и верхним (край остеодермы перекрывает другую остеодерму).

Плоское шовное соединение: контактные поверхности, соединяющихся остеодерм, субвертикальные и не несут никакой ярко выраженной скульптуры.

3.2. Остеодермы конического типа

Остеодермы конического типа характеризуются небольшим разнообразием морфологических элементов (рис. 3.20). Из основных элементов (рис. 3.2) присутствует только дорсальное возвышение. Можно выделить два типа конических остеодерм. К первому типу относятся ко-

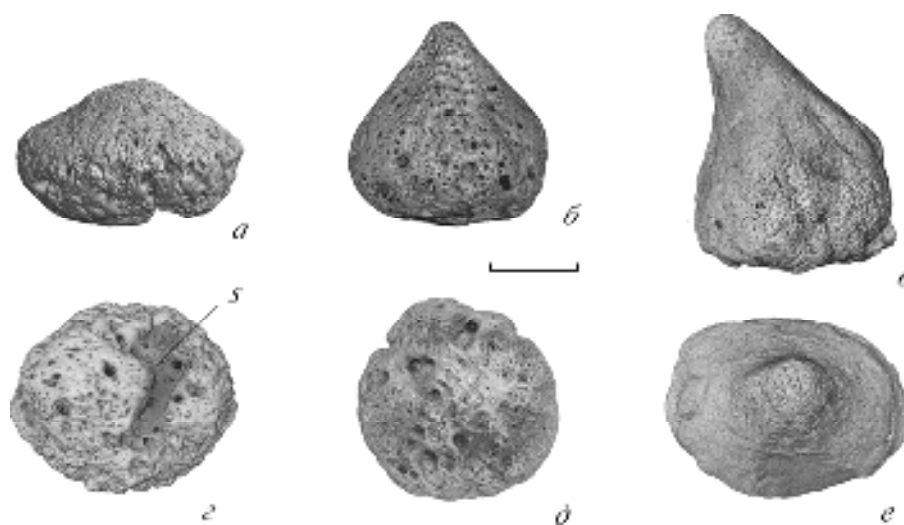


Рис. 3.20. Конические остеодермы *Scutosaurus tuberculatus*; мест. Гороховец: *a, z* – экз. ПИН, № 4818/1520; *б, д* – экз. ПИН, № 4818/1518; *в, е* – экз. ПИН № 4818/1129; *а, б, в* – вид сбоку; *z, д* – вид снизу; *е* – вид сверху.

нические остеодермы с плоской вентральной поверхностью (рис. 3.20, *в, е*); ко второму типу относятся конические остеодермы с выпуклой вентральной поверхностью (форма луковицы), для которых можно отметить две области в строении (рис. 3.20, *а, б, г, д*): 1) верхнюю, имеющую форму конуса (конус) и 2) нижнюю, имеющую форму, близкую к полусферической. Для остеодерм обоих типов можно отметить наличие более крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов в нижней части.

Верхняя часть конической остеодермы (собственно, конус), как правило, покрыта радиальной скульптурой, представленной чередующимися гребнями и канавками (рис. 3.20, *б*). Гребни протягиваются от вершины, доходя до самого низа (у остеодерм первого типа) или до границы между двумя областями (у остеодерм второго типа). Иногда поверхность конической остеодермы может прорезать вертикально-ориентированный крупный канал (например, экз. ПИН, № 2005/2667).

3.2.3. Остеодермы сферического типа

Остеодермы сферического типа характеризуются отсутствием морфологических элементов, кроме отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Это мелкие образования с поверхностью сферической и эллипсоидной формы. Впервые сферические остеодермы, возможно, упоминаются Амалицким в одной из его ранних работ. Подводя итоги первому году раскопок в Соколках, он пишет, что вокруг конкреций, заключающих в себе полные скелеты парейазавров, нередко были разбросаны "мелкие каменные шарики с кожными щитками внутри" (Амалицкий, 1901а, с. 77). В коллекции Амалицкого присутствуют остеодермы, форма которых близка к шаровидной. Сферические остеодермы упоминаются при описании остеодермального покрова Вельгевонденского парейазавра (Broom, 1908). Брум называет их костными узелками (англ. *little bony nodules*), сравнивая их размеры с горошиной. Также, остеодермы, напоминающие горошины присутствуют среди остеодерм голотипа *Pareiasuchus nasicornis* (SAM, № PK- 2337).

В восточноевропейских коллекциях сферические остеодермы встречаются редко. Во многих случаях они оказываются коническими остеодермами без верхней сужающейся (конусовидной) части, отсутствие которой может объясняться плохой сохранностью или резорбцией. Так, например, экз. ПИН, № 2005/2673, представленный в описании остеодермального покрова *Scutosaurus tuberculatus* (Boyarinova, Golubev, 2022) как остеодерма сферического типа, оказался конической остеодермой. Кроме того, за сферические остеодермы иногда можно принять мелкие платформенные остеодермы с очень узкой, плохо различимой каймой.

Достоверно, сферические остеодермы присутствуют среди других (конических и костальных) остеодерм в составе песчаной конкреции (экз. ПИН, № 2005/1184-4) из местонахождения Соколки (Boyarinova, Golubev, 2022; pl. 11, fig. 5).

Таблица 3.2. Терминология морфологических структур посткраниальных остеодерм па-рейзауров.

Латинский термин	Русский эквивалент	Английский эквивалент	Описание
basis osteodermae	платформа	platform	плоское основание остеодермы
cristae radiales	радиальные гребни	radial ridges	радиально ориентированные гребни на дорсальной поверхности платформы
facies suturae	контактная поверхность	contact facets	поверхность остеодермы в месте её шовного соединения с другой остеодермой
facies suturae conicum	конусовидная контактная поверхность	conical contact facets	контактная поверхность в виде конусовидного выступа
facies suturae infundibularis	воронковидная контактная поверхность	funnel contact facets	контактная поверхность в виде воронковидного углубления
fossa	ямка	fossa	углубление на поверхности остеодермы
fossa dorsalis	дорсальная ямка	dorsal fossa	замкнутое углубление на дорсальной поверхности остеодермы, расположенное либо дистальнее опоясывающих ямок при наличии дорсального возвышения, либо в любой части поверхности при отсутствии дорсального возвышения
fossa dorsalis marginalis	краевая дорсальная ямка	dorsal marginal fossa	углубления без периферической стенки на дорсальной поверхности остеодермы, которые расположены либо латеральнее опоясывающих ямок при наличии дорсального возвышения, либо в краевой части дорсальной поверхности дистальнее дорсальных ямок при отсутствии дорсального возвышения
fossa posterior	задняя ямка	posterior fossa	ямка, расположенная у основания дорсального возвышения сзади
fossa posterolateralis	заднебоковая ямка	posterior lateral fossa	круглая ямка в постеролатеральной части остеодермы на внутренней части каймы у основания дорсального возвышения
fossa tuberi apicalis	апикальная ямка	apical fossa	углубление на вершине дорсального возвышения
fossa tuberi peripheralis	периферическая ямка	peripheral fossa	глубокое углубление на дорсальном возвышении, не затрагивающее его вершину
fossae circumcinctae	опоясывающие ямки	surrounding fossae	крупные замкнутые углубления, окружающие дорсальное возвышение
fossae circumcinctae marginales	краевые опоясывающие ямки	surrounding fossae	крупные незамкнутые (без периферической стенки) углубления, окружающие дорсальное возвышение
gibbus	приконтактное вздутие	near-contact swelling	возвышение на дорсальной поверхности остеодермы, расположенное на краю платформы над воронковидной контактной поверхностью
incisura marginalis	краевая вырезка	marginal incision	любая вырезка на краю платформы, кроме связанной с задней или заднебоковой ямкой

Латинский термин	Русский эквивалент	Английский эквивалент	Описание
incisura marginalis posterior	задняя краевая вырезка	posterior marginal incision	особая вырезка, расположенная в каудальной части остеодермы; связана с задней ямкой
incisura marginalis posterolateralis	заднебоковая краевая вырезка	posterolateral incision	особая вырезка, связанная с заднебоковой ямкой
lamina lateralis	латеральная лопасть	lateral lobe	часть платформы, расположенная дальше от медиальной/осевой линии тела
lamina medialis	медиальная лопасть	median lobe	часть платформы, расположенная ближе к медиальной/осевой линии тела
limbus osteodermæ	кайма	flange	дистальная часть платформы, опоясывающая дорсальное возвышение
sulcus	канал, канавка, бороздка	channel	длинные, часто извилистые углубления на дорсальной поверхности, следы от кровеносных сосудов
tuber osteodermæ	дорсальное возвышение	dorsal elevation	главное, крупное возвышение на дорсальной поверхности платформы остеодермы
tuberculum	бугорок	tubercle	мелкий бугорок, выступ на поверхности остеодермы

3.3. Внутренняя морфология

Остеодермы парейазавров являются уникальным материалом для исследования, так как позволяют изучать несохранившиеся в ископаемом состоянии мягкие ткани животного – его кожу. Располагаясь внутри дермального слоя кожи, остеодермы парейазавров зафиксировали её васкулярную систему в виде многочисленных полостей.

3.3.1. Микрoанатомия посткраниальных остеодерм. Все изученные посткраниальные остеодермы парейазавров имеют высокую степень васкуляризации (рис. 3.21). Диаметр полостей для прохождения кровеносных сосудов внутри остеодерм варьирует от 1,2 до 7,0 мм. Наиболее крупные сосуды входили в остеодерму с вентральной стороны вертикально или субвертикально. Выше они разделялись на более тонкие горизонтально ориентированные анастомозирующие сосуды. Тонкие и вертикально ориентированные каналы в дорсальном возвышении служили для прохождения мелких кровеносных сосудов, которые могли снабжать кровью рости над дорсальным возвышением роговой чехол. О возможности существования такого чехла ранее писал Ивахненко (1983), однако в своих заключениях он опирался на внешние морфологические признаки, такие как продольные желобки на поверхности дорсального возвышения. По нашим данным, на наличие рогового чехла косвенно указывают многочисленные волокна Шарпея во внешнем слое остеодерм (см. раздел 3.3.2).

Обширная васкулярная сеть внутри остеодермы и многочисленные отпечатки кровеносных сосудов на вентральной и дорсальной поверхностях свидетельствуют, что при жизни жи-

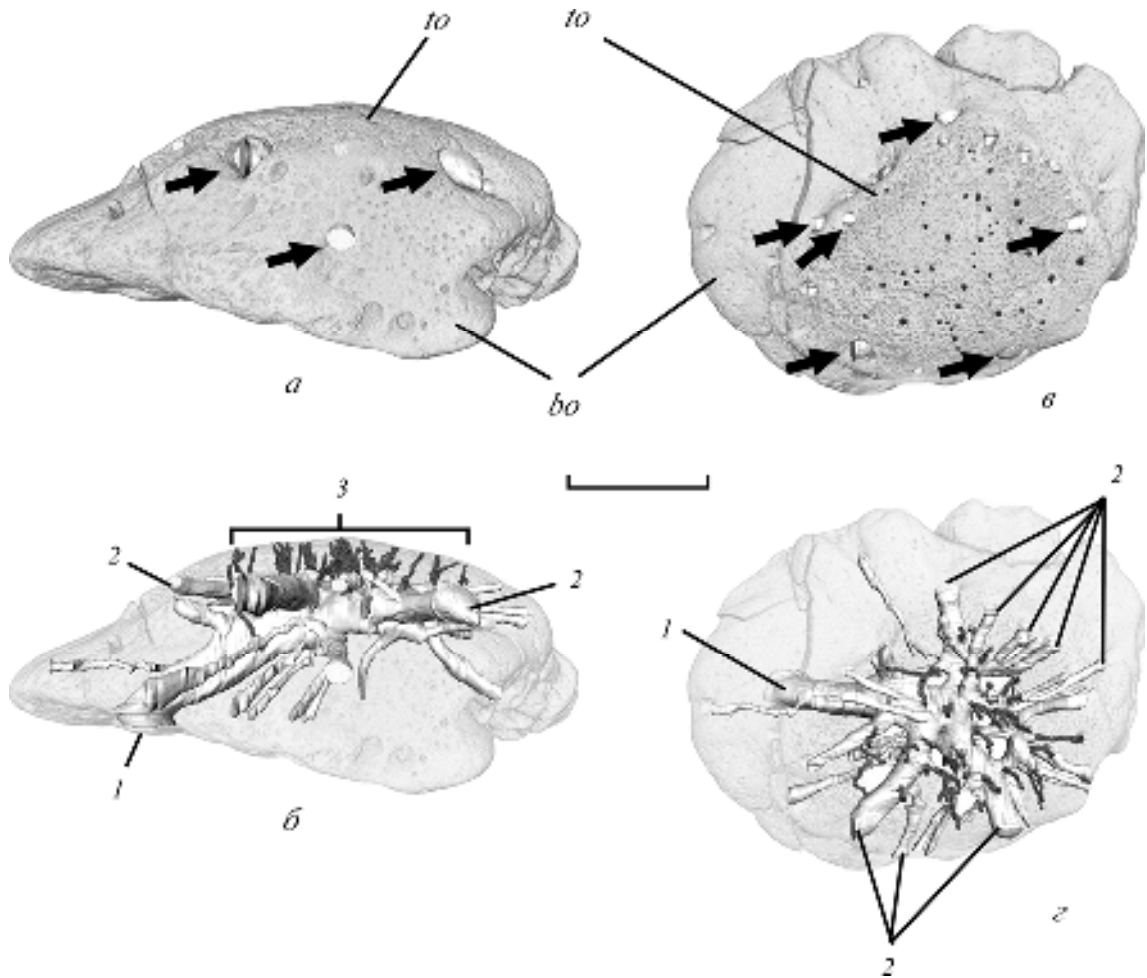


Рис. 3.21. 3D-реконструкция внутренних полостей посткраниальной остеодермы *Proelginia permiana*; экз. ПИН № 156/325; мест. Семин Овраг-1: *а, б* – вид сбоку, *в, г* – вид сверху. Обозначения: *1* – крупный вертикальный канал, *2* – горизонтальные каналы, *3* – тонкие вертикальные каналы. Длина масштабной линейки 1 см.

вотного остеодермы были полностью погружены в кожу. Судя по высоте остеодерм, кожа была толстая, и её толщина могла достигать более 3 см. Высокая степень васкуляризации остеодерм восточноевропейских парейазавров предполагает возможность их участия в терморегуляции (Бояринова и др., 2022).

3.3.2. Гистология. Все изученные посткраниальные остеодермы парейазавров характеризуются трёхслойной структурой: внешний, внутренний кортексы и губчатый слой (рис. 3.22). Подобное строение характерно для всех парейазавров, а не только для восточноевропейских представителей. На момент написания данной работы, оно было зафиксировано для южноамериканского *Provelosaurus americanus* (Farias et al., 2019), южноафриканских *Bradysaurus* (экз. SAM-ПК-12140), *Pareiasaurus* (экз. SAM, №№ ПК-10036, ПК-1058) и экз. SAM, № ПК-10074 (в настоящее время определён как *Anthodon*) (Scheyer, Sander, 2009) и восточноевропейских

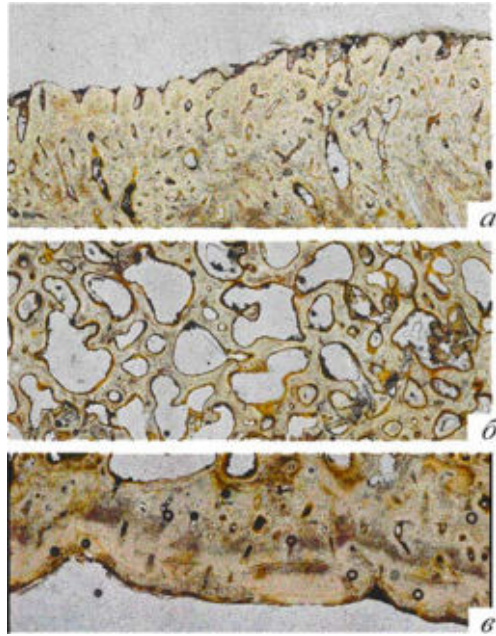


Рис. 3.22. Трёхслойная структура внутреннего строения посткраниальных остеодерм *Scutosaurus itilensis*; мест. Ключевой Овраг: *а* – внешний слой (кортекс); экз. ПИН, № 3919/54, *б* – средний (губчатый) слой; экз. ПИН, № 3919/55, *в* – внутренний слой (кортекс); экз. ПИН, № 3919/55.

Scutosaurus и *Deltavjatia* (Бояринова и др., 2022б; Тарасова и др., 2024; Tarasova et al., 2024).

Остеодермы парейзавров характеризуются компактными и сравнительно толстыми кортексами и тонкими трабекулами губчатого слоя, которые окружают обширные полости резорбции (Тарасова и др., 2024) (рис. 3.22). Внешний кортекс обычно толще, чем внутренний и (рис. 3.22, *а, в*). Внутренний кортекс более компактный по сравнению с внешним и несёт многочисленные ростовые метки. И внешний, и внутренний кортексы характеризуются присутствием волокон Шарпея (рис. 3.23). Волокна Шарпея во внутреннем кортексе могли служить для фиксации остеодермы в коже, связывая внутренний кортекс с коллагеновым матриксом в подлежащей дерме, и свидетельствовать о наличии плотных покровов (Sena et al., 2023).

Переход между кортексами и губчатым слоем может быть выражен хорошо (*Scutosaurus*) или слабо (*Deltavjatia*) и определяется по смене элементов васкулярной сети (Тарасова и др., 2024; Tarasova et al., 2024). Во внешнем кортексе она представлена сравнительно тонкими многочисленными вертикальными и субвертикальными первичными каналами, выходящими на дорсальную поверхность, во внутреннем кортексе – первичными остеонами и первичными каналами, имеющими преимущественно субвертикальную ориентацию, в то время как губчатый слой содержит крупные и многочисленные полости эрозии (= васкулярные полости) (Бояринова и др., 2022б; Тарасова и др., 2024; Tarasova et al., 2024).

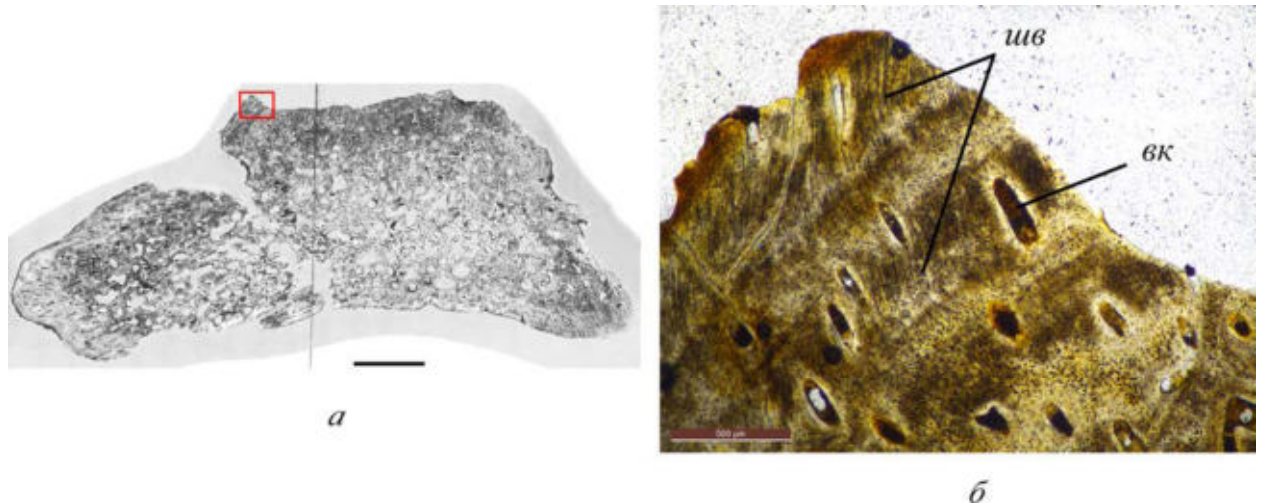


Рис. 3.23. Гистологический срез посткраниальной остеодермы *Scutosaurus itilensis*; экз. ПИН, № 3919/55; мест. Ключевой Овраг: *а* – общий вид; длина масштабной линейки 5 мм; *б* – детали строения внешнего кортекса. Обозначения: *вк* – вертикальные каналца васкулярной системы, *шв* – волокна Шарпея.

В местах выхода крупных сосудов на дорсальную поверхность остеодермы путём локальной резорбции внешнего кортекса формируются ямки разных типов, описанные в разделе 3.2.1.4. Опоясывающие ямки на дорсальной поверхности посткраниальных остеодерм О.А. Лебедев и М.Ф. Ивахненко считают отпечатками крупных желёз, рассеянных в толстой мягкой коже парейазавров, а связанные с ними желобки и вырезки – следами выводных протоков, аналогичные тем, что встречаются у некоторых современных жаб (Лебедев, 1980; Ивахненко, 1983, 1987). Однако данной гипотезе противоречат присутствие многочисленных волокон Шарпея (что указывает на наличие плотных покровов/рогового чехла, перекрывающего остеодерму) и механизм формирования опоясывающих ямок за счёт локальной резорбции внешнего кортекса (в случае обрастания кожных желёз кортексом резорбции не происходит). Таким образом, по нашим данным, на остеодермах парейазавров следы существования кожных желёз отсутствуют.

Обширная внешняя резорбция в апикальной части дорсального возвышения, приводящая к образованию глубокой апикальной ямки у некоторых остеодерм *Scutosaurus*, может объясняться, например, процессом запасания минеральных веществ. Современные исследования подтверждают такую роль остеодерм у аллигаторов (Dacke et al., 2015; Clarac et al., 2024). Также запасаящая функция рассматривалась для остеодерм завропод (Rogers et al., 2011).

ГЛАВА 4. ОСТЕОДЕРМАЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Остеодермальный покров парейазавров образован посткраниальными остеодермами, которые размещались на дорсальной стороне шеи, туловища и хвоста, а также на конечностях. Большинство остеодерм (кроме, находящихся на конечностях) расположены закономерно, так как топографически они связаны с элементами осевого скелета: позвонками и рёбрами – которые представляют собой систему повторяющихся структур. Таким образом, ассоциированные с этими структурами остеодермы, также формируют определённый паттерн – набор повторяющихся сегментов, где под сегментом понимается комплекс остеодерм, расположенных в пределах одного позвонка и связанных с ним правым и левым рёбрами (рис. 4.1).

Закономерность распределения остеодерм проявляется в образовании поперечных и

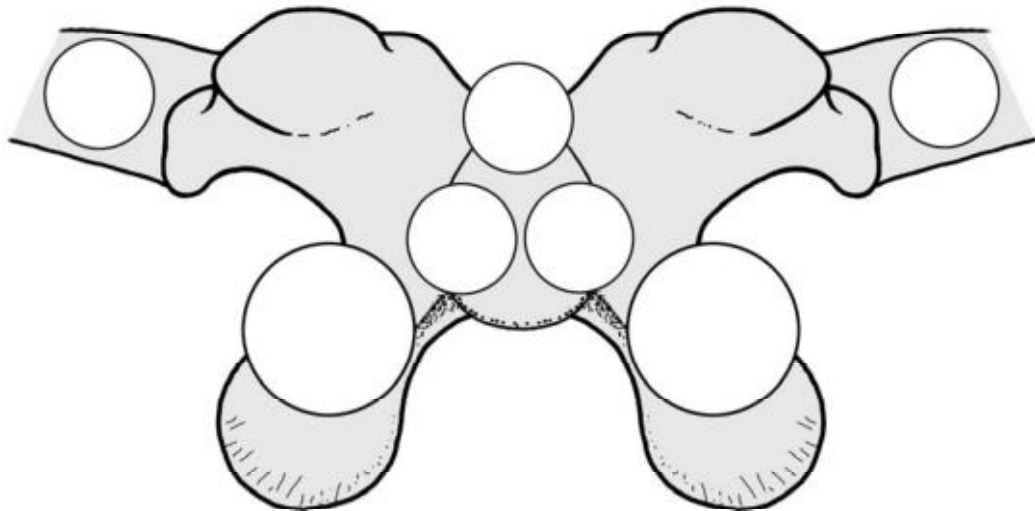


Рис. 4.1. Схема сегмента остеодермального покрова на примере *Scutosaurus tuberculatus*.

продольных рядов, что, в целом, является типичной картиной для рептилий (рис. 4.2).

Продольные ряды остеодерм. Названия продольных рядов образованы от названий тех элементов осевого скелета, с которыми они топографически связаны. По такому же принципу названы костные пластинки черепах, слагающие карапакс: невральные и костальные, срастающиеся с элементами невральных дуг позвонков и рёбрами, соответственно. Таким образом, у парейазавров выделяются невральные ряды остеодерм, топографически связанные с элементами невральных дуг позвонков и костальные ряды остеодерм, топографически связанные с рёб-

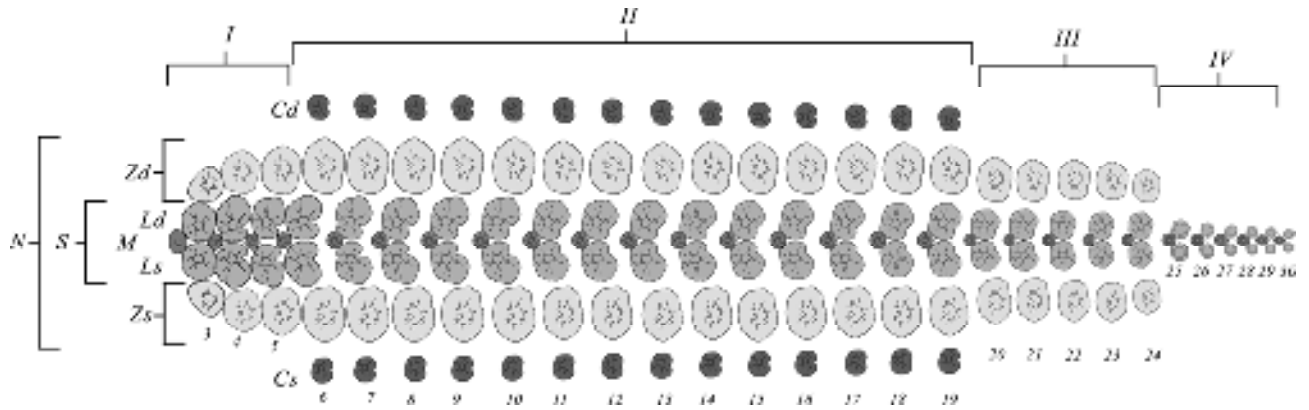


Рис. 4.2. Схема остеодермального паттерна *Scutosaurus tuberculatus*; реконструкция на основе голотипа ПИН, № 2005/1533; мест. Соколки (Boyarinova, Golubev, 2022). Отделы остеодермального покрова: I – шейный, II – спинной, III – крестцовый, IV – хвостовой. Ряды остеодерм: Cd – правый костальный, Cs – левый костальный, Ld – правый латеральный остистый, Ls – левый латеральный остистый, M – медиальный остистый, N – невральный, S – остистый, Zd – правый зигапофизный, Zs – левый зигапофизный.

рами (рис. 4.2).

Невральные ряды остеодерм можно разделить на остистые и зигапофизные.

Остистые ряды (рис. 4.2) сформированы остеодермами, которые расположены над верхними площадками остистых отростков (у парейазавров остистый отросток к вершине резко расширяется, и на его дорсальной поверхности образуется широкая площадка, часто 8-образной формы в поперечном направлении). Среди них могут быть парные симметричные остеодермы, которые лежат на площадке остистого отростка справа и слева от сагиттальной плоскости: латеральные остистые остеодермы. Они образуют два продольных латеральных остистых ряда. Антеро-медиально от латеральных остистых остеодерм может располагаться непарная остеодерма – медиальная. Медиальные остеодермы формируют непарный продольный медиальный остистый ряд. Остистые ряды прослеживаются во всех отделах остеодермального покрова.

Зигапофизные ряды (рис. 4.2) формируют остеодермы, топографически связанные с сочленовными отростками позвонков (зигапофизами); они расположены над ними или смещены в пространство между передним и задним сочленовными отростками соседних позвонков, и таким образом, они образуют два параллельных продольных симметричных ряда. Зигапофизные ряды прослеживаются в шейном, спинном и крестцовом отделах остеодермального покрова.

Костальные ряды (рис. 4.2) объединяют остеодермы, топографически связанные с рёбрами. Дистальный костальный ряд может быть выделен в особый краевой, или маргинальный костальный ряд, состоящий из очень мелких изолированных остеодерм (их наличие установлено только у южноафриканских парейазавров). Костальные ряды, достоверно, присутствуют только в спинном отделе остеодермального покрова.

Зоны и отделы остеодермального покрова. Остеодермальный покров парейазавров можно разделить на несколько областей, что обосновано различиями в морфологическом строении остеодерм, расположенных в разных частях покрова. В латеральном направлении остеодермальный покров подразделяется на зоны: осевую, латеральную (костальную) и зону конечностей. Осевая зона включает все остеодермы, расположенные над невральными дугами позвонков (охватывает невральные ряды остеодерм). Латеральная (костальная) зона включает все костальные остеодермы. К зоне конечностей относятся все остеодермы, топографически связанные с конечностями и поясами конечностей. В кранио-каудальном направлении остеодермальный покров подразделяется на отделы: шейный или шейно-грудной, спинной, крестцовый и хвостовой (рис. 4.2).

Шейный или шейно-грудной отдел (рис. 4.2). Остеодермы, формирующие переднюю часть остеодермального покрова парейазавров и располагающиеся над шейными позвонками, а в ряде случаев и над первыми туловищными позвонками, как правило, морфологически отличаются от остальных остеодерм. Эту часть покрова обычно называют шейным или шейно-грудным щитом (Лебедев, 1980; Ивахненко, 1987). Чаще всего, остеодермы, формирующие шейный щит, соединяются друг с другом только внутри сегмента (например, у *Scutosaurus* и *Pareiasaurus*). В этом случае он не будет считаться сплошным. Если же соединения в шейной области присутствуют и между остеодермами соседних сегментов остеодермального покрова, создавая таким образом консолидированную структуру, шейный щит будет называться сплошным. Сплошной шейный щит присутствует у *Pumiliopareia* (рис. 4.3) и, по всей видимости, у *Senectosaurus*.

Остеодермы спинного отдела могут располагаться изолированно относительно друг от друга (например, у *Scutosaurus* и *Pareiasuchus*) или соединяться друг с другом в пределах сегмента (например, у *Pareiasaurus*; рис. 4.4).

Крестцовый отдел остеодермального покрова может состоять из изолированных или соединённых друг с другом остеодерм. Во втором случае можно выделить *крестцовый остеодермальный щит*, в пределах которого соединения присутствуют не только между остеодермами внутри сегмента, но и между самими сегментами (сплошной). Сплошной крестцовый щит характерен только для южноафриканских форм. Морфологически, остеодермы, слагающие крестцовый щит, отличаются от остеодерм других областей остеодермального покрова.

Остеодермы хвостового отдела не соединены друг с другом и покрывают только переднюю часть хвоста (Boyarinova, Golubev, 2022).

Остеодермы зоны конечностей и поясов конечностей (рис. 4.5) достоверно известны только у южноафриканских представителей (*Pareiasuchus nasicornis*, голотип SAM, № PK-3016; *Pareiasaurus serridens*, экз. SAM, № PK-K10036; возможно, *Pumiliopareia pricei*, голотип BPI,

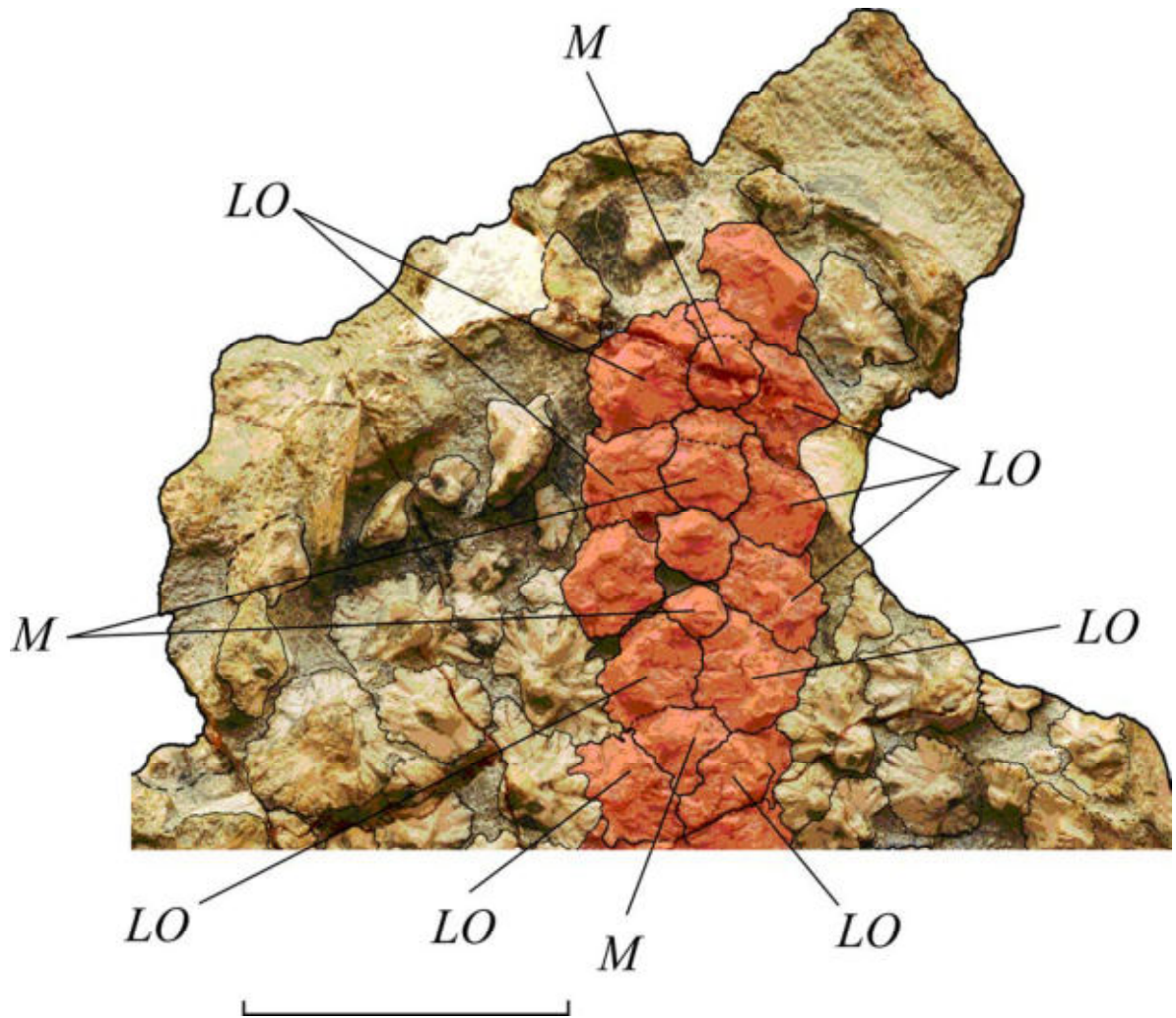


Рис. 4.3. Передняя (шейно-грудная) часть остеодермального покрова *Pumiliopareia pricei*; голотип ВРІ, № 1-81; верхняя пермь Южной Африки. Красным цветом выделены остистые ряды. Длина масштабной линейки 5 см.

№ 1-81). Однако остеодермы на конечностях, по всей видимости, могли присутствовать и у восточноевропейского *Scutosaurus*. Остеодерма, морфологически отличающаяся от остеодерм невральных и костальных рядов была обнаружена в ассоциации с лучевой костью (Бояринова, Ван ден Брандт, 2023) в местонахождении Савватий. Остеодермы на конечностях и на поясах конечностей могли располагаться изолированно друг от друга или соединяться, образуя скопления (рис. 4.5). По всей видимости, их расположение на конечностях не было закономерным (Бояринова, Ван ден Брандт, 2023).

Характеристики остеодермального покрова парейазавров

Наличие или отсутствие непарного медиального остистого ряда. При наличии медиального ряда, над каждым остистым отростком позвонков присутствует три остистые остеодермы - триада (рис. 4.6). Медиальная остеодерма располагается либо впереди латеральных остистых, либо – на одной с ними линии (рис. 4.6, а, б). При отсутствии медиального ряда, над остистыми

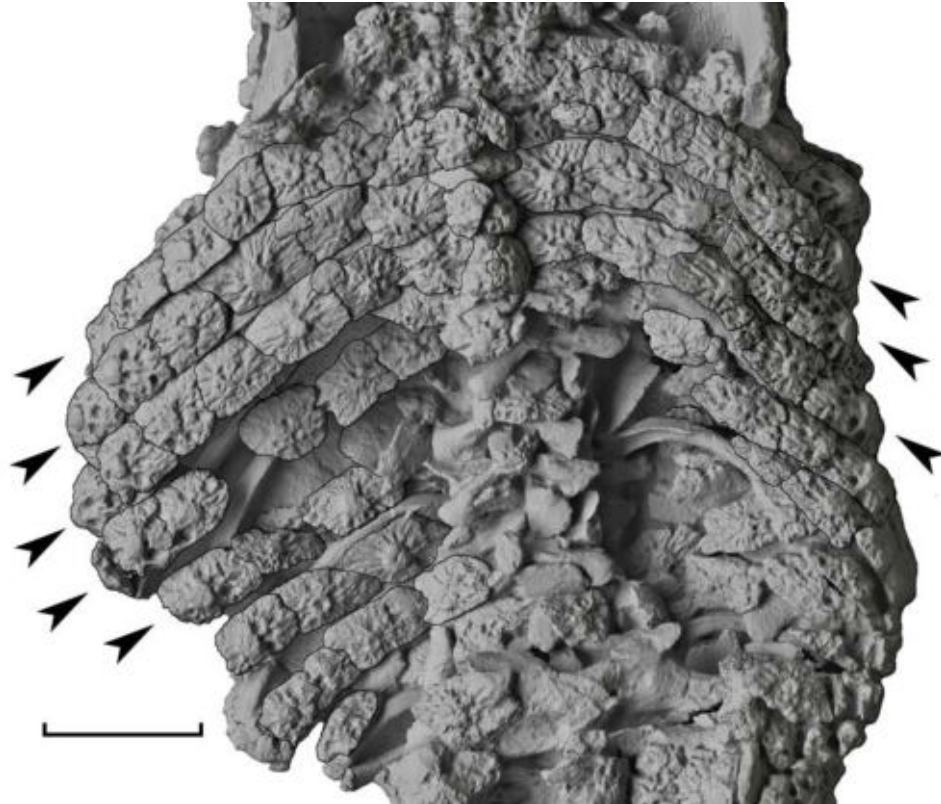


Рис. 4.4 *Pareiasaurus serridens*, средняя часть остеодермального покрова; экз. SAM, № РК-К10036; верхняя пермь Южной Африки. Стрелками отмечены поперечные ряды. Длина масштабной линейки 10 см.

отростками позвонков присутствует две (например, у *Bradysaurus baini*, *P. serridens*) или четыре (например, у *Deltavjatia rossica*) остеодермы, в зависимости от их размера. Четыре остистые остеодермы в пределах одного сегмента остеодермального покрова формируют тетраду (рис. 4.6, в). Ранее для такого случая использовался термин «розетка» (Boyarinova, Golubev, 2022). Однако данный термин, традиционно, описывает другое положение, слагающих его элементов, относительно друг друга, а именно когда нескольких элементов узора, одинаковых по форме, расположены симметрично и радиально расходятся из одного центра. При этом, число элементов не фиксировано. Так, например, для описания остеодермального покрова панцирного динозавра *Gastonia* понятие розетка описывается следующим образом: крупные остеодермы окружены кольцами более мелких остеодерм (Brill, Carpenter, 2004).

Наличие и сочетание в остеодермальном покрове трёх типов посткраниальных остеодерм: платформенных, конических и сферических. По этому признаку можно выделить два основных типа покрова: платформенный и смешанный. *Платформенный тип* остеодермального покрова характеризуется наличием только платформенных остеодерм (например, *Deltavjatia*, *Proelginia*, *Senectosaurus*, *Pareiasaurus*, *Pumiliopareia*). *Смешанный тип* остеодермального по-

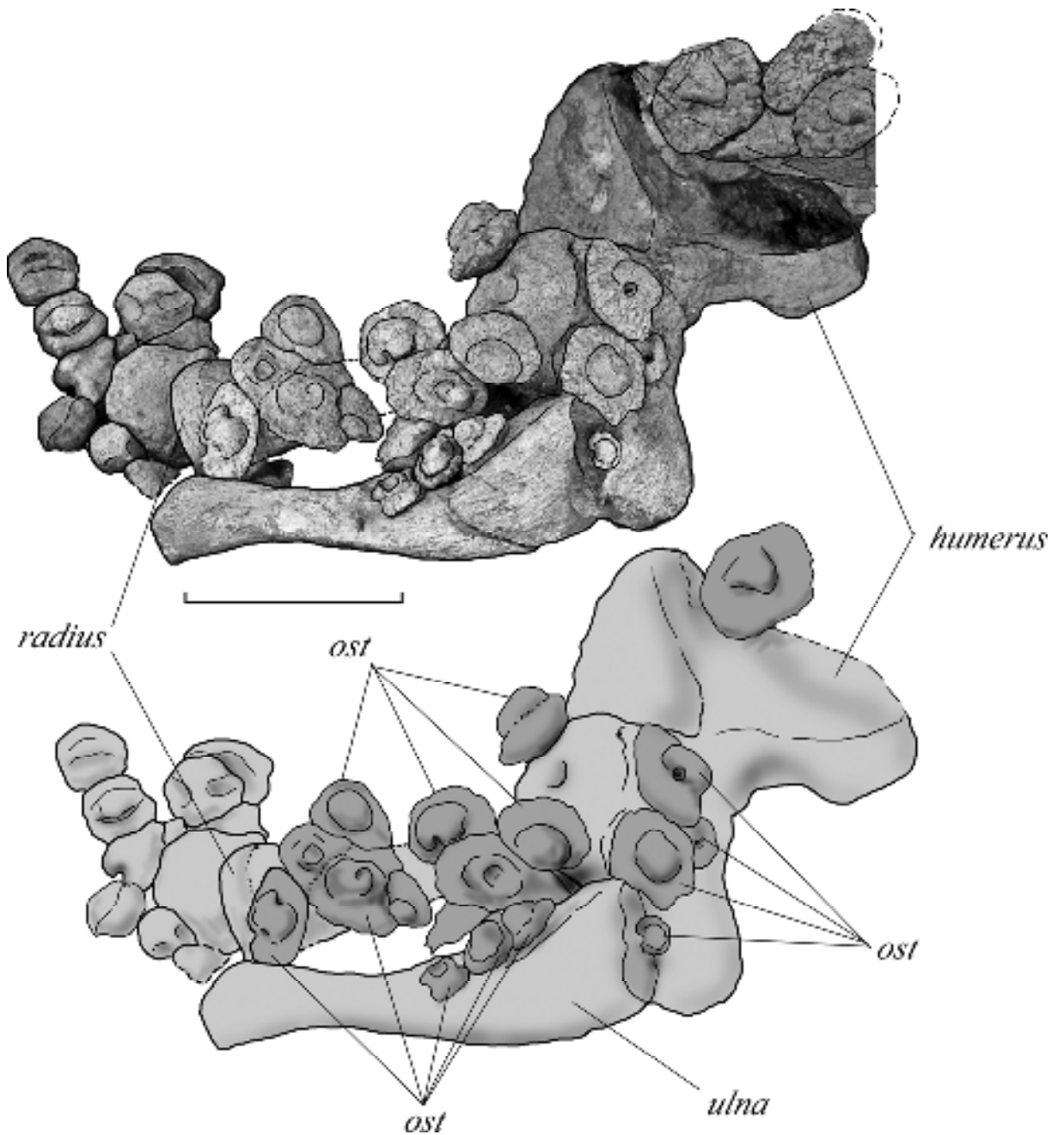


Рис. 4.5. *Pareiasaurus serridens*; передняя левая конечность в ассоциации с остеодермами; экз. SAM, № РК-K10036; верхняя пермь Южной Африки. Длина масштабной линейки 5 см.

крова характеризуется присутствием двух или трёх типов остеодерм. В настоящее время достоверно известен только один вариант остеодермального покрова смешанного типа: платформенно-коническо-сферический, состоящий из платформенных, конических и сферических остеодерм (например, *Scutosaurus tuberculatus*, *P. nasicornis*).

У представителей известных таксонов парейазавров пока не встречены остеодермальные покровы, сформированные только коническими или только сферическими остеодермами. Также не известен покров, состоящий из сочетания платформенных и конических остеодерм (плат-

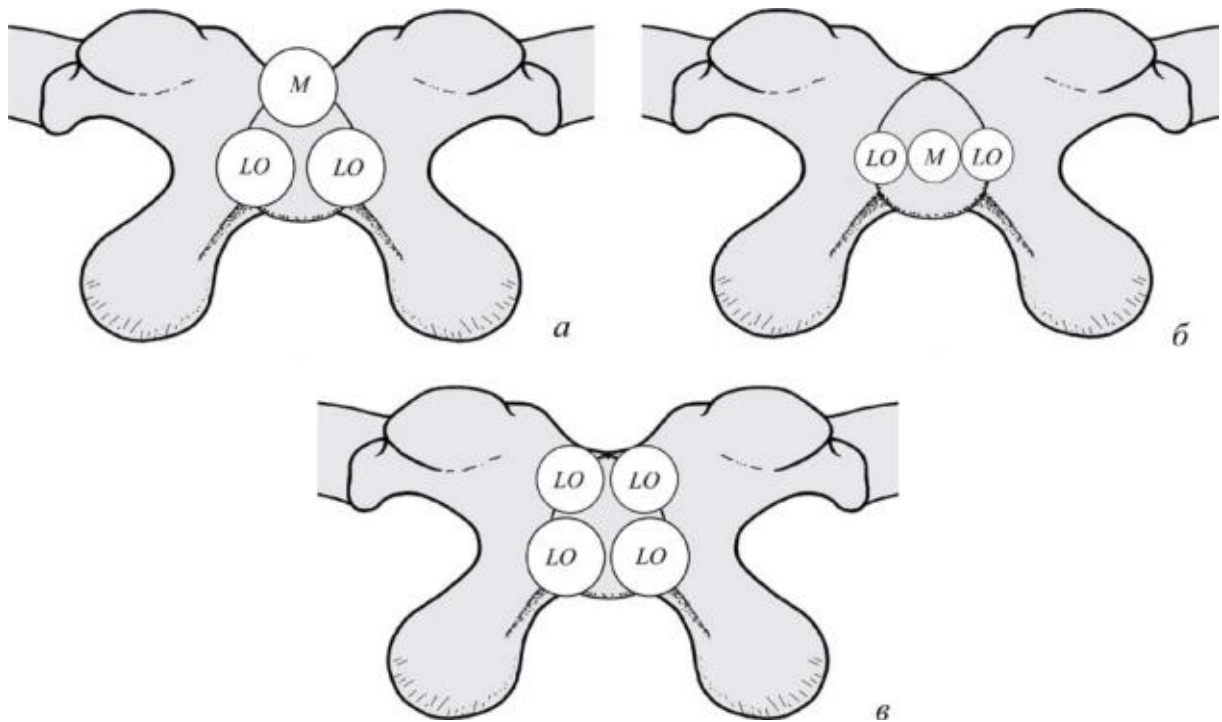


Рис. 4.6. Схемы расположения остистых остеодерм: *a*, *б* - триада, *в* – тетрада.

форменно-конический тип) и сочетания конических и сферических остеодерм (коническо-сферический тип).

Разнообразие морфотипов платформенных остеодерм: а) *бедное* – остеодермальный покров состоит из *малого количества морфотипов* платформенных остеодерм, не более двух (например, *Deltavjatia*, *Bradysaurus*, *Pumiliopareia*); б) *богатое* – остеодермальный покров состоит из большого количества морфотипов платформенных остеодерм (более двух; например, *Pareiasaurus*, *Scutosaurus*, *Senectosaurus*).

Область перекрытия (часть эндоскелета животного, над которой располагались остеодермы при жизни). В зависимости от размера области перекрытия остеодермальный покров может быть слабо развитым, среднеразвитым и сильно развитым, или обширным (рис. 4.7). *Слабо развитый остеодермальный покров* сформирован остеодермами, расположенными вдоль узкой медиальной зоны дорсальной части тела непосредственно над позвоночным столбом; область перекрытия в латеральном направлении не выходит за пределы позвонков (например, *Deltavjatia*). *Среднеразвитый остеодермальный покров* сформирован остеодермами, расположенными над позвоночным столбом и дистальными частями рёбер, при этом костальных рядов немного, и в латеральном направлении размеры костальных остеодерм уменьшаются (например, *Scutosaurus*). Также среднеразвитый остеодермальный покров может распространяться на конечности (например, *Pareiasuchus*). *Обширный, или сильно развитый, остеодермальный покров* сформирован остеодермами, перекрывающими всю дорсальную часть шеи и туловища,

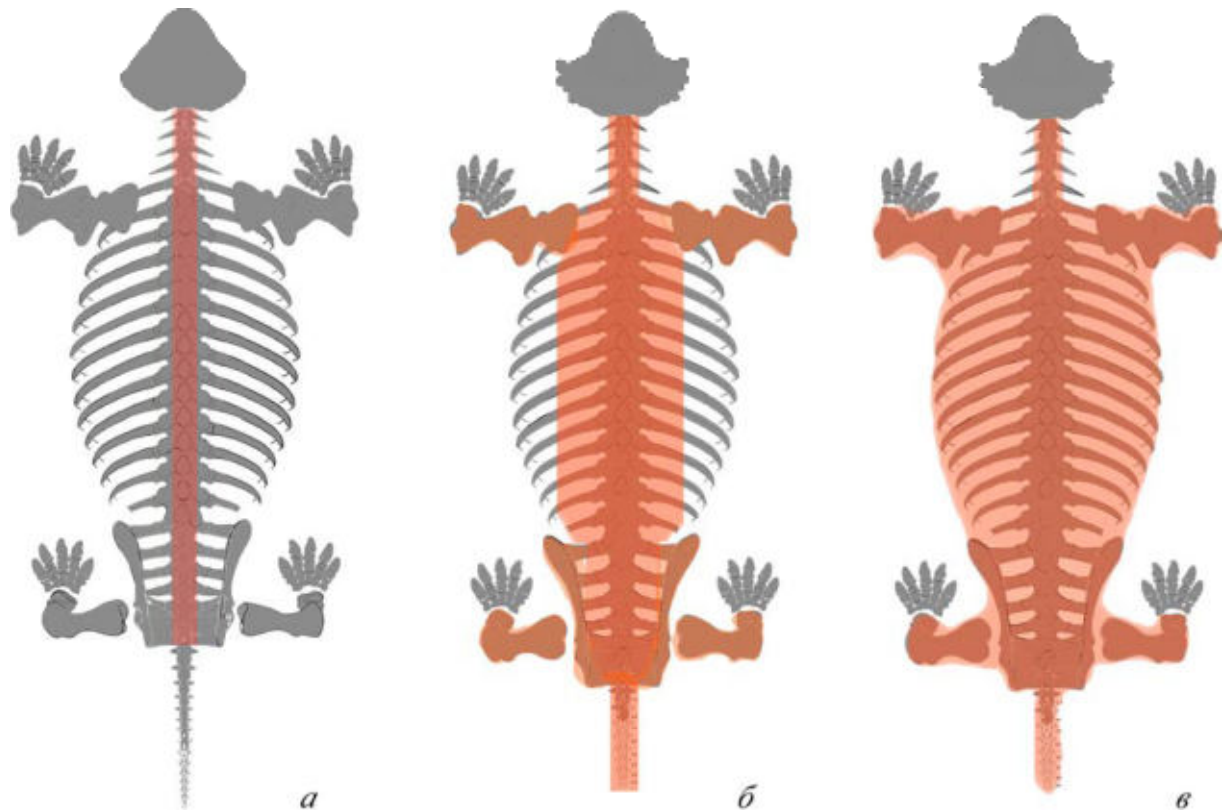


Рис. 4.7. Типы остеодермального покрова парейазавров: *а* – слаборазвитый, *б* – средне-развитый, *в* – обширный.

распространяясь и на конечности, при этом в латеральном направлении размеры костальных остеодерм увеличиваются (*Pareiasaurus*, *Pumiliopareia*).

Степень распространения соединений между остеодермами. Наличие шовных соединений остеодерм установлено для всех парейазавров либо на основе сохранившегося остеодермального покрова в составе скелета (*Deltavjatia*, *Proelginia*, *Scutosaurus*, *Pareiasaurus*, *Pumiliopareia*), либо по присутствию изолированных остеодерм с контактными поверхностями (*Deltavjatia*, *Proelginia*, *Scutosaurus*, *Senectosaurus*). Соединения между остеодермами обычно присутствуют в осевой зоне, над позвоночным столбом, и всегда в передней (шейной) области. Поэтому даже у самых ранних, считающихся примитивными парейазавров присутствуют шовные соединения остеодерм. По степени распространения соединений остеодерм можно выделить два основных типа остеодермального покрова: сплошной и разреженный.

Сплошной покров характеризуется широко распространёнными соединениями между остеодермами, когда большинство из них связаны друг с другом, как в латеральном (внутри сегмента), так и кранио-каудальном направлениях (между сегментами) (рис. 4.8). Такой тип характерен для форм с обширным остеодермальным покровом (*Pareiasaurus*, *Pumiliopareia*). В латеральном направлении (вдоль рёбер) шовные соединения между остеодермами способствуют

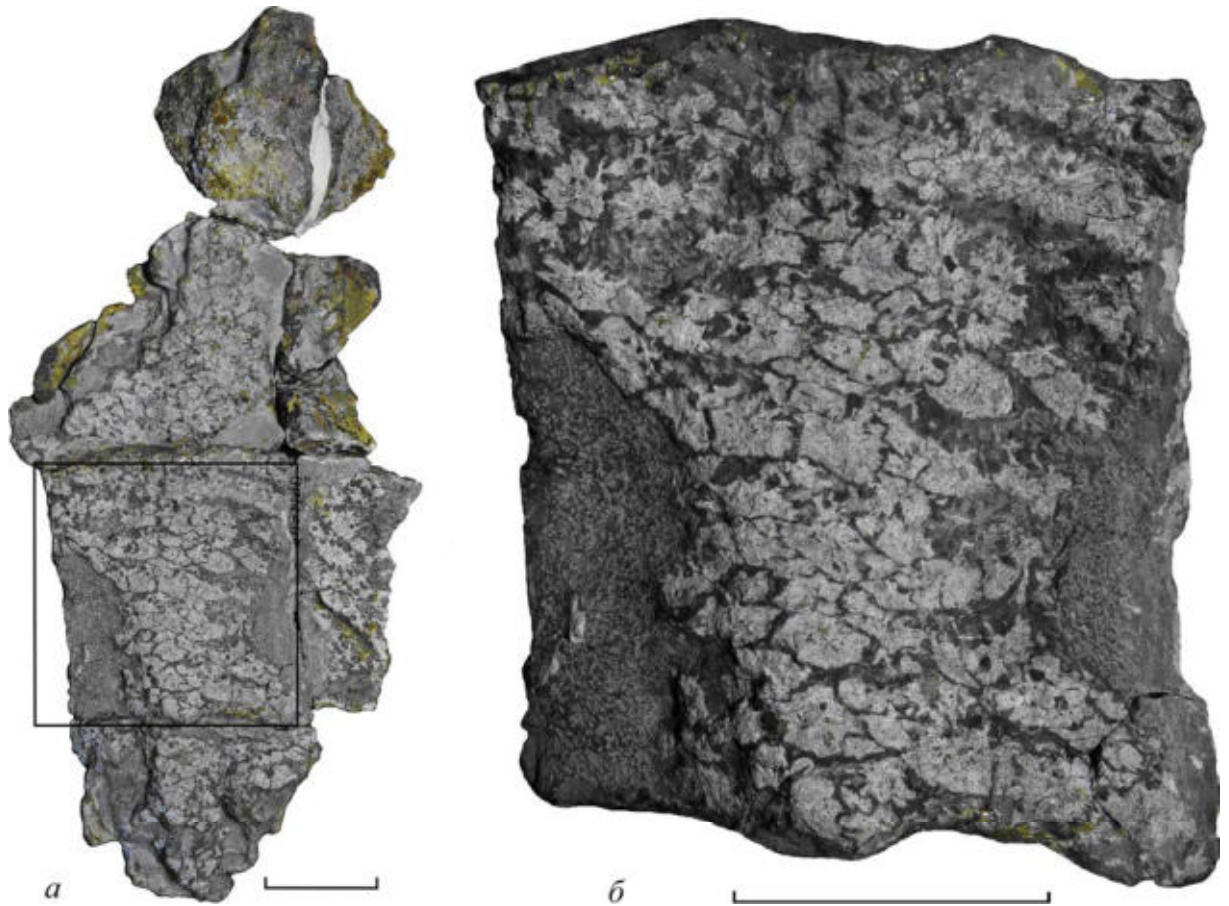


Рис. 4.8. *Pumiliopareia* cf. *pricei*; неполный скелет ювенильной особи; экз. ВРІ, № 1-548; верхняя пермь Южной Африки: *а* – общий вид, *б* – увеличенный фрагмент. Длина масштабной линейки 10 см.

формированию сплошных поперечных рядов, сегментов (рис. 4.4). В кранио-каудальном направлении шовные соединения способствуют формированию монолитного панциря, так как соединяют сегменты остеодермального покрова (рис. 4.8).

Разреженный покров характеризуется преобладанием в его составе изолированных друг от друга остеодерм. Такой тип характерен для форм со слабо развитым и среднеразвитым остеодермальным покровом (например, *Deltavjatia*, *Scutosaurus*, *Pareiasuchus*). Соединения в разреженном остеодермальном покрове присутствуют только в передней части покрова (шейном или шейно-грудном отделе).

ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСТЕОДЕРМАЛЬНОГО ПОКРОВА

У восточноевропейских парейазавров выявлены следующие типы изменчивости посткраниальных остеодерм и остеодермального покрова: топографическая, возрастная, индивидуальная (внутрипопуляционная) и групповая (межпопуляционная и таксономическая). Особое значение для изучения разных типов изменчивости остеодермального покрова представляют находки посткраниальных остеодерм в ассоциации с другими элементами скелета. Некоторые виды изменчивости (топографическая, возрастная, индивидуальная) нельзя установить без подобного материала.

5.1. Топографическая изменчивость

Топографическая изменчивость выражается в изменениях размеров и морфологии посткраниальных остеодерм в зависимости от места их расположения в остеодермальном покрове. Она может быть выявлена только у экземпляров парейазавров, представленных скелетами с остеодермами, сохранившими субавтохтонное положение. В Восточной Европе этому условию отвечают некоторые экземпляры *Deltavjatia rossica* и *Scutosaurus tuberculatus* из типовых местонахождений. Для *Proelginia permiana* и *Senectosaurus karamzini* можно установить топографическую изменчивость только частично, так как эти таксоны представлены фрагментарным материалом. Для *Elginiidae* нельзя установить топографическую изменчивость, так как все посткраниальные остеодермы, предположительно принадлежащие представителям этой группы, найдены только в виде изолированных объектов и никогда в ассоциации с другими посткраниальными элементами.

Изменение размеров остеодерм у восточноевропейских парейазавров происходит в кранио-каудальном и латеральном направлениях.

В кранио-каудальном направлении происходит уменьшение размеров остеодерм: самые крупные остеодермы присутствуют в передней части остеодермального покрова, соответствующего шейному (у *tuberculatus*, экз. ПИН, № 2005/1533) или шейно-грудному (у *Deltavjatia rossica*, экз. ВПМ, № КПМ-234, КПМ-286, КПМ-288, КПМ-292) отделам позвоночного столба.

В латеральном направлении изменения размеров остеодерм можно наблюдать только у форм со среднеразвитым и обширным (сильно развитым) остеодермальными покровами. Среди восточноевропейских парейазавров это относится только к *Scutosaurus tuberculatus*.

Материал по *Senectosaurus karamzini* позволяет установить изменение размеров остеодерм только в кранио-каудальном направлении. По тафономическим данным (Щербаков и др., 2024), одни сохранившиеся остеодермы голотипа происходят из шейного или шейно-грудного отдела остеодермального покрова, другие – из спинного или крестцового отделов. Среди най-

денных остеодерм самые крупные и массивные (длина до 75 мм, толщина платформы до 27 мм) происходят из шейного или шейно-грудного отдела (экз. ПИН, №№ 5864/1-17, 1-18, 1-19; табл. XII, фиг. 1, 2, табл. XV, фиг. 1).

У *Scutosaurus tuberculatus* размеры остеодерм увеличиваются от медиального остистого ряда к зигапофизному, и затем резко уменьшаются от зигапофизного ряда в латеральном направлении (рис. 5.1). Для сравнения: у южноафриканских представителей с обширным остеодермальным покровом (*Pareiasaurus serridens* и *Pumiliopareia pricei*) наблюдается обратная ситуация: размеры остеодерм увеличиваются в латеральном направлении и, таким образом, самые крупные из них расположены в костальной (латеральной) зоне остеодермального покрова (рис. 4.3). Исключением этой тенденции являются только маленькие маргинальные остеодермы, рас-

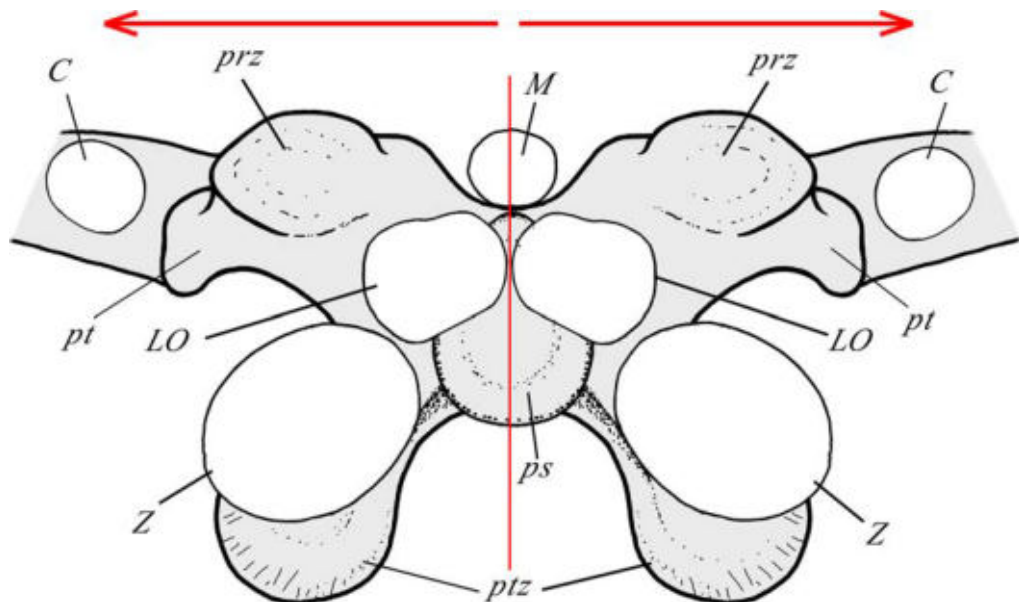


Рис. 5.1. Схема изменения размеров посткраниальных остеодерм в латеральном направлении у *Scutosaurus tuberculatus*.

положенные по краю костальной зоны панциря.

У *Scutosaurus itilensis* остеодермальный покров представлен только изолированными остеодермами, однако, принадлежность их к продольным рядам, описанным у *S. tuberculatus*, хорошо устанавливается. Среди них присутствуют латеральные остистые, зигапофизные и, возможно, костальные остеодермы разных размеров. Зигапофизные остеодермы в коллекции представлены самыми крупными экземплярами. Таким образом, изменение размеров в поперечном направлении происходят, по всей видимости, по схеме *S. tuberculatus*.

Морфологические изменения остеодермального покрова восточноевропейских парейзавров происходят в кранио-каудальном и латеральном направлениях.

У *Deltavjatia rossica* все морфологические изменения происходят только в кранио-каудальном направлении, в связи со слабо развитым остеодермальным покровом (рис. 4.7, *a*). В передней части остеодермального покрова (в пределах первых десяти позвонков), включающей шейно-грудной отдел и переднюю часть спинного, сегменты чаще всего представлены тетрадами (рис. 5.2, *a*). Между остеодермами тетрады, всегда присутствуют соединения. Они могут возникать либо только между основной остеодермой и её спутником (в этом случае в соединении может участвовать дорсальное возвышение), либо между всеми четырьмя остеодермами одной тетрады. В средней и задней части остеодермального покрова сегменты чаще всего представлены триадами (рис. 5.2, *б*). Остеодермы, формирующие триаду, не соединяются между собой. В средней части остеодермального покрова могут присутствовать сегменты остеодермального покрова, состоящие из пяти остеодерм (рис. 5.2, *з*). Пять остеодерм внутри одного сегмента – это редкое явление (экз. ВПМ, №№ 06-2015 и, возможно, КПМ-286) (рис. 5.3); представлены они четырьмя латеральными остистыми (основные и спутники) остеодермами и одной медиальной. То есть, иногда кроме тетрады над одним остистым отростком может располагаться "лишняя" пятая остеодерма, занимающая саггитальное положение. Таким образом, тетрады распространены только в шейно-грудном отделе остеодермального покрова, сегменты из пяти

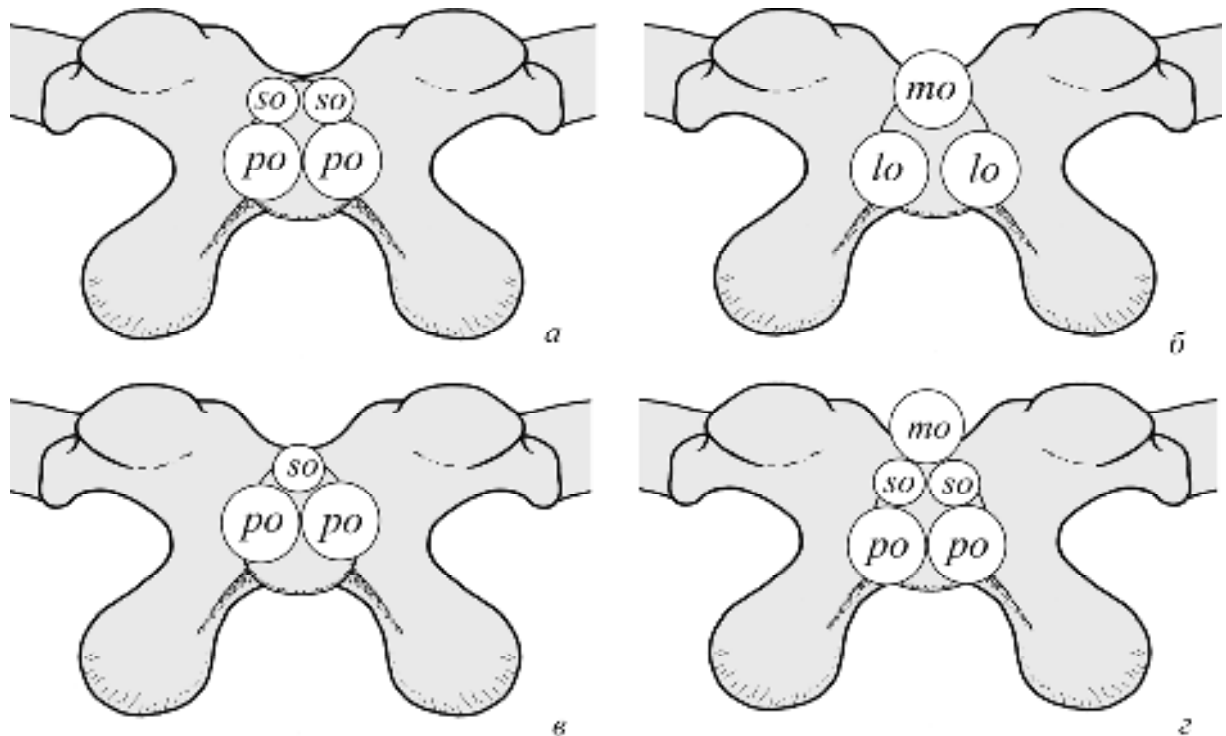


Рис. 5.2. Варианты сегментов остеодермального покрова *Deltavjatia rossica*: *a* – сегмент остеодермального покрова из четырёх остеодерм (тетрада), *б* – сегмент из трёх остеодерм (триада), с медиальной остеодермой, *в* – сегмент из трёх остеодерм, где место медиальной остистой остеодермы "занимает" остеодерма-спутник, *з* – сегмент из пяти остеодерм. На схеме не отражены особенности соединений между остеодермами.

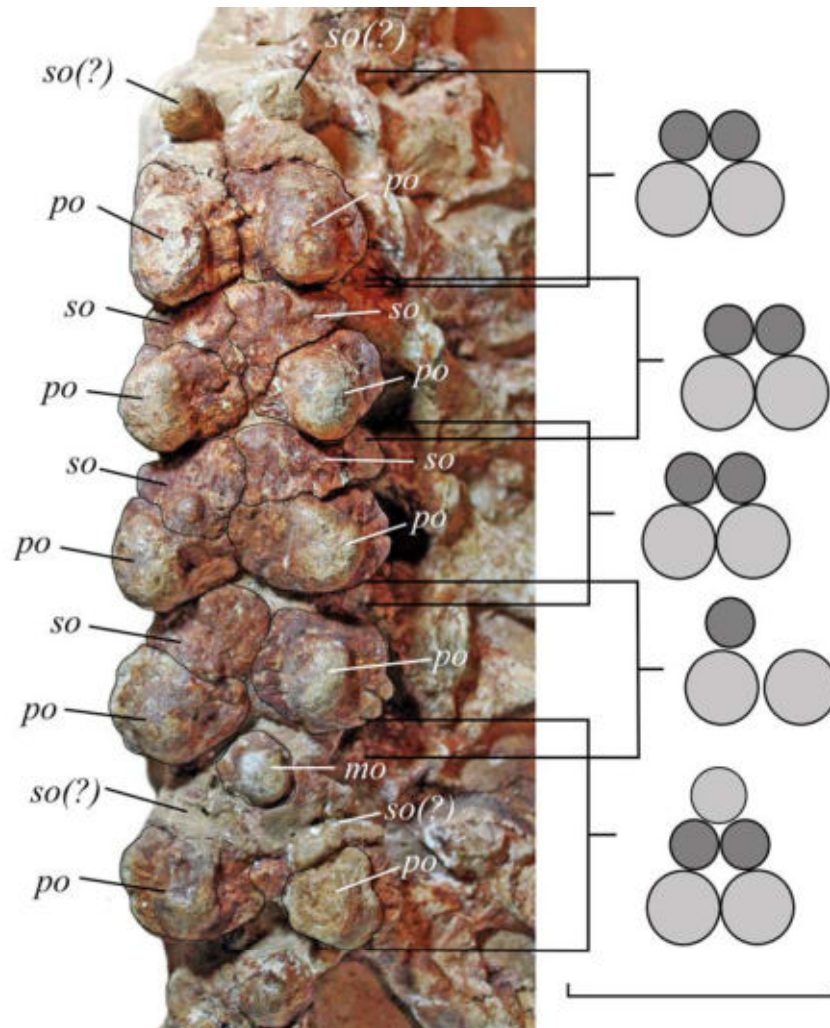


Рис. 5.3. *Deltavjatia rossica*, шейно-грудной отдел остеодермального покрова; топотип ВПМ, № КПМ-286; мест. Котельнич. Слева показана схема сегментов остеодермального покрова. Длина масштабной линейки 5 см.

остеодерм – в задней части шейно-грудного отдела, а триады – в шейно-грудном и спинном.

Медиальный остистый ряд остеодерм в целом прерывистый, так как в шейно-грудном отделе медиальные остистые остеодермы встречаются только в некоторых сегментах, расположенных не подряд. И лишь в спинном отделе он может быть непрерывным. Медиальные остистые остеодермы в кранио-каудальном направлении морфологически почти не меняются. Можно отметить только более широкую кайму у остеодерм передней части тела и узкую, иногда трудно различимую в задней части тела.

Латеральные остистые ряды остеодерм непрерывные и присутствуют во всех отделах остеодермального покрова от шейно-грудного до крестцового. В шейно-грудном отделе присутствуют основные остеодермы и остеодермы-спутники. Они характеризуются двухлопастной (у основных) и полукруглой (у спутников) платформой, а также наличием контактных поверхно-

стей: спереди у основных, сзади у спутников и с медиальной стороны у всех остеодерм. Реже платформа может быть округлой формы, а контактные поверхности отсутствуют. Также в шейно-грудном отделе могут присутствовать остеодермы с двухлопастной платформой и без контактных поверхностей – в этом случае спутники отсутствуют. В спинном отделе спутники всегда отсутствуют. У латеральных остистых остеодерм в кранио-каудальном направлении платформа становится округлой в спинном отделе, а иногда уже и в шейно-грудном. В крестцовом отделе граница между дорсальным возвышением и каймой пропадает и остеодермы приобретают вид слегка продолговатых и сплюснутых в дорсо-вентральном направлении шариков.

У *Senectosaurus karamzini* среди найденных остеодерм присутствуют шейные (или шейно-грудные) и туловищные (табл. XIII, XIV). Это позволяет проследить некоторые морфологические изменения в кранио-каудальном направлении. Они затрагивают платформу и дорсальное возвышение. Форма платформы при виде сверху у остеодерм передней части остеодермального покрова может быть трапециевидной, прямоугольной, пятиугольной, треугольной и неправильной; вентральная поверхность может быть седловидной. В задней части также встречаются остеодермы трапециевидной и неправильной формы (экз. ПИН, № 5864/1-10), но преобладают остеодермы овальной (листовидной) формы (экз. ПИН, №№ 5864/1-2, 1-3, экз. ПИН, № 2895/13); вентральная поверхность плоская или слабовыпуклая. Наличие дорсального возвышения установлено только у некоторых среднеразмерных остеодерм из передней части остеодермального покрова (экз. ПИН, №№ 5864/1-13, 1-14, 1-15). Почти у всех остеодерм достоверно присутствуют контактные поверхности. Воронковидная контактная поверхность встречается у остеодерм как из передней, так и из задней части остеодермального покрова, а другие типы контактных поверхностей характеризуют остеодермы из определённых частей. Контактные поверхности зубчатого шовного соединения (исключая особые воронковидную и конусовидную поверхности) присутствуют у остеодерм из передней части остеодермального покрова. Только у остеодерм из шейного (или шейно-грудного) отдела такие контактные поверхности могут полностью опоясывать остеодерму. У остеодерм из задней части остеодермального покрова преобладают контактные поверхности от чешуйчатого соединения. У остеодерм из передней части остеодермального покрова соединений от чешуйчатого типа отсутствуют.

У *Scutosaurus tuberculatus* остеодермы формируют не менее семи продольных рядов (рис. 4.2), что позволяет проследить морфологические изменения остеодерм в латеральном направлении: от медиального ряда до самого латерального (костального). Изменения затрагивают платформу, дорсальное возвышение и ямки. Форма платформы при виде сверху меняется от симметричной двухлопастной у медиальных остистых и асимметричной двухлопастной у латеральных остистых остеодерм к округлым и овальным у зигапофизных и овальной и фасолевидной у костальных остеодерм. Нижняя поверхность у медиальных остистых остеодерм плоская,

выпуклая или седловидная, у латеральных остистых – седловидная, у зигапофизных и костальных плоская или выпуклая. Дорсальное возвышение у медиальных остистых остеоидерм кратерного или куполовидного типов, занимает центральное положение; у латеральных остистых – кратерного, пирамидального, куполовидного типов, смещено в медиальную сторону; у зигапофизных и костальных – куполовидное и кратерное, занимает центральное положение. Среди всех типов ямок не будет рассматриваться апикальная, так как она является обязательным элементом кратерного дорсального возвышения, уже рассмотренного выше. Ямки на медиальных остистых остеоидермах слабо выражены (экз. ПИН, № 2005/1533-М17¹; Boyarínova, Golubev, 2022), или их наличие или отсутствие невозможно установить из-за плохой сохранности образцов; у латеральных остистых остеоидерм присутствуют опоясывающие, краевые опоясывающие и задняя (с соответствующей задней вырезкой) ямки; у зигапофизных остеоидерм – опоясывающие и краевые опоясывающие ямки, задней ямки (и соответствующей вырезки) нет; у костальных опоясывающие ямки либо отсутствуют, либо слабовыраженные, присутствует задняя ямка и задняя вырезка.

В кранио-каудальном направлении морфологические изменения остеоидерм наблюдаются внутри каждого типа продольного ряда (рис. 5.2). Медиальный остистый и костальный ряды изучены плохо: из-за неудовлетворительной сохранности нельзя достоверно проследить все морфологические изменения (Boyarínova, Golubev, 2022). Платформа медиальных остистых остеоидерм в передней части (шейный отдел и передняя часть спинного) остеоидермального покрова симметричная двухлопастная, в задней части (хвостовой отдел) - округлой или овальной формы. Дорсальное возвышение кратерного типа в спинном отделе остеоидермального покрова симметричная двухлопастная, в задней части (хвостовой отдел) - округлой или овальной формы. Дорсальное возвышение кратерного типа в спинном отделе остеоидермального покрова (экз. ПИН, № 2005/1533-М9, -М17, -М19, -М20; Boyarínova, Golubev, 2022) и куполовидного типа в хвостовом отделе. Опоясывающие ямки достоверно не установлены, но возможно присутствуют на экз. ПИН, № 2005/1533-М17), но выражены слабо (Boyarínova, Golubev, 2022).

Латеральные остистые и зигапофизные ряды хорошо представлены в скелете. Латеральные остистые остеоидермы присутствуют во всех отделах: шейном, спинном, крестцовом и хвостовом – а зигапофизные остеоидермы – в шейном, спинном и крестцовом (рис. 4.2). Наиболь-

¹ Для описания посткраниальных остеоидерм *Scutosaurus tuberculatus* была введена система обозначений (Boyarínova, Golubev, 2022). Каждой остеоидерме присвоен номер, состоящий из латинской буквы, обозначающей ряд, которому она принадлежит: М – медиальный остистый, L – латеральный остистый, Z – зигапофизный, С – костальный – указания стороны тела: правая (d) или левая (s) – и порядкового номера позвонка, на уровне которого она находится (рис. 4.2). Например, остеоидерма правого зигапофизного ряда, лежащая над девятым позвонком, будет иметь номер Zd9. Остеоидермы остистого медиального ряда обозначены только порядковым номером и латинской буквой "М", например М9. Данная маркировка используется только для описания остеоидерм, которые сохранили субавтохтонное положение в скелете. Для изолированных остеоидерм, положение в скелете которых можно установить только на уровне отделов остеоидермального покрова или рядов, она не подходит.

шее количество изменений происходит внутри латеральных остистых рядов. Изменения затрагивают платформу и дорсальное возвышение. Платформа постепенно меняется от ярко выраженной двухлопастной формы в шейном и спинном отделах остеодермального покрова до слабо выраженной почти овальной в крестцовом отделе и округлой – в хвостовом. Медиальная лопасть платформы может быть разной формы: треугольной или полукруглой. Треугольная – характерна для остеодерм крестцового отдела (экз. ПИН, №№ 2005/875-3, 2458), полукруглая – для остеодерм спинного отдела (экз. ПИН, №№ 2005/875-2, 1533-Ls9). Дорсальное возвышение представлено пирамидальным типом в шейном отделе, кратерным типом в шейном и спинном отделах, куполовидным – в крестцовом и хвостовом отделах.

В зигапофизных рядах морфологические изменения затрагивают платформу, дорсальное возвышение и ямки. Форма платформы при виде сверху меняется от округлой в передней части тела (шейный и передняя часть спинного отделов остеодермального покрова) до овальной и трапециевидной в задней части тела (задняя часть спинного и крестцовый отделы остеодермального покрова). Ямки на зигапофизных остеодермах представлены опоясывающим и краевым опоясывающим типами. Первый тип преобладает на остеодермах шейного и спинного отделе (кроме последних сегментов) остеодермального покрова, второй тип – в задней части спинного отдела и в крестцовом отделе. Смена типов опоясывающих ямок происходит постепенно и на некоторых остеодермах присутствуют оба типа. Контактные поверхности присутствуют на остеодермах только шейного отдела остеодермального покрова.

У *Scutosaurus itilensis* среди изолированных остеодерм уверенно опознаются латеральные остистые и зигапофизные, что позволяет проследить изменчивость в латеральном направлении (внутри невральных рядов). Форма платформы меняется с двухлопастной с седловидной вентральной поверхностью у латеральных остистых остеодерм до округлой или овальной с выпуклой вентральной поверхностью у зигапофизных остеодерм. Крупное дорсальное возвышение, покрытое радиальными гребнями, у латеральных остистых остеодерм сменяется небольшим дорсальным возвышением с гладкой поверхностью у зигапофизных остеодерм. Опоясывающие ямки отсутствуют у латеральных остистых остеодерм и присутствуют у зигапофизных.

Так как все остеодермы *S. itilensis* были найдены в изолированном состоянии, то для описания морфологических изменений в кранио-каудальном направлении можно отталкиваться от их размеров, по всей видимости, соответствующих определённому положению в скелете, установленному для *S. tuberculatus*: наиболее крупные остеодермы находятся в передней части остеодермального покрова, а меньших размеров – в задней части. У самых крупных зигапофизных остеодерм (экз. ПИН, № 3919/58) платформа при виде сверху округлая, у менее крупных (экз. ПИН, №№ 3919/15, 27) – продолговатая, близкая к овальной. Изменение формы платформы с округлой в сторону продолговатой, по всей видимости, является характерной чертой всех

Scutosaurus. У более крупных остеодерм встречаются замкнутые опоясывающие ямки, а у остеодерм меньших размеров – только краевые опоясывающие ямки. У самых крупных латеральных остистых остеодерм (экз. ПИН, №№ 3919/26, 28, 32) дорсальное возвышение куполовидного типа, покрыто тонкими радиальными гребнями. У менее крупных оно кратерного типа и не несёт никакой скульптуры (экз. ПИН, № 3919/40).

5.2. Возрастная (онтогенетическая) изменчивость

Парейазавры – это в большинстве своём крупные животные, максимальная длина тела которых (без учёта хвоста) могла достигать двух метров. Поэтому остатки особей, длина тела которых не превышает одного метра, очевидно, не являются взрослыми животными и относятся либо к ювенильным (неполовозрелым) особям, либо к молодым (не совсем взрослым), то есть не достигшим максимальных размеров. Известные к настоящему времени остатки незрелых особей парейазавров находились к моменту смерти на разных стадиях индивидуального развития, что отражено в диапазоне их размеров от первых десятков сантиметров до полутора метров. Они представлены как почти полными, так и фрагментарными скелетами, а также отдельными костями. Из Южной Африки известно несколько экземпляров, например, экз. ВРІ, № 1-81 (голотип, длина тела около 50 см) и экз. СGP, № 1-1736 [FL-25] (длина тела 50–60 см), принадлежащие *Pumiliopareia pricei*. Один фрагментарный скелет найден в Шотландии (экз. ELGNM, № 1978.560) и принадлежит, предположительно, *Elginia mirabilis* (Spencer, Lee, 2000). На сегодняшний день это один из самых маленьких скелетов парейазавра с реконструированной длиной тела около 25 см (Spencer, Lee, 2000). Чаше чем остатки совсем маленьких особей (по-видимому, ювенильных), встречаются остатки более крупных, молодых, особей: в Южной Африке известно несколько экземпляров, например, экз. ВРІ, № 1-543 (длина тела 70-80 см; рис. 4.8) и SAM, № РК-К-10498 (длина тела 70-80 см), принадлежащие *Pumiliopareia pricei*, а также экз. SAM, № РК-К10036 (длина тела около 110 см) и РК-К10958 (длина тела 70-80 см), принадлежащие *Pareiasaurus serridens*.

В Восточной Европе остатки парейазавров, представленные скелетами разновозрастных особей, присутствуют только в двух местонахождениях: Котельнич и Соколки. Поэтому возрастную изменчивость остеодерм можно проследить только для *Deltavjatia rossica* и *Scutosaurus tuberculatus*. *D. rossica* представлена более чем двумя десятками скелетов, а также изолированными костями разной степени сохранности и разных размеров. Для некоторых из них гистологическими исследованиями была установлена принадлежность к взрослой (70-80 % от максимального размера¹) или молодой (от 50% и меньше от максимального размера) особи (Boitsova et al., 2019). К взрослым особям были отнесены экз. ВРІМ, №№ КРІМ-232, КРІМ-23, а к моло-

¹ В качестве максимального размера *D. rossica* рассматривается длина тела, равная 2 м (Boitsova et al., 2019).

дым – экз. №№ КПМ-286, КПМ-289, КПМ-292. К молодым особям относятся (на основе размеров) также экз. ВПМ, №№ КПМ-288 и КПМ-304, 2/20, близкие по размерам к КПМ-292. Лучшей сохранностью обладают экз. №№ КПМ-292 и КПМ-288.

Экз. № КПМ-292 представлен развалом скелета, с сохранившимся фрагментом передней части позвоночного столба и остеодермами (рис. 5.4; табл. VIII). С 3-го по 7-й сегмент остеодермального покрова наблюдаются тетрады, а начиная с восьмого сегмента и до 16-го (последнего сохранившегося), тетрады сменяются на триады или сегменты, состоящие из двух остеодерм. Так как в задней части сохранившегося остеодермального покрова остеодермы в меньшей степени ассоциированы с позвонками и часто находятся рядом с ними, то не всегда можно точно установить количество остеодерм (две или три) в сегмента (рис. 5.4). Основные латеральные остистые остеодермы в передней части (здесь с 3-го по 7-й сегменты) остеодермального покрова характеризуются тонкой двухлопастной платформой, конусовидным дорсальным возвыше-

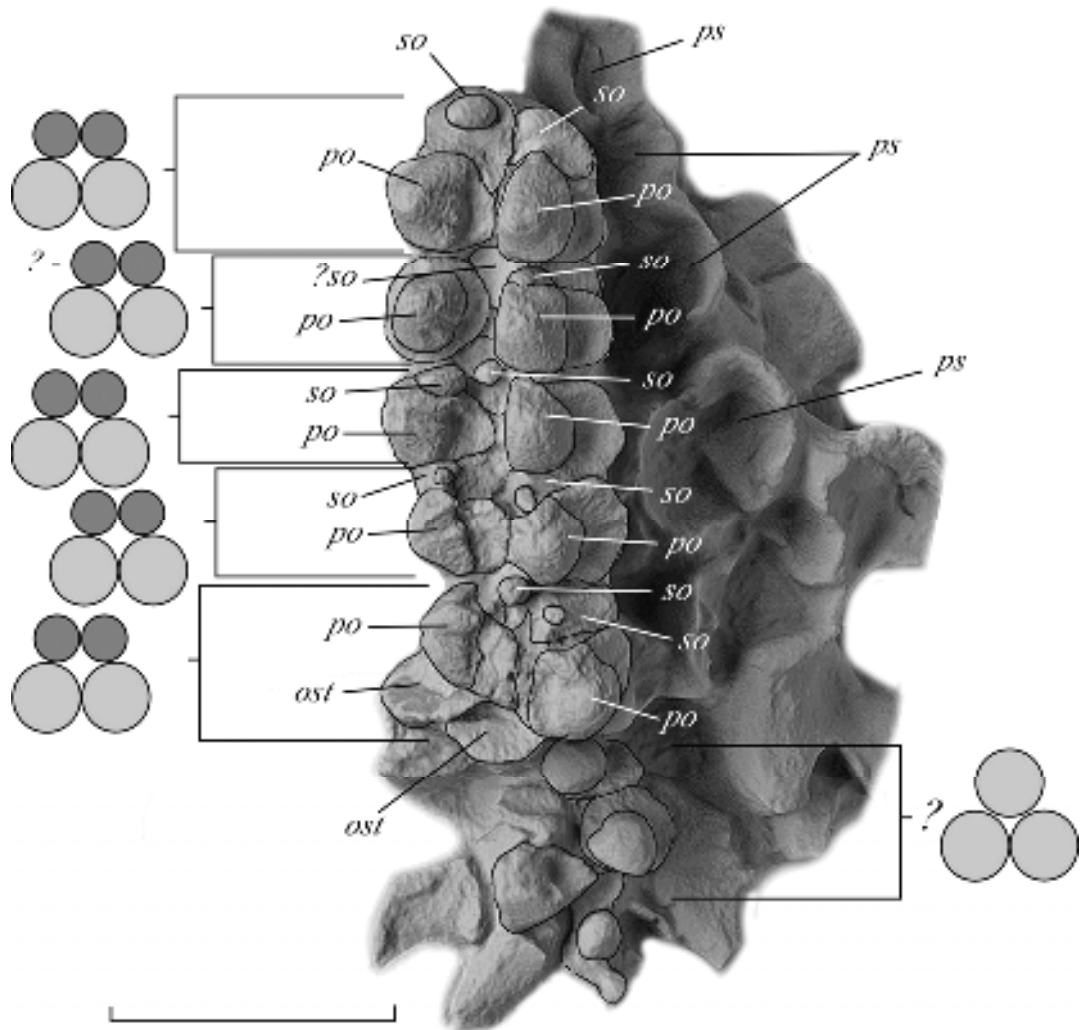


Рис. 5.4. Шейно-грудной отдел остеодермального покрова ювенильной особи *Delatavjatia rossica*; топотип ВПМ, № КПМ-292; мест. Котельнич. Длина масштабной линейки 1 см.

нием, покрытым радиальными гребнями и широкой каймой. Они соединяются с остеодермами-спутниками, то есть имеют контактные поверхности. Между парами (основная – спутник) внутри сегмента соединений, по всей видимости, нет. Начиная с восьмого сегмента, платформа у латеральных остистых (уже не являются основными) остеодерм округлой формы при виде сверху, дорсальное возвышение куполовидное. Контактных поверхностей нет. Латеральные остистые остеодермы-спутники присутствуют только с 3-го по 7-й сегменты.

Экз. №№ КПМ-304 и 02-20 представлены фрагментами остеодермального покрова (рис. 5.5). Экземпляр № 02-20 представлен остатками скелета молодой особи, в том числе тремя блоками с посткраниальными остеодермами. Один из них (рис. 5.5, а, б) включает две пары соединённых латеральных остистых остеодерм, которые, наиболее вероятно, располагались в передне-

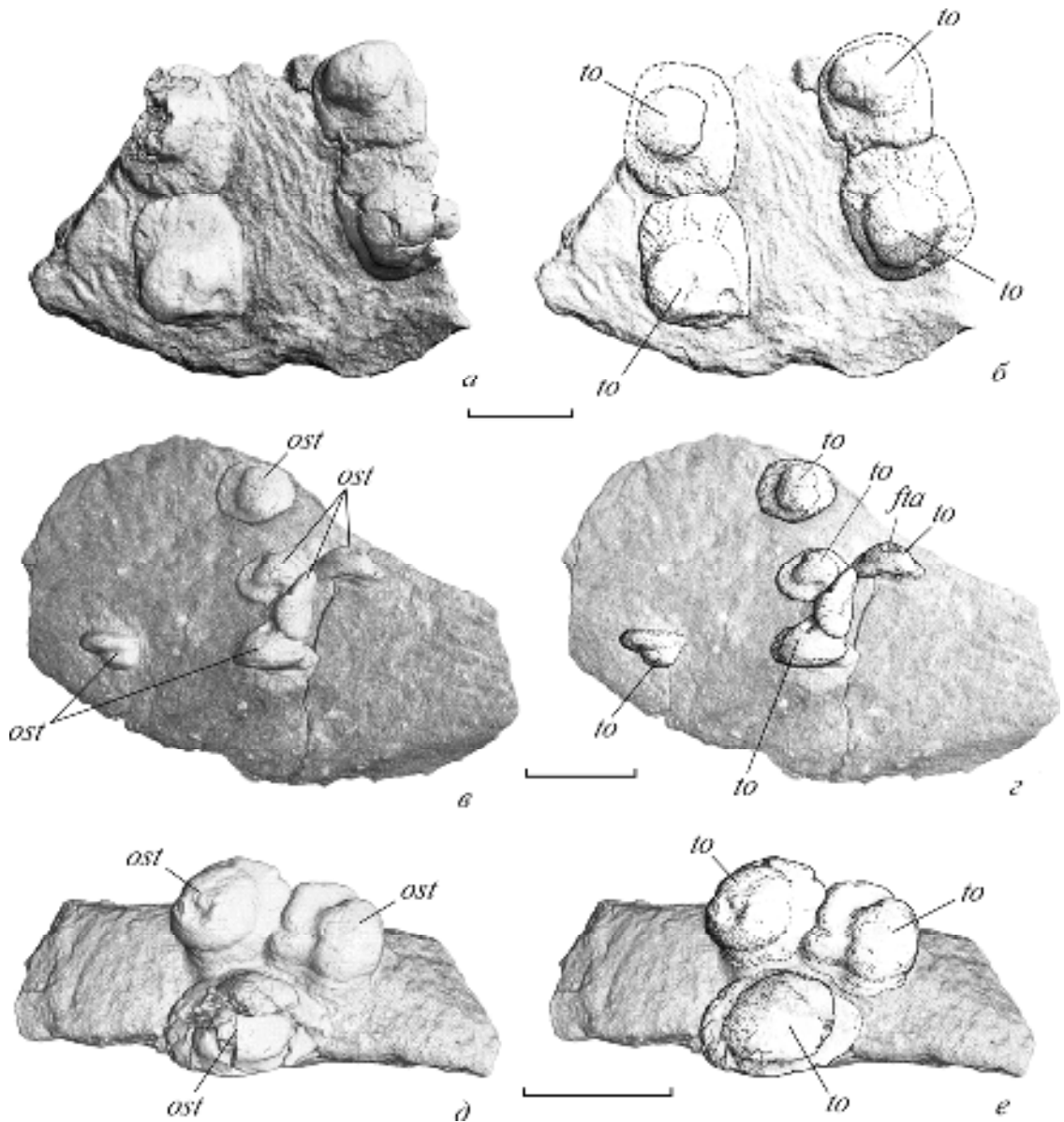


Рис. 5.5. *Deltavjatia rossica*, посткраниальные остеодермы, вид сверху; топотип ВПМ, № 02-20; мест. Котельнич. Длина масштабной линейки 1 см.

лах шейно-грудного отдела остеодермального покрова, в задней его части, так как у них отсутствуют спутники. Соединения захватывают только платформу. Почти все остеодермы данного экземпляра имеют двухлопастную платформу с широкой каймой и куполовидным дорсальным возвышением. По всей видимости, они являются латеральными остистыми.

Экз. № КПМ-288 крупнее вышеописанных экземпляров и представлен только передней частью скелета: череп и позвоночный столб с 1-го по 14-й позвонки и связанные с ним рёбра (табл. V). Остеодермальный покров начинается с 3-го позвонка и прослеживается до 13-го позвонка (рис. 5.6). Начиная с первого и до восьмого, сегменты представлены тетрадами, а начиная с 9-го – триадами. Внутри тетрад над 3–5-м позвонками шовные соединения связывают только основные остеодермы и остеодермы-спутники, а над 7–9-м позвонками, шовными соединениями связаны все четыре остеодермы. Основные латеральные остистые остеодермы характеризуются массивной двухлопастной платформой, куполовидным дорсальным возвышением и узкой или средней по ширине каймой (рис. 5.7). У некоторых остеодерм дорсальное возвышение покрыто радиальными гребнями. У остеодерм-спутников (2-й и 3-й сегменты остеодермального покрова) дорсальное возвышение конического типа. Начиная с девятого позвонка латеральные остистые остеодермы характеризуются узкой каймой, куполовидным дорсальным возвышением, покрытым родильными гребнями. Появляются медиальные остистые остеодермы. Они похожи на латеральные остистые остеодермы, но меньших размеров.

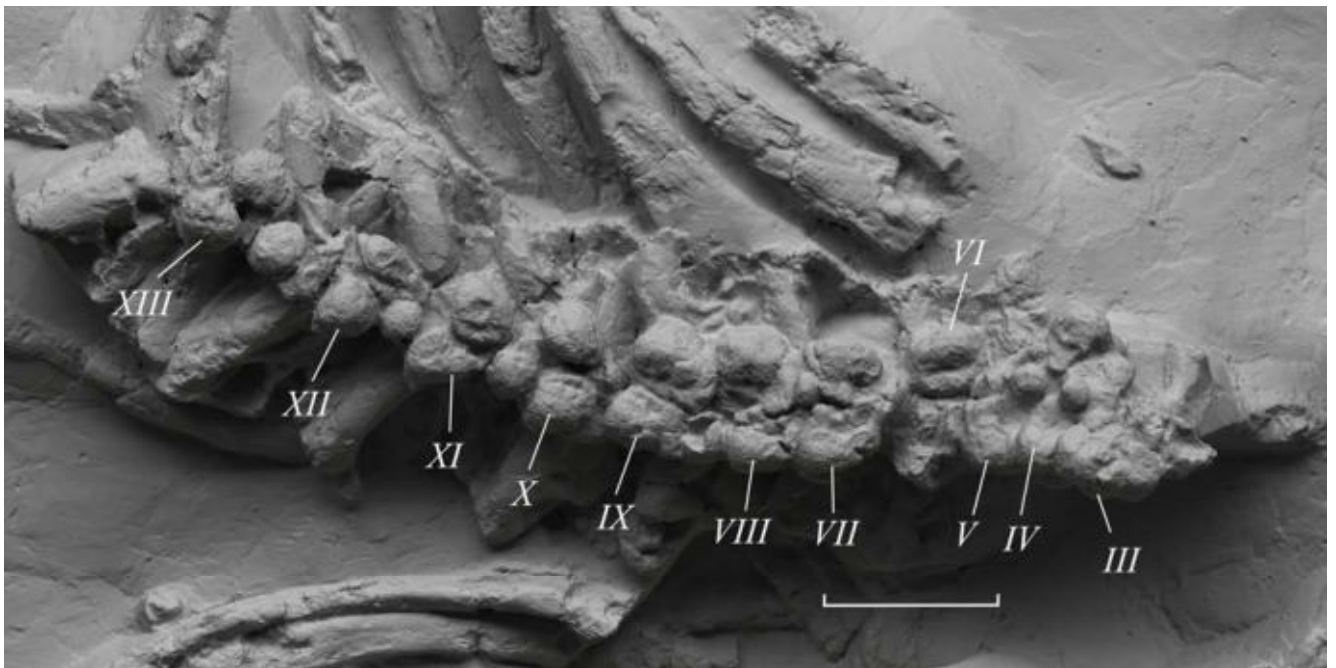


Рис. 5.6. *Deltavjatia rossica*, фрагмент позвоночного столба с 3-го по 14-й позвонки; топоним ВПМ, № КПМ-288; мест. Котельнич. Латинские числа – порядковые номера сегментов осевого скелета и связанных с ними сегментов остеодермального покрова. Длина масштабной линейки 5 см.

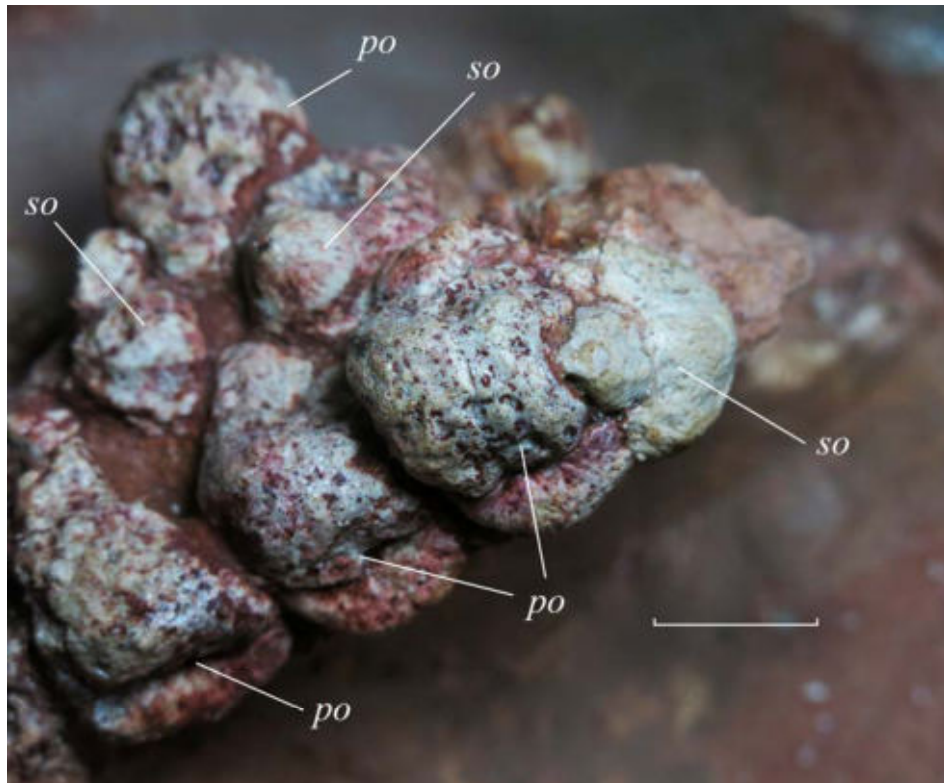


Рис. 5.7. *Deltavjatia rossica*, остеодермы, расположенные над 3-м и 5-м позвонками (3–5-й сегменты остеодермального покрова); топотип ВПМ, № КПМ-288; мест. Котельнич. Длина масштабной линейки 1 см.

Два более крупных экземпляра (№№ КПМ-286 и КПМ-23) представлены скелетами с плохо сохранившейся задней частью (таз и хвост), с конечностями и большинством рёбер (табл. I, IV). Остеодермальный покров экз. № КПМ-286 хорошо сохранился и достоверно присутствует в двух отделах: шейно-грудном и спинном (рис. 5.3; табл. IV). В шейно-грудном отделе, начиная с 3-го позвонка и до 5-го, сегменты представлены тетрадами, внутри которых все элементы связаны шовными соединениями (рис. 5.3). Над шестым позвонком отсутствует одна остеодерма-спутник, а над седьмым – к тетраде присоединилась остеодерма и, таким образом, в состав сегмента вошло 5 элементов.

Самый крупный скелет *D. rossica* – это экз. № КПМ-23 (табл. I). Его остеодермальный покров плохо сохранился и включает около 15 остеодерм. Над третьим и четвёртым позвонками сохранились остеодермы. Они расположены по две над каждым остистым отростком. Остеодермы над третьим позвонком характеризуются округлой платформой, которая расширяется кпереди. Остеодерм-спутников при таком строении платформы не бывает. Одна из остеодерм над четвёртым позвонком имеет двухлопастную платформу. Контактной поверхности, по всей видимости, нет.

Экземпляры №№ КПМ-232, КПМ-288, КПМ-292, описанные выше, рассматривались в качестве онтогенетической серии (Tsuji, 2013). На их основе Цудзи проследила возрастные изменения остеодермального покрова *D. rossica*. В частности, она отметила, что у самых маленьких особей (экз. № КПМ-292) остеодермы тесно связаны друг с другом шовными соединениями, а у взрослых особей остеодермы разделены и располагаются далеко друг от друга. Она объяснила это тем, что с возрастом, по мере увеличения размеров животного, а соответственно и позвонков, связанные с ними остеодермы отдалялись друг от друга. Исходя из этого, Цудзи заключила, что определённое расположение швов (в оригинале *suture patterns*) между остеодермами нельзя использовать в качестве диагностического признака, так как они могут оказаться характеристикой лишь определённой онтогенетической стадии. Из этого следует, что, по мнению Цудзи, швы исчезали с возрастом, так как остеодермы переставали контактировать друг с другом. Однако это не так. Шовные соединения представляют собой неподвижные соединения и с возрастом никуда не исчезают. Остеодермы также увеличиваются в размерах, как и остальные элементы скелета. Для демонстрации своего вывода Цудзи изобразила фрагменты позвоночного столба с остеодермами трёх экземпляров *D. rossica*. При этом для экз. № КПМ-292 она выбрала фрагмент, включающий 3–7-й позвонки, для экз. № КПМ-288 – 7–10-й позвонки, а экз. № КПМ-232 – 8–13-й позвонки. Как было показано выше, в разных частях тела остеодермальный покров парейазавров может быть разным, поэтому в онтогенетических исследованиях надо сравнивать только топографически идентичные части остеодермального покрова.

Остеодермальный покров *D. rossica* в онтогенезе не подвергался серьёзным изменениям. В морфологии отдельных остеодерм можно отметить такие изменения как наличие радиальных гребней у молодых особей и их отсутствие у взрослых, а также изменения пропорций основных элементов остеодерм: платформы и дорсального возвышения – у молодых особей кайма часто более широкая, а у взрослых, наоборот, чаще узкая. Отсутствие у взрослых особей соединений между остеодермами может объясняться отсутствием их и в молодом возрасте. То есть, у *D. rossica* могли быть особи с консолидированным остеодермальным покровом или не консолидированным. Это может объясняться, например, проявлением полового диморфизма или индивидуальной изменчивостью.

У *Scutosaurus tuberculatus*, несмотря на плохую сохранность остеодерм у обоих скелетов (экз. ПИН, №№ 2005/1533, 1578), можно отчетливо проследить все пять невральных рядов (рис. 4.2; табл. XIX, XX). Также можно отметить некоторые схожие морфологические признаки у остеодерм, принадлежащие этим рядам в скелетах молодой и взрослой особей: у латеральных остистых остеодерм обоих экземпляров можно увидеть двухлопастную платформу; на зигапофизных остеодермах обоих экземпляров присутствуют дорсальное возвышение и опоясывающие ямки. Однако тип дорсального возвышения у остеодерм экз. № 2005/1578 определить нельзя,

так как этот морфологический элемент в разной степени повреждён у всех остеодерм (вероятно, в процессе очищения скелета от породы). Сохранность скелета также не позволяет установить наличие или отсутствие апикальной ямки на всех представленных остеодермах.

В местонахождении Блюменталь-5 найдена изолированная остеодерма (экз. ПИН, № 5482/1), принадлежащая ещё более мелкой, видимо, ювенильной особи *S. tuberculatus* (рис. 5.8, *a*). Она характеризуется двухлопастной платформой, седловидной вентральной поверхностью, дорсальным возвышением пирамидального типа, опоясывающими ямками, задней ямкой и задней вырезкой. Эти признаки являются характерными для некоторых латеральных остистых остеодерм *S. tuberculatus* из типового местонахождения Соколки (рис. 5.8, *б*). Поэтому данная остеодерма, несомненно, принадлежит латеральному остистому ряду *S. tuberculatus*. Несмотря

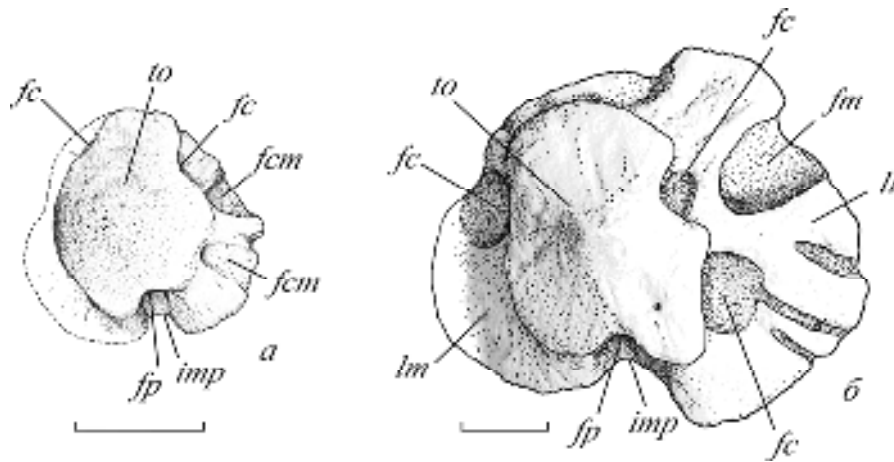


Рис. 5.8. *Scutosaurus tuberculatus*, изолированные латеральные остистые остеодермы: *a* – экз. ПИН, № 5482/1, мест. Блюменталь-5, *б* – топотип ПИН, № 2005/2833, мест. Соколки. Длина масштабной линейки 1 см.

на ряд сходных признаков, есть и отличия: латеральная лопасть более узкая, чем у экз. ПИН, № 2005/2833, трёхлопастная форма основания дорсального возвышения не такая отчётливая, и нет рёбер на дорсальном возвышении, которые делят его на три грани.

Также две остеодермы, принадлежавшие ювенильным особям, известны из местонахождений Аристово (экз. ПИН, № 3582/99) и Марьюшкина Слуда-С (экз. ПИН, № 4412/18). Обе остеодермы имеют двухлопастную платформу и заднюю ямку – характерные особенности латеральных остистых остеодерм *Scutosaurus*. У обоих экземпляров вентральная поверхность платформы плоская, тогда как у более крупных латеральных остистых остеодерм более старых особей эта поверхность всегда седловидная.

В онтогенезе посткраниальные остеодермы парейазавров могут изменяться, однако, эти изменения незначительны, что позволяет легко идентифицировать определённые морфологиче-

ские типы остеодерм в независимости от индивидуального возраста особи, которой они принадлежали. Так, латеральные остистые остеодермы *S. tuberculatus* всегда легко опознаются даже у ювенильных особей, благодаря уникальному набору признаков: двухлопастной платформе седловидной вентральной поверхности и задней ямки. Почти все морфологические элементы, описанные в главе 3, присутствуют уже на самых маленьких остеодермах (рис. 5.8, а). Неясность остается в отношении апикальной ямки, так как сохранность остеодерм молодой особи *S. tuberculatus* (экз. ПИН, № 2005/1578) плохая.

5.3. Индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость

Единственный представитель восточноевропейских парейазавров, для которого можно проследить индивидуальную изменчивость – это *Deltavjatia rossica*. Из типового местонахождения известно несколько десятков скелетов разной степени сохранности (подробнее в главе 2). Остеодермальный покров сохранился на следующих экземплярах: ВПМ, №№ КПМ-19, КПМ-23, КПМ-26, КПМ-232, КПМ-234, КПМ-286, КПМ-287, КПМ-288, КПМ-289, КПМ-290, КПМ-292, КПМ-299, КПМ-300 и 06-2015. У нескольких скелетов остеодермы не обнаружены: ВПМ,

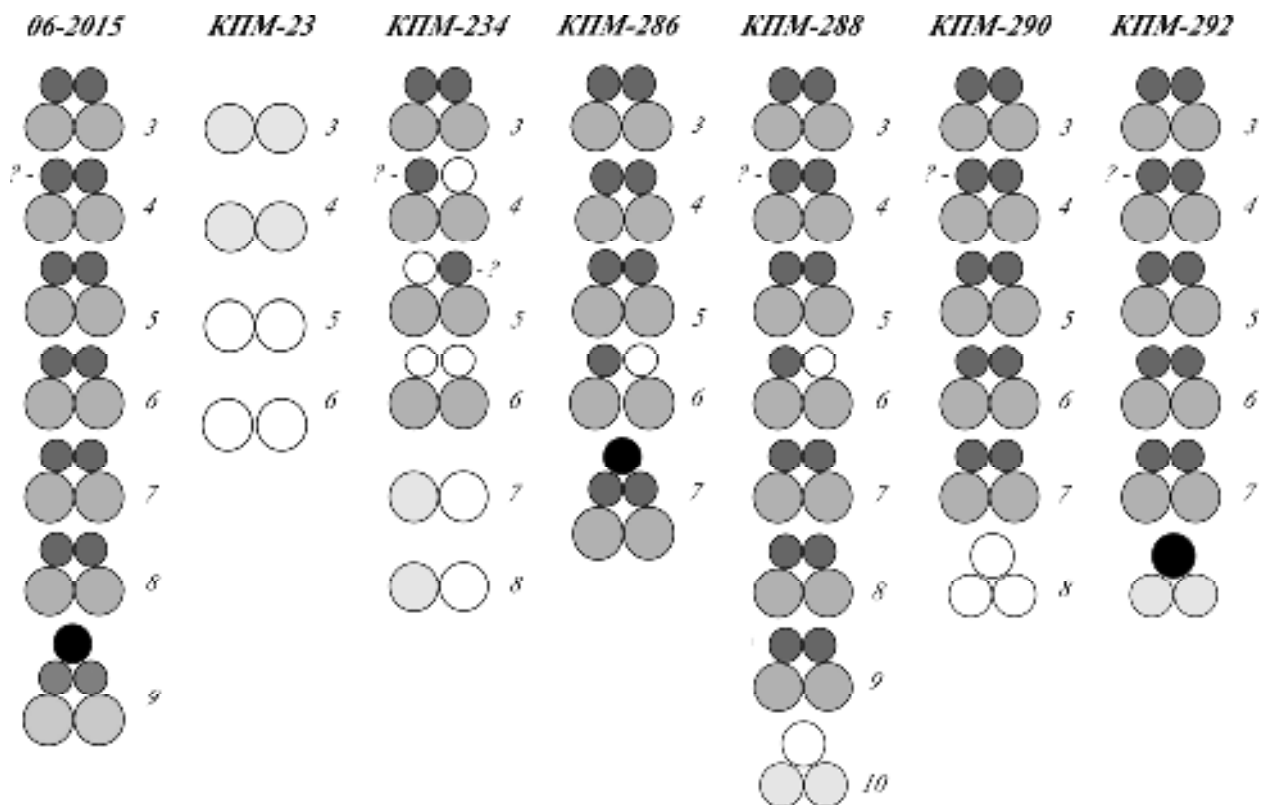


Рис. 5.9. Схемы строения шейно-грудного отдела остеодермального покрова у разных экземпляров *Deltavjatia rossica*. Сверху указаны номера экземпляров, сбоку от каждой схемы – номера сегментов осевого скелета. Цветом отмечены остеодермы: светло-серый – латеральные остистые, серый – латеральные остистые основные, тёмно-серый – латеральные остистые остеодермы-спутники, чёрный – медиальные остистые, белый – несохранившиеся. Знаком вопроса отмечены остеодермы, тип которых нельзя установить из-за плохой сохранности.

№№ КПМ/335, КПМ-336 и 17-00. Остеодермальный покров у всех экземпляров с остеодермами, представлен только остистыми рядами. При этом разные сегменты (тетрады, триады, диады и пентады) распределяются по-разному (рис.5.9). Первый сегмент, часто состоит из четырёх остеодерм (тетрада). Следующие сегменты также могут являться тетрадами, но у разных экземпляров их количество отличается (рис. 5.9). Тетрады, как правило, сменяются триадами, а затем диадами.

У целого ряда экземпляров: экз. №№ КПМ-19, КПМ-23, КПМ-26, КПМ-232, КПМ-287, КПМ-289, КПМ-299, КПМ-300 – остеодермальный покров сохранился лишь частично. У двух из них: №№ КПМ-19, КПМ-300 – найдены только по одной остеодерме. У экз. №№ КПМ-23, КПМ-287, КПМ-289 в передней части остеодермального покрова присутствуют сегменты из двух остеодерм, и нет никакого подтверждения того, что это были тетрады: платформа остеодерм расширяется вперёд, отсутствуют контактные поверхности от соединения с остеодермами-спутниками. Это необычно для парейазавров, так как соединения присутствуют даже когда остеодермальный покров слабо развитый. Таким образом, среди скелетов *D. rossica* наблюдаются экземпляры с более консолидированным шейно-грудным отделом остеодермального покрова и с менее консолидированным. В первом случае остеодермы формируют тетрады, внутри которых всегда существуют соединения, а во втором – диады, внутри которых соединений нет.

5.4. Групповая (межпопуляционная и таксономическая) изменчивость

У остеодерм из конкретных местонахождений могут присутствовать морфологические признаки и их сочетания, которые отсутствуют у остеодерм из других местонахождений. Также рисунок остеодермального покрова парейазавров из одних местонахождения может отличаться от такового парейазавров из других местонахождений. Подобные признаки различают группы парейазавров, захороненных в разных местонахождениях, то есть представляют собой признаки групповой изменчивости. Если это одиночный морфологический признак, и он проявляется у остеодерм только из одного местонахождения, то такой признак признается популяционным (межпопуляционная внутривидовая изменчивость). Если же это целая ассоциация признаков, образующих определенный морфотип остеодерм, который к тому же присутствует у парейазавров из разных местонахождений, то такие признаки рассматриваются как характеризующие межвидовые различия, то есть как таксономические признаки. Таксономические признаки приведены в диагнозах валидных родов и видов восточноевропейских парейазавров в главе 6. Примеры возможной межпопуляционной внутривидовой изменчивости рассмотрены в главе 7.

Следует отметить, что для таксономической идентификации парейазавров необходимо рассматривать не отдельные остеодермы (хотя в некоторых случаях этого вполне достаточно, самыми диагностичными являются остеодермы латеральных остистых и зигапофизных рядов), а комплекс остеодерм, представляющих все морфологические типы, принадлежащие одному

таксону – морфокомплекс. К сожалению, весь морфокомплекс в большинстве местонахождений не представлен, и чаще всего приходится иметь дело с единичными экземплярами. По этой причине не всегда можно уверенно сказать, является ли наблюдаемая групповая изменчивость (различия между парейзаврами разных местонахождений) межвидовой или межпопуляционной. В подобных случаях таксоны определялись в открытой номенклатуре (aff.).

ГЛАВА 6. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Согласно последним данным (Ивахненко, 2008; Бояринова, Голубев, 2023), валидными являются следующие таксоны восточноевропейских парейазавров: *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), *S. tuberculatus* (Amalitzky, 1922), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, 1987, *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937, *Obirkovia gladiator* Bulanov et Jashina, 2005 и *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023. В настоящей работе система восточноевропейских парейазавров принимается по Ивахненко (2008) с двумя изменениями: 1) в качестве валидного названия вслед за первыми ревизирующими (Каландадзе и др., 1968) признаётся *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), а не *D. vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937); 2) семейство *Elginiidae* традиционно отнесено к подотряду *Pareiasaurina*, а не *Nycteroleterina*. Краниологические диагнозы и описания таксонов восточноевропейских парейазавров приведены в работах Ивахненко (1987, 2001, 2008; Ивахненко и др., 1997). В данной главе для каждого рода и вида представлена только характеристика остеодермального покрова.

ОТРЯД PAREIASAURIDA

ПОДОТРЯД PAREIASAURINA

СЕМЕЙСТВО BRADYSAURIDAE von HUENE, 1948

Род *Deltavjatia* Lebedev, 1987

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

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

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

Типовой вид – *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937.

Диагноз. Остеодермальный покров слабо развитый, платформенный, разреженный, без медиального остистого ряда в передней части и с медиальным остистым рядом в средней части; в передней части присутствуют основные остеодермы и остеодермы-спутники, образующие тетраду. Основные остеодермы крупнее остеодерм-спутников. Морфологическое разнообразие платформенных остеодерм бедное. Остеодермы среднеразмерные (до 3,5 см), простого строения, ямки и вырезки отсутствуют. Дорсальное возвышение куполовидное (у остеодерм-спутников может быть коническим), занимает центральное положение или смещено к переднему или заднему контактному краю платформы, может отсутствовать у остеодерм-спутников.

Кайма у латеральных остистых основных и медиальных остеодерм толстая и узкая. В сегментах передней части остеодермального покрова остеодермы могут образовывать шовные соединения друг с другом.

Видовой состав. *D. rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937).

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

Распространение: верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, верхнепутятинский подгоризонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatkensis*; Кировская обл.

***Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937)**

Табл. I–VIII

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

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

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

Deltavjatia vjatkensis: Ивахненко, 1987, с. 76, рис. 23; 2001, с. 59, рис. 13; 2008, с. 76, рис. 33, табл. IV, фиг. 1; Ивахненко и др., 1997, с. 19, табл. 45, рис. 1; Lee, 1997a, p. 254, fig. 4, B, 5, B, 6, B.

Deltavjatia rossicus (err.): Tsuji, 2013, p. 2, fig. 1–29.

Deltavjatia rossica: Boitsova et al., 2019; Boyarinova et al., 2019, p. 54, fig. 1, B.

Голотип – ПИН, № 2212/1, череп; Кировская обл., Котельничский район, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatkensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка.

Описание (рис. 3.8, б, в, 5.2–5.7, 5.9, 6.1–6.3). Остеодермальный покров слабо развитый, разреженный, платформенный. Непрерывный медиальный остистый ряд остеодерм отсутствует. В кранио-каудальном направлении остеодермальный покров перекрывает три отдела позвоночного столба: шейный, спинной и крестцовый. Первые остеодермы достоверно появляются на уровне 3-го шейного позвонка. Остеодермальный покров представлен только остистыми остеодермами: медиальными и латеральными (рис. 6.1).

Латеральные остистые ряды остеодерм прослеживаются почти непрерывно над шейным, и спинным отделами позвоночного столба, а также, вероятно, над крестцовым отделом¹.

Медиальный остистый ряд хорошо прослеживается в спинном отделе остеодермального

¹ В этой области скелета в ископаемом состоянии остеодермы чаще всего не сохраняются, либо находятся не в прижизненном положении, а смещены в область над рёбрами.

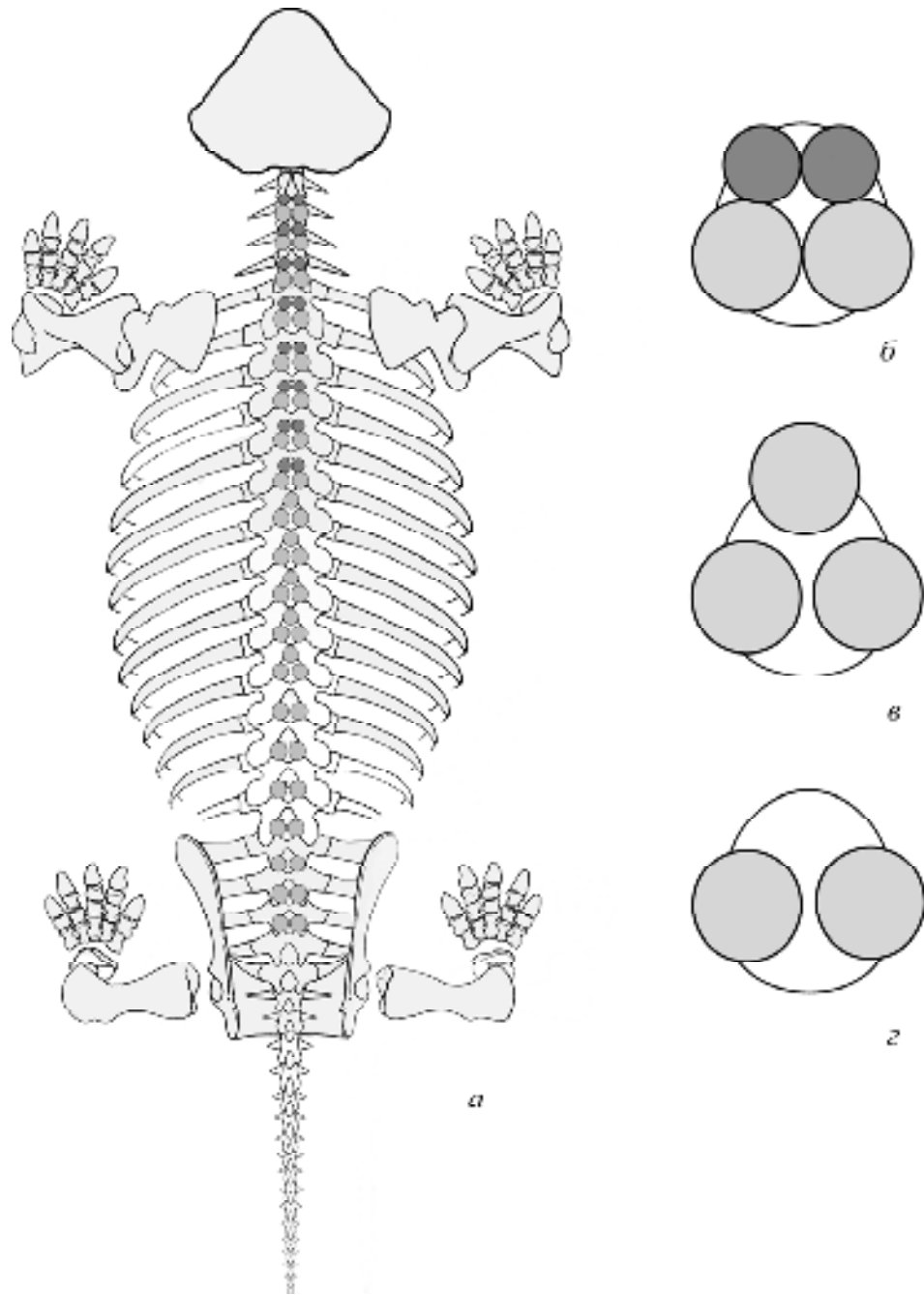


Рис. 6.1. Схема расположения посткраниальных остеодерм *Deltavjatia rossica*: *a* – схема остеодермального покрова; *б–г* – сегменты остеодермального покрова: из четырёх остеодерм (тетрада), *в* – из трёх остеодерм (триада), *г* – из двух остеодерм. Тёмно-серым цветом отмечены остеодермы-спутники. Схема отражает только краниально-каудальную последовательность расположения зон, образованных определённым типом сегмента остеодермального покрова: граница между зонами у разных экземплярах проходят на разных уровнях.

покрова. Медиальные остистые остеодермы могут присутствовать и в шейно-грудном отделе.

Над верхними площадками остистых отростков могут располагаться по четыре (тетрада), по три (триада), по две и по пять остеодерм. Тетрады состоят из четырёх латеральных остистых остеодерм: двух основных остеодерм и двух остеодерм-спутников (рис. 6.1, *б*). Между остео-

дермами, формирующими тетраду, всегда присутствуют соединения, при этом в единый блок могут быть объединены либо только каждая основная остеодерма и её спутник, либо все четыре остеодермы. Триады, как правило, состоят из двух латеральных остистых и одной медиальной остистой остеодерм (рис. 6.1, в). Иногда над остистым отростком можно увидеть три остеодермы, когда одна из остеодерм-спутников отсутствует, а другая разрастается в медиальном направлении, приобретая таким образом псевдоцентральное положение (рис. 5.2, в, 5.3). Остеодермы, формирующие триаду, не соединяются между собой. Кроме тетрады и триады могут наблюдаться сегменты остеодермального покрова, состоящие из пяти остеодерм (в средней части остеодермального покрова) или из двух остеодерм (в любой части остеодермального покрова) (рис. 5.2, г, 5.3, 6.1). Пять остеодерм внутри одного сегмента – это редкое явление (экз. ВПМ, №№ 06-2015 и, предположительно, КПМ-286) (рис. 5.9), и они представлены четырьмя латеральными остистыми (основные и спутники) и одной медиальной остеодермами. То есть, иногда кроме тетрады над одним остистым отростком может располагаться "лишняя", пятая, остеодерма, занимающая антеро-медиальное положение в сегменте (рис. 5.3). Сегмент остеодермального покрова, состоящий из двух остеодерм, представлен латеральными остистыми остеодермами (рис. 5.9, 6.1). Вероятно, что в некоторых случаях наличие только двух остеодерм над остистым отростком – результат тафономической потери: медиальная остистая остеодерма не сохранилась.

Остеодермы простого строения, мелко- и среднеразмерные (длина по длинной оси до 35 мм), платформенные, представлены медиальными остистыми и латеральными остистыми остеодермами. Латеральные остистые остеодермы разделяются на три разновидности: латеральные остистые, основные латеральные остистые и остеодермы-спутники (рис. 6.2). Понятие "основная" используется в том случае, когда внутри одного сегмента перед латеральной остистой остеодермой располагается другая латеральная остистая остеодерма меньших размеров, называемая здесь остеодермой-спутником. Основная остеодерма и остеодерма-спутник соединяются друг с другом зубчатым или плоским швом.

Медиальные остистые остеодермы характеризуются массивной платформой округлой формой при виде сверху (рис. 6.2, а, б). Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность плоская или выпуклая. Край платформы гладкий или слабоволнистый. Дорсальное возвышение крупное, высокое, куполовидное, занимает центральное положение. Форма основания дорсального возвышения округлая. Поверхность дорсального возвышения иногда покрыта радиальной скульптурой, состоящей из чередующихся тонких гребней и канавок. Кайма незамкнутая, неравномерная по ширине, достигая впереди наибольшей ширины, кзади сужается или сходит на нет. Ямок и вырезок нет.

Латеральные остистые остеодермы (рис. 5.5, а, б) участвуют в формировании триад, и

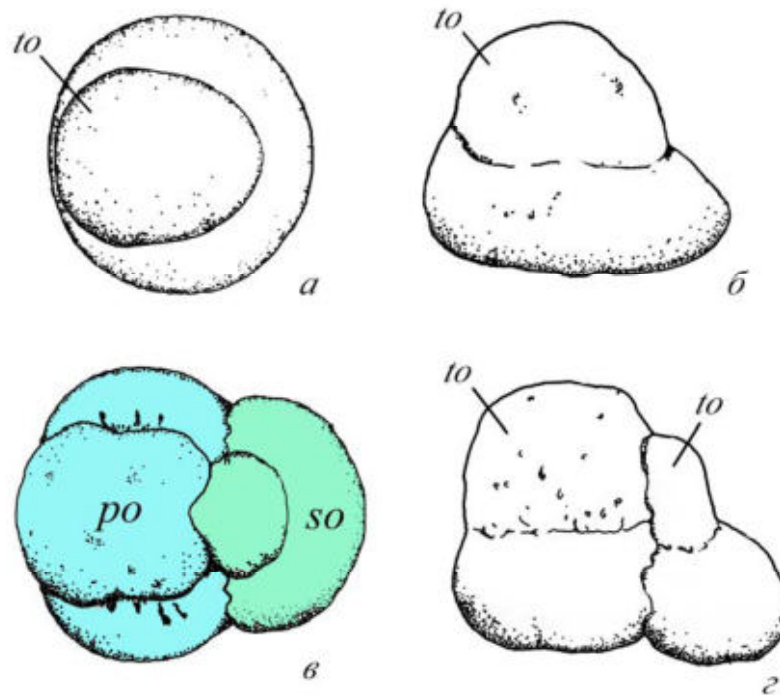


Рис. 6.2. *Deltavjatia rossica*, посткраниальные остеодермы: *a, б* – медиальная остистая остеодерма: *a* - вид сверху, *б* – вид сбоку; *в, з* – основная латеральная остистая остеодерма в соединении с остеодермой-спутником: *в* – вид сверху, голубым цветом выделена основная остеодерма, зелёным – остеодерма-спутник, *з* – вид сбоку.

сегмента остеодермального покрова, состоящего из двух остеодерм. Латеральные остеодермы не имеют спутников. Они характеризуются массивной платформой, форма которой может быть двухлопастной или округлой. Когда платформа двухлопастная, то, как правило, латеральная лопасть больше медиальной, но в некоторых случаях размеры медиальной лопасти превышают размеры латеральной (рис. 5.5, *a, б*). Вентральная поверхность платформы плоская. На ней часто присутствует одно крупное отверстие для прохождения кровеносного сосуда. Край платформы слабоволнистый. Дорсальное возвышение крупное, высокое, куполовидное (полусферическое), занимает центральное положение. Форма основания дорсального возвышения округлая. Поверхность дорсального возвышения иногда (у молодых и ювенильных особей) покрыта радиальной скульптурой, состоящей из чередующихся тонких гребней и канавок (табл. VIII). Кайма узкая, достигая наибольшей ширины впереди и в боковой (внутренней, приконтактной). Может быть и замкнутой и незамкнутой (рис. 5.5, *a, б*). Сзади кайма сходит на нет или становится очень узкой. Ямок на кайме нет. Контактные поверхности присутствуют у некоторых остеодерм, соединяя две латеральные остистые остеодермы внутри сегмента (рис. 5.5, *a, б*).

Основные латеральные остистые (рис. 6.2, *в, з, 6.3*) остеодермы характеризуются массивной двухлопастной платформой. Лопастей треугольной или округлой формы, как правило, разного размера. Латеральная лопасть больше медиальной. Вентральная поверхность плат-

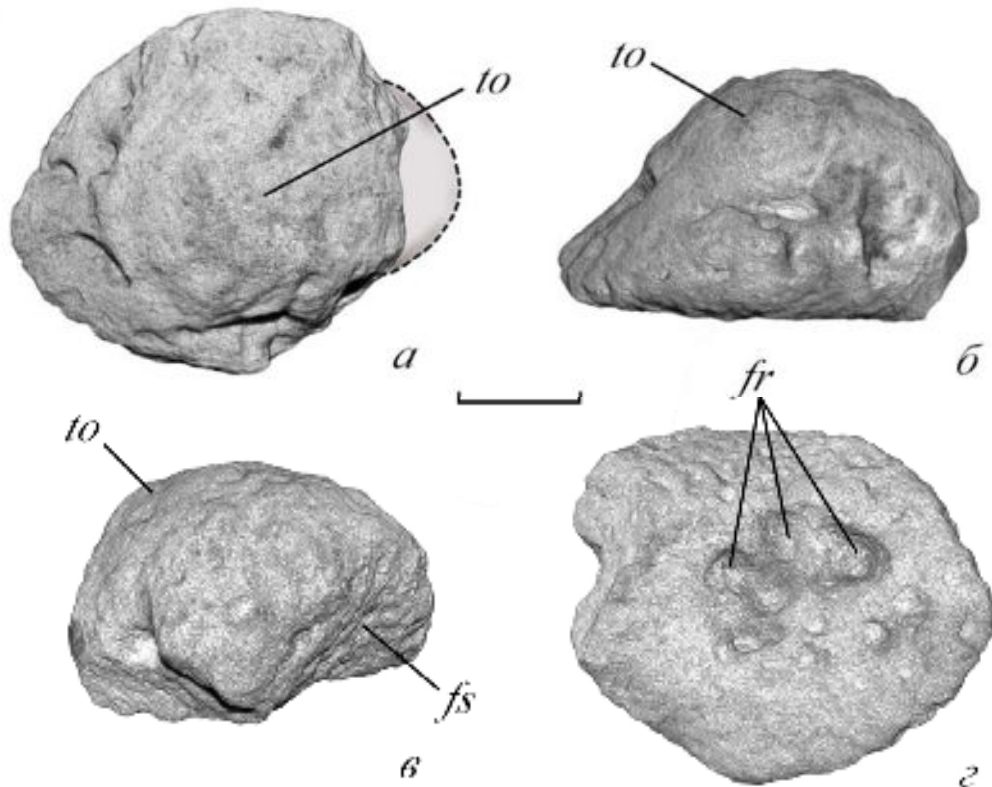


Рис. 6.3. *Deltavjatia rossica*, изолированная основная латеральная остистая остеодерма; экз. ПИН, № 2212/113; мест. Котельнич: *а* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид сбоку со стороны контактной поверхности, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

формы плоская или седловидная. На ней часто присутствует одно крупное отверстие для прохождения кровеносного сосуда. Край платформы гладкий или слабоволнистый. Дорсальное возвышение крупное, высокое, куполовидное. Форма основания дорсального возвышения округлая или яйцевидная. Длинная ось дорсального возвышения с яйцевидной формой основания находится перпендикулярно относительно длинной оси платформы остеодермы. Дорсальное возвышение занимает центральное положение. Поверхность дорсального возвышения иногда (у молодых особей) покрыта радиальной скульптурой, состоящей из чередующихся тонких гребней и канавок. Иногда в апикальной части дорсального возвышения присутствует небольшое углубление (экз. ВПМ, № КПМ-06-2015, 02-20). Кайма узкая, незамкнутая. Спереди разрыв каймы происходит на месте соединения с остеодермой-спутником. Сзади кайма сходит на нет или становится очень узкой. Ямок на кайме нет. Спереди присутствует контактная поверхность от чешуйчатого соединения. Она затрагивает и платформу и дорсальное возвышение. Контактная поверхность плоская или вогнутая, не несет скульптуры, пронизана отверстиями для прохождения кровеносных сосудов, расположена под наклоном таким образом, что основная остеодерма налегает сверху на остеодерму-спутник.

Латеральные остистые остеодермы-спутники присутствуют в передней части остеодер-

мального покрова (рис. 6.2). Они прилегают к основным остеодермам спереди, образуя с ними плотный контакт (рис. 6.2, в, з). Платформа остеодерм-спутников имеет различную форму при виде сверху: овальную, прямоугольную, треугольную. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность может быть седловидной, вогнутой или плоской. Дорсальное возвышение присутствует у большинства остеодерм, но может отсутствовать. Оно обычно некрупное, куполовидное или коническое, может занимать центральное положение, но чаще смещено к самому заднему краю платформы, плотно прилегая к передней поверхности дорсального возвышения основной остеодермы и образуя с ним единую морфологическую структуру. Основание дорсального возвышения округлой формы или в форме полукруга (если соединяется с дорсальным возвышением основной остеодермы). Кайма широкая, незамкнутая – сходит на нет кзади в зоне контакта с основной остеодермой. Ямки и вырезки любых типов отсутствуют. На всех остеодермах присутствует контактная поверхность от чешуйчатого соединения. Она затрагивает и платформу и дорсальное возвышение, не несет скульптуры, имеет нижний выступ, который подходит под основную остеодерму (рис. 6.2, з).

Распространение: см. распространение рода.

СЕМЕЙСТВО PAREIASAURIDAE COPE, 1896

Род *Proelginia* Hartmann-Weinberg, 1937

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

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

Типовой вид – *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937

Диагноз. Остеодермальный покров слабо развитый, платформенный, разреженный, без медиального остистого ряда в передней части остеодермального покрова; в передней части присутствуют основные остеодермы и остеодермы-спутники, образующие тетраду. Остеодермы-спутники могут быть крупнее основных остеодерм в шейно-грудной области. Морфологическое разнообразие платформенных остеодерм бедное. Остеодермы среднеразмерные (до 4,6 см), простого строения. Ямки всех типов отсутствуют. Дорсальное возвышение куполовидное, занимает центральное положение или смещено к переднему или заднему контактному краю платформы, может отсутствовать у остеодерм-спутников. Кайма у основных остеодерм тонкая и широкая. На кайме могут присутствовать глубокие радиально расходящиеся складки и гребни. Контактные поверхности шовных соединений если присутствуют, то только на остеодермах шейно-грудной области и в количестве не более двух на одной остеодерме. Край остеодермы может быть неровным, с вырезками; задняя и заднебоковая вырезки отсутствуют.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От всех родов семейства отличается мелкими размерами и простым строением остеодерм. От родов *Scutosaurus*, *Pareiasaurus*, *Pumiliopareia*, *Pareiasuchus* – слабо развитым остеодермальным покровом, присутствием остеодерм-спутников. От *Scutosaurus*, *Pumiliopareia* – отсутствием медиального ряда, отсутствием ямки на дорсальном возвышении. От *Scutosaurus*, *Senectosaurus*, *Pareiasaurus*, *Pareiasuchus* – отсутствием ямок на дорсальной поверхности платформы.

Замечания. Род *Proelginia* большинством специалистов рассматривается в качестве младшего синонима рода *Scutosaurus* Hartmann-Weinberg, 1930 (Ефремов, 1940; Ефремов, Вьюшков, 1955; Чудинов, 1964; Каландадзе и др., 1968; Kuhn, 1969; Ивахненко, 1987; Lee, 1997a). Проведённые нами исследования подтверждают валидность рода *Proelginia*. По строению посткраниального остеодермального покрова этот род более схож с родом *Deltavjatia* из сем. *Bradysauridae* и принципиально отличается от родов *Scutosaurus* и *Senectosaurus*, с которыми он располагается в одном сем. *Pareiasauridae*.

Распространение: верхняя пермь, верхнесеверодвинский и нижневятский подъярусы, верхнепутятинский подгоризонт и быковский горизонт, сёминские – чижевские слои, зона *Proelginia permiana*; Республика Татарстан и Кировская обл.

***Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937**

Табл. IX-XI

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

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

Голотип – ПИН, № 156/1, череп; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, с. Ильинское, местонахождение Сёмин Овраг-1; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус, верхнепутятинский подгоризонт, сёминские слои, подзона *Chroniosaurus dongusensis*, свита IV.

Описание (рис. 3.9, 3.21, 6.4, 6.5). Остеодермальный покров слабо развитый, охватывает как минимум шейный и спинной отделы, представлен только латеральными остистыми рядами, платформенный. Соединения между остеодермами достоверно присутствуют только в шейном отделе остеодермального покрова. Остеодермы мелких и средних размеров (до 45 мм). В передней части остеодермального покрова присутствуют латеральные остистые основные остеодермы и остеодермы-спутники (рис. 6.4, 6.5). Основные остеодермы имеют двухлопастную платформу, а также округлой или овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность

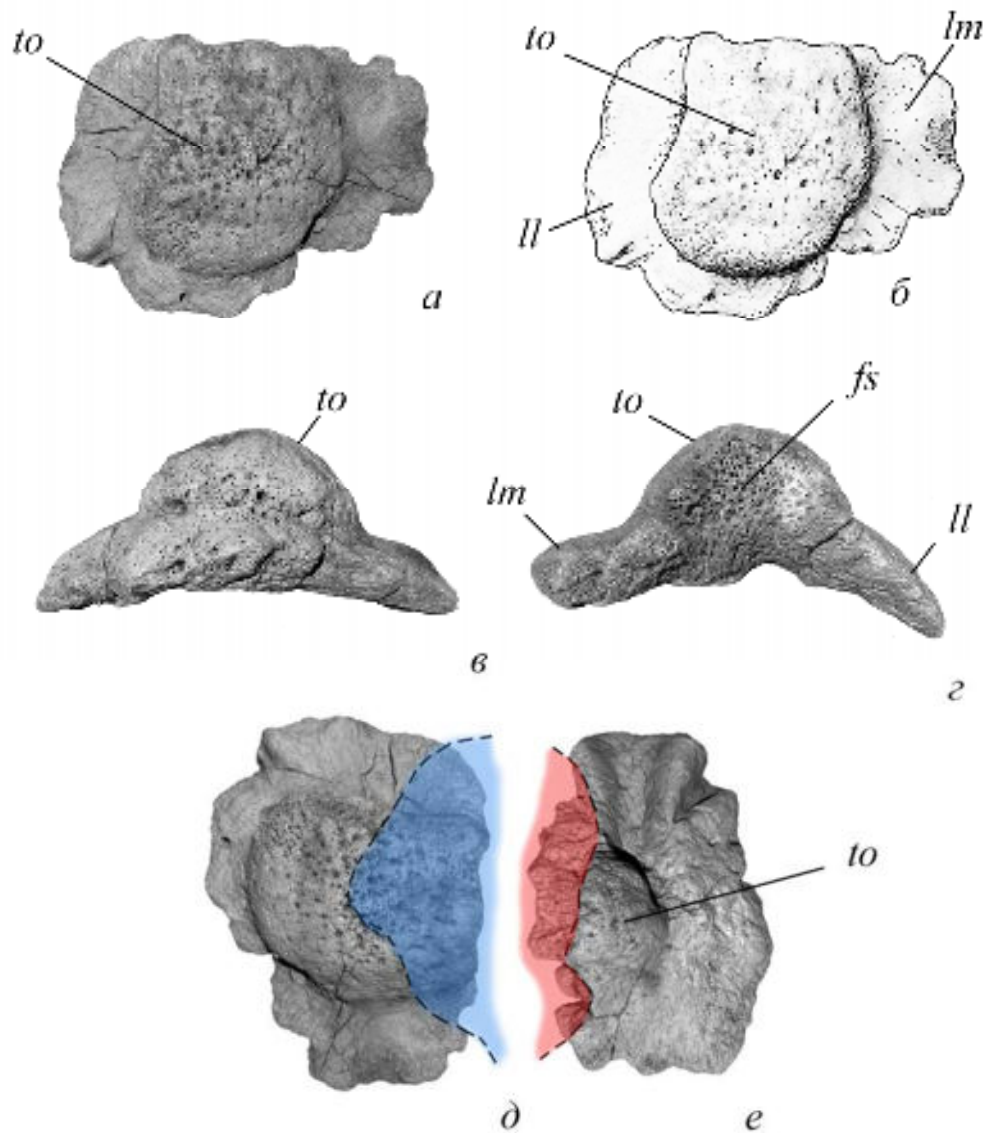


Рис. 6.4. *Proelginia permiana*, латеральные остистые остеодермы; мест. Сёмин Овраг-1: *a–d* – основная остеодерма, топотип ПИН, № 156/25-1: *a, б, д* – вид сверху, *в* – вид сзади, *г* – вид спереди, со стороны поверхности контакта с остеодермой-спутником; *е* – остеодерма-спутник, вид сверху, топотип ПИН, № 156/25-2. Красным цветом выделена контактная поверхность на дорсальной стороне, синим цветом – область контактной поверхности, расположенной с противоположной стороны остеодермы. Длина масштабной линейки 1 см.

выпуклая. Вентральная поверхность плоская или седловидная. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидное, с округлым, овальным или неправильной формы основанием. Дорсальное возвышение с овальной формой основания может быть ориентировано по-разному. В одном случае длинная ось основания совпадает с длинной осью платформы (рис. 6.5), в другом – она расположена перпендикулярно (рис. 6.4). Дорсальное возвышение занимает центральное положение или смещено к контактному (переднему) краю и соединяется с дорсальным возвышением остеодермы-спутника. Кайма может быть и широкой и узкой, замкнутой

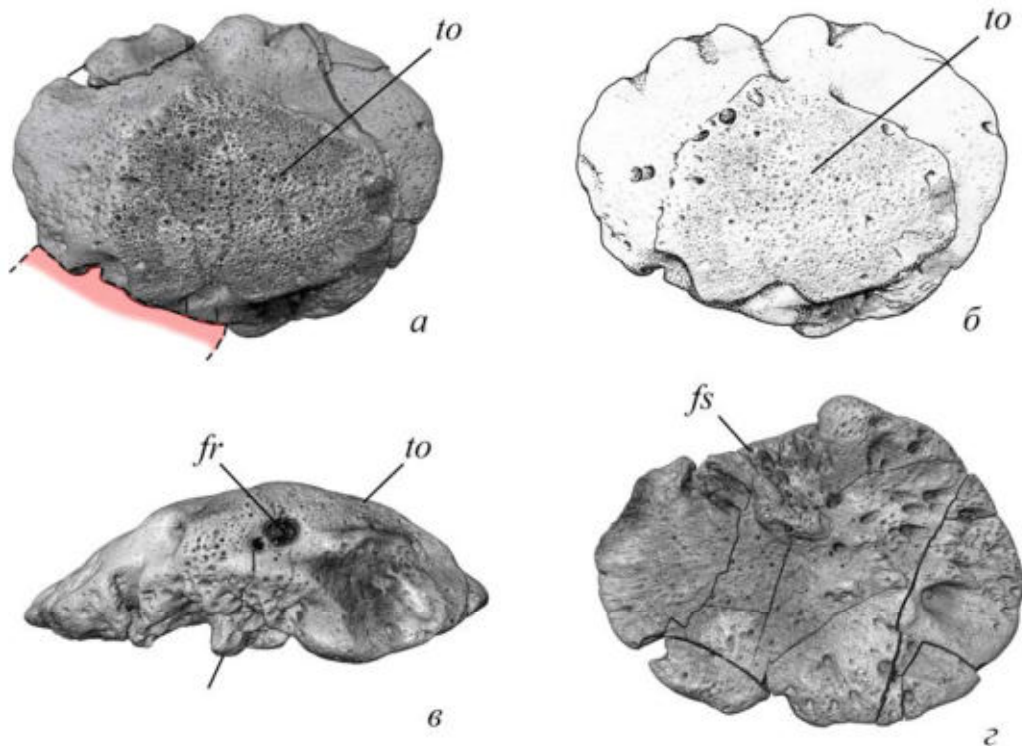


Рис. 6.5. *Proelginia permiana*; латеральная остистая остеодерма, топотип ПИН, № 156/325; мест. Сёмин Овраг-1: *a, б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, *г* – вид снизу. Красным цветом отмечен контактный край. Длина масштабной линейки 1 см.

или незамкнутой. Она бывает гладкой или несёт скульптуру в виде тонких нерегулярных радиально расходящихся гребней. У некоторых остеодерм присутствуют контактные поверхности плоского, чешуйчатого или зубчатого шовного соединения, не более двух у одной остеодермы. Контакт с расположенной впереди остеодермой-спутником затрагивает как платформу, так и дорсальное возвышение. Контактные поверхности не несут ярко выраженной скульптуры, могут присутствовать небольшие бугорки или гребни. Основная остеодерма всегда налегает сверху на остеодерму-спутник.

Остеодермы-спутники средних размеров (до 3,5 см), могут быть соразмерными с основной остеодермой или даже крупнее (табл. IX, фиг. 3).. Платформа выпуклая вверх, широкая, трапециевидной формы. Вентральная поверхность седловидная или плоская. Дорсальное возвышение присутствует не у всех остеодерм. Оно небольших размеров, куполовидное, с полу-сферической формой основания (из-за контактной поверхности, которая "срезает" часть возвышения), может занимать центральное положение или быть смещено к контактному (заднему) краю и соединяется с дорсальным возвышением основной остеодермы. На кайме присутствуют глубокие радиально расходящиеся складки. Ямки отсутствуют. Присутствуют контактные поверхности шовных соединения разных типов, которые затрагивают и дорсальное возвышение и платформу. Контактные поверхности плоского шовного соединения снабжены нижним карни-

зом, который подстилал основную остеодерму.

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

Распространение: см. распространение рода.

Род *Senectosaurus* Boyarinoва et Golubev, 2023

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

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

Типовой вид – *Senectosaurus karamzini* Boyarinoва et Golubev, 2023.

Диагноз. Остеодермальный покров среднеразвитый, платформенный, разреженный, но со сплошным щитом в шейной области. Морфологическое разнообразие платформенных остеодерм богатое. Остеодермы крупноразмерные (до 7,8 см). Дорсальное возвышение отсутствует на всех туловищных и некоторых шейных остеодермах. Верхняя поверхность большинства остеодерм покрыта многочисленными дорсальными ямками; присутствуют ямки второго порядка. Почти все остеодермы имеют контактные поверхности зубчатых и чешуйчатых шовных соединений; присутствует воронковидная контактная поверхность, которая сопровождается приконтактным вздутием. Неконтактный край ровный или слабоволнистый.

Видовой состав. Типовой вид.

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

Распространение. Верхняя пермь, верхнесеверодвинский и нижневятский подъярусы, верхнепутятинский подгоризонт и быковский горизонт, кичугские – ровдинские слои, подзона *Chroniosaurus levis* – подзона *Chroniosuchus paradoxus*; Вологодская, Кировская и Оренбургская обл., Республика Марий Эл, Республика Татарстан.

***Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023**

Табл. XII–XV

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

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

Голотип – ПИН, № 5864/1, фрагмент скелета (18 остеодерм, правая половина таза, левая подвздошная кость, фрагмент правой лопатки, две локтевые кости, большая и малая берцовые кости, правая бедренная кость, кость предплюсны, несколько рёбер, в том числе, четыре шейных, туловищный позвонок, пять зубов); Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, нижневятский подъярус, быковский горизонт, чижевские – ровдинские слои, подзона *Chroniosaurus levis* и подзона *Chroniosuchus paradoxus*, кутулукская свита.

Описание (рис. 3.11, *a, б*, 3.15, 3.16, *a, б*, 3.17, *a–в*, 3.18, 6.6–6.9). Обширность остеодермального покрова и область перекрытия установить невозможно. В передней части покрова существовал сплошной шейный щит. Посткраниальные остеодермы *S. karamzini* представлены только платформенным типом. В большинстве случаев – это массивные образования, средних и крупных размеров (30–78 мм по длинной оси). Среди них присутствуют остеодермы из шейной и туловищной областей.

Шейные остеодермы массивные, средних и крупных размеров (30–78 мм) (рис. 6.6, 68). По размеру и морфологии их можно разделить на две группы. В первую входят крупные, плоские остеодермы без дорсального возвышения, с воронковидной контактной поверхностью и приконтактным вздутием. Во вторую группу входят остеодермы средних размеров, с дорсальным возвышением у большинства экземпляров, с контактными поверхностями, полностью опоясывающими остеодерму, отсутствием воронковидной контактной поверхности и связанного с

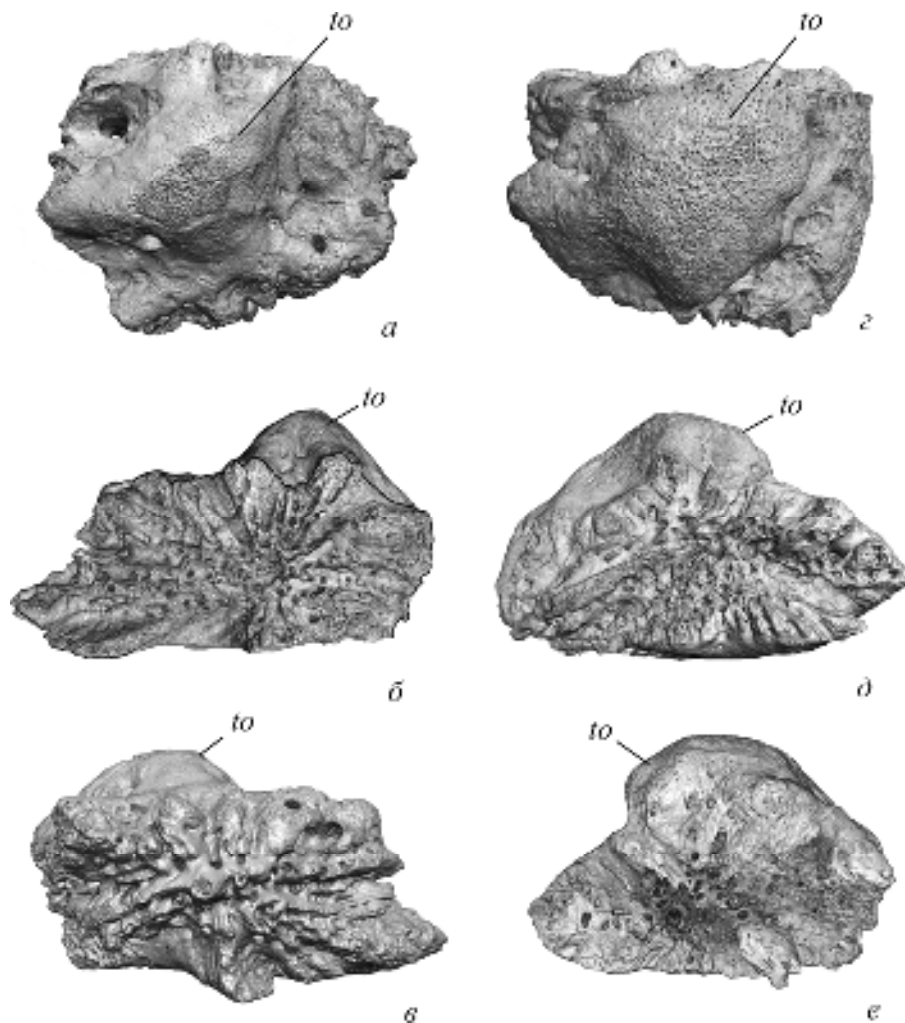


Рис. 6.6. *Senectosaurus karamzini*; шейные остеодермы, голотип ПИН, № 5864/1; мест. Преображенка-2: *a–в* – экз. № 5864/1-13: *a* – вид сверху; *б, в* – вид сбоку; *г–е* – экз. № 5864/1-14: *г* – вид сверху, *д, е* – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см..

ней приконтактного вздутия.

Группа 1 (экз. ПИН, №№ 5864/1-17, 1-18, 1-19) (рис. 6.7, *д-ж*). Остеодермы массивные

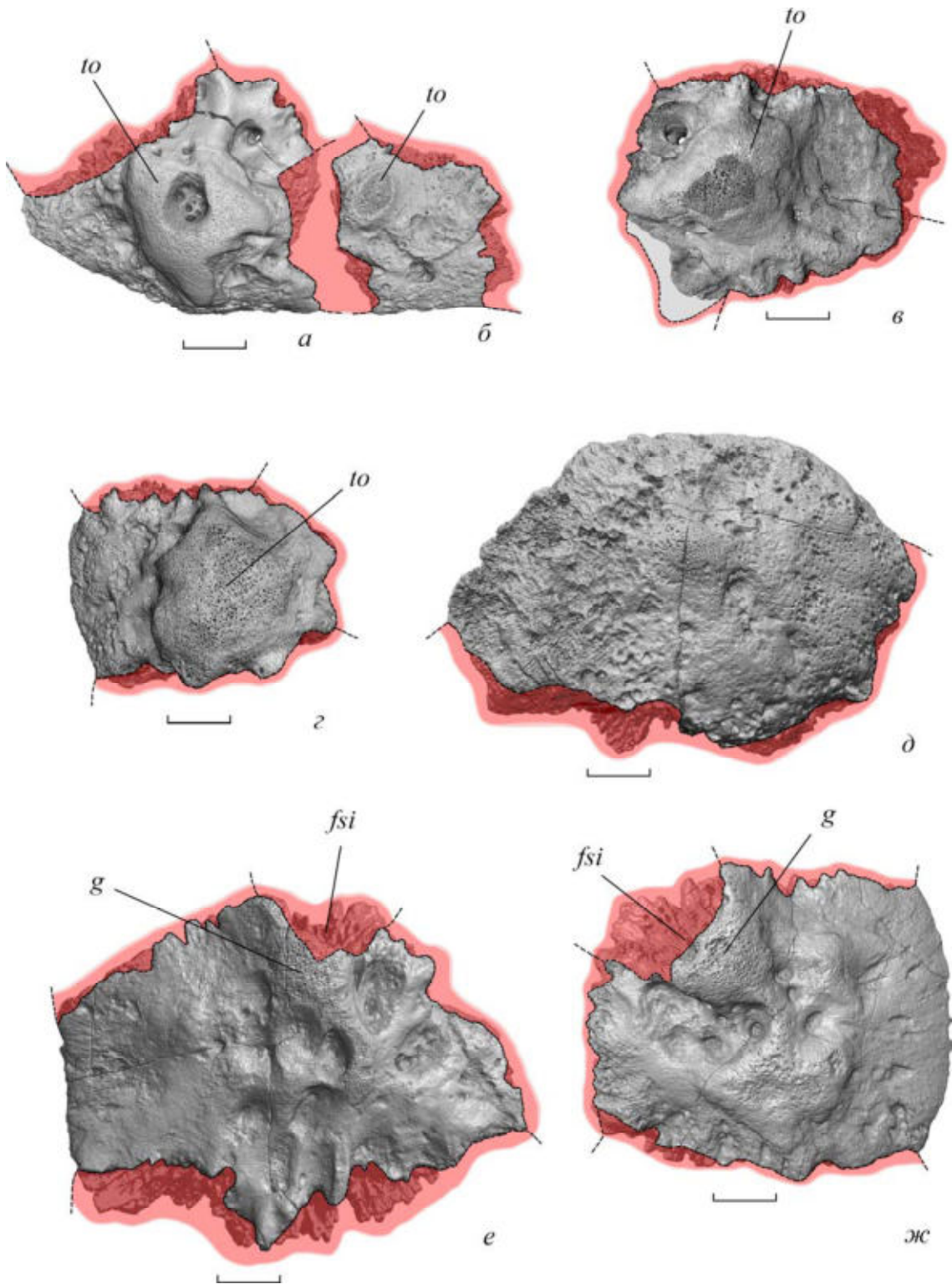


Рис. 6.7. *Senectosaurus karamzini*; шейные остеодермы, голотип ПИН, № 5864/1, вид сверху; мест. Преображенка-2: *a* – экз. № 5864/1-15, *б* – экз. № 5864/1-16, *в* – экз. № 5864/1-13, *г* – экз. № 5864/1-14, *д* – экз. № 5864/1-17, *е* – экз. № 5864/1-19, *ж* – экз. № 5864/1-18. Красным цветом отмечены контактные края остеодерм. Длина масштабной линейки 1 см

(толщина платформы до 25 мм), крупных размеров (60–78 мм). Платформа трапециевидной, прямоугольной, пятиугольной, треугольной формы, а также встречена неправильная форма, наиболее приближенная к овальной (экз. ПИН, № 5864/1-17). При виде сбоку платформа линзовидной формы. Вентральная поверхность платформы плоская, вогнутая, седловидная, на ней имеется одно или несколько крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Край платформы может быть ровным или слабо волнистым (неконтактный) или неровным (контактный). Дорсальное возвышение отсутствует, однако, на дорсальной поверхности платформы может присутствовать небольшой конусовидный бугорок (экз. ПИН, № 5864/1-17). На дорсальной поверхности платформы часто расположены замкнутые дорсальные и краевые дорсальные ямки. Как правило, ямки локализируются в центральной части платформы. Форма ямок округлая или овальная. Также может возникать более сложная форма при объединении нескольких рядом расположенных ямок. Контактные поверхности зубчатого шовного соединения хорошо развиты, широкие и протяженные: охватывают один край остеодермы, в некоторых случаях полностью или почти полностью опоясывают остеодерму. Поверхность соединения может быть вогнутой. Такой тип соединения. У большинства остеодерм данной группы имеется особая воронковидная контактная поверхность (*facies suturae infundibularis*), с которой связано приконтактное вздутие (*gibbus*), расположенное над ней. Стенки воронковидной контактной поверхности покрыты гребнями, шипиками и углублениями разной формы, а также пронизаны отверстиями для кровеносных сосудов. Сосуды тянулись вдоль стенок воронки. Приконтактное вздутие имеет треугольную форму при виде сверху.

Группа 2 (экз. ПИН, №№ 5864/1-13, 1-14, 1-15, 1-16) (рис. 6.6, 6.7, *a-z*). Остеодермы массивные (толщина платформы до 2,2 см), средних и крупных размеров (2,5–5 см). Платформа неправильной формы при виде сверху, линзовидная при виде сбоку. Вентральная поверхность платформы плоская, слабовыпуклая или седловидная. У большинства остеодерм присутствует крупное (высота до 1,5 см, ширина до 2,5 см) дорсальное возвышение куполовидное, конусовидное или кратерное. Может присутствовать конусовидный бугорок (экз. ПИН, № 5864/1-16), описанный выше для одной из остеодерм первой группы. Ямки редкие, обычно не более двух, реже их число может быть больше. Присутствуют апикальная, замкнутые дорсальные и краевые дорсальные ямки. Форма ямок округлая или овальная. Апикальная ямка хорошо выражена, глубокая. На дне ямок всех типов располагаются многочисленные отверстия для прохождения кровеносных сосудов, наиболее крупные могут насквозь пронизывать платформу остеодермы. Присутствуют контактные поверхности от зубчатых и чешуйчатых шовных соединений. Контактные поверхности от зубчатого шовного соединения чаще всего полностью опоясывают остеодерму, они широкие, могут быть плоскими или выступать в виде конуса. Скульптура представлена тонкими гребнями, радиально расходящимися из центра контактной поверхности, ши-

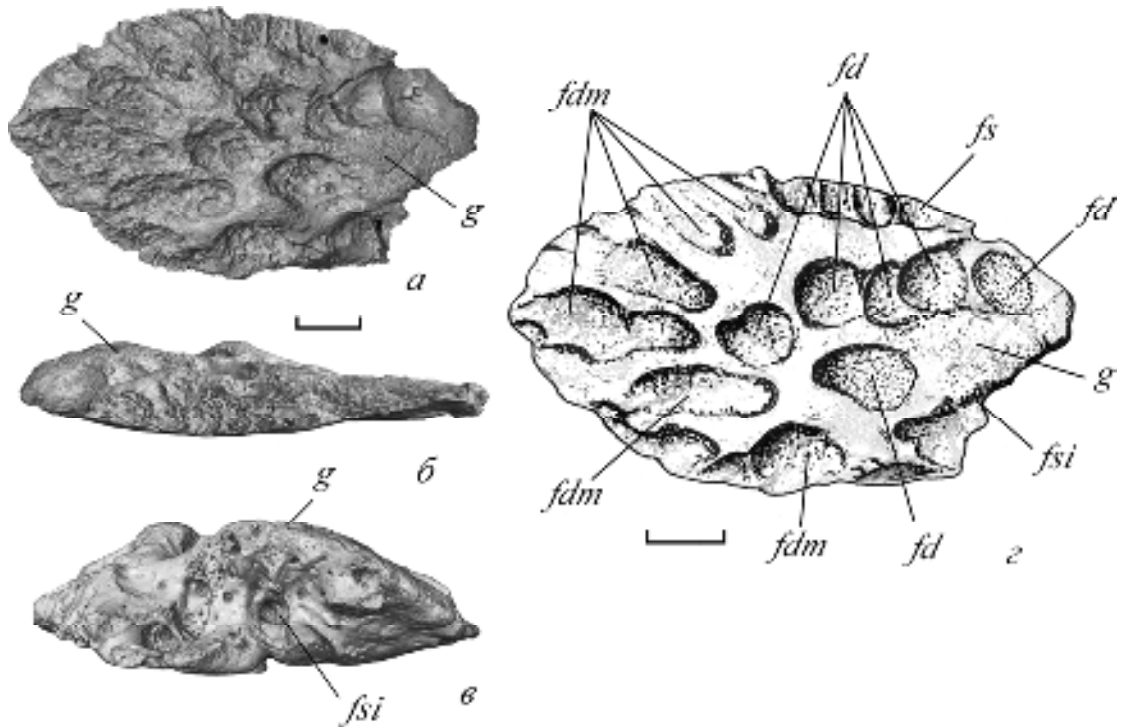


Рис. 6.8. *Senectosaurus karamzini*; изолированная туловищная остеодерма, голотип ПИН, № 5964/1-3; мест. Преображенка-2: *a, z* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид со стороны воронковидной контактной поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

пиками и углублениями. Контактные поверхности от чешуйчатого шовного соединения встречаются реже, представлены вмятинами на вентральной поверхности остеодерм, могут нести небольшие гребни в периферической части.

Туловищные остеодермы (рис. 6.8, 6.9) могут быть массивными (экз. ПИН, №№ 5964/1-2, № 2895/13) с толщиной платформы до 5 мм, или не массивными (экз. ПИН, №№ 5864/1-2 – 1-13) образованиями, средних и крупных размеров (30-75 мм). При отсутствии настоящего хорошо выраженного дорсального возвышения, можно отметить выпуклую вверх дорсальную поверхность остеодерм. При этом наибольшая толщина остеодермы наблюдается в краевой части возле *facies suturae infundibularis* (рис. 3.18, 6.8).

Платформа трапециевидной, прямоугольной и овальной формы при виде сверху. При виде сбоку платформа линзовидной формы. Вентральная поверхность платформы плоская, на ней имеется одно или несколько крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Край платформы может быть гладким или слабо волнистым (неконтактный) или неровным (контактный). Дорсальное возвышение отсутствует. На дорсальной поверхности платформы часто расположены ямки двух типов: дорсальные и краевые дорсальные (рис. 6.8). Как правило, дорсальные ямки локализируются в центральной части платформы. Форма ямок округлая или овальная. Также может возникать более сложная форма при объединении нескольких рядом

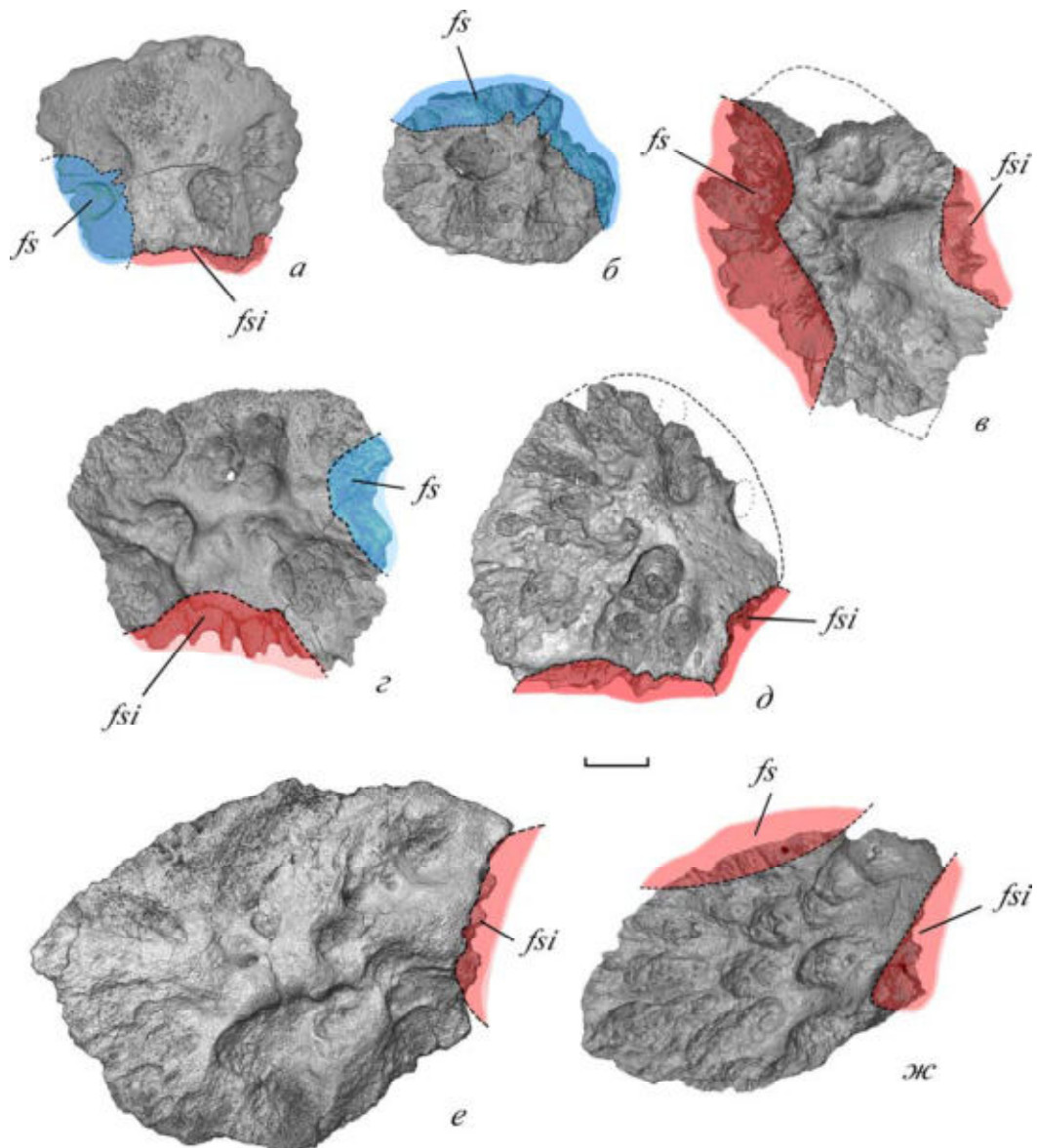


Рис. 6.9. *Senectosaurus karamzini*; посткраниальные остеодермы, голотип ПИН, № 5864/1, вид сверху; мест. Преображенка-2: *a* – экз. ПИН, № 5864/1-5; *б* – экз. № 5864/1-8; *в* – экз. № 5864/1-9; *г* – экз. № 5864/1-4; *д* – экз. № 5864/1-7, *е* – экз. № 5864/1-2, *ж* – экз. № 5864/1-3. Красным цветом показаны контактные поверхности с торцевой стороны (воронковидная) или на дорсальной стороне остеодермы, синим цветом показаны контактные поверхности на вентральной поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

расположенных ямок. Контактные поверхности хорошо развиты, широкие и протяженные: могут охватывать один или два края остеодермы (экз. ПИН, №№ 5964/1-3, 1-9; рис. 6.9). Скульптура представлена шиповидными выростами. Контактные поверхности сопровождаются нижними и верхними карнизами. У большинства остеодерм данной группы имеется *facies suturae infundibularis*, с которой связано приконтактное вздутие (*gibbus*), расположенное над ней.

Замечания. Голотип представляет собой совокупность костей посткраниального скелета, обнаруженных вместе, но не в сочленении друг с другом. Анатомически идентичных костей

среди них не обнаружено. Кости других особей тетрапод в местонахождении также не обнаружены. Очевидно, все найденные кости являются частью скелета одной особи. Кости скелета голотипа не беспорядочно перемешаны (Щербаков и др., 2024). Некоторые остеодермы (экз. ПИН, №№ 5864/1-2, 1-3) были найдены среди костей задней части тела (таз, бедренная кость, берцовые кости) – они интерпретируются как спинные (располагались над позвонками и ребрами). Также были найдены остеодермы (экз. ПИН, №№ 5864/1-13–1-16) среди костей передней части тела (ключицы, шейные рёбра, зубы) – они интерпретируются как шейные. На основе сходной морфологии из местонахождения Ключевой Овраг нами были диагностированы шейные остеодермы *S. karamzini*, которые ранее определялись как принадлежащие *S. itilensis*, и на этом основании для *S. itilensis* ошибочно реконструировался монолитный (сплошной) шейный щит (Ивахненко, 1987, 2001, 2008), который у представителей рода *Scutosaurus* в действительности отсутствует.

Хорошо выраженный рельеф в виде многочисленных бугорков и гребешков разного размера на поверхности бедренной кости (табл. IX, фиг. 3) и кости предплюсны (табл. IX, фиг. 4) в областях крепления сухожилий свидетельствует, что найденные в местонахождении Преображенка-2 остатки (голотип ПИН, № 5864/1), по всей видимости, принадлежали старческой особи парейазавра.

Остеодермы *S. karamzini* не похожи на остеодермы других восточноевропейских парейазавров. У них отсутствуют характерные наборы признаков, которые описаны для медиальных остистых, латеральных остистых, зигапофизных и костальных остеодерм *Scutosaurus* (Boyarinova, Golubev, 2022). Поэтому положение в скелете большинства остеодерм сложно интерпретировать. Однако крупные размеры и массивность позволяют отнести экз. ПИН, №№ 5894/1-1 и 2895/13 к остеодермам из передней части панциря и к одному из невральных рядов. В большей степени подходит латеральный остистый тип, так как обе остеодермы имеют несимметричную платформу. В этом случае торцевой (воронковидный) контакт, который присутствует у обоих экземпляров, можно интерпретировать как служащий для соединения с медиальной остистой остеодермой. Присутствие воронковидного контакта у шейных остеодерм, также может быть связано с наличием медиальных остистых остеодерм в составе шейного щита. На данном этапе воронковидная контактная поверхность, интерпретируется нами, как служащая для соединения латеральных остистых остеодерм с медиальными остистыми.

Распространение. Верхняя пермь, нижневятский подъярус, быковский горизонт, чижевские – ровдинские слои, подзона *Chroniosaurus levis* – подзона *Chroniosuchus paradoxus*; Кировская и Оренбургская обл., Республика Татарстан.

Род *Scutosaurus* Hartmann-Weinberg, 1930

Pareiosaurus (err.): Amalitzky, 1922, p. 6.

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

Типовой вид – *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922).

Диагноз. Остеодермальный покров, если присутствует, среднеразвитый, платформенно-коническо-сферический, разреженный, с медиальным остистым рядом. Морфологическое разнообразие платформенных остеодерм богатое. Остеодермы очень крупные (до 9,8 см). Дорсальное возвышение куполовидное, кратерное или пирамидальное; присутствует на всех платформенных остеодермах. Присутствуют ямки всех типов, кроме периферической. Контактные поверхности зубчатого шовного соединения если присутствуют, то только на остеодермах шейно-грудной области и в количестве не более двух на одной остеодерме. Край обычно неровный, с вырезками; могут присутствовать задняя краевая или заднебоковая краевая вырезка.

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

Сравнение: От родов *Nanoparia*, *Proelginia*, *Provelosaurus*, *Pumiliopareia* отличается крупными размерами; от *Pareiasaurus*, *Proelginia*, *Provelosaurus*, *Pumiliopareia* и *Senectosaurus* – наличием конических и сферических остеодерм; от *Senectosaurus* – присутствием дорсального возвышения у всех остеодерм, отсутствием *facies suturae infundibularis*, отсутствием внутри дорсальных ямок более мелких ямок второго порядка, отсутствием более двух контактных поверхностей от зубчатого соединения на одной остеодерме; от *Provelosaurus*, *Pumiliopareia* и *Senectosaurus* – относительно более крупными посткраниальными остеодермами (отношение максимальной длины остеодермы к длине черепа по сагиттальной линии более 0.125); от *Pareiasaurus*, *Pumiliopareia*, *Senectosaurus* – отсутствием контактных площадок у большинства посткраниальных остеодерм; от *Proelginia*, *Pumiliopareia* – присутствием ямок на дорсальной поверхности платформы; от *Pareiasaurus* и *Pumiliopareia* – отсутствием сплошного остеодермального покрова; от *Pareiasaurus* и *Proelginia* – присутствием медиального ряда остеодерм; от *Proelginia* – присутствием зигапофизного и костальных рядов остеодерм.

Распространение. Верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус и вятский ярус, верхнепутятинский подгоризонт – нефёдовский горизонт, сёминские – гороховецкие слои, зона *Proelginia permiana* и зона *Scutosaurus karpinskii*; Архангельская, Владимирская, Вологодская, Кировская, Оренбургская обл., Республика Татарстан.

Scutosaurus karpinskii (Amalitzky, 1922)

Pareiosaurus karpinskii: Amalitzky, 1922, p. 334.

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

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

Д и а г н о з. Посткраниальные остеодермы отсутствуют.

С р а в н е н и е. От всех видов рода отличается отсутствием посткраниальных остеодерм.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, топотипы ПИН, №№ 2005/1534–1539, 2827, скелеты.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя пермь, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, подзона *Chroniosuchus paradoxus*; Архангельская, Владимирская, Вологодская, Кировская, Оренбургская обл., Республика Татарстан.

Scutosaurus tuberculatus (Amalitzky, 1922)

Табл. XVI, XVII, XVIII, фиг. 2, 3, XIX-XXI.

Pareiosaurus tuberculatus: Amalitzky, 1922, p. 335.

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

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

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

О п и с а н и е (рис. 3.4, а, 3.7, в, е, 3.8, а, з, 3.11, в, 3.13, 3.20, 4.1, 4.2, 5.1, 5.8, 6.10–6.16). Остеодермальный покров среднеразвитый, разреженный, платформенно-коническо-сферический, состоит из остеодерм разнообразной морфологии, Соединения между остеодермами присутствуют только в шейной области. Шейный щит не сплошной. Невральные ряды представлены медиальными остистыми, латеральными остистыми и зигапофизными остеодермами (рис. 4.2, 6.10). Остистые остеодермы образуют триаду внутри одного сегмента (рис. 4.1, 5.1). Кроме невральных рядов, имеются костальные, как минимум по одному ряду с каждой стороны (рис. 4.2). Остеодермы представлены тремя типами – платформенным, коническим и сферическим. Платформенные остеодермы формируют невральные ряды и, как минимум, два

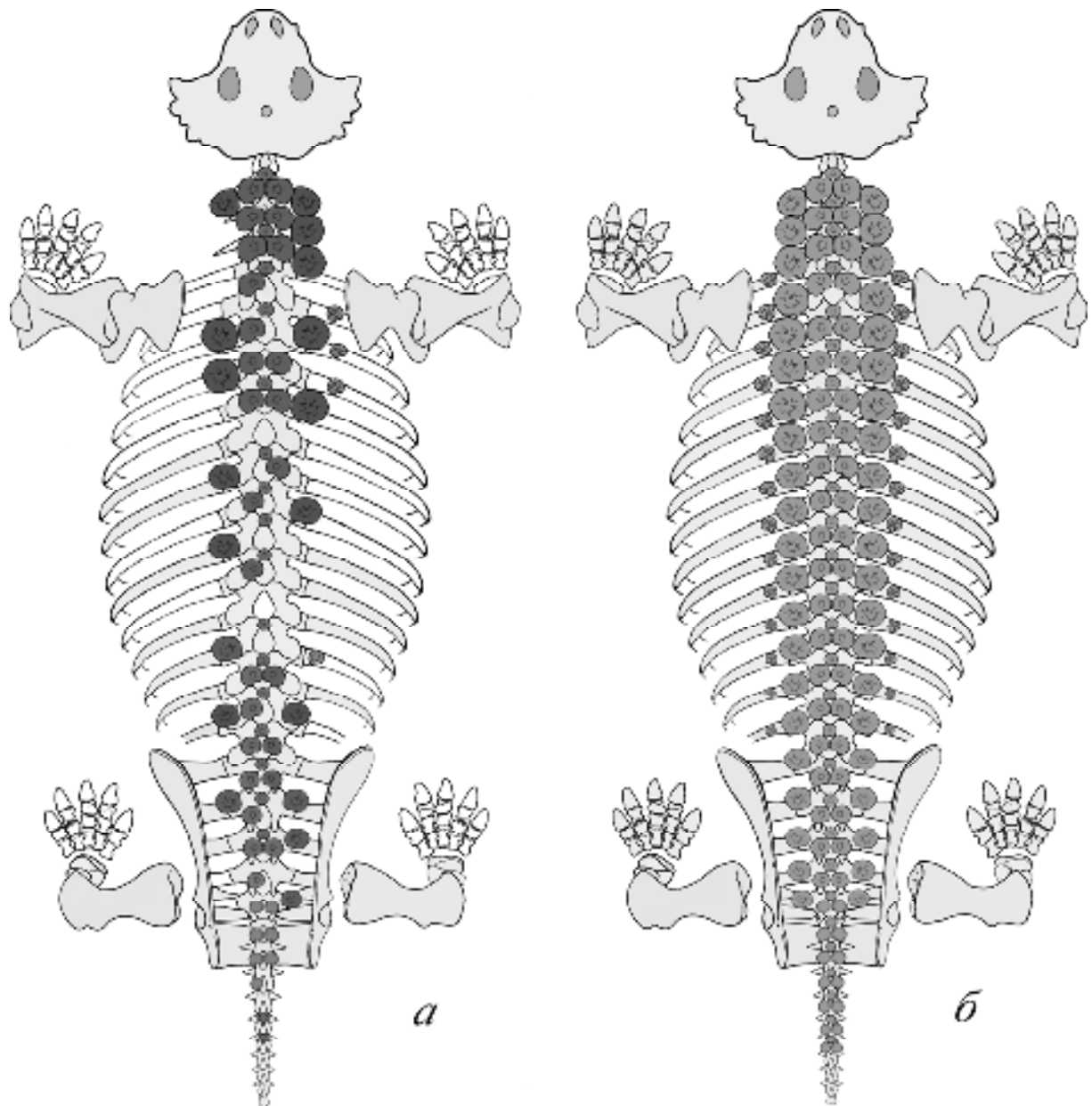


Рис. 6.10. *Scutosaurus tuberculatus*); схема расположения платформенных остеодерм относительно осевого скелета, голотип ПИН, № 2005/1533; мест. Соколки: *а* – остеодермы, сохранившиеся в скелете (выделены тёмно-серым цветом), белым цветом показаны несохранившиеся кости скелета, *б* – реконструкция остеодермального покрова.

костальных. Положение в скелете конических и сферических остеодерм неизвестно.

Медиальные остистые остеодермы (рис. 6.10, 6.11) представлены мелкими, средними и крупными ($Lx > 60$ мм) экземплярами. Сохранность большинства медиальных остистых остеодерм в составе двух полных скелетов (экз. ПИН, №№ 2005/1533, 1578) плохая и не позволяет отчетливо представить их морфологические особенности и их изменчивость. Поэтому описание остеодерм этого типа основано только на четырёх наиболее хорошо сохранившихся экземплярах, три из которых входят в состав экз. ПИН, № 2005/1533 (расположены над девятым (M9),

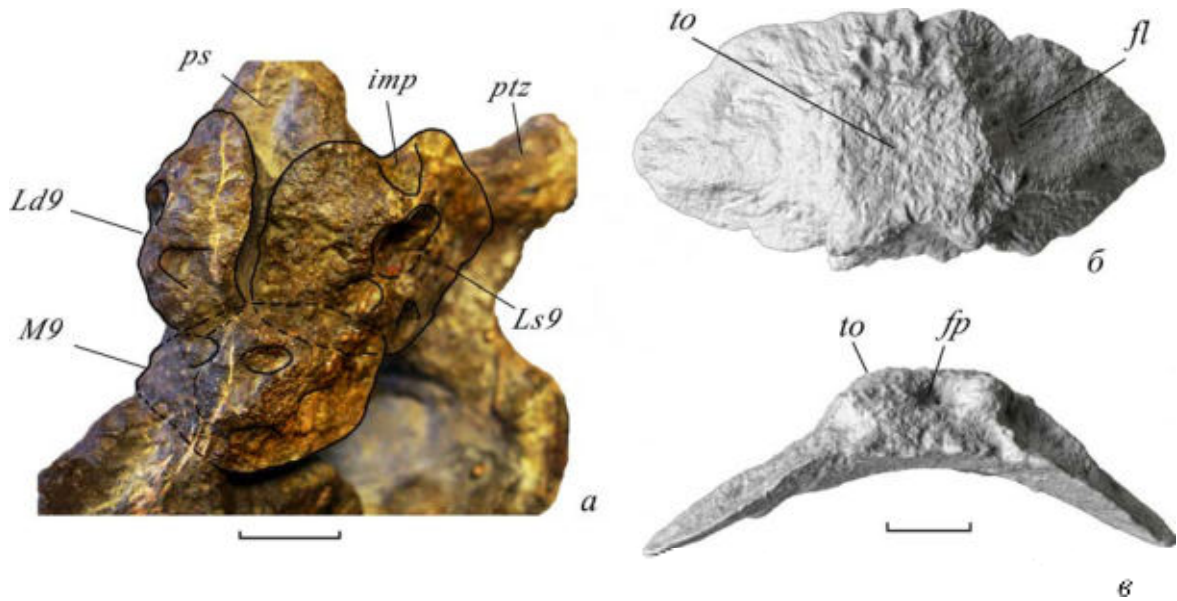


Рис. 6.11. *Scutosaurus tuberculatus*; посткраниальные остеодермы; мест. Соколки: *a* – медиальная остистая (*M9*) и латеральные остистые остеодермы (*Ld9*, *Ls9*), уровень 9-го позвонка, голотип ПИН, № 2005/1533; *б*, *в* – изолированная медиальная остистая остеодерма, топотип ПИН, № 2005/2580: *б* – вид сверху, *в* – вид сзади. Длина масштабной линейки 1 см.

семнадцатым (*M17*) и девятнадцатым (*M19*) позвонками) (рис. 6.11, *a*, 6.12). Одна изолированная медиальная остистая остеодерма (экз. ПИН, № 2005/2580) происходит из типового местонахождения (рис. 6.11, *б*, *в*).

Платформа двухлопастная. Лопастей симметричные, треугольной формы. Вентральная поверхность седловидная. Дорсальная поверхность выпуклая. Дорсальное возвышение куполовидного и кратерного типа, форма основания округлая, занимает центральное положение. С одной стороны (предположительно, с задней) у дорсального возвышения имеются два конусовидных выступа. Апикальная ямка округлых очертаний. Кайма незамкнутая, сужена в переднезаднем направлении таким образом, что передняя часть каймы шире, чем задняя. Хорошо выраженных ямок на кайме не обнаружено. Может быть одна слабовыраженная боковая ямка (экз. ПИН, № 2005/2580; рис. 6.11, *б*). В задней части дорсального возвышения между конусовидными выступами находится задняя ямка округлой формы.

Латеральные остистые остеодермы (рис. 6.11–6.13) средних и крупных размеров (*Lx* от 30 до 60 мм). В скелете голотипа обнаружено 33 остеодермы этого типа (рис. 6.10) (Boyarinova, Golubev, 2022). В коллекции из типового местонахождения также известны изолированные латеральные остистые остеодермы (рис. 6.13). Платформа двухлопастная ассиметричная: лопастей разного размера (латеральная лопасть крупнее медиальной) и иногда разной формы. Они могут быть треугольной формы, а также в форме полукруга или полуовала. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная. Край остеодермы неровный: волнистый или

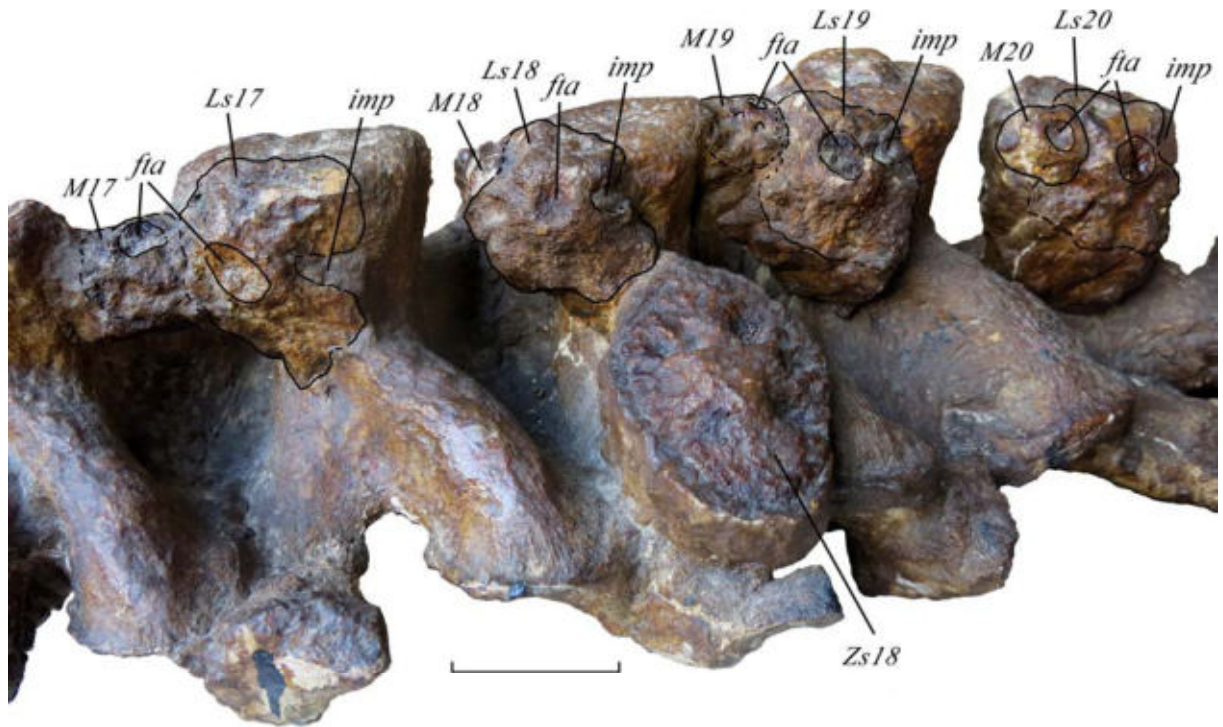


Рис. 6.12. *Scutosaurus tuberculatus*; фрагмент позвоночного столба (17–20-й позвонки) с медиальными остистыми (*M*), левыми латеральными остистыми (*Ls*) и левой зигапофизной (*Zs*) остеодермами, голотип ПИН, № 2005/1533; мест. Соколки. Длина масштабной линейки 5 см.

прорезан вырезками. Дорсальное возвышение может быть трёх типов: пирамидальное, кратерное и куполовидное. Форма основания может быть округлой, овальной, трёхлопастной или неправильной. Дорсальное возвышение занимает центральное положение. Поверхность дорсального возвышения может быть гладкой или покрыта тонкими радиальными гребнями. В основании дорсального возвышения, сзади, присутствует задняя ямка. Напротив неё, как правило, располагается задняя краевая вырезка. Кайма может быть и замкнутой или незамкнутой. Когда кайма незамкнутая, её разрыв происходит из-за глубокой задней краевой вырезки. На кайме часто располагаются ямки разных типов: замкнутые опоясывающие, краевые опоясывающие, а также замкнутые дорсальные и краевые дорсальные (рис. 5.8, 6.13).

Латеральные остистые остеодермы могут соединяться между собой зубчатым швом. В соединении, как правило, участвует платформа, но может и дорсальное возвышение (например, экз. ПИН, № 2005/1892). Контактные поверхности близкой к овальной формы, несут скульптуру в виде наклонно ориентированных гребней.

Зигапофизные остеодермы (рис. 6.12, 6.14), как правило, крупных размеров (*Lx* от 50 до 80 мм). В скелете голотипа обнаружено 18 остеодермы этого типа (рис. 6.10) (Boyarinova, Golubev, 2022). В коллекции из типового местонахождения также известны изолированные зигапофизные остеодермы (рис. 6.14). Платформа округлой, овальной или трапециевидной формы

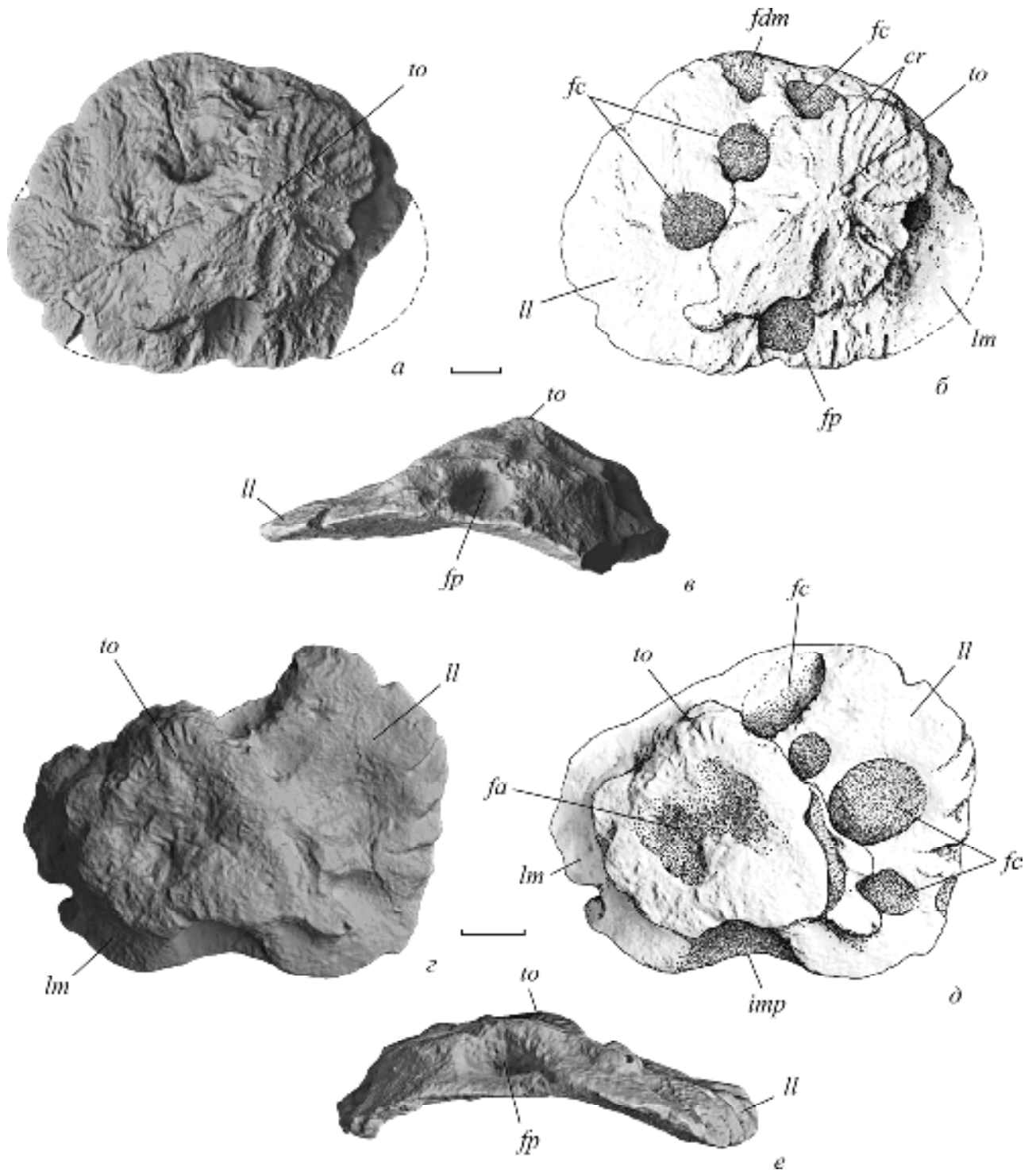


Рис. 6.13. *Scutosaurus tuberculatus*; латеральные остистые остеодермы; мест. Соколки: *a–в* – левая, топотип ПИН, № 2005/1199а-2: *a, б* – вид сверху, *в* – вид сзади; *г–е* – правая, топотип ПИН, № 2005/875-2: *г, д* – вид сверху, *е* – вид сзади. Длина масштабной линейки 1 см.

при виде сверху. Вентральная поверхность выпуклая. В периферической части вентральной поверхности могут присутствовать радиальные гребни. Дорсальная поверхность выпуклая. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение кратерного и куполовидного типа, форма основания округлая или продолговатая, занимает центральное положение. Апикальная ямка ок-

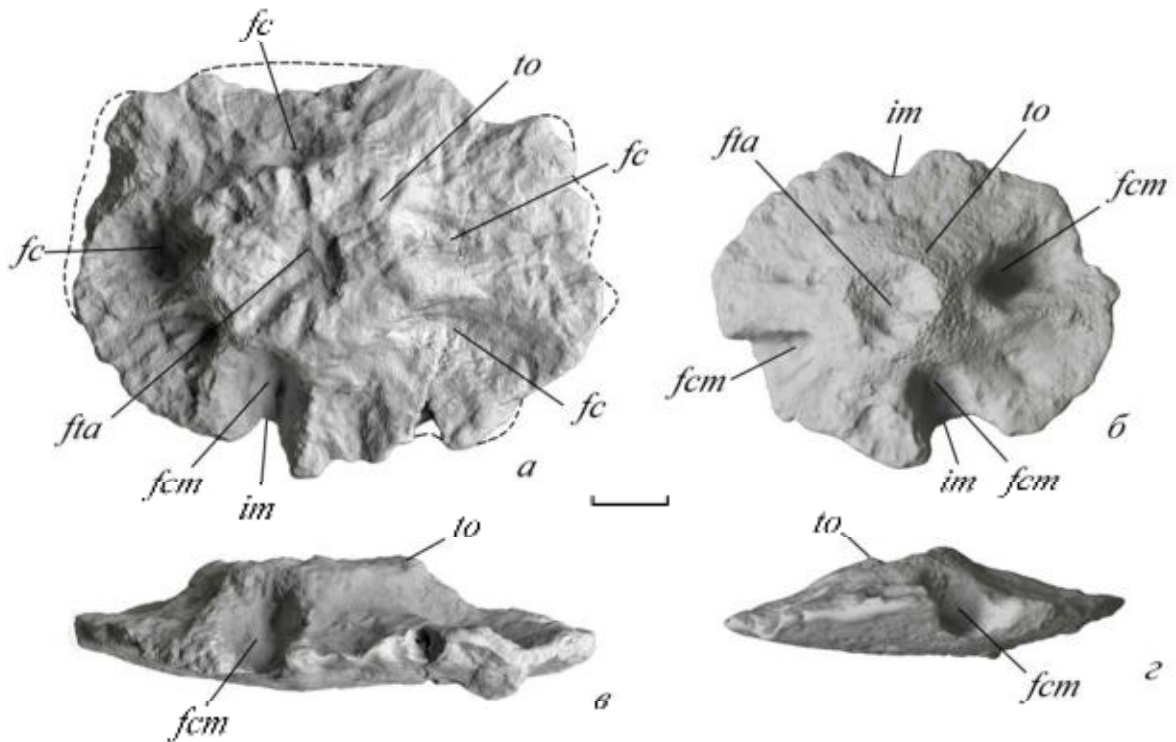


Рис. 6.14. *Scutosaurus tuberculatus*; зигапофизные остеодермы; мест. Соколки: *a, в* – из передней или средней части спинного отдела остеодермального покрова, топотип ПИН, № 2005/1199а: *a* – сверху, *в* – сбоку; *б, г* – из задней части спинного отдела, топотип ПИН, № 2245/101: *б* – вид сверху, *г* – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см.

руглой формы, неглубокая. Кайма широкая, замкнутая. На ней могут присутствовать ямки, складки и тонкие короткие радиальные гребни. Ямки трёх типов: замкнутые опоясывающие или краевые опоясывающие, а также дорсальные краевые. На одной остеодерме могут присутствовать только замкнутые опоясывающие ямки или только краевые, а также и те и другие. Количество опоясывающих ямок варьирует от двух до пяти. Дорсальных ямок может быть не более двух на одной остеодерме. Как правило, зигапофизные остеодермы не соединяются друг с другом. Однако на некоторых экземплярах (например, экз. ПИН, № 2005/491-1) присутствуют контактные поверхности от зубчатого соединения. Они затрагивают только платформу. Контактные поверхности треугольной формы, скульптура представлена вертикальными или слабо наклонёнными гребнями.

Костальные остеодермы (рис. 6.15) отличаются мелкими и средними размерами (Lx 20-50 мм). В скелете голотипа обнаружено 4 остеодермы этого типа (рис. 6.10) (Boyarinova, Golubev, 2022). В коллекции из типового местонахождения также известны изолированные латеральные остистые остеодермы (рис. 6.15). Платформа овальной или фасолевидной формы при виде сверху. Вентральная поверхность остеодермы плоская или выпуклая. Дорсальное возвышение небольшое, центральное, у остеодерм, расположенных в передней части спины, кратер-

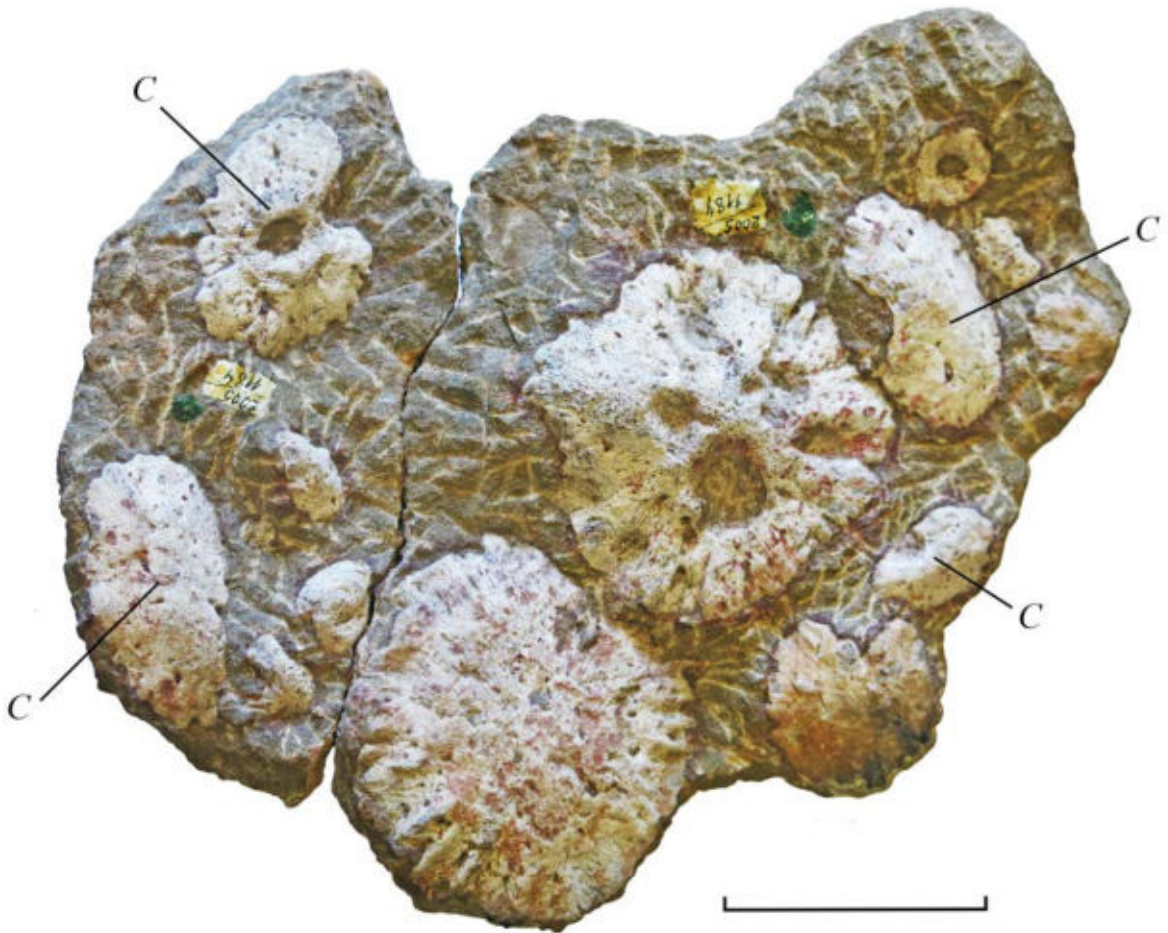


Рис. 6.15. Песчаная плитка с остеодермами *Scutosaurus tuberculatus*; топотип ПИН, № 2005/1184-3; мест. Соколки. Длина масштабной линейки 5 см.

ное, у остеодерм из задней части спины – куполовидное. Замкнутые опоясывающие ямки отсутствуют, могут быть слабо выраженные краевые опоясывающие ямки. Апикальная ямка округлых очертаний. Присутствуют задняя краевая вырезка и задняя ямка. Контактные поверхности отсутствуют: видимо, костальные остеодермы располагались в коже изолировано от других остеодерм.

Конические остеодермы. Крупные и мелкие остеодермы. Вентральная поверхность может быть плоской или выпуклой (полусферической). Верхняя часть остеодермы может иметь форму луковицы (луковичная) или конуса (коническая). Вся поверхность конических остеодерм несет отверстия для прохождения кровеносных сосудов. Также на дорсальной поверхности остеодерм могут быть следы сосудов в виде крупных вытянутых углублений.

Сферические остеодермы (экз. ПИН, № 2005/1184-4; рис. 6.16). Мелких размеров остеодермы, формы, приближенной к сферической. Поверхность покрыта многочисленными отверстиями для прохождения кровеносных сосудов.

Сравнение. От вида *S. karpinskii* отличается наличием посткраниальных остеодерм; от



Рис. 6.16. Песчаная плитка с остеодермами *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky); топотип ПИН, № 2005/1184-4; мест. Соколки. Длина масштабной линейки 5 см.

S. itilensis – наличием дорсального возвышения пирамидального и кратерного типа, наличием опоясывающих ямок у зигапофизных остеодерм.

Замечания. На основе материала из местонахождения Соколки Амалицкий описал четыре вида рода *Pareiasaurus*: *P. karpinskii*, *P. elegans*, *P. horridus* и *P. tuberculatus* (Amalitzky, 1922). Однако большинство исследователей признают валидным только один вид: *Scutosaurus karpinskii* (Hartmann-Weinberg, 1930; Ефремов, 1940, 1944, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955; Быстров, 1957; Каландадзе и др., 1968; Kuhn, 1969; Lee, 1997a, 2000; Переписка..., 2016 и др.). По мнению Ивахненко, вид *Scutosaurus tuberculatus* также валиден (Ивахненко, 1987, 2001, 2008; Ивахненко и др., 1997). Он отличается от *S. karpinskii* некоторыми особенностями морфологии черепа и наличием хорошо развитого туловищного панциря. Действительно, у голотипа *S. tuberculatus* (ПИН, № 2005/1533) присутствует не менее 70 посткраниальных остеодерм, а у голотипов *S. karpinskii* (ПИН, № 2005/1532), *Pareiasaurus elegans* (ПИН, № 2005/1538) и *P. horridus* (ПИН, № 2005/1535) нет ни одной остеодермы. В настоящей работе две формы парейазавров из Соколов рассматриваются в качестве самостоятельных видов: покрытого остеодермами *S. tuberculatus* и "беспанцирного" *S. karpinskii*.

В соколковской коллекции присутствует более 500 изолированных остеодерм. По мнению исследователей, признающих валидность вида *S. tuberculatus*, часть из них может принадлежать *S. karpinskii*. В описании к этому виду Амалицкий упоминает "small conical bosses", ко-

торые покрывали брюхо *S. karpinskii* (Amalitzky, 1922, p. 335). По мнению Ивахненко (1987), *S. karpinskii* мог иметь остеодермальный покров, но вряд ли он был значительный. Согласно подробным схемам раскопок в Соколках (рис. 2.2; Едемский, 1923), которые были составлены Амалицким, остеодермы не концентрируются в одном месте, а распределены относительно равномерно по всей их площади. Однако, несмотря на крупный масштаб этих раскопок, изолированных остеодерм обнаружено очень мало. Соотношение скелетных остатков *S. tuberculatus* и *S. karpinskii* в Соколках составляет примерно 1:10, и поэтому все обнаруженные в данном местонахождении остеодермы, с большей долей вероятности, принадлежат *S. tuberculatus* (Ивахненко, 1987). Действительно, опираясь на выявленные закономерности распределения остеодерм, на голотипе *S. tuberculatus*, можно утверждать, что на теле этого животного было около трёх сотен посткраниальных остеодерм: не менее 128 остеодерм в составе пяти невральных рядов, не менее 28 остеодерм костальных рядов и более сотни мелких неплатформенных остеодерм, располагавшихся, возможно, по бокам шеи, туловища или на конечностях. Если бы тела всех соколковских скутозавров при жизни были покрыты таким количеством остеодерм, то, с учётом того, что в Соколках обнаружены остатки более 60 особей скутозавров, в коллекции должны быть не первые сотни, а тысячи остеодерм. Таким образом, доказательств присутствия посткраниальных остеодерм у *S. karpinskii*, по нашему мнению, в настоящее время нет.

Распространение. Верхняя пермь, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские – гороховецкие слои, подзона *Chroniosuchus paradoxus*; Архангельская, Владимирская, Вологодская, Кировская и Оренбургская обл.

Scutosaurus itilensis Ivachnenko et Lebedev, 1987

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

Scutosaurus itilensis: Ивахненко, Лебедев в Ивахненко, 1987, с. 88 (partim), рис. 27, табл. III, фиг. 1, табл. IV, фиг. 6; Ивахненко, 2001, с. 61 (partim), рис. 14, б, non рис. 14, в; 2008, с. 82 (partim), рис. 37.

Г о л о т и п – ПИН, № 3919/1, неполный череп; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, с. Ильинское, местонахождение Ключевой Овраг; верхняя пермь, нижневятский подъярус, нефёдовский горизонт, аристовские слои, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, свита V.

Описание (рис. 3.2, б, 3.22, 3.23, 6.17). Остеодермальный покров разреженный, платформенно-конического типа, состоит из остеодерм разнообразной морфологии. Установить наличие соединений между остеодермами и степень их распространения нельзя, так как у большинства имеющихся в коллекции остеодерм отсутствуют контактные поверхности. Однако у одной остеодермы (экз. ПИН, 3919/32), представленной латеральным остистым типом, с медиальной стороны имеется контактная поверхность. Наиболее вероятно, что данный экземпляр

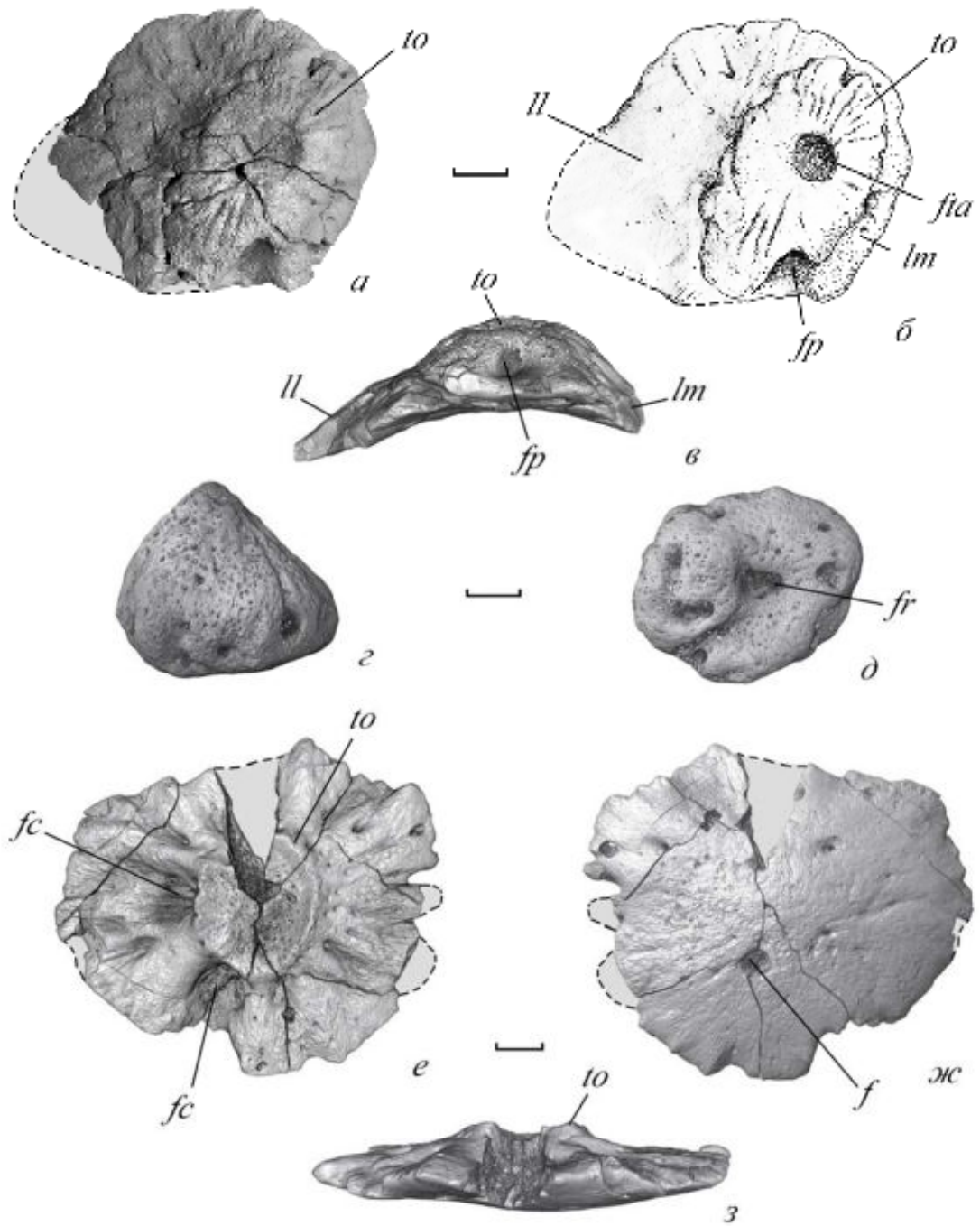


Рис. 6.17. *Scutosaurus itilensis*; посткраниальные остеодермы; мест. Ключевой Овраг: *a–в* – левая латеральная остистая остеодерма, топотип ПИН, № 3919/28: *a, б* – сверху, *в* – сзади; *г, д* – коническая остеодерма; топотип ПИН, № 3919/52: *г* – сбоку, *д* – снизу; *е–з* – зигапофизная остеодерма; топотип ПИН, № 3919/58: *е* – сверху, *жс* – снизу, *з* – сбоку.

происходит из шейной области остеодермального покрова.

Остеодермы представлены платформенным и коническим типами. Среди платформенных остеодерм определены: латеральные остистые, зигапофизные и костальные. Также в коллекции имеются платформенные остеодермы маленьких размеров без дорсального возвышения, положение которых на теле животного неизвестно. Большая часть платформенных остеодерм

относятся к латеральному остистому (8 шт.) и зигапофизному типам (8 шт.), к костальному типу, предположительно, относятся 3 шт.

Латеральные остистые остеодермы (экз. ПИН, №№ 3919/26, 28, 31, 32, 34, 38–40) крупные (до 60 мм). Платформа двухлопастная, асимметричная: медиальная лопасть меньше латеральной. Форма лопастей треугольная при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, часто с одним крупным (диаметр около 5 мм) отверстием. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидного типа покрыто тонкими радиальными гребнями, занимает центральное положение. В центре *tuber osteodermae* может присутствовать небольшая, округлых очертаний ямка. Эта ямка маленькая и мелкая, поэтому дорсальное возвышение не является кратерным, а следовательно, и ямка не может называться апикальной. Основание дорсального возвышения округлой или овальной формы. Кайма может быть и замкнутой и незамкнутой. На ней присутствуют либо тонкие радиальные гребни, либо складки. Имеется задняя ямка и связанная с ней задняя вырезка. Ямки других типов отсутствуют. Контактная поверхность присутствует только у одной остеодермы, она расположена на медиальной стороне и захватывает только платформу, с торцевой и вентральной сторон. Скульптура контактной поверхности представлена несколькими шиповидными выступами разной длины.

Зигапофизные остеодермы (экз. ПИН, №№ 3919/15, 25, 27, 29, 33, 35, 37, 43, 58) крупных размеров (до 70 мм). Платформа овальной или округлой формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, у большинства остеодерм имеется одно крупное отверстие для прохождения кровеносных сосудов. Края остеодермы волнистые и осложнены небольшими краевыми вырезками. Дорсальное возвышение куполовидного типа или иного, похожего на кратерный тип. Во втором случае в апикальной части *tuber* присутствует одна или множественные неглубокие ямки. При этом стенки вокруг ямки или ямок тонкие, в отличие от стенок окружающих апикальную ямку *S. tuberculatus*. Дорсальное возвышение занимает центральное положение, форма его основания округлая, поверхность гладкая или покрыта радиальными гребнями. Кайма широкая, замкнутая, покрыта радиальными гребнями или складками. Также на ней присутствуют опоясывающие ямки двух типов: замкнутые и краевые (незамкнутые). Среди опоясывающих ямок можно выделить одну, наиболее глубокую в сравнении с другими ямками. У некоторых остеодерм, наиболее крупных (экз. ПИН, №№ 3919/27, 35, 58), данная ямка сопровождается крупной краевой вырезкой. Контактные поверхности отсутствуют.

Костальные остеодермы (экз. ПИН, №№ 3919/29, 41, 44) разных размеров, от маленьких до крупных (от 30 до 51 мм). Платформа овальной или сложной, ближе всего к трапециевидной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпук-

лая, на ней могут иметься крупные отверстия для прохождения кровеносных сосудов, а также тонкие гребни и небольшие бугорки. Дорсальное возвышение куполовидного типа, занимает центральное положение, покрыто радиальными гребнями, между которыми могут образовываться вытянутые радиальные ямки. Кайма может быть как узкой, так и широкой. На ней могут присутствовать опоясывающие ямки. Контактные поверхности отсутствуют.

Конические остеодермы (экз. ПИН, №№ 3919/52, 53, 57) небольших размеров, невысокие, покрыты слабовыраженными радиальными гребнями.

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

З а м е ч а н и я. В монографии Ивахненко (1987, табл. IV, фиг. 6) изображена остеодерма *S. itilensis*, экз. ПИН, № 3919/15, для которой ошибочно указаны номер 2005/3919 и то, что она принадлежит *S. tuberculatus*. В работе Ивахненко (2001) остеодерма *S. itilensis* изображена на рис. 14б, а не на рис. 14в, как указано в подписи к рисунку. Описанный Ивахненко (1987, 2008) у данного вида "шейный щит из массивных толстых остеодерм, соединённых прочными зубчатыми швами" (2008, с. 83), в действительности принадлежит *S. karamzini*.

Распространение. Верхняя пермь, нижневятский подъярус, быковский горизонт, ровдинские слои, подзона *Chroniosuchus paradoxus*; Республика Татарстан.

СЕМЕЙСТВО ELGINIIDAE COPE, 1895

Род *Obirkovia* Bulanov et Jashina, 2005

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

Типовой вид – *Obirkovia gladiator* Bulanov et Jashina, 2005.

Диагноз. Наличие посткраниальных остеодерм не установлено.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Верхняя пермь, верхневятский подъярус, нефёдовский и жуковский горизонты, аристовские – лагерные слои, подзона *Chroniosuchus paradoxus* и зона *Archosaurus rossicus*; Архангельская обл.

Obirkovia gladiator Bulanov et Jashina, 2005

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

Голотип – ПИН, № 4546/18, левая квадратно-скуловая кость; Вологодская обл., Бабушкинский р-н, местонахождение Обирково; верхняя пермь, верхневятский подъярус, быковский

или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита.

З а м е ч а н и я. Вид *O. gladiator* описан по единственной квадратно-скуловой кости и отнесён к сем. Elginiidae (Буланов, Яшина, 2005). В верхневятских местонахождениях Восточной Европы (местонахождения Боевой-1, Савватий, Вязники-1, Жуков Овраг-1А, Пронькино, Куверба, Ключевка: см. главу 7) встречаются изолированные остеодермы преимущественно маленьких (до 16 мм), реже средних (до 39 мм) размеров. Они обладают рядом общих морфологических особенностей, которые отличают их от остеодерм рассмотренных выше валидных таксонов восточноевропейских парейазавров (рис. 3.10, а, 3.16, в). Платформа этих остеодерм тонкая, округлой или трапециевидной формы при виде сверху. Дорсальное возвышение высокое шиповидное или низкое конусовидное, часто смещено к краю остеодермы. На кайме присутствуют опоясывающие ямки, а также ямки, которые располагаются снаружи от них (ближе к краю остеодермы) и в промежутках между ними. Могут присутствовать контактные поверхности от зубчатого шовного соединения. Описанные морфологические особенности не обязательно в полном составе присутствуют у каждой остеодермы. Мелкие размеры и тонкая платформа могут быть ювенильными, то есть возрастными, а не таксономическими признаками. К тому же, ни одна из остеодерм не найдена в прижизненной ассоциации с другими элементами скелета. Всё это затрудняет их таксономическую идентификацию. Обычно их определяют как принадлежащие представителям сем. Elginiidae (Буланов, Яшина, 2005). Шиповидной формой дорсального возвышения и ямчатой скульптурой дорсальной поверхности платформы некоторые из этих остеодерм схожи с краниальными "остеодермами" *O. gladiator* (Буланов, Яшина, 2005). Не исключено, что они принадлежат *Obirkovia*, но материал, непосредственно демонстрирующий это (скелет с черепом и посткраниальными остеодермами), пока не известен. В то же время в типовом местонахождении Обирково найдены изолированные остеодермы от разных парейазавров (см. главу 7). Одна из них (экз. ЧерМО, № НВ-3870/6) несомненно принадлежит *Scutosaurus tuberculatus*, другая (экз. ЧерМО, № НВ-3870/6-2) – морфологически отличается от остеодерм восточноевропейских таксонов. Возможно, вторая остеодерма принадлежит *O. gladiator*, но подтвердить или опровергнуть это предположение в настоящее время нельзя.

Распространение. Верхняя пермь, верхневятский подъярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита; Вологодская обл.

Таким образом, валидность восточноевропейских родов и видов парейазавров, установленная по краниологическим данным (Ивахненко, 2008), полностью подтверждается проведённым нами анализом их остеодермального покрова.

ГЛАВА 7. СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПАРЕЙАЗАВРОВ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Проведённый в предыдущей главе сравнительный морфологический анализ посткраниального остеодермального покрова валидных таксонов парейазавров Восточной Европы свидетельствует, что посткраниальные остеодермы являются важным диагностическим материалом. К сожалению, выявить остеодермальные признаки, позволяющие разделять семейства парейазавров, пока не удалось, но для родов и видов комплекс посткраниальных остеодерм является уникальной характеристикой и позволяет уверенно идентифицировать эти таксоны. Все известные роды парейазавров принципиально отличаются друг от друга строением остеодермального покрова. Это заключение подтверждают данные и по южноафриканским парейазаврам (Бояринова и др., 2024). Различия между видами одного рода уже не столь весомые и носят статистический характер. Так, виды рода *Scutosaurus* характеризуются сходным набором морфотипов остеодерм и отличаются друг от друга только разной частотой встречаемости отдельных морфологических признаков. Таким образом, для идентификации рода парейазавров в большинстве случаев будет достаточно одной остеодермы хорошей сохранности¹, тогда как для определения видов требуется уже более представительная выборка. На территории Европейской России посткраниальные остеодермы обнаружены в 83% местонахождениях парейазавров (краниальные остатки известны лишь из 30% местонахождений). Несомненно, они являются самыми массовыми диагностическими остатками *Pareiasaurina*. Поэтому использование их в геоисторических исследованиях позволит существенно уточнить стратиграфическое распространение таксонов парейазавров, а также уточнить и детализировать историю развития этой группы тетрапод.

В истории развития позднепермской фауны тетрапод Восточной Европы выделяют четыре этапа, которые охарактеризованы четырьмя последовательно сменяющимися друг друга фаунистическими комплексами: котельничским, ильинским, соколковским субкомплексами и вязниковским комплексом (рис. 7.1) (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000; Ивахненко, 2001, 2013, 2015; Сенников, Голубев, 2017). До недавнего времени почти каждый из этих этапов, за исключением соколковского субкомплекса, был охарактеризован только одним таксоном парейазавров надвидового ранга: котельничский субкомплекс – среднеразмерными *Deltavjatia* (сем. *Bradysauridae*), ильинский – крупными *Proelginia* (сем. *Pareiasauridae*), соколковский – очень крупными *Scutosaurus* (сем. *Pareiasauridae*) и мелкими *Obirkovia* (сем. *Elginiidae*) и, нако-

¹ Для идентификации уже известных родов, но не для выделения новых: поскольку для парейазавров характерна высокая топографическая изменчивость остеодерм, то для описания новых таксонов необходим набор остеодерм из всех основных зон остеодермального покрова.

нец, вязниковский – мелкими Elginiidae (Ивахненко, 2008; Сенников, Голубев, 2017). Таким образом, в истории развития позднепермских парейазавров Восточной Европы также выделялись четыре этапа (рис. 1.13): 1) котельничский (*Deltavjatia rossica*), 2) ильинский (*Proelginia permiana*), 3) соколковский (*Scutosaurus itilensis*, *S. karpinskii*, *S. tuberculatus*, *Obirkovia gladiator*) и 4) вязниковский (Elginiidae). Описание нового таксона *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023 из быковского горизонта нижневятского подъяруса внесло изменения в эту картину (рис. 7.1). Дальнейшее уточнения истории развития парейазавров Восточной Европы требует анализа остеодерм из всех верхнепермских местонахождений.

Позднепермские отложения Русской плиты, охарактеризованные парейазаврами: верхнепутятинский подгоризонт верхнесеверодвинского подъяруса и быковский, нефёдовский и жуковский горизонты вятского яруса – в настоящее время расчленены на девять региональных стратонов в ранге слоёв с географическим названием (снизу вверх, рис. 7.1): ванюшонковские, сёминские, кичугские, чижевские, ярильские, ровдинские, аристовские, гороховецкие и лагерные слои (Голубев и др., 2024a). Остатки парейазавров (включая посткраниальные остеодермы) обнаружены во всех слоях (рис. 7.1). В данной главе для каждого стратиграфического уровня будет последовательно проанализирован весь доступный материал по посткраниальным остеодермам парейазавров.

ВАНЮШОНКОВСКИЕ СЛОИ

К данным слоям приурочено местонахождение Котельнич (Кировская обл.; котельничская свита, ванюшонковская пачка), которое является типовым для *Deltavjatia rossica* (рис. 7.1). С данного уровня известна только *Deltavjatia rossica* (рис. 5.3-5.5, 6.1–6.3; табл. I–VIII) (подробнее в главе 6).

СЁМИНСКИЕ СЛОИ

К данным слоям приурочены местонахождения Бабинцево-1, Кочевала-1, Микулино, Потеряха-2, Пуртовино, Сёмин Овраг-1 и Чермянино (рис. 7.1), в которых встречены только платформенные остеодермы. Местонахождение Сёмин Овраг-1 является типовым для *Proelginia permiana*. Остеодерма из местонахождения Кочевала-1 утеряна. Фрагментарный скелет из местонахождения Чермянино на момент написания работы не был отпрепарирован.

Наиболее богатое местонахождение – это Сёмин Овраг-1. Остатки парейазавров здесь представлены черепами *Proelginia permiana* (голотип ПИН, № 156/1; топотип ПИН, № 156/3), а также фрагментами посткраниального скелета, включая остеодермы, которые, вероятно, также принадлежат *P. permiana* (рис. 6.7–6.9; табл. IX, X). Остеодермы имеют простое строение, но отличаются от так же просто устроенных остеодерм *Deltavjatia vjatkensis* (подробнее в главе 6).

Местонахождение Бабинцево-1

Экз. ПИН, № 4617/1 (рис. 7.2) представлен неполной платформенной остеодермой ма-

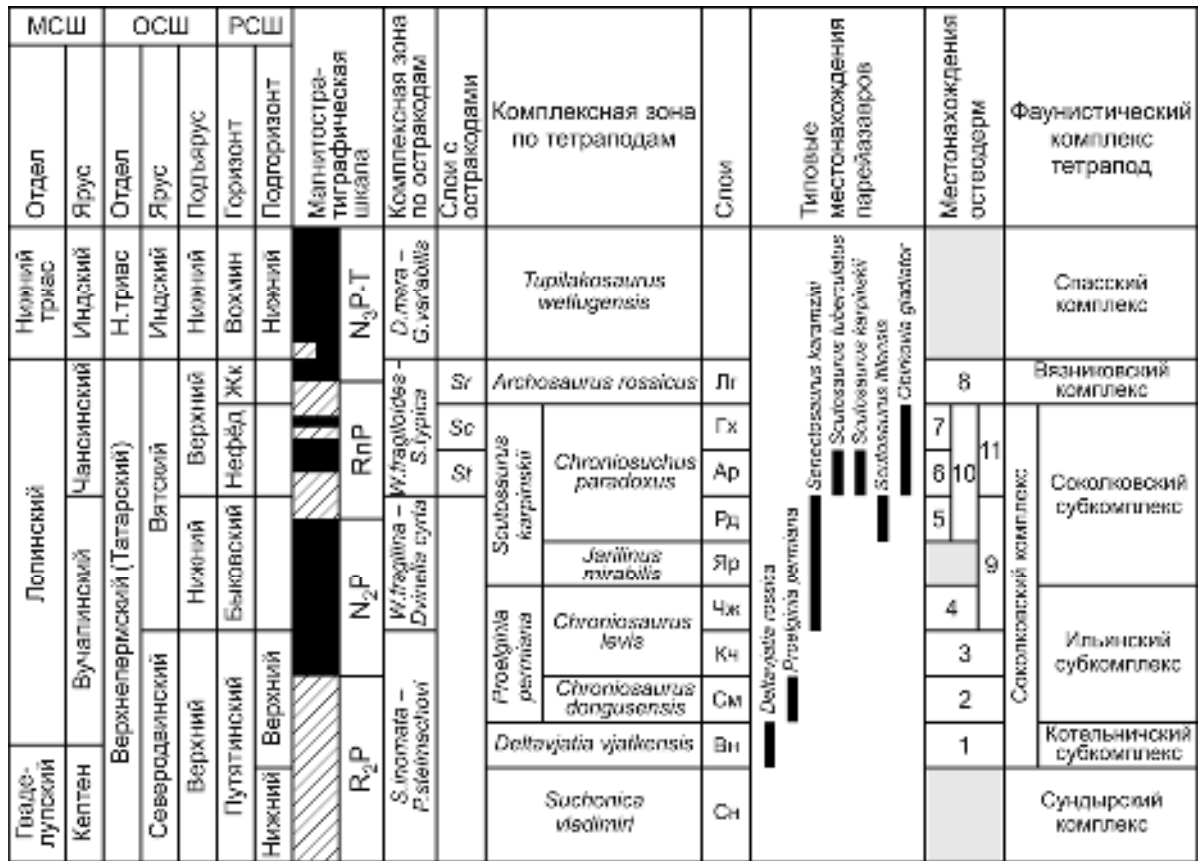


Рис. 7.1. Стратиграфическое положение местонахождений остеодезм парейазавров Восточной Европы, по (Голубев и др., 2024а) с изменениями. Высота прямоугольника охватывает стратиграфический интервал, в пределах которого расположено местонахождение. Местонахождения: 1 – Котельнич; 2 – Бабинцево-1, Кочевала-1, Микулино, Потеряха-2, Пуртовино, Семин Овраг-1, Чермянино; 3 – Мутовино, Марьюшкина Слуда-С; 4 – Агафоново, Преображенка-1А, Солоповка-2, Чижы; 5 – Аверинское-3, Климово-1, Ключевой Овраг, Орлецы, Саларёво, Токари-2; 6 – Аверинское-1, Аристово, Завражье, Савватий, Соколки, Чашенка; 7 – Гороховец, Курверба, Пронькино, Раша, Элеонора; 8 – Быковка, Вязники-1, Жуков Овраг-1В, Пурлы; 9 – Преображенка-2; 10 – Адамовка, Блюменталь-3, Блюменталь-5, Болтинская, Вомба-Кассы, Вязовка-1; 11 – Боевой-1, Ключевка, Обирково. Сокращения: Ар – Аристовские, Гх – Гороховецкие, Вер. – Верхний, Вн – Ванюшонковские, Жук – Жуковский, Кептен – Кептенский, Кч – Кичугские, Лг – Лагерные, МСШ – Международная стратиграфическая шкала, Н. триас – Нижнетриасовый, Нефед – Нефедовский, ОСШ – Общая стратиграфическая шкала России, Рд – Ровдинские, РСШ – Региональная стратиграфическая шкала, См – Семинские, Сн – Сундырские, Чж – Чижевские, Яр – Ярильские, *D.* – *Darwinula*, *G.* – *Gerdalia*, *P.* – *Prasuchonella*, *S.inornata* – *Suchonellina inornata*, *S.typica* – *Suchonella typica*, *St* – *Suchonella typica*, *Sc* – *Suchonella clivosa*, *Sr* – *Suchonella rykovi*, *W.* – *Wjatkellina*.

леньких размеров ($Lx < 3$ см). Платформа остеодезмы двухлопастная, ассиметричная. Обе лопасти обломаны, поэтому их форму описать нельзя. Также невозможно установить, какая из двух лопастей медиальная, а какая латеральная. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная с тремя крупными отверстиями для прохождения кровеносных сосудов. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение кратерного типа, с основанием

округлой формы, занимает центральное положение. Кайма замкнутая, сужается в кранио-каудальном направлении. Поверхность каймы несёт нерегулярные тонкие гребни, которые отчетливо видны только с одной стороны, на одной из лопастей, а также многочисленные отверстия для прохождения кровеносных сосудов, некоторые из которых окружают дорсальное возвышение. Апикальная ямка ярко выраженная, округлых очертаний. Ямки других типов отсутствуют. Наличие ярко выраженной апикальной ямки говорит о более сложном строении, чем у остеодерм *Deltavjatia* и *Proelginia*. Наиболее вероятно, что данная остеодерма является латеральной остистой и принадлежит *Scutosaurus* sp.

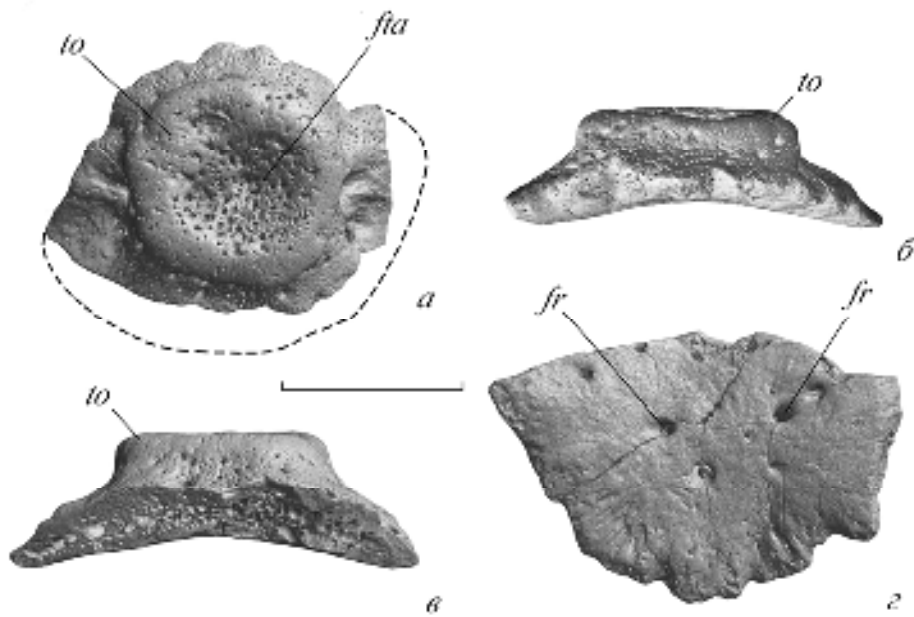


Рис. 7.2. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4617/1; мест. Бабинцево-1: *a* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождении Микулино

В местонахождении Микулино найдено всего две остеодермы, одна из которых неполная (экз. ПИН, № 3712/4). Обе остеодермы среднего размера, платформенного типа.

Экз. ПИН, № 3712/3 (рис. 7.3) представлен платформенной остеодермой средних размеров (Lx 33 мм). Платформа формы, наиболее приближенной к овальной (один край сужается, а край напротив – почти прямой немного вдавлен в середине из-за вырезки). Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабовыпуклая, морщинистая, с небольшими гребнями в периферической части. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение кратерного типа, с основанием округлой формы, занимает центральное положение. Кайма средней ширины, незамкнутая. Поверхность каймы несёт нерегулярные складки, а также немногочисленные отверстия для прохождения кровеносных сосудов, некоторые из которых опоясывают дорсальное возвышение. Апикальная ямка слабо выраженная, неправильной формы. Сбоку и в ос-

новании дорсального возвышения располагается глубокая ямка. Ось ямки направлена субгоризонтально. На дне ямки находятся два заметных (диаметр более 1 мм) отверстия. К боковой ямке приурочена вырезка. Эта ямка может быть *fossa posterior*. Однако она находится на длинной оси остеодермы. Остеодермы парейзавров вытянуты в латеральном направлении. Поэтому, если расположить данный экземпляр согласно этому правилу, ямка окажется сбоку. Контактные поверхности отсутствуют. Наличие ямок у данной остеодермы говорит о более сложном её строении, чем у остеодерм *Deltavjatia* и *Proelginia*. Наличие именно *fossa tuberi apicalis* и, вероятно боковой ямки, сопровождающейся вырезкой, указывает на принадлежность этого экземпляра к роду *Scutosaurus*. Остеодермы с сочетанием вышеприведённых признаков у голотипа *S. tuberculatus* (ПИН, № 2005/1533) не встречены, однако, они присутствуют в колл. ПИН, № 2005, из типового местонахождения Соколки среди изолированных остеодерм, а также в коллекциях из местонахождений Аристово (экз. ПИН, №№ 3582/13, 14, 63) и Чашенка (экз. ПИН, №№ 4822/11, 254). Наиболее вероятно, что экз. ПИН, № 3712/3 является костальной остеодермой.

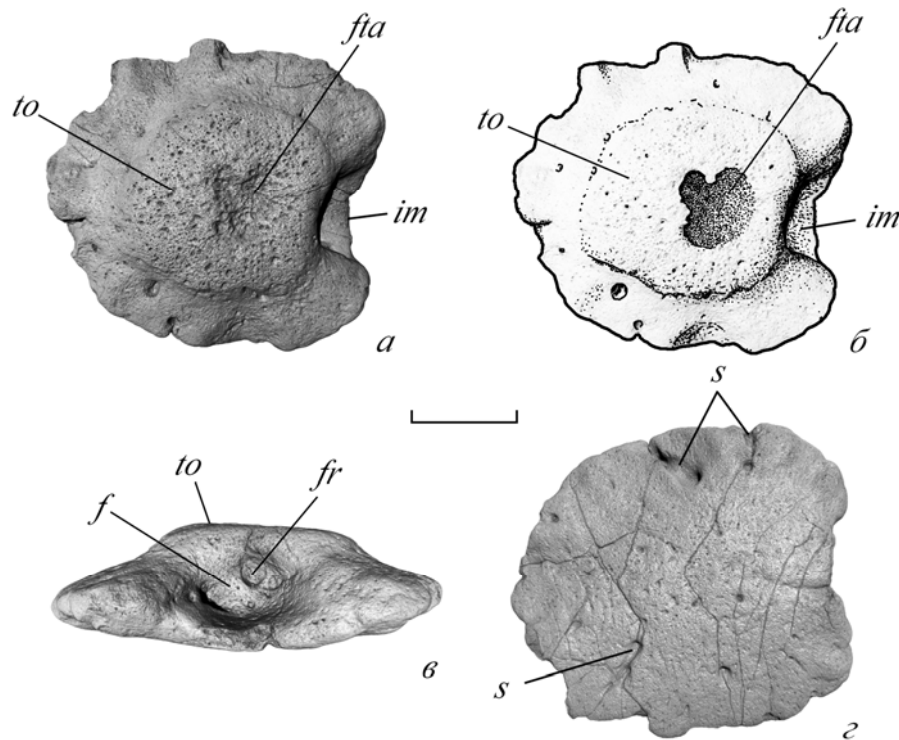


Рис. 7.3. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 3712/3; мест. Микулино: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку со стороны глубокой вырезки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Потеряха-2

Экз. ПИН, № 3713/98 (рис. 7.4) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров ($L \times 37$ мм). Платформа остеодермы двухлопастная, ассиметричная. Медиальная лопасть трапецевидной формы, её краевая часть разделена вырезкой на две части. Латеральная лопасть пятиугольной формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверх-

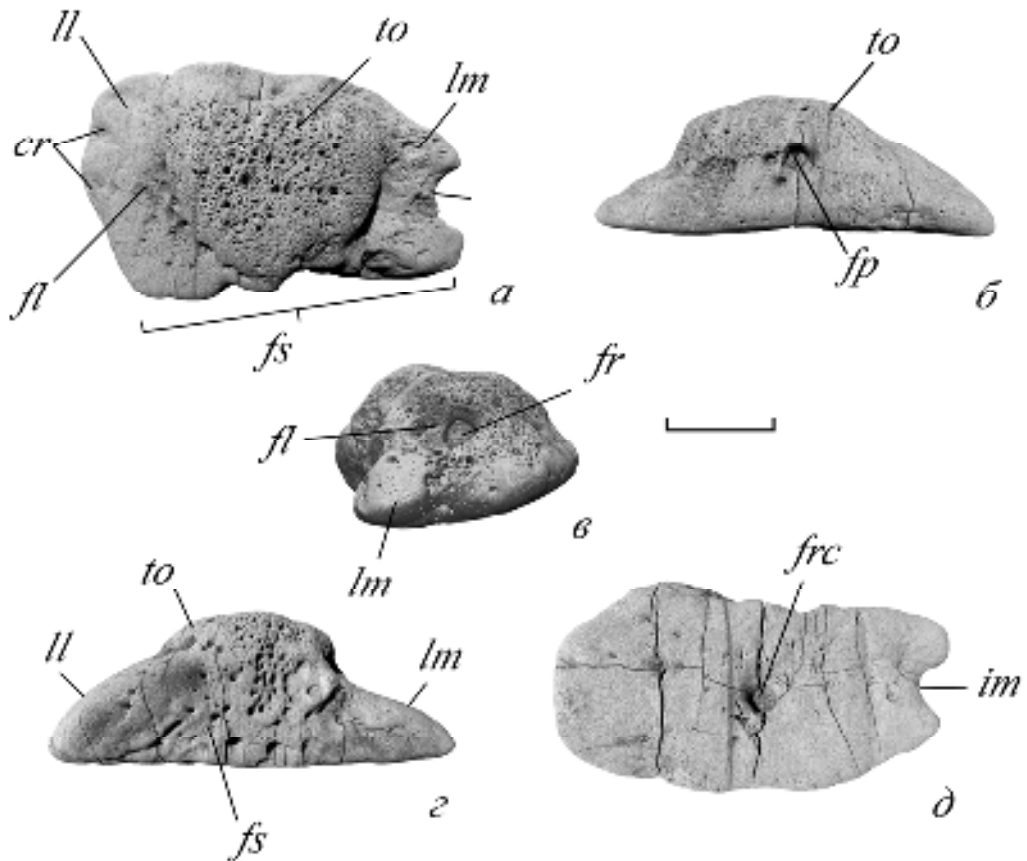


Рис. 7.4. *Scutosaurus* sp.; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 3713/98; мест. Потеряха-2: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, со стороны задней ямки, *в* – вид сбоку, со стороны ямки на медиальной лопасти, *з* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, *д* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

ность слабо-седловидная, с одним крупным (диаметр около 3 мм) отверстием, занимающим около центральное положение. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидного типа, с основанием треугольной формы, занимает центральное положение. Кайма незамкнутая, сужается в задней части остеодермы, и прерывается спереди, в области контактной поверхности. На кайме присутствуют нерегулярные радиальные гребни. Присутствует *fossa posterior*. Она слабо выражена и имеет три отверстия для прохождения кровеносных сосудов, одно из которых очень крупное (диаметр 2 мм). На дорсальной поверхности медиальной лопасти, у основания дорсального возвышения, располагается боковая ямка округлой формы. В ней расположено крупное отверстие для прохождения кровеносных сосудов. С другой стороны дорсального возвышения, на латеральной поверхности, расположена ещё одна ямка, она слабо выражена. Платформу пререзает крупная боковая вырезка, которая делит на две части краевую зону медиальной лопасти. Напротив задней ямки наблюдается слабовыраженный изгиб края платформы. Сложно назвать это полноценной вырезкой, тем не менее, край в этом месте не прямой. Контактная поверхность зубчатого шовного соединения расположена на противоположной (передней) стороне остеодермы от стороны с задней ямкой. Она затрагивает только

платформу, которая имеет наибольшую толщину в области контактного края. Контактная поверхность седловидная, несёт тонкие рёбра, по-разному ориентированные, и небольшое углубление в верхней части.

Задняя ямка – характерный признак латеральных остистых остеодерм *Scutosaurus*. Наличие контактной поверхности может указывать на положение данной остеодермы в шейной области остеодермального покрова. Задняя ямка и двухлопастное строение платформы позволяет сориентировать остеодерму относительно сагиттальной оси тела и поместить её справа от неё. Таким образом, экз. ПИН, № 3713/98 является правой шейной латеральной остистой остеодермой *Scutosaurus* sp.

Местонахождение Пуртовино

Экз. ПИН, № 5493/1 (рис. 7.5) представлен плохой сохранности фрагментарным скелетом без черепа, с остеодермами. Остеодермальный покров данного образца слабо развит, область перекрытия в латеральном направлении не выходит за пределы площадок остистых отростков позвонков, в кранио-каудальном направлении она охватывает, как минимум, два отдела позвоночного столба: шейный и спинной. Из-за фрагментарности скелета установить наличие остеодерм в других отделах позвоночного столба на сегодняшний день невозможно. Остеодермальный покров платформенного типа и представлен только латеральными остистыми остеодермами, которые формируют два латеральных остистых ряда. Во время препарирования скелета были отделены несколько остеодерм: экз. ПИН, №№ 5493/1-1, 1-2, 1-3, 1-4, 1-5. Остеодермы характеризуются простым строением и мелкими размерами (Lx до 2,5 мм). Платформа остеодерм округлой (экз. ПИН, № 5493/1-3), овальной (экз. ПИН, № 5493/1-2, 1-4) или двухлопастной (экз. ПИН, № 5493/1-1) формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность плоская (экз. ПИН, № 5493/1-2, 1-3, 1-4, 1-5) или седловидная (экз. ПИН, № 5493/1-1). Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение крупное куполовидное (экз. ПИН, № 5493/1-2, 1-3, 1-4, 1-5), а также, возможно, кратерное (экз. ПИН, № 5493/1-1). Форма основания округлая. Кайма широкая, незамкнутая. В задней части остеодермы кайма может либо просто сходить на нет (постепенно утоньшается), либо быть разорванной задней вырезкой (экз. ПИН, № 5493/1-4). Также кайма исчезает из-за контактной поверхности (экз. ПИН, № 5493/1-1). Кайма покрыта радиальными гребнями. Ямки, как правило, отсутствуют. Но на одной остеодерме в апикальной части дорсального возвышения имеется небольшое, вытянутой формы углубление. На одной линии с ней расположено ещё одно углубление, меньших размеров округлой формы. Более крупное углубление не похоже на апикальную ямку на остеодермах других таксонов, в частности, описанных для *S. tuberculatus*. На остеодерме ПИН, № 5493/1-1 присутствует контактная поверхность треугольной формы со слабо выраженной скульптурой, которая захватывает дорсальное возвышение и платформу. Скульптура контактной поверхности слабо выражена. Контактная поверхность скошена. По всей видимости, ос-

теодерма, с которой соединялся экз. ПИН, № 5493/1-1, заходила под его платформу. Подобный тип шовного соединения встречен у *Deltavjatia* и *Proelginia*, и интерпретируется как плоский.

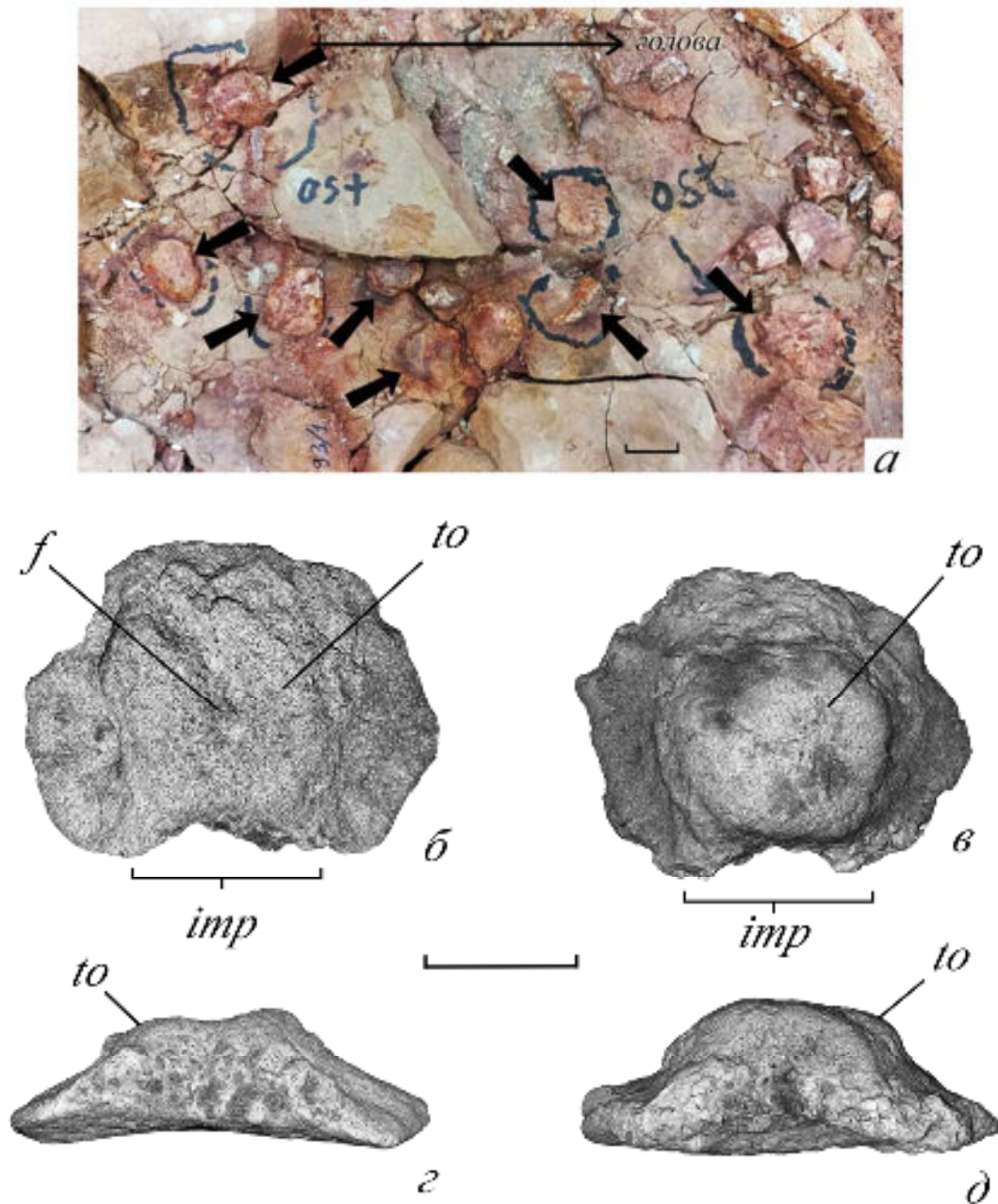


Рис. 7.5. *Pareiasaurina* gen. indet.; посткраниальные остеодермы, экз. ПИН, № 5493/1; мест. Пуртовино: *a* – общий вид в породе, стрелочками отмечены остеодермы; *б*, *г* – экз. ПИН, № 5493/1-1: *б* – вид сверху, *г* – вид сбоку; *в*, *д* – экз. ПИН, № 5493/1-2: *в* – вид сверху, *д* – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см.

Остеодермы экз. ПИН, № 5493/1 характеризуются простой морфологией и больше всего похожи на остеодермы *Deltavjatia* (сем. *Bradysauridae*) и *Proelginia* (сем. *Pareiasauridae*). Но у них, в отличие от остеодерм *Deltavjatia*, платформа тонкая, дорсальное возвышение относительно низкое, не полусферическое, а слегка приплюснутое в дорсо-вентральном направлении, присутствует задняя вырезка. От *Proelginia* пуртовинский парейзавр отличается округлой при

виде сверху формой остеодерм, более узкой каймой, наличием задней вырезки. В настоящее время данная находка может быть определена как *Pareiasaurina gen. indet.* Возможно, это новый таксон восточноевропейских парейзавров.

КИЧУГСКИЕ СЛОИ

К данным слоям приурочены местонахождения Мутовино и Марьюшкина Слуда-С (рис. 7.1). На данном уровне встречены только платформенные остеодермы.

Местонахождение Мутовино

Экз. ПИН, № 3711/68 представлен изолированной платформенной остеодермой крупных размеров (Lx 58 мм) (рис. 7.6). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, несёт следы от кровеносных сосудов в виде узких вытянутых каналов, а также крупное (диаметр 3 мм) отверстие. Край платформы волнистый, в нескольких местах прорезан глубокими краевыми вырезками. Дорсальное возвышение куполовидного типа, с основанием трапецевидной формы, занимает центральное положение. Поверхность дорсального возвышения не несёт скульптуры, с одной стороны присутствует узкий слабо изгибающийся канал. Кайма широкая, замкнутая, поверхность покрыта тонкими радиальными гребнями. На кайме также расположены четыре опоясывающие ямки, две из которых являются краевыми. Одна из опоясывающих ямок заметно крупнее остальных. На дне этой ямки имеется крупное сквозное отверстие треугольной формы. Замкнутые опоясывающие

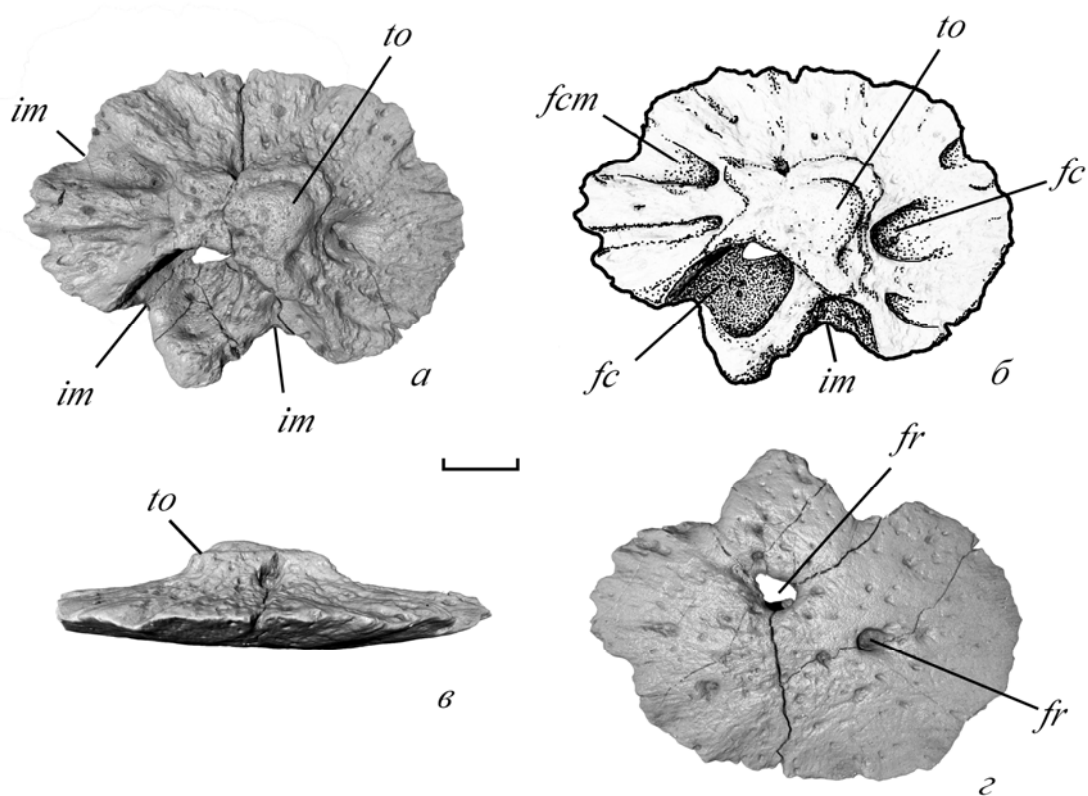


Рис. 7.6. *Scutosaurus cf. itilensis*; зигапофизная остеодерма, экз. ПИН, № 3711/68; мест. Мутовино: а, б – вид сверху, в – вид сбоку, г – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

ямки округлой формы. К трём из опоясывающих ямок приурочены вырезки. Контактные поверхности отсутствуют.

По приведённым выше морфологическим характеристикам данная остеодерма соответствует остеодермам зигапофизного ряда *Scutosaurus* (Boyarinova, Golubev, 2022). Наиболее близкими по строению к экз. ПИН, № 3711/68 являются остеодермы *S. itilensis*, поэтому данный экземпляр отнесён к *Scutosaurus cf. itilensis*.

Местонахождение Марьюшкина Слуда-С

Из местонахождения Марьюшкина Слуда-С известно пять остеодерм платформенного типа. Морфологически они не сходны, и могут принадлежать разным таксонам парейзавров.

Экз. ПИН, № 4412/18 (рис. 7.7) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx 14 мм). Платформа двухлопастной формы, ассиметричная. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабо-седловидная, гладкая, несёт два заметных отверстия для прохождения кровеносных сосудов. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидного типа, вытянутое, форма основания, округлённо-треугольная, с одного края из-за глубокой ямки оно раздваивается. Кайма незамкнутая, разрывается из-за вырезки. Присутствует только одна ямка, задняя. Она глубокая, овальной формы, в верхней части она сужается, напротив неё расположена задняя вырезка. Кайма несёт радиально ориентированные тонкие гребни разной толщины. В коллекции Аристово есть похожая остеодерма (экз. ПИН, № 3582/99). Оба экземпляра мелких размеров и, по всей видимости, принадлежат

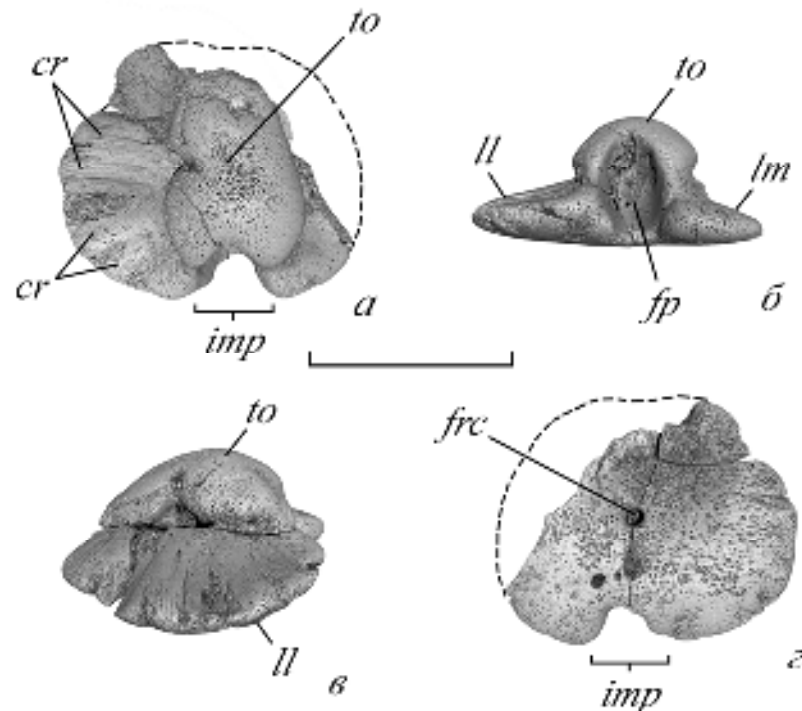


Рис. 7.7. *Scutosaurus* sp.; посткраниальная остеодерма ювенильной особи, экз. ПИН, № 4412/18; мест. Марьюшкина Слуда-С: *а* – вид сверху, *б* – вид со стороны задней ямки, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

лежат ювенильным особям. Все перечисленные выше морфологические особенности, кроме плоской вентральной поверхности, соответствуют латеральным остистым остеодермам *Scutosaurus*. На данный момент данный экземпляр отнесён к *Scutosaurus* sp.

Экз. ПИН, № 4412/30 (рис. 7.8) представлен изолированной платформенной остеодермой крупных размеров (Lx 70 мм), массивной. Платформа двухлопастной формы, асимметричная. Лопастии крупные, разной формы. Медиальная лопасть округленно-четырёхугольной формы, близкой к трапецевидной, а латеральная лопасть – трапецевидной формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность платформы седловидная, несёт два отверстия для прохождения кровеносных сосудов, одно из которых, более крупное (диаметр около 30 мм) занимает центральное положение. Край платформы слабоволнистый, в области контактной поверхности осложнён вырезками и выступами. Дорсальной возвышение крупное, низкое, куполовидное, основание округлой формы. Кайма незамкнутая, прерывается из-за вырезки. Опоясывающие ямки небольшие (не более 5 мм диаметром). Латеральные опоясывающих ямок располагаются мелкие дорсальные ямки, неглубокие, округлой формы, формирующие ямчатую текстуру каймы. В задней части остеодермы расположена контактная поверхность, захватывающая

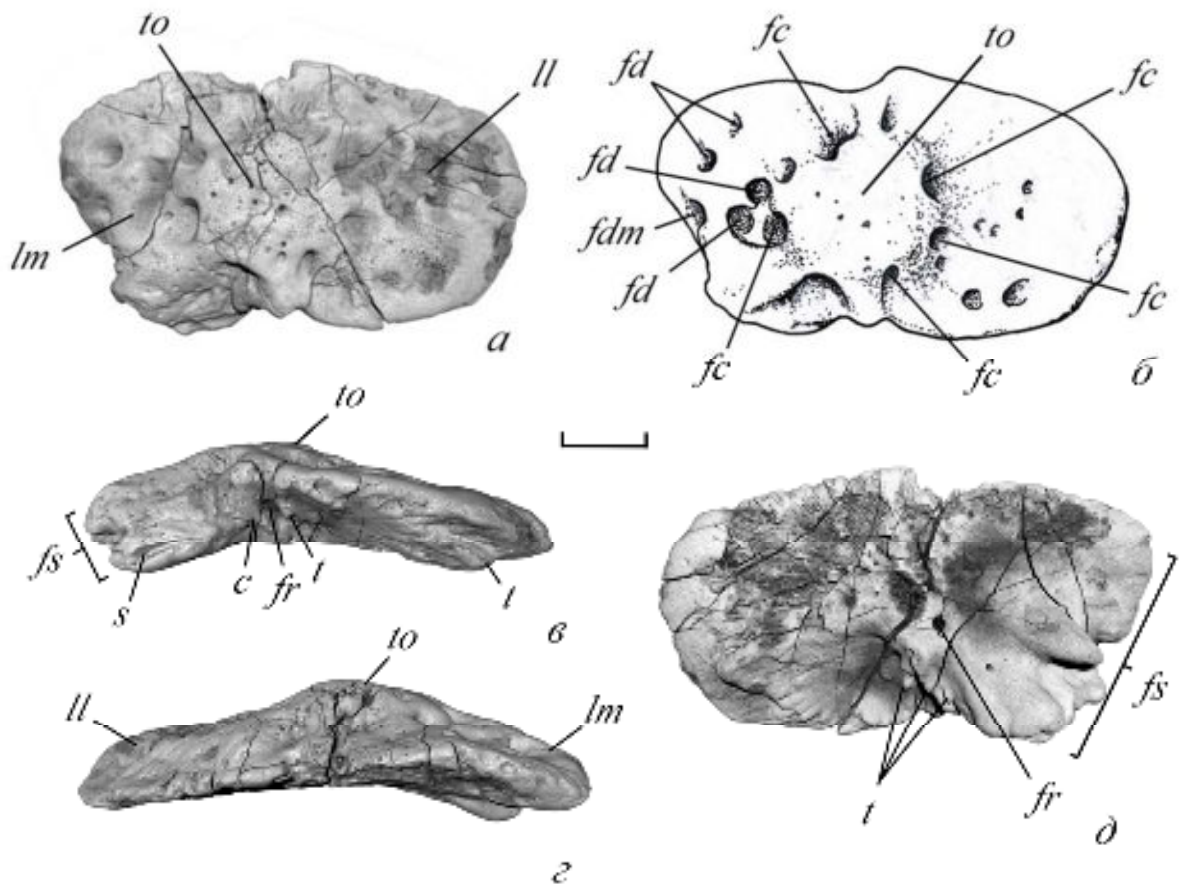


Рис. 7.8. *Pareiasauridae* gen. nov.; посткраниальная остеодерма экз. ПИН, № 4412/30; мест. Марьюшкина Слуда-С: а, б – вид сверху, в – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, г – вид сбоку, д – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

боковой и задний края медиальной лопасти и задний край латеральной лопасти. Контактная поверхность характеризуется ярко-выраженной скульптурой, представленной выступами и углублениями.

Массивность и крупные размеры, а также наличие контактной поверхности указывают на то, что данная остеодерма происходит из передней части остеодермального покрова. Асимметричность платформы и её двухлопастная форма, а также седловидная вентральная поверхность остеодермы позволяет определить её примерное положение в скелете – в составе латерального остистого продольного ряда. На основании одной остеодермы можно установить, что остеодермальный покров особи, которой принадлежала данная остеодерма, состоял, как минимум, из двух симметричных латеральных остистых рядов. Контактная поверхность на медиальной лопасти могла возникнуть от соединения с медиальной остистой остеодермой. В этом случае, в составе остеодермального покрова данного индивидуума присутствовало три невральных остистых ряда: кроме двух латеральных остистых, был ещё медиальный остистый. Единственная контактная поверхность на экз. ПИН, № 4412/30 указывает на то, что остеодермальный покров не был сплошным. Степень обширности остеодермального покрова оценить нельзя. Сочетание вышеописанных признаков, не характерное для остеодерм из других восточноевропейских местонахождений, позволяют предположить, что данная остеодерма принадлежит новому таксону родового ранга. Однако отсутствие какого-либо другого материала: краниальных остатков или других остеодерм, принадлежащей одной с экз. ПИН, № 4412/30 особи, не позволяет описать на основе данной остеодермы новый таксон. Так как сочетание сложной морфологии остеодермы и низкого дорсального возвышения не характерно для представителей семейств *Bradysauridae* и *Elginiidae*, экз. ПИН, № 4412/30 определён как *Pareiasauridae* gen. nov.

Экз. ПИН, № 5468/1396 (рис. 7.9) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 36 мм). Платформа треугольной формы при виде сверху, неравномерной толщины: утолщается со стороны контактной поверхности. Дорсальная поверхность вогнутая. Вентральная поверхность остеодермы выпуклая, несёт слабо выраженные радиальные гребни. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение отсутствует. На дорсальной поверхности расположены ямки. С одной стороны три замкнутые ямки и соединяются друг с другом, образуя одну крупную ямку сложной формы. К ним примыкает одна ямка краевая, округлой формы. С другой стороны – крупная вытянутая вдоль бокового края краевая дорсальная ямка. Между замкнутыми ямками и крупной краевой ямкой пролегает широкий гребень, который разделяет дорсальную поверхность остеодермы на две почти равные части. Контактные поверхности охватывают остеодерму со всех сторон. Одна контактная поверхность (торцевая) от зубчатого соединения расположена на широком крае платформы. Она имеет форму, наиболее близко приближенную к трапециевидной. Скульптура со слабовыраженными гребнями,

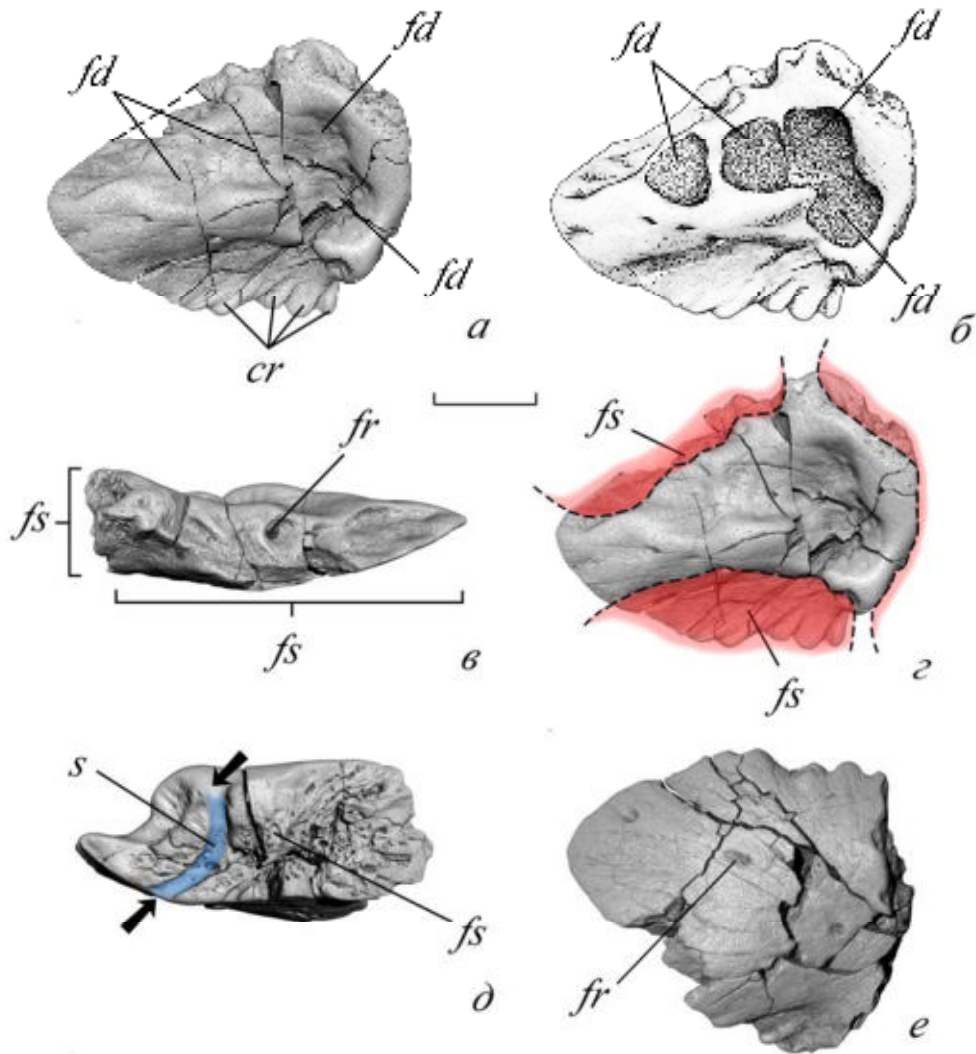


Рис. 7.9. *Senectosaurus* cf. *karamzini*; остеодерма, экз. ПИН, № 5468/1396; мест. Марьюшкина Слуда-С: *a-g* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны узкой контактной поверхности, *д* – вид сбоку, со стороны торцевой контактной поверхности, *е* – вид снизу. Красным цветом выделены области остеодермы с контактной поверхностью. Синим цветом выделен отпечаток сосуда. Длина масштабной линейки 1 см.

слева присутствует тонкий изгибающийся канал. Две другие контактные поверхности протягиваются вдоль длинных краёв платформы и сходятся к узкому концу остеодермы. Одна из этих двух контактных поверхностей широкая, треугольной формы. Она сопровождается нижним карнизом и соединяется с задней контактной поверхностью. Скульптура представлена короткими гребнями. Вторая контактная поверхность представляет собой узкую полоску, также сопровождается нижним карнизом, узким. Скульптура с гребнями и бугорками. Две контактные поверхности, расположенные на боковых краях остеодермы, – от соединения чешуйчатого типа. Наличие трёх контактных поверхностей указывает на то, что данная остеодерма соединялась с другими остеодермами, которые почти полностью окружали её. Определить местоположением данной остеодермы в скелете невозможно. Однако по ряду характеристик, отсутствию

tuber osteodermae, наличию дорсальных ямок, объединяющихся в более крупную ямку и платформу, утолщающуюся к контактному краю, можно определить данную остеодерму как *Senectosaurus* cf. *karamzini*.

ЧИЖЕВСКИЕ СЛОИ

К чижевским слоям приурочены местонахождения Агафоново, Преображенка-1А, Солоповка-2 и Чижи, (рис. 7.1). На данном уровне встречены только платформенные остеодермы. К чижевско-ровдинскому интервалу принадлежит местонахождение Преображенка-2 (рис. 7.1). Оно может относиться к чижевским слоям. Местонахождение Преображенка-2 является типовым для *Senectosaurus karamzini*.

Местонахождение Агафоново

Экз. ПИН, № 2416/3 (рис. 7.10; табл. XI) представлен остатками эндоскелета не крупной особи парейазавра, включающими изолированные остеодермы, фрагмент черепа и позвоночного столба (невральные дуги и верхние части тел некоторых шейных и спинных позвонков), состоящего из двух частей: 1) 3–5-й шейные позвонки, 2) 6–8-й спинные позвонки. На фрагменте

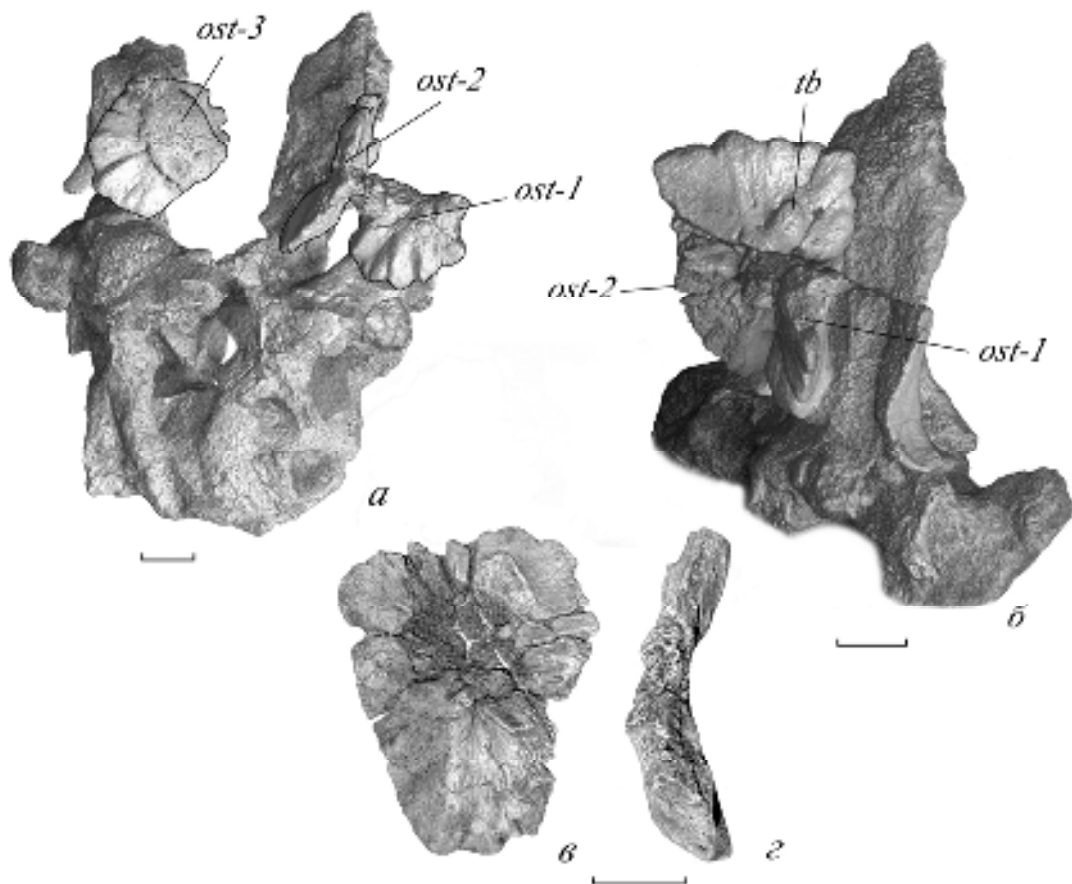


Рис. 7.10. *Proelginia permiana*; остеодермы: *a*, *б* – фрагмент шейного отдела позвоночного столба с остеодермами (*ost-1*, *ost-2*, *ost-3*); экз. ПИН, № 2416/3; мест. Агафоново: *a* – общий вид, *б* – остеодерма на 4-м позвонке; *в*, *г* – топотип ПИН, № 156/25-1, мест. Семин Овраг-1: *в* – вид сверху, *г* – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см.

шейного отдела позвоночного столба располагаются три платформенные остеодермы: одна на третьем позвонке (экз. ПИН, № 2416/3-1), вторая на четвёртом позвонке (экз. ПИН, № 2416/3-2) и третья на пятом (экз. ПИН, № 2416/3-3). Остеодерма № 2416/3-2 средних размеров ($Lx > 34$ мм), платформа трапециевидной формой при виде сверху (рис. 7.10, *a, б*). Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, в периферической части несёт радиальные гребни. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение и ямки отсутствуют. В центральной части дорсальной поверхности две крупные туберкулы, а в более узкой части платформы расположено вытянутое углубление. Оно протягивается от центра дорсальной поверхности до края платформы. С левого (длинного) края остеодермы находится площадка, которая, вероятно, является контактной. Остеодерма № 2416/3-1 неполная, но по строению сохранившейся части можно предположить, что она схожа с остеодермой № 2416/3-2. В её нижней части также расположено вытянутое углубление и контактная поверхность.

Остеодерма, похожая на два вышеописанных экземпляра есть в коллекции из местонахождения Сёмин Овраг-1 (экз. ПИН, № 156/25-1), которое является типовым для *Proelginia permiana* (рис. 7.10, *в, г*). Таким образом, экз. 2416/3 принадлежит *P. permiana*.

Остеодерма № 2416/3-3 (рис. 7.10, *a*, 7.11, *a–в*) средних размеров ($Lx > 30$ мм). Платформа тонкая, двухлопастная, ассиметричная: медиальная лопасть треугольной формы, прорезана двумя вырезками, латеральная лопасть полукруглой формы. Дорсальная поверхность выпуклая.

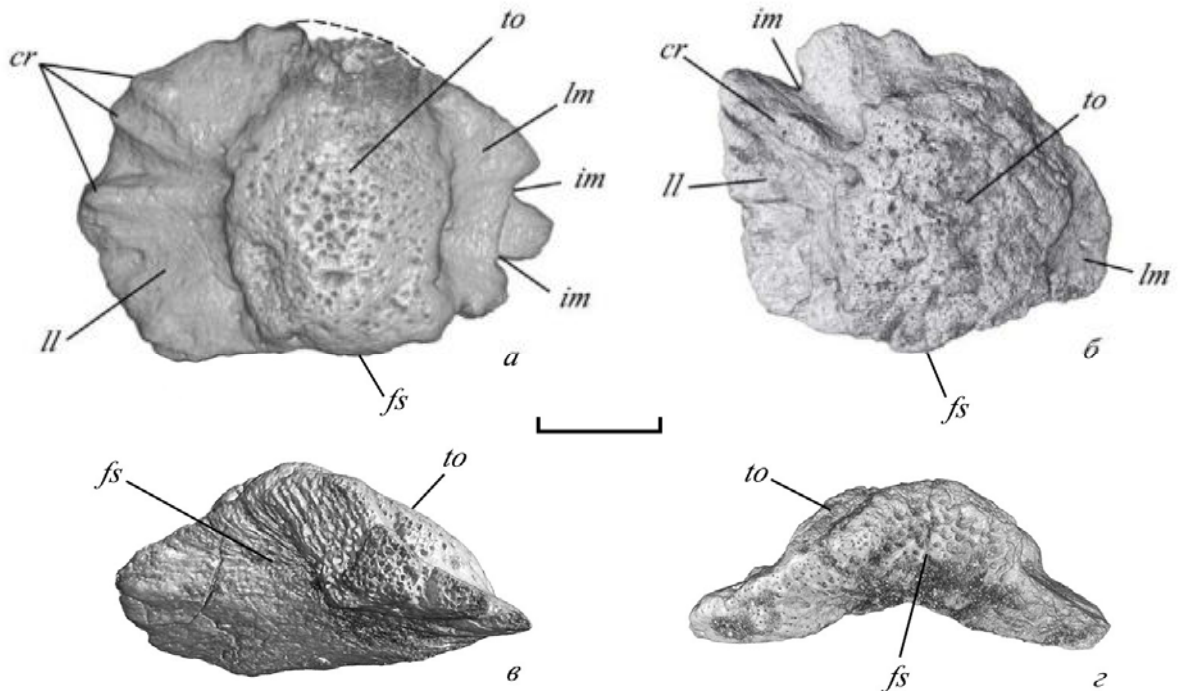


Рис. 7.11. *Proelginia permiana*; посткраниальные остеодермы; мест. Агафоново: *a, в* – экз. ПИН, № 2416/3-3; *б, г* – экз. ПИН, № 2416/5; *a, б* – вид сверху; *в, г* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

Вентральная поверхность седловидная. Дорсальное возвышение куполовидное, занимает центральное положение, форма основания овальная, поверхность гладкая. Кайма широкая, незамкнутая, впереди она исчезает из-за контактной поверхности для соединения с остеодермой-спутником. Ямки на кайме отсутствуют. Контактная поверхность треугольной формы и с правой стороны несёт скульптуру в виде гребней. Она от зубчатого шовного соединения, захватывает платформу и дорсальное возвышение. В коллекции из местонахождения Агафоново есть похожая изолированная остеодерма (экз. ПИН, № 2416/5; рис. 7.11).

Местонахождение Преображенка-1А

Экз. ПИН, № 4645/1 (рис. 7.12) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой, крупных размеров (Lx 51 мм). Платформа округлой формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, покрыта радиально ориентированными гребнями и бугорками, а также отверстиями. Край остеодермы волнистый из-за небольших краевых вырезок. Дорсальное возвышение небольшое, куполовидного типа, занимает центральное положение. Его верхняя часть слегка скошена и с небольшим бугорком на вершине, вместе эти особенности создают видимость конусовидного типа дорсального возвыше-

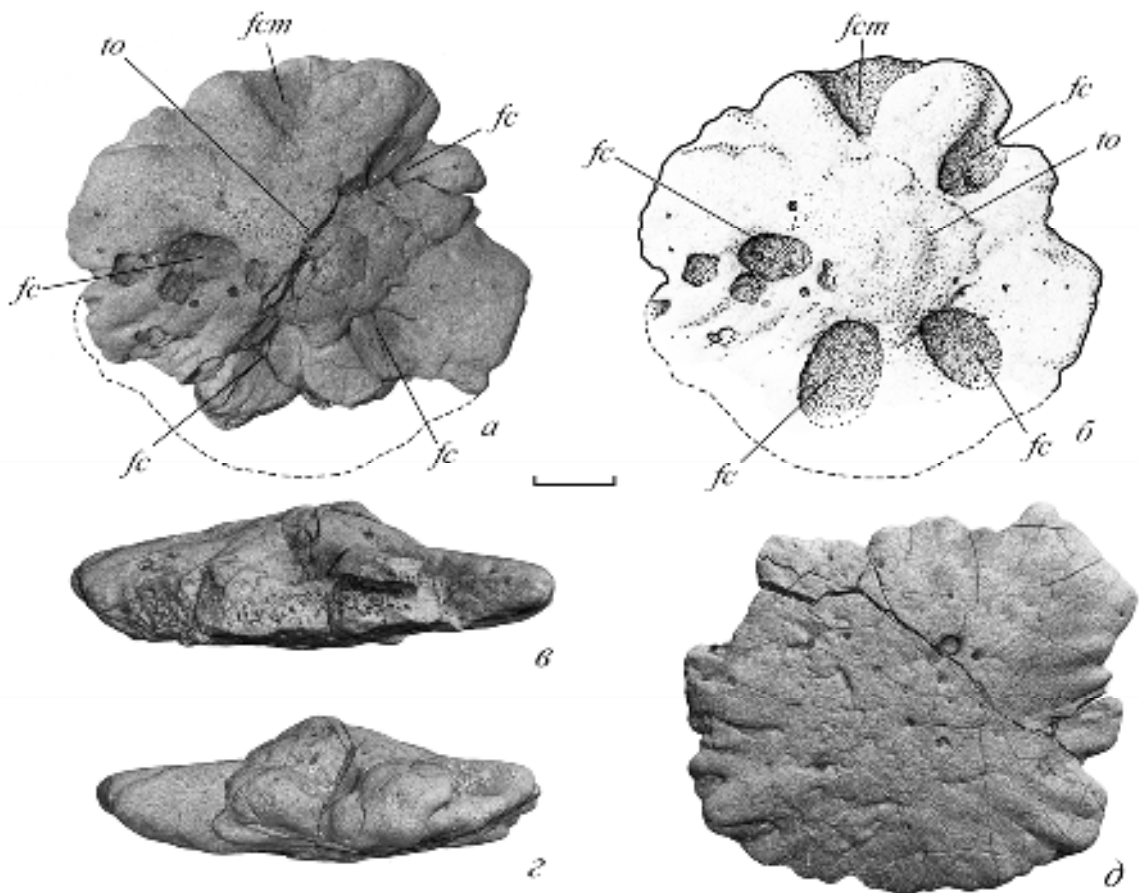


Рис. 7.12. *Scutosaurus* sp.; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 4645/1; мест. Преображенка-1А: а, б – вид сверху, в – вид сбоку, г – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

ния. Форма основания дорсального возвышения продолговатая. Его поверхность гладкая. Кайма широкая, замкнутая. На ней расположены четыре глубокие округлые опоясывающие ямки, одна из которых краевая, и нерегулярные тонкие радиальные гребни. Контактные поверхности отсутствуют.

Округлая форма платформы, куполовидное дорсальное возвышение и опоясывающие ямки, среди которых преобладают замкнутые, указывают на то, что данный экземпляр является зигапофизной остеодермой из передней части остеодермального покрова *Scutosaurus* sp.

Экз. ПИН, № 4645/22 (рис. 7.13) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой крупных размеров (Lx не менее 51 мм). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность слабовогнутая. Вентральная поверхность выпуклая, гладкая, с крупной ямкой, расположенной в центральной части платформы. Характер края платформы установить нельзя, так как он разрушен почти по всему периметру остеодермы. Дорсальное возвышение куполовидного типа, занимает центральное положение, форма основания ближе всего к округлой, имеет гладкую поверхность. Кайма широкая, незамкнутая из-за заднебоковой краевой вырезки. Заднебоковая вырезка связана с заднебоковой ямкой. На кайме присутствуют крупные отверстия, некоторые из них расположены в основании дорсального возвышения, окружая его. Контактные поверхности отсутствуют.

Наличие заднебоковой ямки и связанной с ней вырезки указывает на то, что данный экземпляр принадлежит *Scutosaurus* sp. С большей долей вероятности она является костальной.

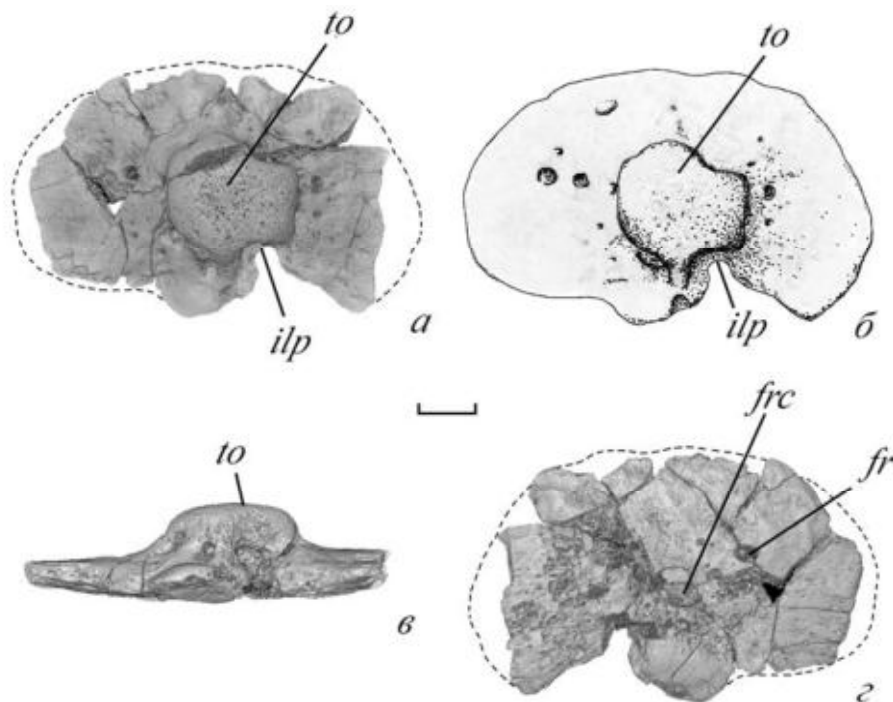


Рис. 7.13. *Scutosaurus* sp.; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 4645/22; мест. Преображенка-1А: а, б – вид сверху, в – вид сбоку, г – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Солоповка-2

Экз. ПИН, № 5359/1 (рис. 7.14) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров ($L \times 45$ мм). Платформа формы вытянутого шестиугольника при виде сверху, покрыта ямками и гребнями. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабо-седловидная. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение отсутствует. На дорсальной поверхности располагаются дорсальные и дорсальные краевые ямки округлой, овальной и треугольной формы, равномерно распределённые по всей поверхности, также есть ямки второго порядка. Наличие контактной поверхности точно установить нельзя, так как данный экземпляр не доступен для изучения, но на виде сбоку видна скульптура на боковой поверхности остеодермы, которая, возможно, принадлежит контактной поверхности.

Отсутствие дорсального возвышения и наличие ямок второго порядка дают возможность определить данный экземпляр как *Senectosaurus* cf. *karamzini*.

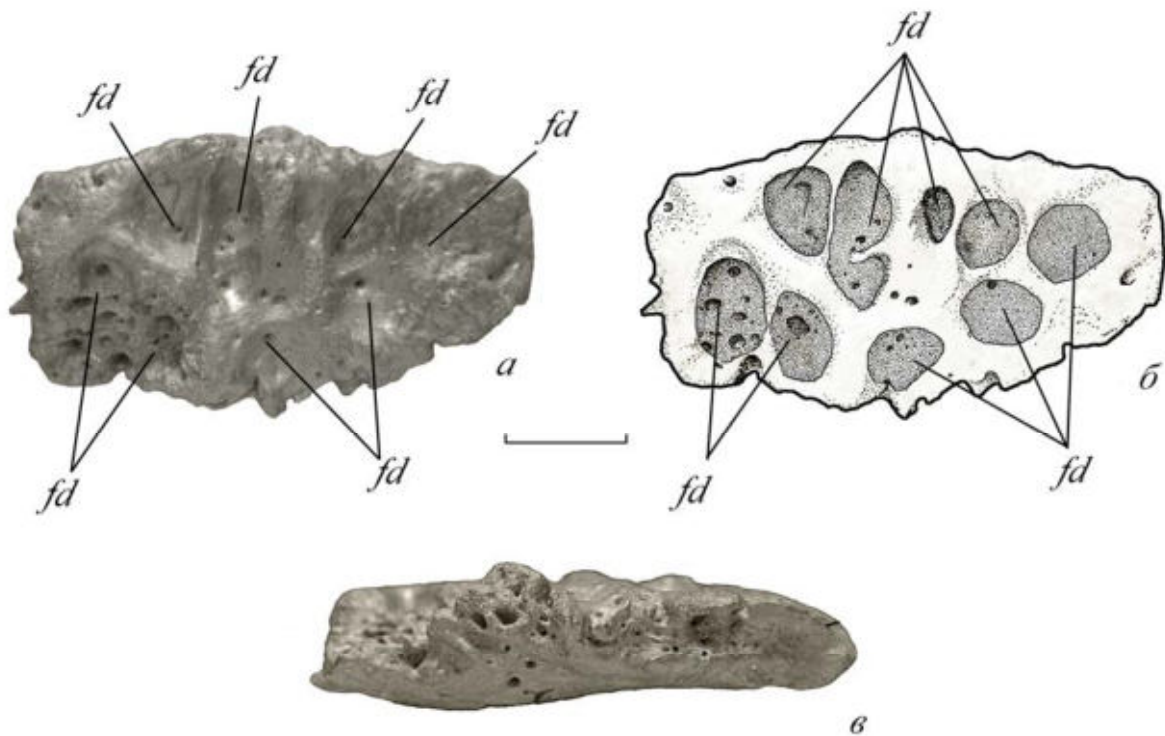


Рис. 7.14. *Senectosaurus* cf. *karamzini*; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, 5359/1; мест. Солоповка-2: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Чиж

В местонахождении Чиж найдено около двух десятков остеодерм, принадлежащих не менее, чем двум формам. К первой форме относятся: остеодермы с дорсальным возвышением (экз. ПИН, №№ 5898/1, 2, 5, 7, 8; экз. ВПМ, №№ КПМ-327-2, КПМ-327-3), ко второй – остеодермы без дорсального возвышения (экз. ПИН, №№ 5898/3; экз. ВПМ, №№ КПМ-327-1, КПМ-

397). У некоторых экземпляров (например, экз. ПИН, №№ 5898/6) дорсальное возвышение визуально отсутствует. Однако в центральной части дорсальной поверхности остеодермы присутствует область с многочисленными отверстиями от выхода вертикальных канальцев, которые характерны именно для апикальной части дорсального возвышения (подробнее в главе 3) и хорошо его маркируют. Такие остеодермы, по всей видимости, происходят из задней части остеодермального покрова, так как в передней части морфологические элементы всегда хорошо выражены. Так, например, у *Deltavjatia rossica* в задней части спинного отдела и в крестцовом отделе остеодермального покрова латеральные остистые остеодермы имеют вид продолговатых и сдвинутых в дорсо-вентральном направлении бляшек.

Экз. ПИН, № 5898/1 (рис. 7.15) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров ($L \times 45$ мм). Платформа трапециевидной формы при виде сверху, со слабовыраженными тонкими радиальными гребнями. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, со слабовыраженными тонкими радиальными гребнями. Край платформы частично разрушен, почти по всему периметру платформы волнистый, с одного края гладкий. Дорсальное возвышение куполовидного типа, форма основания – вытянутый шестиугольник, занимает центральное положение. Поверхность *tuber osteodermae* практически гладкая, с нерегулярными слабовыраженными радиальными гребнями. Кайма широкая, замкнутая, с радиальными гребнями. Ямки отсутствуют. Есть две неглубокие вырезки.

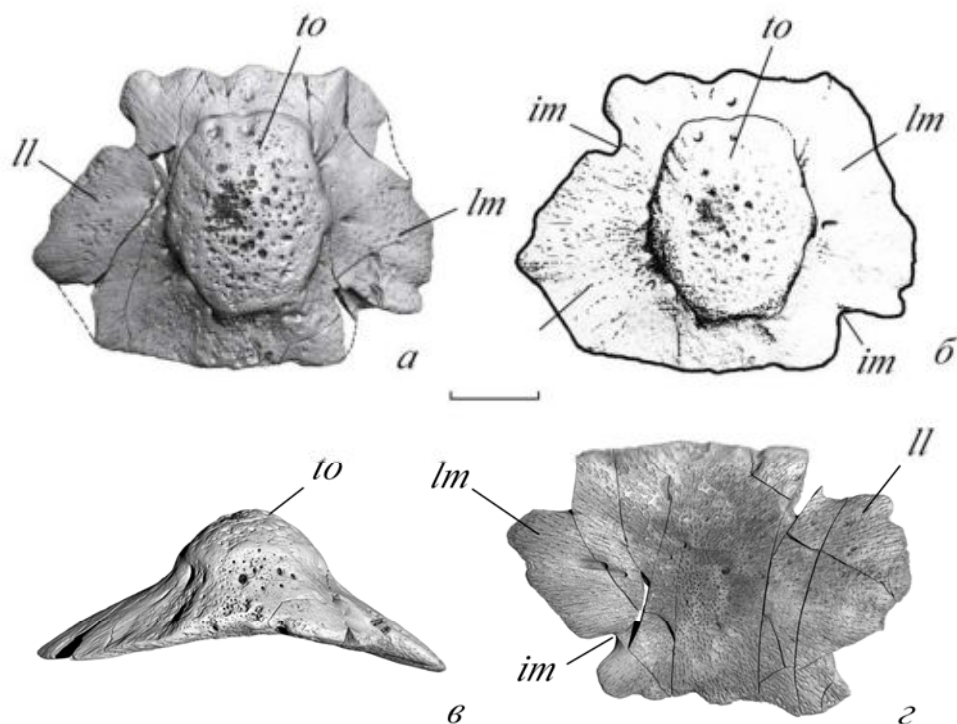


Рис. 7.15. *Proelginia permiana*; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 5898/1; мест. Чижы: а, б – вид сверху, в – вид сбоку, г – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Платформа данного экземпляра асимметричная и с седловидной вентральной поверхностью. Возможно, она является латеральной остистой. Простое строение, седловидная вентральная поверхность платформы, тонкая широкая кайма с радиальными гребнями позволяют установить, что данный экземпляр принадлежит *Proelginia permiana*. Таким образом, экз. ПИН, № 5898/1 является самой крупной из всех известных остеодерм *P. permiana*.

Экз. ПИН, № 5898/2 (рис. 7.16) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 32 мм). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, гладкая, с несколькими крупными отверстиями, сконцентрированными в её центральной части. Край платформы местами волнистый, местами гладкий. Дорсальное возвышение куполовидного типа, форма основания округлая, занимает центральное положение, поверхность гладкая. Кайма узкая, но её ширина неравномерная по всему периметру остеодермы: наиболее широкая часть наблюдается в латеральном направлении, а также в переднезаднем направлении один край шире другого. Кайма замкнутая, гладкая, со следами от кровеносных сосудов в виде вытянутых канавок и заметными отверстиями для прохождения кровеносных сосудов, окружающих дорсальное возвышение. Ямки отсутствуют. Есть две неглубокие вырезки. Контактные поверхности отсутствуют. Особенности изгиба платформы и её асимметричность указывают на принадлежность данной остеодермы к латеральному остистому типу. Неравномерная толщина каймы, более широкая сбоку и спереди позволяет правильно ориентировать данную остеодерму относительно продольной оси тела и поместить её слева. Данный экземпляр во многом схож с экз. ПИН, № 156/325 (табл. X, фиг.

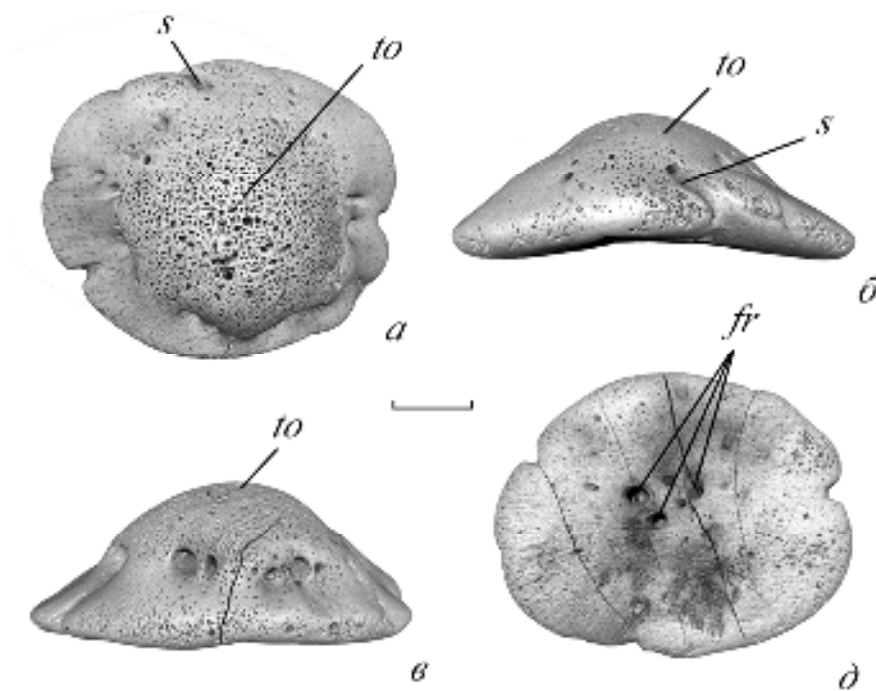


Рис. 7.16. *Proelginia permiana*; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 5898/2; мест. Чижи: *a* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

1) из местонахождения Сёмин Овраг-1, типового для *P. permiana*. Отличием является наличие у остеодермы из Сёмина Оврага-1 контактной поверхности от зубчатого соединения. Экз. ПИН, № 5898/2 отнесён к *P. permiana*.

Экз. ПИН, № 5898/5 (рис. 7.17) представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров ($L \times 24$ мм) и простого строения. Она во многом похожа на экз. ПИН, № 5898/2, но есть и отличия. Платформа округлой формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабо седловидная, гладкая, почти вся покрыта отверстиями для прохождения кровеносных сосудов разных размеров, наиболее крупное отверстие занимает центральное положение. Дорсальное возвышение куполовидного типа, слегка скошено, слабо выражено, форма основания округлая, занимает центральное положение, поверхность гладкая. Кайма узкая, её ширина неравномерная по всему периметру остеодермы: наиболее широкая часть наблюдается в латеральном направлении, а также в переднезаднем направлении один край шире другого. Кайма замкнутая, гладкая, со следами от кровеносных сосудов в виде вытянутых канавок и заметными отверстиями для прохождения кровеносных сосудов, окружающих дорсальное возвышение. Ямки отсутствуют. Есть две неглубокие вырезки. Контактные поверхности отсутствуют.

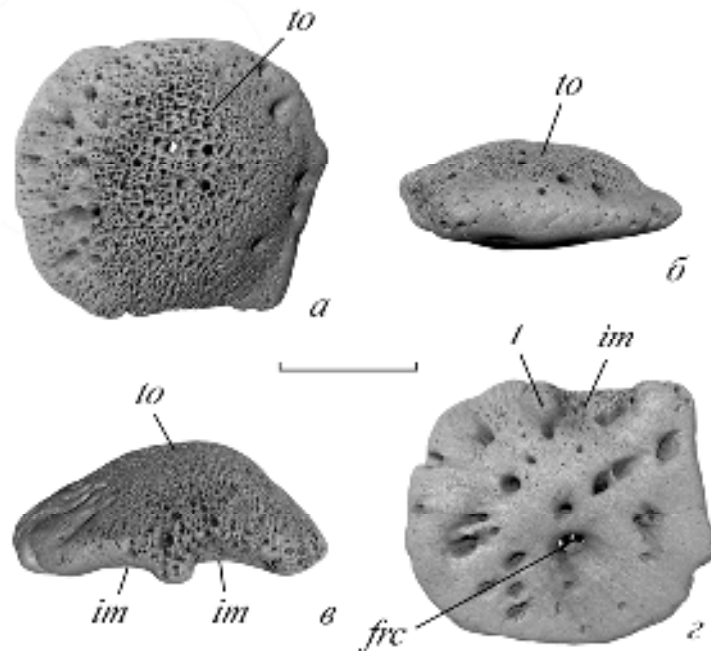


Рис. 7.17. *Proelginia permiana*; посткраниальная остеодерма экз. ПИН, № 5898/5; мест. Чижы: *a* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Слабо выраженные морфологические элементы (дорсальное возвышение, кайма), вероятно, связаны с положением данной остеодермы в задней части остеодермального покрова. Простое строение остеодерм характерно для двух восточноевропейских представителей: *Deltavjatia rossica* и *Proelginia permiana*. Экз. ПИН, № 5898/5 принадлежит *P. permiana*, так как при

наличии признаков, указывающих на положение данной остеодермы в задней части остеодермального покрова, его размеры крупнее любой остеодермы *D. rossica* из этой же области тела. Кроме того, на вентральной поверхности образца много крупных отверстий для сосудов, что не характерно для остеодерм *D. rossica*.

Экз. ПИН, № 5898/7 представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx 18 мм). Платформа округлой формы при виде сверху. Дорсальная поверхность платформы выпуклая. Вентральная поверхность плоская. На ней присутствует несколько крупных отверстий, расположенных в центральной части платформы. Край платформы гладкий. Дорсальное возвышение крупное, куполовидное с уплощённой апикальной частью, основание округлой формы, занимает центральное положение. Поверхность дорсального возвышения покрывают тонкие радиальные гребни. Кайма очень узкая, незамкнутая, развита только с передней стороны. Ямок и контактных поверхностей нет. Перечисленные признаки сходны с основными латеральными остистыми остеодермами *P. permiana* из шейного отдела.

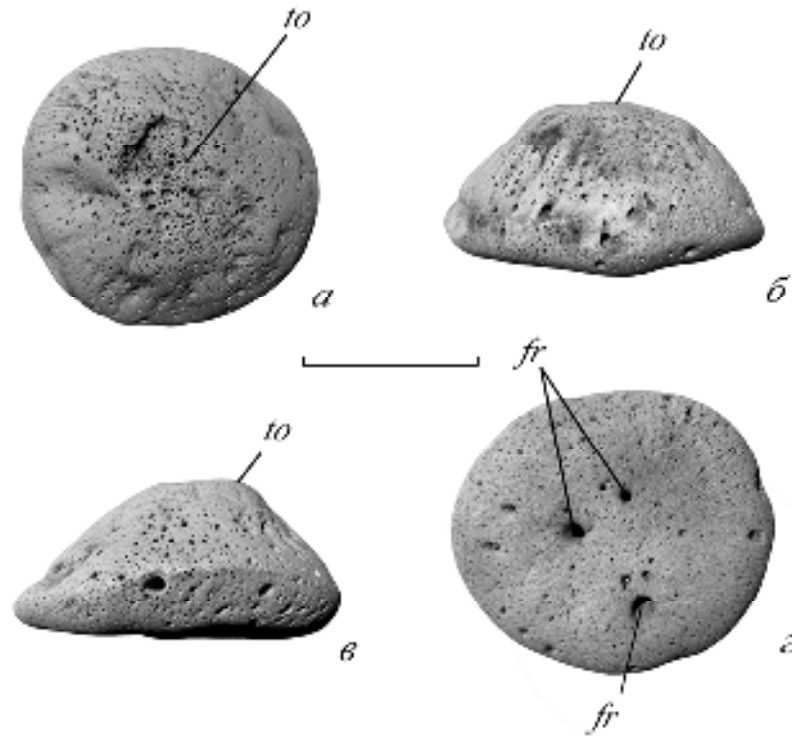


Рис. 7.18. *Proelginia permiana*; посткраниальная остеодерма *Proelginia permiana*; экз. ПИН, № 5898/7; мест. Чижы: *a* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 5898/8 представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx 21 мм). Платформа двухлопастной формы: медиальная лопасть разделена глубокой вырезкой на две неравные части треугольной формы, латеральная лопасть – полукруглой формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, несёт два крупных отверстия. Край остеодерм слабоволнистый, местами прорезан глубокими вырезками.

Дорсальное возвышение куполовидного типа, форма основания вытянутая, близкая к овальной (листовидная), в апикальной части заостряется с образованием продольного гребня. От гребня в латеральном направлении в обе стороны отходят более тонкие гребни. Кайма широкая, покрыта складками и бугорками. Ямки отсутствуют. Контактных поверхностей нет.

Двухлопастная и седловидная платформа указывают на то, что остеодерма является латеральной остистой. Простое строение и овальное указывает на принадлежность *Proelginia permiana*.

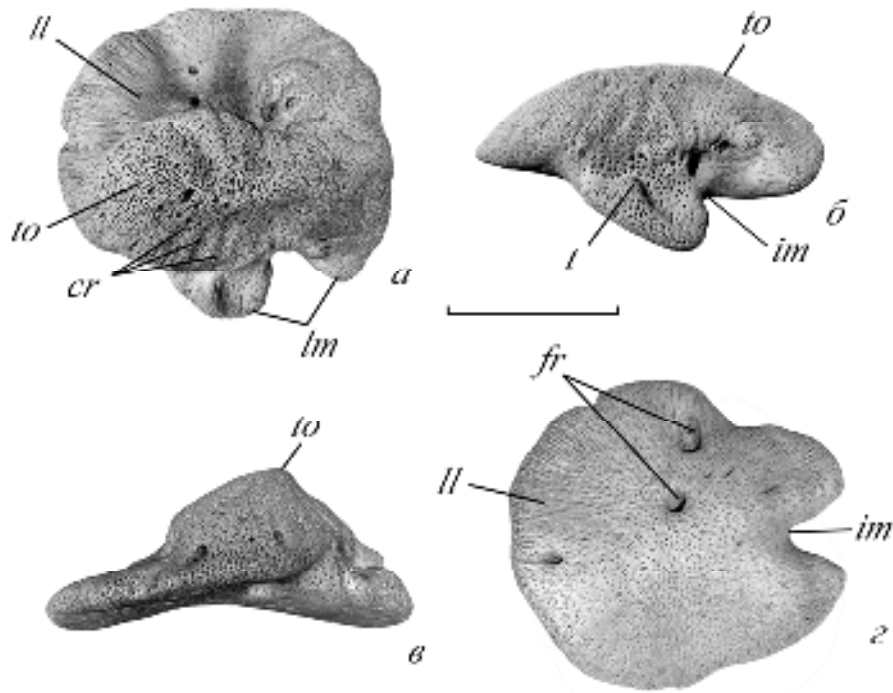


Рис. 7.19. *Proelginia permiana*; латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 5898/8; мест. Чижи: *a* – вид сверху, *б, в* – вид сбоку, *z* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 5898/3 (рис. 7.20) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 41,4 мм). Платформа двухлопастной формы: медиальная лопасть трапециевидной формы, латеральная лопасть – треугольной формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, несёт отверстия для прохождения кровеносных сосудов, несколько шиповидных бугорков. Край платформы гладкий в периферической области обеих лопастей, там, где нет контактной поверхности. Дорсальное возвышение отсутствует, на дорсальной поверхности располагаются крупные дорсальные ямки и несколько мелких, а также много крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Контактная поверхность от зубчатого типа соединения, приурочена к длинному краю остеодермы. Она вытянутая, треугольной формы. Поверхность в области контакта не гладкая из-за большого числа крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов.

Отсутствие дорсального возвышения, а также наличие дорсальных ямок и контактной

поверхности, позволил определить данный экземпляр как *Senectosaurus cf. karamzini*.

Экз. ВПМ, № КПМ-397 (рис. 7.20) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 41 мм). Платформа двухлопастной формы при виде сверху: медиальная лопасть овальная, латеральная лопасть – округлой формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, с крупными отверстиями, которые сопровождаются отпечатками сосудов в виде тонких канавок, радиально ориентированных. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение отсутствует. Периферическая часть дорсальной поверхности остеодермы несёт несколько ямок округлой формы, одна из которых является краевой, а также много крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Контактная поверхность от зубчатого типа соединения, приурочена к длинному краю остеодермы. Она вытянутая, овальной формы. Поверхность в области контакта не гладкая из-за большого числа крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и редких тонких гребней. Отсутствие дорсального возвышения, а также наличие дорсальных ямок и контактной поверхности, позволило определить данный экземпляр как *Senectosaurus cf. karamzini*.

Экз. ПИН, № 5898/4 (рис. 7.21) представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx 25 мм). Платформа овальной формы (просматриваются шесть углов), в центральной части гладкая, по краям просматриваются слабовыраженные радиальные рёбра. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, несёт множественные отверстия для прохождения кровеносных сосудов и контактные поверхности. Край платформы гладкий или слабоволнистый. Дорсальное возвышение слабо выражено, однако, его можно и ямки отсутствуют. Контактные поверхности от зубчатого соединения широко распространены, захватывая больше 50% периферической части платформы. Одна из контактных поверхностей (торцевая) напоминает воронковидную контактную поверхность остеодерм *S. karamzini*: она расположена на узком конце остеодермы, над ней находится слабовыраженный бугор, напоминающий приконтактное вздутие. Скульптура представлена тонкими гребнями. Отличием является отсутствие собственно воронки и расположение гребней, которые не радиально расходятся, а отходят от верхней и нижней части контактной поверхности. Контактные поверхности на вентральной стороне остеодермы с двух сторон подходят к торцевой. Одна из них вытянутая и тянется вдоль всего бокового края остеодермы. Она выпуклая и в центральной части заостряется. Вся её поверхность покрыта тонкими гребнями, а в нижней части присутствуют шипики. Вторая контактная поверхность доходит только до середины бокового края остеодермы. Она гладкая с крупными отверстиями от кровеносных сосудов. Наиболее близкими по морфологическому строению к данному образцу являются остеодермы *Senectosaurus karamzini*. Но в связи с тем, что есть отличия, он определён как *Senectosaurus cf. karamzini*.

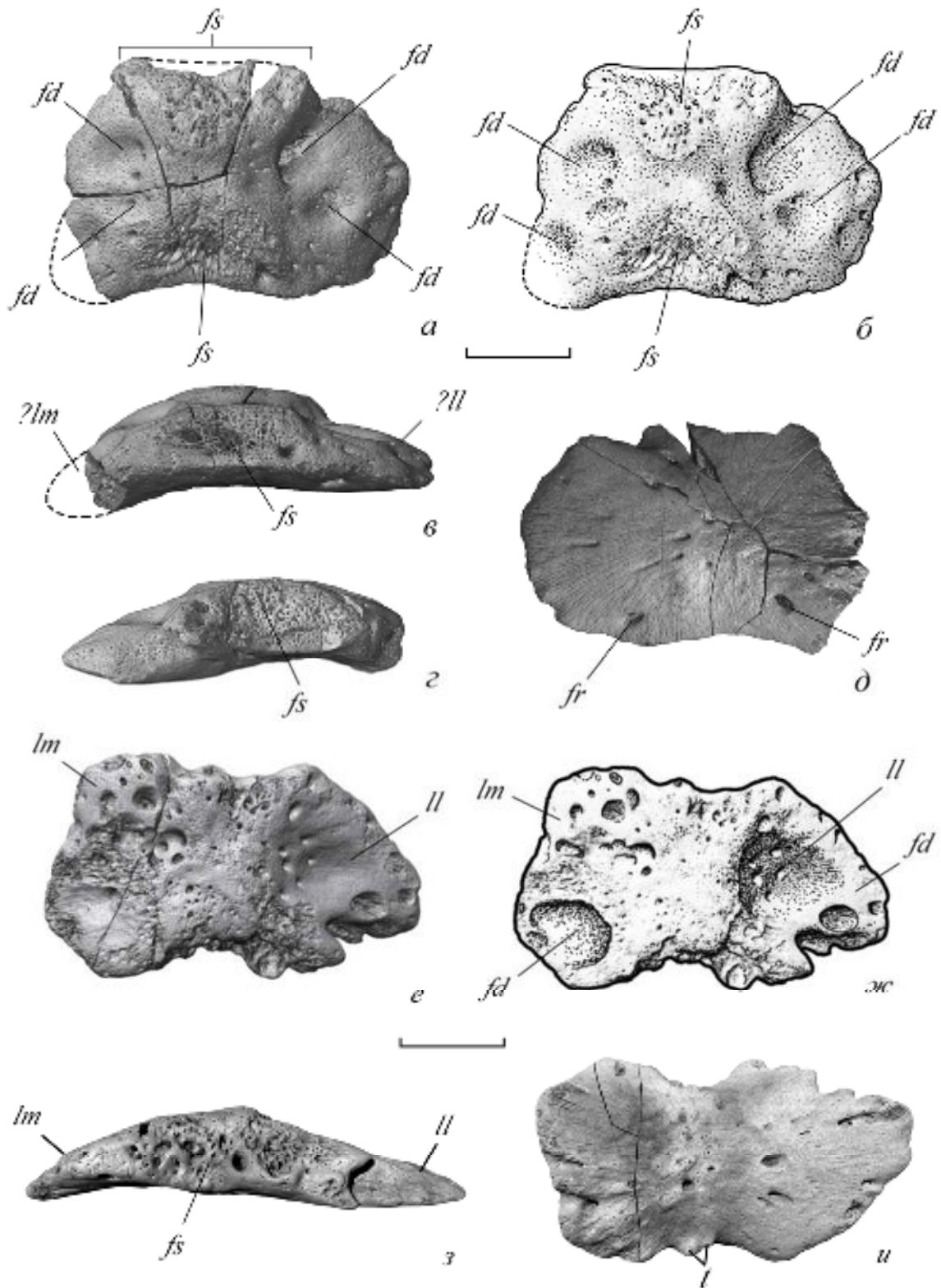


Рис. 7.20. *Senectosaurus* cf. *karamzini*; посткраниальные остеодермы; мест. Чижи: *a–д* – экз. ВПМ, № КПМ-397, *e–u* – экз. ПИН, № 5898/3, *a, б, e, ж* – вид сверху; *в, г, з* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности; *д* – вид снизу, *з* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, *u* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 5898/6 (рис. 7.22) представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров ($L \times 24$ мм) и простого строения. Платформа овальной формы при виде сверху.

Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, несёт несколько заметных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и две симметрично расположенные контактные поверхности. Дорсальное возвышение почти не выражено и опознаётся только по наличию множественных отверстий от выхода вертикальных канальцев в центральной части на дорсальной поверхности остеодермы. Кайма очень узкая, её ширина неравномерная по всему периметру остеодермы: наиболее широкая часть наблюдается в латеральном направлении, а также в переднезаднем направлении один край шире другого. Кайма замкнутая, гладкая, со следами от кровеносных сосудов в виде вытянутых канавок и заметными отверстиями для прохождения кровеносных сосудов, окружающих дорсальное возвышение. Ямки отсутствуют. Есть две неглубокие вырезки. Две контактные поверхности овальной формы со слабо выраженной скульптурой занимают один длинный край остеодермы, сходясь к его центру.

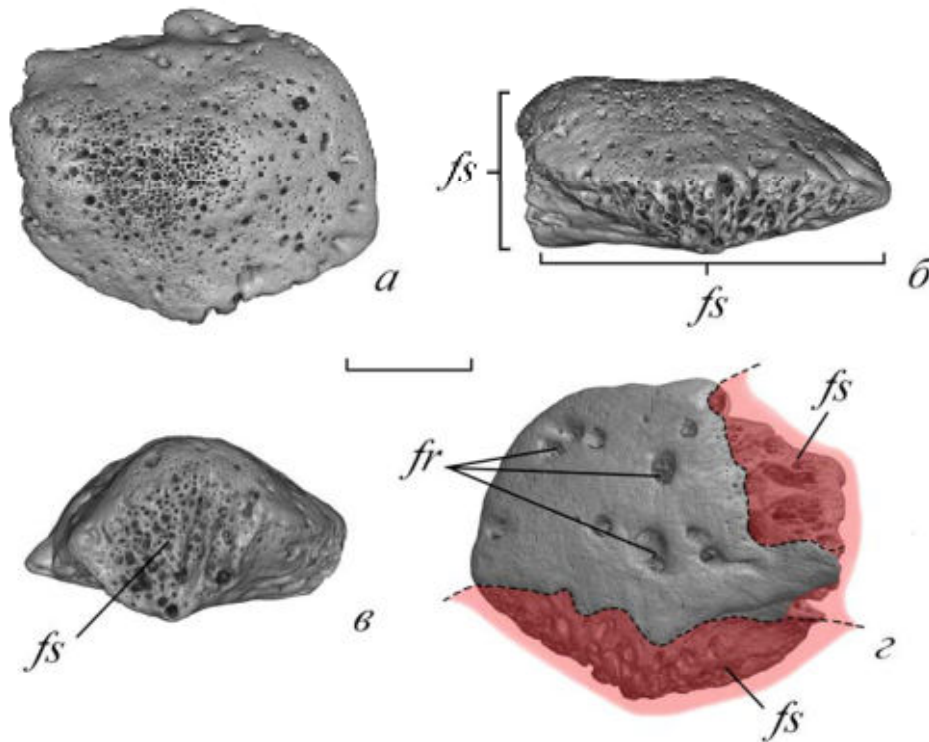


Рис. 7.21. *Senectosaurus* cf. *karamzini*; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 5898/4; мест. Чижи: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид сбоку со стороны контактной поверхности, *г* – вид снизу. Красным цветом выделены контактные поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

Остеодермы, схожего с данным экземпляром строения, не известны в ассоциации с посткраниальными остатками, поэтому установить их точное положение в скелете нельзя, но можно предположить, что они находились в задней части остеодермального покрова, так как морфологические элементы (в данном случае только дорсальное возвышение) слабо выражены. В местонахождении Чижи присутствуют остеодермы, морфологически схожие с остеодермами *P. permiana* и *Senectosaurus karamzini*. Экз. ПИН, № 5898/6 по морфологическим признакам в большей степени близок к *Proelginia* и определён как *Proelginia permiana*.

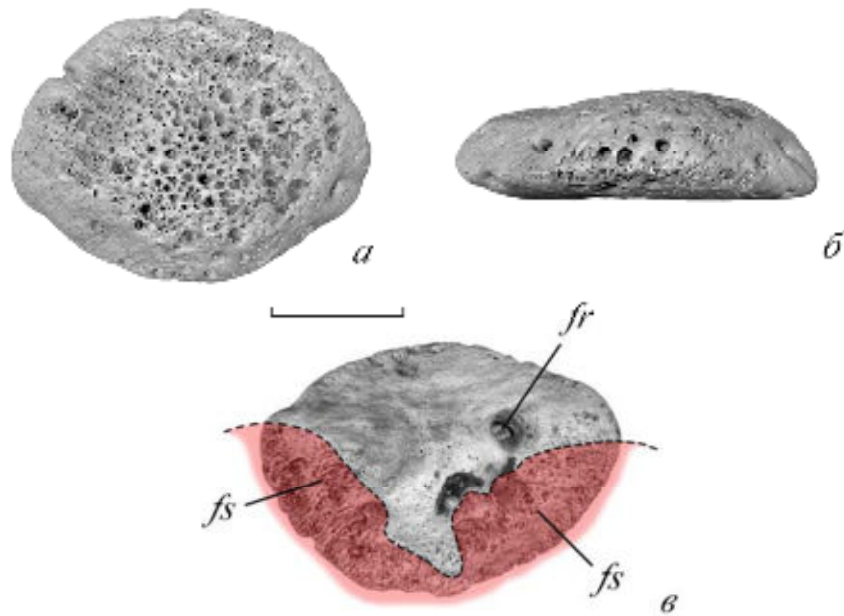


Рис. 7.22. *Proelginia permiana*; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 5898/6; мест. Чижы: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид снизу. Красным цветом выделены контактные поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

ЯРИЛЬСКИЕ СЛОИ

В настоящее время не известно ни одного местонахождения остеодерм, достоверно, принадлежащего этому уровню. К чижевско-ровдинскому интервалу приурочено местонахождение Преображенка-2 (рис. 7.1). Существует вероятность того, что оно относится к ярильским слоям.

РОВДИНСКИЕ СЛОИ

К данным слоям приурочены местонахождения Аверинское-3, Климово-1, Ключевой овраг, Саларёво и Токари-2 (рис. 7.1). Ключевой Овраг – типовое местонахождение *Scutosaurus itilensis*. Остеодерма из местонахождения Климово-1 (экз. ПИН, № 4549/1) не доступна для изучения (? утеряна).

Местонахождение Саларёво

Экз. ПИН, № 2650/1 (рис. 7.23) представлен изолированной платформенной мелких размеров (Lx 23 мм). Платформа треугольной формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность плоская, со слабо выраженными радиальными гребнями. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидное, смещено к краю платформы. Форма основания овальная, поверхность гладкая. Кайма широкая, с одной крупной ямкой и радиально ориентированной скульптурой в виде складок. Контактная поверхность плоская, захватывает дорсальное возвышение и платформу, пронизана многочисленными отверстиями для прохождения кровеносных сосудов. Контактная поверхность словно срезает часть остеодермы. Остеодерма выглядит как половина остеодермы, а не как целая.

Данный экземпляр не является единственным примером такого комплекса морфологических особенностей: смещённое к краю дорсальное возвышение, контактная поверхность, прилегающая к дорсальному возвышению и захватывающая его и платформу. Например, эти же признаки присутствуют у экз. ПИН, № 3919/30 из местонахождения Ключевой Овраг (*Senectosaurus karamzini*) и экз. ПИН, № 3971/8 из местонахождения Орлецы (*Senectosaurus aff. karamzini*). Отличием этих двух экземпляров является только более крупный размер. Также подобными характеристиками обладают остеодермы-спутники *Deltavjatia* и *Proelginia*, но остатки, принадлежащие этим двум таксонам, на данном уровне и выше не встречены. Кроме того, у остеодермы № 2650/1 на кайме расположена ямка – элемент, который не характерен для остеодерм *Deltavjatia* и *Proelginia*. Поэтому данный образец можно определить не точнее чем *Senectosaurus aff. karamzini*

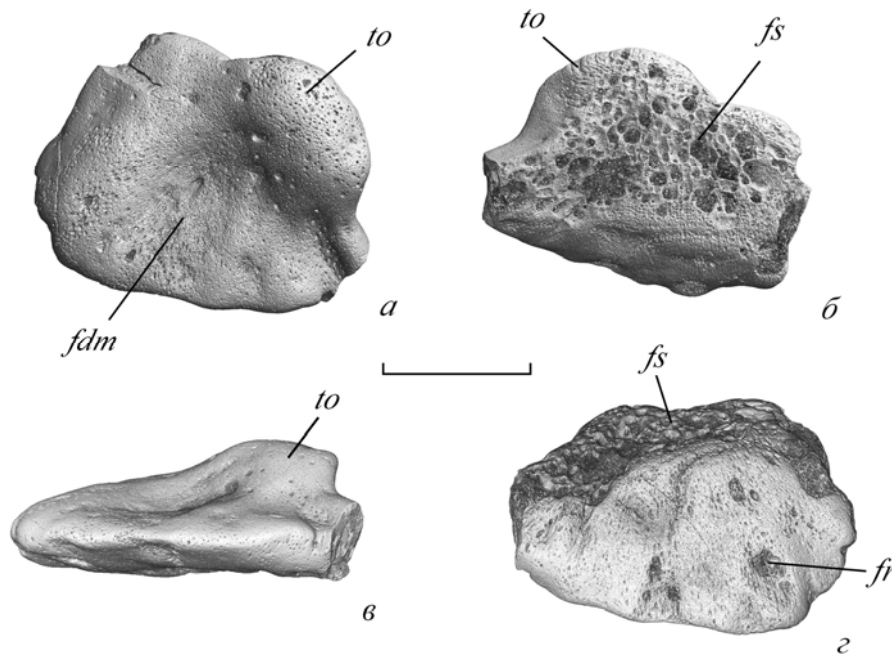


Рис. 7.23. *Senectosaurus aff. karamzini*; посткраниальная остеодерма экз. ПИН, № 2650/1; мест. Саларёво: *а* – вид сверху, *б* – вид со стороны контактной поверхности, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 2650/2 (рис. 7.24) представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (*Lx* 23 мм, *Ho* 16 мм). Платформа четырёхугольной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность сильновыпуклая, гладкая с одним крупным отверстием, занимающим около центральное положение. Край остеодермы неровный, осложнён шиповидными выступами. Дорсальное возвышение конусовидное, занимает центральное положение. Кайма узкая, незамкнутая, исчезает из-за крупной, возможно, задней ямки, если она находилась в туловищной области остеодермального покрова. Ямка округлой формы. На кайме имеются отверстия, располагающиеся в основании дорсального возвышения, ок-

ружая его. Наличие глубокой, возможно, задней ямки позволяет отнести данную остеодерму к роду *Scutosaurus*. Её точное (до ряда или отдела остеодермального покрова) местоположение определить нельзя. Однако можно установить, что она не принадлежит невральным рядам. Кроме того, по ряду признаков (наличие сильновыпуклой вентральной поверхности, узкой каймы и одной крупной ямки) можно предположить положение данной остеодермы в зоне конечностей. На данный момент можно отнести данный экземпляр к *Scutosaurus* sp.

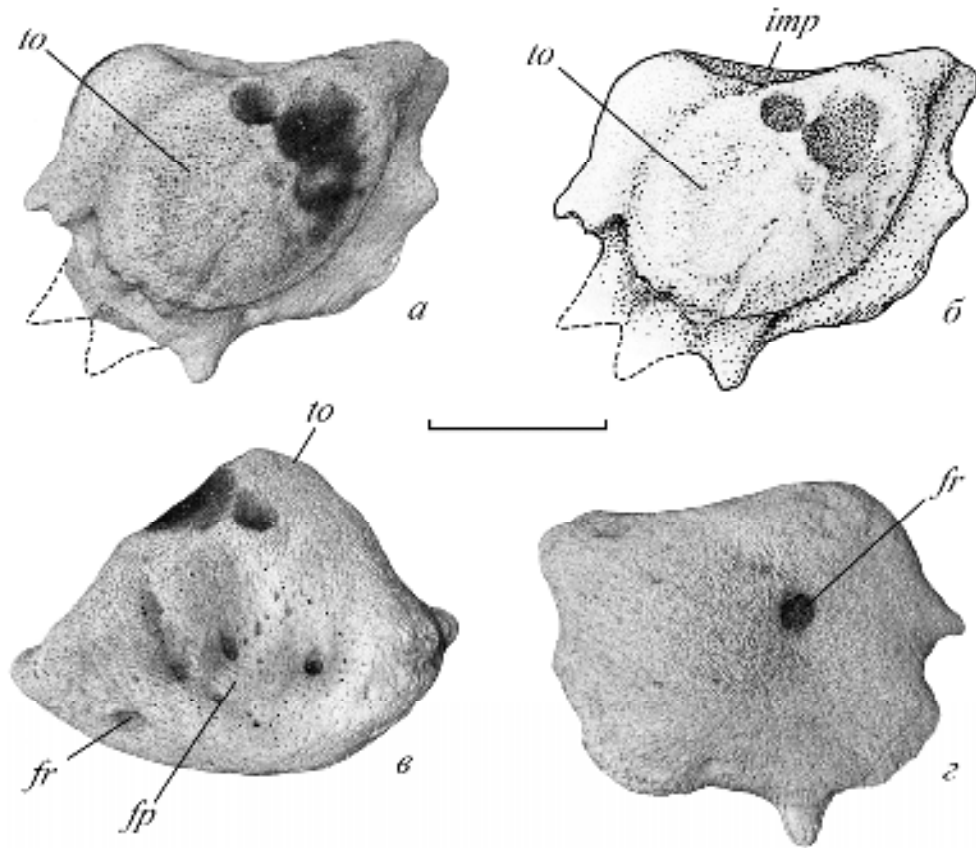


Рис. 7.24. *Scutosaurus* sp.; посткраниальная остеодерма экз. ПИН, № 2650/2; мест. Саларёво: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны задней ямки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 2650/3 представлен изолированной конической остеодермой мелких размеров (Lx 17 мм, Ho 10 мм). Дорсальная поверхность гладкая, кроме небольшого сектора, где присутствуют слабовыраженные радиальные гребни. Вентральная поверхность плоская с углублением в около центральной области, на дне которой находятся отверстия для прохождения сосудов. Конические остеодермы известны только у *Scutosaurus*. Поэтому данный экземпляр определён как *Scutosaurus* sp.

Местонахождение Токари-2

Экз. ПИН, № 5389/2 (рис. 7.25) представлен платформенной остеодермой средних размеров (Lx 42 мм). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность вы-

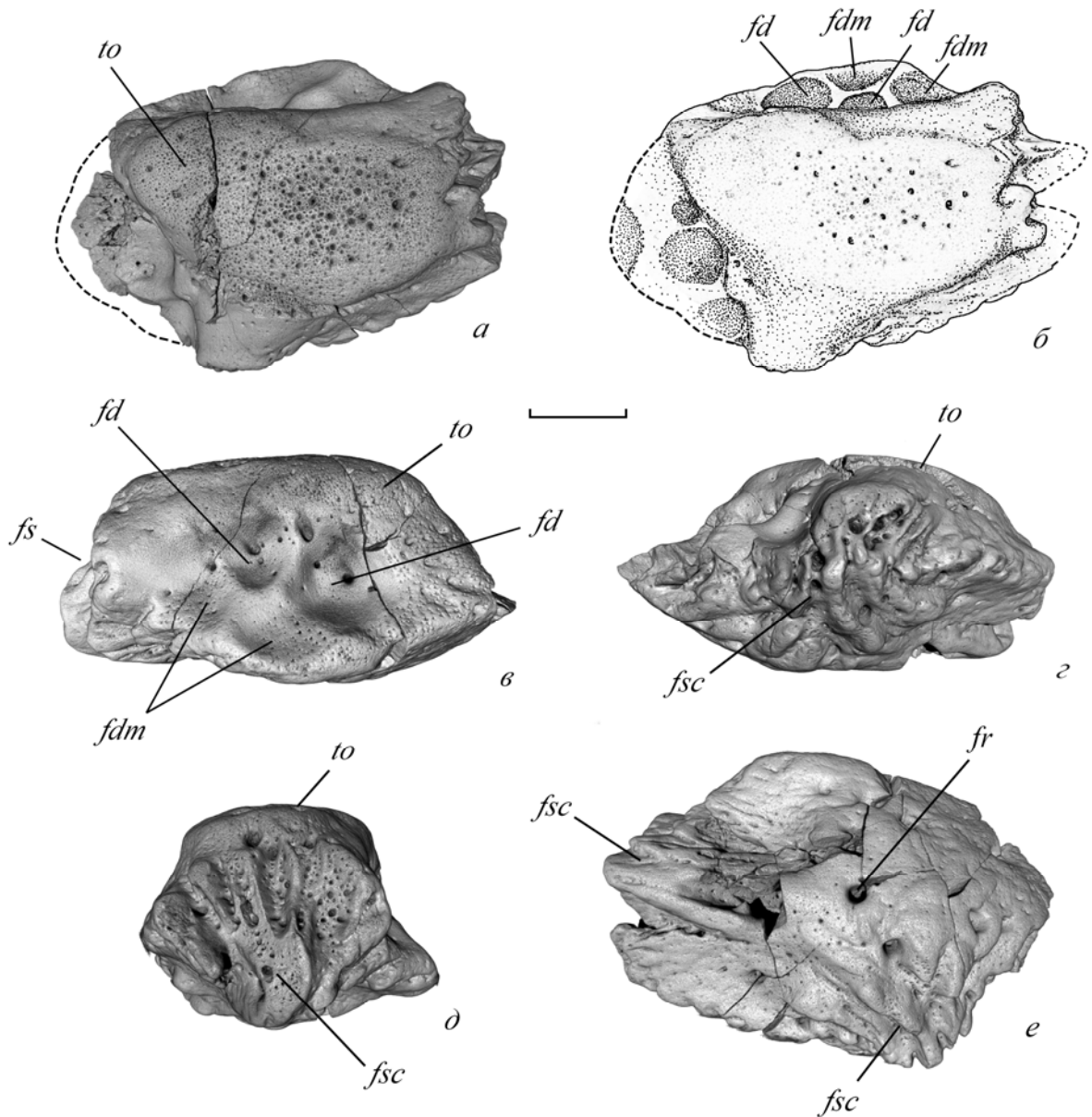


Рис. 7.25. *Senectosaurus* aff. *karamzini*; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 5389/2; мест. Токари-2: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, *г* – вид сбоку, *д* – торцевая контактная поверхность, *е* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

пуклая. Вентральная поверхность выпуклая, с крупными отверстиями для прохождения кровеносных сосудов. Она также покрыта гребнями и шиповидными бугорками, которые являются скульптурой контактных поверхностей, захвативших часть вентральной поверхности. Край остеодермы гладкий, но в зонах соединения с другими остеодермами он осложнён гребнями и шиповидными бугорками. Дорсальное возвышение куполовидного типа, вытянутое, раздваивается с одного конца. Кайма узкая, незамкнутая, выклинивается с одного края. На наиболее широкой части каймы присутствуют четыре дорсальные ямки, похожие на ячейки. С противоположной стороны между двумя ветвями дорсального возвышения располагаются ещё две дорсальные ямки, одна из которых краевая, а вторая, возможно, замкнутая (в этом месте часть ос-

теодермы разрушена). Контактные поверхности от соединения зубчатого типа располагаются на передней или задней (более длинной) стороне остеодермы и на наиболее узком крае. Они захватывают платформу и распространяются на дорсальное возвышение. На дорсальном возвышении контактные поверхности располагаются на самом широком конце и на одной из ветвей. Одна из контактных поверхностей является конусовидной. Обе *facies suturae* характеризуются хорошо выраженной скульптурой, представленной тонкими высокими гребнями и шиповидными бугорками, которые образуют радиальный рисунок: элементы скульптуры расходятся в одном случае из центра контактной поверхности, в другом (конусовидная контактная поверхность) – расходятся от центральной линии. Это напоминает кусок ткани, собранный на нитку. Данная остеодерма по своим морфологическим особенностям, например, по наличию конусовидной контактной поверхности, близка к остеодермам *S. karamzini* из шейной области. На них присутствуют воронковидные контактные поверхности, в которые могли входить конусовидные контактные поверхности, как у остеодермы из местонахождения Токари-2. В связи с этим экз. ПИН, № 5389/2 определён как *S. aff. karamzini*.

Местонахождения Ключевой Овраг и Аверинское-3 будут рассмотрены позже.

АРИСТОВСКИЕ СЛОИ

К данным слоям приурочены местонахождения Аверинское-1, Аристово, Савватий, Соколки, Завражье и Чащенка (рис. 7.1). Местонахождение Соколки является типовым для *Scutosaurus karpinskii* и *S. tuberculatus*. Остеодермы из местонахождений Аристово и Завражье принадлежат *S. tuberculatus*. Описание комплекса остеодерм *S. tuberculatus* приведено в главе 6.

Местонахождение Аристово

Экз. ПИН, №№ 3582/22, 65, 99, 130, 138 – представлены латеральными остистыми остеодермами мелких (Lx 14 мм) и крупных размеров ($Lx > 60$ мм). Платформа двухлопастная, ассиметричная. Медиальная лопасть отсутствует у всех экземпляров, латеральная лопасть треугольной или трапециевидной формы. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность седловидная, на ней может присутствовать крупное центральное отверстие. Дорсальное возвышение кратерного (экз. ПИН, №№ 3582/22, 65), куполовидного (экз. ПИН, №№ 3582/22, 99, 138) или пирамидального (экз. ПИН, № 3582/130; рис. 7.27) типов, занимает центрально положение, форма основания округлая или трёхлопастная. Кайма может быть и замкнутой и незамкнутой. Разрыв каймы происходит в области задней вырезки. На кайме расположены опоясывающие ямки, преимущественно замкнутые. Также могут присутствовать краевые дорсальные ямки (например, экз. ПИН, № 3582/138). На имеющихся в коллекции экземплярах контактных поверхностей нет.

Экз. ПИН, №№ 5468/1303, 1304, 3582/12, 20, 137, 139 (рис. 7.28; табл. XVI, XVII, фиг. 3) – представлены зигапофизными остеодермами крупных размеров ($Lx > 80$ мм). Форма остеодерм при виде сверху чаще всего округлая или овальная. Однако есть остеодермы, с необычной

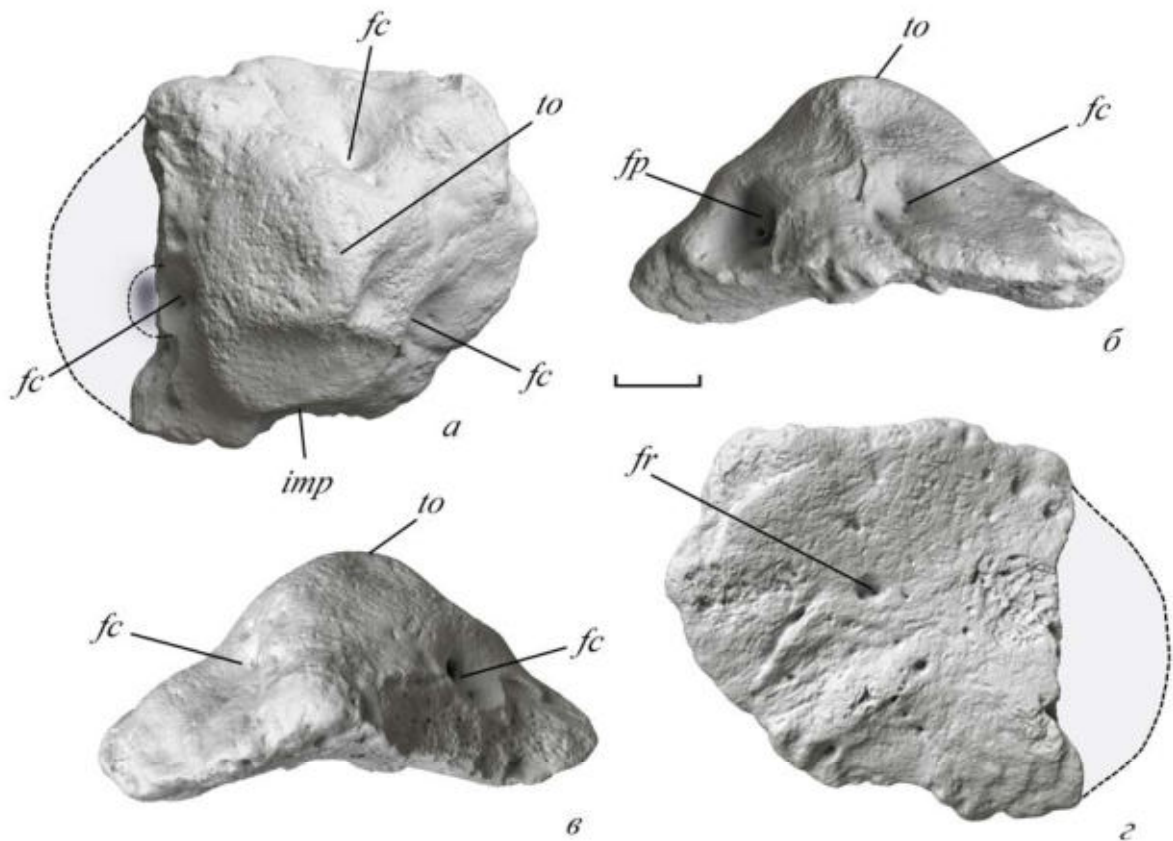


Рис. 7.27. *Scutosaurus tuberculatus*; правая латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 3582/130: *a* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

формой платформы, например, трапецевидной (экз. ПИН, № 3582/139) или с формой, которую сложно описать: один край остеодермы прямой, другой, с противоположной стороны, – изогнутый так, что часть остеодермы сильно выдаётся вперёд в виде заострённого выступа (экз. ПИН, № 3582/10). Остеодермы, похожие на экз. ПИН, № 3582/10 известны из местонахождений Аверинское-1 (экз. ПИН, № 2895/15), Соколки (экз. ПИН, № 2005/491-1) и Чащенка (экз. ПИН, № 4822/149). Дорсальная и вентральная поверхности выпуклые. Дорсальное возвышение куполовидного или кратерного типов, занимает центральное положение. Форму основания, в целом, можно описать как округлую, но из-за многочисленных опоясывающих ямок она со всех сторон осложнена небольшими вдавливаниями. Кайма может быть замкнутой (например, у экз. ПИН, № 3582/137; рис. 7.28а, в) или незамкнутой. Этот признак не зависит от размеров остеодерм. Например, у некоторых крупных остеодерм (экз. ПИН, №№ 5468/1304, 3582/12, 20) разрыв каймы происходит из-за одной наиболее крупной и глубокой вырезки (табл. XVI). У остеодерм меньших размеров, которые происходят из задней части спинного отдела остеодермального покрова, кайма разрывается крупными вырезками, связанными с краевыми опоясывающими ямками (экз. ПИН, № 5468/1303; табл. XVI, фиг. 1). Такие особенности строения зигапофизных остеодерм из задней части спинного отдела остеодермального покрова, когда замкнутые опоя-

сывающие ямки сменяются на краевые, характерны для *S. tuberculatus* (Boyarinova, Golubev, 2022). На кайме всегда расположены опоясывающие ямки, замкнутые и краевые. Количество ямок от четырёх до шести. Между ними и немного латеральнее могут находиться замкнутые и краевые дорсальные ямки. Иногда могут присутствовать дорсальные ямки, также замкнутые и краевые (рис. 7.28а, в).

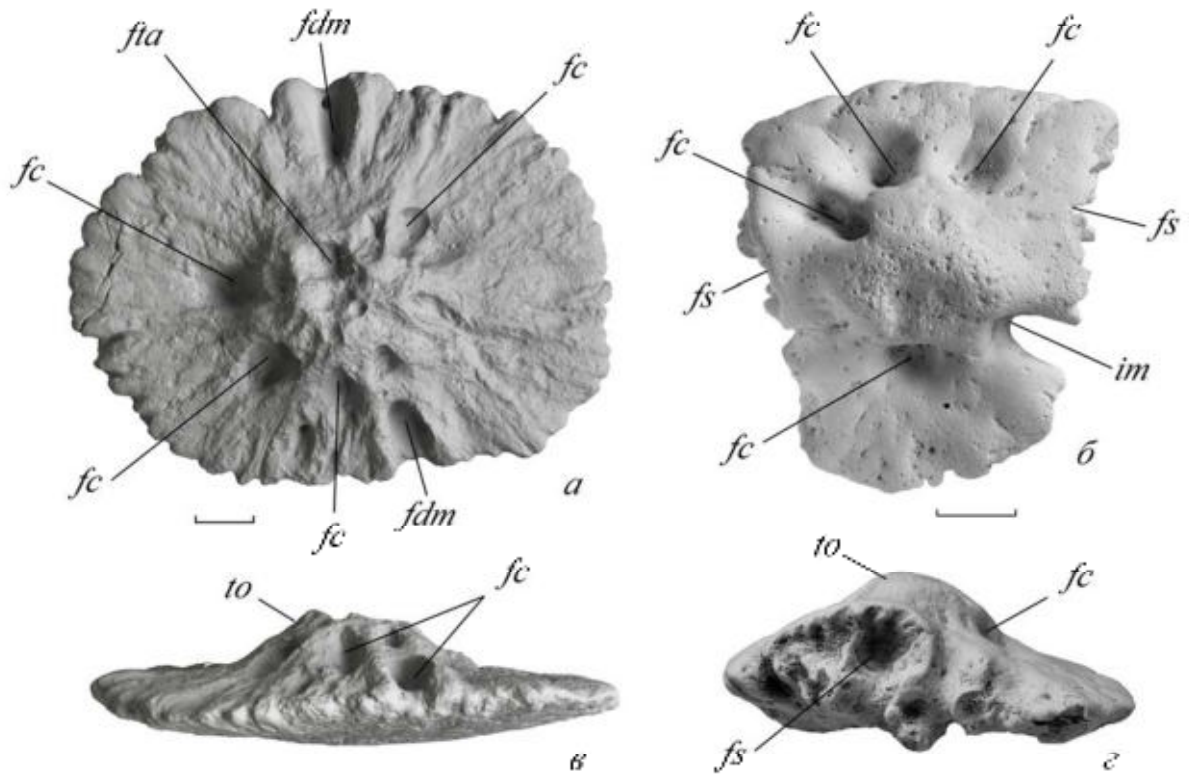


Рис. 7.28. *Scutosaurus tuberculatus*; зигапофизные остеодермы; мест. Аристово: а, в – экз. ПИН, № 3582/137; б, г – экз. ПИН, № 3582/139, а, б – вид сверху, в, г – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см.

У зигапофизных остеодерм могут быть контактные поверхности (экз. ПИН, №№ 5468/1304, 3582/20, 139). Они, как правило, присутствуют у определённого морфологического типа. Такой тип зигапофизных остеодерм есть в разных коллекциях: экз. ПИН, № 2895/15 (Аверинское-1), экз. ПИН, № 3582/10 (Аристово), экз. ПИН, № 2005/491-1 (Соколки) и экз. ПИН, № 4822/149 (Чашенка) (рис. 7.44; табл. XVI, фиг. 2, 3, XXI, фиг. 3). Это всегда крупные остеодермы ($Lx > 70$ мм). Платформа с одной стороны сужается, а другая (противоположная) сторона прямая. На прямом крае остеодерм расположена контактная поверхность. Она имеет треугольную или овальную форму. У некоторых остеодерм контактную поверхность пререзает глубокая вырезка (например, экз. ПИН, № 5468/1304). Скульптура представлена вертикально ориентированными гребнями и иногда шипиками. Контактных поверхностей может быть две, если остеодерма зигапофизного типа соединялась с двумя другими (следующей и предшествующей) зигапофизными остеодермами (рис. 7.28 б, г). При этом сверху и снизу контактных поверхностей нет, то есть, с ос-

теодермами других рядов (латеральных остистых или костальных) она не соединялась. Обе контактные поверхности треугольной формы. Скульптура представлена шипиками разного размера.

Экз. ПИН, № 3582/68 (табл. XVII, фиг. 1) представлен костальной остеодермой средних размеров (Lx 47 мм). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная и вентральная поверхность выпуклые. Дорсальное возвышение кратерного типа, занимает центральное положение. Форма основания округлая. Кайма незамкнутая из-за заднебоковой вырезки. С ней связана заднебоковая ямка. С одной стороны на кайме есть две слабовыраженные краевые ямки.

Остеодермы из местонахождения Аристово принадлежат *S. tuberculatus*. Об этом свидетельствует разнообразие типов дорсального возвышения, и в первую очередь наличие пирамидального типа. Остеодермы с пирамидальным типом дорсального возвышения часто встречаются в местонахождении Соколки, типовом для *S. tuberculatus*. Также, на остеодермах из Аристово присутствуют ямки всех типов, кроме *fossa tuberi peripheralis*. Контактные поверхности от зубчатого соединения отсутствуют у большинства остеодерм. Одним из исключений является зигапофизная остеодерма из шейного отдела (экз. ПИН, № 3582/139; рис. 7.28, б, г) с двумя контактными поверхностями. Похожая остеодерма присутствует в шейном отделе остеодермального покрова экз. ПИН, № 2005/1533.

Местонахождение Савватий

Экз. ПИН, № 3969/9 (рис. 7.29) представлен изолированной платформенной остеодермой, средних размеров (Lx 34,0 мм). Образец был распилен. Платформа овальной формы при виде сверху, с одного края (над контактной поверхностью) покрыта радиальными гребнями. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность плоская, с несколькими крупными отверстиями. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение крупное, куполовидное, форма основания округлая, смещено к заднему краю остеодермы, с одной стороны (над контактной поверхностью) покрыто радиальными гребнями. Кайма узкая, незамкнутая, исчезает

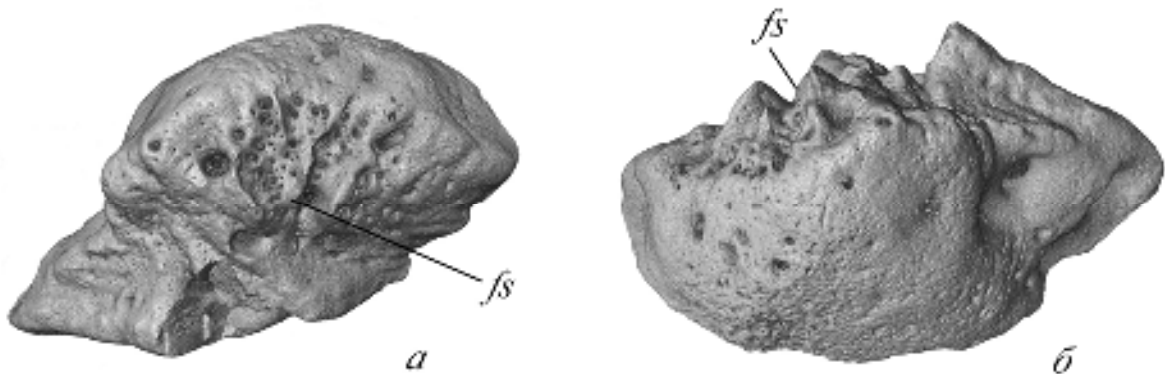


Рис. 7.29. *Scutosaurus* sp.; фрагмент платформенной остеодермы, экз. ПИН, № 3969/9; мест. Савватий; а – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, б – вид сверху. Длина масштабной линейки 1 см.

кзади из-за контактной поверхности. С одного края (примыкающего к контактной поверхности) кайма покрыта радиальными гребнями. С противоположной стороны на ней присутствуют крупные отверстия для прохождения кровеносных сосудов. Контактная поверхность от зубчатого соединения захватывает всю заднюю часть дорсального возвышения и платформы. Она треугольной формы, покрыта тонкими гребнями, радиально ориентированными, а также шиповидными бугорками. Остеодерма неполная, что затрудняет её таксономическую диагностику. Она вполне может принадлежать *Scutosaurus*, также обнаруженного в этом местонахождении.

Экз. ПИН, № 3969/28 (рис. 7.30) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx не менее 32,6 мм). Платформа овальная с одним заострённым концом (самая дистальная часть отломана) и слабоогнутым – с противоположной стороны. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, гладкая, с немногочисленными отверстиями от кровеносных сосудов. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение кратерное, основание овальной формы, занимает центральное положение, покрыто радиальными гребнями. Апикальная ямка неглубокая, овальной формы. Кайма узкая, незамкнутая, прерывается из-за глубокой вырезки. На кайме есть бугорок, а также два отверстия, соединяющиеся внутренним каналом от прохождения кровеносного сосуда. На одном из сужающихся краёв остеодермы присутствует глубокая боковая ямка, округлой формы с несколькими крупными отверстиями. Контактных поверхностей нет. Остеодермы, похожие на экз. ПИН, № 3969/28 известны из других местонахождений, таких как, Аристово (экз. ПИН, №№ 3582/13, 14, 24, 63),

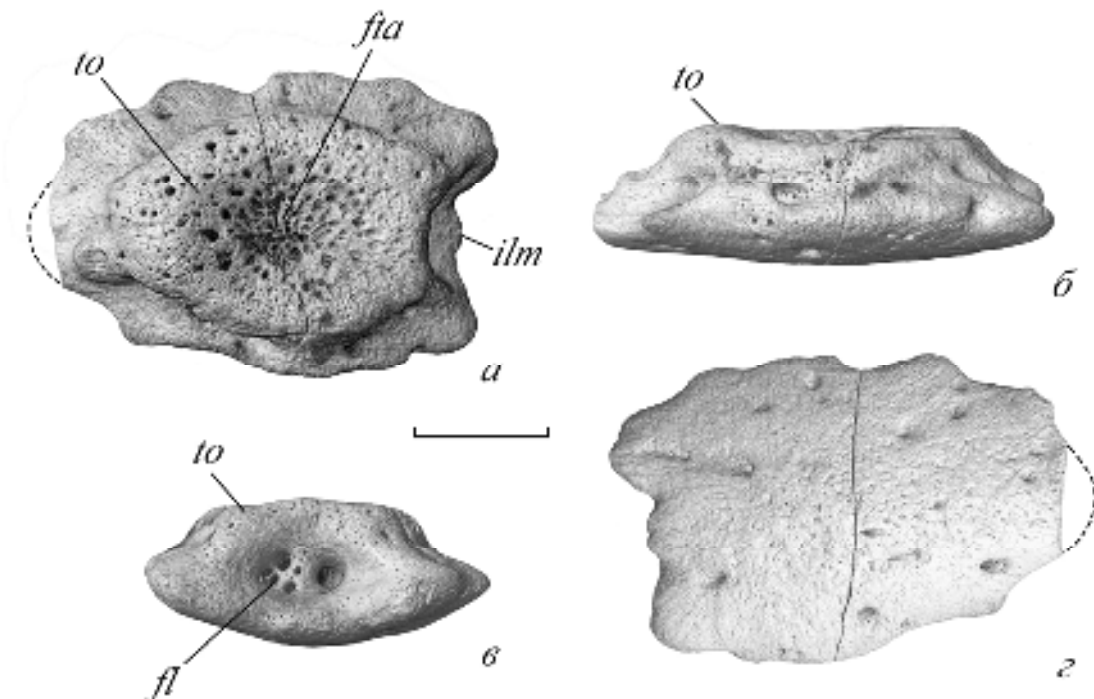


Рис. 7.30. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 3969/28; мест. Савватий: *a* – вид сверху, *б* – вид со стороны глубокой ямки, *в* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Гороховец (экз. ПИН, № 4818/1515) и Чащенка (экз. ПИН, №№ 4822/11, 14, 254). В данном исследовании экз. ПИН, № 3969/28 может быть определён не точнее, чем *Scutosaurus* sp. и отнесён к костальному морфологическому типу.

Экз. ПИН, № 3969/31 (рис. 7.31) представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx 13,6 мм). Платформа тонкая. Один край платформы отломан, но вероятнее всего платформа округленно-трапециевидной формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность плоская, гладкая. Край остеодермы гладкий, местами прорезается небольшими вырезками. Дорсальное возвышение шиповидного типа, форма основания округлая, занимает центральное положение. Кайма широкая, замкнутая. На ней присутствуют две опоясывающие ямки: краевая и замкнутая. Одна из них (замкнутая) вдаётся в дорсальное возвышение. Контактных поверхностей нет. Размеры данной остеодермы, а также тонкая кайма указывают на ювенильный возраст особи, которой она принадлежала.

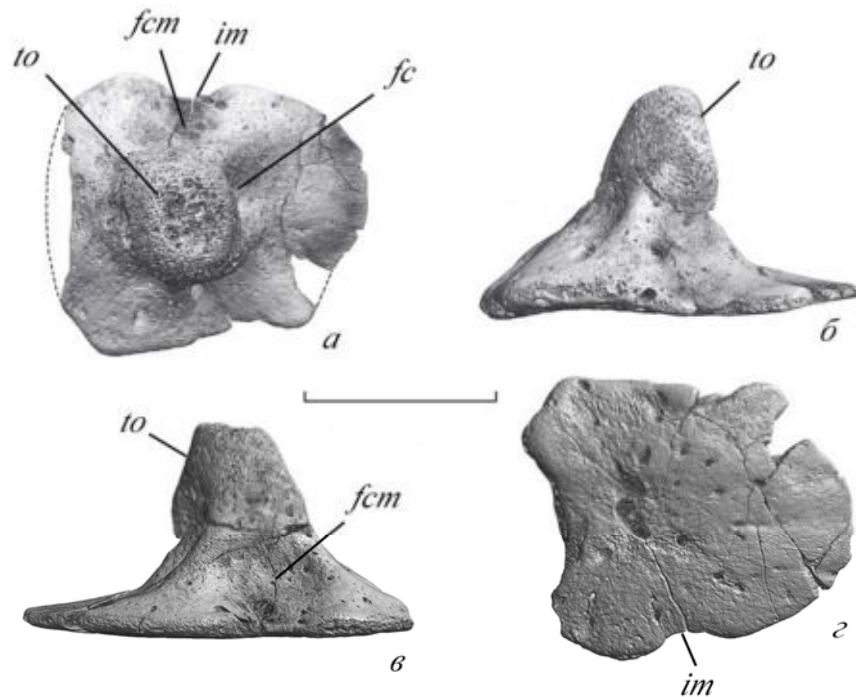


Рис. 7.31. *Elginiidae* gen. indet.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 3969/31; мест. Савватий: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Данный образец был опубликован (Буланов, Яшина, 2005, рис. 3, *a*, *б*) в виде графической реконструкции, в которой есть ошибки. На кайме показаны отчётливые краевые ямки. Но на образце они отсутствуют. Две ямки, которые есть, слабо выражены. Рассматриваемый образец похож на экз. ПИН, № 5468/657 (местонахождение Боевой-1). Оба имеют маленькие размеры и трапециевидную форму платформы. Однако у экземпляра из местонахождения Боевой-1 на кайме имеются многочисленные опоясывающие и дорсальные ямки, а дорсальное возвышение куполовидного типа. Экз. ПИН, № 3969/31 отличается от большинства остеодерм из вос-

точноевропейских местонахождений шиповидным типом дорсального возвышения и, вероятно, принадлежит новому таксону. До настоящего времени экз. ПИН, № 3969/31 и другие остеодермы мелких размеров (экз. ПИН, 1100/142, 5468/657) определялись как принадлежащие представителям семейства Elginiidae (Буланов, Яшина, 2005). Некоторые из них (например, экз. ПИН, № 5482/1, местонахождение Блюменталь-5) были отнесены к *Scutosaurus tuberculatus*. Однако есть остеодермы, сочетание морфологических признаков которых, не встречено у валидных таксонов восточноевропейских парейазавров. К ним относится и экз. ПИН, № 3969/31. Из-за плохой изученности (подробнее в главе 6) данный экземпляр будет отнесён к сем. Elginiidae.

Экз. ПИН, № 3969/38 (рис. 7.32) представлен остеодермой платформенного типа, средних размеров (Lx более 32 мм), находящейся на фрагменте лучевой кости. Остеодерма разрушена, фрагменты края платформы отделены и располагаются рядом. Платформа овальная при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение пирамидального типа, форма основания близкая к трёхлопастной, занимает центральное положение. Дорсальное возвышение гладкое. Кайма узкая, незамкнутая, разрывается из-за глубокой вырезки. На кайме есть отверстия для прохождения сосудов. Отпечаток от кровеносного сосуда располагается сбоку от ямки. Единственная ямка расположена сбоку и связана с глубокой вырезкой. Контактных поверхностей нет.

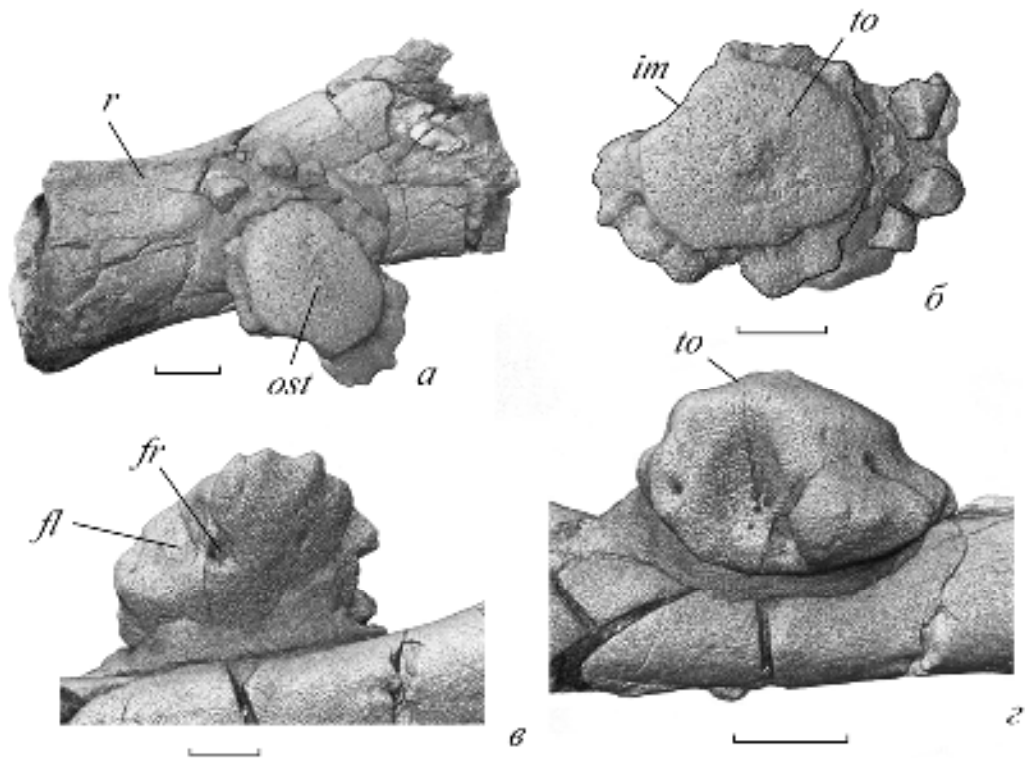


Рис. 7.32. *Scutosaurus* sp.; лучевая кость с остеодермой, экз. ПИН, № 3969/38; мест. Савватий: *а* – общий вид, фото, *б* – общий вид, прорисовка. Длина масштабной линейки 1 см.

Данная остеодерма принадлежит *Scutosaurus* sp. Она могла не случайно оказаться на лучевой кости, а действительно размещаться на конечности при жизни животного (Бояринова, Ван ден Брандт, 2023).

Местонахождения Аверинское-1 и Чашенка будут рассмотрены позже.

ГОРОХОВЕЦКИЕ СЛОИ

К данным слоям приурочены местонахождения Гороховец, Пронькино, Раша, Элеонора и Куверба (рис. 7.1). В изученной коллекции представлен материал только из местонахождений Гороховец и Раша.

Местонахождение Гороховец

Экз. ПИН, № 4818/1517 (рис. 7.33) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров ($Lx > 38,8$ мм) с двухлопастной платформой. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность седловидная. Дорсальное возвышение пирамидального типа, смещено к, предположительно, заднему краю остеодермы. Форма основания близка к треугольной, так как лопасти слабо выражены, тем не менее, форма определена как трёхлопастная.

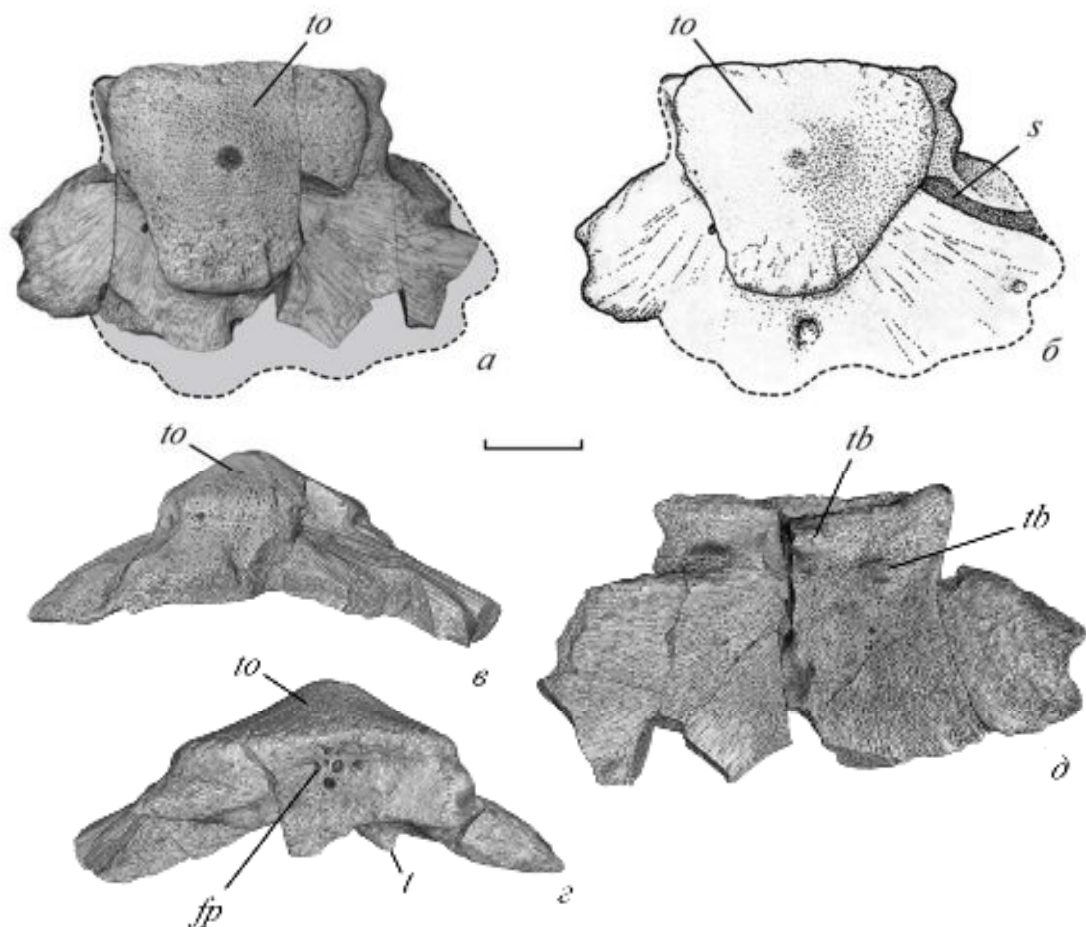


Рис. 7.33. *Scutosaurus tuberculatus*; медиальная (?) остистая остеодерма, экз. ПИН, № 4818/1517; мест. Гороховец: *a*, *б* – вид сверху, *в*, *д* – вид сбоку, *е* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

В задней части остеодермы в основании дорсального возвышения имеется два заостряющихся выступа, между которыми расположена задняя ямка. Она сжата дорсо-вентрально. Кайма широкая, незамкнутая, развита только впереди. Ямок и контактных поверхностей нет.

Данная остеодерма напоминает некоторые остеодермы из других местонахождений: экз. ПИН, № 2005/2580 (Соколки), экз. ПИН, № 4822/264 (Чащенка) и экз. ПИН, № 3582/129 (Аристово). Наиболее вероятно, что данная остеодерма относится к *S. tuberculatus* и является медиальной остистой. Медиальные остистые остеодермы такого типа, по всей видимости, находились в шейном отделе, возможно над первым или вторым позвонком.

Экз. ПИН, №№ 4818/1122 (рис. 7.34) представлен изолированной латеральной остистой остеодермой средних размеров (Lx 32,8 мм). Платформа массивная, двухлопастная, ассиметричная. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность седловидная. Дорсальное возвышение пирамидальное, форма основания трёхлопастная, занимает центральное положение. Кайма незамкнутая из-за крупной боковой вырезки. На кайме расположены две опоясывающие ямки. Также присутствует глубокая боковая ямка. Кайма покрыта туберкулами, радиально ориентированными. Задний край каймы возможно является контактным. Остеодерма схожей морфологии присутствует в коллекции № 2005 из местонахождения Соколки (экз. ПИН, № 2005/2844-11).

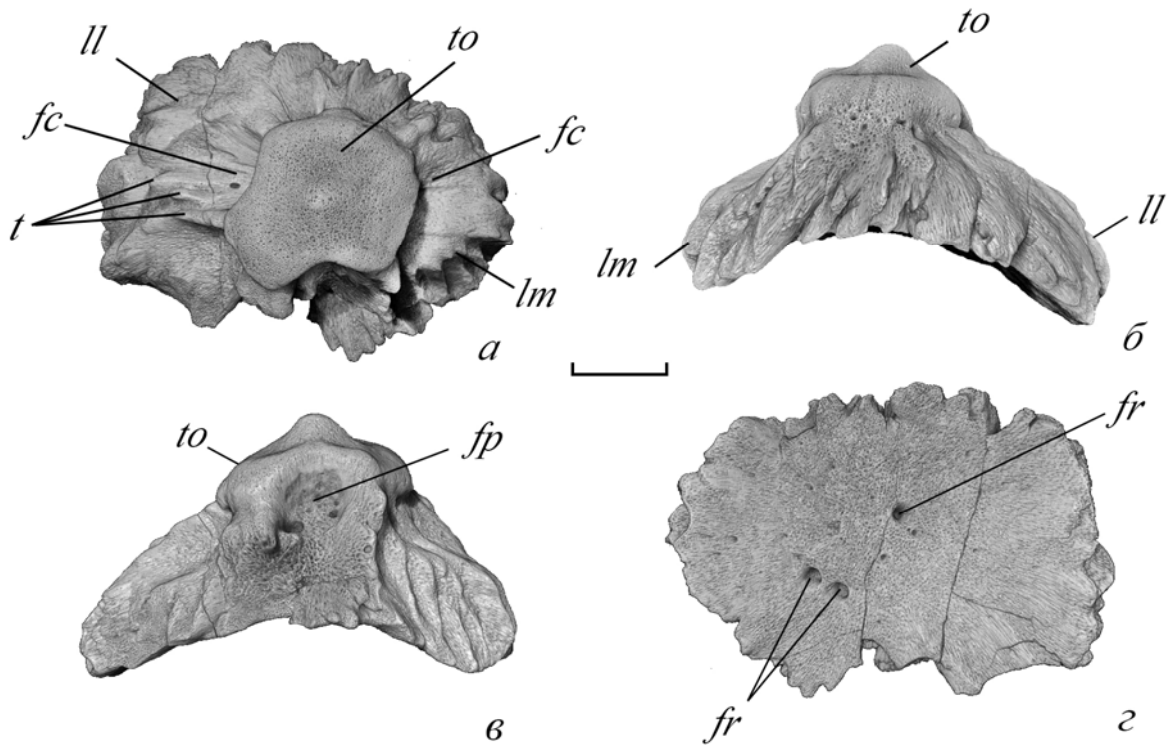


Рис. 7.34. *Scutosaurus tuberculatus*, латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 4818/1122; мест. Гороховец: *a* – вид сверху, *б* – вид спереди, *в* – вид сбоку, со стороны боковой ямки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 4818/1414 (рис. 7.35) представлен изолированной зигапофизной остеодермой крупных размеров (Lx 61 мм). Платформа массивная овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность выпуклая. Край платформы волнистый за счёт краевых вырезок. Дорсальное возвышение кратерного типа, форма основания округлая, занимает центральное положение. Кайма широкая, незамкнутая, из-за крупной боковой вырезки. На кайме расположены опоясывающие ямки, замкнутые и краевые. Также присутствует глубокая боковая ямка, связанная с боковой вырезкой. Контактных поверхностей нет.

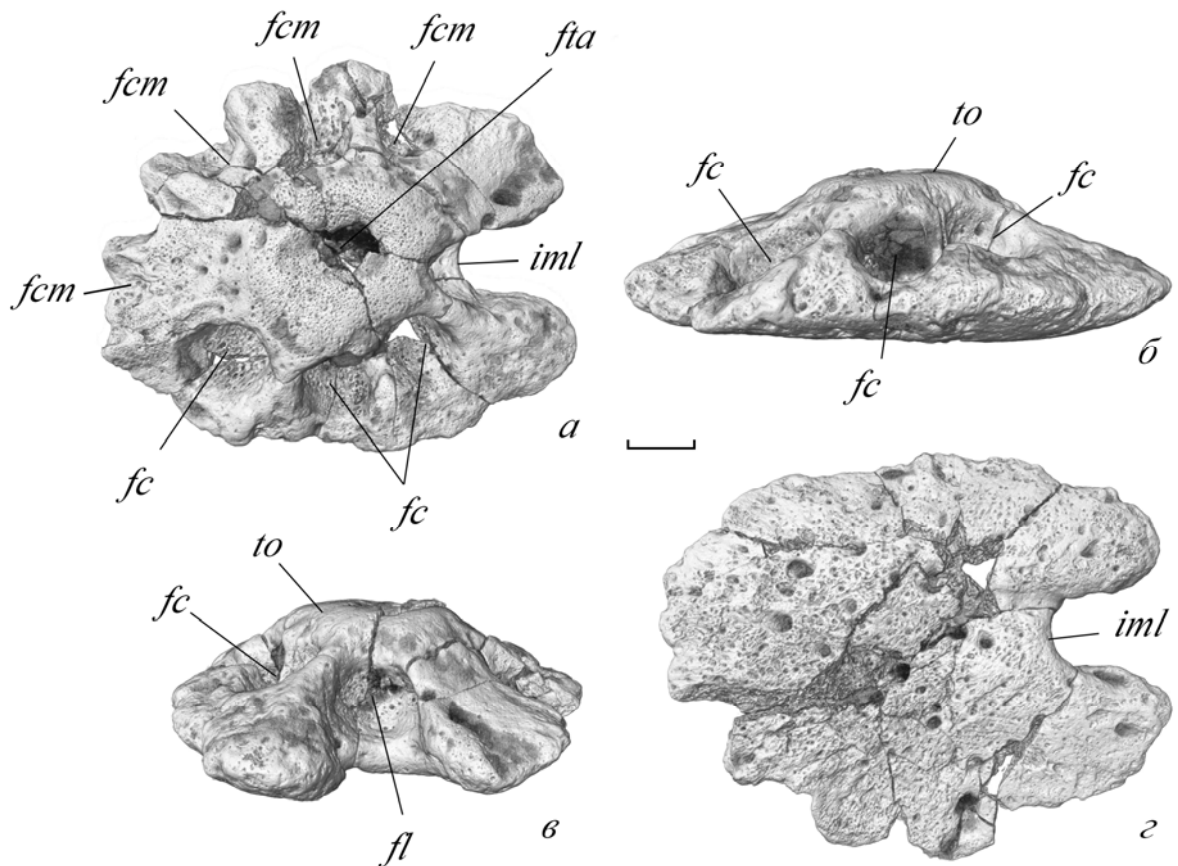


Рис. 7.35. *Scutosaurus tuberculatus*; зигапофизная остеодерма, экз. ПИН, № 4818/1414; мест. Гороховец: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид соку, со стороны боковой ямки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, №№ 4818/1229, 1295, 1514, 1515 (рис. 7.36; табл. XVIII) – представлены изолированными костальными остеодермами разных размеров, от мелких (Lx 27,7 мм) до крупных (Lx 39,3 мм). Платформа разной формы: треугольной (экз. ПИН, 4818/1515), овальной, иногда с суженными краями (экз. ПИН, 4818/1229; табл. XVIII) или неправильной (экз. ПИН, 4818/1514). Дорсальная и вентральная поверхности выпуклые. Дорсальное возвышение кратерное, пирамидальное или куполовидное. У экз. ПИН, 4818/1295 на одном из склонов расположена неглубокая округлая ямка. По расположению она не является апикальной, поэтому в типы дорсального

возвышения добавлен куполовидный тип. Дорсальное возвышение занимает может занимать центральное положение, но чаще всего смещено к какому-нибудь краю (экз. ПИН, №№ 4818/1295, 1514, 1515). Кайма узкая, незамкнутая, сходит на нет из-за глубокой боковой вырезки или просто постепенно исчезает. Ямок на кайме нет. У всех экземпляров есть глубокая боковая ямка, её ось направлена субгоризонтально. Контактных поверхностей нет. В других коллекциях есть образцы, подобные описанным выше. Так, схожие с экз. ПИН, № 4818/1229 остеодермы, есть в коллекциях Аристово (экз. ПИН, № 3582/24), Раша (экз. ПИН, № 4650/8), , Соколки (экз. ПИН, № 2005/2648) и Чашенка (экз. ПИН, № 4822/256). Также в коллекциях Аристово, Савватий, и Чашенка есть остеодермы, похожие на экз. ПИН, 4818/1515 – это экз. ПИН, №№ 3582/13, 14, 24, 63, экз. ПИН, № 3969/28 и экз. ПИН, №№ 4822/11, 14, 254.

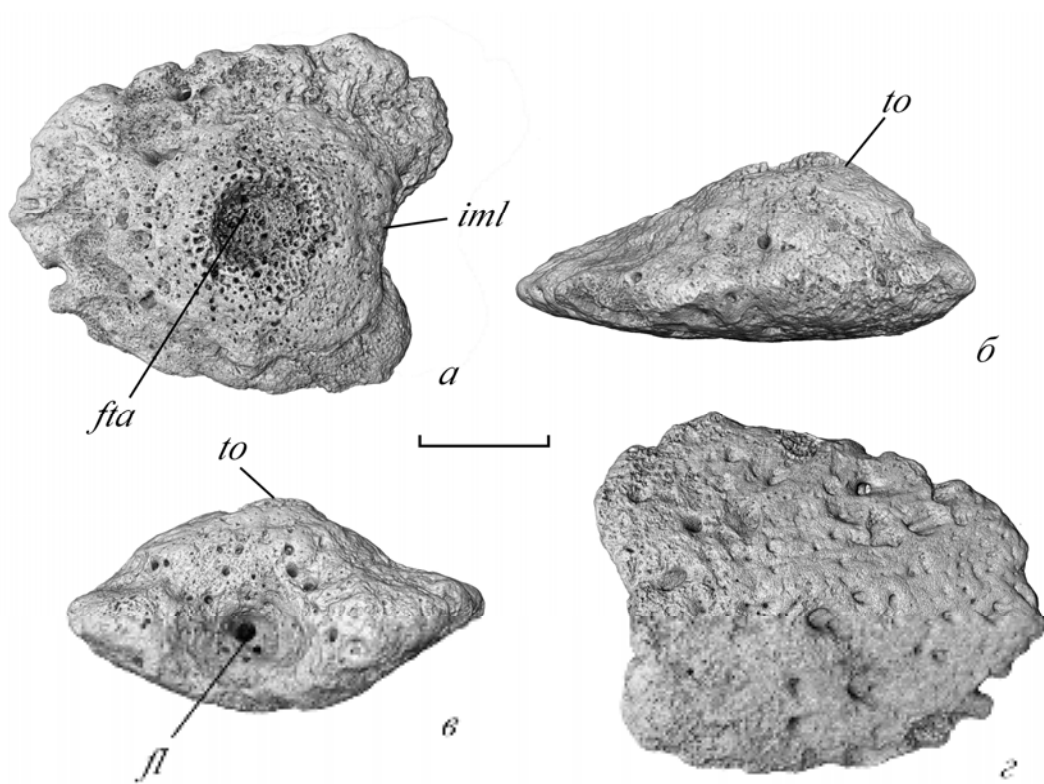


Рис. 7.36. *Scutosaurus tuberculatus*; костальная остеодерма, экз. ПИН, № 4818/1515; мест. Гороховец: *а* – вид сверху, *б* – вид спереди, *в* – вид сбоку, со стороны боковой ямки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 4818/1122 (рис. 7.37) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 33 мм). Платформа массивная, овальная, но из-за боковой вырезки одна сторона "овала" вдавлена. Дорсальная и вентральная поверхности выпуклые. Дорсальное возвышение крупное, куполовидного типа, занимает центральное положение. Форма основания округленно-треугольная. Поверхность дорсального возвышения гладкая. Кайма незамкнутая из-за глубокой боковой вырезки с которой связана боковая ямка, ось которой направлена субгоризон-

тально. На кайме ямок нет. Контактные поверхности отсутствуют. Остеодерма морфологически схожа с экз. ПИН, №№ 3969/38 (местонахождение Савватий), которая была найдена прикрепленной к лучевой кости (рис. 7.32). Обе эти остеодермы напоминают по строению остеодермы экз. SAM, № РК-К10036 (*Pareiasaurus serridens*), располагающиеся на конечностях (табл. XXV).

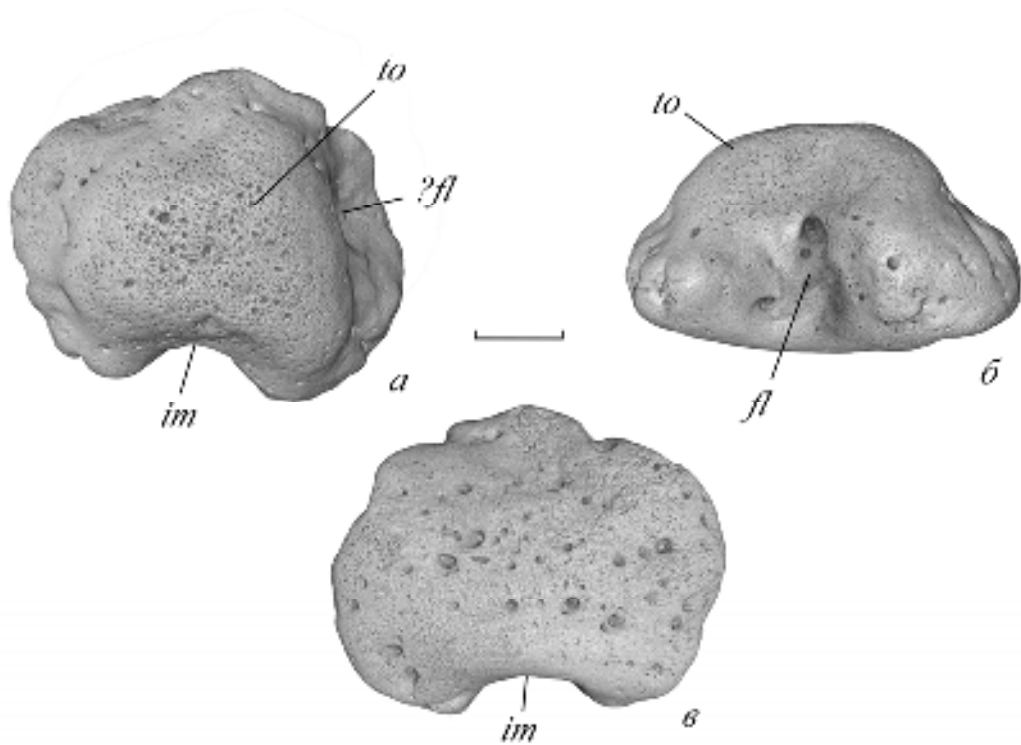


Рис. 7.37. *Scutosaurus tuberculatus*; платформенная остеодерма, предположительно, из зоны конечностей, экз. ПИН, № 4818/1122; мест. Гороховец: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку со стороны боковой ямки, *в* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, №№ 4818/1129, 1131, 1134, 1140, 1225, 1415, 1417, 1520, 1518 (рис. 7.38) – представлены коническими остеодермами разного размера (Lx от 10,3 до 27,2 мм) и формы.

Большая часть остеодерм из местонахождения Гороховец принадлежит *S. tuberculatus*. На это указывают следующие признаки: наличие в коллекции морфологических типов, соответствующих зигапофизным, латеральным остистым и костальным остеодермам *S. tuberculatus*, присутствие пирамидального типа дорсального возвышения у латеральных остистых остеодерм, присутствие конических остеодерм.

Из местонахождения Гороховец известна одна остеодерма (экз. ПИН, № 4818/613), которая отличается от остеодерм *Scutosaurus tuberculatus*.

Экз. ПИН, № 4818/613 (рис. 7.39) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx – не менее 17 мм). Платформа тонкая. Форму определить

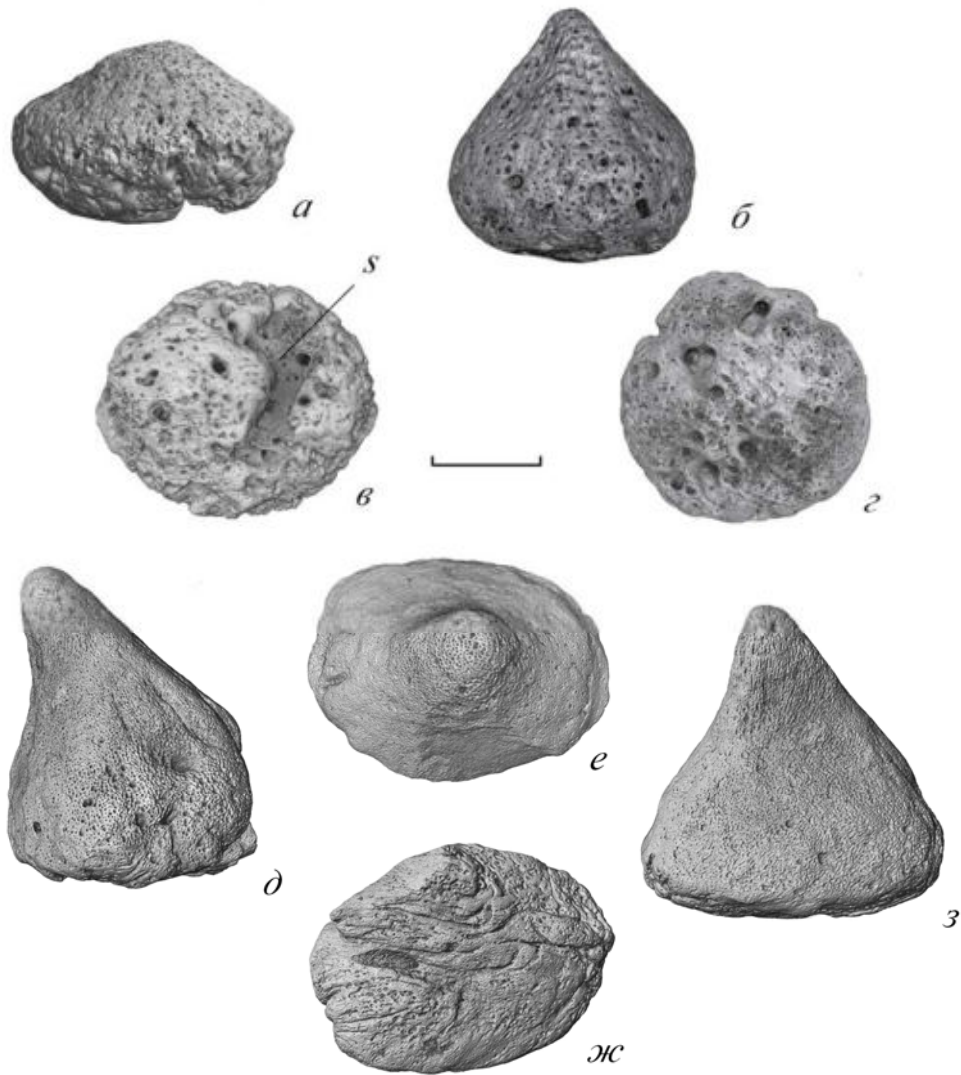


Рис. 7.38. *Scutosaurus tuberculatus*; конические остеодермы; мест. Гороховец: *a, в* – экз. ПИН, № 4818/1520, *б, з* – экз. ПИН, № 4818/1518, *д-з* – экз. ПИН, № 4818/1129. Длина масштабной линейки 1 см.

нельзя из-за фрагментарности образца. Вентральная поверхность плоская, гладкая. Дорсальное возвышение неполное, тип не установлен, форма основания треугольная. Кайма широкая, замкнутая, покрыта многочисленными ямками, которые двумя рядами, в шахматном порядке покрывают кайму. Часть из них являются опоясывающими, часть – дорсальными, замкнутыми и краевыми. Все ямки округлой формы. Контактных поверхностей на сохранившемся фрагменте нет. Многочисленные ямки, формирующие ямчатую поверхность каймы, не характерны для других остеодерм из восточноевропейских местонахождений. Размеры остеодермы указывают на её принадлежность ювенильной особи.

Данная остеодерма была опубликована, как принадлежащая семейству Elginiidae (Буланов, Яшина, 2005, рис. 3е). Она не похожа на другие остеодермы из данной статьи, которые также были отнесены авторами к элгинидам. Поскольку набор морфологических признаков, которыми

обладает данная остеодерма, не характеризует ни один из валидных таксонов восточноевропейских парейазавров, экз. ПИН, № 4818/613 предварительно отнесён к сем. Elginiidae.

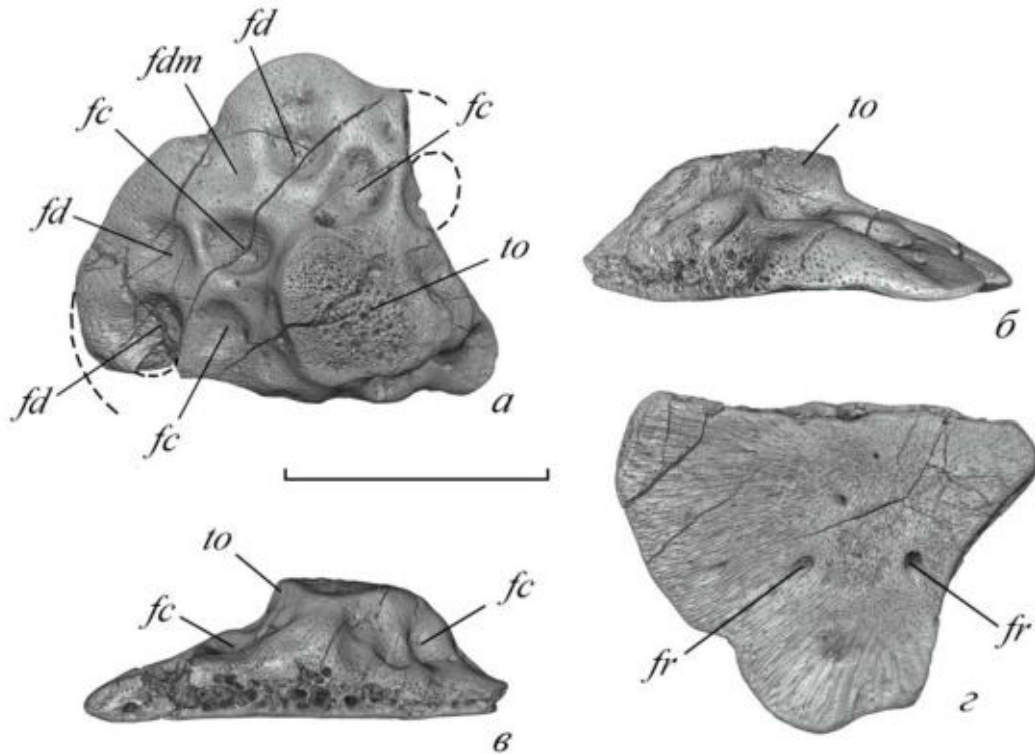


Рис. 7.39. Elginiidae gen. indet.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4818/613; мест. Гороховец: *а* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Раша

Экз. ПИН, № 4650/8 (рис. 7.40) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой мелких размеров ($Lx > 18$ мм). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабо-седловидная, покрыта гребнями. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение куполовидное, форма основания овальная, занимает центральное положение. Кайма узкая, незамкнутая, из-за вырезки. На кайме есть складки и одна ямка, округлой формы на боковой поверхности платформы. Контактных поверхностей нет. Данная остеодерма по форме платформы схожа с экз. ПИН, № 4818/1229 (местонахождение Гороховец), экз. ПИН, № 3582/24 (местонахождение Аристово) и экз. ПИН, № 2005/2648 (местонахождение Соколки). На её основе была сделана реконструкция экз. ПИН, № 4650/8 (рис. 7.40), который также принадлежит *Scutosaurus* sp. Размеры остеодермы позволяют предположить, её принадлежность ювенильной особи.

Экз. ПИН, № 4650/10 (рис. 7.41) представлен большим фрагментом (сохранилось меньше половины) изолированной платформенной остеодермы крупных размеров ($Lx > 42$ мм). Форму платформы определить нельзя. Вентральная поверхность покрыта короткими разно-

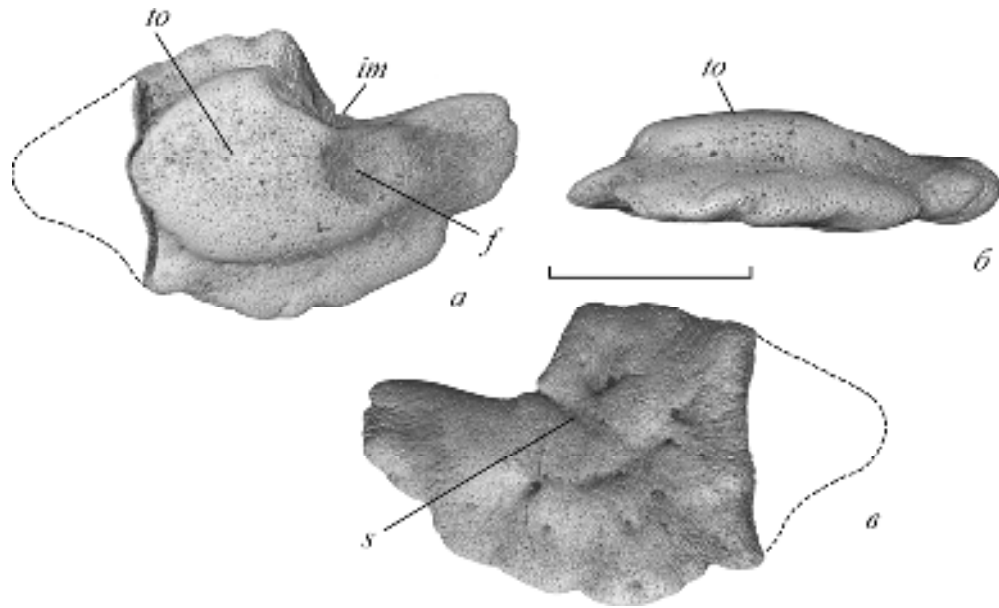


Рис. 7.40. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4650/8; мест. Раша: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

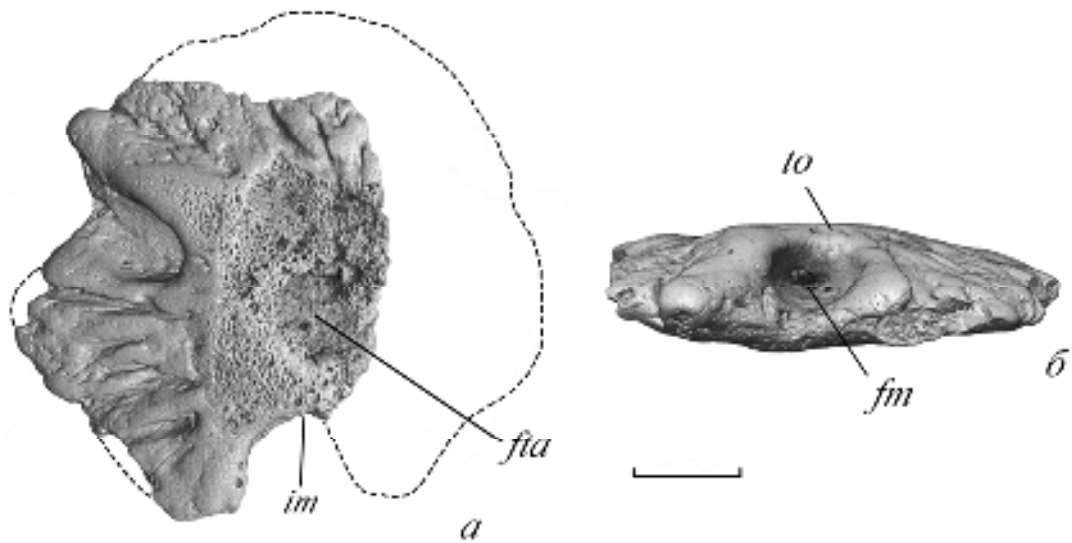


Рис. 7.41. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4650/10; мест. Раша: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см.

направленными гребнями. По сохранившемуся фрагменту сложно установить какая она была, плоская или седловидная. Дорсальное возвышение не выступает над поверхностью платформы, его можно отличить по мелкопористой структуре поверхности, сформированной многочисленными вертикальными канальцами (Бояринова и др, 2021). Оно кратерного типа. Апикальная ямка глубокая, округлой формы. Кайма широкая, покрыта толстыми радиальными гребнями. Также на кайме присутствует краевая дорсальная ямка. Возможно, она является опоясывающей.

Контактной поверхности на сохранившемся фрагменте нет. Несмотря на фрагментарность образца № 4650/10, по имеющимся признакам (например, наличие апикальной ямки) его можно определить как *Scutosaurus* sp.

Экз. ПИН, № 4650/11 (рис. 7.42) представлен платформенной остеодермой средних размеров ($L \times 31$ мм). Платформа двухлопастная: обе лопасти узкие, но латеральная лопасть протяжённая. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность плоская, неровная из-за крупного гребня, покрыта отверстиями для прохождения кровеносных сосудов, самые крупные из которых локализируются с одного края. Край платформы волнистый. Дорсальное возвышение пирамидальное, форма основания овальная, занимает центральное положение. Поверхность дорсального возвышения покрыта радиальными вытянутыми углублениями. Кайма узкая, незамкнутая из-за вырезки. На кайме много крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Задняя ямка крупная, глубокая, округлых очертаний. С ней связана слабо-выраженная задняя вырезка. Ямок других типов и контактных поверхностей нет. Наличие задней ямки и приуроченной к ней задней вырезки позволяет определить данный экземпляр как *Scutosaurus* sp. Двухлопастная платформа вместе с задней ямкой позволяют правильно ориентировать остеодерму – она находилась справа от продольной оси тела. Двухлопастная платформа характерна для латеральных остистых и костальных остеодерм *Scutosaurus*. Поскольку вентральная поверхность платформы плоская, то, наиболее вероятно, что экз. ПИН, № 4650/11 является костальной. При этом его принадлежность к латеральным остистым рядам не исключается. Дорсальное возвышение пирамидального типа не характерно для костальных остеодерм, но являет-

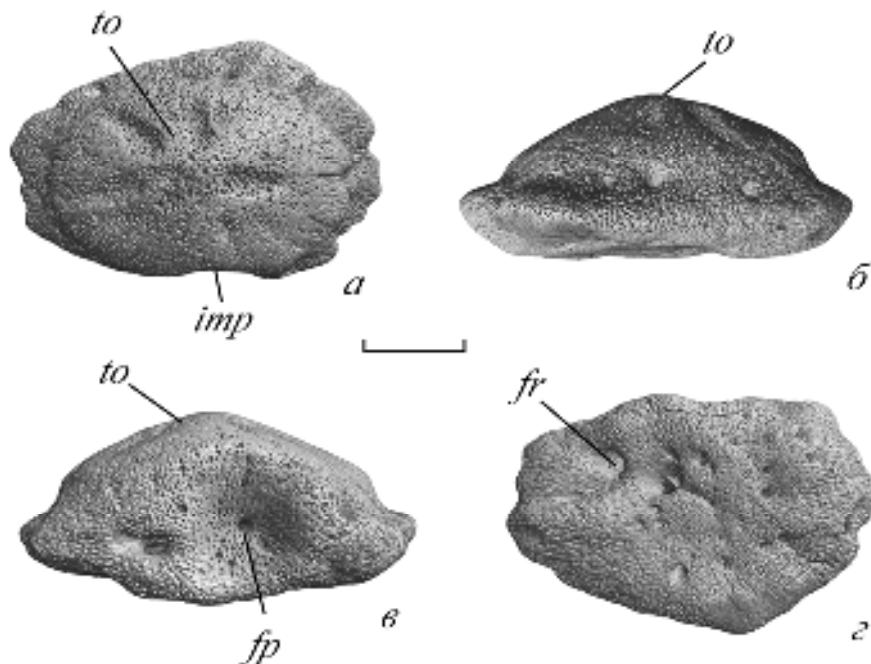


Рис. 7.42. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4650/11; мест. Раша: *a, б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны задней ямки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

ся характерным признаком для некоторых латеральных остистых остеодерм. Образец отнесён к *Scutosaurus* sp.

ЛАГЕРНЫЕ СЛОИ

К данным слоям приурочены местонахождения Быковка, Вязники-1, Жуков Овраг-1В и Пурлы (рис. 7.1).

Местонахождение Жуков Овраг-1В

Экз. ПИН, № 5390/5 (рис. 7.43) представлен неполной изолированной остеодермой средних размеров (Lx 38 мм). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность слабо-седловидная. Край платформы неровный, осложнён вырезками. Дорсальное возвышение конического типа, смещено к краю. Форма основания близка к округлой. Кайма широкая, незамкнутая, развита только с одной стороны. Она покрыта ямками, среди которых есть опоясывающие, замкнутые. Позади опоясывающих ямок в шахматном порядке расположены дорсальные замкнутые и краевые ямки. Контактных поверхностей нет.

Для остеодерм восточноевропейских представителей сем. *Bradysauridae* и *Pareiasauridae* не характерно дорсальное возвышение конического типа. Дорсальные ямки позади опоясывающих встречаются у *Scutosaurus*, например на некоторых латеральных остистых остеодермах. Но их количество не превышает одной-двух. Большое количество ямок присутствует на остео-

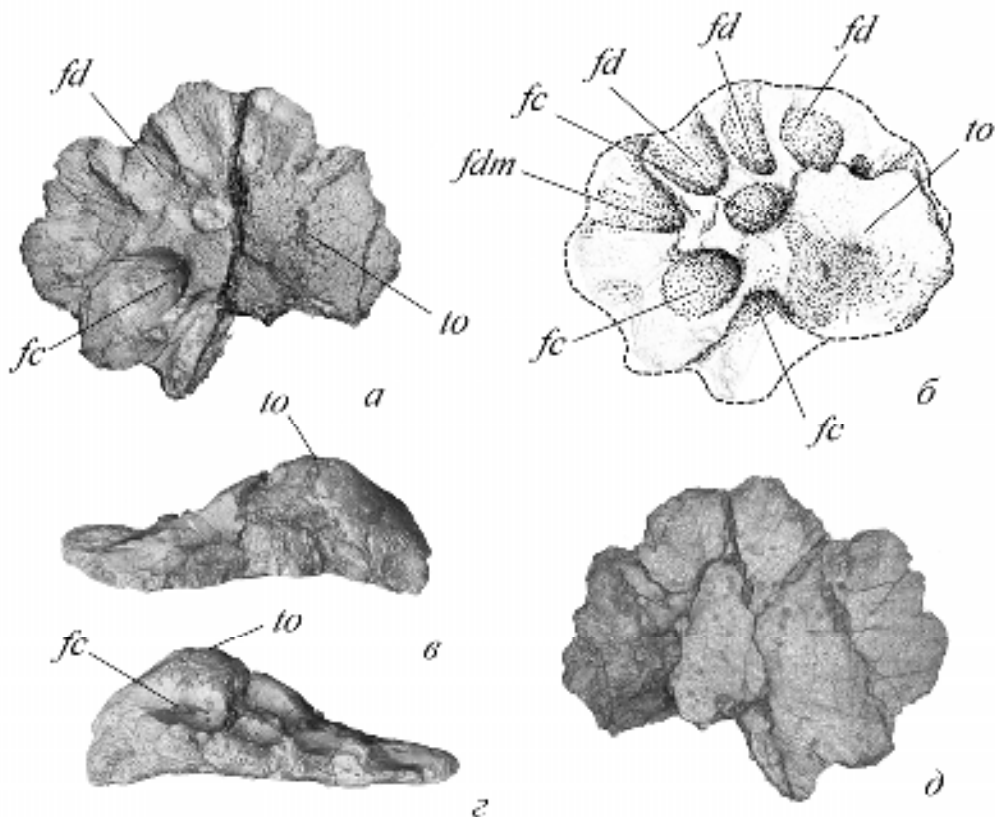


Рис. 7.43. *Elginiidae* gen. indet.; изолированная остеодерма, экз. ПИН, № 5390/5; мест. Жуков Овраг-1В: а, б – вид сверху, в, г – вид сбоку, д – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

дермах из местонахождений Боевой (экз. ПИН, №№ 5468/656, 657) и Гороховец (экз. ПИН, № 4818/613), которые считаются принадлежащими к сем. Elginiidae (Буланов, Яшина, 2005). У остеодермы из местонахождения Жуков Овраг-1В дорсальные ямки многочисленные и по количеству приближаются к опоясывающим. Также нехарактерным для сем. Bradysauridae и Pareiasauridae является смещение дорсального возвышения к самому краю. Но при этом экз. ПИН, № 5390/5 обладает некоторыми характеристиками остеодерм латерального остистого типа, которые были описаны для *Scutosaurus tuberculatus*. Среди них, например, седловидная ventральная поверхность. Таким образом, данная остеодерма не относится к сем. Bradysauridae и Pareiasauridae и определена как Elginiidae gen. indet.

Местонахождение Вязники-1

Экз. ПИН, № 1100/142 (рис. 7.44) представлен изолированной остеодермой мелких размеров ($L \times 16$ мм). Платформа близкой к овальной формы при виде сверху, но при этом овал сужается с одной стороны. Дорсальная поверхность выпуклая, ventральная поверхность седловидная. Дорсальное возвышение шиповидного типа, занимает около центральное положение. Форма основания округлая. Кайма замкнутая, неравномерной ширины. У основания дорсального возвышения располагаются туберкулы. На торцевой поверхности каймы находится контактная поверхность, она вытянутая, каплевидной формы. Скульптура представлена тонкими гребнями.

Шиповидное дорсальное возвышение не характерно для остеодерм валидных таксонов восточноевропейских парейазавров. Поэтому, предварительно, данный экземпляр отнесён к сем. Elginiidae.

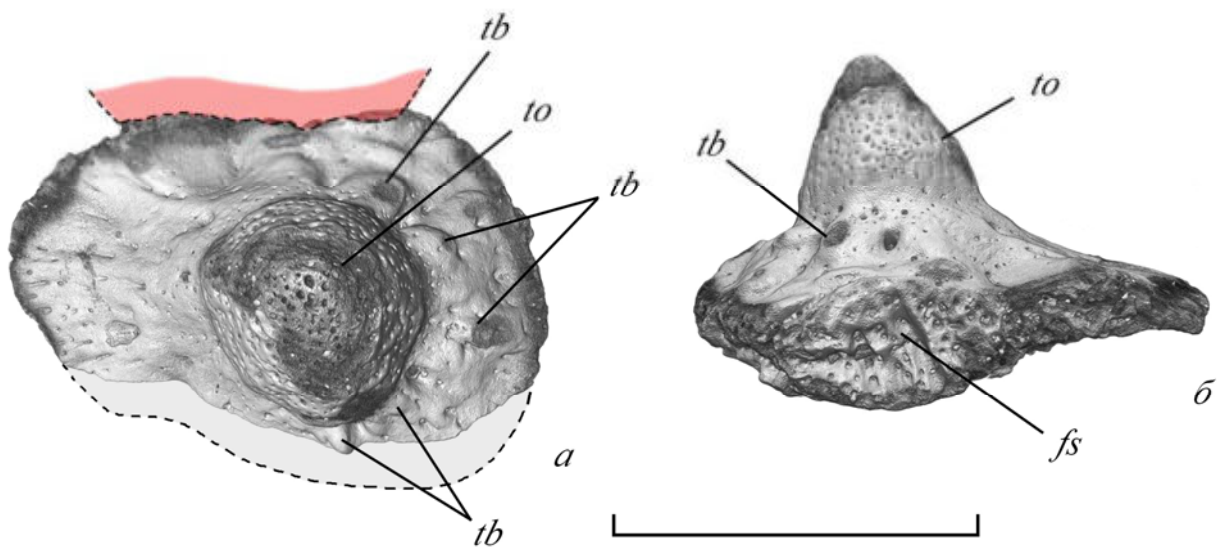


Рис. 7.44. Elginiidae gen. indet.; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 1100/142; мест. Вязники-1: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Пурлы

Экз. ПИН, № 5482/1 (рис. 7.45) представлен фрагментом изолированной платформенной остеодермы мелких размеров. Форму платформы при виде сверху установить нельзя. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная – плоская. Дорсальное возвышение, вероятно, куполовидного типа и смещено к краю. С двух сторон от него располагаются ямки, вероятно опоясывающие и, с большей вероятностью, замкнутые. Наличие ямок и дорсального возвышения, смещённого к самому краю, характерно для восточноевропейских *Elginiidae*. Поэтому данная остеодерма определена как *Elginiidae* gen. indet.

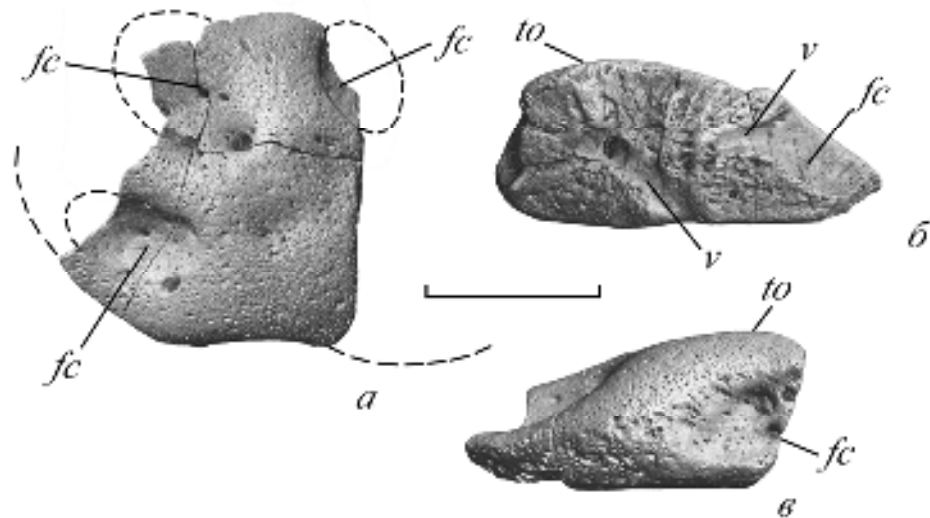


Рис. 7.45. *Elginiidae* gen. indet.; фрагмент остеодермы, экз. ПИН, 5482/1; мест. Пурлы: *a* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см.

ЧИЖЕВСКО-РОВДИНСКИЙ ИНТЕРВАЛ

К данному интервалу приурочено местонахождение Преображенка-2 (рис. 7.1). Оно является типовым для *Senectosaurus karamzini* (см. главу 6).

РОВДИНСКО-ГОРОХОВЕЦКИЙ ИНТЕРВАЛ

К этому интервалу принадлежат местонахождения Аверинское-1, Аверинское-3, Блюменталь-3, Блюменталь-5, Болтинская, Вязовка-1, Ключевка, Ключевой Овраг, Обирково, Орлецы, Чащенка (рис. 7.1). Из них, по мнению В.К. Голубева (устное сообщение), Ключевой Овраг, Аверинское-1, Орлецы наиболее вероятно относятся к ровдинским слоям, Аверинское-1 и Чащенка – к аристовским слоям, а Ключевка и Обирково – к аристовско-гороховецкому интервалу. Остеодермы из местонахождений Ключевка плохой сохранности, а из местонахождения Блюменталь-3 утеряны.

Местонахождение Аверинское-1

Экз. ПИН, № 2895/15 (рис. 7.46) представлен неполной изолированной платформенной

остеодермой крупных размеров (Lx 62 мм). Платформа, вероятно, четырёхугольной или трапециевидной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабовыпуклая, на ней присутствуют крупные отверстия для прохождения кровеносных сосудов (диаметр до 4 мм), располагаются вдоль бокового края. Край неровный, в области контактной поверхности прорезан вырезками. Дорсальное возвышение куполовидного типа, вытянутое, основание треугольной формы, единственная краевая ямка вдаётся в дорсальное возвышение, разделяя его на два рукава. Дорсальное возвышение занимает центральное положение. Кайма широкая, незамкнутая из-за контактной поверхности. На кайме располагаются три опоясывающие ямки, одна из которых является краевой. Краевая опоясывающая ямка глубокая. К ней приурочена краевая вырезка. Две другие опоясывающие ямки слабо выражены. Контактная поверхность находится с противоположной стороны от краевой ямки. Она треугольной формы. На контактной поверхности располагаются ямки и крупный бугорок.

Остеодермы сходной морфологии обнаружены в местонахождениях Аристово (экз. ПИН, № 3582/20; табл. XVI, фиг. 2) и Соколки (экз. ПИН, № 2005/491-1; табл. XXI, фиг. 3). Отличием является более ярко выраженные глубокие ямки. Это позволяет идентифицировать экз. ПИН, № 2895/15 как зигапофизную остеодерму *Scutosaurus tuberculatus*.

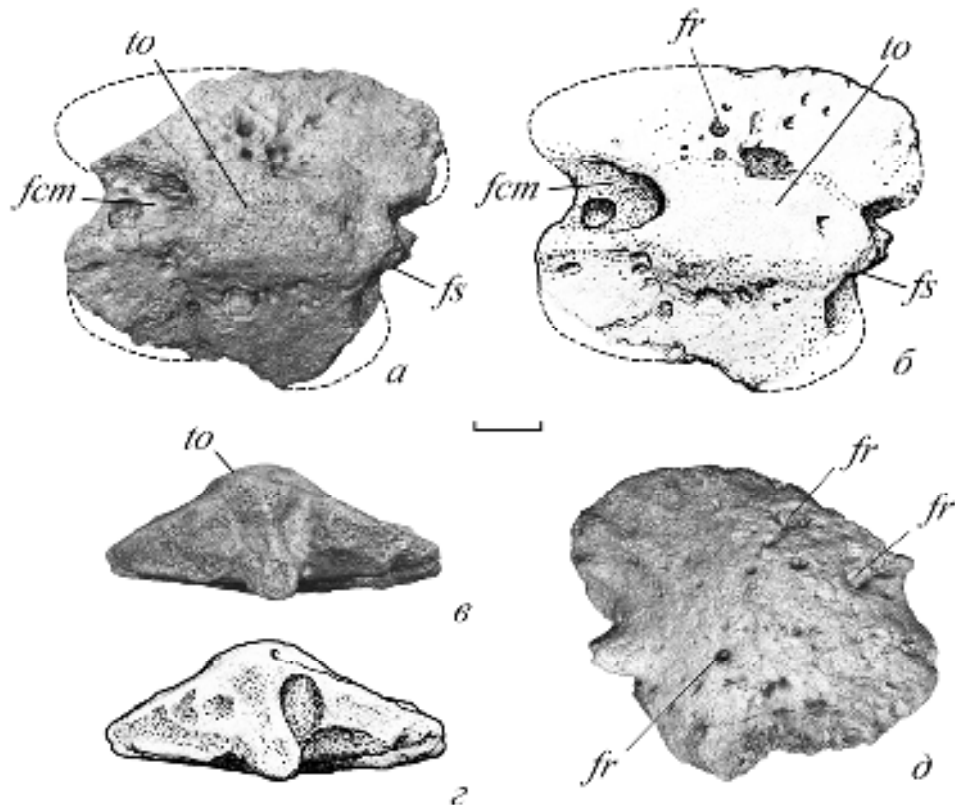


Рис. 7.46. *Scutosaurus tuberculatus*, платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 2895/15; мест. Аверинское-1. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 2895/16 (рис 7.47) представлен платформенной остеодермой крупных размеров (Lx не менее 74,8 мм). Платформа двухлопастной формы. Дорсальная поверхность вы-

пуклая, вентральная поверхность седловидная. Дорсальное возвышение куполовидного типа, занимает центральное положение. Форма основания округлая. Поверхность гладкая. Сзади к нему примыкает задняя ямка. Задняя вырезка слабо выражена. Кайма широкая, замкнутая. Ямок нет. Контактные поверхности отсутствуют. Перечисленные признаки определить экземпляр как латеральная остистая остеодерма *Scutosaurus tuberculatus*.

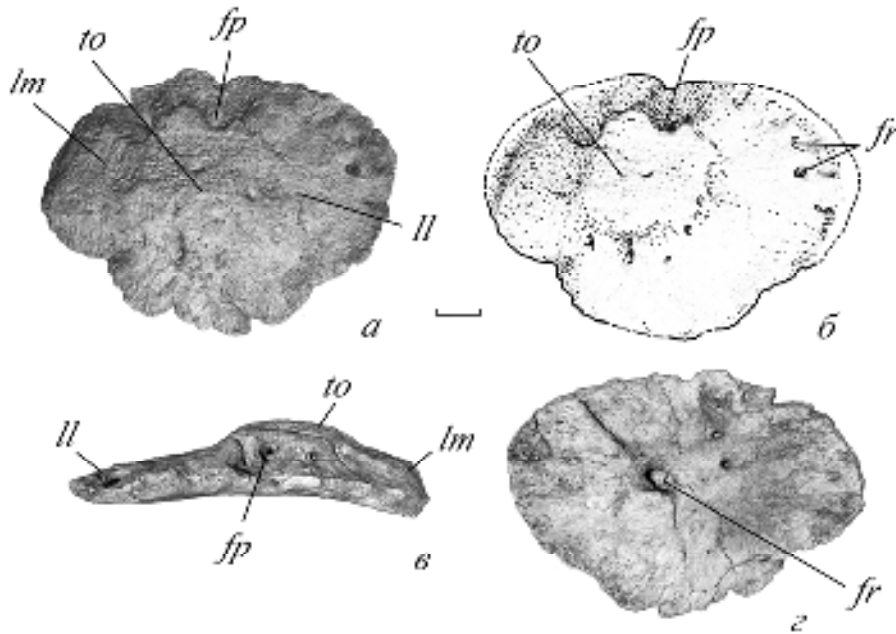


Рис. 7.47. *Scutosaurus tuberculatus*; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 2895/17; мест. Аверинское-1: а, б – вид сверху, в – вид сзади ямки, г – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 2895/17 (рис. 7.48) представлен изолированной платформенной остеодермой крупных размеров (Lx 76,1 мм). Платформа двухлопастной формы. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность седловидная. Дорсальное возвышение кратерного типа, занимает центральное положение. Апикальная ямка и форма основания неправильной формы. Сзади к дорсальному возвышению примыкает задняя ямка. Задняя вырезка отсутствует. Кайма широкая, замкнутая. Ямок нет. Контактные поверхности отсутствуют.

Для некоторых латеральных остистых остеодерм (из передней части спинного отдела) экз. ПИН, № 2005/1533 (голотип) также характерна неправильная формы апикальной ямки и основания дорсального возвышения, что позволяет считать экз. ПИН, № 2895/17 латеральной остистой остеодермой *Scutosaurus tuberculatus*.

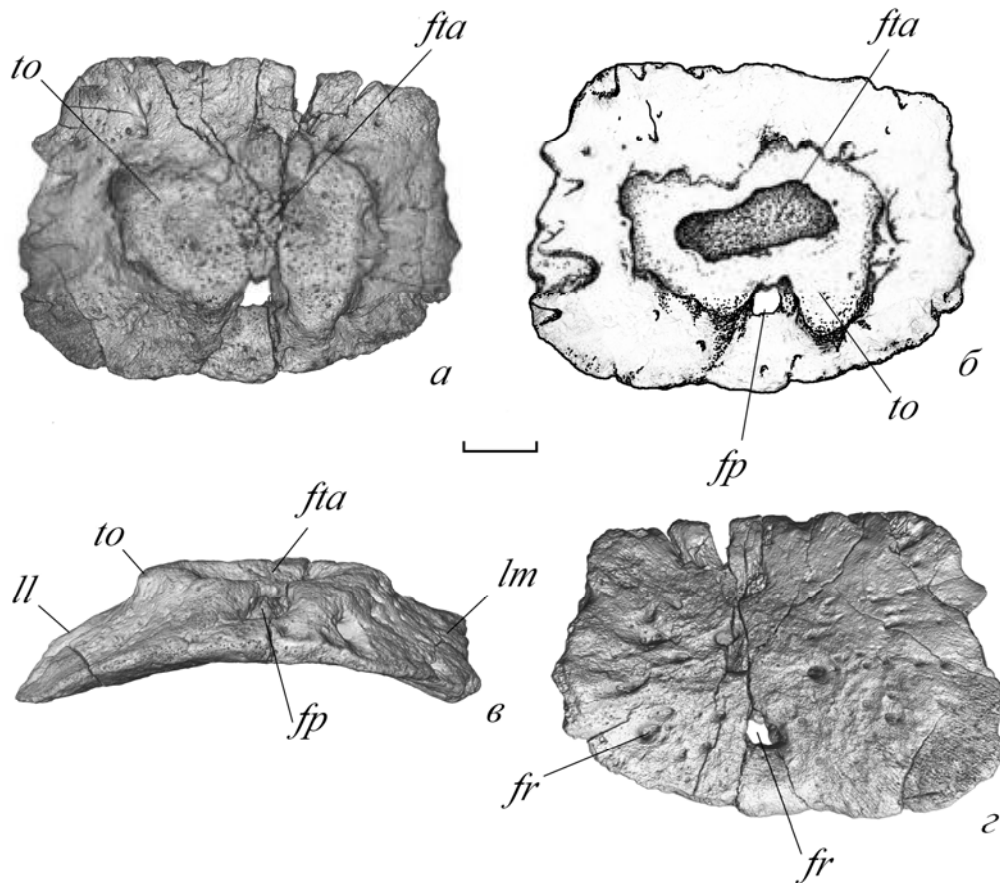


Рис. 7.48. *Scutosaurus tuberculatus*; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 2895/17; мест. Аверинское-1. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Блюменталь-5

Экз. ПИН, № 5482/1 (рис. 5.8, *a*, 7.49) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой маленьких размеров ($Lx > 16$ мм). Платформа двухлопастная. Вентральная поверхность седловидная, в центре есть крупное отверстие для прохождения кровеносного сосуда. Дорсальное возвышение пирамидальное, занимает центральное положение. Форма основания близкая к трёхлопастной. Поверхность гладкая. К дорсальному возвышению примыкает задняя ямка. Кайма узкая, незамкнутая из-за задней вырезки. На кайме есть замкнутые и краевые опоясывающие ямки. Контактные поверхности отсутствуют. Образец похож на латеральную остистую остеодерму из местонахождения Соколки (экз. ПИН, № 2005/2833), но значительно уступает ему в размерах (рис. 5.8). Также на остеодерме из Соколов есть дорсальная краевая ямка, которой нет на экз. ПИН, № 5482/1. Остеодерма из местонахождения Блюменталь-5, очевидно, принадлежит ювенильной особи. Сходство с латеральной остистой остеодермой из местонахождения Соколки позволяет уверенно отнести данный экземпляр к *Scutosaurus tuberculatus*.

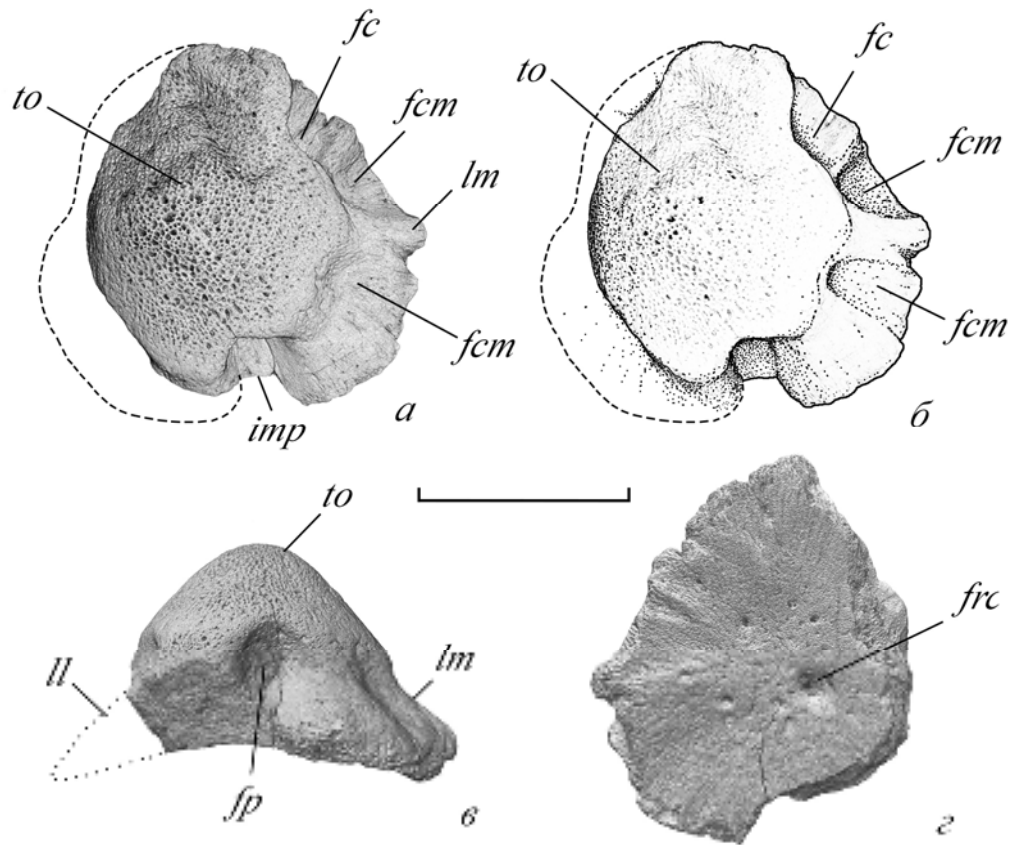


Рис. 7.49. *Scutosaurus tuberculatus*; латеральная остистая остеодерма ювенильной особи, экз. ПИН, № 5482/1; мест. Блюменталь-5: а, б – вид сверху, в – вид сбоку, г – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Болтинская

Экз. ПИН, № 3972/3 (рис. 7.50) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой крупных размеров ($Lx > 53$ мм). Платформа двухлопастная. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабо седловидная, на ней располагается много крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Дорсальное возвышение формы “столовая гора”, приближено к заднему краю остеодермы. Форма основания близка к овальной, но из-за задней ямки она немного вдавлена и скорее является фасолевидной. Кайма широкая, развита в передней части и сходит на нет кзади (незамкнутая). На ней присутствуют радиальные гребни и несколько крупных отверстий от кровеносных сосудов, а также отпечатков сосудов. Ямка только одного типа – задняя. Она крупная, продолговатой формы. Внутри находятся три крупных отверстия от сосудов. С задней ямкой связана слабо выраженная задняя вырезка. Контактных поверхностей нет.

Данная остеодерма принадлежит крупной особи. Седловидная вентральная поверхность и двухлопастная форма платформы являются характеристиками латеральных остистых остеодерм. Однако лопасти экз. ПИН, № 3972/3 почти одинаковых размеров и формы, кроме того кайма развита впереди и отсутствует в задней части остеодермы. Возможно, что данный экзем-

пляр является медиальной остистой остеодермой. Этот тип известен меньше других из-за сохранности образца (экз. ПИН, № 2005/1533), на котором можно наблюдать положение остеодерм в близком к прижизненному. Сочетание задней ямки и уплощённого дорсального возвышение типа “столовая гора” позволяют данный образец определить как *Scutosaurus* sp.

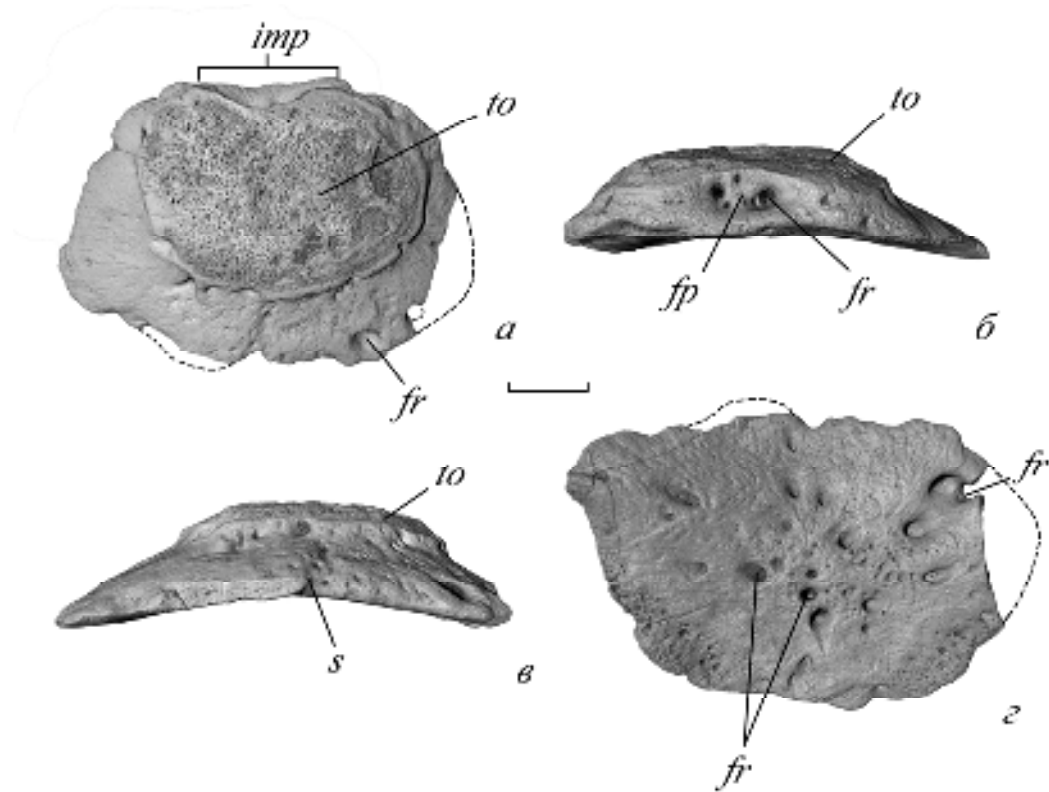


Рис. 7.50. *Scutosaurus* sp., медиальная (?) остистая остеодерма экз. ПИН, № 3972/3; мест. Болтинская: *a* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку, *в* – вид со стороны задней ямки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 3972/2 (рис. 7.51) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой крупных размеров ($Lx > 66$ мм). Платформа двухлопастной формы. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность седловидная, на ней располагается один крупный радиально ориентированный гребень одно крупное отверстие для прохождения кровеносного сосуда, которое расположено в периферической части платформы, рядом с задней вырезкой. Дорсальное возвышение типа “столовая гора”, форма основания овальная, занимает центральное положение. Кайма широкая, незамкнутая из-за задней вырезки. На ней присутствуют радиальные гребни. Ямка только одного типа – задняя. Она крупная, округлой формы. С ней связана задняя вырезка. Контактных поверхностей нет.

Данная остеодерма принадлежит крупной особи *Scutosaurus*. Ярко выраженная седловидность вентральной поверхности и асимметрия платформы (можно четко выделить медиальную и латеральную лопасти) позволяет отнести её к латеральному остистому морфологическому типу. Отсутствие опоясывающих ямок на кайме и апикальной ямки сближает её с *S. itilensis*.

У большинства латеральных остистых остеодерм *S. itilensis* из типового местонахождения дорсальное возвышение куполовидного типа и его поверхность покрыта частыми тонкими радиальными гребнями. Однако в коллекции есть образец латеральной остистой остеодермы (экз. ПИН, № 3919/31), у которой дорсальное возвышение такого же типа (“столовая гора”), как и у экз. ПИН, № 3972/2. Таким образом, этот экземпляр отнесён к *S. itilensis*. Наличие задней ямки даёт возможность правильно ориентировать данную остеодерму относительно продольной оси тела: она находилась слева. Крупные размеры остеодермы указывают на её положение в передней части остеодермального покрова (в пределах первых 10 позвонков).

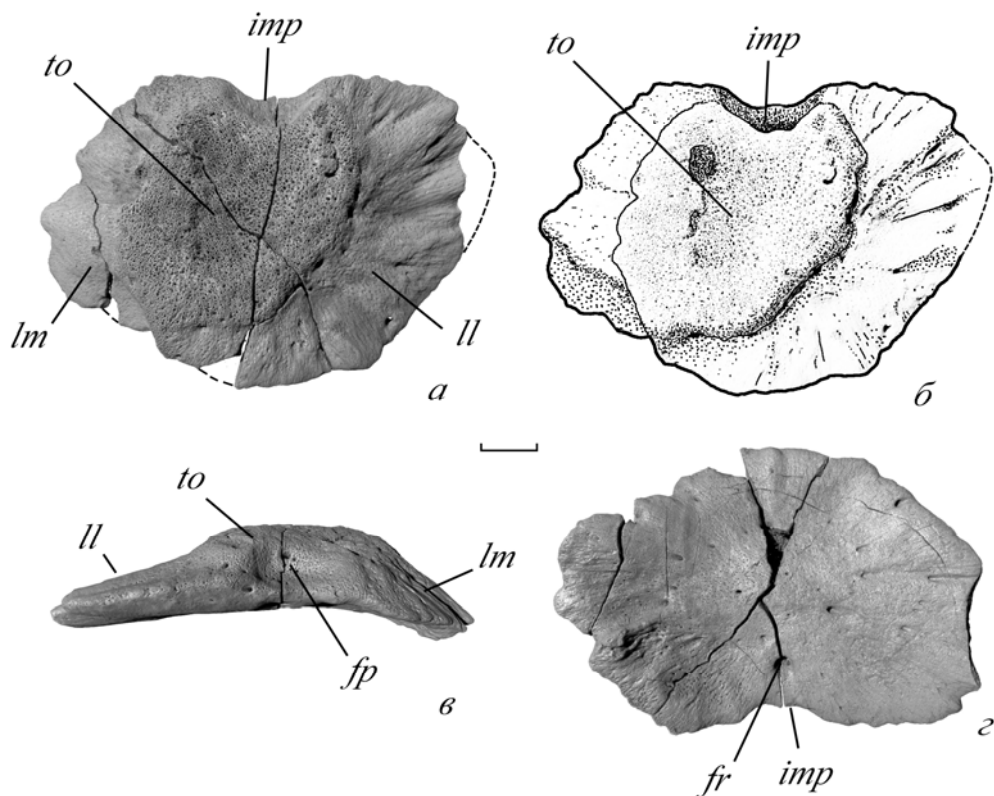


Рис. 7.51. *Scutosaurus* sp.; латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 3972/2; мест. Болтинская: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны задней ямки, *г* – вид снизу; Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Вязовка-1

Экз. ПИН, № 4643/2 (рис. 7.52) представлен изолированной неполной платформенной остеодермой крупных размеров (Lx не менее 52 мм). Платформа остеодермы выпуклая, овальной формы при виде сверху. Вентральная поверхность слабо-седловидная, несёт многочисленные отверстия, некоторые до 22 мм диаметре. Край платформы волнистый, в нескольких местах прорезан глубокими краевыми вырезками. Дорсальное возвышение кратерного типа, с основанием округлой формы, занимает центральное положение. Апикальная ямка неглубокая, округлой формы, смещена к одному из краёв. Поверхность дорсального возвышения не несёт скульптуры. Кайма широкая, незамкнутая, поверхность покрыта тонкими радиальными гребнями. На

кайме расположены две краевые опоясывающие ямки. Кайму пререзает глубокая вырезка, связанная с ямкой. Ось ямки ориентирована субгоризонтально, как задняя ямка латеральных и костальных остеодерм *Scutosaurus*. Таки образом, оба этих элемента (ямка и вырезка) определены как задние. Часть периферической области остеодермы отсутствует, но вероятнее всего контактных поверхностей нет. Приведённые выше морфологические характеристики соответствует остеодермам костального ряда *Scutosaurus* (Boyarinova, Golubev, 2022). Данный экземпляр можно определить только до *Scutosaurus* sp.

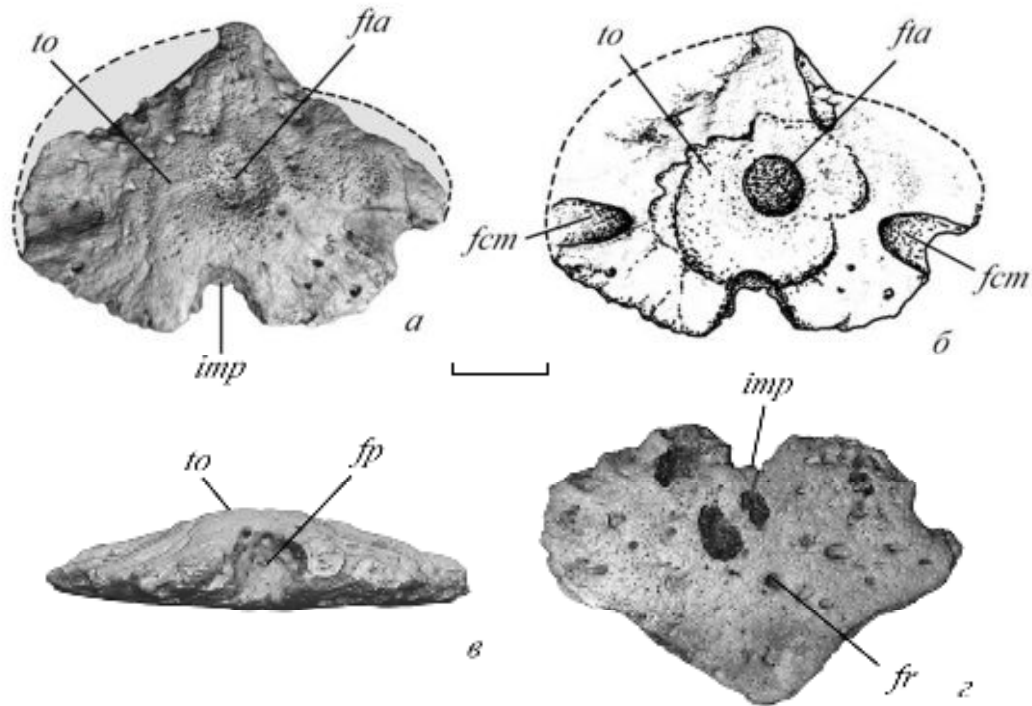


Рис. 7.52. *Scutosaurus* sp., платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4643/2; мест. Вязовка-1: а, б – вид сверху, в – вид сбоку, со стороны задней ямки, г – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 4643/3 (рис. 7.53) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx 26 мм). Платформа округлой формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, с двумя крупными отверстиями в центре и бугорком у края, напротив вырезки. Край остеодермы неровный. Дорсальное возвышение кратерного типа. Апикальная ямка слабо выраженная, узкая, вытянутой формы. Кайма узкая незамкнутая из-за глубокой вырезки. К ней приурочена глубокая ямка округлой формы, которая, вероятно, является задней. Также на кайме присутствует одна краевая ямка. Кайма покрыта радиальными гребнями. Контактных поверхностей нет. Ямки разных типов позволяют определить данный экземпляр как принадлежащий *Scutosaurus*. Положение в остеодермальном покрове данной остеодермы пока не установлено, так как в составе двух скелетов *Scutosaurus tuberculatus* (экз. ПИН, №№ 2005/1533, 1578) такого морфологического типа нет.

Остеодермы, сходные с данным экземпляром есть в коллекциях Аристова и Чащенко, что позволяет данный экземпляр определить как костальную остеодерму *Scutosaurus* sp.

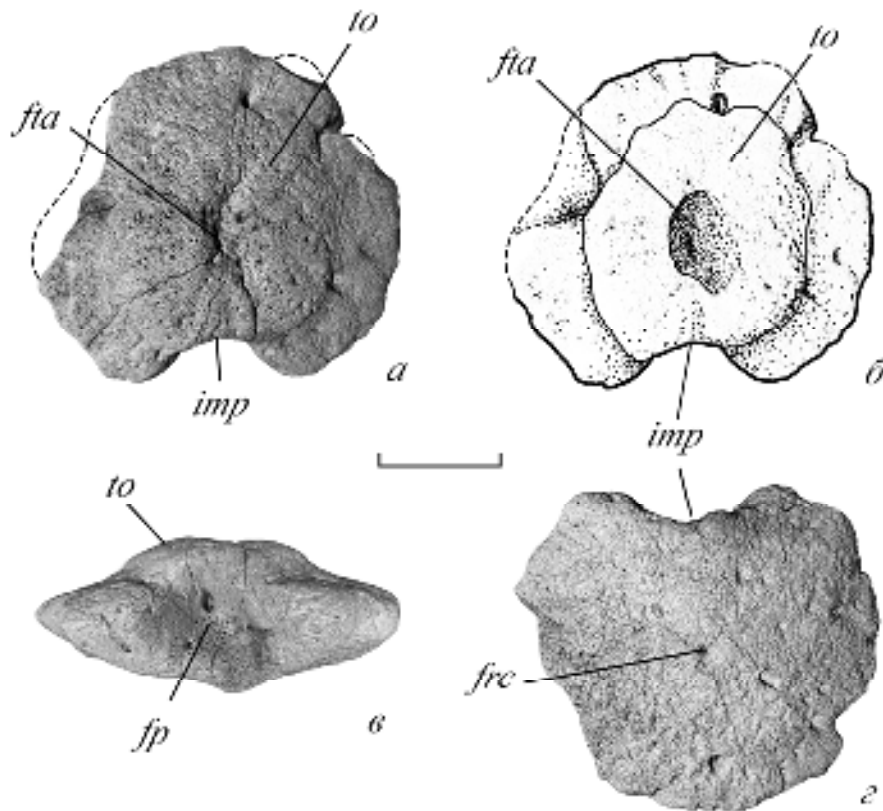


Рис. 7.53. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4643/3; мест. Вязовка-1: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны задней ямки, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 4643/4 (рис. 7.54) представлен изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 35 мм). Платформа округлой формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность выпуклая, на ней присутствуют два крупных отверстия для прохождения кровеносных сосудов. Край остеодермы волнистой, прорезан вырезками. Дорсальное возвышение низкое кратерного типа, форма основания округлая, занимает центральное положение. Апикальная ямка неправильной формы, состоит из двух объединившихся ямок. Кайма широкая, незамкнутая из-за глубокой краевой вырезки. С вырезкой связана глубокая ямка, округлой формы. На кайме присутствуют три краевые опоясывающие ямки. Местами также присутствуют радиальные гребни. Контактных поверхностей нет.

Наличие ямок разных типов даёт возможность определить данный экземпляр как принадлежащий *Scutosaurus*, но не точнее, чем *Scutosaurus* sp. Он, вероятно, является костальной остеодермой. Но не исключена и принадлежность зигапофизному типу.

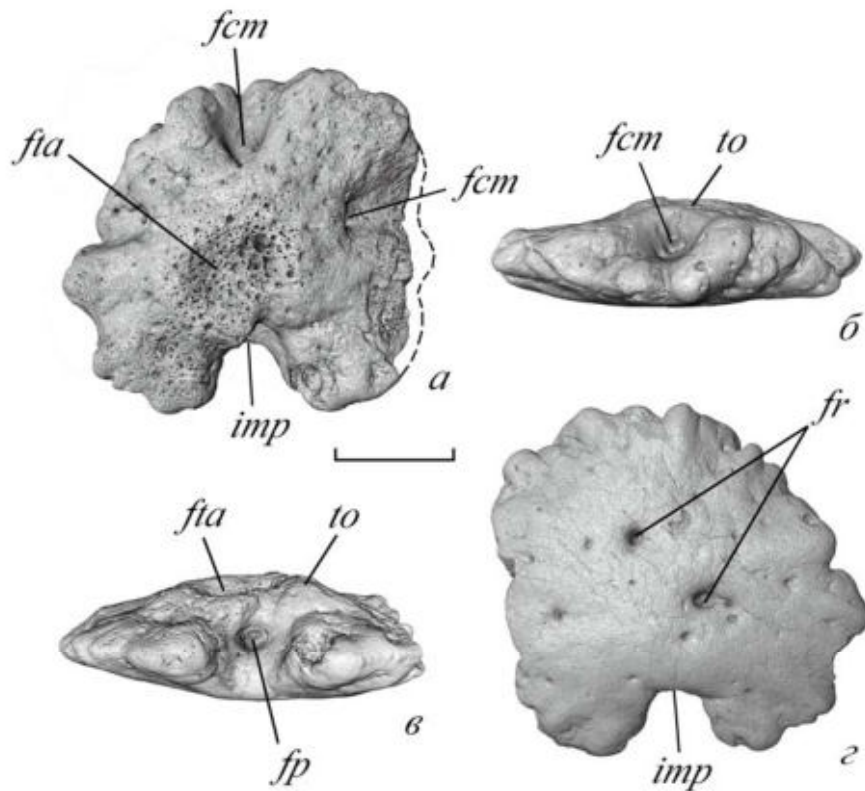


Рис. 7.54. *Scutosaurus* sp., платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 4643/4; мест. Вязовка-1: *а* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Ключевой Овраг

Данное местонахождение является типовым для *Scutosaurus itilensis*. Однако здесь были найдены остеодермы отличной от *Scutosaurus* морфологии. Ивахненко (1983, 1987, 2008) считал их шейными остеодерма *Scutosaurus itilensis* и на их основании реконструировал монолитный шейный щит у этого парейазавра. Благодаря находке фрагментарного скелета с остеодермами, описанного как новый род и вид *Senectosaurus karamzini* (Бояринова, Голубев, 2023), выяснилось, что необычные остеодермы из Ключевого Оврага в действительности принадлежат этому таксону. Подробное морфологическое описание остеодерм *S. karamzini* приведено в главе 6. У остеодерм из Ключевого Оврага есть свои особенности (приведены ниже), но все диагностические признаки *S. karamzini* присутствуют. Остеодермы *S. karamzini* из местонахождения Ключевой Овраг происходят и шейного отдела остеодермального покрова. Их можно разделить по размеру на две группы.

Группа 1 (экз. ПИН, №№ 3919/14, 17, 23) (табл. XV, фиг. 1). Остеодермы массивные (толщина платформы до 25 мм), крупных размеров ($Lx > 67$ мм). Платформа пятиугольной или близкой к треугольной форм. Вентральная поверхность платформы плоская или седловидная, в периферической части могут располагаться отверстия для прохождения кровеносных сосудов. Край платформы неровный из-за контактных поверхностей, расположенных по всему перимет-

ру остеодермы. Дорсальное возвышение отсутствует, но у экз. ПИН, № 3919/14 в близкой к центральной части дорсальной поверхности присутствует возвышение, обракованное крупными гребнями, которые формируют кольцо, окружающее ямку. Вокруг этой структуры расположены более тонкие гребни и дорсальные ямки. Присутствуют как замкнутые, так и краевые дорсальные ямки. Замкнутые ямки округлой формы. Как правило, ямки локализируются в центральной части платформы. Контактные поверхности от зубчатого типа соединения, хорошо развиты, широкие, полностью опоясывают остеодерму. Скульптура представлена тонкими гребнями, бугорками, шипиками. Тонкие гребни часто формируют радиальный орнамент. Присутствует воронковидная контактная поверхность, над ней располагается приконтактное вздутие.

Группа 2 (экз. ПИН, № 3919/18, 21) (табл. XV, фиг. 2, 3). Остеодермы массивные (толщина платформы до 27 мм), средних размеров ($Lx > 47$ мм). Платформа неправильной формы при виде сверху. Вентральная седловидная или почти плоская. Дорсальное возвышение присутствует не у всех остеодерм. Оно крупное, кратерного типа, форма основания неправильной формы (из-за крупной дорсальной ямки), занимает центрально положение. Апикальная ямка округлой формы, глубокая. Ямки на кайме или дорсальной поверхности платформы редкие, обычно не более двух-трёх. Они округлой или овальной формы. У экз. ПИН, № 3919/18 кроме крупной дорсальной ямки присутствуют мелкие краевые ямки. Все вместе они окружают дорсальное возвышение. Их можно рассматривать как опоясывающие ямки. Контактные поверхности от зубчатого шовного соединения полностью опоясывают остеодерму. Они широкие, плоские, слабоогнутые или в виде выступа. Скульптура представлена тонкими гребнями, радиально расходящимися из центра контактной поверхности, шипиками и углублениями.

Местонахождение Обирково

Экз. ЧерМО, № НВ-3870/6-2 (рис. 7.55) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 33 мм). Платформа овальной формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабовыпуклая, несёт несколько крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение шиповидного типа, форма основания округлая, занимает центральное положение. На дорсальном возвышении присутствует глубокая ямка треугольных очертаний. Это может быть боковая внутренняя ямка при дорсальном возвышении. Кайма широкая, замкнутая. На ней присутствуют многочисленные ямки, и большинства из них по своему расположению соответствуют краевым опоясывающим ямкам *Scutosaurus*. Однако их больше, и они очень плотно примыкают друг к другу. Между несколькими краевыми опоясывающими ямками находятся две краевые ямки, образующие второй ряд ямок. Между некоторыми краевыми опоясывающими ямками находятся радиальные толстые гребни. Со стороны, противоположной той, где находится *fossa tuberi peripheralis*, расположена контактная поверхность. Она

треугольной формы, захватывает платформу, которая расширяется в этом месте. Контактная поверхность покрыта наклонными гребнями разной длины. Большое число ямок, двумя рядами и шиповидное дорсальное возвышение – признаки не характерные для остеодерм большинства восточноевропейских парейзавров. Наиболее вероятно, что этот экземпляр принадлежит новому таксону. Также не исключена вероятность его принадлежности к *Obirkovia gladiator*, так как местонахождение является типовым для этого вида. Данный экземпляр может быть определён как *Elginiidae gen. indet.*

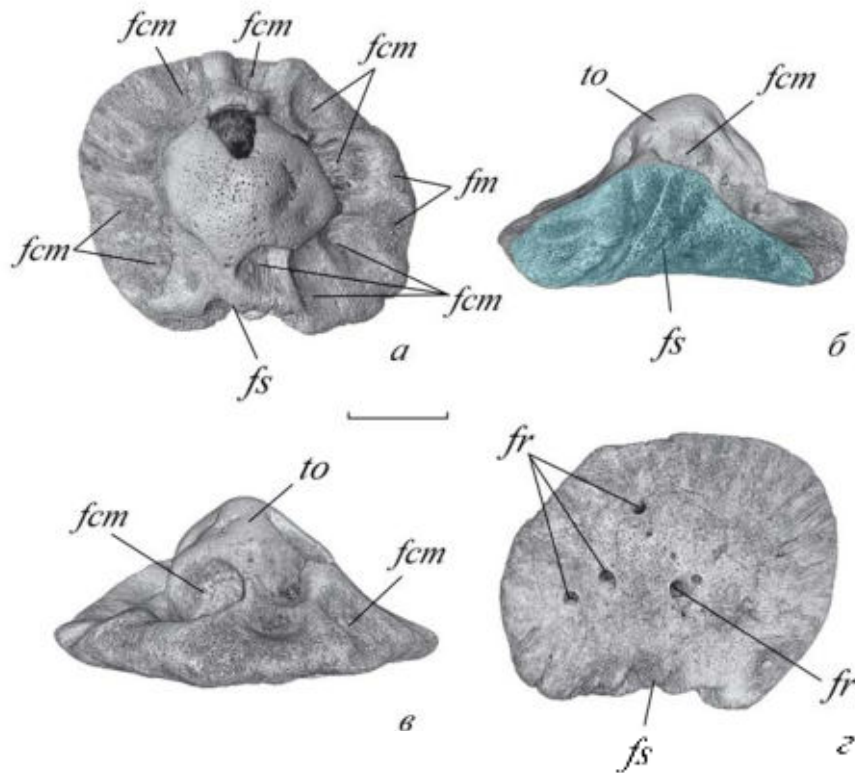


Рис. 7.55. *Elginiidae gen. indet.*; посткраниальная остеодерма, экз. ЧерМО, № НВ-3870/6-2; мест. Обирково: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, со стороны контактной поверхности, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, № 3870/6 (рис. 7.56) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой средних размеров (Lx 36,3 мм). Платформа округлой формы при виде сверху. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность слабовыпуклая. Край остеодермы волнистый. Дорсальное возвышение пирамидального типа, форма основания трёхлопастная, занимает центральное положение. С одного края, от вершины до основания дорсального возвышения, протягивается узкое углубление. Кайма узкая, незамкнутая из-за глубокой вырезки. С вырезкой связана ямка. Ямка и вырезка могут быть задними. На кайме расположены одна или две (кайма частично разрушена) краевые опоясывающие ямки. Контактных поверхностей нет. Пирамидальное дорсальное возвышение позволяет отнести экз. ПИН, № 3870/6 к *Scutosaurus tuberculatus*. Положение остеодермы в составе остеодермального покрова неизвестно.

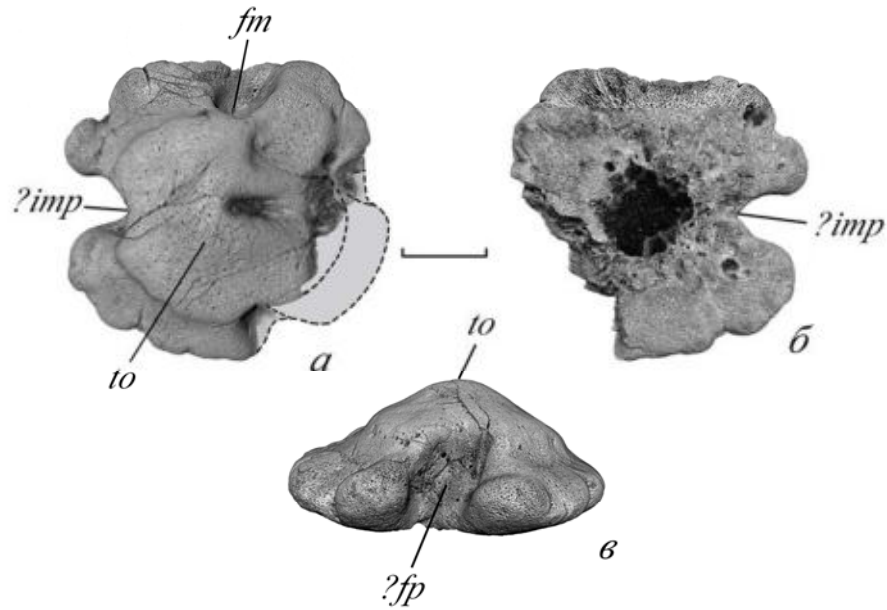


Рис. 7.56. *Scutosaurus* sp.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 2895/17; мест. Обирково: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, со стороны глубокой вырезки, *г* – вид сбоку, со стороны краевой опоясывающей ямки, *д* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Орлецы

Экз. ПИН, 3971/3 (рис. 7.57) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой крупных размеров ($L \times 55$ мм). Платформа, возможно, близкая к овальной, но установить это точно нельзя из-за несохранившегося одного края остеодермы. Дорсальная и вентральная поверхности выпуклые. Дорсального возвышения нет. Дорсальная поверхность покрыта ямками, в основном, замкнутыми. Стенки ямок толстые, в местах, где они сходятся, могут образовываться бугорки. На дне ямок присутствуют крупные отверстия от кровеносных сосудов. У одного края остеодермы расположен крупный бугорок, который сохранился лишь частично. Под ним расположено воронковидное углубление. С противоположного края находится контактная поверхность. Она тянется вдоль края. Контактная поверхность сбита, в нижней части сохранились следы тонких гребней. Перечисленные признаки характерны для остеодерм *Senectosaurus karamzini*. Поскольку остеодерма частично разрушена, и, в частности, тот её край, где, предположительно, находится воронковидная контактная поверхность и, связанное с ней приконтактное вздутие, нельзя уверенно отнести данный экземпляр к этому таксону. Поэтому данная остеодерма определена как *Senectosaurus aff. karamzini*.

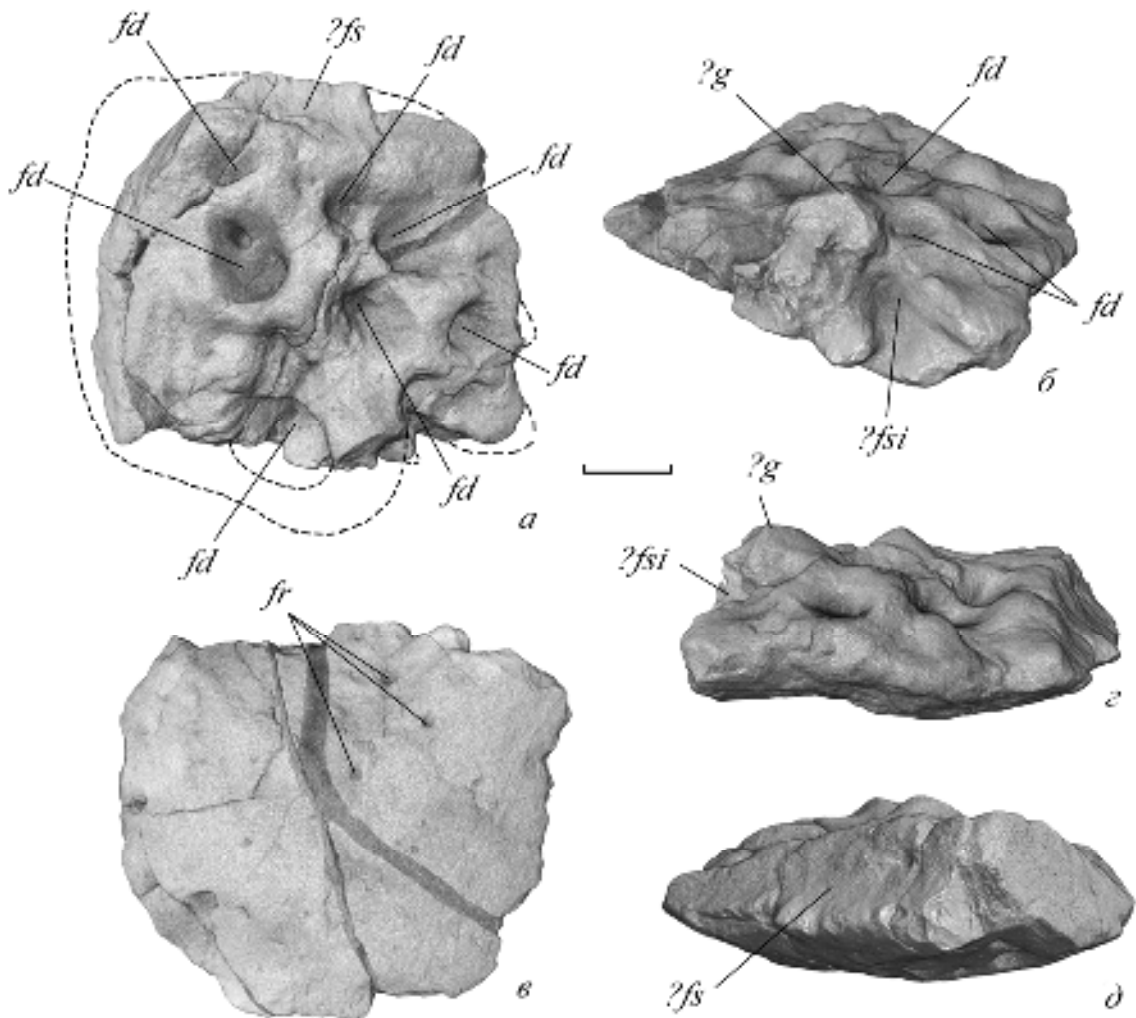


Рис. 7.57. *Senectosaurus* aff. *karamzini*; платформенная остеодерма, экз. ПИН, 3971/3; мест. Орлецы: *a* – вид сверху, *б* – вид со стороны (?) воронковидной контактной поверхности, *в*, *г* – вид сбоку, *д* – вид со стороны контактной поверхности. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, 3971/4 (рис. 7.58) представлен изолированной платформенной остеодермой крупных размеров (Lx 42 мм). Платформа треугольной формы при виде сверху. Дорсальная и вентральная поверхности выпуклые. Дорсального возвышения нет. На дорсальной поверхности расположены ямки. Они локализуются с двух сторон от выступающей части платформы, которая представляет собой крупный гребень, пересекающий дорсальную поверхность остеодермы. Некоторые ямки объединяются в более крупные ямки сложной формы. Один край остеодермы является контактным. Контактная поверхность покрыта тонкими гребнями, которые тянутся сверху и снизу и встречаются с образованием неровной линии. Перечисленные признаки, а именно, небольшие дорсальные ямки, объединяющиеся в более крупные сложной формы, а также отсутствие дорсального возвышения – являются характеристиками остеодерм *Senectosaurus karamzini*. Все морфологические типы остеодерм этого таксона пока не известны

и поэтому до конца не изучены, в связи с чем, экз. ПИН, 3971/4 пока отнесён к *Senectosaurus* aff. *karamzini*.

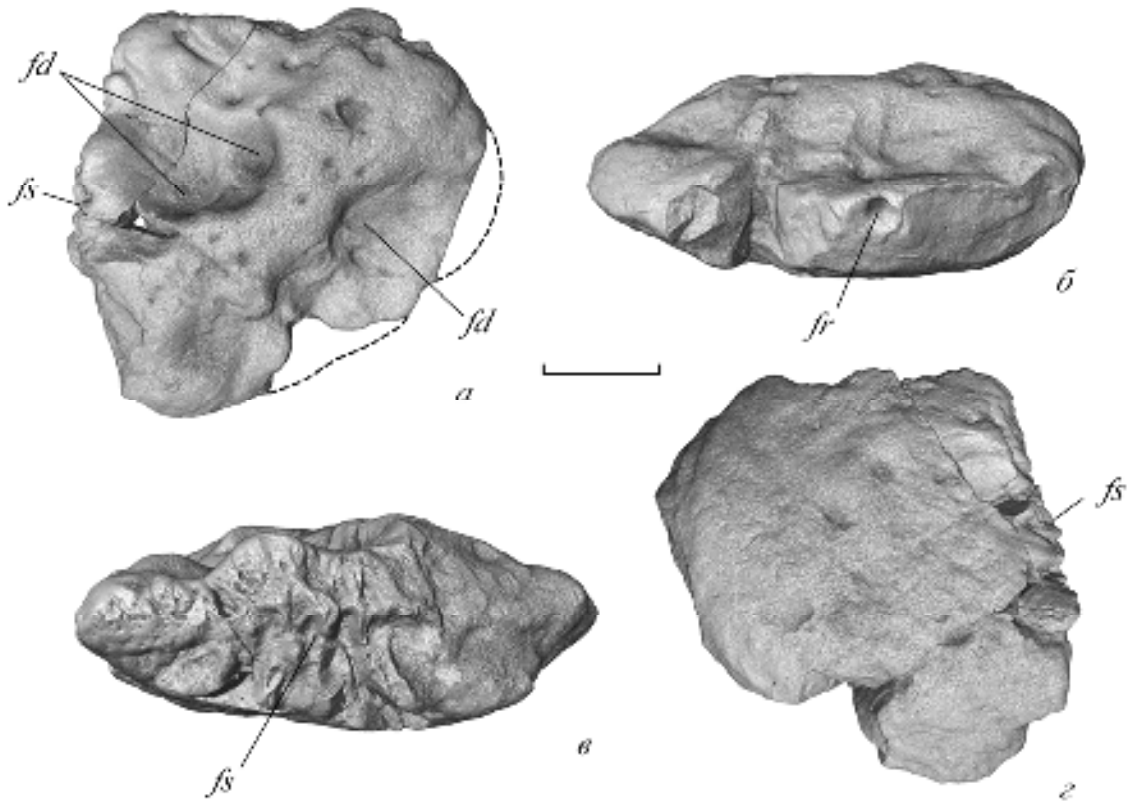


Рис. 7.58. *Senectosaurus* aff. *karamzini*; платформенная остеодерма, экз. ПИН, 3971/4; мест. Орлецы: *a*, *б* – вид сверху, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Местонахождение Чашенка

Из местонахождения Чашенка известно более сотни изолированных остеодерм. Эта коллекция вторая после Соколков по количеству экземпляров. Остеодермы представлены двумя типами: платформенным и коническим. Преобладают остеодермы платформенного типа. Среди платформенных остеодерм достоверно присутствуют: медиальные остистые, латеральные остистые, зигапофизные и костальные. Также присутствуют конические остеодермы и остеодермы, положение в скелете которых не установлено, так как комплекс их морфологических признаков отличается от комплекса признаков остеодерм латеральных остистых, зигапофизных и костальных рядов.

Экз. ПИН, 4822/264 (рис. 7.59) представлен неполной изолированной платформенной остеодермой крупных размеров ($Lx > 49$ мм). Платформа двухлопастная, задний край (определён по аналогии с похожей остеодермой из местонахождения Соколки, экз. ПИН, № 2005/2580) представлен прямоугольным выступом. Сохранившаяся лопасть треугольной формы. Край сохранившейся лопасти зубчатый. Дорсальная поверхность выпуклая. Вентральная поверхность

седловидная. Дорсальное возвышение кратерного типа, форма основания округлая, занимает центральное положение. Апикальная ямка крупная, округлая. Кайма сужается в передней и задней части остеодермы, замкнутая. Ямки и контактные поверхности отсутствуют.

"Задний" прямоугольный выступ платформы напоминает похожее образование у медиальных остистых остеодерм из местонахождения Соколки (экз. ПИН, № 2005/2580) и местонахождения Гороховец (экз. ПИН, № 4818/1517). Но у гороховецкой и соколковской остеодерм есть задняя ямка, которая делит выступ на два небольших выступа. Ямка направлена назад и, наиболее вероятно, является задней. Поэтому экз. ПИН, 4822/264 был реконструирован как медиальная остистая остеодерма (рис. 7.59).

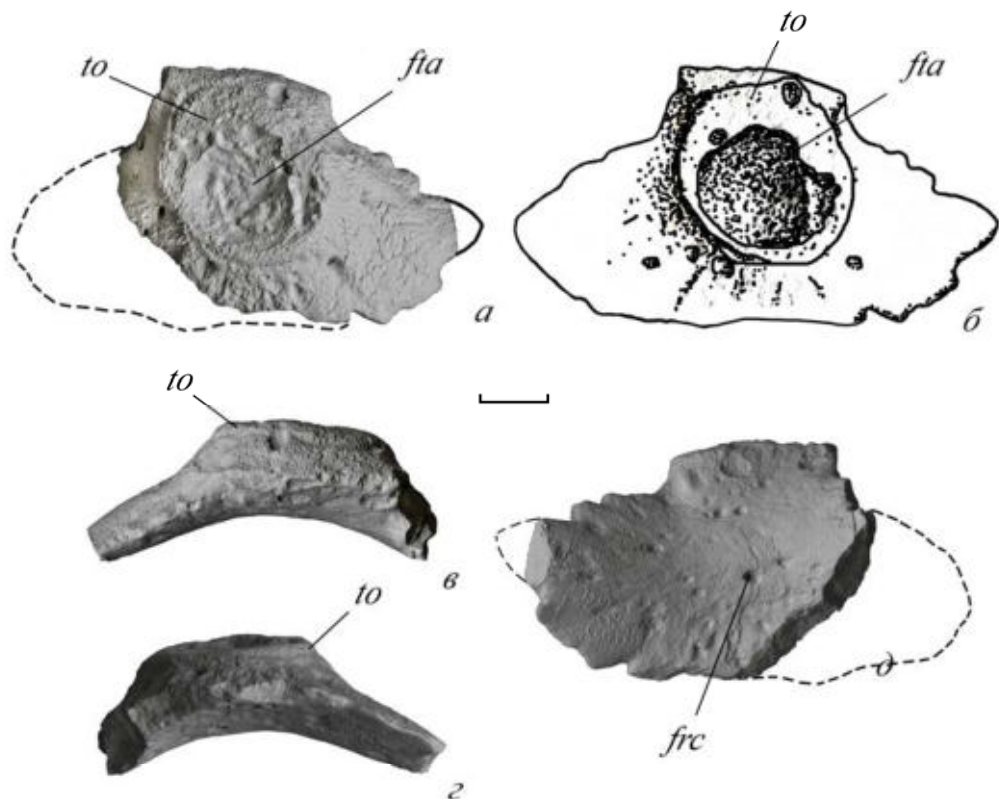


Рис. 7.59. *Scutosaurus* sp. nov.; медиальная остистая остеодерма, экз. ПИН, 4822/264; мест. Чашенка: *a, б* – вид сверху, *в, г* – вид сбоку, *д* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

Экз. ПИН, №№ 4822/2, 8, 16, 18, 68, 76, 172, ?241, ?251, 268 (табл. XXII) – представлены латеральными остистыми остеодермами, крупных размеров (Lx от 57 до 80 мм). Среди перечисленных экземпляров есть остеодермы из шейного и спинного отделов остеодермального покрова. Для всех остеодерм характерна седловидная асимметричная двухлопастная платформа. Форму медиальной лопасти чаще всего сложно установить, так как она редко сохраняется. У экз. ПИН, №№ 4822/8 и 18 она треугольной формы, у экз. ПИН, № 4822/16 – медиальная лопасть осложнена контактной поверхностью и поэтому имеет сложную форму. Латеральная лопасть округлой или треугольной формы. Шейные остеодермы (экз. ПИН, №№ 4822/2, 8, 16, 18) характеризуются массивной платформой. Дорсальное возвышение может быть кратерного (экз.

ПИН, №№ 4822/2, 8, 18) или куполовидного (экз. ПИН, № 4822/16) типов. Возвышение кратерного типа высокое (экз. ПИН, № 4288/8) или низкое; форма основания округлая или близкая к квадратной. Апикальная ямка неправильной формы. Куполовидное возвышение (экз. ПИН, № 4822/16) очень низкое, слабовыпуклое, с несколькими маленькими ямками резорбции и маленьким апикальным бугорком. Кайма у всех латеральных остистых остеодерм сужается в центральной части остеодермы (в передне-заднем направлении). У шейных остеодерм на кайме присутствует не более двух ярко выраженных замкнутых ямок (боковая ямка). Иногда можно увидеть от одного до трёх небольших углублений у самого основания дорсального возвышения (опоясывающие ямки) (экз. ПИН, 4822/18). Шейные остеодермы отличаются от спинных наличием хорошо развитых контактных поверхностей от шовных соединений разного типа: чешуйчатого (экз. ПИН, №№ 4288/2, 8, ?18), зубчатого (экз. ПИН, 4288/16). У экз. ПИН, № 4822/16 контактные поверхности присутствует как на латеральной, так и на медиальной лопасти.

Спинные остеодермы (экз. ПИН, №№ 4288/68, 76, 172, 241, 251, 268) (рис. 7.60) характеризуются тонкой платформой, медиальная лопасть не сохранилась, латеральная лопасть – может быть округлой (например, экз. ПИН, № 4822/68) или треугольной (например, экз. ПИН, № 4822/102). У спинных остеодерм часто на кайме присутствуют замкнутые опоясывающие ямки (экз. ПИН, №№ 4288/76, 241, 251, 268). Задняя ямка есть не у всех остеодерм. Дорсальное возвышение такое же, как у шейных латеральных остистых остеодерм. На кайме часто присутст-

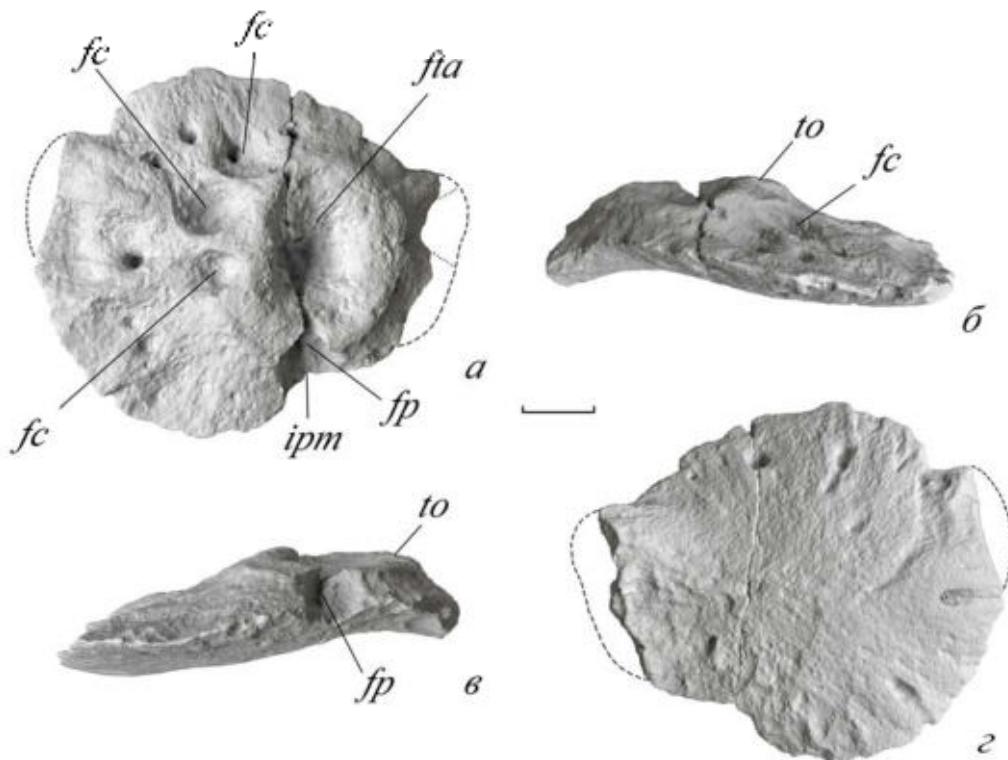


Рис. 7.60. *Scutosaurus* sp. nov., латеральная остистая остеодерма из спинного отдела остеодермального покрова, экз. ПИН, № 4822/268; мест. Чашенка: *а* – вид сверху, *б*, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

вуют замкнутые опоясывающие ямки (экз. ПИН, №№ 4822/76, 241, 251, 268). Контактные поверхности отсутствуют.

Экз. ПИН, №№ 4822/4, 5, 61, 66, 77, 128, 138, 139, 145, 149, 176, 242, 250, 252, 253, 255, 257, 258, 267, 269 (рис. 7.61; табл. XXIII) – представлены зигапофизными остеодермами крупных размеров (Lx от 58,3 до 97,6 мм). Платформа округлой (экз. ПИН, №№ 4822/253, 267), овальной (экз. ПИН, №№ 4822/145, 250, 257, 258, 260) и трапециевидной (экз. ПИН, №№ 4822/4, 5, 128, 138), треугольной (экз. ПИН, № 4822/139,149) формы при виде сверху. Дорсальная поверхность у большинства экземпляров выпуклая, но у нескольких экземпляров вогнутая (экз. ПИН, №№ 4822/128, 242, 260). Вентральная поверхность выпуклая или плоская (экз. ПИН, №№ 4822/4, 5, 138), в большинстве случаев она покрыта складками или гребнями в периферической части, реже шиповидными бугорками, на ней могут присутствовать от одного до трёх крупных отверстий для прохождения кровеносных сосудов (экз. ПИН, №№ 4822/5, 145, 149, 253, 255, 257, 258, 260), также она может быть гладкой (экз. ПИН, 4822/252, 258, 260). Край платформы волнистый, с небольшими вырезками и выступами. Дорсальное возвышение, как правило, кратерного типа (экз. ПИН, №№ 4822/4, 5, 66, 77, 128, 145, 149, 176, 242, 250, 252, 253, 255, 257, 258, 267, 269). Апикальная ямка округлой формы. Реже встречаются остеодермы с пирамидальным дорсальным возвышением (экз. ПИН, №№ 4822/61, 128, 138, 139, 145, 252). Дорсальное возвышение занимает центральное положение. Форма основания дорсального возвышения округлая, трёхлопастная (дорсальное возвышение пирамидального типа, экз. ПИН, №№ 4288/61, 128, 138, 139, 145). Кайма широкая, замкнутая, несёт ямки, радиальные гребни и туберкулы. Ямки могут быть замкнутыми опоясывающими, опоясывающими краевыми, а также

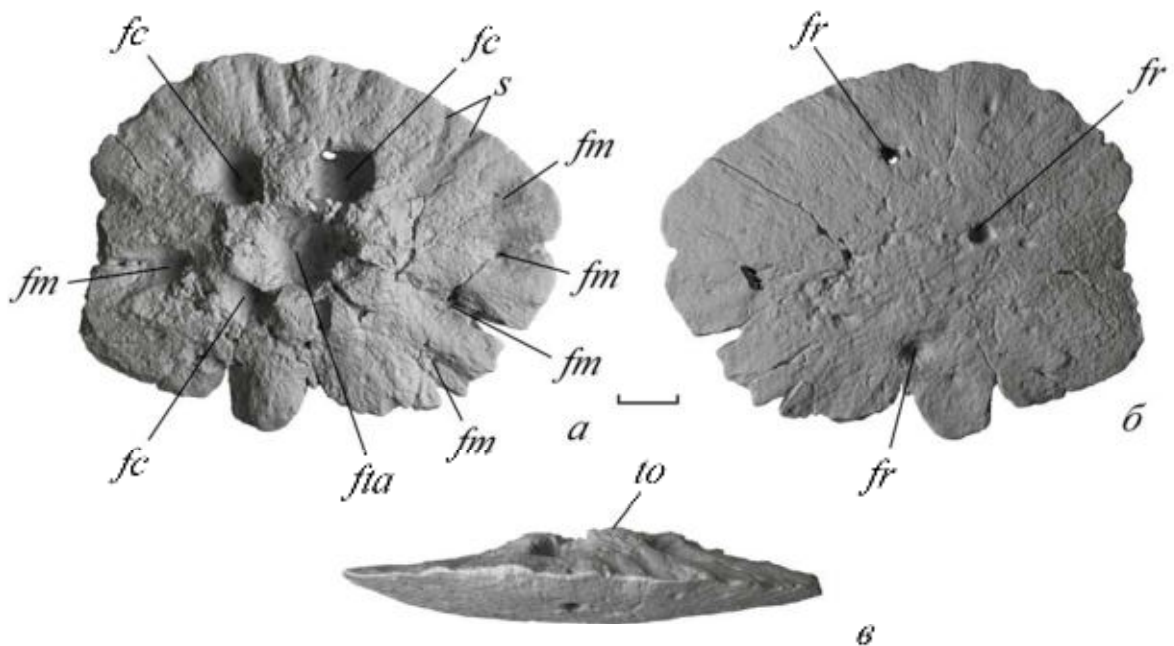


Рис. 7.61. *Scutosaurus* sp. nov.; зигапофизная остеодерма, экз. ПИН, 4822/258; мест. Чашенка: *a* – вид сверху, *б* – вид снизу, *в* – вид сбоку. Длина масштабной линейки 1 см.

особая заднебоковая ямка, характерная только для остеодерм данного местонахождения (экз. ПИН, №№ 4288/4, 5, 93, 128, 138, 257). Она встречается не только у зигапофизных, но и у костальных остеодерм. К ней часто приурочена вырезка (заднебоковая). Как правило, ямки имеют округлую (характерна для замкнутых ямок) или вытянутую (характерна для краевых ямок) форму. Контактных поверхностей у большинства остеодерм нет. У нескольких остеодерм (экз. ПИН, №№ 4288/5, 61, 139) есть контактные поверхности с одного края. У экз. ПИН, № 4288/61 контактная поверхность снабжена нижним тонким выступом ("карнизом").

Экз. ПИН, №№ 4822/1, 3, 6, 11, 14, 15, 56, 58, 61, 65, 78, 105, 136, 175, 177, 179, 191, 237, 254, 256, 259, 261, 262, 263 (рис. 7.62; табл. XXIV) – представлены костальными остеодермами мелких, средних и крупных размеров (Lx от 40 до 77,3 мм). Платформа чаще всего вытянутой формы: овальной (экз. ПИН, №№ 4822/1, 3, 15, 58, 62, 65, 175, 179, 237, 259, 262), полулунной (экз. ПИН, № 4288/177, 178), овальные с одним прямым краем (экз. ПИН, №№ 4822/11, 14, 105, 254), а также трапецевидной, прямоугольной, треугольной (экз. ПИН, №№ 4822/6, 136, 261, 263) при виде сверху. Дорсальная поверхность, как правило, выпуклая, может быть вогнутой (экз. ПИН, № 4288/65). Вентральная поверхность выпуклая, чаще всего гладкая, иногда может нести тонкие радиальные гребни (экз. ПИН, № 4288/177) и отпечатки кровеносных сосудов (экз. ПИН, №№ 4288/15, 263). Край платформы слабо волнистый, иногда с вырезками и выступами (например, экз. ПИН, № 4288/78). Дорсальное возвышение, как правило, кратерного типа, встречается также "столовая гора" (экз. ПИН, №№ 4822/1, 15) и куполовидное (экз. ПИН, № 4288/78). Апикальная ямка может быть в разной степени выражена: от глубокой (экз. ПИН,

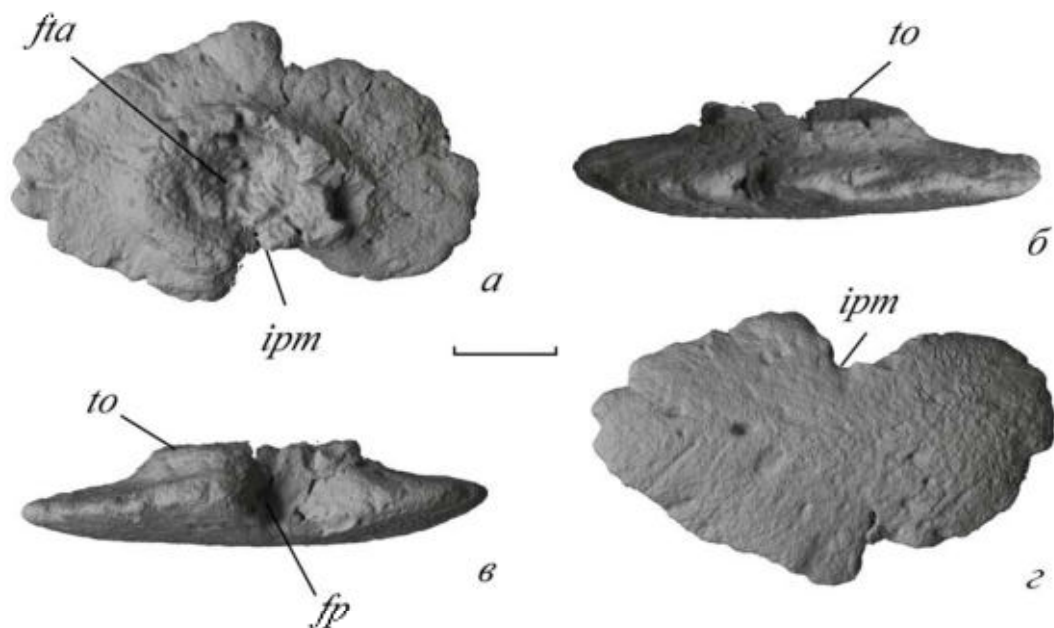


Рис. 7.62. *Scutosaurus* sp. nov.; костальная остеодерма, экз. ПИН, 4822/56; мест. Чашенка: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки 1 см.

№№ 4288/62, 65, 178, 263) до едва заметной (экз. ПИН, №№ 4288/6, 105, 262). Она округлой или неправильной формы. Дорсальное возвышение чаще всего занимает центральное положение, но может быть смещено к краю (экз. ПИН, №№ 4288/11, 14, 263). Форма основания дорсального возвышения, как правило, округлая, реже овальная (например, экз. ПИН, № 4288/15) или треугольная (экз. ПИН, № 4288/263). Кайма может быть замкнутой (например, экз. ПИН, №№ 4288/1, 3, 6, 263) или прерываться (незамкнутая) из-за боковой или задней вырезки (экз. ПИН, №№ 4288/11, 14, 58, 65, 262). На кайме может располагаться одна единственная ямка, по расположению она может быть боковой или заднебоковой – заднебоковая ямка. К ней часто приурочена заднебоковая вырезка (боковая или задняя). Эта особая ямка может открываться в край платформы (например, экз. ПИН, №№ 4288/1, 15, 65, 177, 259, 263) или быть замкнутой (например, экз. ПИН, №№ 4288/1, 6, 263). Кроме данной ямки на кайме редко, но могут присутствовать другие ямки: например, краевые опоясывающие (экз. ПИН, № 4288/262), ещё одна боковая ямка, но менее выраженная, чем описанная выше заднебоковая ямка. Менее выраженная (дополнительная) ямка располагается либо с другой стороны дорсального возвышения, либо рядом с заднебоковой ямкой. Контактных поверхностей нет.

Экз. ПИН, №№ 4288/7, 9, 10, 13, 59, 63, 64, 80 – представлены коническими или близкими к ним по строению остеодермами. Две остеодермы (экз. ПИН, №№ 4288/9, 13) имеют собственно конусовидную вершину (конические), две разрушены (экз. ПИН, №№ 4288/59, 64), две (экз. ПИН, №№ 4288/7, 10) представлены маленькими остеодермами с очень узкой каймой и апикальной ямкой одна (экз. ПИН, № 4288/63) – сверху уплощена и имеет почти сферическую форму и ещё одна (экз. ПИН, № 4288/80) по форме близка к сферической, но с одной стороны на ней имеется ямка.

Экз. ПИН, №№ 4288/12, 191, предположительно, могли располагаться на конечностях, на что указывают небольшие размеры и массивная платформа. Так же утроены некоторые остеодермы из местонахождения Савватий (например, экз. ПИН, № 3969/38).

В целом остеодермы из Чашенки морфологически очень близки к остеодермам *Scutosaurus tuberculatus* и в меньшей степени к *Scutosaurus itilensis*. В то же время такие признаки, как отсутствие отчётливо выраженного пирамидального дорсального возвышения, плоская или вогнутая верхняя поверхность платформы, наличие особой ямки (заднебоковой) рядом с дорсальным возвышением позволяют рассматривать парейазавра из Чашенки в качестве самостоятельного вида рода *Scutosaurus* – *Scutosaurus* sp. nov.

АРИСТОВСКО-ГОРОХОВЕЦКИЙ ИНТЕРВАЛ

К этому интервалу, помимо рассмотренных выше местонахождений Ключевка и Обирково, приурочено местонахождение Боевой-1 (рис. 7.1).

Местонахождение Боевой-1

Экз. ПИН, № 4642/1 представлен изолированной конической остеодермой средних размеров (Lx 25,0 мм, $Но$ 17,3 мм). Форма остеодермы круглая при виде сверху. Настоящего конуса у данной остеодермы нет, однако, она не является платформенной. В апикальной части расположены три тонких гребня, которые с трёх сторон подходят к центру остеодермы, но не соединяются, а утыкаются в маленькую треугольную площадку. Вентральная поверхность, как и у многих конических остеодерм, пронизана многочисленными отверстиями. Остеодерма принадлежит *Scutosaurus*.

Экз. ПИН, № 5468/656 (рис. 7.63) представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров (Lx 15,6 мм). Платформа разрушена с одного края, её форму можно описать как двухлопастную. Дорсальная поверхность выпуклая, вентральная поверхность плоская. Дорсальное возвышение шиповидного типа, форма основания треугольная, приближено к краю остеодермы, но не примыкает к нему. Поверхность гладкая. Кайма покрыта ямками, форма которых чаще всего напоминает треугольник с округлыми сторонами. Ямки соприкасаются друг с другом, образуя ямчатую скульптуру. Периферическая часть каймы покрыта тонкими радиальными гребнями. Есть вероятность, что у данной остеодермы есть контактная поверхность.

Такое сочетание признаков, как шиповидный тип дорсального возвышения, ямчатая кайма и форма ямок, близкая к треугольной, не характерны для остеодерм валидных таксонов восточноевропейских парейазавров. Поэтому, данная остеодерма условно отнесена к сем. *Elginiidae*.

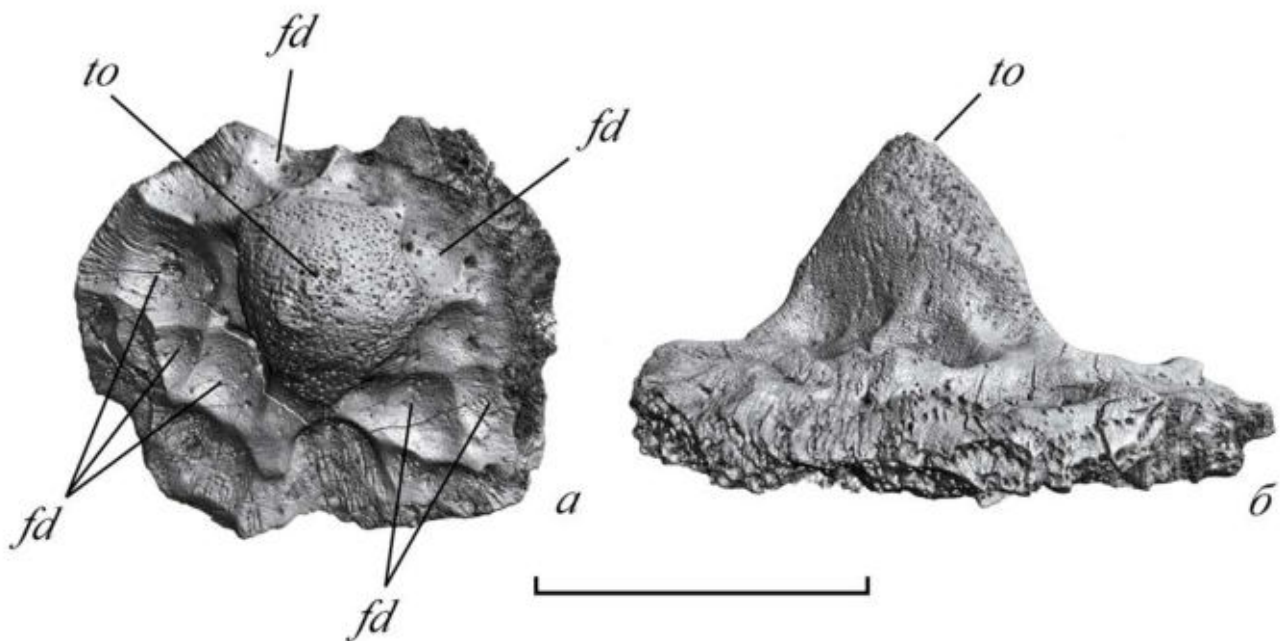


Рис. 7.63. *Elginiidae* gen. indet.; посткраниальная остеодерма, экз. ПИН, № 5468/656; мест. Боевой-1: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку. Длина масштабной линейки равна 1 см.

Экз. ПИН, № 5468/657 (рис. 7.64) представлен изолированной платформенной остеодермой мелких размеров ($L \times 10,7$ мм). Платформа выпуклая, формы пятиугольника при виде сверху. Вентральная поверхность плоская/вогнутая, гладкая, с одним крупным и множеством менее крупных отверстиями для прохождения кровеносных сосудов. Край остеодермы гладкий. Дорсальное возвышение куполовидное, занимает центральное положение, апикальная часть плоская, поверхность не несёт никакой скульптуры. Кайма широкая, замкнутая, несёт многочисленные ямки. Среди них опоясывающие ямки, опоясывающие краевые ямки и дорсальные ямки округлой формы. С одного края (заострённого), где кайма наиболее широкая, ямки расположены двумя поясами: непосредственно у основания дорсального возвышения и в периферической части каймы. Контактных поверхностей нет.

Такие признаки, как наличие двух поясов ямок в сочетании с трапециевидной формой платформы, не характерны для остеодерм валидных таксонов восточноевропейских парейзавров. Поэтому данная остеодерма условно отнесена к сем. Elginiidae.

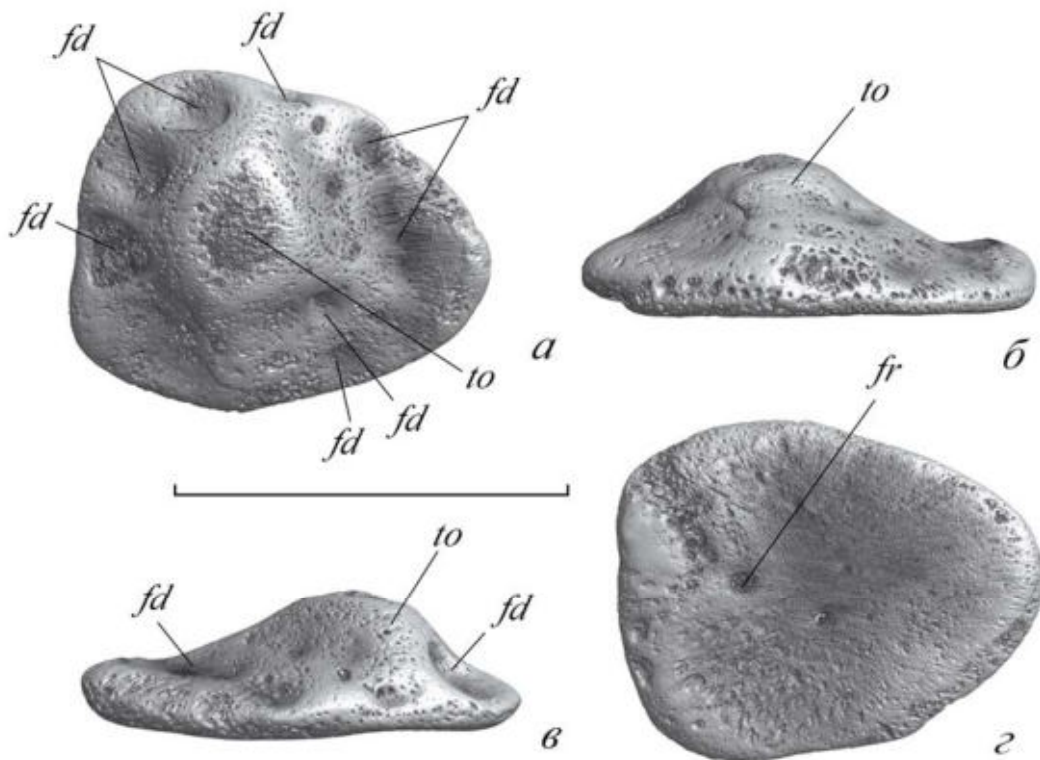


Рис. 7.64. Elginiidae gen. indet.; платформенная остеодерма, экз. ПИН, № 5468/657; мест. Боевой-1: *a* – вид сверху, *б* – вид сбоку, *в* – вид сбоку, *г* – вид снизу. Длина масштабной линейки равна 1 см.

Данные, полученные в результате проведённой таксономической идентификации посткраниальных остеодерм парейзавров из 34 местонахождений позволяют уточнить и детализировать схему стратиграфического распространения восточноевропейских представителей

этой группы. Нами установлены комплексы парейазавров на следующих стратиграфических уровнях (снизу вверх, с учётом опубликованных данных (Ивахненко и др., 1997); рис. 7.65):

- 1) ванюшонковские слои (местонахождение Котельнич): *Deltavjatia rossica*;
- 2) сёминские слои (местонахождения Бабинцево-1, Микулино, Потеряха-2, Пуртовино, Сёмин Овраг-1): *Proelginia permiana*, *Scutosaurus* sp., *Pareiasaurina* gen. indet.;
- 3) кичугские слои (местонахождения Мутовино и Марьюшкина Слуда-С): *Scutosaurus* cf. *itilensis*, *Scutosaurus* sp., *Senectosaurus* cf. *karamzini*, *Pareiasauridae* gen. nov.;
- 4) чижевские слои (местонахождения Агафоново, Преображенка-1А, Солоповка-2, Чижи и, возможно, Преображенка-2): *Proelginia permiana*, *Senectosaurus* cf. *karamzini*, ? *Senectosaurus karamzini*, *Scutosaurus* sp.;
- 5) ярильские слои (возможно, местонахождение Преображенка-2): ? *Senectosaurus karamzini*, *Pareiasaurina* gen. indet.;
- 6) ровдинские слои (местонахождения Аверинское-3, Ключевой Овраг, Орлецы, Саларёво, Токари-2, а также, возможно, Преображенка-2, Блюменталь-5, Болтинская, Вязовка-1); *Scutosaurus itilensis*, ? *Scutosaurus tuberculatus*, *Scutosaurus* sp., *Senectosaurus karamzini*, *Senectosaurus* aff. *karamzini*;
- 7) аристовские слои (местонахождения Аверинское-1, Аристово, Савватий, Соколки, Чащенка, а также, возможно, Блюменталь-5, Болтинская, Вязовка-1, Боевой-1, Ключевка, Обирково): *Scutosaurus karpinskii*, *Scutosaurus tuberculatus*, ? *Scutosaurus itilensis*, *Scutosaurus* sp. nov., *Scutosaurus* sp., ? *Obirkovia gladiator*, *Elginiidae* gen. indet.;
- 8) гороховецкие слои (Гороховец, Раша, а также, возможно, Блюменталь-5, Болтинская, Вязовка-1, Боевой-1, Ключевка, Обирково): *Scutosaurus tuberculatus*, ? *Scutosaurus itilensis*, *Scutosaurus* sp., ? *Obirkovia gladiator*, *Elginiidae* gen. indet.;
- 9) лагерные слои (местонахождения Вязники-1, Жуков Овраг-1В, Пурлы): *Elginiidae* gen. indet.

Котельничский субкомплекс характеризует ванюшонковские слои. Отсюда известен только один вид парейазавров сем. *Bradysauridae*: *D. rossica*. Этот вид отличается слаборазвитым остеодермальным покровом, который образован платформенными остеодермами простой морфологии. Вышележащие сёминские и кичугские слои охарактеризованы ильинским субкомплексом. В сёминских слоях встречены *P. permiana*, *Scutosaurus* sp., *Pareiasaurina* gen. indet., а в кичугских слоях – *Scutosaurus* cf. *itilensis*, *Scutosaurus* sp., *Senectosaurus* cf. *karamzini*, *Pareiasauridae* gen. indet. Таким образом, таксономическое разнообразие ильинских парейазавров стало существенно более высоким по сравнению с прежними представлениями. Если ранее из этого субкомплекса был известен только вид *Proelginia permiana*, то теперь к нему добавилось ещё не менее четырёх видов: *Scutosaurus* cf. *itilensis*, *Senectosaurus* cf. *karamzini*, *Pareiasauridae* gen. indet., *Pareiasaurina* gen. indet. Почти все эти виды принадлежат сем. *Pareiasauridae*, за ис-

ключением экземпляра из Пуртовино (*Pareiasaurina* gen. indet.), положение которого в системе парейазавров остаётся неопределённым. Ильинские парейазавры представлены как формами со слабо развитым остеодермальным покровом из морфологически простых остеодерм (*P. permiana*, пуртовинский парейазавр *Pareiasaurina* gen. indet.), так и формами со среднеразвитым остеодермальным покровом, который сформирован остеодермами сложной морфологии (*Scutosaurus* cf. *itilensis*, *Senectosaurus* cf. *karamzini*, *Pareiasauridae* gen. indet.).

Род *Scutosaurus*, который считался отличительной особенностью соколковского субкомплекса пермских тетрапод Восточной Европы и характерным исключительно для вятского яруса (Голубев, 1996, 2000; Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001; Сенников, Голубев, 2017), появился на территории Европейской России значительно раньше – в позднесеверодвинское время. Судя по находкам в сёминских слоях (местонахождения Бабинцево-1, Потеряха-2, Микулино), *Scutosaurus* уже присутствовал в ранней ильинской фауне, причём в ильинском субкомплексе этот род был распространён более широко (известен в пяти верхнесеверодвинских местонахождениях), чем род *Proelginia* (известен только в одном верхнесеверодвинском местонахождении). Однако для ильинского *Scutosaurus* не характерны конические и сферические остеодермы.

Соколковский субкомплекс характеризует ярильские, ровдинские, аристовские и гороховецкие слои. В ярильских слоях остатки парейазавров редки, фрагментарны и мало диагностичны. В ровдинских слоях (местонахождения Ключевой Овраг, Саларёво) впервые появляются конические остеодермы, которые являются характерным признаком *Scutosaurus* соколковского субкомплекса. В аристовских слоях достоверно установлено первое появление остеодерм необычной для большинства валидных восточноевропейских таксонов морфологии, которые считаются принадлежащими *Elginiidae*, а также присутствие нового вида скутозавров (*Scutosaurus* sp. nov., местонахождение Чащенка). К чижевско-ровдинскому интервалу приурочено типовое местонахождение *Senectosaurus karamzini*, Преображенка-2, из которого известны остеодермы шейного (или шейно-грудного) отдела, а также туловищные остеодермы. Шейные остеодермы *S. karamzini* найдены в местонахождении Ключевой Овраг (типовое местонахождение *Scutosaurus itilensis*), которое приурочено к ровдинским слоям. Вероятно, в этом же слое располагается местонахождение Орлецы, в котором найдены остеодермы *S. aff. karamzini*; точный возраст данного местонахождения не известен, считалось, что оно приурочено к ровдинско-гороховецкому интервалу (Голубев, 2024). К аристовско-гороховецкому интервалу приурочено местонахождение Обирково, типовое для *O. gladiator*. Таким образом, видовое разнообразие соколковского субкомплекса по сравнению с прежними представлениями оказалось более богатым и характеризуется присутствием *Scutosaurus karpinskii*, *S. tuberculatus*, *S. itilensis*, *Scutosaurus* sp. nov., *Senectosaurus karamzini*, *S. aff. karamzini*, *Obirkovia gladiator*. Но родовое разнообразие в нём ниже, чем в ильинском субкомплексе.

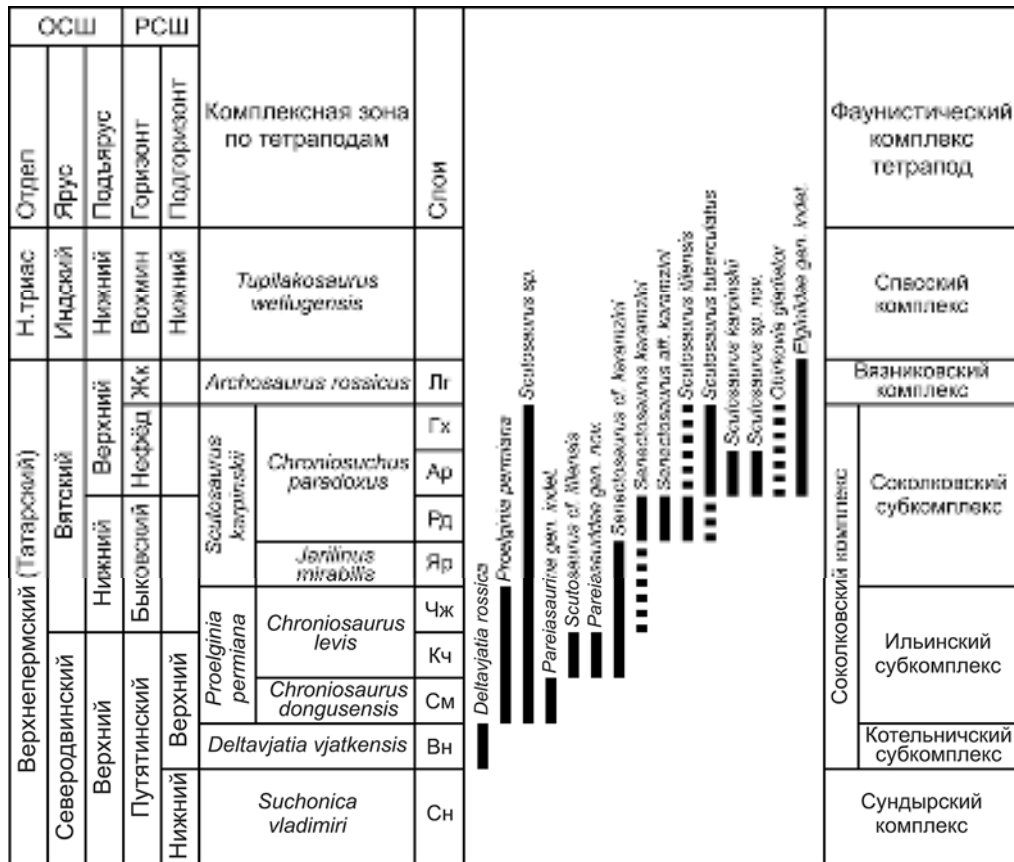
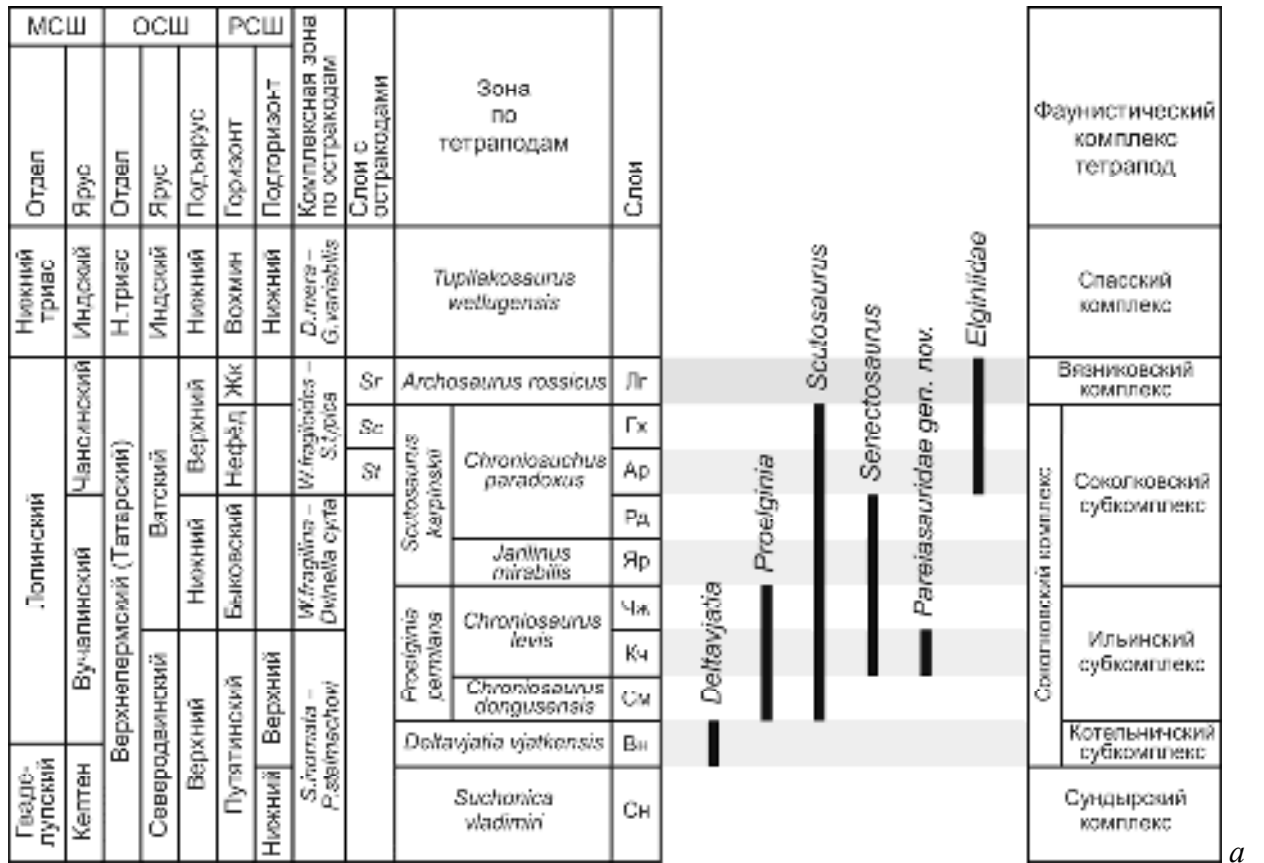


Рис. 7.65. Стратиграфическое распространение парейзавров Восточной Европы по результатам настоящей работы: а – родов, б – видов. Стратиграфическая основа по (Голубев и др., 2024а), с изменениями. Сокращения см. рис. 7.1.

Таким образом, история развития парейазавров, смены их таксонов на территории Восточной Европы носит не последовательный характер, когда каждый новый таксон сменяет предыдущий (рис. 7.1), а постепенный, с перекрытием в распространении многих таксонов (рис. 7.65). В котельничском субкомплексе присутствует только один род и вид парейазавров, что соответствует прежним представлениям (Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001, 2013, 2015; Сенников, Голубев, 2017). Однако уже в ильинском комплексе появляются почти все остальные рода (*Proelginia*, *Scutosaurus*, *Senectosaurus*) восточноевропейских парейазавров. Они характеризуются разными типами остеодермального покрова, то есть в одно время существовали парейазавры со слаборазвитым и среднеразвитым остеодермальным покровом. Похожая картина наблюдается и в Южной Африке. Самые древние остатки парейазавров на территории нынешней ЮАР известны из средней перми (зона *Tarinocephalus*; вордский и кептенский ярусы) (например, Smith, 2020). Они принадлежат трём родам: *Bradysaurus*, *Embrithosaurus* и *Nochelesaurus*, которые характеризуются слаборазвитым остеодермальным покровом (Seeley, 1892; Watson, 1914; Boonstra, 1934б; Van den Brandt et al., 2021a, 2021б). У *Bradysaurus* он состоит только из двух латеральных остистых и двух зигапофизных рядов, у *Embrithosaurus* – из трёх остистых рядов. При этом в шейном или шейно-грудном отделе остеодермального покрова у всех этих представителей между остеодермами есть соединения, которые распространены только внутри одного сегмента. Для *Nochelesaurus* строение остеодермального покрова неизвестно, так как он представлен единственной плиткой с несколько остеодермами плохой сохранности (Van den Brandt, 2021a).

В результате кептенского экологического кризиса южноафриканские представители исчезают из геологической летописи: остатки парейазавров не обнаружены в подзоне *Lycosuchus–Eonotosaurus* зоны *Endothiodon* (Smith, 2020; Day, Rubidge, 2021). Их остатки вновь появляются в низах нижней перми (подзона *Tropidostoma–Gorgonops* зоны *Endothiodon*, вучапинский ярус) (Smith, 2020). Примерно в это же время парейазавры впервые появляются в Восточной Европе (зона *Deltavjatia vjatkensis*: кептенский ярус) (Ивахненко и др., 1997; Schneider et al., 2020; Голубев и др., 2024).

Самыми ранним позднепермским парейазавром Южной Африки является *Pareiasuchus nasicornis* (голотип SAM, № РК-3016) со среднеразвитым остеодермальным покровом, состоящим из сложно устроенных остеодерм, в большинстве своём, находившихся в коже изолированно друг от друга, а также ещё один представитель (экз. SAM, № РК-К6607) со слаборазвитым остеодермальным покровом, состоящим из просто утроенных остеодерм, которые, соединялись друг с другом, достоверно, в передней части остеодермального покрова. В последней ревизии (Lee, 1997a) этот образец отнесён к *Pareiasuchus nasicornis*, однако, по строению остеодерм он существенно отличается от голотипа и, по всей видимости, является новым родом. В

Восточной Европе в это время существовали *Proelginia* со слабо развитым остеодермальным покровом и *Scutosaurus* со среднеразвитым.


На плечевой кости экз. SAM, № РК-3016 (*Pareiasuchus nasicornis*, голотип) присутствуют конические остеодермы (Бояринова, Ван ден Брандт, 2023), а в коллекции остеодерм, принадлежащих данному экземпляру (находятся в изолированном состоянии), есть сферические остеодермы. Учитывая сходство остеодермального покрова *Pareiasuchus nasicornis* с *Scutosaurus tuberculatus*, можно допустить, что конические остеодермы *S. tuberculatus* тоже находились на конечностях. Однако *Scutosaurus*, существовавший в одно время с *P. nasicornis* характеризует ильинский комплекс и в состав его остеодермального покрова не входили конические и сферические остеодермы. То есть, остеодермы этих типов у гондванских парейазавров появляются раньше, чем у восточноевропейских. Среди остеодерм экз. SAM, № РК-3016 не встречены экземпляры с контактными поверхностями¹. Очевидно, остеодермальный покров *P. nasicornis* не был сплошным.

Таким образом, и в Восточной Европе и в Южной Африке в начале позднепермского времени одновременно сосуществуют парейазавры со слабо развитым остеодермальным покровом и просто устроенными остеодермами и формы со среднеразвитым покровом и сложно устроенными остеодермами (рис. 7. 67). Однако позднее в Южной Африке появляются формы с обширным и сплошным остеодермальным покровом, состоящим из сложно устроенных остеодерм: *Pareiasaurus serridens*, *Pumiliopareia pricei*. В Восточной Европе формы с обширным и сплошным остеодермальным покровом так и не появились. Такой вывод следует из анализа всех изолированных остеодерм и скелетов с остеодермами из 35 восточноевропейских местонахождений. Большинство остеодерм либо имеют не более одной контактной поверхности, либо совсем их не имеют. Исключением являются остеодермы *Senectosaurus karamzini*, у которых контактные поверхности могут полностью опоясывать остеодерму. Но это характерно только для остеодерм из шейного отдела. У туловищных остеодерм, как правило, контактных площадок не более трёх. При этом только одна от зубчатого шовного соединения, остальные – от чешуйчатого. Есть туловищные остеодермы совсем без контактных поверхностей. Таким образом, у *Senectosaurus karamzini* сплошным был только шейный (или шейно-грудной) отдел (щит). При этом соединений было больше, чем у *Scutosaurus*, но меньше чем у южноафриканских *Pareiasaurus serridens* и *Pumiliopareia pricei*.


¹ У остеодерм экз. SAM, № РК-3016 наличие контактных поверхностей не исключается и при тщательном повторном изучении они могут быть обнаружены. Однако сохранность данного экземпляра не удовлетворительная и без дополнительной подготовки некоторые морфологические элементы будут не доступны для изучения.

Russian Tetrapod Assemblages		Russian Tetrapod Zones	South African Tetrapod Zones	Южная Америка	Европа	Африка	
Protoro- suchian SA	Spasskoe assemblage	<i>Tupilakosaurus wetlugensis</i>	<i>Lystrosaurus declivis</i>				
	Vyazniki assemblage	<i>Archosaurus rossicus</i>	<i>Daptocephalus</i>				
Theriodontian superassemblage	Sokolki subassemblage	<i>Chroniosuchus paradoxus</i>		<i>Cistecephalus</i>			
		<i>Jarlinus mirabilis</i>					
	Ilyinskoe subassemblage	<i>Chroniosaurus levis</i>	<i>Tropidostoma – Gorgonops</i>				
	Kotelnich subassemblage	<i>Chroniosaurus dongusensis</i>					
		<i>Deltavjatia vjatkensis</i>	<i>Lycosuchus – Eunotosaurus</i>				
Dinocephalian superassemblage	Sundyr assemblage	<i>Suchonica vladimiri</i>	<i>Tapinocephalus</i>				
	Isheevo assemblage	<i>Ulemosaurus svyazgensis</i>					
	Ocher subassemblage	Mezen ass.	<i>Estemmenosuchus uralensis</i>	<i>Eodicynodon</i>			
			<i>Parabradysaurus silanfevi</i>				
Ergovian superassemblage	Inta assemblage	<i>Clamrosaurus nocturnus</i>					


ОБОЗНАЧЕНИЯ



Слаборазвитый
остеодермальный покров



Сильноразвитый или обширный
остеодермальный покров



Средноразвитый, разреженный
остеодермальный покров.

Рис. 7.67. Схема исторического развития остеодермального покрова гондванских и восточноевропейских парейзавров. Стратиграфическая основа и корреляция тетраподных зональных шкал Восточной Европы и Южной Африки по (Shneider et al., 2020; Smith, 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Парейзавры – крупнейшие парарептилии за всю историю этой группы, достигавшие в длину около 3 м. Их остатки широко распространены в позднепермских (татарских) отложениях Восточно-Европейской платформы. Остеодермальный покров является характерной чертой этой группы. Остеодермы – крепкие образования, которые хорошо сохраняются в ископаемом состоянии. Это самый массовый материал по парейзаврам Восточной Европы. У восточноевропейских парейзавров наличие остеодерм установлено для *Scutosaurus tuberculatus*, *S. itilensis*, *Deltavjatia rossica*, *Proelginia permiana* и *Senectosaurus karamzini*, тогда как у *Scutosaurus karpinskii* они отсутствуют, а у *Obirkovia gladiator* не известны.

2. В результате изучения доступного материала по посткраниальным остеодермам восточноевропейских (23 скелета с остеодермами и около 800 изолированных остеодерм из 34 верхнепермских местонахождений) и южноафриканских парейзавров выявлены общие закономерности в топографии кожных окостенений, которые заключаются в пространственных связях остеодерм с элементами осевого скелета и рёбрами и выражаются в формировании продольных и поперечных рядов остеодерм.

3. Посткраниальные остеодермы парейзавров отличаются большим морфологическим разнообразием, для точного описания которого была расширена и унифицирована терминология морфологических элементов, а также создана система морфологического описания остеодерм и остеодермального покрова.

4. У парейзавров выявлена топографическая, возрастная, индивидуальная (внутрипопуляционная) и групповая (межпопуляционная и таксономическая) изменчивость остеодермального покрова. Топографическая изменчивость проявляется в смене комплекса морфологических элементов или их характеристик в зависимости от положения остеодермы в скелете. Возрастная изменчивость незначительна и выражается в изменении размеров остеодерм. Индивидуальная изменчивость достоверно выявлена только у *Deltavjatia rossica*, у которой она проявляется в разном количестве тетрад в остеодермальном покрове. Морфологические признаки остеодерм и их сочетания, а также рисунок остеодермального покрова, характерные для парейзавров конкретного местонахождения, рассматриваются как проявление групповой изменчивости. Одиночный признак, характерный для парейзавров конкретного местонахождения, признается популяционным (межпопуляционная изменчивость). Ассоциация признаков (морфотип), характерная для парейзавров из более, чем одного местонахождения, рассматривается как проявление таксономической изменчивости.

5. На основе сравнительного морфологического анализа посткраниального остеодермального покрова валидных таксонов восточноевропейских парейазавров из типовых местонахождений и голотипов южноафриканских парейазавров установлено, что посткраниальные остеодермы являются важным диагностическим материалом, позволяющим идентифицировать таксоны родового и видового ранга. Все известные роды парейазавров принципиально отличаются друг от друга строением остеодермального покрова. Различия между видами одного рода уже не столь очевидны и в большинстве своем носят статистический характер.

6. Анализ строения остеодермального покрова восточноевропейских парейазавров полностью подтверждает валидность рода *Scutosaurus* Hartmann-Weinberg, 1930 и его видов *S. karpinskii* (Amalitzky, 1922), *S. tuberculatus* (Amalitzky, 1922), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, 1987, а также монотипических родов *Deltavjatia* Lebedev in Ivachnenko, 1987), *Proelginia* Hartmann-Weinberg, 1937 и *Senectosaurus* Boyarinova et Golubev, 2023, кроме монотипического рода *Obirkovia* Bulanov et Jashina, 2005, известного только по краниальному материалу.

7. Остеодермальный покров восточноевропейских парейазавров слабо развитый (перекрывает только осевую часть спины и не выходит за границы невральных дуг: *Deltavjatia* и *Proelginia*) или среднеразвитый (распространяется на бока в виде нескольких костальных рядов: *Scutosaurus*). Сильно развитый (обширный) покров характерен только для южноафриканских *Pareiasaurus* и *Pumiliopareia*. Он перекрывает все тело сверху, при этом увеличение размеров остеодерм происходит от осевой зоны в латеральном направлении. У восточноевропейских парейазавров самые крупные остеодермы – зигапофизные, а следующие за ними в латеральном направлении костальные остеодермы существенно меньших размеров – и остеодермальный покров быстро сходит на нет.

8. Посткраниальные остеодермы восточноевропейских парейазавров обычно не имеют контактных поверхностей от соединений с соседними остеодермами. Если такие поверхности присутствуют, то в количестве одной, реже двух с медиальной и/или латеральной стороны. Это означает, что у восточноевропейских парейазавров остеодермы располагались в коже преимущественно изолированно друг от друга и не образовывали сплошного остеодермального покрова, как у южноафриканских *Pareiasaurus* и *Pumiliopareia*.

9. На основе проведенной таксономической идентификации всех посткраниальных остеодерм парейазавров из 34 верхнесеверодвинских и вятских местонахождений Восточной Европы уточнено стратиграфическое распространение парейазавров. Впервые установлено присутствие родов *Scutosaurus* и *Senectosaurus* в верхнесеверодвинском подъярусе, в слоях, охарактеризованных ильинским субкомплексом соколковского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы. Последнее появление *Senectosaurus* отмечается в ровдинских слоях. Распространение *Elginiidae* ограничено верхневятским подъярусом.

10. Уточнена и детализирована история развития восточноевропейских парейазавров. Первые восточноевропейские парейазавры котельничского субкомплекса (брадизаврид *Deltavjatia*) были среднего размера и характеризовались простым остеодермальным покровом. По мере развития группы растет таксономическое разнообразие, достигающее максимума (не менее 4-х таксонов родового ранга: парейазавриды *Proelginia*, *Senectosaurus*, *Scutosaurus* и *Pareiasauridae* gen. nov.) в ильинском субкомплексе в кичугское время, остеодермальный покров у парейазавров (*Senectosaurus* и *Scutosaurus*) становится более обширным, а морфология остеодерм усложняется (в результате формы с простым остеодермальным покровом (*Proelginia*) не известны уже с ровдинского времени). Сами парейазавры увеличиваются в размерах, достигая очень крупной величины в соколковском субкомплексе в ровдинско-гороховецкое время (*Senectosaurus*, *Scutosaurus*), но их родовое разнообразие продолжает сокращаться: в конце ровдинского времени исчезает *Senectosaurus*, а в конце гороховецкого – последний восточноевропейский парейазаврид *Scutosaurus*. Одновременно в начале аристовского времени появляются мелкоразмерные формы (*Elginiidae*). В лагерное время парейазавры представлены только элгинидами, которые становятся несколько крупнее (появляются среднеразмерные формы), но на границе перми и триаса и эти последние парейазавры вымирают.

СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

- bo* – basis osteodermæ (платформа)
C – костальная остеодерма
cr – crista radialis (радиальный гребень)
f – fossa (ямка)
fc – fossa circumcinctæ (опоясывающая ямка)
fc_m – fossa circumcinctæ marginalis (краевая опоясывающая ямка)
fd – fossa dorsalis (дорсальная ямка)
fd_m – fossa dorsalis marginalis (краевая дорсальная ямка)
fp – fossa posterior (задняя ямка)
fp_l – fossa posterolateralis (заднебоковая ямка)
fr – foramen (отверстие)
fs – facies suturæ (контактная поверхность)
fs_c – facies suturæ conicum (конусовидная контактная поверхность)
fs_i – facies suturæ infundibularis (воронковидная контактная поверхность)
ft_a – fossa tuberi apicalis (апикальная ямка)
ft_p – fossa tuberi peripheralis (периферическая ямка)
g – gibbus (приконтактное вздутие)
il_p – incisura marginalis posterolateralis (заднебоковая вырезка)
im – incisura marginalis (краевая вырезка)
im_p – incisura marginalis posterior (задняя краевая вырезка)
ll – lamina lateralis (латеральная лопасть)
lm – lamina medialis (медиальная лопасть)
lo – limbus osteodermæ (кайма)
LO, lo – латеральная остистая остеодерма
M, mo – медиальная остистая остеодерма
ost – остеодерма
ps – processus spinosus (остистый отросток)
po – основная латеральная остистая остеодерма
prz – praezygophysis (передний сочленовный отросток)
pt – diaphysis (поперечный отросток)
ptz – postzygophysis (задний сочленовный отросток)
s – sulcus (канал, канавка, бороздка)

so – латеральная остистая остеодерма-спутник

sp – sutura plana (плоский шов)

sq – sutura squamosa (чешуйчатый шов)

ss – sutura serrata (зубчатый шов)

tb – tuberculum (бугорок)

to – tuber osteodermae (дорсальное возвышение)

Z – зигапофизная остеодерма

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амалицкий В.П. Геологическая экскурсия на север России. VII. О раскопках в 1899 г. остатков позвоночных в пермских отложениях Севера России // Тр. Варшав. об-ва естествоиспыт. Год 11. 1900. Протокол общ. собр. С. 177–190.

Амалицкий В.П. Геологическая экскурсия на север России. О новых палеонтологических находках в пермских мергелисто-песчаных породах Сухоны и Малой Сев. Двины // Тр. Импер. СПб. об-ва естествоиспыт. 1897. Т. XXVIII. Вып. 1. С. 77–82.

Амалицкий В.П. Другие виды парейазавров. 1901б. СПб.: Архив РАН. Фонд 316, дело 50.

Амалицкий В.П. Раскопки древних позвоночных животных на севере России // Мир божий. 1901а. № 1. Отд. II. С. 71–82.

Бояринова Е.И. Условия образования местонахождения позднепермских тетрапод Котельнич (Кировская обл.) // Палеонтология, палеобиогеография и палеоэкология. Матер. 53 сесс. Палеонтол. об-ва (Санкт-Петербург, 2–6 апреля 2007 г.). СПб: ВСЕГЕИ, 2007. С. 171–173.

Бояринова Е.И., Буланов В.В. Перспективность изучения кожных окостенений парейазавров для решения проблем систематики этой группы // Набиева Л.В. (ред.) Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. 65 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН (1–5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2019. С. 214–215.

Бояринова Е.И., Буланов В.В., Голубев В.К. Остеодермальный покров позднепермского парейазавра *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922) // Набиева Л.В. (ред.) Биогеография и эволюционные процессы. Матер. 66 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020а. С. 222–224.

Бояринова Е.И., Буланов В.В., Голубев В.К., Масютин В.В., Шумов И.С., . Остеодермальный покров позднепермских парейазавров Восточной Европы // Алексеев А.С., Назарова В.М. (ред.) Палеострат-2019. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. Москва, 28–30 января 2019 г. Прогр. и тез. докл. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН. 2019. С. 13–14.

Бояринова Е.И., Ван ден Брандт М.Й. Об остеодермальном покрове конечностей пермских парейазавров (Parareptilia) // Розанов А.Ю., Петров О.В., Рожнов С.В. (ред.) Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Матер. 69 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. С. 197–199.

Бояринова Е.И., Голубев В.К. Новые данные по истории развития фауны парейазавров в поздней перми Восточной Европы // Ткаченко М.А. (ред.) Закономерности эволюции и био-

стратиграфия. Матер. 70 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика Ин-та Карпинского, 2024. С. 207–209.

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

Бояринова Е.И., Голубев В.К. Позднепутятинско-быковский этап развития пермской фауны парейазавров Восточной Европы // Мороз В.П., Рогов М.А., Зверьков Н.Г. (ред.) Вопросы палеонтологии и региональной стратиграфии фанерозоя Европейской части России. Всероссийск. науч.-практич. конф., посвящ. 225-летию со дня рожд. П.М. Языкова (Ульяновск, 22–25 сентября 2023 г.). Сб. науч. тр. Ундоры: Ундоровский палеонтол. музей им. С.Е. Бирюкова, 2023б. С. 29–32.

Бояринова Е.И., Голубев В.К. Посткраниальные остеодермы позднепермских парейазавров Восточной Европы. 2. Роды *Deltavjatia*, *Proelginia*, *Senectosaurus*, *Scutosaurus*, *Obirkovia* // Палеонтол. журн. 2025а (в печати).

Бояринова Е.И., Голубев В.К. Посткраниальные остеодермы позднепермских парейазавров Восточной Европы. 3. Позднесеверодвинские парейазавры // Палеонтол. журн. 2025б (в печати).

Бояринова Е.И., Голубев В.К., Буланов В.В. Посткраниальные остеодермы позднепермского парейазавра *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922) из местонахождения Соколки (Архангельская область) // Новиков И.В., Иванов А.В. (ред.) Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сб. науч. тр. Всеросс. науч. конф., посвящ. памяти проф. Виталия Георгиевича Очева. М.–Самара–Тольятти: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН – Ин-т геогр. РАН – СамГТУ, 2020б. С. 28–29.

Бояринова Е.И., Голубев В.К., Буланов В.В. Хронология местонахождений посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы // Розанов А.Ю., Петров О.В. (ред.) Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Матер. 68 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН, посвящ. 100-летию со дня рожд. Александра Ивановича Жамойды. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2022а. С. 196–198.

Бояринова Е.И., Голубев В.К., Ван ден Брандт М.Дж., Нортон Л.А., Смит Р.М.Х., Рубидж Б.С. Предварительные результаты таксономической идентификации парейазавров Южной Африки по посткраниальным остеодермам // Нургалиев Д.К. (отв. ред.) Междунар. конф. (Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2024) "Современная стратиграфия: методы и приложения" и Восьмая Всеросс. конф. "Верхний палеозой России", посвящ. 190-летию со дня рожд. Н.А. Головкинского (Казань, 28–30 октября 2024 г.). Сб. тез. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2024. С. 51.

Бояринова Е.И., Голубев В.К., Ван ден Брандт М.Й. Об эволюции остеодермального покрова пермских парейазавров Гондваны // Голубев В.К., Назарова В.М. (ред.) Палеострат-2023. Годичн. собр. (научн. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 30 января – 1 февраля 2023 г.). Progr. и тез. докл. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2023. С. 18–19.

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

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

Быстров А.П. Череп парейазавра // Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 3–18. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 68.)

Вьюшков Б.П. Местонахождение парейазавров на Вятке ниже Котельнича // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1953. Т. 28. Вып. 2. С. 49–56.

Гартман-Вейнберг А.П. Кожные окостенения русских сеймурид // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 4. С. 53–68.

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., Бояринова Е.И. К вопросу о возрасте местонахождения пермских тетрапод Куверба (Нижегородская область) // Голубев В.К., Назарова В.М. (ред.) Палеострат-2024. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 29–31 января 2024 г.). Progr. и тез. докл. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2024. С. 17–18.

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

Голубев В.К., Наумчева М.А., Хусаинова А.О., Николаева А.Д., Гимаева Я.А., Бояринова Е.И. Открытие верхневятских отложений (верхняя пермь) на территории Татарстана // Нургалиев Д.К. (отв. ред.) Междунар. конф. (Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting 2024) "Современная стратиграфия: методы и приложения" и Восьмая Всеросс. конф. "Верхний палеозой России", посвящ. 190-летию со дня рожд. Н.А. Головкинского (Казань, 28–30 октября 2024 г.). Сб. тез. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2024б. С. 57.

Голубев В.К., Сучкова Ю.А., Бояринова Е.И., Бакаев А.С., Куркин А.А., Масютин В.В., Суворова А.А., Шиян Н.А., Шумов И.С. Новые данные о местонахождении позвоночных Чижи (верхняя пермь, Кировская обл.) // Голубев В.К., Назарова В.М. (ред.) Палеострат-2025. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН. (Москва, 27–29 января 2025 г.). Прогр. и тез. докл. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2025. С. 18–19.

Едемский М.Б. Северо-Двинская Экспедиция Российской Академии Наук в 1923 г. // Природа. 1923. № 7–12. С. 37–56.

Ефремов И.А. К вопросам стратиграфии верхнепермских отложений в СССР по позвоночным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1944. № 6. С. 52–60.

Ефремов И.А. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1952. № 6. С. 49–75.

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

Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с. (Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. XLVI. С. 3–185.)

Ивахненко М.Ф. Закономерности смен таксонов Theromorpha в наземных сообществах перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2015. № 1. С. 65–74.

Ивахненко М.Ф. Новый позднепермский дромазавр (Anomodontia) из Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1994. № 1. С. 77–84.

Ивахненко М.Ф. Пермские парарептилии СССР. Дисс. докт. биол. наук. М.: Палеонтол. ин-т АН СССР, 1983. 281+225 с.

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

Ивахненко М.Ф. Подкласс Parareptilia // Ивахненко М.Ф., Курочкин Е.Н. (отв. ред.) Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 48–85.

Ивахненко М.Ф. Позднепермские фаунистические комплексы тетрапод Восточной Европы и их южногондванские аналоги // Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии (систематика, тафономия, биостратиграфия, палеобиогеография). Автореф. докл. совещ. (Москва, 14–15 декабря 1992 г.). М.: Палеонтол. ин-т РАН, 1992. С. 6–7.

Ивахненко М.Ф. Примитивные диноцефалы-титанозухи поздней перми Восточной Ев-

ропы // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 98–105.

Ивахненко М.Ф. Развитие наземных сообществ четвероногих в перми Восточной Европы // Проблемы эволюции биосферы / Ред. Рожнов С.В. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2013. С. 230–244.

Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: ГУК Пермский обл. краевед. музей, 2001. 200 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283.)

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268.)

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

Каштанов С. К находке пермских рептилий на р. Вятке близ г. Котельнича // Природа. 1934а. № 2. С. 74–75.

Каштанов С.Г. О новых находках позвоночных в пермских мергелистопесчаниковых породах реки Вятки близ г. Котельнича // Уч. зап. Казан. ун-та. 1936. Т. 96. Геол. Вып. 3. С. 149–151.

Каштанов С.Г. Скелет ящера из группы *Parerasauria* на р. Вятке // Уч. зап. Казан. ун-та. 1934б. т. 94. Геол. Вып. 3.

Конжукова Е.Д. Надотряд *Crocodylia*. Крокодилы // Рождественский А.К., Татаринов Л.П. (отв. ред.) Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 506–519.

Кротов П. Геологические исследования в северной части 89-го листа и на водоразделе между Чепшой и Вяткой, в области 108-го листа, в Вятской губернии (предварительный отчет) // Изв. Геол. ком. 1893. Т. XII. № 2. С. 1–71.

Кротов П. Западная часть Вятской губернии в пределах 89 листа // Труды Геологического комитета. Новая Серия. 1912. Вып. 64. С. 1–128.

Кротов П.И., . Материалы для геологии Вятской губернии. III. Геологические исследования в северной полосе Вятской губернии // Тр. Об-ва естествоиспыт. при Импер. Казан. ун-те. 1879. Т. VIII. Вып. 2.

Лебедев О.А. К вопросу об остеодермальных образованиях у парейазавров // Бюл. МО-ИП. Отд. геол. 1980. Т. 55. Вып. 4. С. 138.

Малеев Е.А. Подотряд *Ankylosauria*. Анкилозавры // Рождественский А.К., Татаринов Л.П. (отв. ред.) Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука,

1964. С. 574–578.

Малеев Е.А. Подотряд Stegosauria. Стегозавры // Рождественский А.К., Татаринцов Л.П. (отв. ред.) Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964а. С. 572–573.

Масютин В.В., Суворова А.А., Торопов А.Л., Шумов И.С. 30 лет Вятскому палеонтологическому музею // Ткаченко М.А. (ред.) Закономерности эволюции и биостратиграфия. Матер. 70 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика Ин-та Карпинского, 2024. С. 298–300.

Медведев А.А. Местные детали к истории палеонтологических раскопок под городом Котласом // Изв. Коми науч. центра Уральского отд. РАН. Сер. истор. филология. 2024. № 1 (67). С. 12–21.

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

Нелихов А.Е.. Изобретатель парейазавров. Палеонтолог В.П. Амалицкий и его галерея. М.: Фитон, 2020. 312 с.

Очев В.Г. Загадочный Котельнич // Природа. 1995. № 2. С. 53–59.

Очев В.Г., Твердохлебова Г.И., Миних М.Г., Миних А.В. Стратиграфическое и палеогеографическое значение верхнепермских и триасовых позвоночных Восточно-Европейской платформы и Приуралья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1979. 160 с.

Переписка Ивана Антоновича Ефремова. М.: Вече, 2016. 1536 с.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41. DOI: 10.7868/S0031031X17060022.

Суханов В.Б. Подкласс Testudinata. Тестудинаты // Рождественский А.К., Татаринцов Л.П. (отв. ред.) Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 354–438.

Тарасова Л.А., Бояринова Е.И., Голубев В.К., Масютин В.В., Шумов И.С., Сабуров П.Г., Колчанов В.В., Скучас П.П. Гистология и микроанатомия остеодерм парейазавров *Scutosaurus* и *Deltavjatia* (Parareptilia, Pareiasauria) // Ткаченко М.А. (ред.) Закономерности эволюции и био-стратиграфия. Матер. 70 сесс. Палеонтол. об-ва при РАН. СПб.: Картфабрика Ин-та Карпинского, 2024. С. 263–265.

Туманова Т.А. Новые данные об анкилозавре *Tarchia gigantea* // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 92–100.

Туманова Т.А. Панцирные динозавры Монголии. М.: Наука, 1987. 80 с. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 32.)

Туманова Т.А. Первый анкилозавр из нижнего мела Монголии // Решетов В.Ю. (ред.)

Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983. С. 110–118. (Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтолог. экспед. Вып. 24.)

Туманова Т.А., Болотский Ю.Л., Алифанов В.Р. Первые находки панцирных динозавров в верхнем мелу России (Приамурье) // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 68–72.

Устюгов Ю.М. Раскопки парейазавров в Котельничском районе // Васенев Н.Ф. (ред.) По родному краю. Сборник статей по краеведению. Вып. 1. Киров: Киров. обл. гос. изд-во, 1951. С. 103–106.

Хлюпин А.Ю. Ископаемая фауна Котельничского местонахождения // Колчанов В.И., Прокашев А.М. (отв. ред.) Природа, хозяйство, экология Кировской области. Киров: Кировский областной комитет по охране природы, 1996. С. 583–590.

Хлюпин А.Ю., Коффа А.А., Лаломов А.В., Наугольных С.В. Парк пермского периода на вятской земле. Котельнич: Котельничский палеонтологический музей, 2000. 56 с.

Черепанов Г.О. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. 184 с.

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

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

Amalitzky V.P. Diagnoses of the new forms of Vertebrates and Plants from the Upper Permian on North Dvina // Изв. РАН. 1922. Сер. 6. Т. 16. С. 329–340.

Araújo D.C.F. Estudo do material sul-americano de Pareiasauroidea: II – Descrição osteológica de crânio de *Pareiasaurus americanus* // An. Acad. Bras. Cienc. 1985b. Vol. 57. P. 67–85.

Araújo D.C.F. Estudo do material sul-americano de Pareiasauroidea: III – Descrição osteológica da escápula-coracóide de *Pareiasaurus americanus* // An. Acad. Bras. Cienc. 1986a. Vol. 58. P. 381–387.

Araújo D.C.F. Estudo do material sul-americano de Pareiasauroidea: IV – Descrição osteológica do propódio e epipódio dos membros anterior e posterior de *Pareiasaurus americanus* // An. Acad. Bras. Cienc. 1986b. Vol. 58. P. 389–403.

Araújo D.C.F. Sistemática e taxonomia dos pareiasauros: histórico e perspectivas atuais // Pesquisas em Geociências. 1984. Vol. 16, no. 16. P. 227–249. DOI: 10.22456/1807-9806.21717.

Araújo D.C.F. Sobre *Pareiasaurus americanus* sp. nov., do Permiano Superior do Rio Grande

do Sul, Brasil: I – Diagnose específica // An. Acad. Bras. Cienc. 1985a. Vol. 57. P. 63–66.

Araújo-Barberena D.C. Armadura osteodérmica de *Pareiasaurus americanus* Araújo, 1985 (Cotylosauria, Procolophonia, Pareiasauroida) do Permiano Superior do Rio Grande do Sul, Brasil // Paula-Coutiana. 1987. Vol. 1. P. 11–16.

Araújo-Barberena D.C. Estudo do material sul-americano de Pareiasauroida: V – Descrição da pélvis de *Pareiasaurus americanus* Araújo, 1985 // An. Acad. Bras. Cienc. 1989a. Vol. 61. P. 285–294.

Araújo-Barberena D.C. Estudo do material sul-americano de Pareiasauroida: VI – Descrição do esqueleto axial de *Pareiasaurus americanus* Araújo, 1985 // An. Acad. Bras. Cienc. 1989b. Vol. 61. P. 295–309.

Bain A.G. On the Discovery of the Fossil Remains of Bidental and other Reptiles in South Africa // Trans. Geol. Soc. 2 ser. 1845. Vol. 7. P. 53–59.

Benton M.J. The Chinese pareiasaurs // Zool. J. the Linn. Soc. 2016. Vol. 177. No. 4. P. 813–853. DOI: 10.1111/zoj.12389.

Benton M.J., Newell A.J., Khlyupin A.Y., Shumov I.S., Price G.D., Kurkin A.A. Preservation of exceptional vertebrate assemblages in Middle Permian fluviolacustrine mudstones of Kotel'nich, Russia: stratigraphy, sedimentology, and taphonomy // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2012. Vol. 319–320. P. 58–83.

Benton M.J., Walker A.D. Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo–Triassic reptiles from Elgin, north–east Scotland // Palaeontol. 1985. Vol. 28. P. 207–238.

Bergqvist L.P, Pereira P.V.L.G.C., Machado A.S., Castro M.C., Melki L.B., Lopes R.T. Osteoderm microstructure of *Riostegotherium yanei*, the oldest *Xenarthra* // An. Acad. Bras. Cienc. 2019. Vol. 91. Suppl. 2. e20181290. DOI: 10.1590/0001-3765201920181290.

Boitsova E.A., Skuchas P.P., Masyutin V.V., Masyutina O.A. Bone histology of two pareiasaurs from Russia (*Deltavjatia rossica* and *Scutosaurus karpinskii*) with implications for pareiasaurian palaeobiology // Biol. J. Linn. Soc. 2019. Vol. 128. P. 289–310.

Bonaparte J.F. An armoured sauropod from the Aptian of Northern Patagonia, Argentina // Tomida Y., Rich T.H., Vickers-Rich P. (eds.) Proc. Second Gondwanan Dinosaur Symp. / National Science Museum Monographs. No. 15. Tokyo, 1999. P. 1–12.

Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part III. On the Pareiasaurian manus // Ann. S. Afr. Mus. 1929a. Vol. 28. P. 97–112.

Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part IV. On the Pareiasaurian pes // Ann. S. Afr. Mus. 1929b. Vol. 28. P. 113–122.

Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part VII. On the Hind Limb of the Two Little-known Pareiasaurian Genera: *Anthodon* and *Pareiasaurus* // Ann. S. Afr. Mus. 1932a. Vol. 28. P. 429–435.

Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part VIII. The osteology and myology of the locomotor

apparatus. B – fore limb // *Ann. S. Afr. Mus.* 1932b. Vol. 28. p. 437–503.

Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part IX. The cranial osteology // *Ann. S. Afr. Mus.* 1934a. Vol. 31. p. 1–38.

Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part X. The dermal armour // *Ann. S. Afr. Mus.* 1934b. Vol. 31. P. 39–48.

Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part XI. The vertebral column and ribs // *Ann. S. Afr. Mus.* 1934c. Vol. 31. p. 49–66.

Boonstra L.D. The fauna of the Tapinocephalus zone (Beaufort beds of the Karoo) // *Ann. S. Afr. Mus.* 1969. Vol. 56. P. 1–73.

Boyarinova E.I. Conditions of the formation of the Late Permian tetrapod locality Kotelnich (Kirov region, Russia) // Abstracts of the 16th International Congress on the Carboniferous and Permian (Nanjing, June 21–24, 2007). Nanjing: Science Press / *J. Stratigr.* 2007. Vol. 31, Suppl. I. P. 181.

Boyarinova E.I. The use of postcranial osteoderms in taxonomic identification of East European pareiasaurs // The 22nd Biennial Meeting of the Palaeontological Society of southern Africa (8–13 September 2024, Graaff-Reinet, Eastern Cape). Abstract Book. Graaff-Reinet: PSSA, 2024. P. 23.

Boyarinova E.I., Bulanov V.V., Golubev V.K. Significance of osteoderms for systematics of the Late Permian pareiasaurs of Eastern Europe // Hartenfels S., Herbig H.-G., Amler M.R.W., Aretz M. (Eds.) 19th International Congress on the Carboniferous and Permian. Cologne, July 29–August 2, 2019. Abstracts. Köln: Institut für Geologie und Mineralogie der Universität zu Köln, 2019. (*Kölner Forum für Geologie und Paläontologie*, 23.) P. 54–55.

Boyarinova E.I., Golubev V.K. Topographic morphology of the postcranial osteoderm cover of an adult *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky) (Pareiasaurina) from the late Permian of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2022. Vol. 56, No. 11. P. 1437–1458. DOI: 10.1134/S003103012211003X

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

Boyarinova E.I., Golubev V.K., Van den Brandt M.J., Norton L.A., Smith R.M.H., Rubidge B.S. Preliminary report on the methodology of using postcranial osteoderms for taxonomic identification of pareiasaurs from South Africa // The 22nd Biennial Meeting of the Palaeontological Society of southern Africa (8–13 September 2024, Graaff-Reinet, Eastern Cape). Abstract Book. Graaff-Reinet: PSSA, 2024. P. 24.

Brill K., Carpenter K. Articulated dermal armor of the ankylosaur *Gastonia* // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. Vol. 24. No. sup003. P. 41A.

- Brink A.S. On *Nanoparia Broom* // *Paleontol. Afr.* 1955. Vol. 3. P. 57–63.
- Broom R. Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. II – Permian, Triassic and Jurassic reptiles of South Africa // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1915. Vol. 25. P. 105–164.
- Broom R. Notes on some species of pareiasaurian reptiles // *Ann. Transvaal Mus.* 1935. Vol. 18. P. 37–51.
- Broom R. On a new species of *Anthodon* (A. Gregoryi) // *Amer. Mus. Novitates.* 1930. № 448. P. 1–3.
- Broom R. On a new species of *Propappus* and on the pose of the pareiasaurian limbs // *Ann. S. Afr. Mus.* 1912. Vol. 7. P. 323–331.
- Broom R. On an almost perfect skeleton of *Pareiasaurus serridens* Owen // *Ann. S. Afr. Mus.* 1903. Vol. 4. P. 123–138.
- Broom R. On four new fossil reptiles from the Beaufort Series, South Africa // *Rec. Albany Mus.* 1913a. Vol. 2. P. 397–401.
- Broom R. On the manus and pes of *Pareiasaurus* // *Ann. So. Afr. Mus.* 1913b. Vol. 7. P. 353–57.
- Broom R. On the pareiasaurian genus *Propappus* // *Ann. S. Afr. Mus.* 1908. Vol. 4. P. 351–361.
- Broom R., Houghton S.H. On the Skeleton of a New Pareiasaurian (*Pareiasuchus peringueyi*, g. et sp. nov.) // *Ann. S. Afr. Mus.* 1913. Vol. 12. P. 17–25.
- Canoville A., Chinsamy A. Bone microstructure of Pareiasaurs (Parareptilia) from the Karoo Basin, South Africa: implications for growth strategies and lifestyle habits // *Anatom. Rec.* Vol. 300, no. 6. 2017. P. 1039–1066. DOI: 10.1002/ar.23534.
- Canoville A., Thomas D.B., Chinsamy A. Insights into the habitat of Middle Permian pareiasaurs (Parareptilia) from preliminary isotopic analyses // *Lethaia.* 2014. Vol. 47. P. 266–274.
- Carpenter K. Skeletal and dermal armor reconstruction of *Euoplocephalus tutus* (Ornithischia: Ankylosauridae) from the Late Cretaceous Oldman Formation of Alberta // *Canad. J. Earth Sci.* 1982. Vol. 19. P. 689–697.
- Carpenter K., Hayashi S., Kobayashi Y., Maryńska T., Barsbold R., Sato K., Obata I. *Saichania chulsanensis* (Ornithischia, Ankylosauridae) from the Upper Cretaceous of Mongolia // *Palaeontographica. Abt. A.* 2011. Issues 1–3. Vol. 294. P. 1–61.
- Cerda I.A., Desojo J.B. Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the upper triassic of Argentina and Brazil: Aetosaurinae osteoderm bone histology // *Lethaia.* 2011. Vol. 44. P. 417–428.
- Cerda I.A., Desojo J.B., Scheyer T.M. Novel data on aetosaur (Archosauria, Pseudosuchia) osteoderm microanatomy and histology: Palaeobiological implications // *Palaeontol.* 2018. Vol. 61. P.

721–745.

Cerda I.A., Desojo J.B., Scheyer T.M., Schultz C.L. Osteoderm microstructure of "rauisuchian" archosaurs from South America // *Geobios*. 2013. Vol. 46, no. 4. P. 273–283. DOI: 10.1016/j.geobios.2013.01.004.

Cerda I.A., Sterli J., Scheyer T.M. Bone shell microstructure of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia // *Comptes Rendus Palevol*. 2016. Vol. 15, no. 1–2. P. 128–141.

Cheng Z.W. Mesozoic stratigraphy and paleontology of the Shaanxi-Gansu-Ningxia Basin, 2(7), Vertebrate fossils. Beijing: Geological Publishing House, 1980. P. 115–119.

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

Cisneros J.C., Dentzien-Dias P., Francischini H. The Brazilian pareiasaur revisited // *Frontiers Ecol. Evol*. 2021. Vol. 9. 758802. DOI: 10.3389/fevo.2021.758802.

Clarac F., Campos Z., Marquis O. The extended osteoderm shield in *Paleosuchus* sp.: a dwarf crocodylian adaptation to the equatorial forest ecosystem? // *Comptes Rendus Palevol*. 2024. Vol. 23. No. 12. P. 161–170. DOI: 10.5852/cr-palevol2024v23a12

Cohen A. . Mr. Bain and Dr. Atherstone: South Africa's pioneer fossil hunters // *Earth Sci. Hist*. 2000. Vol. 19. no. 2, p. 175–191

Collins R.L. Mylodont (ground sloth) dermal ossicles from Colombia, South America // *J. Wash. Acad. Sci*. 1933. Vol. 23. P. 426–429.

Cope E.D. The reptilian order Cotylosauria // *Proc. Amer. Phil. Soc*. 1895. Vol. 34, no. 149. P. 436–457.

D'Emic M.D., Wilson J.A., Chatterjee S. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India // *J. Vertebr. Paleontol*. 2009. Vol. 29. No. 1. P. 165–177. DOI: 10.1671/039.029.0131.

Da Costa Pereira P.V.L.G., Victor G.D., Porpino K.O., Bergqvist L.P. Osteoderm histology of Late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil // *Acta Palaeontol. Pol*. Vol. 59. No. 3. P. 543–552. DOI: 10.4202/app.2011.0117

Dacke C.G., Elsey R.M., Trosclair III P.L., Sugiyama T., Nevarez J.G., Schweitzer M.H. Alligator osteoderms as a source of labile calcium for eggshell formation // *J. Zool*. 2015. Vol. 297, no. 4. P. 255–264. DOI: 10.1111/jzo.12272.

Day M.O., Rubidge B.S. The Late Capitanian mass extinction of terrestrial vertebrates in the Karoo Basin of South Africa // *Front. Earths Sci*. 2021. Vol. 9. Art. 631198 P. 1–15. DOI: 10.3389/feart.2021.631198.

Dodson P., Krause D.W., Forster C.A., Sampson S.D., Ravoavy F. Titanosaurid (Sauropoda) osteoderms from the Late Cretaceous of Madagascar // *J. Vertebr. Paleontol.* 1998. Vol. 18. No. 3. P. 563–568.

English L.T. Variation in crocodylian dorsal scute organization and geometry with a discussion of possible functional implications // *J. Morphol.* 2018. Vol. 279. No. 2. P. 154–162. DOI: 10.1002/jmor.20760

Farias B.D.M., Schultz C.L., Soares M.B. Bone microstructure of the pareiasaur *Provelosaurus americanus* from the middle Permian of southern Brazil // *Hist. Biol.* 2019. Vol. 33, no. 3. P. 328–339.

Farias B.D.M., Soares M.B. Histology of limb bones of *Provelosaurus americanus* (Parareptilia/Pareiasauria) from Rio do Rasto Formation, Brazil // *Boletim de Resumos. XI Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados.* 2018. P. 46.

Findlay G.H. Skin structure of small pareiasaurs. With comments on their taxonomy in the Cistecephalus zone // *Palaeontol. Afr.* 1970. Vol. 13. P. 15–23.

Frydlova P., Janovska V., Mrzilkova J., Halaskova M., Riegerova M., Dudak J., Tymlova V., Zemlicka J., Zach P., Frynta D. The first description of dermal armour in snakes // *Sci. Rep.* 2023. Vol. 13. Art. 6405. P. 1–11. DOI: 10.1038/s41598-023-33244-6.

Galton P.M., Upchurch P. Stegosauria // Weishampel D.B., Dodson P., Osmólska H. (eds.) *The Dinosauria* (second edition). Berkeley: Univ. California Press, 2004. P. 343–362.

Gao K. A new pareiasaur from Liulin, Shanxi // *Vertebr. Palasiatica.* 1983. Vol. 21. P. 193–203.

Gao K. Pareiasaurs from the Upper Permian of north China // *Canad. J. Earth Sci.* 1989. Vol. 26. P. 1234–1240.

Geinitz H.B. Die Verteinerungen des Zechsteingebirges und Rothliegenden oder des permischen Systemes in Sachsen. Heft 1. Die Versteinerungen des deutschen Zechsteingebirges. Dresden, Leipzig: Arnoldische Buchhandlung. 1848. S. 1–26.

Golubev V.K., Boyarinova E.I., Kogan I. On the lifestyle of late Permian pareiasaurs (Parareptilia) from the East European Platform // Nurgaliev D.K. (Ed.) *Sedimentary Earth systems: stratigraphy, geochronology, petroleum resources, climate and environmental changes. Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting 2022* (Kazan, Dzhizak, October 17–19, 2022). Abstract volume. Kazan: Kazan University Press, 2022. P. 13.

Grigg G., Kirshner D. *Biology and evolution of crocodylians.* Clayton: CSIRO Publishing, 2015. 672 p.

Hartmann-Weinberg A.P. Die Evolution der Pareiasauriden // *Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР.* 1933. Т. 3. С. 7–66.

Hartmann-Weinberg A.P. Pareiasauriden als Leitfossilien // *Проблемы палеонтологии.* 1937.

T. 2–3. C. 649–712.

Hartmann-Weinberg A.P. Über Carpus und Tarsus der Pareiasauriden // *Anatom. Anzeiger*. 1929. Bd. 67. S. 401–428.

Hartmann-Weinberg A.P. Zur Systematik der Nord-Duna Pareiasauridae // *Palaeontol. Zeitschrift*. 1930. Bd. 12. S. 47–59. DOI: 10.1007/BF03045064.

Haughton S.H. On a new species of Propappus // *Ann. S. Afr. Mus.* 1913. Vol. 12. P. 43–45.

Haughton S.H. Pareiasaurian studies. Part II. Notes on some pareiasaurian brain-cases // *Ann. S. Afr. Mus.* 1929. Vol. 28. P. 88–96.

Haughton S.H., Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part I. An attempt at a classification of the Pareiasauria based on skull features // *Ann. S. Afr. Mus.* 1929a. Vol. 28. P. 79–87.

Haughton S.H., Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part V. On the pareiasaurian mandible // *Ann. S. Afr. Mus.* 1930a. Vol. 28. P. 261–289.

Haughton S.H., Boonstra L.D. Pareiasaurian studies. Part VI. The osteology and myology of the locomotor apparatus. A – hind limb // *Ann. S. Afr. Mus.* 1930b. Vol. 28. P. 296–366.

Haughton S.H., Brink A.S. A bibliographic list of Reptilia from the Karroo beds of Africa // *Palaeontol. Afr.* 1954. Vol. 2. P. 1–171.

Hendrickx C., Bell P.R., Pittman M., Milner A.R., Cuesta E., O'Connor J., Loewen M., Currie P.J., Mateus O., Kaye T.G., Delcourt R. Morphology and distribution of scales, dermal ossifications, and other non-feather integumentary structures in non-avian theropod dinosaurs // *Biol. Rev.* 2022. Vol. 97. P. 96–1004. DOI: 10.1111/brv.12829.

von Huene F.R. Beitrag zur Kenntnis der Fauna der südafrikanischen Karrooformation // *Geol. Paläontol. Abhandlungen Neue Folge*. 1931. Vol. 18. P. 159–228.

von Huene F.R. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1956. 716 S.

von Huene F.R. Pareiasaurierreste aus dem Ruhuhu-Gebiet // *Paläontol. Zeitschrift*. 1944. Vol. 23. S. 386–410. DOI: 10.1007/BF03160446

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

Jalil N.-E., Janvier P. Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d'Argana, Maroc // *Geodiversitas*. 2005. Vol. 27. P. 35–132.

Kitching J.W. The distribution of the Karroo vertebrate fauna // *Memoir Bernard Price Institute for Palaeontological Research, University Witwatersrand*. 1977. Vol. 1. P. 1–131.

Krilloff A., Germain D., Canoville A., Vincent P., Sache M., Laurin M. Evolution of bone

microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference // *J. Evol. Biol.* 2008. Vol. 21, no. 3. P. 807–826.

Kuhn O. *Handbuch der Palaoherpertologie. Teil 6. Cotylosauria.* Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1969. 89 S.

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

Lee M.S.Y. Correlated progression and the origin of turtles // *Nature.* 1996a. Vol. 379. P. 812–815. DOI: 10.1038/379812a0.

Lee M.S.Y. Historical burden in systematics and the interrelationships of 'parareptiles' // *Biol. Rev.* 1995. Vol. 70, Issue 3. P. 459–547. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1995.tb01197.x

Lee M.S.Y. Pareiasaur phylogeny and the origin of turtles // *Zool. J. Linn. Soc.* 1997b. Vol. 120. P. 197–280.

Lee M.S.Y. The homologies and early evolution of the shoulder girdle in turtles // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* 1996b. Vol. 263, No. 1366. P. 111–117. DOI: 10.1098/rspb.1996.0018

Lee M.S.Y. The Russian pareiasaurs // Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. (eds.) *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia.* Cambridge: Cambridge University Press, 2000. P. 71–85.

Li X.-W., Liu J.. New specimens of pareiasaurs from the Upper Permian Sunjiagou Formation of Liulin, Shanxi and their indication for the taxonomy of Chinese pareiasaurs // *Vertebr. Palasiatica.* 2013. Vol. 51, no. 3. P. 199–204.

Liu J., Bever G.S. The tetrapod fauna of the upper Permian Naobaogou Formation of China: a new species of *Elginia* (Parareptilia, Pareiasauria) // *Papers Palaeont.* 2018. Vol. 4. P. 197–204.

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

Maisano J.A., Laduc T.J., Bell C.J., Barber D. The cephalic osteoderms of *Varanus komodoensis* as revealed by high-resolution X-ray computed tomography // *Anatom. Rec.* 2019. Vol. 302. P. 1675–1680. DOI: 10.1002/ar.24197.

Maisch M.W., Matzke A.T. *Anthodon ? haughtoni* (V. Huene, 1944), a pareiasaurid (Parareptilia: Pareiasauria) from the Late Permian Usili Formation of Kingori, Ruhuhu Basin, Tanzania // *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 2019. Vol. 291, no. 2. P. 197–204. DOI: 10.1127/njgpa/2019/0796

Malkani M.S. Osteoderms of Pakisauridae and Balochisauridae (Titanosauria, Sauropoda, Dinosauria) in Pakistan // *J. Earth Sci.* 2010. Vol. 21. Special Issue 3. P. 198–203. DOI: 1007/s12583-010-0212-z.

McDonald H.G. An Overview of the Presence of Osteoderms in Sloths: Implications for Os-

teoderms as a Plesiomorphic Character of the Xenarthra // *J. Mammal. Evol.* 2017. Vol. 25. P. 485–493. DOI: 10.1007/s10914-017-9415-8.

von Meyer H. Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Reptilien // *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde.* 1857. P. 532–543.

von Meyer H. Saurier aus dem Kupferschiefer der Zechstein-Formation. Frankfurt am Main: Verlag von Heinrich Keller, 1856. 28 S.

Newton E.T. On some new reptiles from the Elgin sandstones // *Phil. Trans. R. Soc. London.* B. 1893. Vol. 184. P. 431–503.

Nowack E. Zur Kenntnis der Karru-Formation im Ruhuhu-Graben (D.O.A.) // *N. Jb. Geol. Paläont. Beilage-Bände.* 1937. Bd. 74. S. 380–412.

Olson E.C. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles // *Fieldiana: Geol.* Vol. 11, no. 1. 1947. P. 1–53.

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

Owen R. On the pelvis of the *Dicynodon* // *Phil. Trans. R. Soc. London.* 1862. Vol. 152. P. 462–466.

Owen R. Report on the Reptilian Fossils of South Africa // *Trans. Geol. Soc.* 2 ser. 1845. Vol. 7. P. 59–84.

Rogers K.C., D'Emic M., Rogers R., Vickaryous M., Cagan A. Sauropod dinosaur osteoderms from the Late Cretaceous of Madagascar // *Nature Communications.* 2011. 2. Art. 564. P. 1–5. DOI: 10.1038/ncomm1578.

Romano M., Manucci F., Rubidge B.S., Van den Brandt M.J. Volumetric body mass estimate and in vivo reconstruction of the Russian pareiasaur *Scutosaurus karpinskii* // *Front. Ecol. Evol.* 2021. Vol. 9, 692035. 11 p. DOI: 10.3389/fevo.2021.692035

Scheyer T.M., Sander P.M. Bone microstructures and mode of skeletogenesis in osteoderms of three pareiasaur taxa from the Permian of South Africa // *J. Evol. Biol.* 2009. Vol. 22, no. 6. P. 1153–1162. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01732.x.

Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F., Voigt S., Marchetti L., Klein H., Opluštil S., Werneburg R., Golubev V.K., Barrick J.E., Nemyrovska T., Ronchi A., Day M.O., Silantiev V.V., Rößler R., Saber H., Linnemann U., Zharinova V., Shen S.Z. Late Paleozoic–early Mesozoic continental biostratigraphy – Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale // *Palaeoworld.* 2020. Vol. 29, no. 2. P. 186–238. DOI: 10.1016/j.palwor.2019.09.001

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

Seeley H.G. Researches on the structure, organisation, and classification of the fossil Reptilia.

II. On *Pareiasaurus bombidens* (Owen), and the Significance of its affinities to Amphibians, Reptiles, and Mammals // *Phil. Trans. R. Soc. London. B.* 1888a. Vol. 179. P. 59–109.

Seeley H.G. Researches on the structure, organisation, and classification of the Fossil Reptilia.

IV. On a large humerus from the East Brak River, South Africa, indicating a new order of fossil animals which was more nearly intermediate between reptiles and mammals than the groups hitherto known // *Proc. R. Soc. London.* 1888b. Vol. 44. No. 267. P. 142. DOI: 10.1098/rspl.1888.0013.

Seeley H.G. Researches on the structure, organization, and classification of the fossil Reptilia.

VII. Further observations on *Pareiasaurus* // *Phil. Trans. R. Soc. London. B.* 1892. Vol. 183. P. 311–370.

Seeley H.G. The armour of the extinct reptile of the genus *Pareiasaurus* // *Proc. Zool. Soc. London.* 1908. Vol. 24. P. 605–610.

Sena M.V.d.A., Marinho T.d.S., Montefeltro F.C., Langer M.C., Fachini T.S., Nava W.R., Pinheiro A.E.P., de Araújo E.V., Aubier P., de Andrade R.C.L.P., Sayão J.M., de Oliveira G.R., Cubo J. Osteohistological characterization of notosuchian osteoderms: Evidence for an overlying thick leathery layer of skin // *J. Morphol.* 2023. Vol. 284. No. 1. e21536. P. 1-18. DOI: 10.1002/jmor.21536.

Sidor C.A., Blackburn D.C., Gado B. The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – II, preliminary description of a new pareiasaur // *Palaeontol. Afr.* 2003. Vol. 39. P. 45–52.

Smith R. (ed.) Tetrapod biozonation of the Karoo Supergroup // *S. Afr. J. Geol.* 2020. Vol. 123. No. 2. P. 129–262.

Spencer P.S., Lee M.S.Y. A juvenile *Elginia* and early growth in pareiasaurs // *J. Paleontol.* 2000. Vol. 74. P. 1191–1195.

Strahm M.H., Schwartz A. Osteoderms in the anguid lizard subfamily Diploglossinae and their taxonomic importance // *Biotropica.* 1977. Vol. 9, no. 1. P. 58–72.

Taquet, . Un exemple de datation et de corrélation stratigraphique basé sur les Captorhinomorphes (Reptiles cotylosauriens) // *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières.* 1972. Vol. 77. P. 407–409.

Tarasova L.A., Boyarinova E.I., Golubev V.K., Masyutin V.V., Skutschas P.P. Microanatomy and histology of postcranial osteoderms of late Permian *Deltavjatia* and *Scutosaurus* (Pareiasauria, Parareptilia) from European Russia // The 22nd Biennial Meeting of the Palaeontological Society of southern Africa (8–13 September 2024, Graaff-Reinet, Eastern Cape). Abstract Book. Graaff-Reinet: PSSA, 2024. P. 122.

Tsuji L.A. Anatomy, cranial ontogeny, and phylogenetic relationships of the pareiasaur *Deltavjatia rossicus* from the Late Permian of central Russia // *Earth Environmental Sci. Trans. R. Soc. Edinburgh.* Vol. 104, no. 2. 2013. P. 81–122. DOI: 10.1017/S1755691013000492.

Tsuji L.A. Evolution, morphology and paleobiology of the Pareiasauria and their relatives (Amniota: Parareptilia). PhD Thesis. Berlin: Humboldt-Universität. 2010. 188 p.

Tsuji L.A., Müller J. A re-evaluation of *Parasaurus geinitzi*, the first named pareiasaur (Amniota, Parareptilia) // *Canad. J. Earth Sci.* 2008. Vol. 45. P. 1111–1121.

Tsuji L.A., Sidor C.A., Steyer J.S., Smith R.M.H., Tabor N.J., Ide O., The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – VII. Cranial anatomy and relationships of *Bunostegos akokanensis* (Pareiasauria) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2013. Vol. 33. P. 747–763.

Turner M.L., Tsuji L.A., Ide O., Sidor C.A. . The vertebrate fauna of the upper Permian of Niger – IX. The appendicular skeleton of *Bunostegos akokanensis* (Parareptilia: Pareiasauria) // *J. Vert. Paleontol.* 2015. Vol. 35. No. 6. P. 1–15. DOI:10.1080/02724634.2014.994746

Van den Brandt M., Benoit J., Abdala F., Rubidge B.S. Postcranial morphology of the South African middle Permian pareiasaurs from the Karoo Basin of South Africa // *Palaeontol. Afr.* 2021a. Vol. 55. P. 1–91.

Van den Brandt M.J., Abdala F., Benoit J., Day M.O., Groenewald D.P., Rubidge B.S. Taxonomy, phylogeny and stratigraphical ranges of middle Permian pareiasaurs from the Karoo Basin of South Africa // *J. Syst. Palaeontol.* 2021b. Vol. 19. No. 19. P. 1367–1393. DOI: 10.1080/14772019.2022.2035440

Van den Brandt M.J., Cisneros J., Abdala F., Boyarinova E., Golubev V.K., Norton L.A., Smith R.M., Rubidge B.S. A re-description of the late Permian pareiasaur *Nanoparia luckhoffi* (Broom 1936) from the Karoo Basin of South Africa, and a new consolidated pareiasaurian phylogeny // Ehret D., Fulwood E. (eds.) 83rd Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology (Cincinnati, Ohio, USA; October 18–21, 2023). Program and abstracts book. 2023a. P. 430–431.

Van den Brandt M.J., Cisneros J.C., Abdala F., Boyarinova E.I., Golubev V.K., Norton L.A., Radermacher V.J., Smith R.M.H., Rubidge B.S. Re-description of the late Permian pareiasaur *Nanoparia luckhoffi* (Broom 1936) from the Karoo Basin of South Africa, and a consolidated pareiasaurian phylogeny // The 22nd Biennial Meeting of the Palaeontological Society of southern Africa (8–13 September 2024, Graaff-Reinet, Eastern Cape). Abstract Book. Graaff-Reinet: PSS, 2024. P. 133.

Van den Brandt M.J., Cisneros J.C., Abdala F.N., Boyarinova E.I., Golubev V.K., Norton L.A., Radermacher V.J., Rubidge B.S. Cranial osteology and a new diagnosis of the late Permian pareiasaur *Nanoparia luckhoffi* (Broom, 1936) from the Karoo Basin of South Africa, and a consolidated pareiasaurian phylogeny // *Revista Brasileira Paleontol.* 2023b. Vol. 26. No. 4. P. 288–314. DOI: 10.4072/rbp.2023.4.04

Veenstra L.L.I., Broeckhoven C. Revisiting the thermoregulation hypothesis of osteoderms: a study of the crocodylian *Paleosuchus palpebrosus* (Crocodylia: Alligatoridae) // *Biol. J. Linn. Soc.*

2022. Vol. 135. No. 4. P. 679–691. DOI: 10.1093/biolinnean/blac001.

Vickaryous M.K., Hall B.K. Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms // *J. Morphol.* 2008. Vol. 269. P. 398–422.

Vickaryous M.K., Hall B.K. Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) // *J. Morphol.* Vol. 267, no. 11. 2006. P. 1273–1283.

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

Watson D.M.S. On the Nomenclature of the South-African Pariasaurians // *Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 8.* 1914. Vol. 14. No. 79. P. 98–102. DOI: 10.1080/00222931408693549.

Wild R. Ein Schädelrest von *Parasaurus geinitzi* H. v. Meyer (Reptilia, Cotylosauria) aus dem Kupferschiefer (Perm) von Richelsdorf (Hessen) // *Geologische Blätter für Nordost-Bayern.* 1985. No. 34/35. P. 897–920.

Wolf D., Kalthoff D.C., Sander P.M. Osteoderm histology of the Pampatheriidae (Cingulata, Xenarthra, Mammalia): implications for systematics, osteoderm growth, and biomechanical adaptation // *J. Morphol.* 2012. Vol. 273. P. 388–404.

Xu L., Li X.-W., Jia S.-H., Liu J. The Jiyuan Tetrapod Fauna of the Upper Permian of China: New pareiasaur material and the reestablishment of *Honania complicitentata* // *Acta Palaeontol. Pol.* 2015. Vol. 60, no. 3. P. 689–700. DOI: 10.4202/app.00035.2013.

Young C.C. A new Late Permian fauna from Jiyuan, Henan // *Vertebr. Palasiatica.* 1979. Vol. 17. P. 99–113.

Young C.C., Yeh H.-K. On a new pareiasaur from the Upper Permian of Shansi, China // *Vertebr. Palasiatica.* 1963. Vol. 7, no. 3. P. 195–214.

ПРИЛОЖЕНИЕ

РАЗМЕРЫ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ПОСТКРАНИАЛЬНЫХ ОСТЕОДЕРМ
ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПАРЕЙАЗАВРОВ

Все измерения в мм.

Жёлтым цветом выделены измерения неточные, так как остеодерма фрагментарна. Реальная величина параметра была больше.

$K_n = 0$ – кайма сходит на нет (в том числе из-за задней вырезки), дорсальное возвышение выходит на край остеодермы

$H_t, T_x, T_n = 0$ – платформенная остеодерма без дорсального возвышения

$K_x, K_n, V_x, V_n, C_a, C_p = 0$ – коническая остеодерма

$A = 0$ – апикальной ямки нет у остеодерм с дорсальным возвышением

? – параметр есть, но померить его нельзя (по причине плохой сохранности остеодермы)

Местонахождение	№ экз.	L_x	L_n	H_o	H_p	H_t	T_x	T_n	K_x	K_n	V_x	V_n	C_a	C_p	A
Аверинское-1	2895/15	61,9	49,3	20,7	14,4	6,3	32,8	21,1	17,6	0					
Аверинское-1	2895/16	74,8	55,0	16,0	10,3	5,7	34,0	31,0			30,0	16,8	12,6	6,4	
Аверинское-1	2895/17	76,1	51,8	17,2	10,8	6,4	43,4	35,1			22,5	16,9	10,1	4,9	23,9
Аверинское-3	2895/13	59,6	44,2	16,2		0	0	0							
Блюменталь-5	5482/1	15,7		8,4	2,4	6,0	13,6	10,3	3,6	?					
Боевой-1	5468/656	15,6	13,6	8,6	3,0	5,6	6,1	6,1	6,8	3,1					
Боевой-1	5468/657	10,7	8,5		2,1		4,1	4,1							
Боевой-1	4642/1	25,0	23,2	17,3					0	0	0	0	0	0	
Болтинская	3972/1	35,6	31,3	7,6	4,7	2,9	17,8	13,4	13,0	3,8					
Болтинская	3972/2	65,9	43,7	13,2	8,2	5,0	39,6	28,4			24,5	13,0	5,0		
Болтинская	3972/3	53,0	30,6	10,5	6,0	4,5	30,6	22,8	14,8	0					
Вязники-1	1100/142	16,3	10,0	8,8	2,7	6,1	6,0	6,0	6,4	3,2					
Вязовка-1	4643/2	52,4	36,0	12,3	9,5	2,8	21,4	17,1	17,5	8,7					7,4
Вязовка-1	4643/3	25,5	22,2	10,5	7,5	3,0	15,0	15,0	6,3	4,3					5,3
Вязовка-1	4643/4	34,8	30,4	10,1	7,7	2,4	18,0	18,0							8,0
Гороховец	4818/613	17,1	13,6	?	3,4	?	7,4	6,0	8,7	?					0
Гороховец	4818/1122	32,8	25,7	17,1	9,3	7,8	22,4	17,9	6,8	0					
Гороховец	4818/1123	37,5	26,0	16,6	8,6	8,0	19,5	16,0	11,0	0					
Гороховец	4818/1124	38,3	31,0	14,3	9,0	5,3	24,3	16,5	12,5	?0					
Гороховец	4818/1129	27,2	20,3	30,2					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1131	20,9	19,1	20,4					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1133	26,2	?	10,7	4,2	6,5	17,7	?	6,7	0					
Гороховец	4818/1134	16,0	14,4	16,1					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1136	20,8	17,8	7,0	?	?	?	?	?	?					
Гороховец	4818/1137	19,7	?	14,4	6,9	7,5	?	?	?	?					
Гороховец	4818/1138	21,8	19,0	16,9					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1140	15,3	14,7	16,8					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1141	21,9	20,0	16,9					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1143	22,5	15,5	13,7											
Гороховец	4818/1225	18,4	17,0	15,2					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1229	27,7	18,9	9,0	4,5	4,5	18,2	14,5	6,5	0					
Гороховец	4818/1295	34,0	23,0	12,3	7,7	4,6	15,5	15,5			12,3	6,5			
Гороховец	4818/1414	60,5	49,2	18,0	13,1	4,9	28,5	23,3	19,4	10,8					7,7

Местонахождение	№ экз.	Lx	Ln	Ho	Hp	Ht	Tx	Tn	Kx	Kn	Bx	Bn	Ca	Cp	A
Гороховец	4818/1415	10,3	9,5	11,9					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1416	23,2	16,8	11,9	?	?	?	?	?	?					
Гороховец	4818/1417	14,4	13,6	13,1					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1514	39,3	26,8	19,5	13,9	5,6	21,5	19,3	15,0	1					8,5
Гороховец	4818/1515	32,8	25,5	13,6	7,6	6,0	17,7	17,7	9,0	0					
Гороховец	4818/1516	44,6	32,4	19,6	8,9	10,7	20,6	17,2			23,0	18,7	7,5	6,0	
Гороховец	4818/1517	38,8	22,2	10,3	3,9	6,4	20,5	17,4	20,0	0					
Гороховец	4818/1518	22,7	21,4	22,9					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1519	21,0	18,2	15,4					0	0	0	0	0	0	
Гороховец	4818/1520	24,2	20,4	15,2					0	0	0	0	0	0	
Жуков Овраг-1В	5390/5	38,6	32,6	11,8	5,8	6,0	23,4	20,1	20,3	0					
Ключевка	4415/4	16,7	14,5	6,5	4,0	2,5	7,7	6,8	5,6	1,9					
Ключевой Овраг	156/318	25,7	19,3	7,3	3,1	4,2	14,2	12,6	8,4	0					
Ключевой Овраг	156/320	30,6	24,3	10,0	6,7	3,3	19,3	17,7	6,8	0					
Ключевой Овраг	156/326	22,9	18,6	11,2	7,1	4,1	21,1	16,7	2,7	0					
Ключевой Овраг	3919/14	66,8	53,5	25,3		0	0	0							
Ключевой Овраг	3919/15	54,0	41,4	17,2	11,2	6,0	22,7	19,7	16,3	11,8					
Ключевой Овраг	3919/17	67,5	55,4	21,8		0	0	0							
Ключевой Овраг	3919/18	36,9	31,1	27,5	18,9	8,6	22,0	22,0	7,2	3,0					4,9
Ключевой Овраг	3919/21	43,8	37,8	18,3		0	0	0							
Ключевой Овраг	3919/25	62,1	48,8	15,2	9,4	5,8	21,5	21,5	24,0	14,6					
Ключевой Овраг	3919/26	53,4	49,4	16,0	7,8	8,2	33,7	26,8	17,6	1,0					
Ключевой Овраг	3919/27	66,8	49,7	29,4	20,8	8,6	29,0	22,8	22,4	10,4					
Ключевой Овраг	3919/28	56,4	49,4	14,8	9,5	5,3	39,7	26,6			29,2	12,2	4,0	3,0	
Ключевой Овраг	3919/29	51,2	41,6	15,2	9,2	6,0	25,5	18,5	18,3	9,0					
Ключевой Овраг	3919/31	49,1	38,5	10,5	7,2	3,3	29,7	25,3			19,9	11,5	5,8	3,2	
Ключевой Овраг	3919/32	54,7	41,8	15,5	9,1	6,4	30,4	25,0			28,9	15,0	16,9	10,0	
Ключевой Овраг	3919/33	61,5	52,7	17,5	10,5	7,0	31,0	?	34,3	11,5					
Ключевой Овраг	3919/34	55,6	37,6	16,6	10,8	5,8	36,1	23,5	17,0	8,0					
Ключевой Овраг	3919/35	55,0	?	12,4	7,6	4,8	33,0	?	29,5	6,0					
Ключевой Овраг	3919/37	67,3	58,2	22,6	15,9	6,7	23,8	23,8	20,0	13,5					
Ключевой Овраг	3919/38	62,8	47,5	14,3	8,3	6,0	41,0	29,5			31,5	11,0			
Ключевой Овраг	3919/39	62,6	?	19,5	11,3	8,2	23,9	?	27,3	11,4					
Ключевой Овраг	3919/40	48,0	28,3	11,8	7,1	4,7	25,5	21,0			15,0	13,0	3,5	3,5	10,4
Ключевой Овраг	3919/41	46,0	33,3	19,9	11,8	8,1	27,0	21,9	13,8	3,6					
Ключевой Овраг	3919/43	47,5	?	10,9	6,1	4,8	20,5	?	23,5	4,0					
Ключевой Овраг	3919/44	29,8	25,5	12,1	8,3	3,8	21,0	16,7	11,5	0					
Ключевой Овраг	3919/45	28,7	23,2	9,7	6,3	3,4	21,0	16,9			7,6	1,2	1,6	2,7	12,8
Ключевой Овраг	3919/47	22,7	19,9	10,9	5,2	4,7	15,5	15,5	4,3	0					
Ключевой Овраг	3919/48	18,0	15,4	8,7	5,0	3,7	17,0	14,0	2,0	0					
Ключевой Овраг	3919/49	23,3	21,7	12,0	8,0	4,0	17,5	17,5	4,9	0					
Ключевой Овраг	3919/50	17,9	13,6	5,6		0	0	0							
Ключевой Овраг	3919/51	16,3	12,9	8,3	5,1	3,2	12,9	11,3	2,7	0					10,8
Ключевой Овраг	3919/52	18,7	15,2	15,9					0	0	0	0	0	0	
Ключевой Овраг	3919/53	17,5	14,9	12,4					0	0	0	0	0	0	
Ключевой Овраг	3919/57	21,4	18,5	13,0					0	0	0	0	0	0	
Ключевой Овраг	3919/58	70,9	58,6	15,6	12,1	3,5	30,0	24,0	22,8	11,1					20,0
Марьюшкина Слуда-С	5468/1396	35,7	29,3	10,8		0	0	0							
Марьюшкина Слуда-С	4412/18	14,1	12,0	6,4	3,0	3,4	9,1	6,2	5,9	2,5					
Марьюшкина Слуда-С	4412/30	71,3	34,3	13,1	7,5	5,6	19,7	19,7			27,4	15,7	8,6	8,6	
Микулино	3712/3	33,0	30,2	9,8	6,8	3,0	20,0	20,0	9,0	6,0					
Микулино	3712/4	35,0		9,9	6,4	3,5	16,4	16,4	15,7	8,8					
Муговино	3711/68	58,3	43,7	14,5	9,0	5,5	20,0	19,4	19,3	12,8					
Обирково	НВ-3870/6	36,3	32,6	16,0	9,5	6,5	23,5	19,8	12,4	0					
Преображенка-1	4645/1	51,3	45,0	15,0	8,9	6,1	16,5	16,5	18,9	11,2					
Преображенка-1	4645/22	51,4	34,3	13,3	5,8	7,5	18,6	17,0	19,4	9,0					

Местонахождение	№ экз.	Lx	Ln	Ho	Hp	Ht	Tx	Tn	Kx	Kn	Bx	Bn	Ca	Cp	A
Преображенка-2	5864/1-2	73,0	49,6	14,4		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-3	63,8	37,4	11,3		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-4	51,6	41,7	13,4		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-5	39,6	34,0	7,8		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-6	46,0	37,1	11,3		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-7	50,9	45,5	10,8		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-8	39,0	30,4	9,2		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-9	54,4	38,0	10,9		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-10	36,8	29,8	10,4		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-11	33,2	28,4	12,5		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-12	29,4	25,0	7,5		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-13	50,7	33,6	27,3	19,7	7,6	23,7	18,6	23,0	3,7					0
Преображенка-2	5864/1-14	45,0	27,5	28,4	18,8	9,6	27,7	20,0	20,0	0					0
Преображенка-2	5864/1-15	50,1	38,4	23,9	13,6	10,3	23,9	20,0	18,2	0					6,6
Преображенка-2	5864/1-16	33,7	23,2	20,3		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-17	71,8	47,1	19,0		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-18	68,7	47,1	17,9		0	0	0							
Преображенка-2	5864/1-19	77,5	55,6	18,2		0	0	0							
Потеряха-2	3713/98	36,4	18,0	13,0	9,0	4,0	16,7	15,3		0	14,6	9,9			
Раша	4650/10	42,6	?	10,0		?	?	?	20,6	?					9,3
Раша	4650/11	31,3	19,6	12,5	4,1	8,4	?	?							
Раша	4650/8	18,2	13,1	5,4	3,2	2,2	13,0	8,7	4,8	0					
Савватий	3969/9	34,0	28,0	15,5	7,9	7,6	23,5	23,0	10,0	0					
Савватий	3969/28	32,6	21,4	9,4	6,1	3,3	22,4	15,7	6,0	2,0					8,7
Савватий	3969/31	13,6	12,4	8,7	2,6	6,1	6,0	6,0	5,0	3,3					
Савватий	3969/38	32,5	23,8	17,2	8,7	8,5	21,2	17,8	5,5	0					
Саларёво	5468/1330	28,7	23,7	14,7	6,2	8,5	20,5	17,3	4,3	1,6					
Саларёво	2650/1	22,4	22,9	11,7	5,4	6,3	6,7	13,2							
Саларёво	2650/2	23,0	18,0	15,9	7,5	8,4	16,3	11,8	6,2	0					
Саларёво	2650/3	16,8	14,3	10,2					0	0	0	0	0	0	
Сёмин Овраг-1	156/314	35,9	24,1	10,2	5,5	4,7	18,6	11,7			11,0	11,0	4,6	2,5	
Сёмин Овраг-1	156/315	22,0	?	7,5	5,9	1,6	9,6	9,6	11,0	0					
Сёмин Овраг-1	156/316	33,5	26,2	?	5,0	?	30,2	20,9	7,9	0					
Сёмин Овраг-1	156/319	19,0	16,7	12,6	5,0	7,6	16,4	16,4	2,0	0					
Сёмин Овраг-1	156/322	19,6	16,6	9,0	6,0	3,0	11,5	11,5	4,6	2,6					
Сёмин Овраг-1	156/323	28,0	17,8	6,7	3,7	3,0	15,3	14,0	6,5	2,6					
Сёмин Овраг-1	156/324	23,0	20,8	7,6	4,2	3,4	16,3	10,8			8,4	4,5	0	4,0	
Сёмин Овраг-1	156/325	40,0	30,3	13,8	7,4	6,4	27,0	19,5	13,0	0					
Сёмин Овраг-1 / Ключевой Овраг	156/321	26,0	20,4	7,9	5,4	2,5	17,4	?	7,3	?					
Сёмин Овраг-1 / Ключевой Овраг	3919/30	40,2	39,4	10,2	5,7	4,5	14,9	16,7	21,7	12,3					
Сёмин Овраг-1 / Ключевой Овраг	3919/36	42,3	32,7	13,0	6,7	6,3	29,0	21,7	9,3	4,9					
Соколки	2005/491-1	78,0	58,8	25,6	17,3	8,3	34,5	22,4	22,4	13,2					
Соколки	2005/1533- Zd9	77	77	?		4,0	21,5	21,5	31,0	24,5					11,5
Соколки	2005/1533- Ld9	57,5	46,4	17,4	?	5,4	32,7	28,6			23,3	6,1	?	11,2	16,0
Соколки	2005/1533-Ls9	60,8	47,2	?	?	6,7	30,3	28,6			25,5	11,5	10,0	0	17,0
Соколки	2005/1533-M9	43,4	33,0			5,5	26,2	20,0			13,6	13,6	5,0	?	10,0
Соколки	2005/1533- Ld8	55,5	51,6	?	?	?	25,5	25,5			26,7	?	?	?	?
Соколки	2005/1533- Cd8	41,8	30,4	?	?	3,3	20,0	20,0	12,3	0					7,4
Соколки	2005/1533- Cd7	47,3	39,9			5,0	22,0	22,0	11,3	0					
Соколки	2005/1533- Zd7	76,0	71,9	?	?	5,5	31,5	31,5	27,0	13,0					12,9

Местонахождение	№ экз.	Lx	Ln	Ho	Hp	Ht	Tx	Tn	Kx	Kn	Bx	Bn	Ca	Cp	A
Соколки	2005/1533-Zd5	76,5	68,2	?	?	8,5	27,0	27,0	29,5	16,0					
Соколки	2005/1533-Zd4	61,4	46,5	?	?	7,5	19,8	18,8	28,5	12,0					
Соколки	2005/1533-Ls3	58,0	48,5	?	?	15,5	36,5	29,0							
Соколки	2005/1533-Ls5	65,5	53,5	?	?	11,0	34,0	30,5			29,5	9,0			13,0
Соколки	2005/1533-Ls6	67,0	43,0	?	?	6,0	30,5	25,5			25,5	?			
Соколки	2005/1533-Zs18	70,0	48,5	?	?	4,5	30,0	30,0	20,0	9,0					
Соколки	2005/1533-Zs21	65,0	50,5	?	?	4,5	27,0	20,5	18,0	11,5					10,0
Соколки	2005/1533-Ls21	49,0	49,0	?	?	6,0	34,5	30,0			?	?			14,5
Соколки	2005/1533-M22	36,0	28,0	?	?	5,5	30,0	20,0							6,5
Соколки	2005/1533-Ls20	45,0	34,0	?	?	2,5	26,0	26,0			18,5	6,5			11,0
Соколки	2005/1533-M20	28,0	23,0	?	?	5,5	17,5	17,5							8,0
Соколки	2005/1533-Ls19	45,5	38,0	?	?	4,5	30,0	23,5			16,5	8,5			13,0
Соколки	2005/1533-Ls18	50,5	46,5	?	?	4,0	26,5	26,5			16,0	10,0			9,5
Соколки	2005/1533-Ls17	50,0	33,0	?	?	4,0	27,5	20,5			21,0	6,0			11,5
Соколки	2005/1533-M17	31,0	24,5	?	?	4,0	18,5	18,5							9,0
Соколки	2005/1533-Zd21	70,0	48,5	?	?	3,5	28,0	22,0	22,5	13,5					
Соколки	2005/1533-Zd18	72,0	48,0	?	?	?	?	?	?	?					
Соколки	2005/1533-Ld19	55,0	40,5	?	?	5,0	27,5	26,0	18,5	7,0					?
Соколки	2005/1533-Cd17	33,5	28,0	?	?	?	?	?	?	?					
Соколки	2005/1533-Zs16	70,5	54,0	?	?	7,5	25,0	25,0	25,5	13,0					10,5
Соколки	2005/1533-Zd12	80,5	54,5	?	?	5,0	29,5	26,5	26,5	16,5					
Соколки	2005/1533-Ld11	54,0	44,0	?	?	7,0	36,0	23,0			19,5	10,5	10,0	?	
Соколки	2005/1533-Zs13	72,5	58,5	?	?	5,5	24,5	24,5	20,0	12,5					7,5
Соколки	2005/1533-Zs11	76,5	63,5	?	?	6,5	31,5	28,5	24,5	13,0					11,0
Соколки	2005/1533-Ls12	57,5	45,0	?	?	8,5	32,0	27,5			27,5	6,0	5,5	8,5	13,0
Соколки	2005/1533-Ls14	48,0	26,0	?	?	7,5	26,0	26,0			18,5	6,0	?	0	13,0
Соколки	2005/1533-M14	37,5	24,5	?	?	1,5	18,5	18,5			?	?	?	?	10,0
Соколки	2005/1533-Ld11	64,5	47,5	?	?	11,0	24,5	22,5			41,0	6,0	?	5,5	
Соколки	2005/1533-M30	18,5	?	?	?	?	?	?			?	?	?	?	
Соколки	2005/1533-M29	23,5	18,0	?	?	?	?	?			?	?	?	?	
Соколки	2005/1533-Ls25	?	32,0	?	?	?	?	?	?	?					

Местонахождение	№ экз.	Lx	Ln	Ho	Hp	Ht	Tx	Tn	Kx	Kn	Bx	Bn	Ca	Cp	A
Соколки	2005/1533-Ld25	42,5	30,0	?	?	3,5	24,0	16,0	10,5	3,5					
Соколки	2005/1533-Ls26	31,5	30,5	?	?	?	?	?	?	?					
Соколки	2005/1533-Ld26	31,0	25,5	?	?	8,0	26,0	23,5	8,0	4,0					
Соколки	2005/1533-Ls27	26,5	24,5	?	?	?	?	?			?	?	?	?	
Токари-2	5389/2	41,8	29,5	20,5	13,0	7,5	28,4	16,7	11,4	4,0					
Чашенка	4822/1	64,7	36,2	13,5	10,5	3,0	21,8	14,6	8,5	27,3					0
Чашенка	4822/2	56,7	40,2	20,3	15,6	4,7	30,3	28,5	23,0	3,2					16,0
Чашенка	4822/3	52,9	34,4	11,3	8,7	2,6	23,0	23,0	17,5	6,0					11,0
Чашенка	4822/4	64,9	58,7	16,7	11,1	5,6	23,4	20,3	23,4	15,3					
Чашенка	4822/5														
Чашенка	4822/6	60,2	37,7	19,1	15,4	3,7	20,0	16,0	20,5	8,5					4,7
Чашенка	4822/7	27,8	22,3	15,6	0	0	0	0	0	0					?
Чашенка	4822/8														
Чашенка	4822/9	23,6	19,3	22,4											
Чашенка	4822/10	27,0	21,4	15,8	8,2	7,6	22,3	18,5	3,0	0					11,3
Чашенка	4822/11	37,3	30,2	12,6	8,3	4,3	17,7	16,4	14,6	0					6,2
Чашенка	4822/12	40,2	22,5	20,2	15,5	4,7	16,4	14,6	13,8	3,7					8,0
Чашенка	4822/13	25,8	22,1	20,3					0	0	0	0	0	0	
Чашенка	4822/14	42,4	30,6	16,2	10,6	5,6	22,8	19,2	14,8	0					13,4
Чашенка	4822/15	60,4	41,5	13,0	10,9	2,1	27,0	17,3	21,1	8,0					
Чашенка	4822/16	60,3	45,1	17,2	11,7	5,5	30,0	21,8		5,5	22,0	11,5	7,5	18,5	0
Чашенка	4822/18	59,6	41,0	20,7	14,0	6,7	31,0	27,0			22,3	20,6	6,5	7,0	14,3
Чашенка	4822/57	34,8	30,6	14,3	10,6	3,7	25,0	14,8	19,3	0					
Чашенка	4822/58	46,6	36,8	16,4	11,7	4,7	25,0	22,5	14,0	0					13,0
Чашенка	4822/62	49,3	25,7	10,0	6,3	3,7	23,0	15,0	11,7	0					11,0
Чашенка	4822/63	22,6	20,2	16,2					0	0	0	0	0	0	
Чашенка	4822/64	20,1	18,8	?					0	0	0	0	0	0	
Чашенка	4822/65	56,4	37,2	14,3	11,1	3,2	29,0	25,0	17,0	1,5					16,7
Чашенка	4822/68	49,9	39,6	12,3	8,3	4,0	26,0	16,0		4,3	21,5	8,5			0
Чашенка	4822/75	68,6	42,7	14,2	11,2	3,0	27,5	20,3	20,6	7,6					14,6
Чашенка	4822/76	64,5	56,7	17,3	12,1	5,2	35,3	30,7	21,7	9,2					14,8
Чашенка	4822/77	81,0	?	16,9	11,9	5,0	37,3	26,0	25,0	17,6					14,5
Чашенка	4822/78	40,7	29,0	13,3	9,6	3,7	19,5	17,8	12,5	3,3					0
Чашенка	4822/93	55,3	42,6	14,2	10,1	4,1	26,4	23,6	16,7	3,0					13,0
Чашенка	4822/102	78,7	63,3	22,4	16,3	6,1	40,5	34,5		4,5	39,5	?			12,0
Чашенка	4822/103	42,3	36,8	12,0	8,9	3,1	27,8	?	?	?					11,0
Чашенка	4822/105	35,6	29,7	15,5	11,5	4,0	19,8	17,7	10,0	0					6,7
Чашенка	4822/107	50,3	?	13,5	9,6	3,9	27,8	?	27,0	7,0					13,0
Чашенка	4822/136	45,3	31,0	10,2	6,5	3,7	22,3	17,0	15,2	3,8					12,0
Чашенка	4822/138	71,3	58,3	15,5	11,0	4,5	33,0	23,8	27,5	8,8					0
Чашенка	4822/145	74,6	62,5	23,9	17,4	6,5	41,0	31,2	24,0	12,0					0
Чашенка	4822/149	74,8	53,0	27,3	20,0	7,3	?	?	?	?					?
Чашенка	4822/172	60,0	48,0	?	?	4,4	27,3	22,0			29,4	6,5	9,2	5,6	0
Чашенка	4822/175	61,5	34,5	15,3	9,9	5,4	23,0	20,5	26,0	5,8					11,0
Чашенка	4822/176	66,2	?	15,3	8,3	7,0	28,0	?	29,7	9,0					12,5
Чашенка	4822/177	77,3	41,3	15,4	10,9	4,5	22,6	22,6	32,0	7,0					12,0
Чашенка	4822/178	55,3	38,6	14,0	9,7	4,3	30,5	24,0	23,3	6,6					14,0
Чашенка	4822/190	40,5	29,6	18,3	13,8	4,5	20,4	16,4	15,7	1,4					0
Чашенка	4822/237	43,8	27,2	13,7	10,5	3,2	23,0	20,0	13,5	4,6					10,5
Чашенка	4822/241	70,9	58,9	15,4	10,0	5,4	40,8	33,2	29,3	1,7					19,5
Чашенка	4822/242	65,5	?	22,8	15,6	7,2	26,8	?	24,8	?					
Чашенка	4822/247	60,0	43,1	16,2	11,2	5,0	22,5	22,5	26,2	7,5					12,5
Чашенка	4822/248	38													
Чашенка	4822/250	57,6	48,3	16,0	11,0	5,0	28,5	26,0	19,0	8,0					17,0
Чашенка	4822/251	56,0	49,0	22,2	17,3	4,9	24,3	24,3	26,3	?					11,5

Местонахождение	№ экз.	<i>Lx</i>	<i>Ln</i>	<i>Ho</i>	<i>Hp</i>	<i>Ht</i>	<i>Tx</i>	<i>Tn</i>	<i>Kx</i>	<i>Kn</i>	<i>Bx</i>	<i>Bn</i>	<i>Ca</i>	<i>Cp</i>	<i>A</i>
Чащетка	4822/252	78,5	65,0	14,1	9,0	5,1	30,0	30,0	27,9	16,0					
Чащетка	4822/253	58,3	51,7	18,5	14,6	3,9	24,7	23,6	21,8	2,5					14,5
Чащетка	4822/254	42,2	30,6	10,5	7,9	2,6	16,6	16,6	12,2	5,5					7,7
Чащетка	4822/255	65,2	56,6	18,0	11,2	6,8	31,7	26,5	21,4	12,8					12,5
Чащетка	4822/256	34,2	26,3	10,7	7,9	2,8	20,0	13,9	12,4	0					9,2
Чащетка	4822/257	97,6	61,6	17,8	13,4	4,4	28,4	23,5	37,0	14,5					13,0
Чащетка	4822/259	49,3	38,5	11,7	9,2	2,5	17,9	17,9	17,1	4,0					9,4
Чащетка	4822/260	64,6	50,3	14,9	10,6	4,3	27,0	21,3	23,0	9,8					8,5
Чащетка	4822/262	47,6	37,7	16,5	12,0	4,5	26,5	21,2	14,0	0					
Чащетка	4822/264	49,0	33,0	13,0	8,6	4,4	27,0	24,0		4,3	17,3	?	?	?	16,0
Чижи	5898/1	44,6	31,8	13,8	5,9	7,9	20,8	17,0	17,6	4,9					
Чижи	5898/2	32,1	26,1	11,0	5,2	5,8	19,7	19,7	9,0	2,1					
Чижи	5898/3	41,4	23,2	8,7		0	0	0							
Чижи	5898/4	24,9	22,4	12,3	6,3	6,0	20,8	15,3	4,0	0					
Чижи	5898/5	23,5	19,4	7,6	5,0	2,6	15,1	14,5	7,1	1,2					
Чижи	5898/6	22,2	16,2	5,8	3,4	2,4	17,8	14,7	4,0	0					
Чижи	5898/7	17,5	15,8	8,2	3,5	4,7	15,6	14,3	2,3	0					
Чижи	5898/8	21,1	20,6	8,5	3,6	4,9	15,9	10,0		0	8,6	4,9			
Чижи	5898/9	15,6	11,3	11,2	4,5	6,7	12,2	8,6	2,1	0					

ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

Объяснение к таблице I

Скелет взрослой особи *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-23; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatkensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице II

Скелет взрослой особи *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-232; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatkensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Фиолетовым цветом отмечены кости, не принадлежащие этому скелету. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице III

Скелет *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-234; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatkensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Фиолетовым цветом отмечены кости, не принадлежащие этому скелету. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице IV

Скелет взрослой особи *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-286; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatkensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице V

Скелет молодой особи *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-288; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatkensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице VI

Скелет *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-289; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatzensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице VII

Скелет *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-290; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatzensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице VIII

Скелет молодой особи *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. ВПМ, № КПМ-292; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, ванюшонковские слои, зона *Deltavjatia vjatzensis*, котельничская свита, ванюшонковская пачка. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице IX

Латеральные остистые остеодермы *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Сёмин Овраг-1; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus dongusensis*. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Основная остеодерма, экз. ПИН, № 156/25-1: а – вид сверху, б, в – вид сбоку.

Фиг. 2. Остеодерма-спутник, экз. ПИН, № 156/25-3: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Основная остеодерма, соединённая с остеодермой-спутником, экз. ПИН, № 156/25-2: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице X

Латеральные остистые остеодермы *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937; Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Сёмин Овраг-1; верхняя пермь, северодвинский ярус, верхний подъярус, путятинский горизонт, сёминские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus dongusensis*. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 156/323: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 156/322: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 156/325: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XI

Фрагмент шейного отдела позвоночного столба с остеодермами *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937. Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Агафоново; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, вятская свита, соколовогорская пачка. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 2416/3: а – вид сверху, б – вид сбоку.

Фиг. 2. Латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 2416/8: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 2416/7: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XII

Посткраниальные остеодермы *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1, 2. Остеодермы из шейного отдела: 1 – экз. ПИН, № 5864/1-19: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу; 2 – экз. ПИН, № 5864/1-18: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу. Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские, ярильские или ровдинские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, кутулукская свита.

Фиг. 3. Остеодерма из спинного отдела, паратип ПИН, № 2895/13: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу. Кировская обл., Афанасьевский р-н, местонахождение Аверинское-3; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*.

Объяснение к таблице XIII

Посткраниальные остеодермы из спинного отдела остеодермального покрова *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023. Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские, ярильские или ровдинские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, кутулукская свита. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН № 5864/1-4: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 5864/1-3: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Экз. ПИН № 5864/1-2: а – вид сверху, б – вид сбоку, со стороны воронковидной контактной поверхности.

Объяснение к таблице XIV

Посткраниальные остеодермы из спинного отдела остеодермального покрова *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023. Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Преображенка-2; верхняя пермь, вятский ярус, нижний подъярус, быковский горизонт, чижевские, ярильские или ровдинские слои, зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*, кутулукская свита. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН № 5864/5: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 5864/8: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 5864/9: а – вид сверху, б – вид сбоку, со стороны воронковидной контактной поверхности, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XV

Посткраниальные остеодермы из спинного отдела остеодермального покрова *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023. Республика Татарстан, Тетюшский р-н, местонахождение Ключевой Овраг; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, свита V. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 3919/17: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 3919/18: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 3919/21: а – вид сверху, б – вид сбоку, со стороны воронковидной контактной поверхности, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XVI

Посткраниальные остеодермы *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky). Вологодская обл., Великоустюгский р-н, местонахождение Аристово; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, саларёвская свита, комарицкая пачка. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Зигапофизная остеодерма из задней части спинного отдела остеодермального покрова, экз. ПИН, № 5468/1303: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Зигапофизная остеодерма из передней части спинного отдела остеодермального покрова, экз. ПИН, № 3582/10: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Зигапофизная остеодерма из передней части спинного отдела остеодермального покрова, экз. ПИН, № 5468/1304: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XVII

Посткраниальные остеодермы *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922). Вологодская обл., Великоустюгский р-н, местонахождение Аристово; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, сала-рёвская свита, комарицкая пачка. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Костальная остеодерма, экз. ПИН, № 3582/68: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Костальная остеодерма, экз. ПИН, № 3582/68-2: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Зигапофизная остеодерма из спинного отдела остеодермального покрова, экз. ПИН, № 3582/12: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XVIII

Фиг. 1. Туловищная остеодерма *Senectosaurus aff. karamzini* Boyarinova et Golubev, 2023, экз. ПИН, № 3971/5: а - вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу; Кировская обл., Нагорский р-н, местонахождение Орлецы; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, вятская свита.

Фиг. 2, 3. Посткраниальные остеодермы *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922); Владимирская обл., Гороховецкий р-н, местонахождение Гороховец; верхняя пермь, вятский ярус, верхний подъярус, нефёдовский горизонт, гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, гороховецкая пачка обнорской свиты: 2 – латеральная остистая остео-дерма, экз. ПИН, № 4818/1123: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу; 3 – костальная остео-дерма, экз. ПИН, № 4818/1514: а - вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Длина масштабной линейки 1 см.

Объяснение к таблице XIX

Фиг. 1. Фрагмент передней части позвоночного столба крупной особи *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922), экз. ПИН, № 2005/1533: а – вид сбоку с правой стороны, б – вид сбоку с левой стороны; Архангельская обл., Котласский р-н, местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, зона *Chroniosuchus paradoxus*. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице XX

Фиг. 1. Фрагмент передней части позвоночного столба крупной особи *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922), экз. ПИН, № 2005/1578: а – вид сверху, б – вид сбоку с левой стороны, в – вид снизу, г – вид сбоку с правой стороны; Архангельская обл., Котласский р-н, местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, зона *Chroniosuchus paradoxus*. Длина масштабной линейки 10 см.

Объяснение к таблице XXI

Посткраниальные остеодермы *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922). Архангельская обл., Котласский р-н, местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхневятский подъярус, нефёдовский горизонт, зона *Chroniosuchus paradoxus*. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Латеральная остистая остеодерма, экз. ПИН, № 2005/2833: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Латеральная остистая остеодерма из крестцового отдела остеодермального покрова, экз. ПИН, № 2005/875-3: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Зигапофизная остеодерма из передней части отдела остеодермального покрова, экз. ПИН, № 2005/491-1: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XXII

Латеральные остистые остеодермы из шейного отдела остеодермального покрова *Scutosaurus* sp. nov.; Кировская обл., Нагорский р-н, местонахождение Чашенка; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, вятская свита. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 4822/8: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 4822/2: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4822/16: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XXIII

Изолированные зигапофизные остеодермы *Scutosaurus* sp. nov. Кировская обл., местонахождение Чашенка; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, вятская свита. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 4822/128: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 4822/5: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4822/257: а – вид сверху, б – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XXIV

Костальные остеодермы *Scutosaurus* sp. nov. Кировская обл., местонахождение Чашенка; верхняя пермь, вятский ярус, быковский или нефёдовский горизонт, ровдинские, аристовские или гороховецкие слои, зона *Scutosaurus karpinskii*, подзона *Chroniosuchus paradoxus*, вятская свита. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 4822/3: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 4822/259: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 4822/1: а – вид сверху, б, г – вид сбоку, в – вид снизу.

Объяснение к таблице XXV

Скелет молодой особи *Pareiasaurus serridens* Owen, 1876, экз. SAM, № РК-К10036, вид сверху; ЮАР; верхняя пермь. Длина масштабной линейки 10 см.







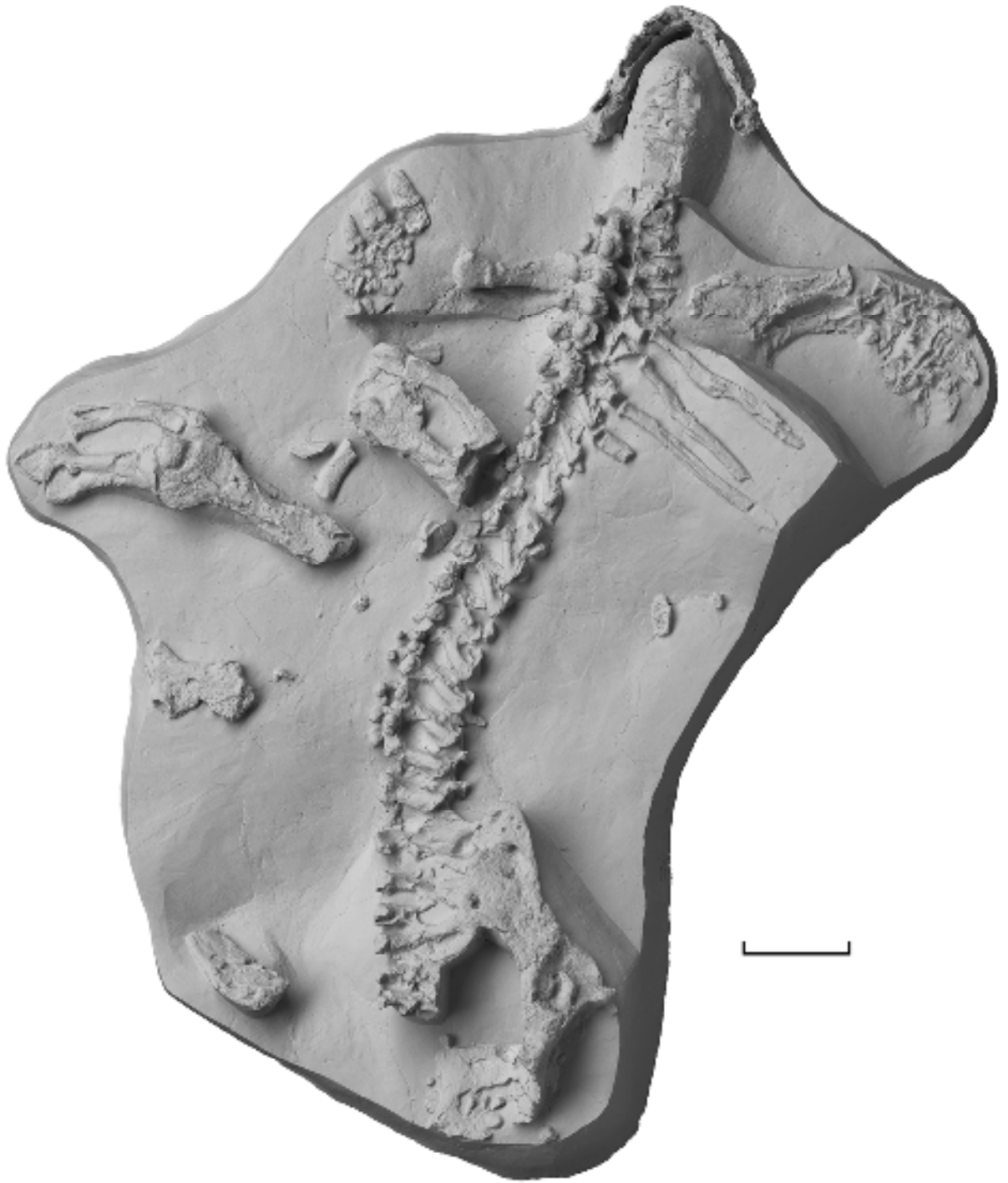










Таблица IX

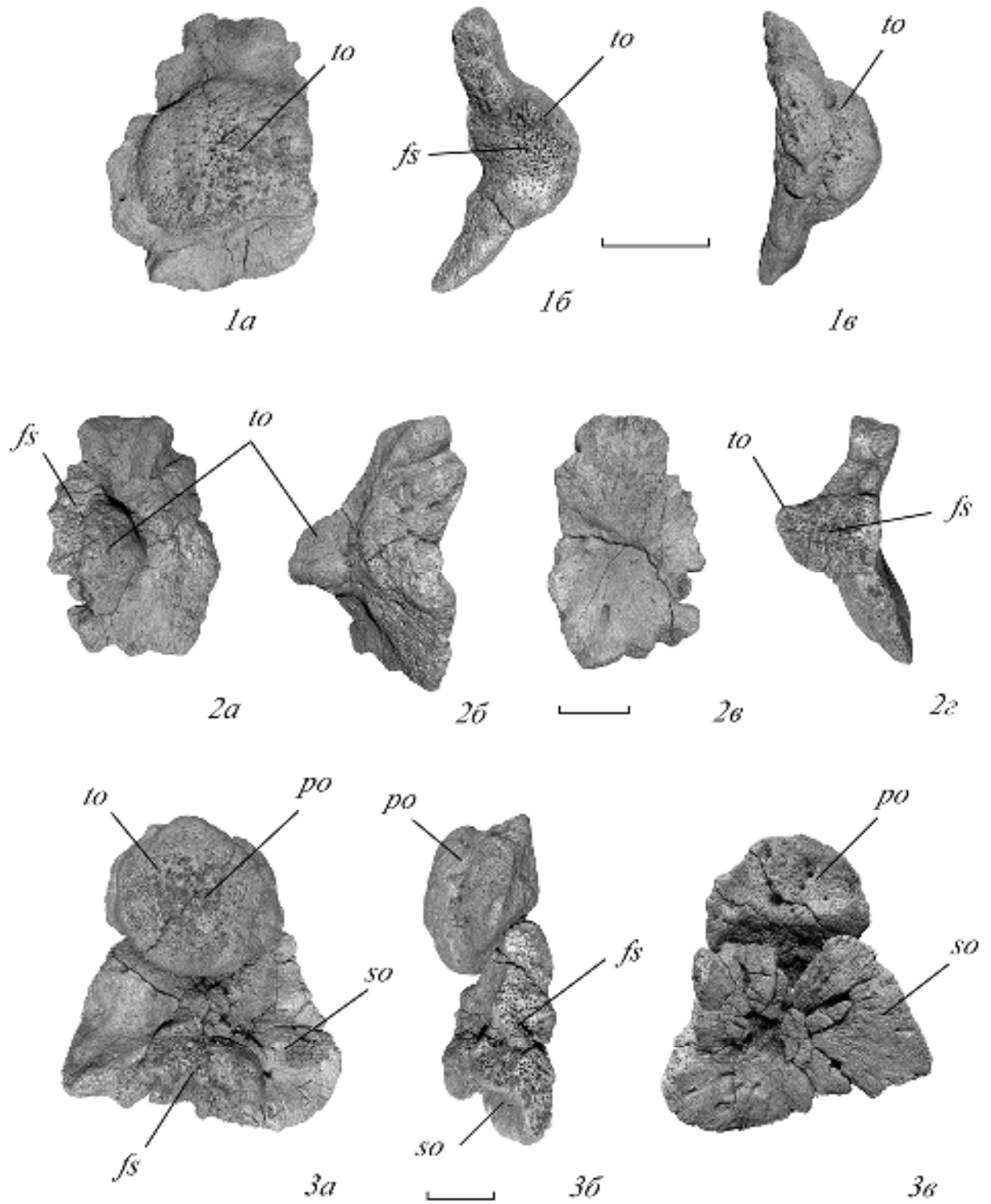


Таблица X

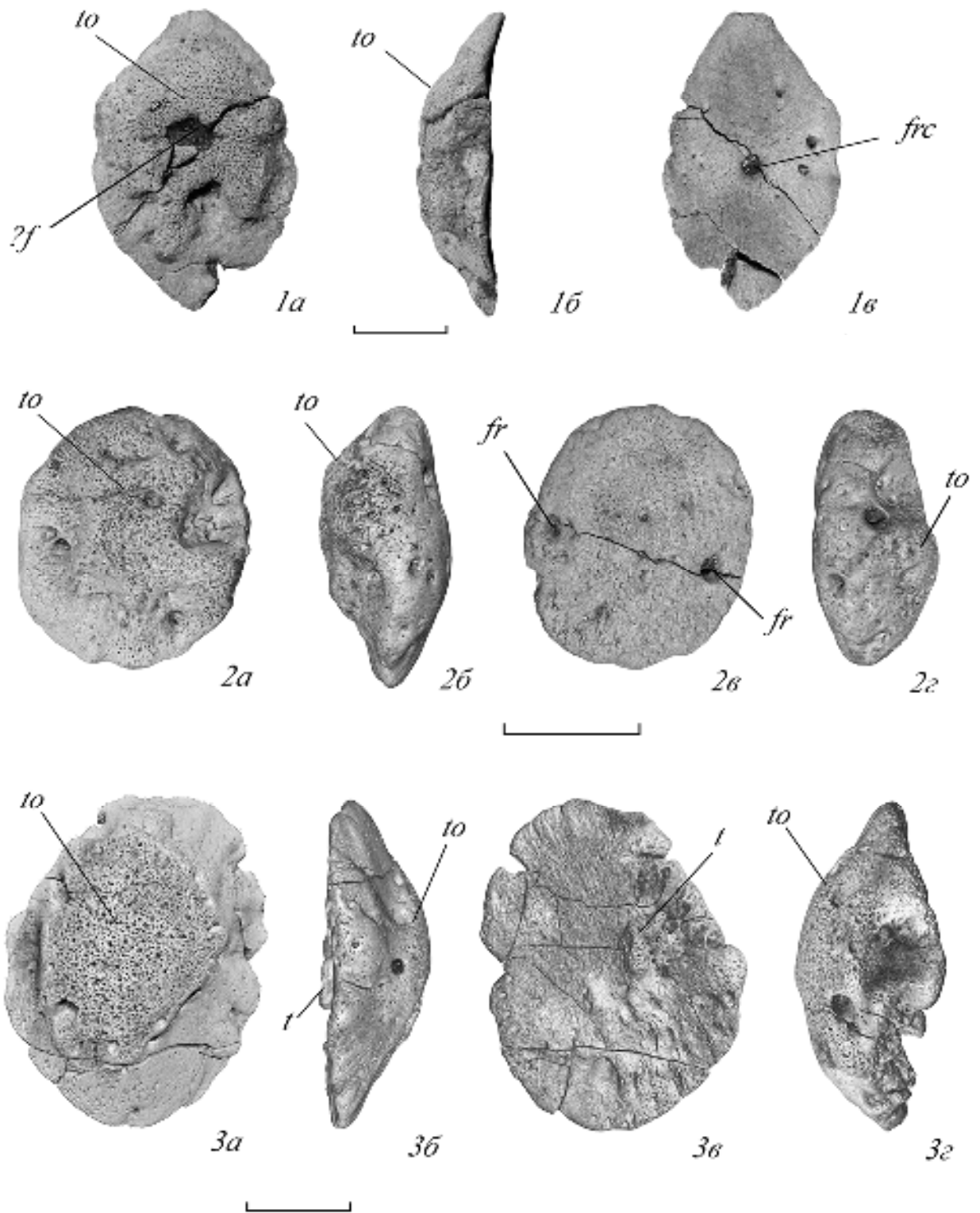


Таблица XI

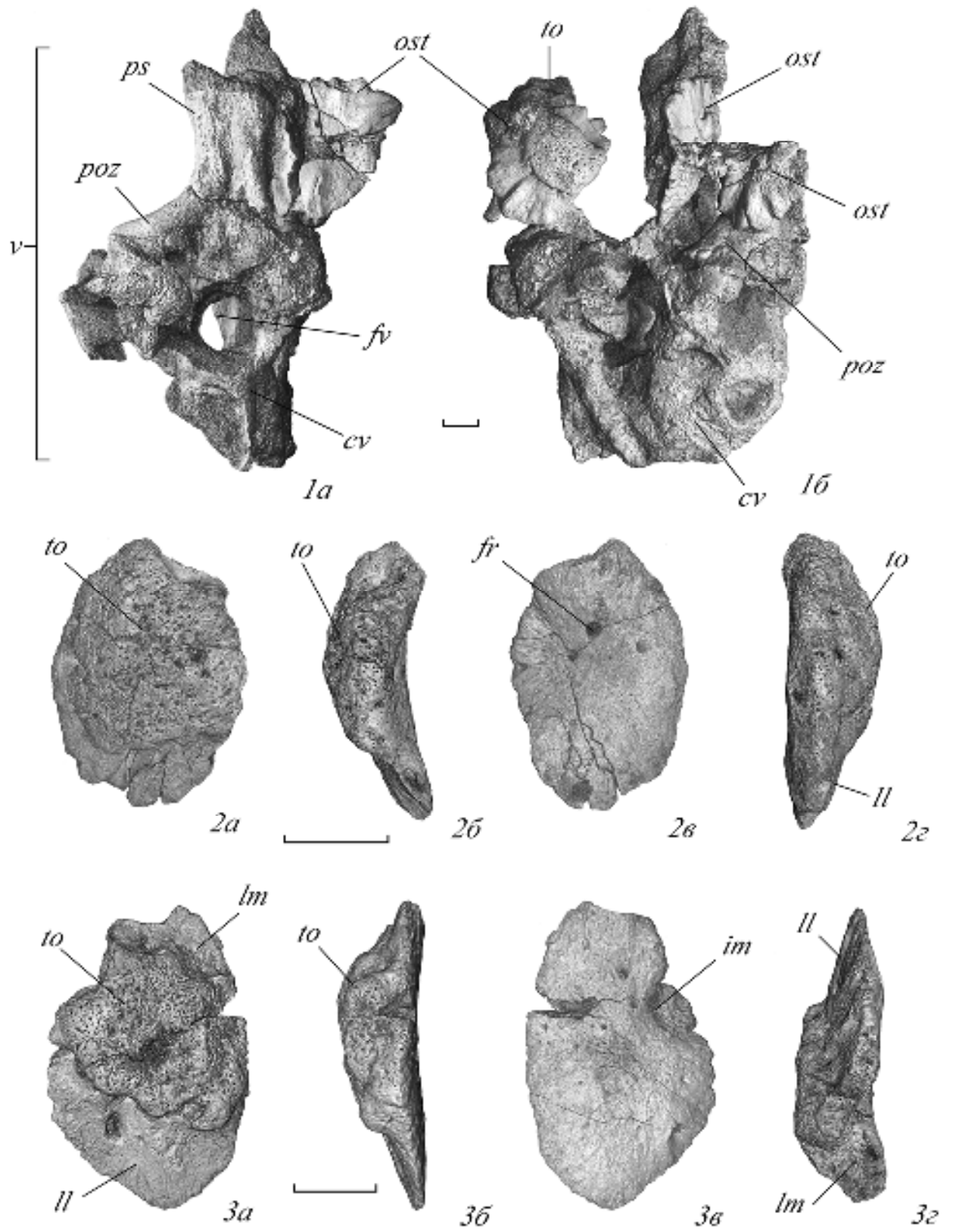


Таблица XII

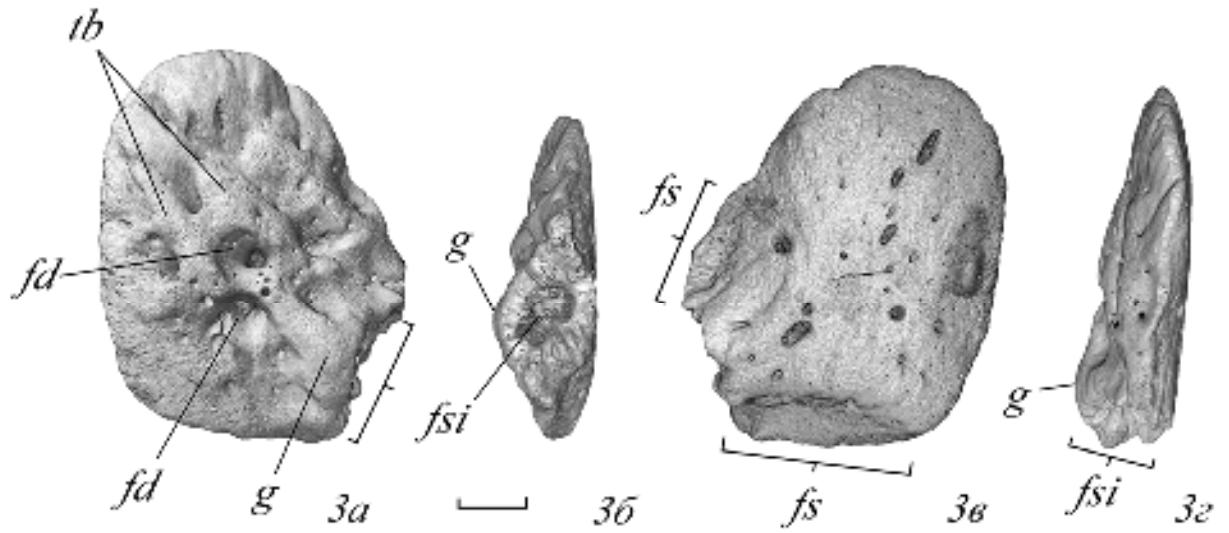
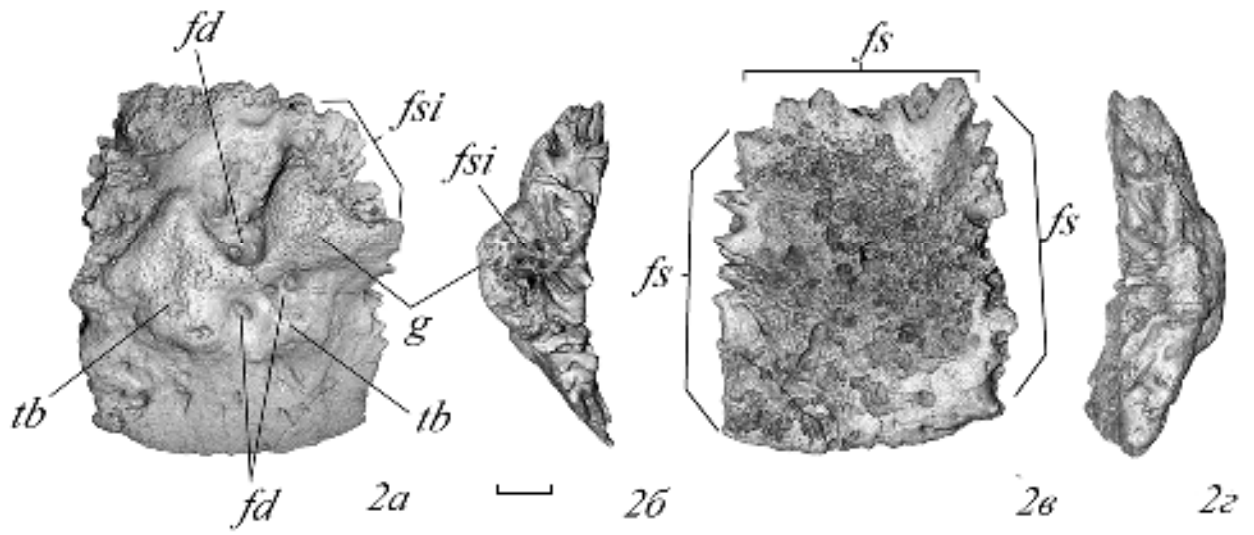
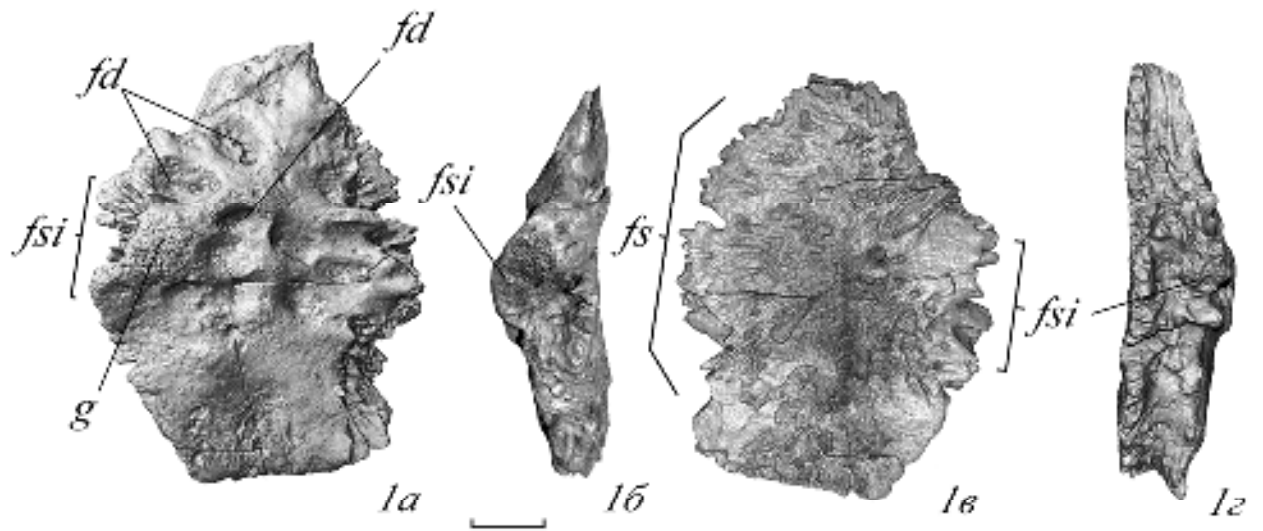


Таблица XIII

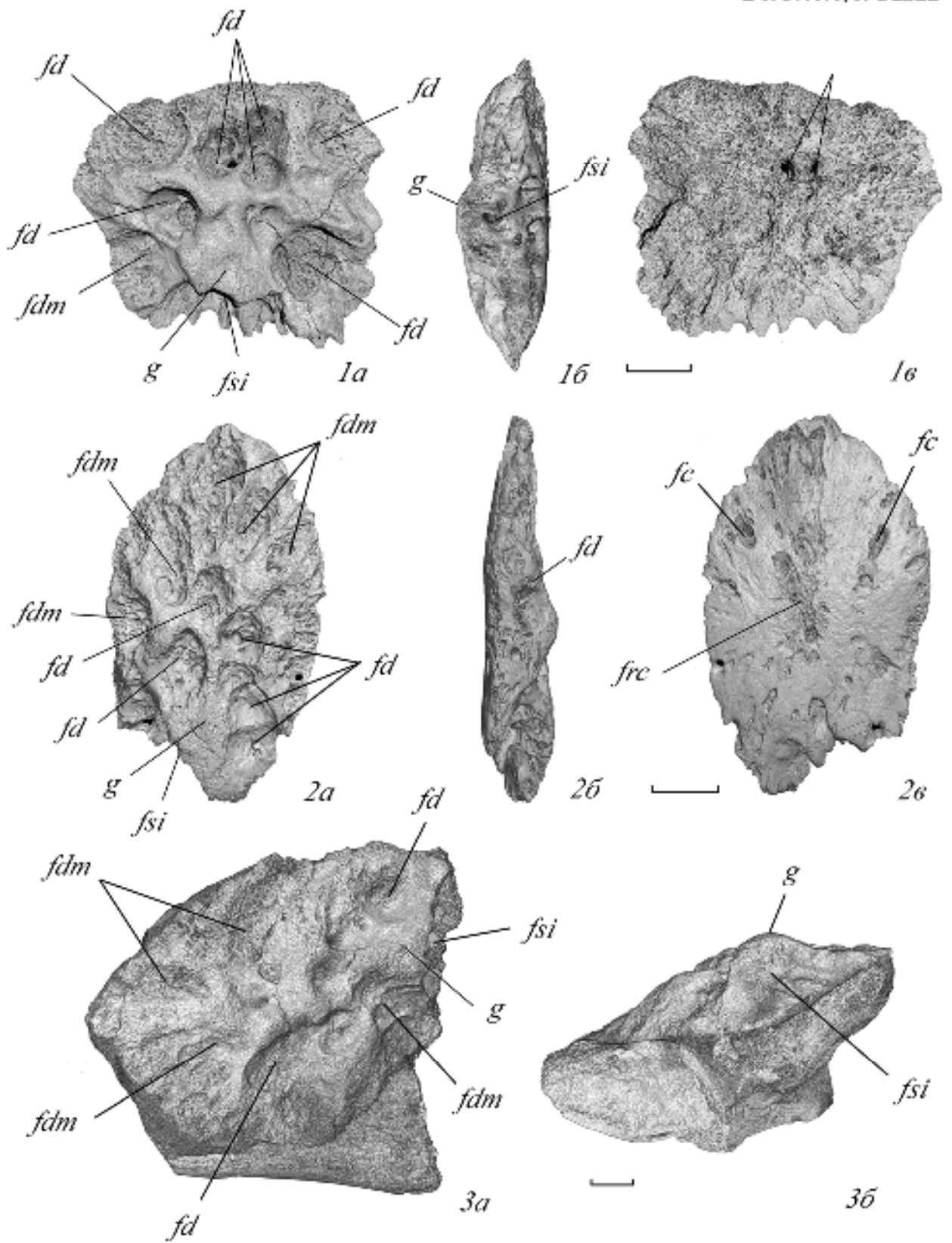


Таблица XIV

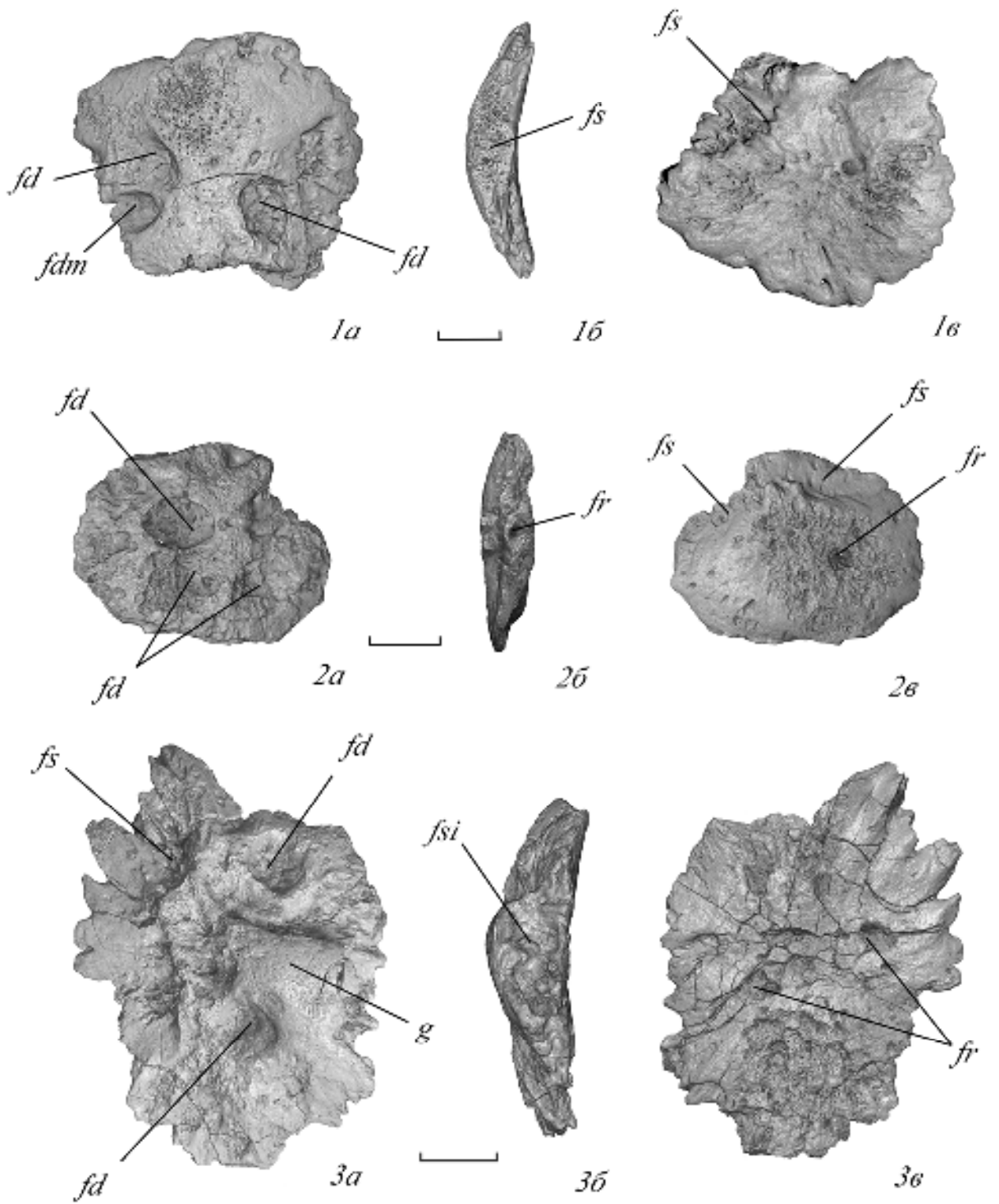


Таблица XV

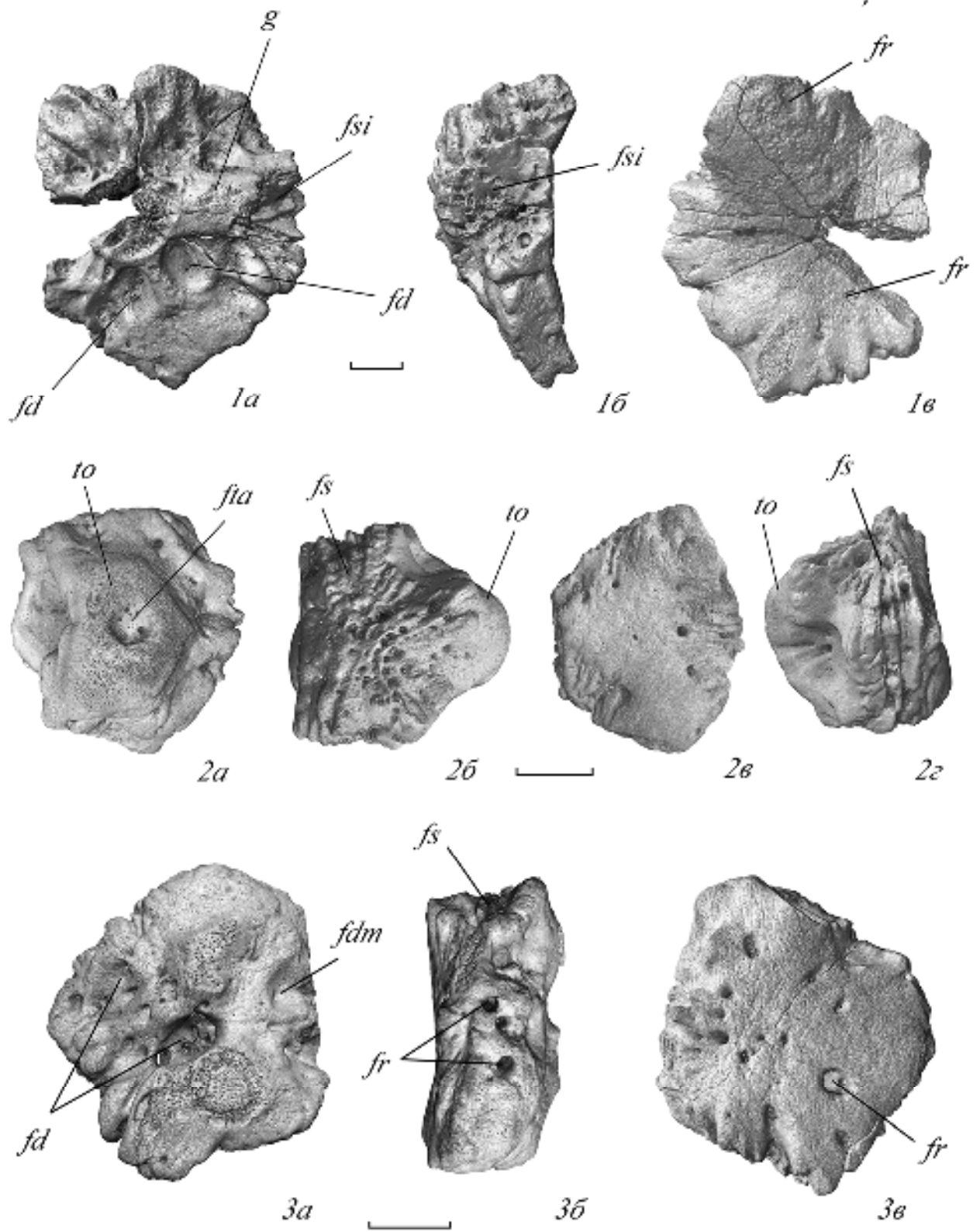


Таблица XVI

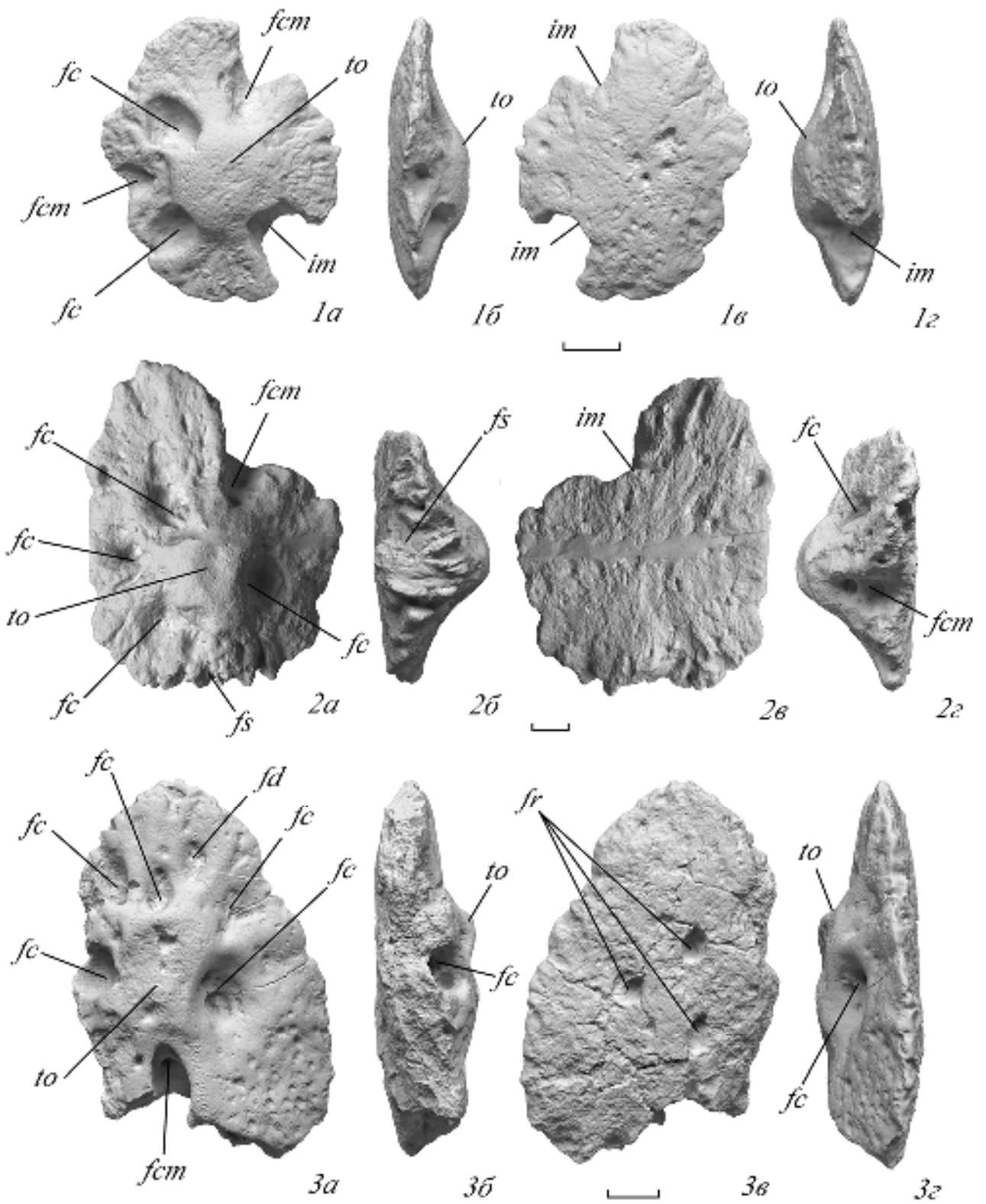


Таблица XVII

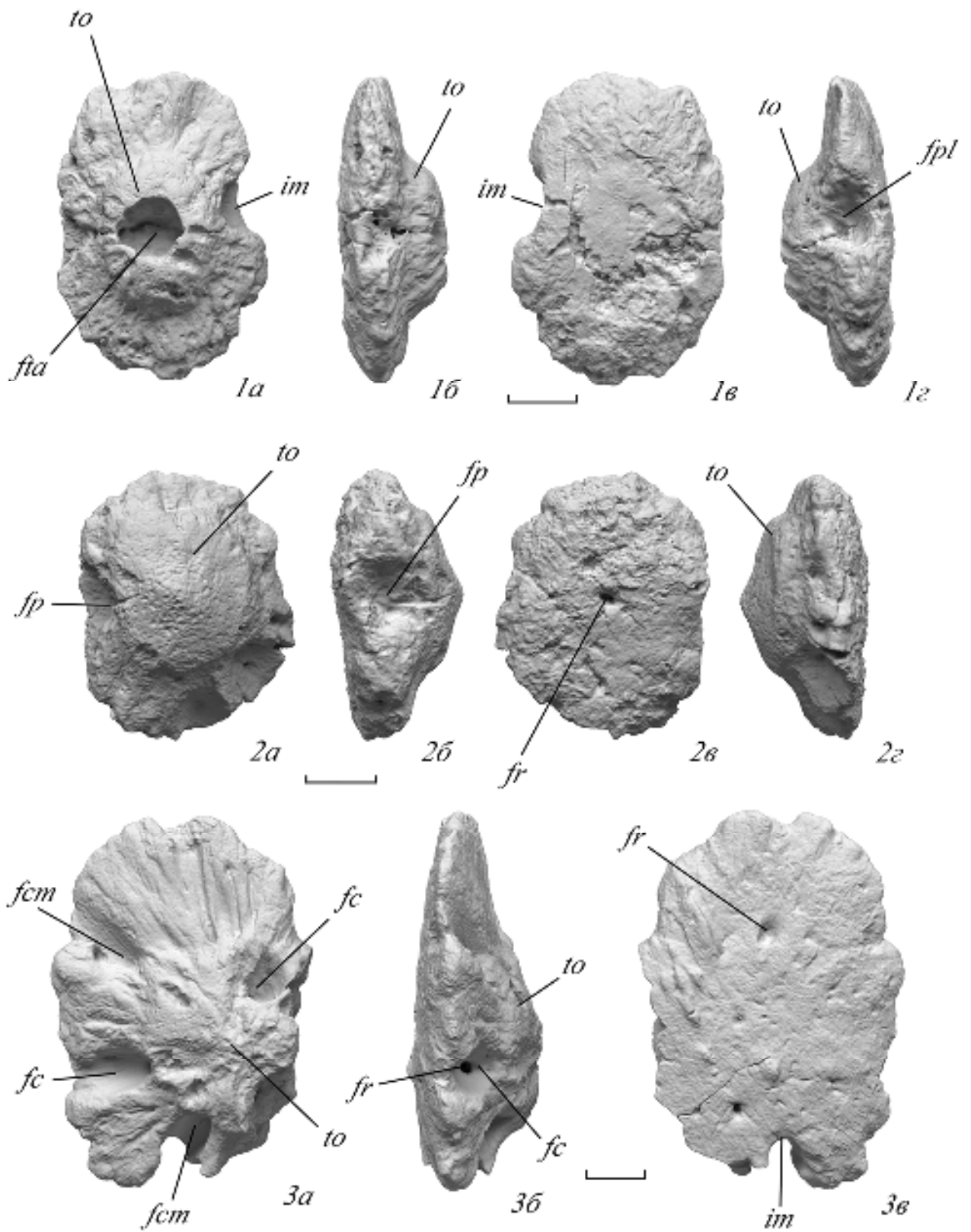


Таблица XVIII

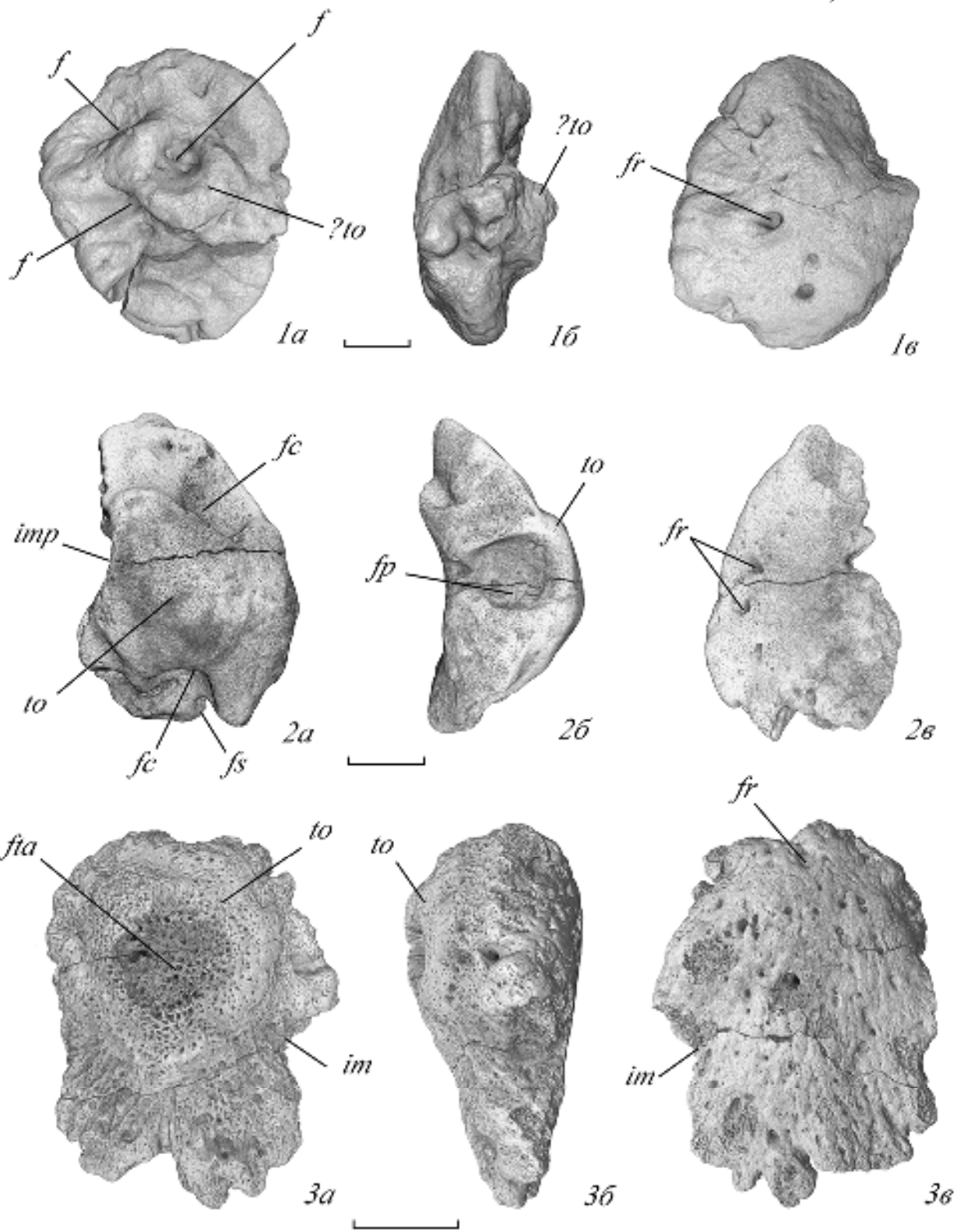
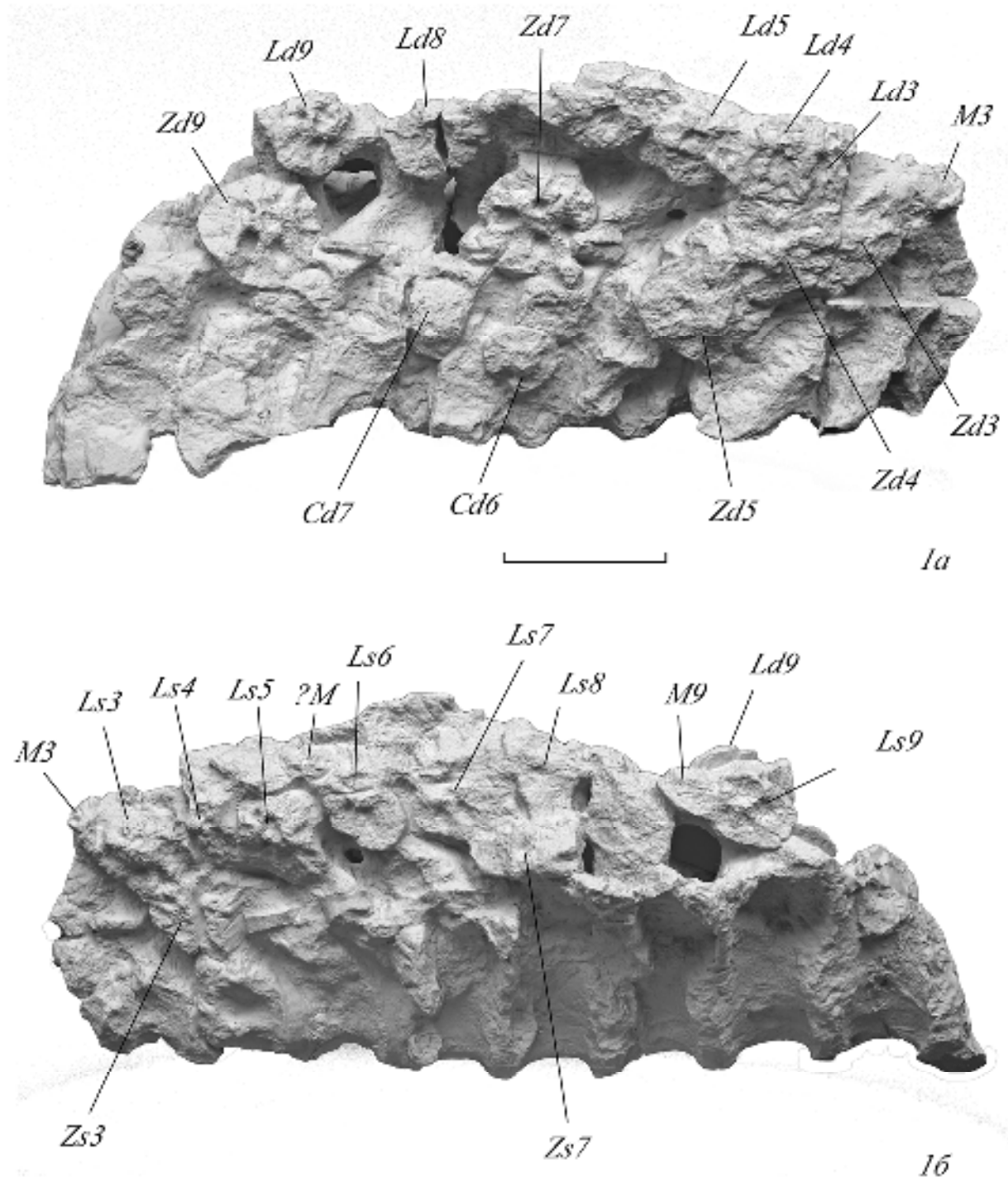


Таблица XIX



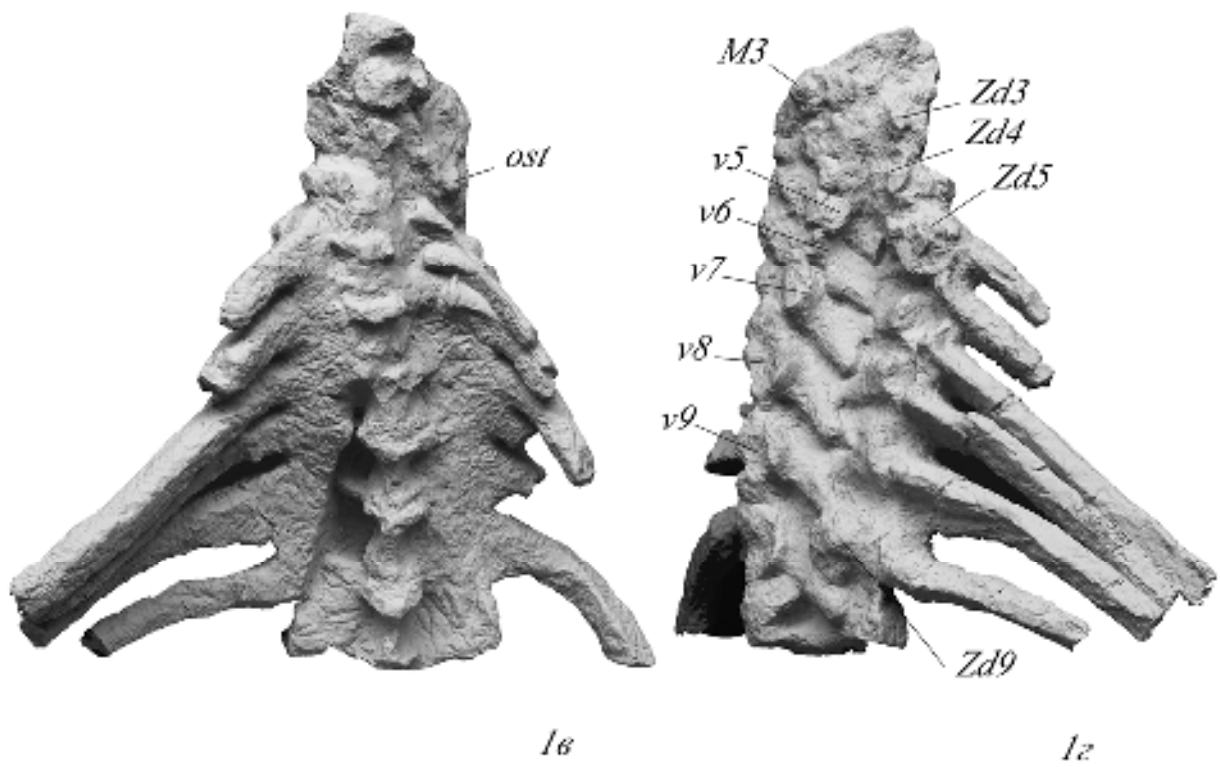
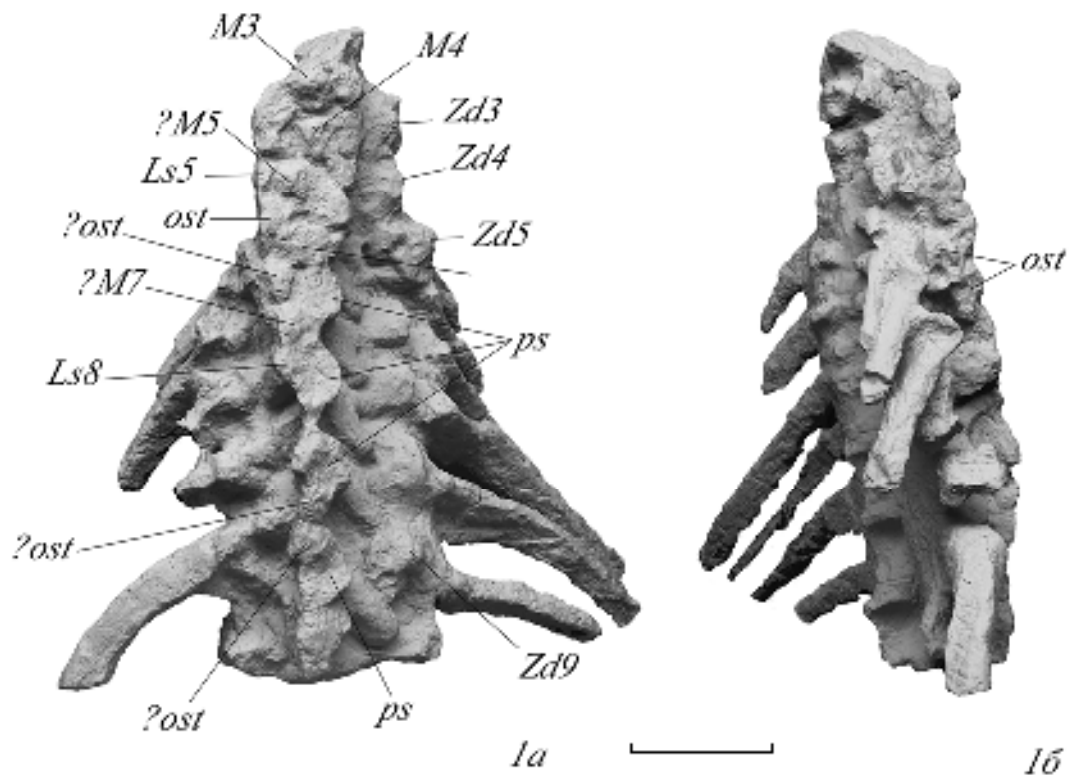
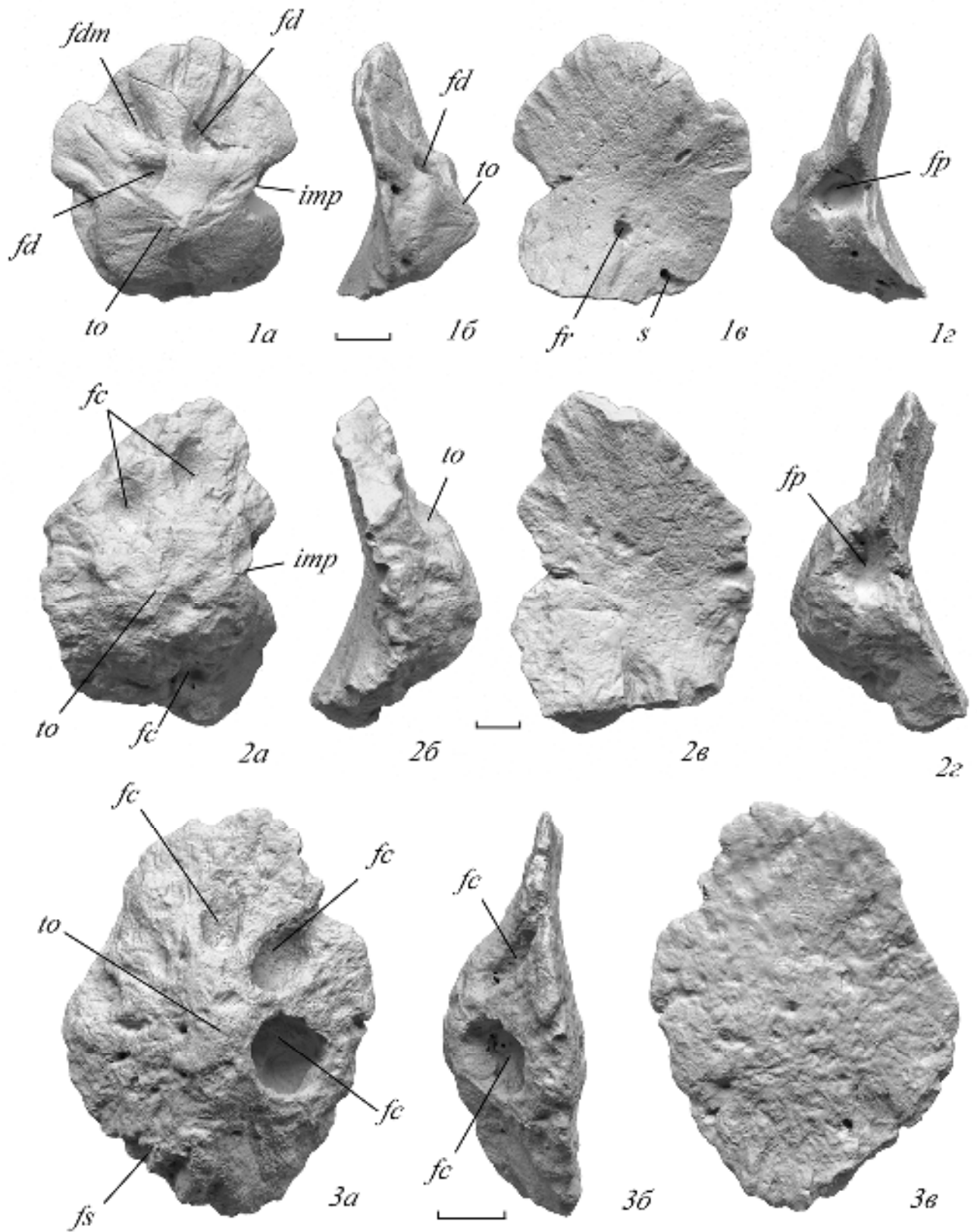


Таблица XXI



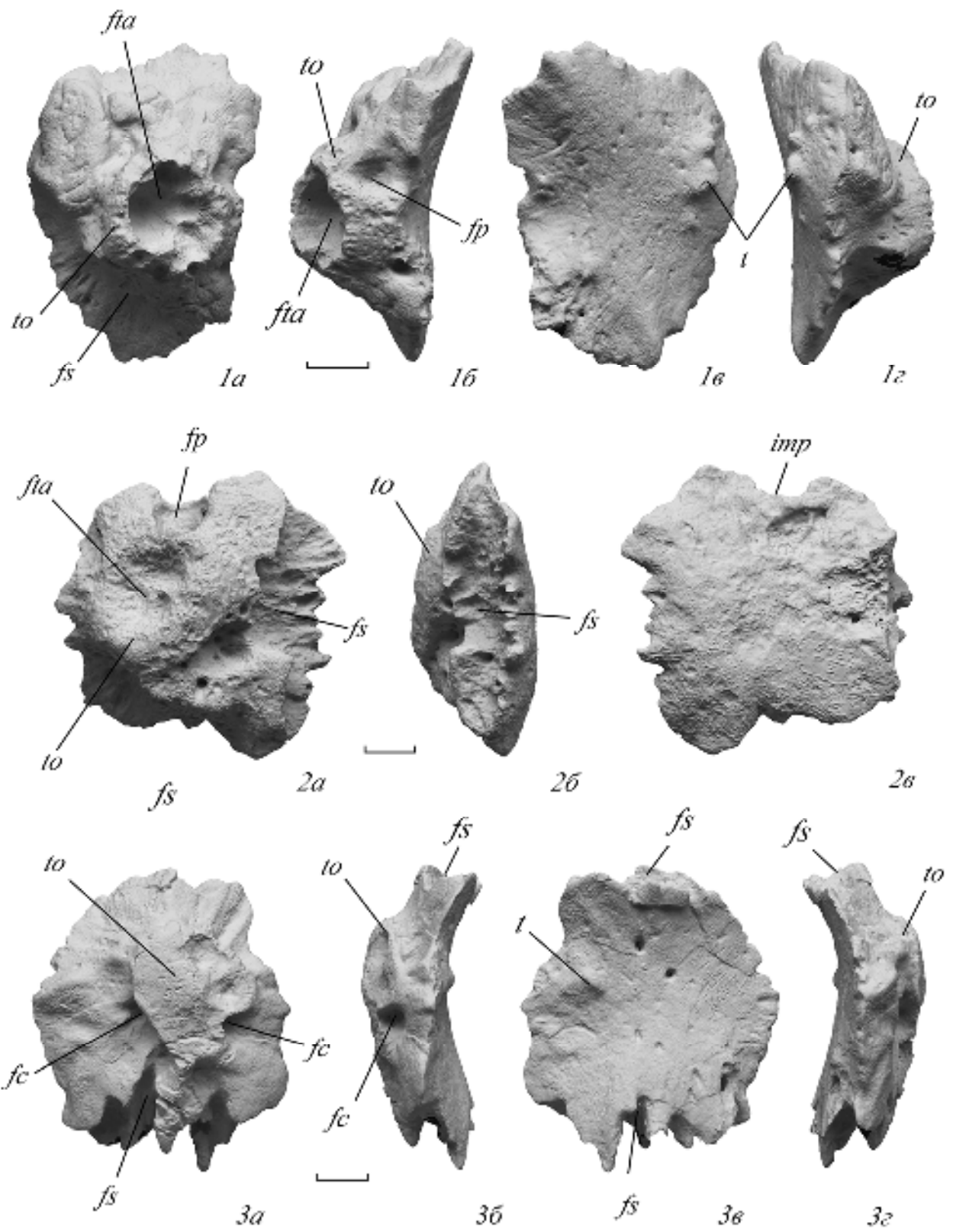


Таблица XXIII

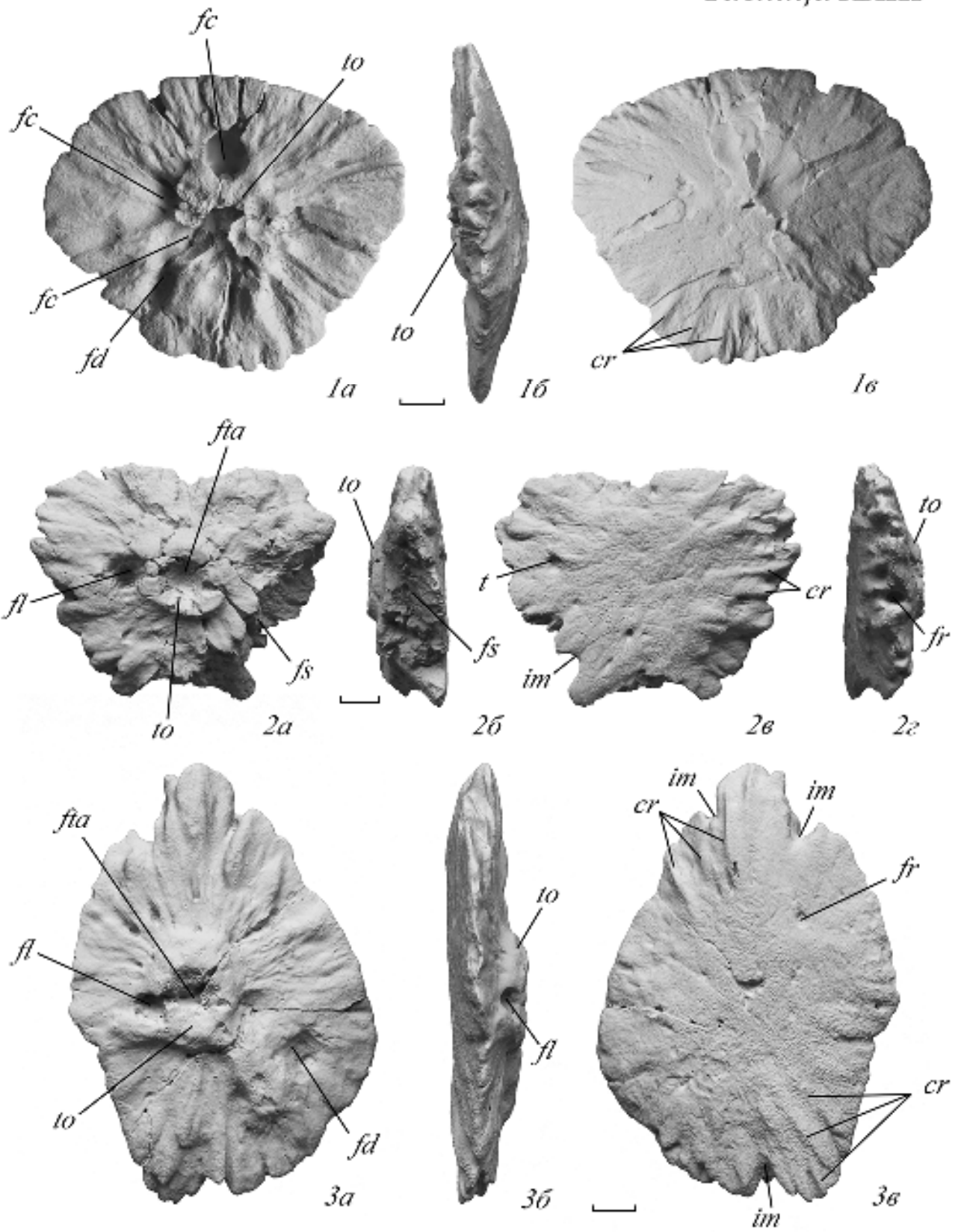


Таблица XXIV

