

УДК 565.76

ГИСТОЛОГИЯ DVINOSAURUS CAMPBELLI (TEMNOSPONDYLI, DVINOSAURIA) ИЗ ПОЗДНЕПЕРМСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ГОРОХОВЕЦ, ВЛАДИМИРСКАЯ ОБЛАСТЬ

© 2020 г. А. В. Ульяхин^{a, b, *}, П. П. Скучас^{c, **}, П. Г. Сабуров^{c, ***}

^aМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^bПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^cСанкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: ulyakhin@paleo.ru

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

***e-mail: saburoff.p@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.01.2020 г.

После доработки 03.02.2020 г.

Принята к публикации 03.02.2020 г.

Описывается микроанатомическое и гистологическое строение бедренной кости и гипоцентров неотенической темноспондильной амфибии *Dvinosaurus campbelli* Gubin из позднепермского местонахождения Гороховец, Владимирская обл. (верхневятский подъярус, подзона *Chroniosuchus paradoxus* зоны *Scutosaurus karpinskii*). Для бедренной кости *D. campbelli* характерно “пахиостозное” строение (плотный толстый периостелиальный кортекс в диафизе) и большое количество (около 57) ростовых меток; для гипоцентра – губчатое (=“остеопорозное”) строение. Неотеническая природа *D. campbelli* подтверждается наличием нерезорбированного хряща в костных элементах у крупно-размерных форм. Микроанатомические и морфологические особенности указывают на то, что для *D. campbelli* была характерна засадная стратегия (затаивание) во время охоты.

Ключевые слова: *Temnospondyli*, *Dvinosaurus*, неотения, гистология, северодвинский ярус, верхняя пермь, Гороховец, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X20060100

ВВЕДЕНИЕ

Двинозавровые (*Dvinosauria*) темноспондилы рода *Dvinosaurus* являются среднеразмерными (длина черепа до 27 см) амфибиями–неотениками, существовавшими на территории современной Восточной Европы в конце перми (Ивахненко и др., 1997; Schoch, 2013). Их остатки достоверно известны на сегодняшний день из 45 местонахождений. *Dvinosaurus* впервые появляются в ископаемой летописи в начале поздней перми, о чем свидетельствуют их остатки из местонахождения Сундырь-1 (нижнепутятинский подгоризонт верхнесеверодвинского подъяруса; республика Марий Эл; Голубев, Буланов, 2018). Последние представители известны из терминально-пермских отложений вятского яруса, в которых род представлен двумя видами: *D. egregius* известен из местонахождений Быковка, Соковка и Металлист окрестностей г. Вязники Владимирской обл. (Шишкин, 1973; Ивахненко и др., 1997; Шишкин и др., 2018), а *D. purlensis* – из местонахождения

Пурлы-2 Нижегородской обл. (Каландадзе и др., 1968; Губин, 2004). До настоящего времени хорошо описаны морфология черепа и посткраниальных элементов скелета, выявлены черты сходства и различия между известными видами (Амалицкий, 1921; Sushkin, 1936; Шишкин, 1973; Губин, 2004). Тем не менее, немало вопросов касательно индивидуального развития и палеоэкологии *Dvinosaurus* остаются не изученными. Для установления характера роста и других биологических особенностей *Dvinosaurus* в данной работе проведен анализ гистологии костной ткани на примере *D. campbelli* Gubin, 2004, описанного из местонахождения Гороховец Гороховецкого р-на Владимирской обл. (верхневятский подъярус, тетраподная подзона *Chroniosuchus paradoxus* зоны *Scutosaurus karpinskii*).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов №№ 19-04-00060 и 20-04-00545.

Таблица 1. Перечень и размерные характеристики изученных образцов

Материал	Скелетный элемент	Ширина проксимального эпифиза, мм	Ширина диафиза, мм	Реконструируемая длина, мм	Ширина гипоцентра, мм
ПИН, № 4818/1569	Femur	30	11	90	
ПИН, № 4818/1458	Hypocentrum				26
ПИН, № 4818/1487	Hypocentrum				36

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изученный материал хранится в колл. № 4818 Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), собранной на местонахождении Гороховец с 1999 по 2015 гг. А.Г. Сенниковым, В.К. Голубевым, В.В. Булановым и др.

Для изучения гистологического строения были изготовлены стандартные тонкие петрографические (далее – гистологические) срезы следующих экземпляров *D. campbelli*: проксимальный фрагмент крупной бедренной кости (экз. ПИН, № 4818/1569), а также два гипоцентра (экз. ПИН, №№ 4818/1458, 1487) Фрагмент бедра для гистологического исследования был отнесен к самому крупному размерному классу, с учетом его реконструируемой длины, равной приблизительно 90 мм, ширины диафиза 11 мм и ширины проксимального эпифиза 30 мм, и сопоставления этих величин с размерами целых и фрагментарных бедренных костей числом 19 экз. из того же местонахождения (табл. 1).

Всего было изготовлено два поперечных и два продольных гистологических среза бедренной кости ПИН, № 4818/1569: поперечные срезы (ПИН, №№ 4818/1569-1 и 1569-2) сделаны на уровне середины диафиза и несколько проксимальнее середины диафиза; продольные гистологические срезы (ПИН, № 4818/1569-3, 1569-4) сделаны на уровне середины проксимального эпифиза и несколько дистальнее середины проксимального эпифиза (рис. 1, а).

Исследуемые гипоцентры рахитомного плана строения, типичного для *Dvinosaurus*, имеющие характерную форму полумесяца. Для гистологического анализа были отобраны два гипоцентра шириной 26 и 36 мм, по которым было изготовлено по одному поперечному срезу на каждый экземпляр. Поперечные гистологические срезы меньшего (экз. ПИН, № 4818/1458-1) и наиболее крупного (экз. ПИН, № 4818/1487-1 и 1487-2) экземпляров, различающиеся по размеру в 1.4 раза, сделаны на уровне середины его длины (рис. 1, б, в). Срезы изучались на кафедре литологии РГУ неф-

ти и газа им. И.М. Губкина в поляризованном свете с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m, а также в ПИН РАН с использованием модульного стереомикроскопа Leica M165 C. Изображения общих срезов были получены с использованием Axio Zoom.V16, а детальные изображения костного матрикса с помощью камер AxioCam HRc и Leica DFC425. Используемая гистологическая терминология опубликована (Francillon-Vieillot et al., 1990; Stein, Prondvai, 2014; Prondvai et al., 2014).

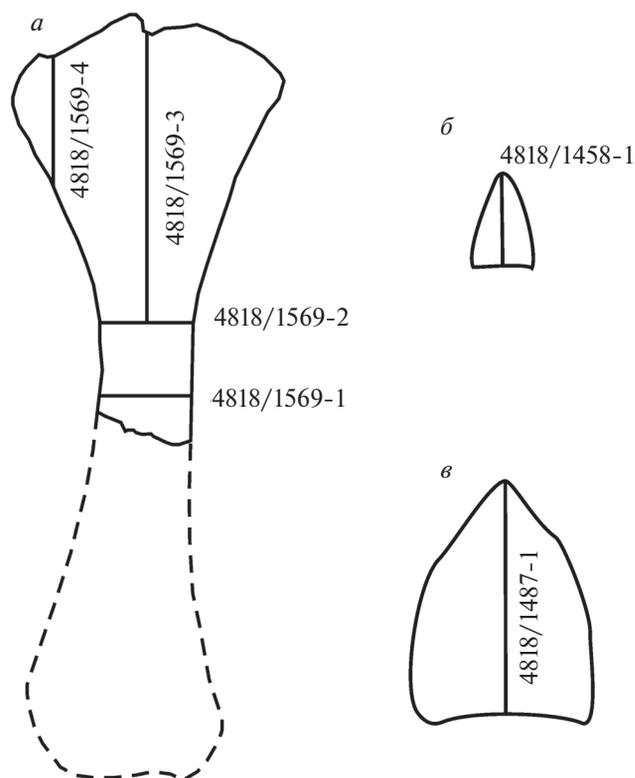


Рис. 1. *Dvinosaurus campbelli* Gubin, контур бедренной кости (а), малого (б) и крупного (в) гипоцентров с указанием областей взятия проб для гистологического исследования.

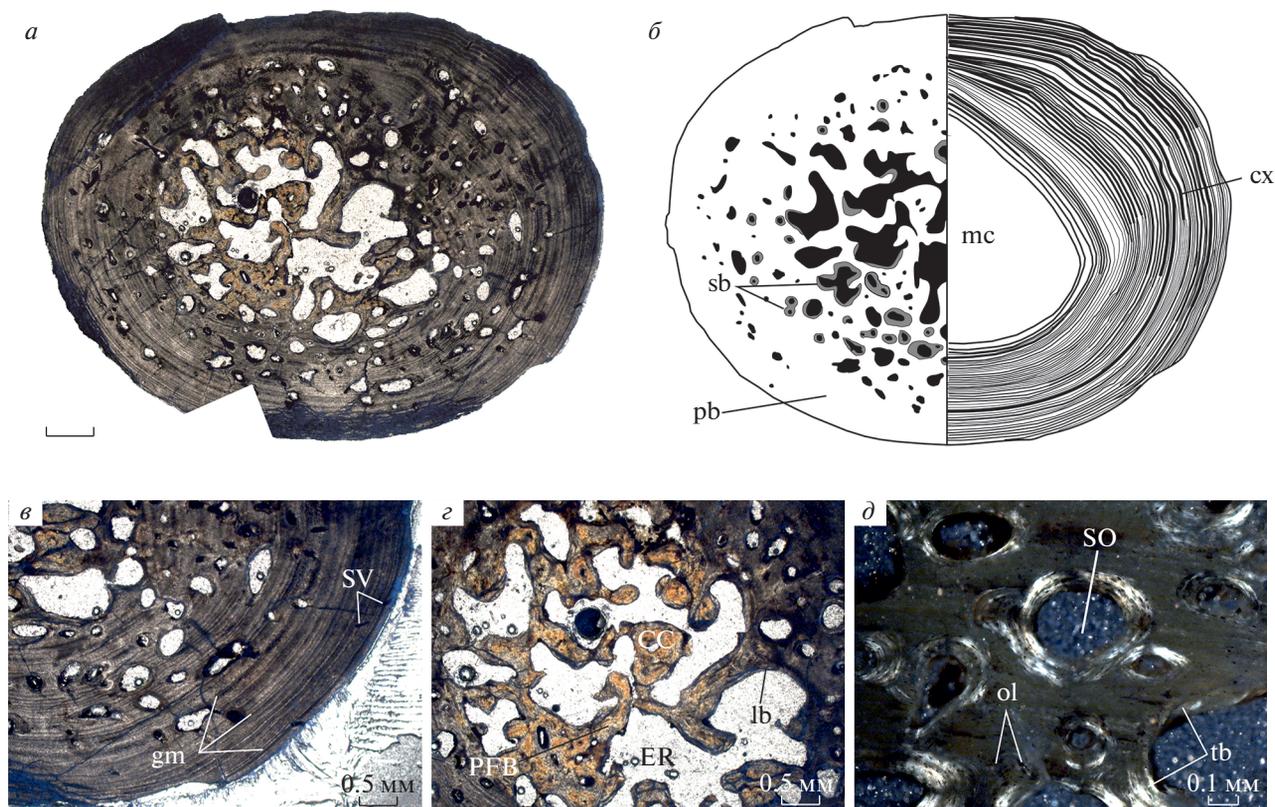


Рис. 2. *Dvinosaurus campbelli* Gubin, поперечный гистологический срез бедренной кости (экз. ПИН, № 4818/1569-2): *a* – общий микроанатомический вид среза; *b* – срез с прорисовкой ростовых меток и обозначением первичной и вторичной кости; *c* – кортикальная часть с многочисленными ростовыми метками; *d* – медуллярная часть; *д* – вторичные остеоны. Обозначения: CC – кальцинированный хрящ; cx – кортекс; ER – эрозивные полости; gm – ростовые метки; lb – ламеллярная кость; mc – медуллярная полость; ol – лакуны остеоцитов; pb – первичная кость; PFB – параллельно-волокнистая кость; sb – вторичная кость; SO – вторичные остеоны; SV – васкулярные каналы; tb – трабекулы. Длина масштабной линейки на *a* и *b* 1 мм.

МИКРОАНАТОМИЧЕСКОЕ И ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПОСТКРАНИАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ *DVINOSAURUS CAMPBELLI*

Бедренная кость ПИН, № 4818/1569 характеризуется утолщенным (“пахиостозным”) периостелиальным кортексом и медуллярной полостью, заполненной крупными трабекулами (рис. 2). Кортекс слабо васкуляризирован и содержит редкие продольно и косо ориентированные васкулярные каналы и первичные остеоны.

Кортекс состоит из первичной параллельно-волокнистой кости (рис. 2, *a*, *в*). Лакуны остеоцитов многочисленны, округлой и овальной формы. Кортекс содержит многочисленные сближенные ростовые метки: линии остановки роста (LAG) и аннулы (annuli) числом не менее 57 (рис. 2, *a*, *б*). Внутренняя и средняя часть периостелиального кортекса демонстрирует значительную степень вторичного преобразования (“ремоделинга”), выраженную в наличии полостей эрозии и вторичных остеонов. Плотная Гаверсова кость не

сформирована. Отмечаются вторичные остеоны второй генерации.

Трабекулы, заполняющие медуллярную полость, состоят из внешнего тонкого слоя эндостелиальной вторичной ламеллярной кости и нерезорбированного кальцинированного хряща во внутренней части (рис. 2, *г*, *д*). На двух продольных срезах бедра, сделанных в метафизарной и эпифизарной областях, можно наблюдать достаточно тонкий кортекс (рис. 3, *a*, *з*), сужающийся в проксимальном направлении и содержащий немногочисленные, в отличие от поперечного среза на уровне диафиза, ростовые метки (экз. ПИН, № 4818/1569-4). Эпифизарная область содержит плотный кальцинированный хрящ (рис. 3, *б*). Метафизарная область содержит трабекулы, сформированные хрящом и эндохондральной костью, перимедуллярная стенка в основном состоит из кальцинированного хряща (рис. 3, *в*). Лакуны кортикальных остеоцитов сравнительно небольшие, округлой и овальной формы (от 15 до 30 мкм в длину).

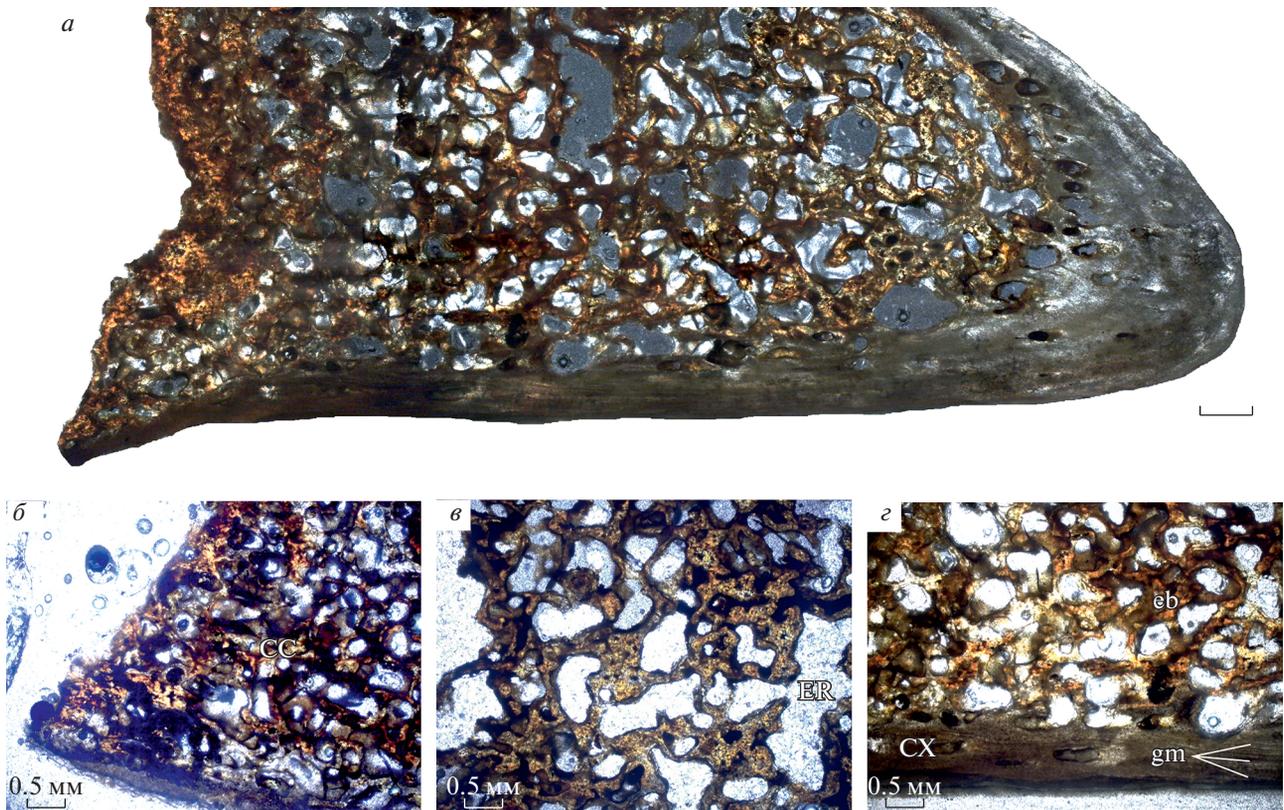


Рис. 3. *Dvinosaurus campbelli* Gubin, продольный гистологический срез бедренной кости (экз. ПИН, №№ 4818/1569-3 и 1569-4): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – эпифизарная область; *в* – метафизарная область; *з* – тонкий кортекс с немногочисленными ростовыми метками. Обозначения: CC – кальцинированный хрящ; CX – кортекс; eb – эндохондральная кость; ER – эрозийные полости; gm – ростовые метки. Длина масштабной линейки на *a* 1 мм.

Наиболее мелкий гипоцентр (экз. ПИН, № 4818/1458-1) характеризуется губчатым (=“остеопорозным”) строением, т.е., наличием обширной губчатой эндохондральной области (рис. 4, *a*). Кортекс не выражен. Внешняя часть гипоцентра сформирована первичной параллельно-волокнистой костью (рис. 4, *з*). Эндохондральная часть представлена сравнительно толстыми трабекулами, которые сформированы ламеллярной костью (наружная часть), и значительным количеством нерезорбированного хряща (внутренняя часть) (рис. 4, *б, в*). Лакуны остеоцитов многочисленны, округлой и овальной формы (от 10 до 40 мкм в длину).

Более крупный гипоцентр ПИН, № 4818/1487 (рис. 5, *a*) имеет сходное с экз. ПИН, № 4818/1458 губчатое строение, но отличается от него наличием выраженного периостелиального кортекса, ростовых меток, меньшей плотностью губчатой области, меньшим количеством хряща в трабекулах.

Периостелиальный кортекс у экз. ПИН, № 4818/1487 сформирован ламеллярной костью. Внешняя часть кортекса плотная и аваскулярная. Внутренняя часть кортекса частично резорбирована и содержит крупные полости эрозии и вторич-

ные остеоны (рис. 5, *з*). Кортекс содержит ростовые метки (gm) и многочисленные косо ориентированные волокна Шарпея. Лакуны остеоцитов многочисленны, округлой и овальной формы (от 10 до 30 мкм в длину). В пределах эндохондральной части отмечается присутствие вторичных остеонов (рис. 5, *б, в*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Характерными микроанатомическими/гистологическими особенностями костей конечностей (бедренной кости) *Dvinosaurus* являются наличие плотного, толстого периостелиального кортекса в диафизе, состоящего из параллельно-волокнистого матрикса, содержащего большое количество (около 57) ростовых меток. Данные особенности сходны с таковыми у современных исполлинских саламандр (*Cryptobranchidae*), для которых также характерно наличие толстого кортекса, сформированного параллельно-волокнистым костным матриксом, который содержит несколько близко расположенных друг к другу ростовых меток (Castanet et al., 2003; Canoville, Laurin, 2009; Canoville et al., 2018; Skutschas et al.,

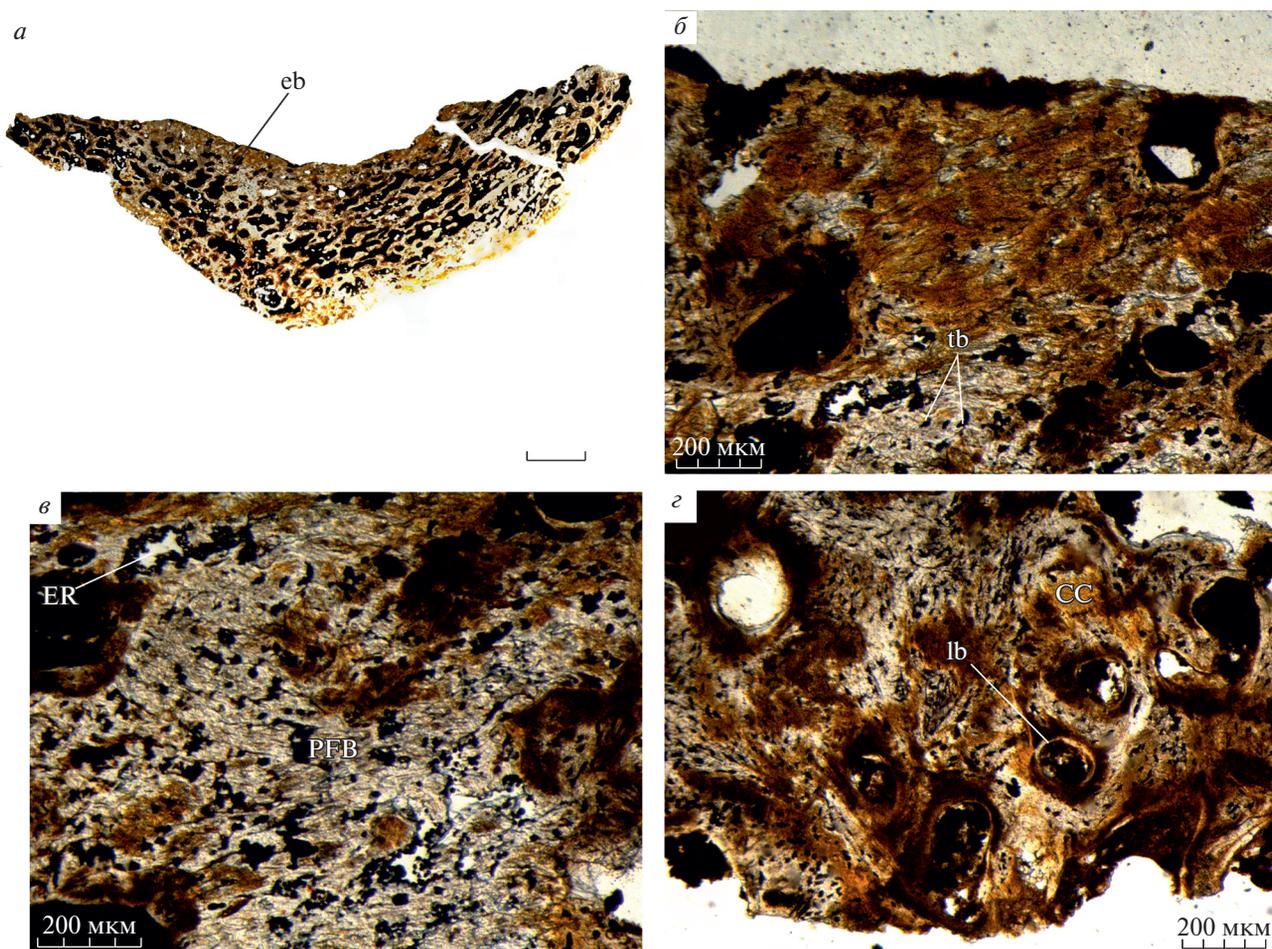


Рис. 4. *Dvinosaurus campbelli* Gubin, поперечный гистологический срез малого гипоцентра (экз. ПИН, № 4818/1458-1): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – детали строения верхней эндохондральной части; *в* – детали строения средней эндохондральной части; *г* – детали строения нижней эндохондральной части. Обозначения: СС – кальцинированный хрящ; *eb* – эндохондральная кость; ER – эрозионные полости; *lb* – ламеллярная кость; PFB – параллельно-волокнистая кость; *tb* – трабекулы губчатой кости. Длина масштабной линейки на *a* 2 мм.

2019). Другой общей особенностью исполинских саламандр и *Dvinosaurus* является наличие сети продольно и косо ориентированных сосудов (Skutschas et al., 2019). Присутствие параллельно-волокнистого костного матрикса свидетельствует о сравнительно медленном росте [при быстром росте откладывается рыхлый костный матрикс (Amprino, 1947; Margerie et al., 2002)], который, судя по наличию ростовых меток, был циклическим. Медленный циклический рост характерен для пост-ювенильных стадий онтогенеза как хвостатых амфибий (современных и ископаемых), так и для различных *Temnospondyli* [напр., крупноразмерные метопозавриды *Metoposaurus* и *Du-tuitosaurus*, миниатюризированные диссороеиды *Arateon* (Steyer et al., 2004; Sanchez et al., 2010; Konietzko-Meier, Sander, 2013)].

По количеству ростовых меток в кортексе *Dvinosaurus* превосходит всех известных *Temnospondyli* (Steyer et al., 2004; Mukherjee et al., 2010; San-

chez et al., 2010; Konietzko-Meier, Sander, 2013). Следует отметить, что зоны кортекса между ростовыми метками формируются в более благоприятных условиях, а сами ростовые метки, такие как аннулы и линии остановки роста, формируются при неблагоприятных условиях, когда рост животного и остеогенез сильно замедляется или прекращается полностью (Steyer et al., 2004). Не исключено, что *Dvinosaurus* в течение всей жизни многократно испытывал экологический стресс, что подтверждается наличием большого количества ростовых меток. Наличие большого количества ростовых меток (и узких зон между ними) также указывает на сезонность климата и, возможно, на частые смены благоприятных условий на неблагоприятные. Здесь нужно учитывать то, что по всем морфологическим и гистологическим (см. ниже) показателям *Dvinosaurus* были постоянноводными формами и находились в прямой зависимости от водной среды, в которой они оби-

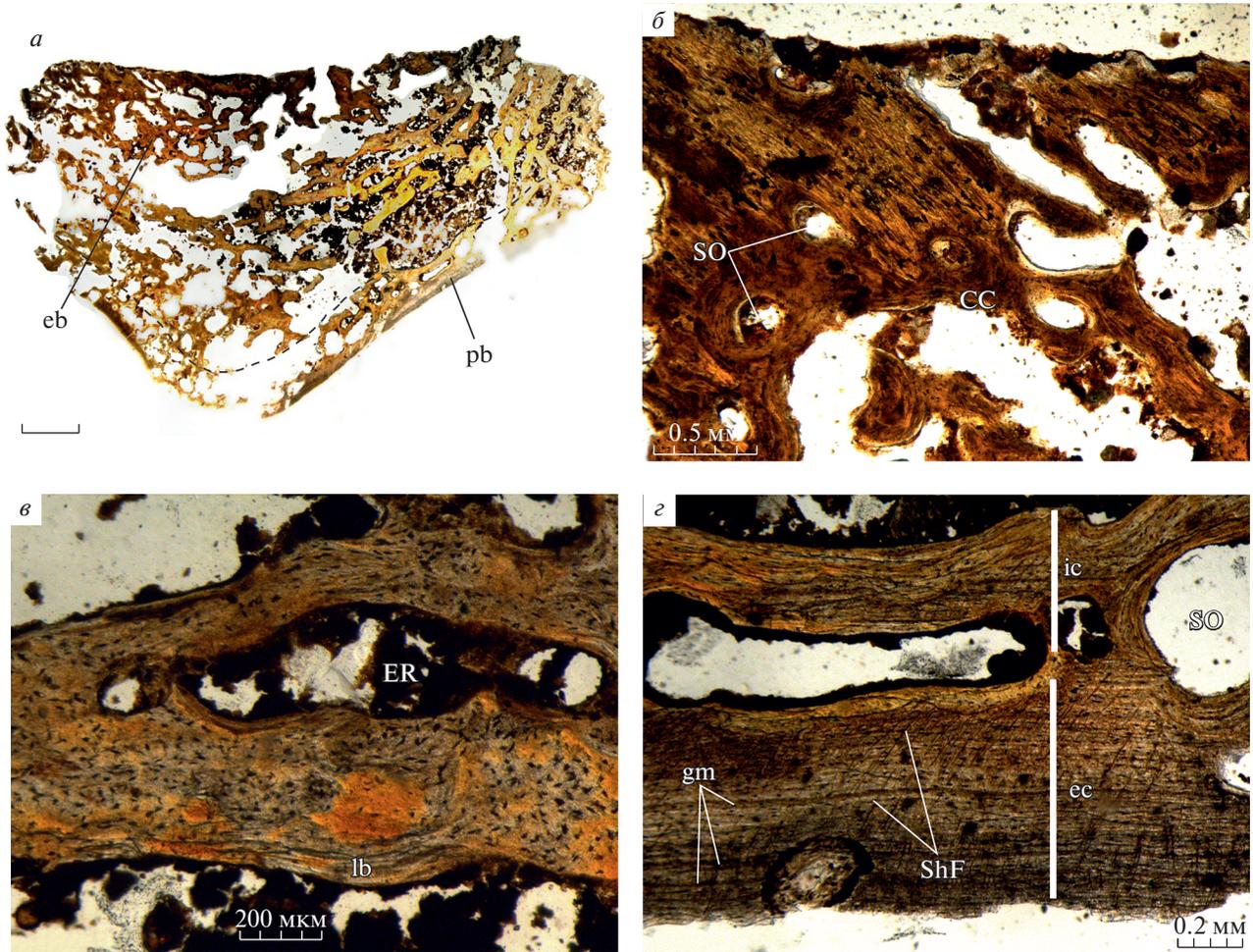


Рис. 5. *Dvinosaurus campbelli* Gubin, поперечный гистологический срез крупного гипоцентра (экз. ПИН, № 4818/1487-1): *a* – общий микроанатомический вид среза; *б* – детали строения верхней эндохондральной части; *в* – детали строения средней эндохондральной части; *з* – детали строения периостального кортекса с ростовыми метками и волокнами Шарпея. Обозначения: CC – кальцинированный хрящ; eb – эндохондральная кость; ec – внешний кортекс; ic – внутренний кортекс; ER – эрозийные полости; gm – ростовые метки; lb – ламеллярная кость; pb – периостальный кортекс; ShF – волокна Шарпея; SO – вторичные остеоны. Длина масштабной линейки на *a* 2 мм.

тали. Изменения водного режима в сторону уменьшения площадей местообитания и, как следствие, кормовых площадей из-за засух, носивших, по-видимому, сезонный характер, могли влиять на активность *Dvinosaurus*, когда животные переживали неблагоприятный сезон в состоянии анабиоза. Циклический характер роста *Dvinosaurus* отражает климатическую сезонность, имевшую место в конце перми на территории Восточно-Европейской платформы (Kuleshov et al., 2019).

Морфологические особенности, являющиеся следствием неотенической природы *Dvinosaurus*, проявляются в строении черепа и элементов посткrania (Шишкин, 1973; Губин, 2004). К данным особенностям относятся: параболическая форма черепа крупноразмерных особей (ширина больше длины от кончика морды до затылочного

края); сохранение в дефинитивном состоянии широких желобов артериальных сосудов на *segotobranchialia*, указывающих на сохранение жаберной дыхательной функции; развитие *crista interenteripcondylaris* на плечевой кости вплоть до формирования энтепикондиллярного отверстия (Губин, 2004); неполная оксификация стенок передней части меккелева канала на зубной кости (Губин, 2004); частичное или полное неокостеневание эпифизарных частей плечевой и бедренной костей; неокостеневание костей автоподия; неокостеневание тазовых элементов (*pubis*, *ischium*). Таким образом, основной неотенической чертой является частичное или полное неокостеневание элементов скелета с сохранением на протяжении всей жизни хрящевой ткани. Исследование посткраниальных элементов скелета (*femur*, *hypocentrum*) на гистологическом уровне показы-

вает, что для *Dvinosaurus* также характерно наличие нерезорбированного хряща в костных элементах у крупноразмерных форм (в трабекулах медуллярной полости крупной бедренной кости и эндохондральной части гипоцентров). Наличие большого количества ростовых меток, значительно превосходящих число таковых у прочих *Temnospondyli*, чья гистология изучалась, может косвенно указывать на неотеничность *Dvinosaurus* (при условии, что все они или большинство формировались ежегодно, и их число соответствует количеству прожитых индивидуумом лет). Если проводить аналогию с современными хвостатыми амфибиями, то неотеническая личинка тигровой амбистомы *Ambystoma tigrinum* живет в 1.5 раза дольше, чем особь, полностью прошедшая метаморфоз, и ее максимальный возраст составляет 25 лет (Sever, Dineen, 1978). Среди постоянноводных неотеников, средняя продолжительность жизни европейского протей *Proteus anguinus* доходит до 68 лет (Bulog et al., 2000), а продолжительность жизни исполинских саламандр (в неволе), с которыми *Dvinosaurus* демонстрирует сходство в микроанатомическом/гистологическом строении бедренных костей, составляет 60 лет для *Andrias* и около 30 лет для *Surgitobranchus* (Browne et al., 2014). Определение индивидуальных возрастов (=скелетохронология) *Dvinosaurus* требует значительной выборки костей разновозрастных особей и может быть предметом будущего исследования.

Dvinosaurus были прекрасно адаптированы к водному образу жизни и относятся к гидробионтной (постоянноводной) группе экобиоморф (Ивахненко, 2001). Наличие гиобранхиальных окостенений жаберно-подъязычного аппарата с широкими желобами артериальных сосудов на *ceratobranchialia* у крупноразмерных особей (Sushkin, 1936; Bystrow, 1938; Шишкин, 1973) указывают на сохранение педоморфных черт на протяжении всей жизни. На черепной крыше и лабиальной стороне нижней челюсти отмечается хорошо развитая система каналов боковой линии (Шишкин, 1973; Губин, 2004), имеющая значение для постоянноводных форм. Конечности *Dvinosaurus* были не приспособлены к перемещению по суше и активному водному образу жизни. Суставные головки относительно коротких бедренных костей *D. campbelli* окостеневали плохо (Губин, 2004), что может свидетельствовать о малой нагрузке на задние конечности, которые могли быть приспособлены для маневрирования в водной среде. Проксимальный конец плечевой кости *D. primus* и *D. egregius* нес хрящевую гленодистальную головку, дистальные суставные поверхности также не окостеневали (Никитин, 1995). Подобное можно наблюдать и у *D. campbelli*. Элементы автоподия, вероятно, также не окостеневали — на наиболее полном скелете *D. primus* из местонахож-

дения Соколки (экз. ПИН, № 2005/41) при хорошо сохранившихся плечевой кости и костях предплечья, кости кисти отсутствуют. Помимо прочего, кости автоподия не найдены ни в одном из местонахождений, откуда известны остатки *Dvinosaurus*. Гистологическое исследование показывает, что кости конечностей *D. campbelli* (бедренная кость) утяжелены за счет утолщения периостелиального кортекса (пахиостоз), а также заполнения медуллярной полости массивными вторичными трабекулами, и имели соответствующее увеличение компактности кости (остеосклероз), характерное для постоянноводных форм среди тетрапод (Houssaye et al., 2016). С другой стороны, для *Dvinosaurus* характерны губчатые (остеопорозные) гипоцентры, сходные с таковыми у крупных водных *Temnospondyli* (Danto et al., 2016, 2017). Комбинация “облегченных” губчатых позвонков и одновременно “утяжеленных” пахиостеосклерозных костей конечностей не является уникальной чертой *Dvinosaurus* и ранее была обнаружена у хористодер (ископаемые водные диапсиды), морских ящеров-мозазавров и других водных тетрапод (Houssaye, 2013; Houssaye et al., 2016; Skutschas, Vitenko, 2017). Кроме этого, наличие двух различных микроанатомических специализаций скелета было обнаружено у базальной водной черепахи *Mesochelydia indet.* из нижнего мела Якутии; у этой черепахи было отмечено наличие сравнительно пористых облегченных элементов панциря и “утяжеленной” пахиостозной плечевой кости (Skutschas et al., 2020).

Описанные выше микроанатомические особенности бедренных костей с характерной пахиостозностью за счет плотного и толстого периостального кортекса, указывают на дополнительное увеличение костной массы, что связано с гидростатическим или гидродинамическим контролем плавучести, а также с плавательными способностями и скоростью передвижения. Это не противоречит данным по гистологии как современных, так и ископаемых представителей клады амниот, адаптированных к водному образу жизни (Houssaye et al., 2016). Относительно плоская крыша черепа с обращенными вверх орбитами создавали поле зрения, удобное для нападения на добычу из придонной части водоема. Наличие слабых и не приспособленных для активного плавания конечностей у *Dvinosaurus* согласуется с генеральным планом строения прочих *Temnospondyli* и их предполагаемой засадной стратегией (затаивание) во время охоты (Ивахненко, 2001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амалицкий В.П. *Dvinosauridae* (Северо-Двинские раскопки проф. В.П. Амалицкого, вып. 1). Петроград, 1921. 20 с.

- Голубев В.К., Буланов В.В. Амфибии сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.
- Губин Ю.М. Новый двинозавр (Amphibia: Temnospondyli) из верхнетатарских отложений Среднего Поволжья // Палеонтол. журн. 2004. № 2. С. 72–80.
- Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката — позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. 200 с.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Наука, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.
- Миних М.Г., Миних А.В., Сенников А.Г. и др. Новые данные о представителях фауны позвоночных в вятском ярусе верхней перми бассейна Верхней Волги // Недр Поволжья и Прикаспия. 2015. № 82. С. 28–35.
- Никитин В.Б. К морфологии посткраниального скелета Dvinosaurus (Amphibia, Temnospondyli). 1. Структурное разнообразие передней конечности // Палеонтол. журн. 1995. № 3. С. 76–85.
- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).
- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Вьюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” (комментарии к публикации) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.
- Amprino R. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de differences dans la vitesse de l'acrosissement // Arch. Biol. 1947. V. 58. P. 315–330.
- Browne R.K., Li H., Wang Z. et al. The giant salamanders (Cryptobranchidae): Part B. Biogeography, ecology and reproduction // Amphibian and Reptile Conservation. 2014. V. 5. P. 30–50.
- Bulog B., Schlegel P. Biology and functional morphology of Proteus anguinus (Amphibia, Caudata) // Pflugers Arch. 2000. V. 439. P. 165–167.
- Bystrow A.P. Morphologische Untersuchungen der deckknochen desschädels der Wirbeltiere: Schädel der Stegocephalen // Acta Zool. 1935. V. 16. S. 65–77.
- Bystrow A.P. Dvinosaurus als neotenische Form der Stegocephalen // Acta Zool. 1938. V. 19. S. 209–295.
- Canoville A., Laurin M. Microanatomical diversity of the humerus and lifestyle in lissamphibians // Acta Zool. 2009. V. 90. P. 110–122.
- Canoville A., Zanno L., Zheng W., Schweitzer M.H. New data on the skeletal distribution, microstructure, and chemistry of medullary bone in Neornithes — paleobiological implications // 5th International Paleontological Congress; Paris. P., 2018. P. 912.
- Castanet J., Francillon-Vieillot H., de Ricqlès A. The skeletal histology of the amphibia // Amphibian Biology. Vol. V. Osteology / Eds. Heatwole H., Davies M. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons, 2003. P. 1598–1683.
- Danto M., Witzmann F., Fröbisch N.B. Vertebral development in Paleozoic and Mesozoic tetrapods revealed by paleohistological data // PLoS One. 2016. V. 11. P. 1–30.
- Danto M., Witzmann F., Pierce S.E., Fröbisch N.B. Intercentrum versus pleurocentrum growth in early tetrapods: A paleohistological approach // J. Morphol. 2017. V. 278. P. 1262–1283.
- De Margerie E., Cubo J., Castanet J. Bone typology and growth rate: testing and quantifying ‘Amprino’s rule’ in the mallard (Anas platyrhynchos) // C. R. Acad. Sci. Biol. 2002. V. 325. P. 221–230.
- Francillon-Vieillot H., de Buffrenil V., Castanet J. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues // Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends. V. 1 / Ed. Carter J.G. N.Y.: Van Nostrand Reinhold, 1990. P. 471–530.
- Houssaye A. Palaeoecological and morphofunctional interpretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 2013. V. 88. P. 117–139.
- Houssaye A., Sander P.M., Klein N. Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy—more complex than previously thought // Integr. and Compar. Biol. 2016. V. 56. № 2. P. 1–21.
- Konietzko-Meier D., Sander P.M. Long bone histology of Metoposaurus diagnosticus (Temnospondyli) from the Late Triassic of Krasiejów (Poland) and its paleobiological implications // J. Vertebr. Paleontol. 2013. V. 33. P. 1003–1018.
- Kuleshov V.N., Arefiev M.P., Pokrovsky B.G. Isotope characteristics ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) of continental carbonates from Permian–Triassic rocks in the Northeastern Russian Plate: Paleoclimatic and biotic reasons and chemostratigraphy // Lithol. and Miner. Resources. 2019. V. 54. P. 489–510.
- Mukherjee D., Ray S., Sengupta D.P. Preliminary observations on the bone microstructure, growth patterns, and life habits of some Triassic temnospondyls from India // J. Vertebr. Paleontol. 2010. V. 30. P. 78–93.
- Olson E.C. Community evolution and the origin of mammals // Ecology. 1966. V. 47. № 2. P. 291–302.
- Prondvai E., Stein K., de Ricqlès A. et al. Development-based revision of bone tissue classification: the importance of semantics for science // Biol. J. Linn. Soc. 2014. V. 112. P. 799–816.
- Sanchez S., de Ricqlès A., Schoch R.R. et al. Developmental plasticity of limb bone microstructural organization in Apaton: histological evidence of pedomorphic conditions in branchiosaurs // Evol. Devel. 2010. V. 12. P. 315–328.
- Schoch R.R. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis // J. Syst. Palaeontol. 2013. V. 11. P. 673–705.
- Sever D.M., Dineen C.F. Reproductive ecology of the Tiger Salamander, Ambystoma tigrinum, in Northern Indiana // Proc. Ind. Acad. Sci. 1978. V. 87. P. 189–203.
- Skutschas P.P., Markova V.D., Kolchanov V.V. et al. Basal turtle material from the Lower Cretaceous of Yakutia (Rus-

sia) filling the gap in the Asian record // *Cret. Res.* 2020. V. 106. P. 1–14.

Skutschas P.P., Saburov P.G., Boitsova E.A., Kolchanov V.V. Ontogenetic changes in long-bone histology of the cryptobranchid *Eoscapherpeton asiaticum* (Amphibia:Caudata) from the Late Cretaceous of Uzbekistan // *C. R. Palevol.* 2019. V. 18. P. 306–316.

Skutschas P.P., Vitenko D.D. Early Cretaceous choristoderes (Diapsida, Choristodera) from Siberia, Russia // *Cret. Res.* 2017. V. 77. P. 79–92.

Stein K., Prondvai E. Rethinking the nature of fibrolamellar bone: an integrative biological revision of sauropod plexiform bone formation // *Biol. Rev.* 2014. V. 89. P. 24–47.

Steyer J.S., Laurin M., Castanet J., De Ricqlès A. First histological and skeletochronological data on temnospondyl growth: palaeoecological and palaeoclimatological implications // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2004. V. 206. P. 193–201.

Sushkin P.P. Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from the USSR. III. *Dvinosaurus amalitski*, a perennibranchiate stegocephalian from the Upper Permian of North Dvina // *Trav. Inst. Paléozool., Acad. Sci. USSR.* V. 5. P. 43–91.

Histology of *Dvinosaurus campbelli* (Temnospondyli, Dvinosauria) from the Late Permian Locality Gorokhovets, Vladimir Region

A. V. Uliakhin, P. P. Skutschas, P. G. Saburov

The microanatomical and histological structure of the femur and hypocenters of the neotenic temnospondil amphibian *Dvinosaurus campbelli* from the Late Permian locality Gorokhovets, Vladimir Region, is described (Upper Vyatka, subzone *Chroniosuchus paradoxus* of the *Scutosaurus karpinskii* zone). The femoral *D. campbelli* is characterized by a “pachyostic” structure (dense thick periosteal cortex in the diaphysis) and a large number (about 57) of growth marks; for the hypocenter—“osteoporotic” structure. The neotenic nature of *D. campbelli* is confirmed by the presence of unresorbed cartilage in bone elements in large-sized forms. Microanatomical and morphological features indicate that *D. campbelli* was characterized by an ambush strategy (hiding) during the hunt.

Keywords: Temnospondyli, *Dvinosaurus*, neoteny, histology, Severodvinian, Upper Permian, Gorokhovets, Eastern Europe