

На правах рукописи



БОЯРИНОВА
Елена Ильинична

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

Специальность 1.6.2 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

Научный руководитель:

Новиков Игорь Витальевич, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории палеогерпетологии ПИН РАН

Официальные оппоненты:

Черепанов Геннадий Олегович, доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Наугольных Сергей Владимирович, профессор РАН, доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики направления стратиграфии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Геологического института Российской академии наук

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт Российской академии наук

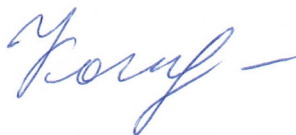
Защита состоится 04 июня 2025 г. в 11:00 часов на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский пр-т, д. 33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/66c/5c2dzfeg1pu59ake1772hfku72rzhc6m.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66; konovalovavera@mail.ru

Автореферат разослан «___» апреля 2025 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
К.Г.-М.Н.



В.А. Коновалова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Важнейшим элементом позднепермской континентальной биоты на Земле были парейазавры (*Parareptilia*). Вместе с дицинодонтами (*Theromorph*) они представляли собой крупнейших эффективных фитофагов своего времени, формируя основу доминантного блока сообщества тетрапод. В Восточной Европе парейазавры появились сразу после поздневаделупского 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 определяемыми остатками тетрапод. Согласно последней ревизии (Ивахненко, 2008), основанной на результатах изучения черепа, список валидных таксонов восточноевропейских парейазавров 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 парейазавров 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 парейазавров 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 парейазавров являются кожные окостенения, или остеодермы. В коже одного парейазавра 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 парейазавров, что позволяет уверенно соотнести их с известными таксонами. В ряде местонахождений наличие парейазавров устанавливается только по находкам остеодерм, а в некоторых местонахождениях остеодермы по своему количеству преобладают над другими скелетными остатками парейазавров, исчисляясь десятками.

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

остеодерм необходимо 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.

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 ученых «Эволюционная и функциональная морфология позвоночных», посвященной 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 ученых-палеонтологов (Москва, 2024), а также на 16 и 19-м Международных конгрессах по каменноугольной и пермской системам (ICCP) (Китай, 2007; ФРГ, 2019), 20-м Ежегодном

общем собрании Европейского общества палеонтологии позвоночных (EAVP) (Италия, Беневенто, 2022), 84-м Ежегодном общем собрании Общества палеонтологии позвоночных (SVP) (США, Цинциннати, 2023), 22-м регулярном общем собрании Палеонтологического общества Южной Африки (PSSA) (ЮАР, Храаф-Рейнет, 2024).

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 7 глав, заключения, 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 объяснений 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 парейазаврам.

За помощь в гистологическом и микроанатомическом исследовании материала автор признателен 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 парейазавров 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 парейазавров, хранящихся в ВПМ, и помощь в полевых исследованиях местонахождений парейазавров в Кировской и Оренбургской обл. Огромное спасибо моей семье и особенно супругу В.К. Голубеву за безграничное терпение и постоянную разностороннюю помощь и поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения

В главе рассмотрена история изучения остеодермального покрова парейазавров и история таксономии парейазавров Восточной Европы. Первая находка парейазавров – почти полный скелет с черепом и остеодермами – была сделана Э.Г. Бейном в Южной Африке в 1838 г. (Bain, 1845). В последующие годы XIX в. в Южной Африке было обнаружено еще несколько скелетов парейазавров, которые были изучены Р. Оуэном и Г.Г. Сили. Сили был первым исследователем, обратившем внимание на остеодермы как на объект таксономической значимости. Он ввел первые термины для описания остеодермального покрова и отдельных остеодерм и на основании одних только остеодерм выделил новый вид парейазавров (Seeley, 1908). Следующим важным шагом в изучении остеодермального покрова парейазавров стала статья Д.М.С. Уотсона (Watson, 1914). В ней автор охарактеризовал все известные на тот момент таксоны парейазавров, делая упор на морфологию остеодерм и строение панциря, и привязал эти таксоны к стратиграфической шкале, в результате чего сложилась первая картина поэтапного исторического развития остеодермального покрова южноафриканских парейазавров. Еще одной важной работой по остеодермам стала публикация Л.Д. Бунстры (Boonstra, 1934), которая является частью цикла статей (выходили с 1929 по 1934 гг.), объединенных общим названием “Pareiasaurian studies”. В ней представлены морфологические особенности остеодермального покрова всех известных на тот момент таксонов парейазавров. Это была крупнейшая работа по кожным окостенениям парейазавров. В ней остеодермы (в первую очередь) рассматривались как диагностический материал. Но помимо значимости кожных окостенений в систематике парейазавров Бунстра уделил внимание вопросу эволюционных изменений остеодермального покрова.

Изучение парейазавров в России началось в конце XIX в. с открытия В.П. Амалицким первого местонахождения их остатков на р. М. С. Двине. До сих пор это местонахождение, уникальное по сохранности материала, является одним из крупнейших захоронений парейазавров (более одного десятка полных сочлененных скелетов, несколько десятков черепов и сотни изолированных костей, в том числе и остеодерм) и других представителей позднелермской наземной биоты в мире. В 1922 г., уже после смерти Амалицкого, вышла первая публикация по новым российским парейазаврам с короткими диагнозами, в которых важное место занимала характеристика остеодермального покрова (Amalitzky, 1922).

В последующие годы наиболее важный вклад в изучение парейазавров внесли Р. Брум, С.Г. Хотон, А.П. Гартман-Вейнберг, И.А. Ефремов, Ф.Р. фон

Хюне, А.С. Бринк, А.П. Быстров, Г.Х. Финдли, М.Ф. Ивахненко, Д. Араужо-Барберена, М. Ли, М. Бентон, Л. Цудзи, Х. Цизнерос и М. Ван ден Брант. Ивахненко (1987, 2008) провел ревизию восточноевропейских парейазавров, согласно которой валидными являются следующие таксоны: *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), *S. tuberculatus* (Amalitzky, 1922), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev in Ivachnenko, 1987, *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937), *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937 и *Obirkovia gladiator* Bulanov et Jashina, 2005.

В результате 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 30 родов и 50 видов, из которых в настоящее время признаются валидными 21 род и около 25 видов (Lee, 1997; Ивахненко, 2008; Benton, 2016; Van den Brandt et al., 2021; Бояринова, Голубев, 2023). У большинства парейазавров обнаружены посткраниальные остеодермы, а те случаи, когда остеодермы не известны, легко объясняются неполной сохранностью материала. В морфологических исследованиях основное внимание уделялось краниальному материалу, значительно реже посткраниальному эндоскелету. В отношении посткраниальных остеодерм обычно лишь отмечался факт их наличия, а 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 была 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.

Глава 2. Материалы и методы

В работе использован весь доступный материал по посткраниальным остеодермам восточноевропейских парейазавров из коллекций Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН, Москва), Вятского палеонтологического музея (ВПМ, Киров), Музея «Самоцветы» (МС, Москва) и Дома природы (Череповец): около 800 изолированных остеодерм и 23 скелета с остеодермами из 39 верхнепермских местонахождений (в том числе из всех типовых местонахождений). В качестве сравнительного привлекался материал по южноафриканским парейазаврам (включая голотипы *Bradysaurus baini*, *Pareiasaurus serridens*, *Pareiasuchus nasicornis* и *Pumiliopareia pricei*) из коллекций музеев ЮАР и Великобритании: Iziko South African Museum (Кейптаун), Evolutionary Studies Institute (Йоханнесбург), Council for Geoscience (Претория), Natural History Museum (Лондон).

Исследования проводились с применением классических палеонтологических методов морфологического изучения и построения системы тетрапод. Для выяснения внутреннего строения и создания детальных изображений внешней поверхности остеодерм применялся метод рентгеновской компьютерной томографии (РКТ) с помощью сканирующего нанотомографа “Neoscan 80” (ПИН) и проводились гистологические исследования тонких срезов (шлифов) остеодерм. Для получения объемного изображения образца в работе применялась методика создания 3D-моделей, с помощью ручного 3D-сканнера, работающего по принципу структурированного освещения.

Глава 3. Морфология посткраниальных остеодерм

Кожные окостенения (или остеодермы) – это костные образования, формирующиеся в мезодермальном слое кожи (кориуме) и развивающиеся независимо от внутреннего скелета у некоторых четвероногих животных. Как правило, в индивидуальном развитии амниот остеодермы возникают позже других дермальных костей и появляются на стадии вылупления или уже после него (например; Vickaryous, Hall, 2008). Наиболее раннее упоминание термина «остеодерма» встречено в работе Г.Ф. Гадова (Gadow, 1901). Кожные окостенения как часть покровного скелета тетрапод 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.

В позднепермских континентальных отложениях Восточной Европы встречаются кожные окостенения, принадлежащие только двум группам тетрапод: рептилиоморфным амфибиям хронизухиям (*Chroniosuchia*) (Голубев, 2000) и парейазаврам. Парейазавры являются крупнейшими наземными панцирными животными пермского периода. Остеодермальный покров – характерная их особенность: из 21 валидного рода наличие остеодерм установлено у 16. Остеодермы парейазавров представляют собой костные бляшки разнообразной формы и размеров. Часто это массивные образования, которые хорошо сохраняются в ископаемом состоянии.

Терминология для морфологического описания посткраниальных остеодерм парейазавров была частично предложена уже в начале XX в. (Seeley, 1892; Boonstra, 1934). Позже она пополнялась отдельными терминами (например, Findlay, 1970; Araújo-Barberena, 1987), однако к настоящему времени так и не была унифицирована, а существующих анатомических терминов недостаточно для описания всех присутствующих на остеодермах морфологических элементов и их особенностей. Поэтому в данном исследовании предложена новая терминология, которая включает и некоторые ранее предложенные понятия. Для однозначного понимания каждый морфологический элемент

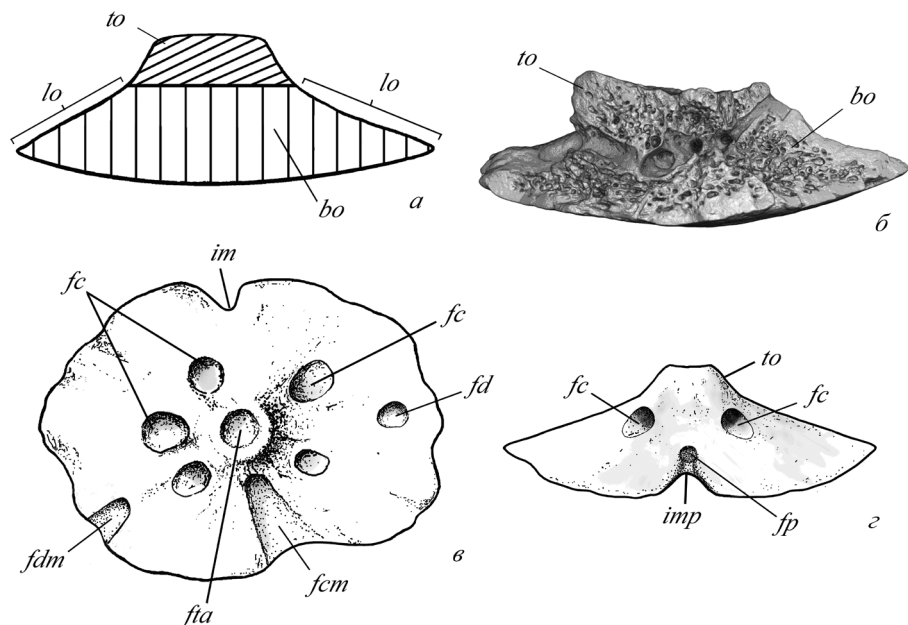


Рис. 1. Общая схема морфологического строения платформенной остеодермы парейазавров на примере *Scutosaurus*: а, б – общий план строения: а – схема; б – радиальный срез, РКТ-модель, на границе платформы и дорсального возвышения видны толстые субгоризонтальные каналы васкулярной системы; экз. ПИН, № 3919/58, *Scutosaurus itilensis*, местонахождение Ключевой Овраг, Республика Татарстан, нижеватский подъярус; в – вид сверху; г – вид сбоку. Обозначения: *bo* – основание остеодермы (*basis osteodermæ*), *cr* – радиальные гребни (*crista radialis*), *fta* – апикальная ямка (*fossa tuberi apicalis*), *fc* – замкнутые опоясывающие ямки (*fossae circumcinctae*), *fcm* – краевые опоясывающие ямки (*fossae circumcinctae marginales*) *fd* – дорсальная замкнутая ямка, *fdm* – дорсальная краевая ямка (*fossa dorsalis marginalis*), *fp* – задняя ямка (*fossa posterior*), *im* – краевая вырезка (*incisura marginalis*), *imp* – краевая задняя ямка (*incisura marginalis posterior*), *lo* – кайма (*limbus basis osteodermæ*), *to* – дорсальное возвышение (*tuber osteodermæ*).

обозначен латинским термином с русским и английским эквивалентами. На основе разработанной терминологии создана общая система описания остеодерм и остеодермального покрова парейазавров.

Посткраниальные остеодермы парейазавров представлены тремя типами: платформенным, коническим и сферическим. Платформенные остеодермы присутствуют у всех парейазавров, для которых установлено наличие остеодерм. Остеодермы платформенного типа характеризуются наибольшим разнообразием морфологических элементов (рис. 1), среди которых выделяются основные (платформа, дорсальное возвышение, кайма) и вспомогательные (ямки, контактные поверхности, вырезки, гребни, бугорки, складки,

канавки, отверстия и др.). 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): пронизывающие остеодерму каналы васкулярной системы внутри платформы часто крупные и горизонтально ориентированные, а внутри дорсального возвышения представлены только многочисленными тонкими субвертикальными канальцами. 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. Основные и вспомогательные элементы морфологически очень разнообразны. В главе подробно описаны все варианты, которые можно наблюдать на изученных остеодермах.

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 посткраниального скелета (позвонками и ребрами), которые представляют собой систему повторяющихся структур осевого скелета. Таким образом, ассоциированные с этими структурами остеодермы также формируют определенный паттерн – набор повторяющихся сегментов, где под сегментом понимается комплекс остеодерм, расположенных в пределах одного позвонка, и связанных с ним правым и левым ребрами. Закономерность распределения остеодерм проявляется в образовании поперечных и продольных рядов, что, в целом, является типичной картиной для рептилий. Названия продольных рядов образованы от названий тех элементов осевого скелета, с которыми они топографически связаны. Таким образом, у парейазавров выделяются невральные ряды остеодерм, топографически связанные с элементами невральных дуг позвонков и костальные ряды остеодерм, топографически связанные с ребрами (рис. 2). Невральные ряды подразделяются на остистые (непарный медиальный и парные латеральные ряды) и зигапофизные. Остеодермальный покров парейазавров можно разделить на несколько областей, что обосновано различиями в морфологическом строении остеодерм, расположенных в разных частях покрова. В латеральном направлении он подразделяется на зоны: осевую, латеральную (костальную) и зону конечностей; в кранио-каудальном направлении – на отделы: шейный или шейно-грудной, спинной, крестцовый и хвостовой.

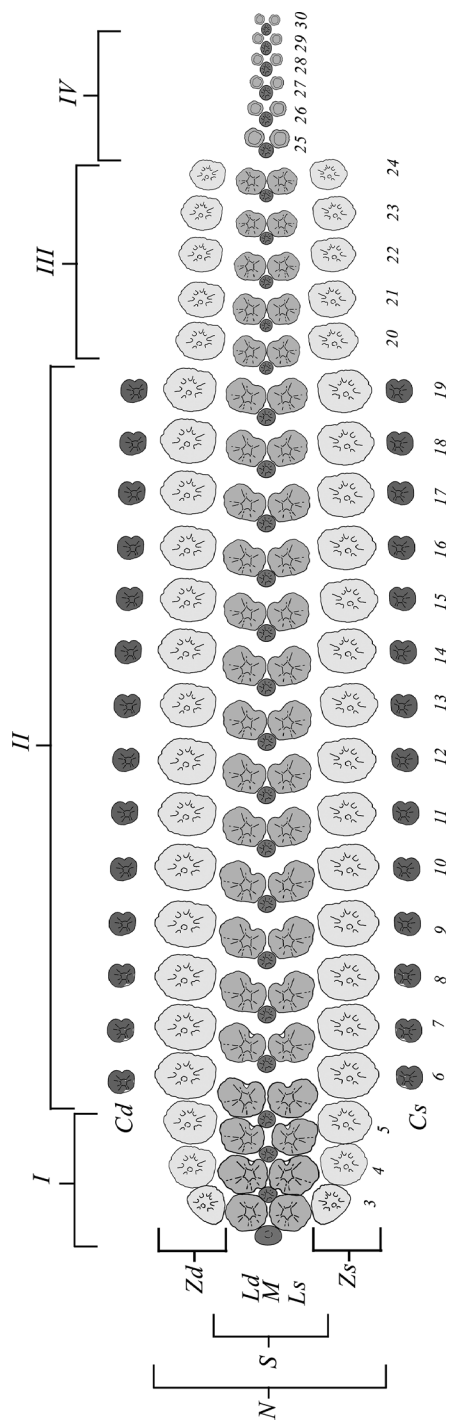


Рис. 2. Схема остеодермального паттерна *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky), основанная на остеодермальном покрове голотипа ПИН, № 2005/1533. Отделы остеодермального покрова: I – шейный, II – спинной, III – крестцовый, IV – хвостовой. Ряды остеодерм: Cd – правый костальный, Cs – левый костальный, Ld – правый латеральный остистый, Ls – левый латеральный остистый, M – медиальный остистый, N – невральный, S – остистый, Zd – правый зигапофизный, Zs – левый зигапофизный.

В главе представлена общая закономерность распределения остеодерм на теле парейазавров, а также предложена система описания остеодермального покрова с учетом пяти характеристик: 1) степени обширности (оценивается площадь области тела, перекрытой остеодермами); 2) наличия основных типов остеодерм (платформенного, конического и сферического); 3) распространенности соединений между остеодермами; 4) наличия или отсутствия медиального остистого ряда; 5) разнообразия морфологических типов платформенных остеодерм.

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). Топографическая изменчивость остеодерм широко распространена у парейазавров. Она проявляется в смене комплекса морфологических элементов или их характеристик (в частности, размеров) у остеодерм в зависимости от их положения в скелете. Проследить ее можно только у таксонов, для которых известны скелеты с остеодермами: *Scutosaurus tuberculatus* и *Deltavjatia rossica*. Иногда можно установить топографическую изменчивость только частично, полагаясь либо на знания о близкородственных таксонах (*Scutosaurus itilensis*), или на основе других данных, например, тафономических (*Senectosaurus karamzini*). Возрастная изменчивость остеодерм парейазавров незначительна и выражается, главным образом, в изменении размеров схожих морфологически остеодерм. Индивидуальную (внутрипопуляционную) изменчивость можно наблюдать только при наличии скелетов с остеодермами нескольких особей, принадлежащих одной популяции (найденных в одном местонахождении). Это условие выполняется только для *D. rossica*. Групповая изменчивость основана на том, что 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 проявление межвидовой изменчивости, то есть как таксономические.

Глава 6. Систематическая часть

В данной главе представлены результаты сравнительного морфологического анализа посткраниального остеодермального покрова валидных таксонов восточноевропейских парейазавров, проведенного в первую очередь по материалам из типовых местонахождений: *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky), *S. tuberculatus* (Amalitzky), *S. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg), *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, *Obirkovia gladiator* Bulanov et Jashina и *Senectosaurus karamzini* Boyarinova et Golubev. Эти результаты демонстрируют, что посткраниальные остеодермы являются важным диагностическим материалом, который позволяет уверенно идентифицировать таксоны родового и видового ранга. Однако остеодермальные признаки, позволяющие разделять семейства парейазавров, не были выявлены.

В главе приведены диагнозы родов и описания видов восточноевропейских парейазавров, основанные на остеодермальном материале.

Род *Deltavjatia* Lebedev in Ivachnenko, 1987. Остеодермальный покров слабообразитый, 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.

Род *Proelginia* Hartmann-Weinberg, 1937. Остеодермальный покров слабообразитый, 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.

Род *Senectosaurus* Boyaginova et Golubev, 2023. 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.

Род *Scutosaurus* Hartmann-Weinderg, 1930. 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.

Все восточноевропейские роды парейазавров принципиально отличаются друг от друга строением остеодермального покрова (кроме *Obirkovia*, известной только по краниальному материалу). Это позволило выделить новый род *Senectosaurus* только на основе остеодерм и подтвердить валидность рода *Proelginia*, который большинством специалистов рассматривается как младший синоним рода *Scutosaurus* (Ефремов, 1940; Ефремов, Вьюшков, 1955; Чудинов, 1964; Каландадзе и др., 1968; Kuhn, 1969; Ивахненко, 1987; Lee, 1997). По строению посткраниального остеодермального покрова монотипический род *Proelginia* более схож с монотипическим родом *Deltavjatia* из сем. *Bradysauridae* и принципиально отличается от родов *Scutosaurus* и *Senectosaurus*, с которыми он включается в одно сем. *Pareiasauridae*.

Различия между видами одного рода парейазавров уже не столь заметны и зачастую носят статистический характер. Например, 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 сохранности, тогда как для определения видов требуется выборка из нескольких десятков остеодерм.

Глава 7. Стратиграфическое распространение парейазавров Восточной Европы

В главе приведены морфологическое описание и результаты таксономической диагностики всего доступного материала по посткраниальным остеодермам парейазавров из 34 местонахождений Восточной Европы. В том числе из местонахождения Марьюшкина Слуда-С (Вологодская обл.) описана необычная остеодерма с асимметричной платформой, представленной двумя закругленно-прямоугольными лопастями неравных размеров, с крупным, низким, куполовидным дорсальным возвышением, с многочисленными мелкими слабовыраженными опоясывающими и дорсальными ямками на верхней поверхности каймы. Вероятно, она принадлежит новому роду (*Pareiasauridae* gen. nov.), так как подобного типа остеодермы не встречены в других восточноевропейских местонахождениях. Из местонахождения Чашенка описаны многочисленные остеодермы, вероятно, нового вида скутозавра (*Scutosaurus* sp. nov.), который отличается от *Scutosaurus tuberculatus* и *S. itilensis* наличием остеодерм с плоской или вогнутой дорсальной поверхностью платформы и с заднебоковой ямкой при дорсальном возвышении.

В результате уточнено стратиграфическое распространение восточноевропейских парейазавров (рис. 3). Установлено присутствие таксонов парейазавров на следующих стратиграфических уровнях (снизу вверх): ванюшонковские слои – *Deltavjatia rossica*; сёминские слои – *Proelginia permiana*, *Scutosaurus* sp., *Pareiasaurina* gen. indet.; кичугские слои – *Scutosaurus* cf. *italensis*, *Scutosaurus* sp., *Senectosaurus* cf. *karamzini*, *Pareiasauridae* gen. nov.; чижевские слои – *Proelginia permiana*, *Senectosaurus* cf. *karamzini*, *Scutosaurus* sp.; ярильские слои – ? *Senectosaurus karamzini*, *Pareiasaurina* gen. indet.; повдинские слои – *Scutosaurus itilensis*, ? *Scutosaurus tuberculatus*, *Scutosaurus* sp., *Senectosaurus karamzini*, *Senectosaurus* aff. *karamzini*; аристовские слои – *Scutosaurus karpinskii*, *Scutosaurus tuberculatus*, *Scutosaurus* sp. nov., *Scutosaurus* sp., ? *Obirkovia gladiator*, *Elginiidae* gen. indet.; гороховецкие слои – *Scutosaurus tuberculatus*, ? *O. gladiator*, *Elginiidae* gen. indet.; лагерные слои – *Elginiidae* gen. indet.

Впервые установлено присутствие рода *Scutosaurus* в ильинском фаунистическом субкомплексе, первое появление которого зафиксировано в сёминских слоях верхнесеверодвинского подъяруса. Максимального таксономического разнообразия (не менее четырех родов) парейазавры достигают в верхней части верхнесеверодвинского подъяруса, в кичугских слоях. Род *Proelginia* известен только из ильинского субкомплекса и характеризует пограничные отложения верхнесеверодвинского и нижневятского вятского подъярусов: сёминские, кичугские и чижевские слои. Род *Senectosaurus* характерен, главным образом, для нижневятского подъяруса, он отсутствует

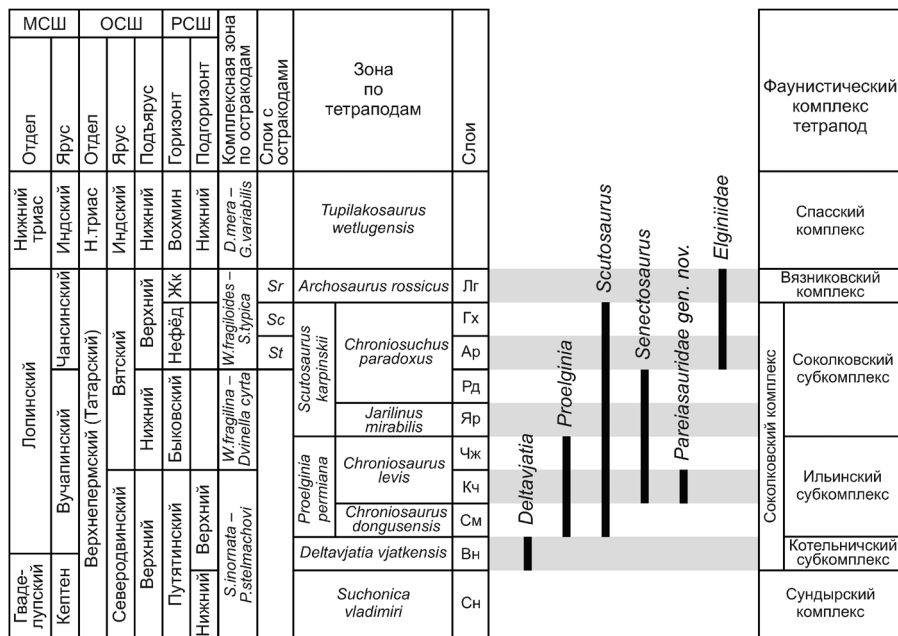


Рис. 3. Стратиграфическое распространение парейазавров в позднепермских (татарских) отложениях Восточно-Европейской платформы. Стратиграфическая и фаунистическая схемы по (Сенников, Голубев, 2017; Голубев и др., 2024), с изменениями. Сокращения: Ар – Аристовские, Гх – Гороховецкие, Вер. – Верхний, Вн – Ванюшонковские, Жк – 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*.

в верхневятском подъярусе, но, возможно, присутствует в терминальной части верхнесеверодвинского (кичугские слои). Семейство Elginiidae характеризует только верхневятский подъярус.

Новые данные по стратиграфическому распространению восточноевропейских парейазавров позволили уточнить историю развития этой группы. На территории Европейской России парейазавры появляются в середине путятинского времени, на границе сундырского и ванюшонковского времен. В ванюшонковское время здесь обитали среднеразмерные брадизавриды *Deltavjatia rossica*, отличающиеся слабо развитым остеодермальным покровом из морфологически просто устроенных остеодерм. Наиболее вероятно, что в это время уже существовали известные позже среднеразмерные парейазавры

риды *Proelginia* и *Scutosaurus*. В конце ваниюшонковского времени брадизавриды исчезают. В сёминское время достоверно присутствуют более крупные парейзавриды со слабо развитым остеодермальным покровом из морфологически более сложных, чем у *Deltavjatia*, остеодерм – *Proelginia permiana* и, вероятно, близкая к ней форма *Pareiasauria* gen. indet. – а также парейзавриды со среднеразвитым остеодермальным покровом из остеодерм сложной морфологии *Scutosaurus* sp. В кичугское время появляются представители рода *Senectosaurus* (*S. cf. karamzini*) и форма с очень необычной для восточноевропейских парейзавров морфологией остеодерм (*Pareiasauridae* gen. nov.), а также продолжают существовать проэлгинии и скутозавры: *P. permiana* и *Scutosaurus cf. itilensis*. Вероятно, именно в кичугское время разнообразие восточноевропейских парейзавров достигает максимума: не менее четырех родов. В чижевское время *P. permiana*, *S. karamzini* и *Scutosaurus* sp. продолжают сосуществовать. После этого в Восточной Европе исчезают парейзавры с простым остеодермальным покровом. Парейзавры ярильского времени почти не известны. В ровдинское время присутствуют последние сенектозавры (*S. karamzini*), а также разнообразные скутозавры (*Sc. itilensis*, *Sc. cf. tuberculatus*, *Sc. sp.*). У скутозавров остеодермальный покров становится более обширным: появляются остеодермы конического типа (вероятно, располагавшиеся на конечностях). В нефёдовское время (аристовское и гороховецкое времена) продолжают существовать крупные *Scutosaurus* spp. (*Sc. karpinskii*, *Sc. tuberculatus*, *Sc. sp. nov.*); впервые появляются мелкогабаритные *Obirkovia gladiator* и *Elginiidae* gen. indet. В конце гороховецкого времени скутозавры, последние восточноевропейские парейзавриды, вымирают. В лагерное время парейзавры представлены только элгинидами, которые становятся несколько крупнее – появляются среднеразмерные формы. На границе перми и триаса парейзавры в Восточной Европе, как и в других регионах мира, исчезают.

У восточноевропейских парейзавров, в отличие от южноафриканских, остеодермальный покров был только слабо- и среднеразвитым. Здесь так и не появились формы с сильно развитым (обширным) остеодермальным покровом, полностью перекрывающим дорсальную часть шеи и туловища, а также конечности. Большинство остеодерм не имеет контактных площадок. Если же контактные площадки присутствуют, то в количестве одной, реже двух с медиальной и/или латеральной сторон. Это означает, что остеодермальный покров восточноевропейских парейзавров не был сплошным. Он состоял из отдельных остеодерм, которые иногда могли образовывать соединения друг с другом, но только в пределах осевой части сегмента в передней части покрова. Единственное исключение – шейные остеодермы *Senectosaurus karamzini*, которые прочно соединялись зубчатыми швами с образованием монолитного шейного щита.

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 южно-африканских 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 па-

рейазавров 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 несут 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 невралных дуг: *Deltavjatia* и *Proelginia*) или среднеразвитый (распространяется на бока в виде нескольких костальных рядов: *Scutosaurus*). Сильноразвитый (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 работ, опубликованных автором по теме диссертации

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК

1. Бояринова, Е.И. Новый парейазавр (*Parareptilia*) из нижневятских отложений верхней перми Оренбургской области / Е.И. Бояринова, В.К. Голубев // Палеонтол. журн. – 2023. – № 6. – С. 50–61. – DOI 10.31857/S0031031X23060028
2. Голубев, В.К. Посткраниальные остеодермы позднепермских парейазавров Восточной Европы. 1. Хронология местонахождений / В.К. Голубев, М.А. Наумчева, Е.И. Бояринова // Палеонтол. журн. – 2024. – № 3. – С. 82–93. – DOI 10.31857/S0031031X24030098
3. Boyarinova, E.I. Topographic morphology of the postcranial osteoderm cover of an adult *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky) (*Pareiasaurina*) from the late Permian of Eastern Europe / E.I. Boyarinova, V.K. Golubev // *Paleontol. J.* – 2022. – Vol. 56, No. 11. – P. 1437–1458. – DOI 10.1134/S003103012211003X
4. Van den Brandt, M.J. 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 / M.J. Van den Brandt, J.C. Cisneros, F.N. Abdala, E.I. Boyarinova, V.K. Golubev, L.A. Norton, V.J. Radermacher, B.S. Rubidge // *Revista Brasileira Paleontol.* – 2023. – Vol. 26. No. 4. – P. 288–314. – DOI 10.4072/rbp.2023.4.04

Статьи в сборниках и прочих изданиях

5. Бояринова, Е.И. Морфология и микроанатомия посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы / Е.И. Бояринова, В.В. Колчанов,

В.К. Голубев, П.П. Скучас // Эволюционная и функциональная морфология позвоночных. Матер. II Всеросс. конф. и школы для молодых уч. памяти Феликса Яновича Дзержинского. – М.: Т-во науч. изданий КМК, 2022. – С. 32–38.

6. Бояринова, Е.И. Позднепутятинско-быковский этап развития пермской фауны парейазавров Восточной Европы / Е.И. Бояринова, В.К. Голубев // Вопросы палеонтологии и региональной стратиграфии фанерозоя Европейской части России. Всеросс. 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, 2023. – С. 29–32.

Тезисы докладов

7. Бояринова, Е.И. Условия образования местонахождения позднепермских тетрапод Котельнич (Кировская обл.) / Е.И. Бояринова // Палеонтология, палеобиогеография и палеоэкология. Матер. 53-й сесс. Палеонтол. об-ва (Санкт-Петербург, 2–6 апреля 2007 г.). – СПб.: ВСЕГЕИ, 2007. – С. 171–173.

8. Бояринова, Е.И. Перспективность изучения кожных окостенений парейазавров для решения проблем систематики этой группы / Е.И. Бояринова, В.В. Буланов // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сесс. Палеонтол. об-ва при РАН (1–5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург). – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2019. – С. 214–215.

9. Бояринова, Е.И. Остеодермальный покров позднепермских парейазавров Восточной Европы / Е.И. Бояринова, В.В. Буланов, В.К. Голубев, В.В. Масютин, И.С. Шумов // 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.

10. Бояринова, Е.И. Остеодермальный покров позднепермского парейазавра *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922) / Е.И. Бояринова, В.В. Буланов, В.К. Голубев // Биогеография и эволюционные процессы. Мат-лы 66 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020. – С. 222–224.

11. Бояринова, Е.И. Посткраниальные остеодермы позднепермского парейазавра *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922) из местонахождения Соколки (Архангельская область) / Е.И. Бояринова, В.К. Голубев, В.В. Буланов // 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, 2020. – С. 28–29.

12. Бояринова, Е.И. Хронология местонахождений посткраниальных остеодерм позднепермских парейазавров Восточной Европы / Е.И. Бояринова, В.К. Голубев, В.В. Буланов // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Мат-лы 68 сес. Палеонтол. об-ва при РАН, посвящ. 100-летию со дня рожд. Александра Ивановича Жамойды. – СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2022. – С. 196–198.

13. Бояринова, Е.И. Об остеодермальном покрове конечностей пермских парейазавров (*Parareptilia*). / Е.И. Бояринова, М.Й. Ван ден Брандт // Био- и геособытия в истории Земли. Этапность эволюции и стратиграфическая корреляция. Мат-лы 69 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2023. – С. 210–211.

14. Бояринова, Е.И. Об эволюции остеодермального покрова пермских парейазавров Гондваны / Е.И. Бояринова, В.К. Голубев, М.Й. Ван ден Брандт // Палеострат-2023. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Пале-

онтол. об-ва при РАН (Москва, 30 января – 1 февраля 2023 г.). Прогр. и тез. докл. – М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисьяка РАН, 2023. – С. 18–19.

15. Бояринова, Е.И. Новые данные по истории развития фауны парейазавров в поздней перми Восточной Европы / Е.И. Бояринова, В.К. Голубев // Закономерности эволюции и биостратиграфия. Мат-лы 70 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. – СПб.: Картфабрика Ин-та Карпинского, 2024. – С. 207–209.

16. Бояринова, Е.И. Предварительные результаты таксономической идентификации парейазавров Южной Африки по посткраниальным остеодермам / Е.И. Бояринова, В.К. Голубев, М.Дж. Ван ден Брандт, Л.А. Нортон, Р.М.Х. Смит, Б.С. Рубидж // 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.

17. Голубев, В.К. К вопросу о возрасте местонахождения пермских тетрапод Куверба (Нижегородская область) / В.К. Голубев, Е.И. Бояринова // Палеострат-2024. Годичн. собр. (науч. конф.) секции палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 29–31 января 2024 г.). Прогр. и тез. докл. – М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисьяка РАН, 2024. – С. 17–18.

18. Голубев, В.К. Открытие верхневятских отложений (верхняя пермь) на территории Татарстана / В.К. Голубев, М.А. Наумчева, А.О. Хусайнова, А.Д. Николаева, Я.А. Гимаева, Е.И. Бояринова // 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. 57.

19. Тарасова, Л.А. Гистология и микроанатомия остеодерм парейазавров *Scutosaurus* и *Deltavjatia* (*Parareptilia*, *Pareiasauria*) / Л.А. Тарасова, Е.И. Бояринова, В.К. Голубев, В.В. Масютин, И.С. Шумов, П.Г. Сабуров, В.В. Колчанов, П.П. Скучас // Закономерности эволюции и биостратиграфия. Мат-лы 70 сес. Палеонтол. об-ва при РАН. – СПб.: Картфабрика Ин-та Карпинского, 2024. – С. 263–265.

20. Щербаков, Г.С. Тафономия парейазавра *Senectosaurus karamzini* из верхнепермского местонахождения Преображенка-2 (Оренбургская обл.) / Г.С. Щербаков, Е.И. Бояринова, В.К. Голубев, А.В. Уляхин // 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. Борисьяка РАН, 2024. – С. 48.

21. Голубев, В.К. Новые данные о местонахождении позвоночных Чижы (верхняя пермь, Кировская обл.) / В.К. Голубев, Ю.А. Сучкова, Е.И. Бояринова, А.С. Бакаев, А.А. Куркин, В.В. Масютин, А.А. Суворова, Н.А. Шиян, И.С. Шумов // 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. Борисьяка РАН, 2025. – С. 18–19.

22. Boyarinova, E.I. Conditions of the formation of the Late Permian tetrapod locality Kotelnich (Kirov region, Russia) / E.I. Boyarinova // 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.

23. Boyarinova, E.I. Significance of osteoderms for systematics of the Late Permian pareiasaurs of Eastern Europe / E.I. Boyarinova, V.V. Bulanov, V.K. Golubev // 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. – Vol. 23. – P. 54–55.

24. Boyarinova, E.I. Postcranial osteoderm morphology of Permian pareiasaurs (Parareptilia) / E.I. Boyarinova, V.K. Golubev, I. Kogan, M.J. Van den Brandt // XIX Annual Conference of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, Benevento/Pietraraja, Italy, 27th June – 2nd July 2022. Abstract book. – 2022. – P. 22. – DOI 10.18563/pv.eavp2022.

25. Golubev, V.K. On the lifestyle of late Permian pareiasaurs (Parareptilia) from the East European Platform / V.K. Golubev, E.I. Boyarinova, I. Kogan // 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 Univ. Press, 2022. – P. 13.

26. Van den Brandt, M.J. 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 / M.J. Van den Brandt, J. Cisneros, F. Abdala, E. Boyarinova, V.K. Golubev, L.A. Norton, R.M. Smith, B.S. Rubidge // 83rd Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology (Cincinnati, Ohio, USA; October 18–21, 2023). Program and abstracts book. – 2023. – P. 430–431.

27. Boyarinova, E.I. The use of postcranial osteoderms in taxonomic identification of East European pareiasaurs / E.I. Boyarinova // 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.

28. Boyarinova, E.I. Preliminary report on the methodology of using postcranial osteoderms for taxonomic identification of pareiasaurs from South Africa / E.I. Boyarinova, V.K. Golubev, M.J. Van den Brandt, L.A. Norton, R.M.H. Smith, B.S. Rubidge // 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.

29. Tarasova, L.A. Microanatomy and histology of postcranial osteoderms of late Permian *Deltavjatia* and *Scutosaurus* (Pareiasauria, Parareptilia) from European Russia / L.A. Tarasova, E.I. Boyarinova, V.K. Golubev, V.V. Masyutin, P.P. Skutschas // 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.

30. Van den Brandt, M.J. Re-description of the late Permian pareiasaur *Nanoparia luckhoffi* (Broom 1936) from the Karoo Basin of South Africa, and a consolidated pareiasaurian phylogeny / M.J. Van den Brandt, J.C. Cisneros, F. Abdala, E.I. Boyarinova, V.K. Golubev, L.A. Norton, V.J. Radermacher, R.M.H. Smith, B.S. Rubidge // 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.

Подписано в печать 11 марта 2025 г. Формат 60х84/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН
Москва, Профсоюзная, 123