

УДК 567.6:567.9

## ПЕДИЦЕЛЛЯРНЫЕ ЗУБЫ У АРХАИЧНЫХ САЛАМАНДР (LISSAMPHIBIA, CAUDATA)

© 2025 г. П. П. Скучас<sup>1</sup>, \*, В. В. Колчанов<sup>1</sup>, Е. В. Сыромятникова<sup>2</sup>

Представлено академиком РАН А.В. Лопатиным

Поступило 20.09.2024 г.

После доработки 24.10.2024 г.

Принято к публикации 25.10.2024 г.

Для архаичных стволовых саламандр (среднеюрские-раннемеловые представители Karauridae) описано наличие педицеллярных (субпедицеллярных) зубов с двумя центрами кальцинации и слабоминерализованной разделительной зоной. Наличие субпедицеллярных зубов, типичных для поздней личиночной стадии современных саламандр, подтверждает неотеническую природу стволовых саламандр. Присутствие педицеллярных зубов у стволовых саламандр и стволовых червяг подтверждает гипотезу о педицеллярности как синапоморфии современных групп амфибий и, соответственно, о монофилии Lissamphibia.

*Ключевые слова:* педицеллярные зубы, стволовые саламандры, Karauridae, монофилия, Lissamphibia, мезозой

DOI: 10.31857/S2686738925010077, EDN: tcwqbv

Педицеллярность – уникальный вариант строения зубов позвоночных животных. Педицеллярный зуб состоит из двух минерализованных (дентиновых) частей, базального цоколя (pedicel) и дистальной коронки, разделенных специальной неминерализованной (или слабо минерализованной) разделительной зоной [1, 2] (рис. 1а). Формирование цоколя и коронки педицеллярного зуба происходит из двух отдельных независимых центров кальцинации [1].

В онтогенезе лиссамфибий изменяется морфология зубов. Для ранних личиночных стадий характерно наличие непедицеллярных зубов, развивающихся из одного центра кальцинации. На поздних личиночных стадиях непедицеллярные зубы заменяются на слабопедицеллярные/субпедицеллярные (для которых характерно развитие из двух независимых центров кальцинации, но со значительной минерализацией разделительной зоны). Наконец, на постметаморфозных стадиях появляются типичные педицеллярные зубы с неминерализованной разделительной зоной [1].

Наличие педицеллярных зубов – основной признак строения зубной системы современных амфибий (группа Lissamphibia), который рассматривается как их потенциальная синапоморфия и указывает на их близкое родство (= монофилию клады Lissamphibia) [1–3]. Это один из немногих признаков лиссамфибий, прослеживаемый на ископаемом материале. Педицеллярные зубы характерны для современных представителей всех трех групп лиссамфибий: саламандр (Caudata), бесхвостых амфибий (Anura) и червяг (Gymnophiona) [1–4] (рис. 1б), а также для предполагаемых палеозойских предков лиссамфибий – миниатюризированных пермских диссорофоидных темноспондил [5]. Несмотря на это, статус педицеллярности как синапоморфного признака для Lissamphibia, иногда подвергается сомнению: в качестве альтернативного варианта рассматривается независимое возникновение педицеллярных зубов внутри трех групп современных лиссамфибий [6]. В этом случае базальные представители саламандр, бесхвостых амфибий и червяг должны были обладать непедицеллярными зубами, а продвинутые представители параллельно приобретать педицеллярность.

Для самых базальных раннетриасовых представителей бесхвостых амфибий (*Triadobatrachus massinoti* Piveteau, 1936 с Мадагаскара и *Czatkobatrachus polonicus* Evans et Borsuk-Bialynicka, 1998

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, Москва, Россия

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

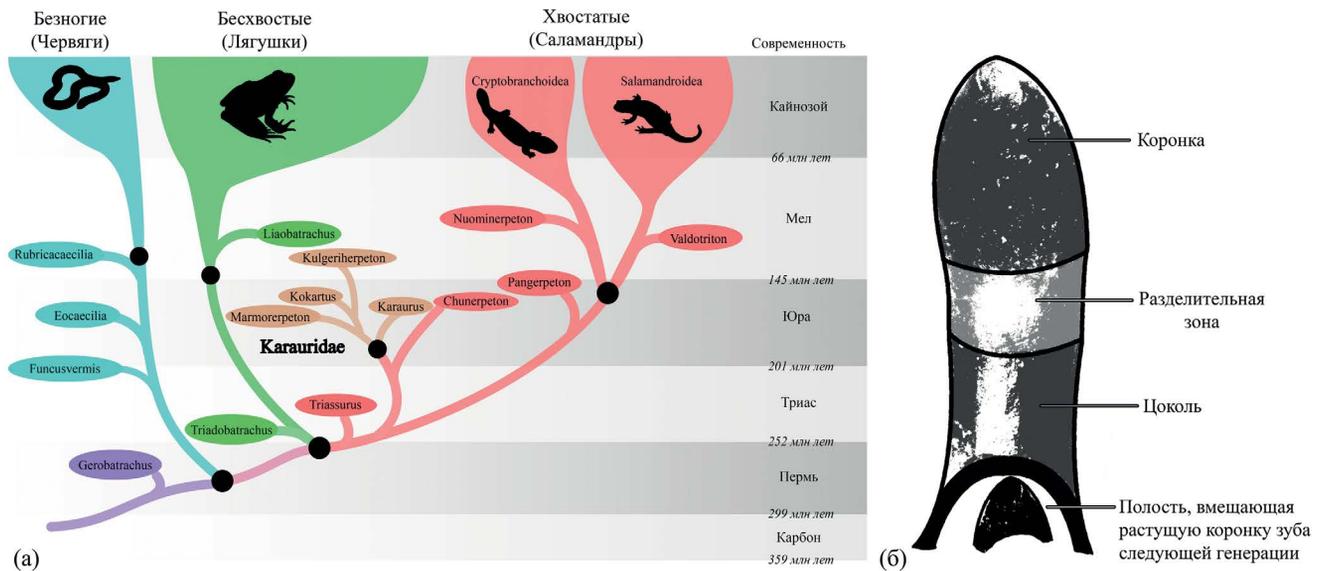


Рис. 1. Схема строения педицеллярного зуба на примере *Kulgeriherpeton ultimum* Skutschas et al., 2018 (а) и филогенетическое положение изученных представителей стволовых саламандр (б).

из Польши) строение зубов неизвестно и наличие/отсутствие у них педицеллярности не подтверждено. У древнейших стволовых червяг (поздне-триасовый *Fucusvermis gilmorei* Kligman et al., 2023 из США) зубы педицеллярные [7].

Для определения наличия или отсутствия педицеллярности у примитивных саламандр необходимо рассмотреть строение зубной системы у наиболее базальных стволовых представителей Caudata. На данный момент самыми базальными таксонами саламандр является *Triassurus sixtelae* Ivakhnenko, 1978 из верхнего триаса Кыргызстана и представители семейства Karauridae из средне-юрских-нижнемеловых отложений Европы и Азии [8–13]. Указанные базальные стволовые саламандры были неотеническими водными формами, обитавшими в озерах и реках [9, 11, 12].

Позднетриасовый *Triassurus sixtelae* известен по отпечаткам двух скелетов, один из которых принадлежал небольшой личиночной особи (голотип) с длиной черепа около 4 мм, а второй – более крупной (длина черепа до 11 мм) поздней личинке либо взрослой неотенической форме, сохранившей множество личиночных черт (наличие окостеневающих гиобранхиальных элементов, неокостеневающие тела позвонков и элементы запястья/предплюсны) [11].

Представители караурид известны по находкам скелетов (*Marmorperpeton wakei* Jones et al., 2023 из средней юры Шотландии; *Karaurus sharovi* Ivakhnenko, 1978 из верхней юры Казахстана), или фрагментов скелетов и многочисленных изолированных элементов (*Kokartus honorarius* Nesov, 1988 из средней юры Кыргызстана), а также

по изолированным костным элементам (*Marmorperpeton kermacki* Evans, Milner et Mussett, 1988 и *M. freemani* Evans, Milner et Mussett, 1988 из средней юры Англии; *Kulgeriherpeton ultimum* Skutschas et al., 2018 и *Kuzbassia sola* Skutschas et al., 2023 из нижнего мела Сибири, Россия) [8–14]. Карауриды были крупными саламандрами (длина черепа 40–50 мм, длина тела 200–400 мм) с сильно окостеневающим скелетом (включая обширную, хорошо развитую скульптурированную крышу черепа), но сохраняющими неотенические морфологические и гистологические признаки во взрослом состоянии: хорошо окостеневающий гиобранхиальный аппарат, неокостеневающие элементы запястья/предплюсны, наличие несущих зубы короноидных костей в нижней челюсти, поперечные отростки на атланте, сохранение кальцифицированного хряща в мозговой (медуллярной) полости костей конечностей, утолщенный периостелиальный кортекс (стенка) длинных костей конечностей [9, 12, 15]. Большинство родов стволовых саламандр происходит из Центральной Азии и Сибири – именно здесь обнаружены древнейшая саламандра *Triassurus* и большинство родов караурид, включая реликтовых раннемеловых представителей [8, 11, 13, 16].

Для *Triassurus sixtelae* и большинства представителей Karauridae ранее указывалось наличие непедицеллярных зубов [6, 10–12]. Соответственно, данное распределение педицеллярности у стволовых представителей современных групп лиссамфибий (присутствует у червяг и отсутствует у саламандр) скорее указывало на независимое возникновение педицеллярных зубов внутри групп современных лиссамфибий.

Для проверки гипотезы об отсутствии педицеллярности у стволовых базальных саламандр и независимо возникновении педицеллярных зубов внутри групп Lissamphibia нами были изучены материалы по стволовым саламандр, хранящиеся в коллекциях Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве, Зоологического института РАН (палеогерпетологическая коллекция ZIN PH) и Центрального научно-исследовательского геологоразведочного музея имени академика Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР) в Санкт-Петербурге. Данные материалы включали костные элементы, несущие зубы (или их отпечатки), принадлежавшие поздне триасовому *Triassurus sixtelae* (предчелюстные кости, голотип ПИН № 2584/10, отпечаток скелета личинки из местонахождения Мадыген, мадыгенская свита, Казахстан), среднеюрскому карауриду *Kokartus honorarius* (экз. ЦНИГР № 13/12937, изолированные зубные кости, предположительно, взрослых особей из местонахождения Кызылсу 1 и фрагмент зубной кости взрослой особи ZIN PH № 65/47 из местонахождения Кугарт 3, балабансайская свита, Кыргызстан), позднеюрскому карауриду *Karaurus sharovi* (зубные кости, голотип ПИН № 2585/2, скелет взрослой особи из местонахождения Михайловка, карабастауская свита, Казахстан) и раннемеловому карауриду *Kulgeriherpeton ultimum* (фрагмент зубной кости взрослой особи ZIN PH № 80/246 из местонахождения Тээтэ, батылхская свита, Якутия, Россия).

У поздне триасового *Triassurus sixtelae* (голотип ПИН № 2584/10, небольшая личинка) лучше всего сохранились отпечатки зубов на предчелюстных

костях (рис. 2). Зубы конические, сравнительно крупные и удлиненные (рис. 2б). Сохранность материала (отсутствие большей части костных и дентиновых структур на образце) не позволяет определить тип зубов — они могли быть как непедицеллярными, так и субпедицеллярными. Также стоит учитывать, что изученный экземпляр принадлежал личинке, и строение зубов у взрослых особей *Triassurus*, которое пока не известно, могло отличаться от таковой у личинок.

У среднеюрского караурида *Kokartus honorarius* на изолированных зубных костях ЦНИГР № 13/12937 и фрагменте зубной кости ZIN PH № 65/47 зубы субпедицеллярные (рис. 3). Дистальная коронка зуба резко сужается к вершине. Базальный цоколь массивный, с одинаковой шириной по всей своей высоте. Разделительная зона слабоминерализованная, сравнительно узкая, расположенная примерно посередине высоты зуба. На некоторых зубах разделительная зона выглядит как узкая щель, но при этом связь цоколя и коронки сохраняется.

Для позднеюрского караурида *Karaurus sharovi* (голотип ПИН № 2585/2) характерны субпедицеллярные зубы на зубных костях (рис. 4). Дистальная коронка конусовидная, имеет острую вершину и резко сужается к вершине. Разделительная зона расположена ближе к основанию зуба, примерно на уровне одной трети его высоты.

У раннемелового *Kulgeriherpeton ultimum*, как и у других караурид, зубы на зубной кости (экз. ZIN PH 80/246) субпедицеллярные (рис. 5). Дистальная коронка имеет форму уплощенного с боков

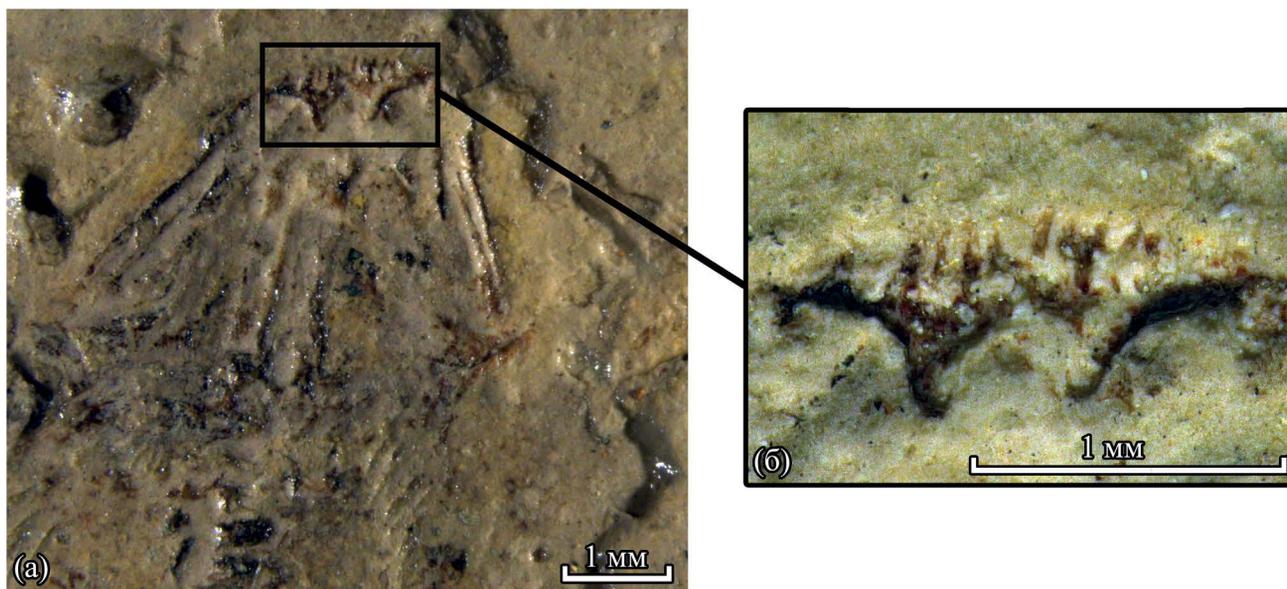


Рис. 2. *Triassurus sixtelae* Ivakhnenko, 1978, голотип ПИН № 2584/10, отпечаток скелета: а — фотография черепа, б — фотография в области отпечатков озубленных предчелюстных костей.

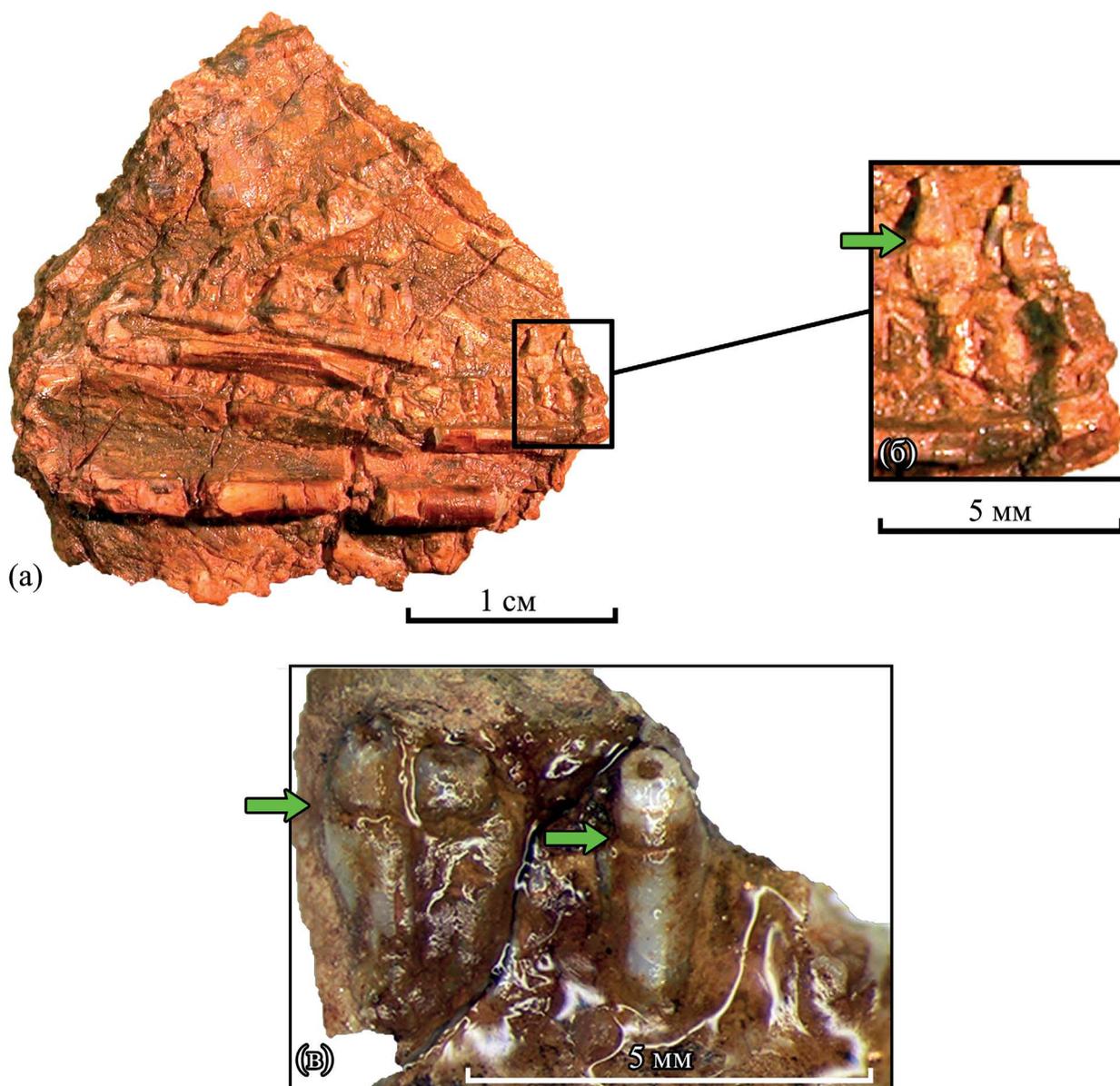


Рис. 3. *Kokartus honorarius* Nessov, 1988, фрагменты зубных костей; а – фотография экз. ЦНИГР № 13/12937, б – экз. ЦНИГР № 13/12937, увеличенное изображение в области зубного ряда с сохранившимися зубами, в – экз. ZIN PH № 65/47, фрагмент зубной кости с сохранившимися зубами. Стрелкой отмечена разделительная зона.

конуса, заметно массивнее и менее резко сужается к вершине по сравнению с таковой у других караурид. Коронка одновршинная, с загнутой в лингвальном направлении вершиной. Разделительная зона слабоминерализованная, слегка суженная в верхней части и более светлая по сравнению с базальным цоколем и дистальной коронкой (рис. 5б). Разделительная зона располагается примерно посередине высоты зуба (рис. 5б). Зубы выступают примерно на всю высоту дистальной коронки над краем кости (около  $3/8$  от общей длины зуба).

В результате проведенного исследования было установлено наличие педицеллярных (субпедицеллярных) зубов у геологически разновозрастных представителей *Karauridae* (среднеюрского *Kokartus*, позднеюрского *Karaurus* и раннемелового *Kulgeriherpeton*). Наличие или отсутствие педицеллярности у поздне-триасового *Triassurus sixtelae* установить не удалось.

Ранее для стволовых саламандр слабопедицеллярные зубы на зубных костях отмечались для среднеюрского караурида *Marmorherpeton* sp. [9, 14], однако детальное описание и фотографии данных материалов приведены не были. Кроме этого,

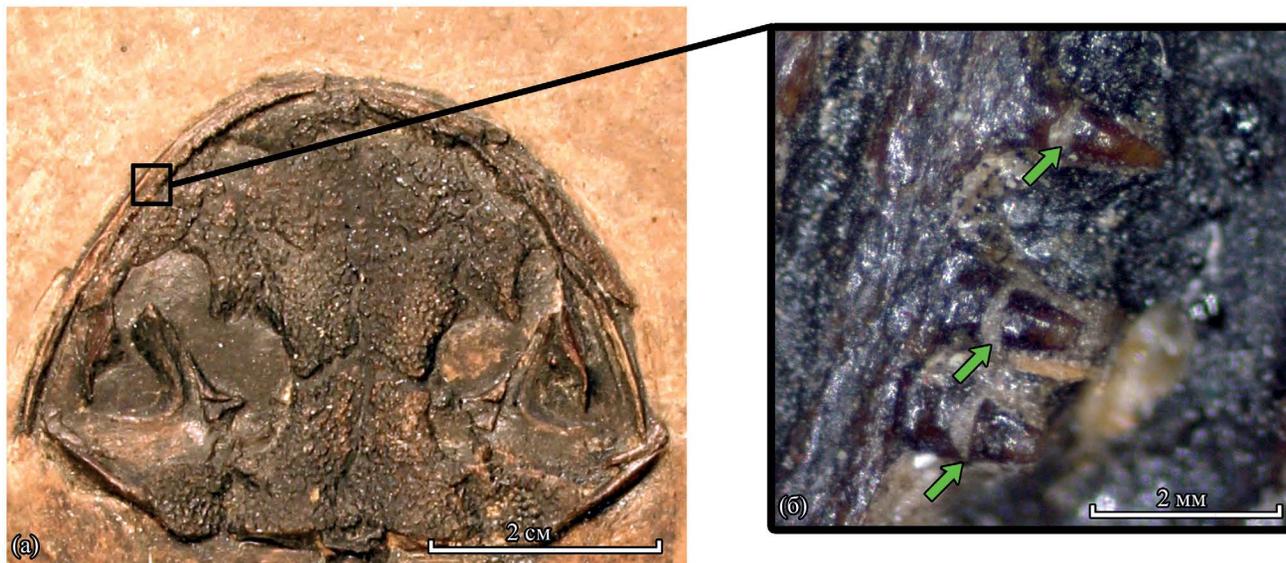


Рис. 4. *Karaurus sharovi* Ivakhnenko, 1978, голотип ПИН №2585/2, скелет; а – фотография черепа, б – увеличенное изображение в области зубной кости. Стрелкой отмечена разделительная зона.

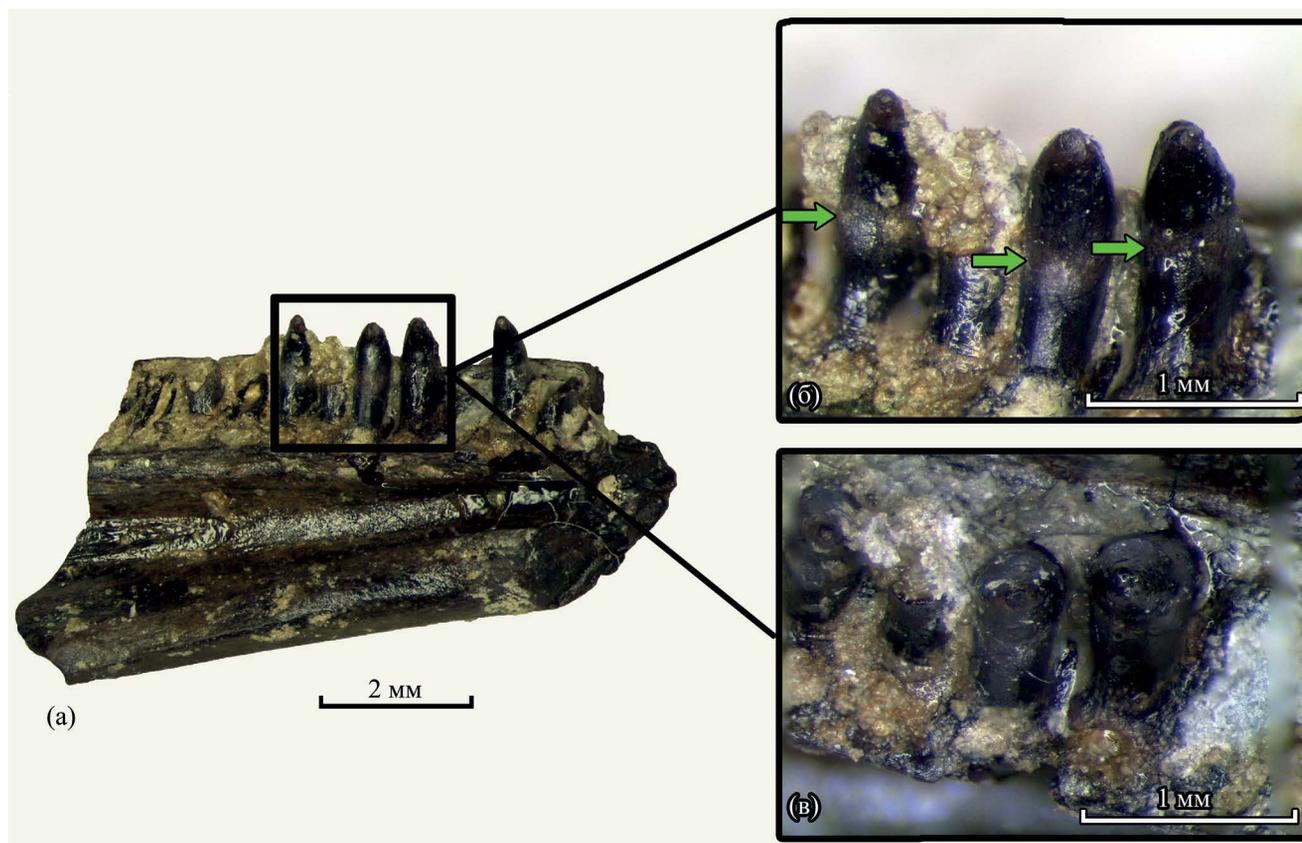


Рис. 5. *Kulgeriherpeton ultimum* Skutschas et al. 2018, экз. ZIN PH 80/246, фрагмент зубной кости; а – фотография с медиальной стороны, б – фотография в области зубного ряда с лингвальной стороны, в – фотография в области зубного ряда с дорсальной стороны. Стрелкой отмечена разделительная зона.

Л.А. Несов с соавторами [17] указали, что зубы у среднеюрского караурида *Kokartus* “бывают как непедицеллярные, так и педицеллярные”, но описания и изображения зубов приведены не были. При реконструкции родственных связей саламандр и проведении филогенетических анализов, для караурид кодировалось либо присутствие непедицеллярных зубов, либо неясное состояние признака (?) [9]. Наши данные показывают, что все карауриды обладали педицеллярными (субпедицеллярными) зубами. Так как для поздне триассового *Triassurus sixtelae* определить тип зубов пока невозможно, то при проведении филогенетических анализов кодировка признака для данного таксона должна быть “?”.

Установленное в настоящей работе наличие педицеллярных зубов у стволовых саламандр (караурид) и ранее известное их наличие у стволовых червяг (*Funcusvermis gilmorei*) [7] подтверждают гипотезу о педицеллярности как синапоморфии современных групп амфибий и, соответственно, о монофилии Lissamphibia.

Присутствие субпедицеллярных зубов, типичных для поздней личиночной стадии современных саламандр [1], у крупных экземпляров караурид хорошо согласуется с неотенической природой этих базальных саламандр, которая была реконструирована ранее на основании морфологических и гистологических особенностей скелета [9, 12, 18, 19]. Неотения характерна для всех базальных саламандр и, вероятно, она была изначальной жизненной стратегией для Caudata [12].

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за помощь в фотосъемке.

### ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

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

### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ И СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или живых животных.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Васильева А.Б., Смирнов С.В. Педицеллярные зубы и проблема филогении амфибий // Доклады Академии Наук. 2001. Т. 376. № 5. С. 710–712.
2. Davit-Béal T., Chisaka H., Delgado S., et al. Amphibian teeth: current knowledge, unanswered questions, and some directions for future research // Biological Reviews. 2007. V. 82. P. 49–81.
3. Parsons T.S., Williams E.E. The Relationships of the modern Amphibia: a re-examination // *The Quarterly Review of Biology*. 1963. V. 38. P. 26–53.
4. Parsons T.S., Williams E.E. The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny // *Journal of Morphology*. 1962. V. 110. P. 375–389.
5. Anderson J.S., Reisz R.R., Scott et al. A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders // *Nature*. 2008. V. 453. P. 515–518.
6. Anderson J.S. Fossils, molecules, divergence times, and the origin of Salamandroidea // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2012. V. 109 (15). P. 5557–5558.
7. Kligman B.T., Gee B.M., Marsh A.D., et al. Triassic stem caecilian supports dissorophoid origin of living amphibians // *Nature*. 2023. V. 614 (7946). P. 102–107.
8. Ивахненко М.Ф. Хвостатые амфибии из триаса и юры средней Азии // *Палеонтологический журнал*. 1978. № 3. С. 84–89.
9. Jones M., Benson R., Skutschas P.P., et al. Middle Jurassic fossils document an early stage in salamander evolution // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2022. V. 119(30). e2114100119.
10. Nesov L.A. Late Mesozoic amphibians and lizards of Soviet Middle Asia // *Acta Zoologica Cracovienska*. 1988. V. 31. P. 475–486.
11. Schoch R.R., Werneburg R., Voigt S. A Triassic stem-salamander from Kyrgyzstan and the origin of salamanders // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2020. V. 117 (21). P. 11584–11588.
12. Skutschas P.P., Martin T. Cranial anatomy of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2011. V. 161. P. 816–838.
13. Skutschas P. P., Kolchanov V. V., Anpilogova E. A., et al. The last of them? A new relic karaurid stem salamander from the Lower Cretaceous of Western Siberia, Russia // *Biological Communications*. 2023. V. 68. P. 219–226.
14. Evans S.E., Milner A.R., Mussett F. The earliest known salamanders (Amphibia, Caudata): A record from the Middle Jurassic of England // *Geobios*. 1988. V. 21. P. 539–552.
15. Skutschas P.P., Saburov P.G., Uliakhin A.V., et al. Long bone morphology and histology of the stem salamander *Kulgeriherpeton ultimum* (Caudata, Karauridae) from the Lower Cretaceous of Yakutia // *Paleontological Journal*. 2024. V. 58. P. 101–111.

16. Skutschas P.P., Kolchanov V.V., Averianov A.O., et al. A new relict stem salamander from the Early Cretaceous of Yakutia, Siberian Russia // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2018. V. 63(3). P. 519–525.
17. Несов Л.А., Федоров П.В., Потанов Д.О., и др. Строение черепов хвостатых амфибий средней юры Кыргызстана и мела Узбекистана // *Вестник С.-Петербургского у-та*. 1996. Сер. 7. Вып. 1. С. 3–11.
18. Skutschas P.P., Stein K. Long bone histology of the stem salamander *Kokartus honorarius* (Amphibia: Caudata) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan // *Journal of Anatomy*. 2015. V. 226. P. 334–347.
19. Skutschas P.P., Saburov P.G., Uliakhin A.V., et al. Long bone morphology and histology of the stem salamander *Kulgeriherpeton ultimum* (Caudata, Karauridae) from the Lower Cretaceous of Yakutia // *Paleontological Journal*. 2024. V. 58. P. 101–111.

## PEDICELLATE TEETH IN ARCHAIC SALAMANDERS (LISSAMPHIBIA, CAUDATA)

P. P. Skutschas<sup>1, \*</sup>, V. V. Kolchanov<sup>1</sup>, E. V. Syromyatnikova<sup>2</sup>

Presented by Academician of the RAS A.V. Lopatin

<sup>1</sup>*Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

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

The presence of pedicellate (subpedicellate) teeth with two calcification centers and a weakly mineralized dividing zone is described for archaic stem salamanders (Middle Jurassic-Early Cretaceous representatives of Karauridae). The presence of subpedicellate teeth, typical of the late larval stage of modern salamanders, confirms the neotenic nature of stem salamanders. The presence of pedicellate teeth in stem salamanders and stem caecilians confirms the hypothesis of pedicellarity as a synapomorphy of modern amphibian groups and, accordingly, the monophyly of Lissamphibia.

*Keywords:* pedicellate teeth, stem salamanders, Karauridae, monophyly, Lissamphibia, Mesozoic